POLITÉCNICA

**ESTRUCTURA ESPACIAL Y DINÁMICA DEL
BOSQUE MONTANO DEL SUR DEL
ECUADOR. INTERACCIONES BIÓTICAS Y
LIMITACIONES ABIÓTICAS.**

Rafael Vicuña Merino

Madrid, 2016

UNIVERSIDAD POLITÉCNICA DE MADRID

E.T.S.I. AGRONÓMICA, AGROALIMENTARIA Y DE BIOSISTEMAS

DEPARTAMENTO DE BIOTECNOLOGÍA-BIOLOGÍA VEGETAL

TESIS DOCTORAL

**ESTRUCTURA ESPACIAL Y DINÁMICA DEL BOSQUE MONTANO DEL SUR
DEL ECUADOR. INTERACCIONES BIÓTICAS Y LIMITACIONES ABIÓTICAS.**

Autor: Rafael Vicuña Merino¹.

Directores: Dr. Marcelino De la Cruz Rot².

Dr. Adrián Escudero Alcantara².

¹Departamento de Ciencias Naturales, Universidad Técnica Particular de Loja. Ecuador.

²Área de Biodiversidad y Conservación. Departamento de Biología y Geología, ESCET,
Universidad Rey Juan Carlos.

Madrid, 2016

Marcelino de la Cruz Rot, y Adrián Escudero Alcántara, Profesores Titulares de del
Departamento de Biología y Geología de la Universidad Rey Juan Carlos

CERTIFICAN:

Que los trabajos de investigación desarrollados en la memoria de tesis doctoral:

**“Estructura espacial y dinámica del bosque montano del sur del Ecuador.
Interacciones bióticas y limitaciones abióticas”**, son aptos para ser presentados por
Rafael Vicuña Merino ante el Tribunal que en su día se consigne, para aspirar al Grado de
Doctor por la Universidad Politécnica de Madrid.

VºBº Director Tesis

VºBº Director de Tesis

Dr. Marcelino de la Cruz Rot

Dr. Adrián Escudero Alcántara

UNIVERSIDAD POLITECNICA DE MADRID

Tribunal nombrado por el Mgfco. y Exmo. Sr. Rector de la Universidad Politécnica de Madrid, el día de2016.

Presidente:

Secretario:

Vocal:
.....

Vocal:
.....

Vocal:
.....

Suplente:

Suplente:

Realizado el acto de defensa y lectura de Tesis el díade
.....de 2016 en la E.T.S.I. Ingenieros Agrónomos.

Calificación
.....

.....
EL PRESIDENTE

.....
LOS VOCALES

.....
EL SECRETARIO

*A DIOS, a mi esposa y a mi familia,
por su apoyo incondicional en todo momento.*

AGRADECIMIENTOS

Primero me gustaría agradecer a DIOS por permitirme alcanzar los proyectos que me he propuesto en la vida. A mi esposa Elva María, así como a mis padres Rafael y Edith por el apoyo incondicional e invaluable, y por los sacrificios que han hecho para que yo realice mis estudios.

Mi agradecimiento especial al Dr. Marcelino de la Cruz y al Dr. Adrián Escudero Alcántara, director y co-director de tesis respectivamente; quienes me otorgaron su apoyo académico para llevar a cabo este trabajo, ya sea de forma presencial como a distancia

Quiero agradecer además a todas las personas que de una u otra forma han colaborado con mi trabajo, a mis amigos: Nixon, Karla, Soledad, Jaime, Trosky, Diego, Marrienne, Indira, Javier y Ramiro quienes me ayudaron en la dura colección de los datos de campo, así mismo quiero dar agradecer a Julia Chacón por su invaluable ayuda en la redacción del capítulo 2 de este trabajo.

Al P. Dr. Luis Miguel Romero, ex-rector de la Universidad Técnica Particular de Loja, y al Dr. César Pérez, coordinador del programa de doctorado en la UPM, que gracias a su proyecto de formación de doctores en tiempo compartido, se hizo realidad este sueño.

A mis compañeros del Departamento de Ciencias Naturales, sección de Manejo y gestión de recursos Naturales, quienes me brindaron el apoyo oportuno fundamentalmente durante mis estancias en la Universidad Politécnica de Madrid.

Por ultimo quiero dejar un especial agradecimiento a Aidita Cárdenas y a su hija Katherine, por recibirme en su hogar durante mis estancias doctorales en Madrid.

INDICE

RESUMEN.....	1
SUMMARY	5
INTRODUCCIÓN	8
OBJETIVOS	10
CAPITULO 1	15
ESTRUCTURA ESPACIAL DE LOS GREMIOS DE PLANTAS LEÑOSAS DEL BOSQUE DE NEBLINA MONTANO DEL SUR DE ECUADOR.....	15
CAPITULO 2	45
NEGATIVE DENSITY DEPENDENCE AND ENVIRONMENTAL HETEROGENEITY EFFECTS ON TREE FERNS ACROSS SUCCESSION IN A TROPICAL MONTANE FOREST	45
CAPITULO 3	84
THE EFFECTS OF INDIVIDUAL TREE SPECIES ON SPECIES DIVERSITY CHANGE THROUGHOUT SUCCESSION IN A TROPICAL MONTANE FOREST	84
CAPITULO 4	104
INFLUENCIA DE LA VECINDAD LOCAL SOBRE LA INCIDENCIA DE LA HERBIVORIA, PARASITISMO Y LA SUPERVIVENCIA DE LOS BRINZALES EN EL BOSQUE MONTANO DEL SUR DEL ECUADOR	104
CONCLUSIONES GENERALES	136
APENDICES	140

RESUMEN

Muchos estudios han descrito la composición y diversidad de los bosques montanos tropicales, pero los patrones espaciales y las diferentes tipos de relaciones de estos, entre especies o entre grupos funcionales ha sido poco documentada. El presente trabajo se realizó en tres parcelas completamente censadas del bosque de la Estación Biológica “Chamusquin” (Zamora Chinchipe, Ecuador), y se plantea como objetivo principal conocer la estructura espacial y dinámica del bosque montano tropical del sur del Ecuador, así como las interacciones bióticas y limitaciones abióticas que influyen en esta dinámica, para ello se planteó cuatro objetivos de estudio que son: conocer los patrones espaciales de los gremios ecológicos dentro de la zona de estudio; conocer la influencia de la dependencia negativa de la densidad sobre dos especies de helechos arborescentes (Cyatheaceae); conocer si existen especies o grupos ecológicos acumuladoras o repulsoras de diversidad en el área de estudio; y conocer cómo influyen la diversidad filogenética y la densidad del vecindario en la incidencia de herbivoría y parasitismo sobre las fases iniciales del establecimiento forestal (brinzales) así como en la supervivencia de los mismos

Como paso previo para el análisis del resto de objetivos, dentro de cada parcela se marcaron todos los individuos con $DAP \geq 5$ cm y se tomaron sus coordenadas (X, Y). Además se tomaron datos de variables superficiales y muestras del suelo. Las especies encontradas se clasificaron de acuerdo a sus características biológicas, asignándolas a cada uno de los cuatro gremios forestales usualmente distinguidos en los bosques tropicales: tolerantes a la sombra (TS), tolerantes parciales a la sombra (TPS), pioneras de vida larga (PVL) y pioneras de vida corta (PVC). Para el estudio del primer objetivo se emplearon funciones K de Ripley inhomogéneas, ajustando la heterogeneidad en base a la variación

espacial de las variables ambientales registradas . Los resultados demostraron que tanto la frecuencia relativa como el patrón espacial de las diferentes estrategias funcionales varían a lo largo de la sucesión y que éste además está influido por la variación ambiental. En adición, tanto el patrón espacial como la respuesta a la variación ambiental de los diferentes gremios es distinta entre adultos y juveniles. Todo ello sugiere que el ensamblaje de la diversidad en los bosque montanos andinos está controlado por procesos deterministas más que por procesos neutrales.

Para responder el segundo objetivo se estudiaron los efectos de la dependencia negativa de la densidad (DND) y la heterogeneidad ambiental en las poblaciones de dos especies de helechos arborescentes abundantes, *Cyathea caracasana* y *Alsophila engelii*, y cómo estos efectos cambian a través de un gradiente sucesional. Los patrones de especies albergan información sobre procesos tales como la competencia que puede ser revelado fácilmente utilizando técnicas de análisis de patrones punto. Sin embargo, su detección puede ser difícil debido a los efectos de factores de confusión heterogeneidad del hábitat. Aquí, empleamos funciones K y funciones de correlación de par homogéneas y no homogéneas para cuantificar el cambio en el patrón espacial de diferentes clases de tamaño con un diseño de casos-contróles para estudiar las asociaciones entre helechos arborescentes jóvenes y adultos. Usando estimaciones espaciales de la biomasa de los cuatro tipos de gremios ecológicos (PVC, PVL, TPS, TS) como covariables, hemos ajustado modelos de Poisson heterogéneos a los patrones de puntos de de los helechos juveniles y los adultos y hemos explorado además la existencia de dependencia del hábitat en estos patrones. Nuestro estudio reveló efectos de la DND para *C. caracasana* y un fuerte filtrado ambiental que subyace al patrón de *A. engelii*. Encontramos también que las poblaciones de adultos y

juveniles de ambas especies respondieron de manera diferente a la heterogeneidad del hábitat y en la mayoría de los casos esta heterogeneidad se asoció con la distribución espacial de la biomasa de los cuatro tipos de gremios. Estos resultados muestran la eficacia de controlar los efectos de la heterogeneidad ambiental para evitar su confusión con los patrones derivados de interacciones biológicas cuando se estudia la DND y demuestran la utilidad de los mapas de covariables derivados de comunidades biológicas como resumen de la heterogeneidad ambiental.

Para nuestro tercer objetivo nos centramos en explorar cómo influyen las especies más abundantes en la organización espacial de la diversidad a lo largo de un gradiente sucesional en el bosque montano del sur del Ecuador. Para ello utilizamos la función ISAR (Individual Species Area Relationship). Encontramos que la frecuencia de especies neutras, repulsoras y acumuladoras de diversidad taxonómica varía dependiendo del grado de sucesión. Además se comprobó que la mayoría de los gremios forestales se comportó de forma neutral, pero la proporción de acumuladores, aumentó al avanzar la sucesión hacia estados más maduros, lo que indica el establecimiento de fuertes procesos competitivos a medida que avanza la sucesión y la mayor importancia del papel de las especies individuales en dichos estados.

Finalmente, examinamos el efecto de la vecindad taxonómica y filogenética, así como la estrategia de vida, sobre la incidencia de la herbivoría y el parasitismo en las poblaciones de brinzales de tres fragmentos forestales en una secuencia sucesional del bosque montano húmedo. Evaluamos además los efectos de herbivoría, parasitismo, estrategia de vida y diferentes indicadores de la vecindad sobre la supervivencia de los brinzales. Por último contrastamos la posible existencia de una tendencia compensatoria de la comunidad (CCT)

a nivel de fragmento forestal. Nuestros análisis no consiguieron detectar una CCT pero si pusieron de manifiesto la existencia de efectos locales de dependencia negativa de la densidad. Por ejemplo, la presencia de herbivoría y parasitismo sobre los brinzales se relacionó significativamente con una menor supervivencia de estos. Por otro lado, indicadores del efecto de la vecindad como la densidad de brinzales del mismo género y el área basal de árboles vecinos del mismo género incrementaron la prevalencia de la herbivoría o el parasitismo en los brinzales. El incremento de la incidencia de la herbivoría o el parasitismo no está exclusivamente ligado a tener una vecindad taxonómicamente idéntica (vecinos de la misma especie) sino que categorías taxonómicas más laxas como el "género" o simplemente relaciones de semejanza filogenética son capaces de predecir los efectos negativos de la vecindad. Los efectos detectados variaron en los diferentes grupos funcionales distinguidos. Los resultados que hemos obtenido en este trabajo parecen indicar que el funcionamiento de las comunidades de brinzales del bosque montano tropical no difiere mucho del reportado para comunidades de plántulas en otros bosques tropicales y cumple las predicciones de la hipótesis de Janzen y Connell, aunque matizadas por la mayor resistencia de los brinzales al efecto de herbivoría y parasitismo.

SUMMARY

Many studies have described the composition and diversity of tropical montane forests, but the different spatial patterns and types of relationships between species or between functional groups has been poorly documented. This work was made in three completely surveyed forest plots at Biological Station "Chamusquin" (Zamora Chinchipe, Ecuador). Our main objective was to know the spatial structure and dynamics of the tropical montane forest in southern Ecuador, as well as the biotic interactions and abiotic constraints affecting this dynamic. More specifically, we aimed to understand the spatial patterns of ecological guilds; to explore the influence of negative density dependence on two species of tree ferns (Cyatheaceae); to determine whether some species or ecological groups structure spatially plant diversity in these forests; and to test the effects of biological neighborhood on the incidence of herbivory and parasitism and on the survival of saplings. We mapped within each plot all trees with DBH ≥ 5 cm. Besides, surface data variables and soil samples they were taken. The species found were classified according to their biological characteristics in four forest guilds: shade-tolerant (ST), partial shade tolerant (PST), long-lived pioneer (LLP) and short-lived pioneer (SLP). To analyze the spatial patterns of the ecological guilds, we employed the inhomogeneous version of Ripley's K-function and adjusted heterogeneity surfaces based on the spatial variation of the measured environmental variables. The results showed that both the relative frequency of each functional guild as well as their spatial pattern varied throughout succession and that the spatial pattern is explained by environmental variation. In addition, both spatial pattern and the response to spatial variation of each guild varied throughout ontogeny. All in all suggest that diversity assembly in the studied forests is ruled by deterministic instead of neutral processes.

We also addressed the negative effects of density dependence (NDD) and environmental heterogeneity in populations of two species of abundant tree ferns, *Cyathea caracasana* and *Alsophila engelii*, and how these effects change across a successional gradient.. Here, we used homogeneous and inhomogeneous K and pair-correlation functions to quantify the change in the spatial pattern of different size classes with a case-control design to study associations between young and adult tree ferns. Using spatial estimates of the biomass of the four types of ecological guilds (SLP, LLP, PST, ST) as co-variables, we fitted heterogeneous Poisson models to juvenile and adult tree fern point patterns and explored the existence of habitat dependence. Our study revealed NDD effects for *C. caracasana* and strong environmental filtering underlying the pattern of *A. engelii*. We found that adult and juvenile populations of both species responded differently to habitat heterogeneity and in most cases this heterogeneity was associated with the spatial distribution of biomass of the four functional tree types. These findings show the effectiveness of factoring out environmental heterogeneity to avoid confounding factors when studying NDD and demonstrate the usefulness of covariate maps derived from mapped communities.

For our third objective we focused on exploring how the most abundant species influence the spatial organization of tree diversity in these forests. For this, we used the individual species-area relationship function (ISAR). We found that the proportion of accumulator, repeller and neutral species, varied depending on the degree of succession. We found also that most guilds behaved neutrally but the proportion of accumulator guilds increased as succession advanced to more mature stages. This point, to the existence of strong competitive effects mediated by individual species in these mature forests.

Finally, we examined the effects of life strategies and taxonomic and phylogenetic neighborhood on the incidence of herbivory and parasitism in the communities of saplings in the same forest fragments. We evaluated also the effects of life strategies, herbivory, parasitism and some indicators of neighborhood on sapling survival. Finally we tested for the existences of a compensatory community trend at plot scale. We did not found a CCT but we found proof of local NND effects. For instance, the prevalence of herbivory and parasitism were related to lower sapling survival. On the other hand the density of con-generic saplings and the basal area of neighbor con-generic trees were related to a higher prevalence of herbivory or parasitism in the saplings. We demonstrated that the increase in the prevalence of herbivory or parasitism it s not exclusive of a conspecific neighborhood but instead larger taxonomic categories such as "genus" or simple phylogenetic relationships are also able to predict NND effects. The NND effects varied among functional guilds. Our results show that the dynamic of sapling communities in Ecuadorian montane forests is similar to seedling dynamics in other tropical forest and follows the predictions of Janzen-Connell hypothesis, although softened by the strong resilience of saplings in comparison to seedlings.

INTRODUCCIÓN

El Ecuador con una superficie de 283.560 km² siendo un país pequeño posee una alta diversidad de regímenes climáticos y esta variedad tiene un gran efecto en la extensión de los tipos de vegetación y en la diversidad de la flora del país (Jorgensen & León-Yáñez 1999); esto ha permitido disponer de un alto porcentaje de especies vegetales a pesar de la escasez de territorio. Esta riqueza se encuentra en su mayor parte en los bosques tropicales de la amazonía (Cerón 1993). La diversidad de especies y ambientes se debe principalmente a que es un país amazónico, y en alto grado a la presencia de la cordillera de los Andes y a que sus costas reciben la acción de las corrientes marinas del Océano Pacífico. El tercio oriental del Ecuador continental abarca la parte occidental de la cuenca del río Amazonas. El Ecuador ocupa solo el 2% de toda la cuenca amazónica. (Jorgensen & León-Yáñez, 1999).

Esta inmensa biodiversidad se pierde a una velocidad alarmante, de acuerdo con Ministerio del Ambiente, *et. al.* (2001), las tasas anuales de deforestación que se manejaron en el Ecuador durante las décadas de 1980 y 1990 varían entre 0,5 y 2,4%, lo que significa de 60.000 - 340.000 hectáreas anuales. La gravedad de la situación se manifiesta de diversas formas en las distintas regiones del país. En varios documentos se señala que la Costa es la región más afectada, no solo por el menor porcentaje de bosques naturales que quedan en comparación con otras regiones, sino porque la presión por extraer el recurso maderable es también mayor.

La Región Sur del Ecuador ha sufrido, al igual que el resto del país, las consecuencias de la deforestación con una tasa de 2.3%, siendo la madera el principal producto comercial en la mayor parte de los bosques, por lo que el aprovechamiento de unas pocas especies para

usos forestales maderables ha llevado a la sobreexplotación de estos recursos. La destrucción de la vegetación natural es un problema ambiental generalizado en la Región Sur del Ecuador, la mayor parte es realizada por colonos y campesinos que por necesidad se han visto impulsados a la destrucción de todo tipo de vegetación, principalmente, por extracción maderera y conversión a agricultura y ganadería (Bussman 2002).

Toda esta intervención humana se encuentra ignorante de los diferentes procesos ecológicos que ocurren dentro de este tipo de bosques o los conocen muy superficialmente, por lo que se desconoce las afecciones reales que pudieran tener la extracción selectiva de especies dentro de la dinámica de los bosques tropicales.

Un ejemplo de esto, la composición de las forma de vida, abundancia y riqueza de especies vegetales leñosas sufren los mayores cambios durante la sucesión secundaria del bosque (Capers *et al.* 2005).

En el bosque tropical secundario, la dinámica de plántulas puede unir las comunidades sucesionales tempranas de arbustos, árboles intolerantes a la sombra y lianas con comunidades sucesionales tardías de árboles de dosel tolerantes a la sombra, palmas y árboles de sotobosque, revelando como estas transiciones ocurren y potencialmente, permitiendo dibujar las inferencias sobre los procesos involucrados (Capers *et al.* 2005).

Los factores bióticos y los abióticos, tienen un papel protagonista en el cambio o sucesión de especies dentro del bosque tropical. Conocer estos factores específicos que influyen directamente en el establecimiento y el éxito de una especie vegetal en un determinado lugar, es importante para el diseño de planes de conservación de especies vegetales in-situ en bosques tropicales.

Muchos estudios han descrito la composición y dinámica de los bosques montanos (Bussman, 2002; Lozano, 2002; Capers *et al.* 2005), pero la estructura espacial de este tipo de bosques y los factores bióticos y abióticos que la generan esta pobremente documentada.

Dentro de este marco, nos hemos planteado las siguientes preguntas:

- Cual es la estructura y la dinámica de los bosques montanos del sur del Ecuador
- Los factores bióticos o abióticos permiten o restringen la aparición y supervivencia de nuevos individuos

OBJETIVOS

- Conocer la influencia de los factores ambientales y el nivel de sucesión en patrones espaciales de las especies y gremios ecológicos dentro de la zona de estudio.
- Conocer la influencia de la denso-dependencia negativa sobre dos especies de helechos arborescentes (Cyatheaceae).
- Conocer si existen especies o grupos ecológicos acumuladoras, repulsoras o neutras de diversidad en el área de estudio.
- Conocer cómo influye la distancia filogenetica y la densidad en el establecimiento de brinzales y la herbivoría.

METODOLOGÍA GENERAL

Descripción de la localidad y de la recopilación de datos

Se establecieron tres parcelas de aproximadamente 0,5 ha y totalmente asignan en los altos del río San Francisco, en Prov. Zamora-Chinchipe, al sur de Ecuador (Figura 1). Las parcelas se encuentran a una distancia de menos de 1 km una de otra a una altura alrededor de 2.000 msnm, en las laderas escarpadas (30°) de un impresionante desfiladero. El clima se clasifica como tropical y per-húmedo (Lehnert 2007). La media de precipitación anual es de alrededor de 4.000 mm / año (Rollenbeck 2006). Dos parcelas se encuentran en la Estación Biológica de Chamusquín la Universidad Técnica Particular de Loja (UTPL) y la tercera en la Reserva Biológica San Francisco (RBSF). Cada parcela representa las diferentes etapas de la sucesión del bosque húmedo montano tropical (Beck et al., 2007). La parcela en San Francisco (5200 m²) se encuentra en una extensa parcela de tranquilo bosque pluvial montano tropical (Beck et al., 2007), mientras que las dos parcelas en Chamusquín siguen la forma de dos fragmentos de bosque de bosque montano poco perturbado. Terreno Chamusquín A (5.610 m²) se vio gravemente afectada por un incendio forestal hace 25 años, mientras que Chamusquín B (4.366 m²) fue perturbado por trabajos de mantenimiento en la carretera Loja-Zamora alrededor de 10 años antes de que el mapeo se llevó a cabo. Se identificaron las especies en las tres parcelas y etiquetada todos los árboles individuales con un dap > 5 cm. Se midió la altura de helechos arborescentes y dap para el resto de los árboles.

También obtuvimos las coordenadas de posición (x, y) de cada individuo al cm más cercano utilizando una cinta métrica. Fueron asignados a uno de los cuatro tipos

funcionales generalmente considerados en la ecología de los bosques tropicales Todas las especies de árboles: pionero de corta duración (SLP), pionero de larga vida (LLP), sombra-tolerantes (ST) y tolerante a la sombra parcial (PST) (Turner 2004, Poorter et al. 2006).

Figura 1. Ubicación de las parcelas en el área de estudio

BIBLIOGRAFÍA

- Bussmann, R; Leischner, B. 2002. Mercado y uso de madera en el Sur de Ecuador. In: Bussmann, R.W. & S. Lange. (eds.) - Conservación de la Biodiversidad en los Andes y la Amazonía - Conservation of Biodiversity in the Andes and the Amazon, p. 651-660.
- Cerón, C., 1993. Manual de Botánica Ecuatoriana Sistemática y Métodos de Estudio. Ediciones Abya – Ayala, Quito - Ecuador. 315 p.
- Capers, R., Chazdon, R., Redondo, A., & B. Vilchez, 2005. Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests.
- De la Cruz, M; Romao, R; Escudero, A. 2005. Spatial and temporal variation in mortality of *Helianthemum squamatum* seedlings in a semiarid Mediterranean gypsum community. The Ecological Society of America (ESA) Annual Meeting, Poster Session 36: Genetics / Population Ecology, Montreal - Canada
- De la Cruz, M. 2006. Introducción al análisis de datos mapeados o algunas de las (muchas) cosas que puedo hacer si tengo coordenadas. Ecosistemas. 2006/3 20-40.
- Franklin, J; Rey, S. 2007. Spatial patterns of tropical forest trees in Western Polynesia suggest recruitment limitations during secondary succession. Journal of Tropical Ecology 23:1–11.
- Godínez, O; Angeles, G; López, L. 2007. Lluvia de semillas y emergencia de plántulas de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Hidalgo, Mexico. Revista Mexicana de Biodiversidad 78: 117-128.
- Jorgensen P; Leon – Yanes S. 1999. Catálogo de Plantas Vasculares del Ecuador. Missouri. Botanical Garden. St Louis, USA.

- Josse, C.(Edit). 2001. La biodiversidad del Ecuador. Informe 2000. Ministerio del Ambiente, EcoCiencia y UICN, Quito – Ecuador.
- Lozano, P.E. 2002. Los tipos de bosques en el sur de Ecuador. En: Aguirre, Z., J.E. Madsen, E. Cotton y H. Balslev (eds.) Botánica Austroecuatorialiana: Estudios sobre los recursos vegetales en las provincias de El Oro, Loja y Zamora. Quito, pp: 29-49.
- Ortega, C; Medina, O. 2003. Evaluación Geológica del Predio Chamusquín. Tesis de grado. UTPL, Loja, Ecuador
- Rodríguez, M.F; Puentes J.M; Cortés F. 2006. Caracterización temporal de la lluvia de semillas en un bosque nublado del cerro de Mamapacha (Boyacá - Colombia). Rev. Acad. Colomb. Cienc. 30 (117): 619-624, ISSN 0370-3908.
- Sanchez, Y; Ramirez, M. 2006. Tratamientos pregerminativos en semillas de *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit: y *Prosopis juliflora* (Sw.) DC. Revista de la Facultad de Agronomía-LUZ, vol.23, no.3, p.257-272.
- Sierra, R. 1999, Propuesta Preliminar de una Sistema de Clasificación Vegetal para el Ecuador Continental. INEFAN/GEF-BIRF/EcoCiencia. Quito, Ecuador.

CAPITULO 1

ESTRUCTURA ESPACIAL DE LOS GREMIOS DE PLANTAS LEÑOSAS DEL BOSQUE DE NEBLINA MONTANO DEL SUR DE ECUADOR

Vicuña, Rafael¹, De la Cruz, Marcelino², y Escudero, Adrián²

1- Departamento de Ciencias Naturales, Universidad Técnica Particular de Loja, CP: 11-01-608, Loja, Ecuador, Spain

2- Área de Biodiversidad y Conservación, Universidad Rey Juan Carlos, E-28933 Móstoles

Resumen

Muchos estudios han descrito la composición y diversidad de los bosques montanos tropicales, pero los patrones espaciales de especies, grupos funcionales, así como la influencia del estado sucesional en esta dinámica ha sido pobremente documentada. La presente investigación, realizada en tres parcelas de diferente grado de sucesión del bosque de la Estación Biológica “Chamusquin”, se plantea responder las siguientes preguntas: i) ¿Varía la importancia relativa (frecuencia) de las diferentes estrategias funcionales a lo largo de la sucesión? ii) ¿Varía el patrón espacial de las diferentes estrategias funcionales a lo largo de la sucesión?. iii) ¿Está el patrón espacial condicionado por factores ambientales? iv) ¿Las respuestas anteriores varían a lo largo de la ontogenia?

Para ello, dentro de cada parcela se censaron todos los individuos ≥ 5 cm de DAP y se tomaron sus coordenadas (X, Y). Además se tomó datos de variables superficiales y muestras del suelo. De acuerdo con sus características biológicas, las especies censadas se asignaron a uno de los cuatro gremios forestales: tolerantes a la sombra (TS), tolerantes parciales a la sombra (TPS), pioneras de vida larga (PVL) y pioneras de vida corta (PVC). Para responder a las preguntas propuestas se emplean funciones K de Ripley inhomogéneas, ajustando la heterogeneidad en base a la variación espacial de los parámetros ambientales medidos, además de hacer una evaluación de diferencias en el grado de agrupamiento entre árboles adultos (DAP ≥ 10 cm) y juveniles (DAP < 10 cm) dentro del mismo gremio.

Como resultado nuestro estudio ha demostrado que tanto la frecuencia relativa como el patrón espacial de las diferentes estrategias funcionales varían a lo largo de la sucesión y

que además está influido por la variación ambiental. En adición, tanto el patrón espacial como la respuesta a la variación ambiental de los diferentes gremios es distinta entre adultos y juveniles. Todo ello sugiere que el ensamblaje de la diversidad en los bosques montanos andinos está controlado por procesos deterministas más que neutrales.

Introducción

El conocimiento de cómo se mantiene la alta diversidad de especies en los bosques tropicales es uno de los temas centrales de la investigación en ecología (Chesson 2000, Wright 2002), y ha impulsado el desarrollo de numerosas hipótesis (Janzen 1970, Connell 1971, Hubbell et al. 1999, 2001, Chave et al. 2002, Giles et al. 2004, Volkov et al. 2005). Una de las más controvertidas, la teoría neutral de la biodiversidad (Hubbell 2001) predice que procesos estocásticos de inmigración y mortalidad son los únicos responsables de mantener la coexistencia de especies en estos ecosistemas a escalas espaciales finas, estando la riqueza condicionada exclusivamente por la abundancia de especies en el *pool* regional. Esta teoría descarta la influencia de procesos deterministas relacionados con las reglas de ensamblaje ecológicas (competencia facilitación) o la asociación de hábitat. Por el contrario, otros estudios han propuesto que procesos como la dinámica de claros, segregación de nicho, o la dependencia negativa de la densidad serían en mayor o menor medida responsables de estructurar la diversidad de los bosques tropicales (Wright, 2002; Zimmerman et al., 2008). Una de las líneas de investigación que más argumentos opone a la teoría neutral es la ecología funcional (Weiher & Keddy 1995; McGill et al. 2006; Westoby & Wright 2006), que asume que el ensamblaje de las comunidades ocurre en respuesta a procesos fisiológicos y funcionales y por lo tanto descarta la equivalencia entre

especies asumida por la teoría neutral. La ecología funcional se basa en la caracterización de atributos morfológicos, anatómicos y fisiológicos que resumen aspectos esenciales de la estrategia vital de las plantas y permiten predecir su comportamiento (Wright et al. 2004)

Por ejemplo, varios trabajos han mostrado la existencia de correlaciones entre la variación ambiental a lo largo de gradientes y los valores medios de determinados rasgos funcionales de la comunidad (Kraft et al. 2008; Cornwell & Ackerly 2009), lo que se ha interpretado como una prueba de la existencia de que el filtrado ambiental (la asociación de hábitat) está ligado a propiedades específicas de las especies.

La mayor parte de los trabajos que han estudiado la organización de la diversidad en bosques tropicales lo han hecho en bosques tropicales de zonas bajas (Zimmerman et al. 2008). Sin embargo, los bosques tropicales húmedos de montaña, y en concreto los bosques montanos andinos albergan la mayor diversidad de especies de plantas a nivel mundial (Barthlott et al. 1996). Desafortunadamente, los bosques montanos tropicales, son uno de los ecosistemas más frágiles y sensibles a la deforestación (Kattan et al. 1994, Restrepo y Vargas 1999) y han sido afectados por fuertes procesos de deforestación y fragmentación en las últimas décadas (Torracchi et al. 2013), de tal manera que en la actualidad muchas de sus manifestaciones se limitan a pequeños fragmentos forestales (Torracchi et al. 2013, Tapia et al. 2015). Con el objeto de profundizar en el conocimiento de estos sistemas, en el presente estudio abordamos el estudio del ensamblaje de las comunidades del bosque montano andino a lo largo de una secuencia sucesional, analizando la estructura funcional de tres fragmentos forestales con diferente estado de perturbación. Para ello empleamos técnicas de análisis espacial, que a través de la caracterización del patrón espacial de los

individuos de las especies con diferentes estrategias funcionales y su contraste con las expectativas de diversos modelos nulos permiten inferir los procesos ecológicos responsables de la misma (McIntire y Fajardo 2009). En concreto, nos preguntamos si la organización de la diversidad responde a procesos neutrales (Hubbell 2001) o por el contrario responde a procesos deterministas (Wright 2002). En el caso de que los procesos neutrales fuesen los responsables de organizar la diversidad, esperamos encontrar patrones no muy distintos entre las distintas especies, es decir, la estructura espacial sería independiente de la estrategia funcional de las mismas y no variaría a lo largo de la ontogenia. Por el contrario, si la organización responde a procesos deterministas, como por ejemplo la preferencia de hábitat (edáfico y/o lumínico), esperamos encontrar diferentes estructuras entre los diferentes grupos funcionales (Franklin y Rey 2007), además de patrones heterogéneos que reflejen una variación de la densidad en respuesta a la variación ambiental (Getzin et al. 2008). En particular, nos planteamos las siguientes cuestiones: i) ¿Varía la importancia relativa (frecuencia) de las diferentes estrategias funcionales a lo largo de la sucesión? ii) ¿Varía el patrón espacial de las diferentes estrategias funcionales a lo largo de la sucesión?. iii) ¿Está el patrón espacial condicionado por factores ambientales? iv) ¿Las respuestas anteriores varían a lo largo de la ontogenia?

Métodos

Área de estudio y toma de datos

El estudio se realizó en la cuenca del Río Zamora, en la provincia de Zamora-Chinchipe en el sur de Ecuador, en las inmediaciones de la Estación Biológica Chamusquín (EBC). El

clima en la zona es tropical hiperhúmedo (Lehnert 2007). La precipitación anual en la zona alcanza los 4000 mm (Rollenbeck 2006) y el terreno es muy inclinado, con pendientes de alrededor de 30°, que condicionan la apertura periódica de claros a causa de deslizamientos del terreno y de caída de árboles (Homeier y Breckle 2008).

Figura 1. Panorámicas de la zona de estudio. **Arriba:** Disposición de las tres parcelas de estudio y la distribución de cada una. Parcela 1: Chamusquín A. Parcela 2: Chamusquín B. Parcela 3: San Francisco. **Abajo:** Fotografía del dosel superior, del sector de San Francisco, donde se encuentra ubicada la parcela.

Entre abril y agosto del año 2005 se establecieron tres parcelas permanentes, de alrededor de 0.5 ha, en tres remanentes boscosos que representan diferentes estados sucesionales del bosque montano (Beck et al. 2007), separados unos de otros por menos de 1 km, a una altitud aproximada de 2000 m.s.n.m. (Fig.1). Una de las parcelas ("San Francisco"), de 5200 m², se situó dentro de la Reserva Biológica San Francisco, dentro de una amplia masa de bosque montano no perturbado (Beck et al. 2007). Las otras dos parcelas se instalaron en pequeños fragmentos forestales en la EBC. El remanente de la parcela "Chamusquín A" (5610 m²) resultó afectada por un incendio alrededor de 25 años antes, mientras que el remanente de la parcela "Chamusquín B" resultó alterada por las tareas de construcción y mantenimiento de la vía Loja-Zamora unos 10 años antes de instalar la parcela permanente. Para facilitar la cartografía de los individuos, en cada parcela se delimitaron 14 subparcelas de 400 m² cada una, en donde se marcaron, se identificaron, se anotó el diámetro a la altura del pecho (DAP) y se tomaron las coordenadas de todos los árboles con DAP > 5 cm (Fig. 2). Para análisis posteriores, los individuos con DAP ≥ 10 cm se clasificaron como "adultos" y los de DAP < 10 cm como "juveniles".

Grupos funcionales.

Las especies registradas se clasificaron de acuerdo a sus características biológicas en diferentes grupos funcionales. Para ello se usó una de las clasificaciones funcionales más sencillas empleadas en ecología tropical (Poorter et al. 2006) Esta clasificación se basa en la partición de un gradiente "vertical" de altura y otro "horizontal" de iluminación, que serían los principales factores responsables de la estructuración de los bosques tropicales (Turner 2001).

Figura 2. Mapas de las parcelas de estudio. CHB: Chamusquín B. CHA: Chamusquín A. SF: San Francisco. Los árboles se representan con puntos de tamaño proporcional al diámetro a la altura del pecho en 2005. Los colores representan los distintos gremios funcionales. P: pioneros de vida corta. LLP: Pioneros de vida larga. PST: Tolerantes parciales a la sombra. ST: Tolerantes a la sombra.

En el primer gradiente se pueden distinguir dos grandes grupos: especies del sotobosque, de talla pequeña, y especies de la cubierta, de gran talla. En el gradiente lumínico se distinguen las especies tolerantes a la sombra, que requieren poca luz, de las especies pioneras, que requieren luz abundante para su establecimiento y supervivencia (Turner 2001). La combinación de la partición de ambos ejes ambientales resulta en una clasificación en

cuatro grupos con claro sentido ecológico (Poorter et al. 2006, Finegan 1992; Fig. 3): especies tolerantes a la sombra (TS), que pueden establecerse y sobrevivir en la sombra; especies parcialmente tolerantes a la sombra (PTS), que se establecen en la sombra pero necesitan de la apertura de un claro para alcanzar su tamaño definitivo; especies pioneras de vida corta (PVC), que requieren elevada iluminación para su regeneración y alcanzan los 30 años, y especies pioneras de vida larga (PVL), que tienen también altos requerimientos de iluminación pero que pueden vivir más de 30 años.

Figura 3. Clasificación de las especies forestales de los bosques tropicales húmedos basada en los requerimientos de luz para la regeneración y en la estatura de los árboles adultos. tolerantes a la sombra (ST), que pueden establecerse y sobrevivir en la sombra; especies parcialmente tolerantes a la sombra (PST), que se establecen en la sombra pero necesitan de la apertura de claros para alcanzar su altura máxima; especies pioneras de vida corta (P), que requieren elevada iluminación para su regeneración y llegan a vivir 30 años, y especies pioneras de vida larga (LLP), que tienen también altos requerimientos de iluminación pero que pueden vivir más de 30 años. Adaptada de Poorter et al. (2006).

Muestreo y cartografía de variables ambientales

Dentro de cada subparcela de 400 m², fueron localizadas cuatro estaciones de muestreo en las que se registraron diferentes variables ambientales relacionadas con la dinámica sucesional y con las condiciones de fertilidad del suelo. Dentro del primer grupo se registró la inclinación de la micro-pendiente, la cobertura de rocas y la cobertura de troncos muertos, que están relacionadas con la dinámica de claros y el establecimiento de pequeños procesos erosivos dentro del bosque. En esos mismos puntos de muestreo se colectaron muestras de 200 g de suelo, con las que se determinó el valor de tres variables que permiten distinguir variaciones en la disponibilidad de nutrientes dentro de la parcela: pH (método suelo en agua, relación de 1:2,5), conductividad (mediante conductímetro, relación de 1:10) y el contenido en materia orgánica (método Walkley y Black). Con los datos registrados en los puntos de muestreo se construyeron mapas de variables ambientales (ANEXO, Fig. S1.), mediante suavizado espacial, mediante una función núcleo gaussiana, empleando la función "smooth.ppp()" de spatstat (Baddeley y Turner 2005). Además, empleando la función "bdist.pixels()" de spatstat (Baddeley y Turner 2005) se construyó para cada parcela un mapa de distancias al borde de la misma, para tener en cuenta la posible influencia del "efecto borde" (Restrepo y Vargas 1999).

Análisis espacial.

El patrón espacial de los árboles fue analizado con la función K de Ripley (Ripley, 1978; Illian et al., 2008). En un patrón de puntos homogéneo con intensidad (densidad) λ , el número medio de puntos esperado dentro de un círculo de radio r alrededor de cualquier punto del patrón es $\lambda K(r)$. Como se demostró que la mayor parte de los patrones no eran

homogéneos (es decir, que su intensidad variaba en el espacio), usamos también la la función K inhomogénea. Para calcular la función K -inhomogénea, se asume que el patrón de puntos se ha formado en dos pasos. En un primer paso se ha originado un patrón homogéneo, que en un segundo paso se ha aclarado de acuerdo con una superficie inhomogénea $\lambda(x)$, que describe las variaciones de intensidad a lo largo y ancho del área de estudio, en cualquier localización x . Esta superficie de aclareo es proporcional a la intensidad del proceso inhomogéneo (Baddeley et al. 2000). En un punto situado en la localización x , se espera, por término medio $1/\lambda(x)$ puntos del patrón homogéneo original sin aclarar. Habiendo estimado $\lambda(x)$ a partir de covariables espaciales, La función K inhomogénea se calcula como la función K homogénea pero ponderando cada punto por $\lambda(x)$ (Getzin et al. 2008).

Para facilitar la interpretación visual, representamos la función L , es decir la función K transformada por la raíz cuadrada: $L(r) = \sqrt{K(r)/\pi} - r$ (Besag, 1977). Si el patrón es Poisson homogéneo o Poisson inhomogéneo con función de intensidad $\lambda(u)$, $K(r) = K_{inhom}(r) = \pi r^2$ y $L(r) = L_{inhom}(r) = 0$. El efecto borde en ambos casos se corrige con la corrección isotrópica de Ripley (Ripley, 1978).

Test de heterogeneidad

Para determinar la existencia de heterogeneidad, realizamos en primer lugar un test CSR, tanto de los individuos "adultos" como de los individuos "juveniles" de cada gremio en cada parcela. La heterogeneidad a escalas grandes causa que existan zonas con alta densidad de individuos, lo que se traduce en incrementos significativos de los valores de la función $L(r)$ a escalas grandes (Wiegand y Moloney 2004). Desviaciones positivas de la

función L respecto a las que cabría esperar para un patrón Poisson homogéneo a escalas r mayores de la escala promedio de interacción entre individuos suele aceptarse como una confirmación de la existencia de heterogeneidad ambiental (Wiegand y Moloney 2004, Getzin et al. 2008). Varios estudios han señalado que las interacciones entre especies forestales en bosques tropicales húmedos son insignificantes o prácticamente nulas a distancias mayores de 10 m (Wiegand et al. 2007, Hubbell et al. 2001, Uriarte et al. 2004). Por lo tanto, comparamos la función L de cada clase de edad (adulto o juvenil) de cada gremio en cada parcela con el 5° valor más alto y más bajo de 199 simulaciones de un proceso Poisson homogéneo, y comprobamos la existencia de desviaciones positivas a escalas $r > 10$ m. Como las envueltas de simulación suponen la realización de contrastes múltiples y ello puede inflar el error de tipo I, realizamos además un test de bondad de ajuste siguiendo la aproximación de Loosmore y Ford (2008).

Estimación de superficies de intensidad

Para conocer el efecto de las variables ambientales registradas sobre la heterogeneidad de los patrones de los diferentes gremios, ajustamos modelos Poisson inhomogéneos con la función `ppm()` de `spatstat` (Baddeley y Turner 2005). Esta función ajusta la intensidad del patrón de puntos como una función log-linear de una o varias covariables, mediante la maximización de la verosimilitud (Baddely y Turner 2000) de manera similar al ajuste de un modelo lineal generalizado (GLM). La estrategia de ajuste consistió en incluir todas las covariables registradas (Fig. S1) y elegir las que mejor describían el patrón mediante un algoritmo de selección paso a paso ("*stepwise*") pasado en el criterio de información de Akaike (AIC). Para ello empleamos la función `step()` del paquete `stats` (R Core Team 2015).

Evaluación espacial de los modelos de heterogeneidad.

Para evaluar si los modelos ajustados a las covariables ambientales describen adecuadamente la heterogeneidad de los patrones, realizamos una evaluación "espacial" de los mismos. Esta evaluación consistió en comparar la función K inhomogénea de cada patrón con la función esperada para un el proceso Poisson inhomogéneo ajustado a cada uno. Esta evaluación es similar al típico test de aleatoriedad espacial completa (CSR), es decir, a calcular envueltas de simulación para patrones aleatorios, pero en este caso derivadas de un proceso Poisson inhomogéneo. Para ello, los modelos log-lineares ajustados se usaron como superficies de intensidad $\lambda(x)$. Las simulaciones en el caso de un patrón inhomogéneo consisten en generar en primer lugar un patrón Poisson homogéneo y a continuación en eliminar los puntos del mismo con probabilidad $1/\lambda(x)$. Si el modelo ajustado describe adecuadamente la heterogeneidad del patrón, para distancias $r > 10$ m, la función K observada debería quedar dentro de las envueltas simuladas.

Diferencias de agrupamiento entre adultos y juveniles

Para evaluar la existencia de diferencias en el grado de agrupamiento entre árboles adultos (DAP ≥ 10 cm) y juveniles (DAP < 10 cm) dentro del mismo gremio, empleamos diferencias de funciones, es decir $K_a(r) - K_j(r)$, siendo $K_a(r)$ y $K_j(r)$ las funciones K de adultos y juveniles, respectivamente. Si los patrones son similares (es decir, si no hay diferencias de agrupamiento), $K_a(r) - K_j(r) = 0$. Para contrastar la significación de las diferencias, empleamos un modelo nulo de etiquetado aleatorio, en el que las etiquetas "adulto" y "juvenil" se permutan libremente sobre las coordenadas de los árboles de cada gremio (Getzin et al., 2008). Desviaciones a escalas espaciales grandes indicarían

respuestas diferentes a la heterogeneidad ambiental entre adultos y juveniles; desviaciones positivas a escalas pequeñas indicarían un incremento del agrupamiento con la edad (el tamaño) de los individuos, y desviaciones negativas a escalas pequeñas indicarían la existencia de fenómenos competitivos (aclareo) al avanzar la ontogenia.

Resultados

Se registraron un total de 2955 árboles, pertenecientes a 51 familias y 259 especies (y/o morfoespecies) (Tabla S1). Las diez especies más abundantes fueron *Alsophila engelii* (Cyatheaceae, 473 individuos), *Cyathea caracasana* (Cyatheaceae, 308 individuos), *Viburnum stipitatum* (Adoxaceae, 110), *Heliocarpus americanus* (Malvaceae, 93), *Critoniopsis floribunda* (Asteraceae, 92), *Turpinia occidentalis* (Staphyleaceae, 63), *Clethra revoluta* (Clethraceae, 51), *Tibouchina lepidota* (Melastomataceae, 39), y *Miconia cladonia* (Melastomataceae, 38).

Las familias con más especies fueron Rubiaceae y Melastomataceae con 23 especies cada una, así mismo existen otras familias con un considerable número de especies como son Euphorbiaceae con 21 especies y Lauraceae con 15 especies.

Del total de especies, 21 se encuentran en las tres parcelas, 56 aparecieron sólo en dos parcelas y 182 aparecieron sólo en una parcela (45 en la zona B, 58 en la zona A y 79 en San Francisco). Así mismo del total de individuos de todas las especies, 827 están en San Francisco 1506, están en Zona A y 622 están en Zona B.

La mayoría de las especies pertenecieron a los gremios "pioneros de vida larga" y "tolerantes parciales a la sombra" (86 y 73 respectivamente); el resto de especies (56 y 44) pertenecen a los gremios de "tolerantes a la sombra" y "pioneros de vida corta" respectivamente. Desde el punto de vista del número de individuos, el menos abundante fue el de "tolerantes a la sombra", y los otros mantuvieron el mismo orden que respecto a la riqueza de especies (Tabla 1).

Tabla 1. Número de especies e individuos (porcentaje entre paréntesis) encontrados para los diferentes gremios en las tres parcelas estudiadas. P: pioneros de vida corta, LLP: pioneros de vida larga. PST: tolerantes-parciales a la sombra. ST: tolerantes a la sombra.

	P	LLP	PST	ST
Nº especies	44 (17%)	86 (33%)	73 (28%)	56 (22%)
Nº individuos	502 (17%)	1433 (48%)	524 (17%)	496 (17%)

La abundancia de árboles de los diferentes gremios no fue independiente de la zona ($\chi^2 = 176.32$, $df = 6$, $p\text{-valor} < 0.0001$), ni considerando tan sólo los árboles "adultos" ($\chi^2 = 141.04$, $df = 6$, $p\text{-valor} < 0.0001$) ni los "juveniles" ($\chi^2 = 65.68$, $df = 6$, $p\text{-valor} < 0.0001$) (Fig. 4).

Figura 4. Gráficos mosaico con la abundancia de árboles de cada gremio (LLP: Pioneros de vida larga. P: Pioneros de vida corta. PST: tolerantes parciales a la sombra. ST: tolerantes a la sombra) presentes en las diferentes zonas (ZB: Chamusquín B, etapa sucesional temprana; ZA: Chamusquín A, sucesional intermedia; SF: San Francisco, sucesional avanzada). El tamaño de las teselas es proporcional a la abundancia de árboles en cada categoría. Los colores representan el valor de los residuos estandarizados respecto al valor esperado para una distribución independiente de los gremios entre las zonas. Tonos azulados: desviaciones positivas. Tonos rojizos: desviaciones negativas. Tonos grises: desviaciones no significativas. **A)** TOTAL: mosaico para todos los árboles (n= 2501). **B)** Juveniles: mosaico para los árboles con diámetro dap < 10 cm (n=1347 individuos). **C)** Adultos: mosaico para los árboles con diámetro dap $\geq$ 10 cm (n=1154).

Figura 5. Test CSR del patrón espacial de los árboles de cada gremio (LLP: pioneros de vida larga; P: pioneros, PST: tolerantes-parciales a la sombra; ST: tolerantes a la sombra) en cada una de las tres parcelas estudiadas (Chamusquín B: estado sucesional temprano; Chamusquín A: estado sucesional intermedio; San Francisco: estado sucesional avanzado). La curva negra representa la función $L(r)$ observada; la roja representa el valor esperado para un patrón CSR y las bandas grises representan las envueltas de simulación de 199 patrones CSR. p : p -valor del test de bondad de ajuste de Loosmore y Ford. Nótese la diferente escala del eje y y para LLP en Chamusquín B.

En la parcela Chamusquín B (zona sucesional temprana) hubo un exceso de árboles pioneros de vida corta mientras que los pioneros de vida larga y los tolerantes a la sombra aparecieron con menor frecuencia a lo esperado. En Chamusquín A (zona sucesional intermedia), el exceso fue de pioneros de vida larga y por el contrario, los pioneros de vida corta a aparecieron con menos frecuencia de lo esperado. En San Francisco (zona

sucesional avanzada) predominaron en exceso los tolerantes a la sombra y hubo escasez de pioneros de vida corta (Fig. 4 A). Al analizar la distribución por clases de tamaño, se observó que para los adultos ($DAP \geq 10$ cm) se repetían los resultados anteriores en Chamusquín B, mientras que la desviación positiva para los pioneros de vida larga (LLP) desaparecía en Chamusquín A y aparecía en San Francisco, manteniéndose las mismas proporciones relativas encontradas para el resto de gremios en el análisis anterior (Fig. 4 C). En el caso de los juveniles ($DAP < 10$ cm), y en relación a los resultados encontrados para el total de árboles, se detectó un exceso de tolerantes parciales a la sombra en Chamusquín B, desapareció la escasez de pioneros de vida corta pero apareció para los tolerantes parciales a la sombra en Chamusquín A y, con excepción de los tolerantes a la sombra, cambiaron las frecuencias relativas de todos los gremios en San Francisco (Fig. 4 B).

Patrón espacial y modelización de la heterogeneidad

El test CSR mostró que en las tres parcelas todos los gremios presentaban una distribución no aleatoria, compatible con agregación virtual (patrón inhomogéneo) (Fig. 5) y esto mismo se repetía para las poblaciones de individuos adultos y juveniles (Figs. S2 y S3). Los mapas de variables ambientales consiguieron explicar la heterogeneidad de los individuos adultos en todos los casos (Fig. 6). En el caso de los juveniles se consiguió explicar la heterogeneidad excepto en el caso de los pioneros de vida larga (LLP) y tolerantes a la sombra (ST) en Chamusquín A y San Francisco (Fig. 7). En el caso de los adultos, las variables que entraron con mayor frecuencia en los modelos de heterogeneidad fueron la materia orgánica, la distancia al borde y la pendiente (Tabla 2). En el caso de los modelos

de heterogeneidad para los juveniles, las variables seleccionadas más frecuentemente fueron la distancia al borde, la materia orgánica y la cobertura de troncos (Tabla 3).

Tabla 2. Coeficientes de los modelos ajustados para explicar la heterogeneidad en la distribución espacial de los árboles adultos (DAP $\geq$ 10 cm) de cada gremio (LLP: pioneros de vida larga; P: pioneros, PST: tolerantes-parciales a la sombra; ST: tolerantes a la sombra) en cada una de las tres parcelas estudiadas (Chamusquín B: estado sucesional temprano; Chamusquín A: estado sucesional intermedio; San Francisco: estado sucesional avanzado). Dist.b.: distancia al borde de la parcela. m.o.: materia orgánica. Coef.: coeficiente ajustado. E.S.: error estándar. La significación de los coeficientes está indicada por los asteriscos (*: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$)

	LLP		P		PST		ST	
	Coef.	E.S.	Coef.	E.S.	Coef.	E.S.	Coef.	E.S.
Chamusquín B								
conductividad					-	0.023 **	-	0.059
dist.b.			0.031	0.018	0.061		0.097	
m.o.	0.285	0.159			-	0.032 **	0.077	0.034 *
pH					0.090			
Pendiente					-	0.067 **	-	0.115
Piedras			0.596	0.101 ***	0.183		0.219	
Troncos	0.612	0.413			-	0.362 ***		
					1.420			
Chamusquín A								
conductividad			0.211	0.126				
dist.b.					-	0.023	-	0.026
m.o.			-	0.331 **	0.041		0.041	
pH	-	1.155 *	0.962					
Pendiente	2.922		-	0.039 *				
			0.097					
San Francisco								
conductividad							0.046	0.020 *
dist.b.			0.051	0.023 *				
m.o.			0.252	0.070 ***	0.145	0.050 **		
pH							0.750	0.349 *
Pendiente							-	0.013 *
Troncos	-	0.344 *	0.848	0.556			0.027	
	0.725							

En cuanto a las diferencias de agrupamiento entre adultos y juveniles (Fig. 8), encontramos diferencias significativas (o marginalmente significativas) a escalas pequeñas entre adultos

y juveniles sólo para LLP y PST en Chamusquín A y P en San Francisco, en los tres casos negativas. A escalas grandes, la mayoría de los análisis mostraron una clara diferencia de agrupamiento (8 de 12), pero sólo fue significativa para LLP en Chamusquín B, P y PST en Chamusquín A y LLP en San Francisco.

Tabla 3. Coeficientes de los modelos ajustados para explicar la heterogeneidad en la distribución espacial de los árboles juveniles (DAP < 10 cm) de cada gremio (LLP: pioneros de vida larga; P: pioneros, PST: tolerantes-parciales a la sombra; ST: tolerantes a la sombra) en cada una de las tres parcelas estudiadas (Chamusquín B: estado sucesional temprano; Chamusquín A: estado sucesional intermedio; San Francisco: estado sucesional avanzado). Dist.b.: distancia al borde de la parcela. m.o.: materia orgánica. Coef.: coeficiente ajustado. E.S.: error estándar. La significación de los coeficientes está indicada por los asteriscos (*: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$)

	LLP		P		PST		ST	
	Coef.	E.S.	Coef.	E.S.	Coef.	E.S.	Coef.	E.S.
Chamusquín B								
conductividad	-	0.038 **			-	0.023		
	0.118				0.045			
dist.b.	0.038	0.023						
m.o.	0.504	0.245 *			0.291	0.103 **		
pH	1.922	1.177			2.409	0.900 **		
pendiente	-	0.084					0.107	0.066
	0.163							
piedras	-	0.344 ***					0.721	0.438
	1.180							
troncos							1.383	0.475 **
Chamusquín A								
conductividad	-	0.039						
	0.071							
dist.b.	-	0.012 **	-	0.028 *			-	0.028 **
	0.034		0.055				0.079	
m.o.							0.378	0.175 *
pendiente	-	0.016	-	0.036			-	0.031
	0.029		0.058				0.045	
piedras			-	0.753 **	-	0.554 **		
			2.351		1.711			
troncos	1.381	0.364 ***	2.476	0.837 **			1.094	0.751
San Francisco								
conductividad	0.033	0.023			0.057	0.028 *		
dist.b.	0.041	0.014 **						
m.o.	0.110	0.074			-	0.085	0.127	0.054 *
					0.164			
pH			-	0.433 **				
			1.187					
pendiente	-	0.015 **	0.047	0.028				
	0.038							
piedras					1.201	0.682		
troncos			1.212	0.544 *				

Discusión

Los resultados de nuestro estudio muestran que la frecuencia de estrategias funcionales a lo largo de la sucesión no es aleatoria sino que está controlada por los procesos y condiciones predominantes en cada una de las zonas (Whitmore 1989). Así, en la zona más perturbada (Chamusquín B) predominan los árboles pioneros de vida corta (P) y hay una escasez de tolerantes a la sombra (TS), mientras que en la parcela más madura hay un exceso de TS y menos P de los que existirían si la distribución de individuos de las diferentes estrategias funcionales fuese independiente del estado de sucesión. Las especies pioneras requieren de la existencia de claros bien iluminados para su establecimiento y tiene una longevidad media de alrededor de 30 años (Poorter 2006).

Esto permite inferir que buena parte de los pioneros presentes en el fragmento Chamusquín B se establecieron al poco de resultar perturbado el fragmento por las obras de acondicionamiento de la vía Loja-Zamora y permiten predecir que en breve la composición de esta parcela dejará lugar a especies de otros gremios con mayor longevidad o con menores exigencias lumínicas. La distribución de estrategias funcionales encontrada en San Francisco se corresponde con la de formaciones en estado avanzado de sucesión, donde las especies tolerantes a la sombra son las más abundantes dada su longevidad y su capacidad para establecerse bajo doseles cerrados.

Figura 6. Evaluación espacial de los modelos de variables ambientales para explicar el del patrón espacial de los árboles **adultos** ($DAP \geq 10$ cm) de cada gremio (LLP: pioneros de vida larga; P: pioneros, PST: tolerantes-parciales a la sombra; ST: tolerantes a la sombra) en cada una de las tres parcelas estudiadas (Chamusquín B: estado sucesional temprano; Chamusquín A: estado sucesional intermedio; San Francisco: estado sucesional avanzado). La curva negra representa la función $L(r)$ observada; la roja representa el valor esperado para un patrón inhomogéneo Poisson ajustado a las covariables de la tabla 2 y las bandas grises representan las envueltas de simulación de 199 patrones Poisson inhomomgéneos según los modelos de la tabla 2. p : p-valor del test de bondad de ajuste de Loosmore y Ford. Nótese la diferente escala del eje y en Chamusquín B.

El examen de la distribución de los individuos juveniles y adultos corrobora la actuación de diferentes filtros ambientales en cada una de las zonas. En el caso de los adultos, se repiten los mismos patrones encontrados para el total de árboles de los diferentes gremios en Chamusquín B, lo cual es lógico si asumimos un establecimiento coetáneo tras la

perturbación para la mayoría de los árboles pioneros. Por el contrario, el exceso de juveniles tolerantes parciales a la sombra (PST) en Chamusquín B muestran que tras la colonización inicial dominada por los P, se dan las condiciones necesarias para el establecimiento de PST. Estos árboles irán alcanzando la cubierta forestal (es decir, se transformarán en "adultos") a medida que se abran claros tras la muerte de los pioneros de vida corta.

Figura 7. Evaluación espacial de los modelos de variables ambientales para explicar el del patrón espacial de los árboles **juveniles** (DAP < 10 cm) de cada gremio (LLP: pioneros de vida larga; P: pioneros, PST: tolerantes-parciales a la sombra; ST: tolerantes a la sombra) en cada una de las tres parcelas estudiadas (Chamusquín B: estado sucesional temprano; Chamusquín A: estado sucesional intermedio; San Francisco: estado sucesional avanzado). La curva negra representa la función $L(r)$ observada; la roja representa el valor esperado para un patrón inhomogéneo Poisson ajustado a las covariables de la tabla3 y las bandas grises representan las envueltas de simulación de 199 patrones Poisson inhomomgéneos según los modelos de la tabla3. p : p-valor del test de bondad de ajuste de Loosmore y Ford.

Es también ilustrativa la sobre-representación de pioneros de vida larga (LLP) entre los árboles adultos en San Francisco. Asumimos que estos árboles, más longevos que el resto de pioneros, son lo que queda de lo que se instaló tras algún tipo de perturbación en este bosque. En efecto, la apertura de claros una vez que la cubierta forestal se ha cerrado tras la sucesión es un fenómeno que se da con cierta periodicidad en este territorio (Homeier y Breckle 2008). Por el contrario, la escasez de LLP y el exceso de PST Y ST entre los juveniles de San Francisco, muestra que el reclutamiento más reciente se está produciendo en condiciones de baja perturbación y baja incidencia lumínica (Whitmore 1989, Welden et al. 1991, Franklin 2003). Los análisis espaciales mostraron que los árboles de todos los gremios presentaron un patrón espacial heterogéneo. La existencia de un patrón espacial heterogéneo en escalas espaciales grandes se considera una prueba de la respuesta de los árboles a la variabilidad ambiental (Wiegand y Moloney 2004, Getzin et al. 2008). El ajuste posterior de los procesos Poisson inhomogéneos mostró cómo varias de las variables ambientales consideradas explicaron satisfactoriamente las variaciones de intensidad de los árboles de los diferentes gremios (de todos los árboles adultos y de la mayoría de árboles juveniles). Las variables implicadas estuvieron relacionadas tanto con la fertilidad (materia orgánica) como con la dinámica de la perturbación (pendiente, cobertura de troncos y distancia al borde). Algunos de los resultados obtenidos aquí son corroboran la explicación que hemos dado a la variación de frecuencias de árboles de los diferentes gremios en las diferentes parcelas. Por ejemplo, en San Francisco, la intensidad de adultos LLP respondió negativamente a la concentración de troncos (indicador de perturbación reciente), lo que parece concordar con un establecimiento antiguo. Por el contrario, la intensidad de tolerantes a la sombra (ST) y tolerantes parciales a la sombra (PST) fue explicada por factores relacionados con la fertilidad (materia orgánica pH, conductividad) y

baja perturbación (efecto negativo de la pendiente). En el caso de la intensidad de pioneros de vida corta juveniles, su intensidad mostró un efecto significativo (positivo) de la concentración de troncos, indicando su asociación con perturbaciones recientes.

Figura 8. Diferencia de agrupamiento entre los árboles adultos ($DAP \geq 10$ cm) y juveniles ($DAP < 10$ cm) de cada gremio (LLP: pioneros de vida larga; P: pioneros, PST: tolerantes-parciales a la sombra; ST: tolerantes a la sombra) en cada una de las tres parcelas estudiadas (Chamusquín B: estado sucesional temprano; Chamusquín A: estado sucesional intermedio; San Francisco: estado sucesional avanzado). La curva negra representa la diferencia observada entre las funciones K de adultos $[K_a(r)]$ y juveniles $[K_j(r)]$ observada; la roja representa el valor esperado en caso de que no existiesen diferencias de agrupamiento. Las bandas grises representan las envueltas de simulación de 199 permutaciones aleatorias de las marcas "adulto" y juvenil" sobre el patrón de cada gremio.. p : p-valor del test de bondad de ajuste (GoF) de Loosmore y Ford. En la parte superior de cada gráfico, GoF para "escala "pequeña" ($r=0-7$ m). En la parte inferior, GoF para "escala "grande" ($r=7-15$ m).

Curiosamente, los gremios para los que no se consiguió explicar la heterogeneidad fueron siempre los mismos, LLP y ST, en las dos parcelas más avanzadas (Chamusquín A y San

Francisco), lo que sugiere que están respondiendo a alguna variable que no hemos considerado en nuestro estudio. Los juveniles de estos dos gremios (en Chamusquín A) son además los que mostraron un agrupamiento mayor (a escalas pequeñas) que el de los adultos, lo que indicaría que además de responder a la variación ambiental experimentan una fuerte competencia intra-específica a lo largo de la ontogenia.

En resumen, nuestro estudio ha demostrado que tanto la frecuencia relativa como el patrón espacial de las diferentes estrategias funcionales varían a lo largo de la sucesión y que además está influido por la variación ambiental. En adición, tanto el patrón espacial como la respuesta a la variación ambiental de los diferentes gremios es distinta entre adultos y juveniles. Todo ello sugiere que el ensamblaje de la diversidad en los bosque montanos andinos está controlado por procesos deterministas (Wright, 2002) más que neutrales (Hubbell 2001).

Bibliografía.

- Baddeley A. J., Møller, J., Waagepetersen, R., 2000 Non- and semi-parametric estimation of interaction in inhomogeneous point patterns. Stat. Neerl. 54, 329-350.
- Baddeley A., Turner, R. 2005. Spatstat: An R Package for Analyzing Spatial Point
- Barthlott, W., W. Lauer & A. Placke. 1996. Global distribution of species diversity in vascular plants: towards a map of phytodiversity. Erdkunde 50: 317-327
- Beck, E., Makeschin, F., Haubrich, F., Richter, M., Bendix, J., 2007. The Ecosystem (Reserva Biológica San Francisco). In: Beck, E., Bendix J., Kottke, I., Makeschin, F., Mosandl, R. (Eds.) Gradients in a Tropical Mountain Ecosystem of

- Chave, J. et al. 2002. Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. *Am. Nat.* 159: 1–23.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: Den Boer, P. J. and Gradwell, G. (eds), *Dynamics of populations*. PUDOC, pp. 298–312.
- Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecol. Monogr.*, 79, 109-126. Ecuador. Springer, Berlin, Heidelberg; New York, pp. 1-14.
- Finegan B. 1992. Bases ecológicas para la silvicultura. Tema 1. V curso internacional sobre silvicultura y manejo de bosques tropicales.
- Frankiln, J. & Rey, S. 2007. Spatial patterns of tropical forest trees in Western Polynesia suggest recruitment limitations during secondary succession *Journal of Tropical Ecology* 23:1–11.
- Franklin, J. 2003. Regeneration and growth of pioneer and shade tolerant rain forest trees in Tonga. *New Zealand Journal of Botany* 41:669–684.
- Getzin S., Wiegand, T., Wiegand, K., He, F., 2008. Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. *J. Ecol.* 96, 807-820.
- Giles, E. L. J. et al. 2004. Why do some tropical forests have so many species of trees ? *Biotropica* 36: 447–473.
- Homeier, J., Breckle, S.W., 2008. Gap-dynamics in a tropical montane forest in South Ecuador. En: Beck, E., Bendix, J., Kottke, I., Makeschin, F., Mosandl, R. (Eds.), *Gradients in a Tropical Mountain Ecosystem of Ecuador*. Ecological Studies, vol. 198. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 311–317 (Chapter 23)

- Hubbell, S. P. 2001. A unified theory of biodiversity and biogeography. Princeton Univ. Press.
- Hubbell, S. P. et al. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest.– *Science* 283: 554–557.
- Illian J., Penttinen, A., Stoyan, H., Stoyan, D., 2008. Statistical Analysis and Modelling of Spatial Point Patterns. John Wiley & Sons, Chichester.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *Am. Nat.* 104: 501–528.
- Kattan, G.H., Álvarez-Lopez, H y M. Giraldo. 1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. *Conservation Biology*. 8: 138-146.
- Kraft, N.J.B., Valencia, R. & Ackerly, D.D. (2008). Functional traits and niche based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322, 580-582.
- Loosmore, N.B., Ford, E.D., 2006. Statistical Inference Using the G or K Point Pattern Spatial Statistics. *Ecology* 87, 1925-1931.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.*, 21, 178-185.
- McIntire, E.J.B. & Fajardo, A. (2009). Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology* 90, 46-56. *Patterns. J. Stat. Softw.* 12, 1-42.
- Poorter, L., L. Bongers, and F. Bongers. 2006. Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* 87 (5):1289–1301.

- Restrepo, C., Vargas, A., 1999. Seeds and seedlings of twoneotropical montane understory shrubs respond differently to anthropogenic edges and treefall gaps. *Oecologia* 119: 419–426.
- Ripley, B. D., 1978. Spectral analysis and the analysis of pattern in plant communities. *J. Ecol.* 66, 965-981.
- Tapia-Armijos MF, Homeier J, Espinosa CI, 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. doi:10.1371/journal.pone.0133701
- Torracchi E., M. F. Tapia, Escudero A. & de la Cruz M. 2013. Deforestación en una región montañosa megadiversa en los Andes: dinámica del paisaje en el sur de Ecuador en De la Cruz, M. y Maestre, F. T. (eds). *Avances en el análisis espacial de Datos Ecológicos: Aspectos Metodológicos y Aplicados*. ECESPA- Asociación Española de Ecología Terrestre. Móstoles. pp. 275–289.
- Turner, I. M. 2001. *The ecology of trees in the tropical rainforest*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Uriarte M., R. Condit, C. Canham, and S. Hubbell. 2004. A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbours matter? *Journal of Ecology* 92, 348–360
- Volkov, I. et al. 2005. Density dependence explains tree species abundance and diversity in tropical forests. *Nature* 438: 658–661
- Weiher, E. & Keddy, P.A. (1995). Assembly rules, null models, and trait dispersion - new questions front old patterns. *Oikos*, 74, 159-164.

- Welden, C. W.; Hewett, S. W.; Hubbell, S. P.; Foster, R. B. 1991: Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a neo tropical forest. *Ecology* 72: 35-50.
- Westoby, M. & Wright, I.J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends Ecol. Evol.*, 21, 261-268.
- Whitmore, T. C. 1989b: Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70: 536-538.
- Wiegand, T., Moloney, K.A., 2004. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104, 209-229.
- Wiegand T., S. Gunatilleke, N. Gunatilleke, and T. Okuda. 2007. Analyzing the spatial structure of a sri lankan tree species with multiple scales of clustering. *Ecology*, 88(12), 2007, pp. 3088–3102
- Wright, J., 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130, 1–14.
- Wright, S.J., Kitajima, K., Kraft, N.J.B., Reich, P.B., Wright, I.J., Bunker, D.E. *et al.* (2010). Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 91, 3664-3674.
- Zimmerman, J.K., Thompson, J., Brokaw, N., 2008. Large tropical forest dynamics plots: testing explanations for the maintenance of species diversity. En: Carson, W., Schnitzer, S. (Eds.), *Tropical Forest Community Ecology*. Blackwell Publications, Blackwell, Oxford, pp. 98–117.

CAPITULO 2

NEGATIVE DENSITY DEPENDENCE AND ENVIRONMENTAL HETEROGENEITY EFFECTS ON TREE FERNS ACROSS SUCCESSION IN A TROPICAL MONTANE FOREST

Chacón-Labela, Julia¹, De la Cruz, Marcelino ¹, Vicuña, Rafael², Tapia, Karla ² and
Escudero, Adrián¹

1- Área de Biodiversidad y Conservación, Universidad Rey Juan Carlos, E-28933
Móstoles, Spain

2- Instituto de Ecología, Universidad Técnica Particular de Loja, CP: 11-01-608, Loja,
Ecuador

Artículo Publicado en: Perspectives in Plant Ecology,
Evolution and Systematics 16 (2014) 52–63

Abstract

Although tree ferns are an important component of temperate and tropical forests, very little is known about their ecology. Their peculiar biology (e.g., dispersal by spores and two-phase life cycle) makes it difficult to extrapolate current knowledge on the ecology of other tree species to tree ferns. In this paper, we studied the effects of negative density dependence (NDD) and environmental heterogeneity on populations of two abundant tree fern species, *Cyathea caracasana* and *Alsophila engelii*, and how these effects change across a successional gradient. Species patterns harbor information on processes such as competition that can be easily revealed using point pattern analysis techniques. However, its detection may be difficult due to the confounded effects of habitat heterogeneity. Here, we mapped three forest plots along a successional gradient in the montane forests of Southern Ecuador. We employed homogeneous and inhomogeneous K and pair correlation functions to quantify the change in the spatial pattern of different size classes and a case-control design to study associations between juvenile and adult tree ferns. Using spatial estimates of the biomass of four functional tree types (short- and long-lived pioneer, shade- and partial shade-tolerant) as covariates, we fitted heterogeneous Poisson models to the point pattern of juvenile and adult tree ferns and explored the existence of habitat dependencies on these patterns. Our study revealed NDD effects for *C. caracasana* and strong environmental filtering underlying the pattern of *A. engelii*. We found that adult and juvenile populations of both species responded differently to habitat heterogeneity and in most cases this heterogeneity was associated with the spatial distribution of biomass of the four functional tree types. These findings show the effectiveness of factoring out

environmental heterogeneity to avoid confounding factors when studying NDD and demonstrate the usefulness of covariate maps derived from mapped communities.

Key-words: negative density dependence; large-scale heterogeneity; case-control; point pattern analysis; tree ferns.

Introduction

Determining the processes that promote species coexistence and the maintenance of high diversity is a central issue in ecology, especially in mega diverse tropical forests (Wright 2002). Previous studies have proposed several processes including gap dynamics, niche segregation, ecological drift and negative density dependent relationships (Wright 2002, Zimmerman et al. 2008).

Negative density dependence (NDD) reduces the aggregation of conspecifics affecting especially early life stages such as saplings or seedlings when they occur in high densities or near conspecific adults. Resource competition among congeners and the abundance of specialist pathogens and herbivores increase with density resulting in depressed recruitment in the close vicinity of adults (for a recent review see Terborgh 2012). It is hypothesized that NDD enhances plant diversity by making space available for other plant species (Janzen 1970, Connell 1971). However, NDD effects may be difficult to detect due to the confounding effects of habitat heterogeneity (e.g., habitat filtering), which can affect both adult and juvenile density irrespective of plant-plant interactions.

Tree ferns represent a conspicuous fraction of tropical, temperate and cool wet forests (Smale et al. 1997, Bellingham et al. 1999). Surprisingly, few studies have focused on this biological component (Kramer 1993, Marquez et al. 1997, Arens 2001, Jones et al. 2007,

Bystriakova et al. 2011) compared to flowering species. Unfortunately, our knowledge on NDD and habitat filtering in other trees cannot be directly applied to tree ferns, as these organisms present two independent life phases (a tiny and relatively simple gametophyte and a well-developed, conspicuous sporophyte) with different biotic and abiotic filters and ecological determinants of their performance (Watkins et al. 2007). To gain insight on how plant diversity is assembled in these forests, we need to address the challenging question of how and where tree ferns recruit.

In this study, we explored the spatial patterns of two abundant tree ferns, *Cyathea caracasana* and *Alsophila engelii*, in three contrasting successional stages in a montane tropical forest in southern Ecuador. Our aim was to determine if negative density dependence exists in the studied populations, as widely-reported for tropical trees, and if so, to separate the effects of this process from those of other drivers of coexistence, such as habitat filtering or plant-plant interactions (Law et al. 2009). In order to do this, we used recent techniques of spatial point pattern analysis (Wiegand and Moloney 2004).

Spatial patterns are known to be responses to some underlying ecological processes (McIntire and Fajardo 2009), and negative density dependent processes are probably among those with a more evident spatial signal (Kenkel 1988, Moeur 1997, Plotkin et al. 2002). When NDD operates, adults appear spaced as a function of the intensity of negative dependence and are less aggregated than juveniles (Janzen 1970, Stoll and Bergius 2005). Consequently, the existence of NDD and its effects can be determined by analyzing changes in spatial patterns over time (Sternner et al. 1986, Kenkel 1988, Moeur 1997, Getzin et al. 2008, Murrell 2009) or by comparing the spatial distribution of individuals of different ages when no mortality data are available (Getzin et al. 2008, Zhu et al. 2010,

Bagchi et al. 2011). Although spatial point pattern analysis is an efficient tool for revealing NDD effects, spatial patterns may also be the result of first-order effects (i.e. coarse scale habitat heterogeneity) operating simultaneously in the community (Chapin et al. 1989, He and Duncan 2000, Wright 2002, Wiegand et al. 2007, Murrell 2009). For example, heterogeneity can cause higher densities of individuals in favorable sites due to microhabitat differences and plant preferences, or higher mortality and poor growth in less favorable sites (Purves and Law 2002, Wright 2002, Getzin et al. 2008, Murrell 2009). However, a clear separation of these two processes and their effects may not always be feasible (Law et al. 2009). For example, plant aggregation could be due to locally suitable environment, which is the opposite of what we would expect under NDD, leading to an increase in clustering along the ontogeny (Murrell 2009). Thus, in order to detect NDD effects (if present) or other spatial signals that may be influenced by plant-plant interactions, the effects of spatial heterogeneity must also be considered (Law et al. 2009). The importance of environmental heterogeneity in determining the spatial pattern of trees is being increasingly recognized and some approaches have been proposed (e.g., Wiegand et al. 2007, Getzin et al. 2008). However, few attempts have been made to explicitly test the effects of specific environmental factors (but see Bagchi et al. 2011) or community properties (e.g., spatial distribution of functional diversity, but see Perry et al. 2013) as a source of heterogeneity when studying NND or other spatial signals in plant populations.

With this in mind, we fully mapped three plots representing contrasting succession stages in an evergreen tropical montane forest in southern Ecuador. We conducted parallel analyses in successional stages as plant-plant interactions and ontogenetic necessities shift abruptly along succession in tropical forests (Franklin and Rey 2007). Some studies suggest

different tolerance to light environment among tree ferns (Bittner and Breckle 1995, Arens and Baracaldo 2000, Arens 2001, Jones et al. 2006), and both *Cyathea caracasana* and *Alsophila engelii* are long-lived pioneer species which require a high-light environment for successful establishment and survival (Arens 2001). Therefore, we used the spatial distribution of functional groups of trees with different affinity for light as a rough proxy of light conditions in this forest to account for environmental heterogeneity while examining the existence of NND effects in the populations of these two species.

We specifically aimed to determine: i) the effect of environmental heterogeneity on the spatial distribution of two age-classes (adults and juveniles) of these two tree ferns, ii) the role of NDD as a driver of their spatial pattern and iii) whether the effects of NDD and environmental heterogeneity change across succession.

The specific questions, analyses and related figures of this study are summarized in Table 1.

Materials and Methods

Site description and data collection

Three plots of approximately 0.5 ha were established and fully mapped in the upper San Francisco River in Prov. Zamora-Chinchipe, southern Ecuador. Plots were located at a distance of less than 1 km from one another at altitudes around 2000 m.a.s.l., on the steep slopes (30°) of an impressive gorge. Climate is classified as tropical and per-humid (Lehnert 2007). Mean annual precipitation is around 4000 mm/year (Rollenbeck 2006). Two plots were located in the Chamusquín Biological Station of the Universidad Técnica Particular de Loja (UTPL) and the third in the Biological Reserve San Francisco (RBSF).

Each plot represents different stages in the succession of the tropical montane rain forest (Beck et al. 2007). The plot in San Francisco (5200 m²) is located within an extensive patch of undisturbed tropical montane rainforest (Beck et al. 2007), whereas the two plots in Chamusquín follow the shape of two forest fragments of recently disturbed montane forest. Plot Chamusquín A (5610 m²) was severely affected by a forest fire 25 years ago, whereas Chamusquín B (4366 m²) was disturbed by maintenance works on the Loja-Zamora road around 10 years before the mapping took place. We identified the species in the three plots and tagged all individual trees with a dbh > 5 cm. We measured the height of tree ferns and dbh for the rest of the trees.

Figure 1. The location of the three plots in Ecuador and photograph of the San Francisco plot.

We also obtained the position coordinates (x, y) of each individual to the nearest cm using a measuring tape. All tree species were assigned to one of the four functional types usually considered in tropical forest ecology: short-lived pioneer (SLP), long-lived pioneer (LLP), shade-tolerant (ST) and partial shade-tolerant (PST) (Turner 2004, Poorter et al. 2006).

Table 1. Main questions, statistical approach, and related figures of this study

Questions	Statistical approach	Related figures
(1) Is the spatial distribution of the two tree ferns (<i>Cyathea caracasana</i> and <i>Alsophila engelii</i>) affected by large-scale environmental heterogeneity?	L-function of adults and juveniles of the two tree ferns populations, using a null-model of “complete spatial randomness” (CSR).	Fig. 3
(2) Which factors are driving the spatial heterogeneity on juveniles and adults of the two tree ferns populations, and how this factors change across succession?	a) Fit log-linear models for tree-fern intensity (density) to several maps summarizing the distribution of four functional tree types (guilds) in each forest plot. b) Inhomogeneous-L function of adults and juveniles of the two tree ferns, using the weighted-average log-linear models as estimate of the intensity function	Fig. 4 and Fig. S1. Tables 2 and 3
(3) Is NDD affecting the spatial pattern of these two tree ferns and how are the effects of NDD changing across succession?	a) Differences of K-functions and pair-correlation functions under a case-control design using a null model of random labeling. b) Differences of K-functions and pair-correlation functions under a case-control design using a <i>modified</i> random labeling null model	Figs. 5-6 and Fig S2-S3

We classified each individual tree fern as adult or juvenile on the basis of height, as age is poorly related to dbh in tree ferns since tree ferns do not undergo secondary growth (Roberts et al. 2005, Mehltreter and García-Franco 2008). Furthermore, trunk height is

frequently used as a proxy for age in tree ferns (Seiler 1981, Bittner and Breckle 1995, Seiler 1995). Individual tree ferns were classified according to the 99th percentile (h_{99}) of the distribution of individual heights (Bagchi et al. 2011). Tree ferns with a height $> h_{99} \times 2/3$ were classified as adults, while trees with a height $< h_{99} \times 1/3$ were classified as juveniles (Fig. 2). Trees with a height between $1/3$ and $2/3$ of the 99th percentile were excluded from the cohort analyses. Although these classes would probably not agree with a strict demographic classification of adults and juveniles, we used these terms following recent studies on NND in tropical forest (Bagchi et al. 2011) and for the sake of brevity.

Spatial analysis

We analyzed the spatial pattern of tree-ferns using univariate and bivariate versions of Ripley's K-function (Ripley 1976, Illian et al. 2008) and the pair-correlation function (Stoyan and Stoyan 1994, Wiegand and Moloney 2004, Illian et al. 2008). For a homogeneous point pattern where λ is pattern intensity (i.e., density), $\lambda K(r)$ is the expected number of points within a circle of radius r around an arbitrary point. Similarly, $\lambda_j K_{ij}(r)$ is defined as the expected number of type "j" points within distance r of an arbitrary type "i" point, where λ_j is the intensity of type "j" points. The pair-correlation function $g(r)$ is related to the derivative of the K function, i.e., $g(r) = K'(r) / (2\pi r)$ and can be defined as the expected number of points at a distance approximately equal to r from an arbitrary point, divided by the intensity of the pattern (Illian et al. 2008).

We also used the inhomogeneous K-function [$K_{inhom}(r)$] to account for spatial heterogeneity. To compute the inhomogeneous K-function it is assumed that the observed point pattern is generated by a two-step process, where an originally homogeneous pattern

is thinned according to an inhomogeneous thinning surface $\lambda(x)$, which only depends on the location x . This thinning surface describes the environmental heterogeneity and is proportional to the intensity of the two-step process (Baddeley et al. 2000). For a point located at x , we expect on average $1/\lambda(x)$ points for the initial, pre-thinned homogeneous pattern. Having estimated $\lambda(x)$, e.g. from environmental covariates, the inhomogeneous K is therefore calculated as the homogeneous K but weighting each data point by $1/\lambda(x)$ (Getzin et al. 2008). To facilitate visual interpretation, we used the L-function, i.e., square root transformed K : $L(r) = [K(r) / \pi]^{1/2} - r$ (Besag 1977). If the pattern is homogeneous Poisson (i.e., CSR) or inhomogeneous Poisson with intensity function $\lambda(u)$, then $K(r) = K_{inhom}(r) = \pi r^2$ and $L(r) = L_{inhom}(r) = 0$. Both homogeneous and inhomogeneous K -functions were estimated using Ripley's isotropic edge correction (Ripley 1978). All the functions were estimated up to 25 m (i.e., $r_{max} = 25$ m) with steps of 1 m.

Test of heterogeneity

To assess the existence of heterogeneity, we conducted a CSR test on the adult and juvenile tree fern populations in each plot. Large-scale heterogeneity produces locally high tree densities, which leads to significant increases in the L-function at larger scales (Wiegand and Moloney 2004). Significant positive deviations from a homogeneous Poisson process at r scales larger than the average species interaction distance are accepted as a confirmation of environmental heterogeneity (Wiegand and Moloney 2004, Getzin et al. 2008). Several studies have pointed out that species interactions in humid tropical forests decrease significantly or are negligible at distances greater than 10 m (Wiegand et al. 2007, Hubbell et al. 2001; Uriarte et al. 2004). This distance may even be smaller for tree ferns, which have smaller crowns than most trees. Thus, for each tree fern population in each plot,

we compared the L-function to the 25th lowest and highest value of 999 simulations of the homogeneous Poisson process, and looked for positive deviations for r scales > 10 m. As the simulation envelopes represent point-wise tests and this approach may inflate Type-I error, we performed a goodness-of-fit (GOF) test in the range 10-25 m using the u statistic (Diggle 2003, Loosmore and Ford 2006).

Estimation of intensity functions

For forest stand patterns which suggested large-scale heterogeneity, we fitted an inhomogeneous Poisson model to each tree fern population using the `ppm()` function of `spatstat` (Baddeley and Turner 2005).

This function fits the intensity of the observed point pattern as a log-linear function of one or several covariates maximizing likelihood (Baddeley and Turner 2000). This is done using GLM likelihood-based tools for model selection and evaluation (Baddeley and Turner 2005). When modeling point pattern intensity, covariates can take the form of a map showing the variation of the environmental factor of interest throughout the area (the window) of the pattern. Our working hypothesis was that light demands in the competing neighborhood have a clear effect on the growth and survival of these tree ferns, determining the position they can attain in the canopy to survive and reproduce. For this study, we built several covariate maps summarizing the distribution of four functional tree types in each plot: short-lived pioneer (SLP), long-lived pioneer (LLP), shade-tolerant (ST) and partial shade-tolerant (PST). These can be considered indicators of important environmental conditions, such as light availability and intensity of local interspecific competition (Turner

2004, Poorter et al. 2006). For instance, a high abundance of short-lived pioneers at a point would indicate high light availability at recruitment and local inter-specific competition.

Figure 2. Maps of the studied tree fern populations. (A) Chamusquín A. (B) Chamusquín B. (C) San Francisco. Both Chamusquín A and B plots follow the shape of two small forest fragments. San Francisco is a polygonal plot set in a large forest patch. Black dots: *Alsophyla engelii*. Orangedots: *Cyathea caracasana*. Gray symbols represent individuals of other species, classified in the four functional types considered in the study. Size of the gray symbols is proportional to the basal area of each individual.

We built biomass distribution maps for each functional type in each plot, smoothing basal-area values of individual trees on a grid of 1 m² resolution with an isotropic Gaussian kernel (with sigma values of 5, 10, 15 and 20 m). The sigma value in these functions is the standard deviation of the Gaussian kernel. Changing sigma values allows us to explore the scale at which each covariate best explains the spatial pattern of the two tree ferns. As both *Cyathea caracasana* and *Alsophila engelii* are long-lived pioneers (LLP), the computation of the LLP covariate for their models excluded the basal area of *C. caracasana* and *A. engelii* tree ferns. We also computed smoothed density estimates of adults (*C. caracasana* or *A. engelii*) with Gaussian kernels of variable sigma (5, 10, 15 and 20 m) as additional covariates to estimate the intensity functions of juveniles. We fitted log-linear models of tree intensity as a function of each individual spatial covariate for each juvenile and adult population. Among the four maps for each functional type (one for each sigma), we selected the map whose model had the smallest AIC for each population. We did the same with the adult-density covariates for the juvenile populations. This provided us with four covariates for each adult population and five covariates for each juvenile population (the four functional types plus the adults). We then computed variance inflation factors to exclude correlated covariates that could affect model fit. Finally, we fitted models with all combinations of the remaining covariates for each population. These models were combinations of 3 (7 models), 4 (15 models) or 5 covariates (31 models), depending on the existence of collinearity and age class. As there was over-dispersion in responses, we used the overdispersion parameter (ψ) of the most complex model for each population to compute the quasi AIC (QAIC) for each model (Burnham and Anderson 2002).

For each population, models were ranked according to their QAIC. Δ QAICs were computed relative to the first model (i.e. the model with the smallest QAIC), and all models with Δ QAIC > 4 were discarded, as they have less empirical support than models with Δ QAIC < 4 (Burnham and Anderson 2002: 170). We used Δ QAIC values to compute the Akaike weight (w_i) of each of the selected models, and w_i was used to compute a weighted-average model (Burnham and Anderson 2002) for each population. The weighted-average models provided a parametric estimate of the intensity function of each population. To assess the effect of each covariate on the distribution of each population, we computed a relative importance value (RIV) based on the weight of the models in which they were included. For this, we summed the w_i values of all the models in which each covariate appeared (Burnham and Anderson 2002).

Spatial model evaluation

To test whether the models accounted for the heterogeneity in the observed point pattern, we performed a "spatial" model evaluation. This consisted of evaluating the consistency of the inhomogeneous-L function of the pattern with the fitted inhomogeneous Poisson process. This is similar to the usual null test of Complete Spatial Randomness, i.e., computing simulation envelopes, but in this case derived from the inhomogeneous Poisson model. Thus, the weighted-average log-linear models were used as estimates of the intensity functions. The simulation procedure when using the inhomogeneous L consists of two steps. First, a homogeneous Poisson process is simulated in the observed window, and then each simulated point x is "thinned" with a probability proportional to $1/\hat{\lambda}(x)$, where $\hat{\lambda}(x)$ is the intensity estimated at location x (Baddeley et al. 2000). If the fitted intensity

surfaces correctly account for the heterogeneity, the inhomogeneous L function should not deviate significantly from the simulated envelopes at scales $r > 10$ m.

Test of negative density dependence (NDD)

Negative density dependence results in a loss of clustering among individuals of the same species due to mortality caused by species-specific natural enemies (pest, pathogens and herbivores) and competition among congeners. This mechanism can be evaluated by surveying differences of K functions and pair-correlation functions (g-functions) under a case-control design (Diggle and Chetwynd 1991). This design originated in epidemiological literature but has recently been applied to plant ecology (De la Cruz et al. 2008, Getzin et al. 2008). It uses a "control" pattern to account for the effects of heterogeneity in a population of "cases" (i.e. the population of interest). The null model usually employed is random labeling, i.e., if the pattern of the cases is not different from that of controls, they are a random subset of the joint population of cases and controls (Getzin et al. 2008). Assuming that adult spatial patterns indicate a favorable habitat for each species, we used the pattern of adults as a control and treated juveniles as cases. As K and g-functions are invariant under random labeling (Dixon 2002), we expected that $K_j(r) = K_a(r) = K_{ja}(r)$, where subscripts j and a indicate juvenile and adult populations, respectively. Under this design and the null-model, $K_a(r) - K_j(r)$ has an expected value of 0. Thus, if NDD is occurring, we would expect significant negative values at short scales r. Positive deviations at short scales would indicate increased clustering with ontogeny (Murrell 2009), while deviations at large scales would indicate differences in the response of the two sizes or age classes to large scale heterogeneity.

We also employed the differences $K_a(r)-K_{aj}(r)$ and $K_j(r)-K_{ja}(r)$, which have an expected value of 0 under random labeling and indicate whether adult and juvenile individuals follow the same overall pattern. If $K_a(r)-K_{aj}(r) = 0$, juveniles surround adults at the scale r in the same way as adults surround adults. In other words, they exploit the available habitat in the same way at these scales. Positive deviations at short scales would indicate a segregation of adults, implying some kind of inhibition on regeneration and recruitment (e.g., Janzen-Connell effects, etc). Negative deviations at short scales would indicate increased regeneration in the proximity of adults, and thus, the existence of some facilitative effects of adults on juveniles. Deviations at large scales would usually mean a difference in the realized habitat, i.e., different responses of adults and juveniles to environmental heterogeneity, indicating that some strong environmental filter may be controlling access to the adult class. The difference $K_j(r)-K_{ja}(r)$ reveals if there is an additional pattern within juveniles (cases) that is independent of adults (controls). Positive deviations at short scales, for instance, would mean that juveniles regenerated in large gaps favorable for establishment and survival (Getzin et al. 2008), while negative deviations would indicate an over-mixing of juveniles among adults, i.e., they recruit interspersed in adult clusters.

We complemented the analysis with differences of pair correlation functions which allow the isolation of deviation from the null model at specific distance ranges due to their non-cumulative properties (Wiegand and Moloney 2004).

Figure 3. Patterns of adult and juvenile tree ferns of *Cyathea caracasana* and *Alsophila engelii*, compared to a null model of complete spatial randomness (CSR) using the homogeneous L-function. A and B, *Alsophila engelii* adults in Chamusquín B and Chamusquín A plots, respectively. C and D, *Cyathea caracasana* adults in Chamusquín-A and San Francisco plots. E and F, *Alsophila engelii* juveniles in Chamusquín-B and Chamusquín-A plots, respectively. G and H, *Cyathea caracasana* juveniles in Chamusquín-A and San Francisco plots.

The traditional case-control design (and random labeling null model) assumes that the intensity functions of both adult and juvenile populations are the same, i.e., they are determined by the intensity of the population "at risk", which is usually not estimated (Diggle and Chetwynd 1991). To test the effects of the fitted environmental heterogeneity on NND, we employed a modified random labeling null model ("spatially-varying random labeling") in which the probability of being a juvenile (i.e., a case) was proportional to spatially varying probabilities $p = \lambda_j(x)/[\lambda_j(x) + \lambda_a(x)]$, where $\lambda_a(x)$ and $\lambda_j(x)$ are the intensity surfaces fitted for adult and juveniles, respectively. For each relabeling, we

randomly selected the same number of juveniles of the original population without replacement from the entire set of adults and juveniles, with each individual's probability of selection proportional to p (Diggle et al. 2007, Bagchi et al. 2011). With this null model, the expected differences of K and g -functions are not necessarily 0, but positive and negative deviations from the averaged simulated differences are interpreted in the same way as for the plain random labeling null model.

The significance of the observed difference-functions was assessed by computing 95 % simulation envelopes from 999 subsets of n_j juveniles randomly resampled from the joined pattern of n_j juveniles plus n_a adults, and computing GOF tests. Statistical and spatial analyses were carried out using R 2.15 software (R development Core Team 2012). Most of the spatial analyses were conducted with the R package *spatstat* (Baddeley and Turner 2005), while differences of K and g -functions were conducted with the R package *ecspa* (De la Cruz et al. 2008). The R code to select and average ppm models on the basis of QAIC is provided as supplementary documentation.

Results

We mapped a total of 2955 individuals ($\text{dbh} > 5 \text{ cm}$) of 259 species in the three study plots. *Cyathea caracasana* and *Alsophila engelii* accounted for 308 and 473 individuals, respectively. The total number of species per plot, individuals per functional type, basal area per functional type and individuals per height class is summarized in Table S1. Note that no *A. engelii* individuals were found in the San Francisco plot and almost no *C. caracasana* individuals were classified as adults or juveniles in Chamusquín B plot (Table S1).

Test of heterogeneity

The patterns of *C. caracasana* juveniles (Fig. 3 H) and adults in the San Francisco plot (Fig. 3D) were clearly consistent with a homogeneous Poisson process, although these patterns could also be caused by the low number of individuals in the plot. All the other studied patterns of both *C. caracasana* and *A. engelii* juveniles and adults were clearly heterogeneous (the GOF test between $r = 10\text{-}25$ m had $p\text{-value} < 0.01$ in all cases; Fig. 3 A-G).

Does community structure (guilds) explain the heterogeneous distribution of tree ferns?

Except for *A. engelii* adults in Chamusquín A, all the fitted models accounted for the heterogeneity detected in the previous analyses (Fig. 4). According to the fitted models, *A. engelii* adults in Chamusquín B were positively affected by the basal area of shade-tolerant (ST) and partial shade-tolerant (PST) functional types (Table 2). In Chamusquín A, the averaged model included positive effects of the biomass of short-lived pioneers (SLP) on the intensity of *A. engelii* adults, although model evaluation showed that this model did not account for the observed heterogeneity. In Chamusquín A, *C. caracasana* adults were positively affected by long-lived pioneers (LLP). In San Francisco, the averaged model for *C. caracasana* adults showed no significant effects of any of the considered covariates. The spatial evaluation showed that both the heterogeneous and homogeneous Poisson models produced similar results.

Except for *C. caracasana* in San Francisco, all models for juvenile tree ferns included significant positive effects of the abundance of conspecific adults (Table 3). In Chamusquín

B, the models for *A. engelii* juveniles also found positive effects of SLP. The averaged model in this plot included a significant effect of LLP. *C. caracasana* juveniles in Chamusquín A were negatively affected by SLP. As found for adults in San Francisco, the averaged model for *C. caracasana* juveniles did not reveal significant effects of any of the considered covariates. All significant effects corresponded to covariates with $RIV = 1$ (i.e. they were selected in all models with $\Delta QAIC < 4$). For adults, the scale selected for most of the significant covariates was 20 m (the largest of the four). In the case of juveniles, the scale selected for the influence of conspecific adults was 20 or 15 m, while the scale for functional type covariates was 5 or 10 m. In summary, habitat models for juvenile and adults of the same species did not include any common significant covariates (Tables 2-3).

Figure 4. Patterns of adult and juvenile tree ferns of *Cyathea caracasana* and *Alsophila engelii* compared to the fitted heterogeneous Poisson models using the inhomogeneous L-function. A and B, *Alsophila engelii* adults in Chamusquín B and Chamusquín A plots, respectively. C and D, *Cyathea caracasana* adults in Chamusquín A and San Francisco plots. E and F, *Alsophila engelii* juveniles in Chamusquín B and Chamusquín A plots, respectively. G and H, *Cyathea caracasana* juveniles in Chamusquín A and San Francisco plots.

After fitting the heterogeneous Poisson models (see intensity surfaces in Supplementary material, Fig. S1), the spatial evaluation revealed additional short-scale clustering of *A. engelii* juveniles in both Chamusquín B (from 0 to 3 meters, GOF test p-value = 0.029) and Chamusquín A (from 0 to 15 m, p-value=0.005) (Fig. 4 E-F). The inhomogeneous-L function of *A. engelii* adults in Chamusquín A (Fig. 4 B) significantly exceeded the simulation envelopes at scales ranging from 0 to 25 meters (GOF test p-value=0.001), indicating that the fitted model does not explain the heterogeneity in the spatial pattern.

Table 2. Parameter estimates for the average of the selected log-linear models of intensity for each population of adult tree ferns. Covariates are smoothed basal areas of long-lived pioneers (LLP), short-lived pioneer (**SLP**), shade-tolerant (ST) and partial-shade tolerant (PST) trees. Scale: standard deviation (meters) of the Gaussian kernel employed to build the spatial covariates. wEstimate: weighted estimate of the coefficients in the averaged model. wSE: weighted standard error of the averaged coefficients. RVI: Relative Value Importance of each covariate in each model. P: p-values. Bold font indicate significant results at $P < 0.05$. Italics indicate significant results at $P < 0.1$.

Population	Covariate	scale	wEstimate	wSE	P	RVI	P
<i>Alsophila</i> , Chamusquín B	ST	20	0.014	0.005	0.003	1.00	0.417
	PST	20	0.025	0.006	0.000	1.00	0.063
	SLP	10	-0.003	0.005	0.494	0.45	0.583
	LLP	10	0.005	0.006	0.478	0.44	0.365
<i>Alsophila</i> , Chamusquín A	SLP	10	0.010	0.002	0.000	1.00	0.011
	LLP	20	-0.005	0.005	0.312	0.63	0.544
	PST	10	-0.001	0.002	0.428	0.55	0.222
	ST	15	0.001	0.003	0.616	0.29	0.233
<i>Cyathea</i> , Chamusquín A	LLP	20	0.028	0.011	0.012	1.00	0.723
	SLP	10	-0.003	0.003	0.373	0.55	0.358
	ST	20	0.000	0.003	0.937	0.33	0.717
<i>Cyathea</i> , San Francisco	LLP	15	-0.001	0.002	0.548	0.50	0.574
	SLP	5	-0.001	0.002	0.572	0.47	0.604
	PST	20	0.002	0.009	0.853	0.41	0.962

Table 3. Parameter estimates for the average of the selected log-linear models of intensity for each population of juvenile tree ferns. Covariates are smoothed densities of adults of the same species (AD) and smoothed basal areas of long-lived pioneers (LLP), short-lived pioneer (**SLP**), shade-tolerant (ST) and partial-shade tolerant (PST) trees. Scale: standard deviation (meters) of the Gaussian kernel employed to build the spatial covariates. wEstimate: weighted estimate of the coefficients in the averaged model. wSE: weighted standard error of the averaged coefficients. RVI: Relative Value Importance of each covariate in each model. P: p-values. Bold font indicate significant results at $P < 0.05$. Italics indicate significant results at $P < 0.1$.

Population	covariate	scale	wEstimate	wSE	P	RVI	P
<i>Alsophila</i> , Chamusquín B	AD	20	219.518	50.469	0.000	1.00	0.001
	SLP	5	0.000	0.001	0.522	0.38	0.062
	LLP	20	0.006	0.010	0.538	0.37	0.589
	ST	10	0.000	0.001	0.916	0.28	0.364
<i>Alsophila</i> , Chamusquín A	AD	15	51.199	4.252	0.000	1.00	0.000
	LLP	10	0.013	0.002	0.000	1.00	0.052
	ST	10	-0.001	0.001	0.572	0.33	0.213
	SLP	10	0.000	0.001	0.826	0.28	0.050
<i>Cyathea</i> , Chamusquín A	AD	20	103.647	27.695	0.000	1.00	0.069
	SLP	10	-0.009	0.003	0.011	1.00	0.173
	PST	20	0.002	0.004	0.595	0.30	0.344
	ST	15	0.002	0.004	0.610	0.30	0.501
	LLP	20	-0.001	0.005	0.786	0.26	0.727
<i>Cyathea</i> , San Francisco	AD	10	96.138	119.766	0.422	0.52	0.341
	SLP	20	0.004	0.006	0.529	0.43	0.789
	LLP	15	-0.001	0.002	0.599	0.39	0.648
	PST	5	0.002	0.003	0.573	0.39	0.747

Does negative density dependence occur in tree fern populations?

In general, both K and g-function differences produced similar results. In Chamusquín A, the difference $g_a - g_j$ with the null model of random labeling showed that *C. caracasana*

juveniles were significantly more aggregated than adults up to $r = 3$ m (GOF p-value = 0.002; Fig 5 A). The difference $g_j - g_{ja}$ departed significantly from the random labeling null model up to $r = 6$ meters (GOF p-value = 0.001; Fig. 5 C), indicating strong juvenile segregation, i.e., the clustering of juveniles is independent of the adult pattern. The apparent segregation of adults between 0 and 2 m (i.e. $g_a - g_{aj} > 0$) was significant (GOF test p-value: 0.037; Fig. 5 B). Almost identical results were obtained with the null model of spatially-varying random labeling (Fig. 6 A-C and Fig. S3 A-C). For *A. engelii* in Chamusquín A, the null model of random labeling showed that the clustering of adults and juveniles was similar in the 0-7 m range (GOF p-value = 0.165; Fig. 5 D), but adults were significantly more aggregated between 7-14 meters (GOF p-value = 0.016; Fig. 5 D). The empirical $g_a - g_{aj}$ difference also departed significantly from the random labeling null model at scales between 0-12 meters (GOF p-value = 0.006; Fig. 5 E), indicating segregation of adults in this range. On the other hand, $g_j - g_{ja}$ showed significant over-mixing of juveniles and adults between 10-12 meters (GOF p-value = 0.041; Fig. 5 F), while $K_j - K_{ja}$ found no significant segregation of juveniles at any spatial scale (supplementary material Fig. S2 F). On the contrary, the spatially-varying null model showed that adults were significantly more aggregated than juveniles up to $r = 18$ m (Fig 6 D, GOF p-value = 0.002) and indicated that there was no segregation of adults at all scales (Fig 6 E). Considering the heterogeneity, $g_j - g_{ja}$ points to the over-mixing of juveniles with adults up to 18 m (Fig 6 F, GOF p-value = 0.001).

Figure 5. Differences of g-functions using a null model of random labeling, where subscript a indicates adult population and j indicates juvenile population. A-C, *Cyathea caracasana* in Chamusquín A plot. D-F, *Alsophila engelii* in Chamusquín B plot. G-I, *Alsophila engelii* in Chamusquín B plot. J-I, *Cyathea caracasana* in San Francisco plot.

Figure 6. Differences of g -functions using a “spatially-varying” random labeling null model, where subscript a indicates *adult* population and j indicates *juvenile* population. A-C, *Cyathea caracasana* in Chamusquín A plot. D-F, *Alsophila engelii* in Chamusquín B plot. G-I, *Alsophila engelii* in Chamusquín B plot. J-I, *Cyathea caracasana* in San Francisco plot.

In Chamusquín B, the random labeling null model showed that *A. engelii* adults were more clustered than juveniles in the 3 to 10 meter range (GOF p-value = 0.008; Fig. 5 G), and the difference $g_a - g_{aj}$ was significantly positive from 0 to 6 meters (GOF p-value = 0.018; Fig. 5 H). The difference $g_j - g_{ja}$ was significantly negative from 4 to 10 meters (GOF p-value = 0.012, Fig. 5 I). However, when using the spatially varying null model the segregation among adults disappeared (Fig. 6 H, GOF p-value = 0.152) and the over-mixing of adults was confirmed (Fig. 6 I, GOF p-value = 0.016).

In the San Francisco plot, *C. caracasana* adults and juveniles were similarly aggregated and showed no segregation at any spatial scale when analyzed with both K- and g-functions independent of the null model employed (Fig. 5 J-L, Fig. 6 J-L, and supplementary material Fig. S2 J-L and Fig. S3 J-L). However, these results should be considered with caution because of the low sample size.

Discussion

Negative density dependence is a basic mechanism regulating species coexistence and the maintenance of species diversity in tropical forests. However, detecting the effects of density dependence may not always be straightforward due to habitat heterogeneity (Wiegand et al. 2007; Getzin et al. 2008). This makes it difficult to determine the ecological processes driving the spatial structure of the different biological components of the system under study (McIntire & Fajardo 2009). In our case, we considered habitat heterogeneity and its effect on the spatial pattern of two dominant tree ferns in two different ways. We first accounted for the effect of habitat heterogeneity in the detection of density dependence, and secondly, we modeled the spatial pattern of the two tree ferns using some

spatial covariates. The first approach allowed us to detect the effects of a density dependent process without the confounding effect of species habitat preferences (i.e. abiotic habitat filtering). The second approach allowed us to propose and test several hypotheses to explain the spatial distribution of tree ferns. This involved detecting specific shapers of the spatial pattern including mainly plant-plant interactions.

Our study only revealed evidence of NDD (i.e., a decrease in the clustering of adults compared to juveniles) for *Cyathea caracasana* in Chamusquín A. The difference functions Ka-Kaj and Kj-Kja detected additional segregation of both juveniles and adults, suggesting that some process(es) compatible with NDD may be interfering with the recruitment of juveniles in the neighborhood of adults. In fact, this kind of spatial signature has sometimes been interpreted as evidence of an inhibitory effect of adults (e.g. Janzen-Connell effects) or the preference of juveniles to recruit in large gaps (Getzin et al. 2008). Our models of the intensity of juveniles and adults showed that they are responding to different processes. Adults are positively associated with the abundance of long-lived pioneers (LLPs), while juveniles are negatively associated with short-lived pioneers (SLP). In fact, *Cyathea caracasana* individuals grow more rapidly and reproduce almost exclusively under conditions of full sun (Arens 2001). In his study, Arens documented a height growth rate of 4.8 cm/yr (0.4 cm/month) in the forest understory and 16.8 cm/yr (1.4 cm/month) in open habitats. A similar growth pattern has been documented for *Cyathea delgadii* in both closed and open habitats in Costa Rica (Bittner and Breckle 1995). Consequently, adult individuals of *C. caracasana* in Chamusquín A probably recruited together with other LLP trees immediately after perturbation, whereas juvenile individuals recruited in a different context, i.e., in small gaps that periodically appear in the developing forest once the canopy

is closed (Homeier and Breckle 2008). The negative association between *Cyathea caracasana* juveniles and short-lived pioneer trees (SLP) may be related to strong competition between these two functional types after gap creation. When a gap appears, pioneer species try to colonize the gaps rapidly by growing intensely in height (Whitmore 1989), while suppressed individuals of LLP species present before gap creation grow in height due to an increase in light. In this context, competition between the two groups (with different life spans) may occur (Homeier and Breckle 2008). On the contrary, both *Cyathea caracasana* juveniles and adults in the mature forest of San Francisco were similarly aggregated, and their intensities were not significantly heterogeneous. Although *C. caracasana* is considered a long-lived pioneer (Finegan 1992) and does not recruit young sporophytes under closed canopies (Arens and Baracaldo 1998), when overtopped by a competing canopy, it can enter a "persistence mode" characterized by low growth rates, longer lived leaves and ceased spore production (Arens 2001). Under such circumstances, it shows a shade-tolerant behavior, waiting until a gap opens to resume growth (i.e. similar to a sapling bank). It seems plausible that most of the "adults" and "juveniles" in San Francisco are suppressed individuals in the "persistence mode". This would explain the absence of NDD signals and the random homogeneous spatial pattern in this stand. The low number of *Cyathea* individuals found in San Francisco concurs with this hypothesis and could indicate, as suggested by Arens (2001), that suppressed individuals are progressively dying in the shade environment. Since most gaps in the territory are small, between 20 and 150 m² (Homeier and Breckle 2008), population dynamics may be based on the persistence of these suppressed individuals during relatively long periods (Garwood 1989). New sporophytes only recruit in relatively large gaps associated with landslides, which are relatively frequent in these steep valleys (Ohl and Bussmann 2004).

The spatial structure of *Alsophila engelii* populations did not concur with NDD expectations. Adults had a more clustered pattern than juveniles in both initial (Chamusquín B) and intermediate (Chamusquín A) succession stages. Several authors have pointed out some processes that can result in clumped adult distributions, such as low dispersal rates (Condit et al. 2000, Murrell 2009), low recruitment rates (Murrell 2009) and strong habitat filtering (Condit et al. 2000, Getzin et al. 2008). The spatial pattern of *Alsophila engelii* could be explained by the existence of habitat filtering, as adults tend to appear in wetter soils (pers. obs.). Environmental dependence seems to be strong, as this pattern is maintained in two different succession stages. The signature of the differences of functions g_a-g_j and g_j-g_{ja} (also of the differences K_a-K_j and K_j-K_{ja}) in the two plots is compatible with a heterogeneous distribution of larger and more aggregated clumps of adults and smaller clusters of juveniles (Getzin et al. 2008). Adult individuals may have been recruited in large gaps resulting from severe man-driven perturbations in these two forests. Once the forest canopy was recovered as a consequence of secondary dynamics, the recruitment of new tree ferns may be associated with small gaps that occur sporadically. The difference in aggregation between adults and juveniles is larger in Chamusquín A than in Chamusquín B, which is compatible with differences in habitat quality. If so, this would have a significant effect on the initial density of the new established population (i.e., adults) but would not affect the structure of new recruits. The spatially-varying null model discarded the segregation of adults (in accordance with the significant positive effects of adults on the log-linear models of juvenile intensity) and confirmed that recruitment does not occur in independent gaps but is interspersed with clusters of adults, probably associated to the same wetter habitats but in smaller gaps than those where adults were recruited. All of these results reinforce our interpretation that some habitat filtering (Condit

et al. 2000, Getzin et al. 2008) could be responsible for the spatial distribution of *Alsophila* adults.

Conclusions

Our study shows that tree ferns respond to environmental heterogeneity and some demographic processes (i.e., NDD) in the same way as spermatophytes and that their study can be tackled by using spatial point pattern techniques. This study described the similar signals for populations whose heterogeneity responded to different predictors, indicating the appropriateness of the case-control design used to examine NDD. Furthermore, the models using information from tree functional types explained the first order heterogeneity in most of the observed patterns. Our findings suggest that the effects of environmental heterogeneity must be factored out if we want to test the effects of NDD. If heterogeneity is not factored out, the detection of clustered patterns of adults could not be interpreted as a clear deviation from theoretical expectations under a process of density dependence thinning, i.e. a decline in aggregation with increasing size/age classes (Getzin et al. 2008). Moreover, as different ecological processes may lead to the same spatial pattern (Cale et al. 1989, Perry et al. 2006, McIntire and Fajardo 2009), the factors influencing the inhomogeneous distribution of tree ferns should be detected using adequate functions. Our approach allows a better understanding of the patterns and the subsequent analysis of density dependence. As Murrell (2009) pointed out, the increase in aggregation through size classes is possible, as we have reported here for *Alsophila engelii*. It is surprising how few studies have aimed to unveil the ecological determinants of tree fern performance and their demography. Further research is needed to gain insight into how plant diversity is assembled and coexists in tropical forests.

Acknowledgements

This study was partially supported by projects A /024796/09 and A/030244/10 from the Spanish Agency for International Development Cooperation (AECID) and projects CGL-2009-13190-C03-02 (ISLAS ESPACIO) and CGL-2012-38427 (MOUNTAINS) of the Spanish Ministry of Economy and Competitiveness and REMEDINAL2 (P2009/AMB-1783). Julia Chacón-Labela is supported by a FPI grant linked to project CGL-2009-13190 (ISLAS) awarded by the Spanish Ministry of Economy and Competitiveness. We thank Hans de Kroon, Kirk A. Moloney, George Perry and one anonymous reviewer for their valuable comments on this manuscript. We also thank Lori de Hond for her work improving the English of this manuscript.

References

- Arens N. C., Baracaldo, P. S. 1998. Distribution of tree ferns (Cyatheaceae) across the successional mosaic in an Andean cloud forest, Nariño, Colombia. *Am. Fern J.* 88, 60-71.
- Arens N. C., Baracaldo, P. S. 2000. Variation in Tree Fern Stipe Length with Canopy Height: Tracking Preferred Habitat through Morphological Change. *Am. Fern J.* 90, 1-15
- Arens N. C. 2001. Variation in Performance of the Tree Fern *Cyathea caracasana* (Cyatheaceae) across a Successional Mosaic in an Andean Cloud Forest. *Am. J. Bot.* 88, 545-551
- Baddeley A., Turner, R. 2000. Practical Maximum Pseudolikelihood for Spatial Point Patterns. *Australian & New Zealand Journal of Statistics* 42, 283-322.
- Baddeley A., Turner, R. 2005. Spatstat: An R Package for Analyzing Spatial Point Patterns. *J. Stat. Softw.* 12, 1-42.
- Baddeley A. J., Møller, J., Waagepetersen, R., 2000 Non- and semi-parametric estimation of interaction in inhomogeneous point patterns. *Stat. Neerl.* 54, 329-350.
- Bagchi R., Henrys, P.A., Brown, P.E., Burslem, D.F.R.P., Diggle, P.J., Gunatilleke C.V.S., Gunatilleke, I.A.U.N., Kassim, A.R., Law, R., Noor, S., Valencia, R.L., 2011. Spatial patterns reveal negative density dependence and habitat associations in tropical trees. *Ecology* 92, 1723-1729.
- Beck, E., Makeschin, F., Haubrich, F., Richter, M., Bendix, J., 2007. The Ecosystem (Reserva Biológica San Francisco). In: Beck, E., Bendix J., Kottke, I.,

Makeschin, F., Mosandl, R. (Eds.) Gradients in a Tropical Mountain Ecosystem of Ecuador. Springer, Berlin, Heidelberg; New York, pp. 1-14.

- Bellingham, P. J., Wiser, S.K., Hall, G.M.J., Alley, J.C., Allen, R.B., Suisted, P.A., 1999. Impacts of possum browsing on the long-term maintenance of forest biodiversity. *Science for Conservation* 103.
- Besag J. 1977. Contribution to the discussion of Dr Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B* 39, 193–195.
- Bittner J., Breckle, S. W., 1995. The Growth Rate and Age of Tree Fern Trunks in Relation to Habitats. *Am. Fern J.* 85, 37-42.
- Burnham K. P., Anderson, D. R., 2002. *Model Selection and Multi-Model Inference: A Practical Information - Theoretic Approach*. Springer, New York.
- Bystriakova N., Bader, M., Coomes, D.A., 2011. Long-term tree fern dynamics linked to disturbance and shade tolerance. *J. Veg. Sci.* 22, 72-84.
- Cale W.G., Henebry, G.M., Yeakley, J.A., 1989. Inferring process from pattern in natural communities. *Bioscience* 39, 600-605.
- Condit, R., Ashton, P.S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hubbell, S.P., Foster, R.B., Itoh, A., LaFrankie, J. V., Lee, H.S., Losos, E., Manokaran, N., Sukumar, R., Yamakura T., 2000. Spatial Patterns in the Distribution of Tropical Tree Species. *Science* 288, 1414-1418.
- Connell J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. - In: Den Boer, P. J. a. G., G. (ed.) *Dynamics of populations*. PUDOC, pp. 298–312.

- Chapin F.S., McGraw, J.B., Shaver, G.R., 1989. Competition causes regular spacing of alder in Alaskan shrub tundra. *Oecologia* 79, 412-416.
- De la Cruz M., Romao, R. L., Escudero, A., Maestre, F. T., 2008. Where do seedlings go? A spatio-temporal analysis of seedling mortality in a semi-arid gypsophyte. *Ecography* 31, 720-730.
- Diggle P. J., Chetwynd, A. G., 1991. Second-Order Analysis of Spatial Clustering for Inhomogeneous Populations. *Biometrics* 47, 1155-1163.
- Diggle P. J. 2003. Statistical analysis of point patterns. Second edition. Arnold, London, UK.
- Diggle P. J., Gómez-Rubio V., Brown P. E., Chetwynd A. G. and Gooding S. 2007. Second-Order Analysis of Inhomogeneous Spatial Point Processes Using Case-Control Data. *Biometrics* 63, 550-557.
- Dixon R. K. 2002. Ripley's K function. In: El-Shaarawi, A. H., Piergorsch, W.W. (Eds.) *The encyclopedia of environmetrics*. John Wiley & Sons Ltd; New York, United States.
- Finegan B. 1992. Bases ecológicas para la silvicultura. Tema 1. V curso internacional sobre silvicultura y manejo de bosques tropicales.
- Franklin J. and Rey S. 2007. Spatial Patterns of Tropical Forest Trees in Western Polynesia Suggest Recruitment Limitations during Secondary Succession. *J. Trop. Ecol.* 23, 1 -11.
- Garwood N. 1989. Tropical soil seed banks. In: Leck MA, P. V., Simpson RL (Eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*; San Diego, CA: Academic Press, pp. 149–209.

- Getzin S., Wiegand, T., Wiegand, K., He, F., 2008. Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. *J. Ecol.* 96, 807-820.
- He F., Duncan, R.P., 2000. Density-Dependent Effects on Tree Survival in an Old-Growth Douglas Fir Forest. *J. Ecol.* 88, 676-688.
- Homeier J., Breckle, S.W., 2008. Gap-dynamics in a tropical montane forest in South Ecuador. In: Beck E, B. J., Kottke I, Makeschin F & Mosandl R. (Eds.) *Gradients in a Tropical Mountain Ecosystem of Ecuador. Ecological Studies.* Vol.198, chapter 23. Springer Verlag; Berlin, Heidelberg, pp. 311-317.
- Hubbell, S. P., Ahumada, J. A. R., Condit, R. and Foster R. B., 2001. Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a Neotropical forest. *Ecol. Res.* 16, 859–875.
- Illian J., Penttinen, A., Stoyan, H., Stoyan, D., 2008. *Statistical Analysis and Modelling of Spatial Point Patterns.* John Wiley & Sons, Chichester.
- Janzen D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104, 501–528.
- John, R., Dalling, J. W., Harms, K. E., Yavitt, J. B., Stallard, R. F., Mirabello, M., Hubbell, S. P., 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *PNAS* 104, 864-869
- Jones M.M., Olivas Rojas, P., Tuomisto, H., Clark., D. B., 2007. Environmental and neighbourhood effects on tree fern distributions in a neotropical lowland rain forest. *J. Veg. Sci.* 18, 13-24.
- Kenkel N. C. 1988. Pattern of Self-Thinning in Jack Pine: Testing the Random Mortality Hypothesis. *Ecology* 69, 1017-1024.

- Kramer K. U. 1993. Distribution patterns in major pteridophyte taxa relative to those of angiosperms. *J. Biogeogr.* 20, 287-291.
- Law R., Illian, J., Burslem, D.F.R.P., Gratzner, G., Gunatilleke, C.V.S., Gunatilleke, I.A.U.N., 2009. Ecological information from spatial patterns of plants: insights from point process theory. *J. Ecol.* 97, 616-628.
- Lehnert, M., 2007. Diversity and evolution of pteridophytes, with emphasis on the Neotropics. PhD Thesis, Georg-August-Universität zu Göttingen.
- Loosmore, N.B., Ford, E.D., 2006. Statistical Inference Using the G or K Point Pattern Spatial Statistics. *Ecology* 87, 1925-1931.
- Márquez, A.L., Real, R., Vargas, J.M., Salvo, A.E., 1997. On identifying common distribution patterns and their causal factors: a probabilistic method applied to pteridophytes in the Iberian Peninsula. *J. Biogeogr.* 24, 613-631.
- McIntire, E.J.B., Fajardo, A., 2009. Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology* 90, 46-56.
- Mehlreter, K., García-Franco, J.G., 2008. Leaf Phenology and Trunk Growth of the Deciduous Tree Fern *Alsophila firma* (Baker) D.S. Conant in a Lower Montane Mexican Forest. *Am. Fern J.* 98, 1-13.
- Moeur, M., 1997. Spatial models of competition and gap dynamics in old-growth *Tsuga heterophylla*/*Thuja plicata* forests. *For. Ecol. Manage.* 94, 175-186.
- Murrell, D.J., 2009. On the emergent spatial structure of size-structured populations: when does self-thinning lead to a reduction in clustering? *J. Ecol.* 97, 256-266.

- Ohl, C., Bussmann, R., 2004. Recolonisation of natural landslides in tropical mountain forests of Southern Ecuador. *Feddes Repertorium* 115, 248-264.
- Perry, G.L.W., Miller, B.P., Enright, N.J., 2006. A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology. *Plant Ecol.* 187, 59-82.
- Perry, G. L.W., Enright, N. J., Miller, B. P. & Lamont, B. B., 2013. Do plant functional traits determine spatial pattern? A test on species-rich shrublands, Western Australia. *J. Veg. Sci.* 24, 441-452.
- Plotkin, J.B., Chave, J. & Ashton, P.S., 2002. Cluster analysis of spatial patterns in Malaysian tree species. *Am. Nat.*, 160, 629-644.
- Poorter, L., Bongers, L., Bongers, F., 2006. Architecture of 54 Moist-Forest Tree Species: Traits, Trade-Offs, and Functional Groups. *Ecology* 87, 1289-1301.
- Purves, D.W., Law, R., 2002. Experimental derivation of functions relating growth of *Arabidopsis thaliana* to neighbour size and distance. *J. Ecol.* 90, 882-894.
- Ripley, B. D., 1978. Spectral analysis and the analysis of pattern in plant communities. *J. Ecol.* 66, 965-981.
- Roberts, N.R., Dalton, P.J., Jordan, G.J., 2005. Epiphytic ferns and bryophytes of Tasmanian tree-ferns: A comparison of diversity and composition between two host species. *Austral Ecol.* 30, 146-154.
- Rollenbeck, R., 2006. Variability of precipitation in the Reserva Biológica San Francisco, Southern Ecuador. *Lyonia* 9, 43-51.
- Smale, M.C., Burns, B.R., Smale, P.N., Whaley, P.T., 1997. Dynamics of upland podocarp/broadleaved forest on Mamaku Plateau, central North Island, New Zealand. *J. R. Soc. N.Z.* 27, 513-532.

- Sterner, R.W., Ribic, C.A., Schatz, G.E., 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *J. Ecol.* 74, 621-633.
- Stoll, P., Bergius, E., 2005. Pattern and process: competition causes regular spacing of individuals within plant populations. *J. Ecol.* 93, 395-403.
- Stoyan, D., Stoyan, H., 1994. *Fractals, random shapes and point fields: methods of geometrical statistics.*
- Terborgh, J., 2012. Enemies Maintain Hyperdiverse Tropical Forests. *Am. Nat.*, 179, 303-314
- Turner, I. M. 2004. *The Ecology of Trees in the Tropical Rain Forest.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Uriarte, M., Condit, R., Canham, C. D. & Hubbell, S. P., 2004. A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbours matter? *J. Ecol.* 92, 348-360.
- Watkins, J.E., Jr., Mack, M.K., Mulkey, S.S., 2007. Gametophyte ecology and demography of epiphytic and terrestrial tropical ferns. *Am. J. Bot.* 94, 701-708.
- Whitmore, T.C., 1989. Canopy Gaps and the Two Major Groups of Forest Trees. *Ecology* 70, 536-538.
- Wiegand, T., Moloney, K.A., 2004. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104, 209-229.
- Wiegand, T., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., 2007. Species Associations in a Heterogeneous Sri Lankan Dipterocarp Forest. *Am. Nat.* 170, 77-95.
- Wright, J., 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130, 1-14.

- Zhu, Y., Mi, X., Ren, H., Ma, K., 2010. Density dependence is prevalent in a heterogeneous subtropical forest. *Oikos* 119, 109-119.
- Zimmerman, J.K., Thompson, J., Brokaw, N., 2008. Large tropical forest dynamics plots: Testing explanations for the maintenance of species diversity. In: Carson, W. a. S. S. (Eds.) *Tropical Forest Community Ecology*. Blackwell Publications, Blackwell, Oxford, pp. 98-117.

CAPITULO 3

THE EFFECTS OF INDIVIDUAL TREE SPECIES ON SPECIES DIVERSITY CHANGE THROUGHOUT SUCCESSION IN A TROPICAL MONTANE FOREST

Vicuña, R¹., de la Cruz, M². & Escudero, A².

1. Departamento de Ciencias Naturales. Universidad Técnica Particular de Loja, San Cayetano Alto, Marcelino Champagnat, Loja, Ecuador.
2. Área de Biodiversidad y Conservación. Departamento de Biología y Geología, ESCET, Universidad Rey Juan Carlos, Móstoles, E-28933, Madrid, Spain.

Abstract.

Many studies have described the composition and diversity of tropical forests, but few have focused on explaining the role of individual species in the spatial organization of diversity. In this study, we employ Individual Species Area Relationship (ISAR) functions to explore how the most abundant species in a successional sequence of tropical montane forests in Ecuador affect the spatial organization of diversity. We found that the role of some species as organizers of diversity increased throughout succession and differed among functional life-strategies. This study contributes to the advance of the knowledge about diversity assembly in species-rich tropical forests.

Introduction

A persistent problem in ecology is to explain the big species diversity of tropical forests (Wright 2002). The processes that govern the composition and structure of species-rich communities are still poorly understood (Wiegand *et al.*, 2007). Several hypotheses have been developed and tested, but with contradictory results (Janzen 1970, Connell 1978, Chave *et al.* 2002). In recent years, neutral theory (Hubbell 2001) has provoked a heated debate on the determinants of diversity and species composition in species-rich communities, an particularly tropical forests (Condit *et al.* 2000, Hubbell 2005). In fact, the neutral theory of community assembly assumes that there are no competitive differences between species and ecological communities are assembled by random scattering (John *et al.* 2007). This assumption, that the species may be functionally identical and derived from randomly abundance, until it disappears "contradicts almost everything that

environmentalists have come to understand about species diversity and its maintenance in the communities" (Missa 2005).

Recently, Chase (2014) pointed out the necessity of explicitly considering different spatial scales to reconcile the predictions of alternative, competing theories such as e.g., neutral and niche theory. An ideal tool for accomplishing this task is spatial point pattern analysis which, when applied in conjunction with *a priori* hypotheses based on ecological theory, has the power to infer and disentangle the ecological processes responsible for the structure of plant populations and communities at a complete range of spatial scales (Wiegand & Moloney 2004, McIntire & Fajardo 2009). Within the wide panoply of point pattern techniques, the framework of Individual Species Area Relationships (ISAR) (Wiegand *et al.* 2007) allows researchers to address community assembly from completely mapped plant data by estimating how species richness is spatially arranged around the individuals of particular species. Using some appropriate null models to control for the effects of environmental filtering, ISAR allows a subtle assessment of particular species effects on and responses to local diversity (i.e., to local species richness) at multiple spatial scales (Wiegand *et al.* 2007). More precisely, "diversity accumulators" and "diversity repellers", i.e., species whose individuals are respectively surrounded by more and fewer species than expected at a particular spatial scale, compared to "neutral" species which experience the average species richness in their neighbourhoods. The proportion of these plant types within a community could shed light on the mechanisms ruling coexistence in mega-diverse communities. For instance, the prevalence of accumulators has been related to the dominance of positive plant to plant interactions, whereas the existence of repellers and

neutrals has been respectively related to the prevalence of competition and stochastic assorting (Wiegand *et al.* 2007).

The first studies conducted in mega-diverse moist tropical forests found a weak prevalence of species-specific effect on local diversity, and most species behaving as "neutral" and explained this as the consequence of balanced multi-specific interactions in a mild environment (Wiegand *et al.* 2007). In contrast, one study in the stressful Ecuadorian dry forest, (Espinosa *et al.* 2015) found that that environmental stress and facilitation by some species allowed the existence of clearly accumulator species. .

Also, in a dry Mediterranean scrub, Chacón-Labela *et al.* (2015) found that positive interactions and niche complementarities were the main drivers of community assembly and promoted the existence of accumulator species. Although the studies addressing the effects of individual species on community assembly have increased in the last years (e.g. Espinosa *et al.* 2015, Tsai *et al.* 2015, Chacón-Labela *et al.* 2015), to our knowledge, no study has analyzed the variation in the importance of these responses throughout succession.

This particular point is very interesting at ecosystems like the tropical montane forest, which is subjected to periodic natural perturbations, and therefore experiment a constant process of succession, where the landslides are the most important element in this process. Bussmann *et al.* (2008) explained that in tropical montane forests. The forest at the study zone, have a lot natural landslides and are colonized quickly either at the borders of the slide or around vegetation islands that slipped down without being overturned, and seedlings from the surrounding flora establish themselves after a few months.

During succession in humid forests, functional composition changes from acquisitive to conservative leaf traits, suggesting light availability as the main driver of changes, i.e., species turnover mainly relates to decreasing light availability (Lohbeck *et al.* 2015).

Here, we want to advance the knowledge on tropical forests assembly mechanisms by testing the prevalence of diversity-structuring species throughout succession in the tropical montane forest.

We hypothesize that under the different environmental conditions prevalent throughout different successional stages, individual species would play different roles in structuring diversity. This idea is based on the well-known fact that positive interactions between plants become increasingly important as the environment becomes less productive and more stressful (Callaway 1997, Bowker *et al.* 2010). Under such conditions, some species (e.g., nurse species) could be able to ameliorate the environmental conditions for other species by reducing the frequency and intensity of some physical constraints and locally increasing species diversity (Hacker & Gaines 1997) and therefore positive plant-plant interactions would be prevalent over negative, competitive interactions (Bertness & Callaway 1994, Maestre *et al.* 2009, Espinosa *et al.* 2014).

In particular, we hypothesize that the effects of these nurse species would be more important in the initial moments of the succession, when the effects of recent perturbation events rule community assembly, whereas in later stages, with a more stable abiotic environment, competition will be prevalent. This led us to expect that the prevalence of accumulator and repeller species will vary throughout succession. A weakness when analysing the organization of local diversity around individual species is the aprioristic

assumption that all species could structure diversity in a similar way. This does not seem realistic since species are not equivalent, but species-specific differences in their traits and ecological strategies affect population dynamics and functioning of the entire community (Wiegand *et al.* 2007). Plant species can have serious direct and indirect, positive and negative effects on other species (Hubbell *et al.* 2001, Uriarte *et al.* 2004,). According to niche theory species differ in several traits, such as high growth rate compared with low-light survival of light (Bazzaz 1996, Pacala *et al.* 1996). A simple functional scheme allows classifying species according to its position along a gradient of light requirement and along a gradient of tree stature into four guilds or functional groups: short-lived pioneer (SLP), long-lived pioneer (LLP), shade-tolerant (ST) and partial shade-tolerant (PST), (Finegan 1992, Turner 2001; Poorter *et al.* 2006). We hypothesize that the role played by species with different functional strategies will differ along successional stages. With this in mind, we have worked in three fully mapped plots representing contrasting succession stages in an evergreen tropical montane forest in southern Ecuador. There, we have evaluated the relationships of each tree species with taxonomic diversity (i.e., species richness) by computing Individual Species–Area Relationships (ISAR) and more specifically tested the following two hypotheses: i) the proportion of species acting as accumulators are higher in early successional stages than in late ones. ii) the proportion of accumulator and repeller species among functional guilds varies throughout succession

Methods

Study Site.

Three plots of approximately 0.5 ha were established and fully mapped in the upper San Francisco River in Prov. Zamora-Chinchipe, southern Ecuador. Plots were located at a distance of less than 1 km from one another at altitudes around 2000 m.a.s.l., on the steep slopes (30°) of an impressive gorge. Climate is classified as tropical and per-humid (Lehnert, 2007). Mean annual precipitation is around 4000 mm/year (Rollenbeck, 2006). Two plots were located in the Chamusquín Biological Station of the Universidad Técnica Particular de Loja (UTPL) and the third in the Biological Reserve San Francisco (RBSF). Each plot represents different stages in the succession of the tropical montane rain forest (Beck *et al.*, 2007). The plot in San Francisco (5200 m²) is located within an extensive patch of undisturbed tropical montane rainforest (Beck *et al.*, 2007), whereas the two plots in Chamusquín follow the shape of two forest fragments of recently disturbed montane forest. Plot Chamusquín A (5610 m²) was severely affected by a forest fire 25 years ago, whereas Chamusquín B (4366 m²) was disturbed by maintenance works on the Loja-Zamora road around 10 years before the mapping took place. All the area is subjected to occasional landslides which open gaps in the forest cover and are quickly exploited by pioneer species (Lozano *et al.* 2006, Bussmann *et al.* 2008).

We identified the species in the three plots and tagged all individual trees with a dbh > 5cm. We measured the height of tree ferns and dbh for the rest of the trees. We also obtained the position coordinates (x, y) of each individual to the nearest cm using a measuring tape. All tree species were assigned to one of the four functional types usually considered in tropical forest ecology: short-lived pioneer (SLP), long-lived pioneer (LLP), shade-tolerant (ST) and partial shade-tolerant (PST) (Finegan 1992, Turner 2001, Poorter *et al.* 2006).

Spatial pattern analysis

ISAR function estimates the expected number of species within circular areas with radius r around an average individual of a target species t . Following Wiegand *et al.* (2007), we first calculated the bivariate emptiness probability $P_{tj}(0, r)$ that species j was not present in the circles with radius r around the trees of the target species t (without counting the focal stem if $t=j$) and then summed up $1-P_{tj}(0, r)$ for all N species present in the plot. ISAR is then estimated as:

$$ISAR_t(r) = \sum_{j=1}^N [1 - P_{tj}(0, r)]$$

for each species t .

We restricted the computation of ISAR to species having at least 13 individuals. For avoiding edge effects (Wiegand & Moloney 2004), we computed $ISAR(r)$ using as focal trees only those that were located at a distance $\geq r$ from the border of the plot.

For each target species, inference on ISAR was based on computing Monte Carlo envelopes from simulated patterns of the same species. Simulations were built from heterogeneous Poisson models (HPm) fitted to the spatial pattern of each individual species and life stage (Wiegand *et al.* 2007). The HPm was based on an intensity surface of the species estimated with a Gaussian kernel with bandwidth of 30 meters. This allows accounting for “first-order effects” in the spatial distribution of individuals (i.e., spatial variation of intensity related to unmeasured large scale environmental heterogeneity) and controlling the effects of habitat association, i.e., the increased or decreased likelihood that an individual will occur at a given location (Wiegand *et al.* 2007, Rayburn & Wiegand 2012).

To assess effects at the different r scales, we computed Monte Carlo simulation envelopes for each species based on the 99 simulations of the fitted heterogeneous null models. If the empirical $ISAR(r)$ was at a given scale r larger than the second highest $ISAR(r)$ of all 99 simulations of the null model, the species was regarded at scale r as a diversity accumulator with an approximate α level of 0.05 (Wiegand *et al.* 2007). Conversely, if the empirical $ISAR(r)$ was at a given scale r smaller than the second smallest $ISAR(r)$ of all 99 simulations, the species was regarded at scale r as a diversity repeller. If the empirical $ISAR(r)$ was within the range of the null model, the species was considered neutral at scale r . As the simulation envelopes cannot be interpreted as confidence intervals because of simultaneous inference (i.e., one test for each scale r), we additionally used a goodness-of-fit (GoF) test to assess departures of the empirical ISAR curves from the null model (Loosmore & Ford 2006, Perry *et al.* 2006).

The GoF was calculated in three different ranges: from 0 to 4 and 4 to 15 meters of r . Each target species was classified as accumulator, repeller or neutral based on the GoF results in each range of r . Thus, when the species statistically departed above or below the null model within a given range of r , was classified respectively as accumulator or repeller species; contrarily, if the ISAR was not significantly different, the species were classified as neutral.

We computed the percentage of significant accumulator and repeller species at each spatial scale in each successional stage, and we also compared the proportion of diversity accumulator species, diversity repellers and neutral species, in each one of the four considered functional guilds, at two different scale ranges: from 0 to 5 meters and from 5 to 10 meters, in each successional stage.

Results.

We mapped a total of 2910 individuals (dbh>5cm) of 257 species grouped into 47 families, in the three study plots. . In all plots, around 8-9 species alone comprised more than 50 % of trees. The variation of average species richness with area in the tree plots was similar (Table 1). It can be seen that species richness is apparently influenced by the successional stage, and shows that the less rich area is Chamusquin B, which in turn is the more recently perturbed area. Chamusquin A, which represents an intermediate successional level has the highest species richness

Table 1. Mean taxonomic richness ($\pm$ standard deviation) within circles of different radius r in the tree plots.

	Chamusquin B	Chamusquin A	San Francisco
r= 5 m	3.2 $\pm$ 0.5	5.5 $\pm$ 0.8	4.8 $\pm$ 1.0
r= 10 m	7.5 $\pm$ 1.5	11.8 $\pm$ 1.4	10.3 $\pm$ 1.8
r = 15 m	24.3 $\pm$ 3.6	26.5 $\pm$ 2.3	25.4 $\pm$ 2.1

The guild with more species was LLP and the guild with less species was SLP. In Chamusquin A, the guild with the largest number of species and the guild with the largest number of trees was LLP (45%. of total trees) In Chamusquin B, the guild with the largest number of species was LLP and the guild with the largest number of trees was SLP (36.3%. of total trees). In San Francisco, the guild with the largest number of species was PST and the guild with the largest number of trees was LLP (37.2%. of total trees).

We restricted the computation of ISAR to species having at least 13 individuals in the corresponding life stage category. In this way, we computed the ISAR in Chamusquin A for 21 species, in Chamusquin B for 7 species and in San Francisco for 21 species.

Taken together, the prevalent response among species at all spatial scales was neutral in the three plots (Figure 1). Another common feature was the almost total absence of repellers: only in Chamusquín B and San Francisco we found that two repeller species (*Tibouchina lepidota* and *Ocotea sp.* respectively) behaved as repellers at 5 m and between 8 and 11 m, respectively. The percentage of accumulator species differed largely among plots. In Chamusquín A and B a small proportion (around a 20 %, i.e., 6 and 1 species respectively) behaved as accumulators at short scales (between 1 and 7 m) and rocketed over 50 % at larger scales ($r = 9-11$ m). On the contrary, in San Francisco, the percentage of accumulators was maximum at short scales (between 1 and 5 m), where it was even larger than the percentage of neutrals.

In “Chamusquin A” most of the species were neutral, but we found 2 LLP species and another 2 SLP species behaving as accumulators at short scales (r 1 to 5 meters) and 2 ST and 1 LLP species at large scales (5 to 10 meters).

In “Chamusquin B” all the guilds were neutral with exception that 1 LLP species that behaved as accumulator at all scales.

In “San Francisco” we found the largest concentration of accumulator species: 4 ST, 2 LLP, 2 SLP and 1 P at short scales, and 1 ST, 1 PST and 1 LLP at larger scales. We also found one PST species behaving as repeller at larger large (5-10 m) scale repeller

Figure 1. Proportion of significant diversity repellers and accumulators at Chamusquin B (A), Chamusquin A (B) and San Francisco (C), in comparison to the heterogeneous null model.

Table 2. Frequency of accumulator, neutral and repeller species, among functional guilds.

Chamusquin B						
Guild	1 to 5 meters			5 a 10 meters		
	Accumulators	Neutral	Repellers	Accumulators	Neutral	Repellers
ST						
PST		1			1	
LLP	1	1		1	1	
SLP		4			4	

Chamusquin A						
Guild	1 to 5 meters			5 a 10 meters		
	Accumulators	Neutral	Repellers	Accumulators	Neutral	Repellers
ST		4		2	2	
PST		4			4	
LLP	2	8		1	9	
SLP	2	1			3	

San Francisco						
Guild	1 to 5 meters			5 a 10 meters		
	Accumulators	Neutral	Repellers	Accumulators	Neutral	Repellers
ST	4			1	3	
PST	1	4		1	3	1
LLP	2	7		1	8	
SLP	2	1			3	

Discussion

As in most studies analyzing the effects of individual species on community diversity (Wiegand et al. 2007, Chacón-Labela et al. 2015, Espinosa et al. 2015), we found that most species in our analysis behaved as "neutrals". This occurred irrespective of the successional stage of the plot. Our results show therefore a low spatial dependence, between species, reinforcing expectations of the neutral theory (Hubbell 1979, Hubbell et al. 1999, 2001). About 60% of this ecosystem species appeared as neutral, whereas only 37% were accumulators of diversity, even after removal of the spatial heterogeneity.

However, we found that the proportion species with different behaviors differed among sites, with accumulators been more frequent in the most advanced successional stage, i.e., the San Francisco plot. This is completely opposite to our predictions, which assumed that facilitative interactions would be prevalent in the most stressful, perturbed areas, and would promote the accumulation of diversity around some nurse species (Espinosa et al. 2015). This result does not preclude completely the prevalence of facilitation in these areas but suggest that other processes may be simultaneously blurring the signal of facilitation. For example, a strong environmental filtering effect occurring at fine spatial scales could limit the number of species potentially benefiting from some hypothetical nurse (i.e., accumulator) species.

The most surprising result of our study is the high frequency of accumulator species in the San Francisco mature forest. Other studies in mature tropical rain forest (Wiegand et al. 2007) have found that after the prevalence of neutrals, repeller is the most abundant behavior at short spatial scales. Although Wiegand et al. (2007) interpreted their results

(i.e., high proportion of repellers) as a proof of the existence of strong competitive effects, following the assumptions of niche theory we should interpret a decrease in the expected diversity (i.e., repellers) as a consequence of a strong environmental filtering, that selects, among the regional pool of species, only those few able to recruit and growth under these restrictive conditions (Kraft & Ackerly 2010). On the contrary, in mild or favorable environments such as tropical rain forests, the accumulation of diversity in small spatial scales is interpreted as a consequence of strong competitive processes resulting in what is called "limiting similarity" of co-occurring species (Kraft & Ackerly 2010). In fact, the dilution of competitive effects among a high number of different competitors has been proposed as one of the mechanisms allowing the coexistence of high species numbers in tropical forests. The high proportion of diversity accumulators at fine scales found in San Francisco points to the existence of strong competitive effects (which is what it is expected in a mature forest). This behavior appears among species of the four functional guilds, which indicates the generality of the competitive environment, and is the only behavior found for the 4 ST species analyzed (which in theory are the most competitive in the stable conditions of the mature forest).

Contrary to what has been speculated in some studies, abundant species, such as *Cyathea caracasana* and *Alsophila engelii* tended to be accumulators. As the distribution of tropical species is spatially clustered, one could expect that the excess of individuals of an abundant species would occupy most of the space around con-specific neighbors and would therefore decrease the number of trees of other species (Wiegand et al. 2007). The accumulator behavior of the abundant *C. caracasana* and *A. engelii* could be related to the peculiar tree

architecture of tree ferns, which would allow other species to establish close to them, i.e., experiencing lower competition for space than under a more extensive canopy.

In summary, we have found that the role of individual species as organizers of diversity in the tropical montane forest of Ecuadorian Andes varies throughout succession, being more evident in late-succesional stages, and that this behavior is related to the life strategies of species. Future works should address the relevance of particular functional traits on the behavior as accumulators of diversity of some of the studied species.

Bibliography

- Bazzaz, F. A. (1996). *Plants in Changing Environments: Linking Physiological, Population, and Community Ecology*.
- Beck, E., Makeschin, F., Haubrich, F., Richter, M., Bendix, J., (2007). The ecosystem (Reserva Biológica San Francisco). In: Beck, E., Bendix, J., Kottke, I., Makeschin, F., Mosandl, R. (Eds.), *Gradients in a Tropical Mountain Ecosystem of Ecuador*. Springer, Berlin, Heidelberg/New York, pp. 1–14.
- Bertness, M. D., and R. Callaway. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9:191-193. Elsevier.
- Bowker MA, Maestre FT, Soliveres S (2010) Competition increases with abiotic stress and regulates the diversity of biological soil crusts. *J Ecol* 98:551–560
- Bussmann, R. W., Wilcke, W. & M. Richter (2008). Landslides as Important Disturbance Regimes – Causes and Regeneration. In: Beck, E., Bendix, J., Kottke, I.,

Makeschin, F., & Mosandl, R. (Eds.). Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador (Vol. 198). Springer Science & Business Media.

- Callaway, R. M. (1997). Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. *Oecologia* 112:143-149.
- Chacón-Labela, J., Cruz, M., & Escudero, A. (2015). Beyond the classical nurse species effect: diversity assembly in a Mediterranean semi-arid dwarf shrubland. *Journal of Vegetation Science*.
- Chase, J. M. (2014). Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *Journal of vegetation science*, 25(2), 319-322.
- Chave, J., H. C. Muller-Landau, and S. A. Levin. (2002). Comparing Classical Community Models : Theoretical. *The American naturalist* 159:1-23.
- Connell, J. H., N. Series, and N. Mar. (1978). Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs High diversity of trees and corals is maintained. *Science* 199:1302-1310.
- Condit, R; P. Ashton; P Baker; S Bunyavejchewin; S Gunatilleke et al. (2000). Spatial pattern in the distribution of tropical tree species. *Science* 288: 1414-1418
- Espinosa, C. I., Luzuriaga, A., de la Cruz, M., & Escudero, A. (2014). Climate and grazing control nurse effects in an Ecuadorian dry shrubby community. "Journal of Tropical Ecology", v. 30 (n. 1); pp. 23-32. ISSN 0266-4674.
- Espinosa, C. I., de la Cruz, M., Jara-Guerrero, A., Gusmán, E., & Escudero, A. (2015). The effects of individual tree species on species diversity in a tropical dry forest change throughout ontogeny. *Ecography*.

- Finegan, B. (1992). Bases ecológicas para la silvicultura. Tema 1. V curso internacional sobre silvicultura y manejo de bosques tropicales. CATIE, Turrialba, Costa Rica.
- Hacker, S.D. & Gaines, S.D. (1997). Some implications of direct positive interactions for community species diversity. *Ecology* 78: 1990-2003.
- Hubbell, S.P. (2001). The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton, NJ: Princeton University Press
- Hubbell, S.P. (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*. 19: 166–172
- Janzen D. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *The American Naturalist*. Vol. 104, N° 940
- John R., J. W. Dalling, K. E. Harms, J. B. Yavitt, R. F. Stallard, M. Mirabello, S. P. Hubbell, R. Valencia, H. Navarrete, M. Vallejo and R. B. Foster. (2007). Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *PNAS*. 104(3): 864-869
- Lehnert, M., (Ph.D. thesis) (2007). Diversity and evolution of pteridophytes, with emphasis on the Neotropics. Georg-August-Universität zu Göttingen.
- Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Poorter, L., & Bongers, F. (2015). Functional Trait Strategies of Trees in Dry and Wet Tropical Forests Are Similar but Differ in Their Consequences for Succession.
- Loosmore, N.B. & Ford, E.D., (2006). Statistical inference using the G or K point pattern spatial statistics. *Ecology* 87, 1925–1931.

- Lozano, P., R. Bussmann, M. Kueppers. 2006. Landslides as ecosystem disturbance - their implications and importance in Southern Ecuador. *Lyonia*, Volume 9 (1), Pages [75-81]
- Maestre, F. T., R. M. Callaway, F. Valladares, and C. J. Lortie. (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97:199-205. doi: 10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x.
- McIntire, E. J. B., and A. Fajardo. (2009). Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology* 90:46-56. *Eco Soc America*. doi: 10.1890/07-2096.1.
- Missa, O. 2005. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography: alive and kicking. *Bulletin of the British Ecological Society* 36:12–17.
- Pacala, SW, Canham, CD, Saporana, J, Silander, R, Kobe, K, Ribbens, E. (1996). Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs* 66: 1-43.
- Perry, G.L.W., Miller, B.P., Enright, N.J., (2006). A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology. *Plant Ecol.* 187, 59–82.
- Rayburn, A. P. and Wiegand, T. (2012), Individual species–area relationships and spatial patterns of species diversity in a Great Basin, semi-arid shrubland. *Ecography*, 35: 341–347.
- Rollenbeck, R., (2006). Variability of precipitation in the Reserva Biológica San Francisco, Southern Ecuador. *Lyonia* 9, 43–51.

- Tsai, C. H., Lin, Y. C., Wiegand, T., Nakazawa, T., Su, S. H., Hsieh, C. H., & Ding, T. S. (2015). Individual Species-Area Relationship of Woody Plant Communities in a Heterogeneous Subtropical Monsoon Rainforest. *PLoS One*, 10(4).
- Turner, I. M. 2001. The ecology of trees in the tropical rainforest. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Uriarte M., R. Condit, C. Canham, and S. Hubbell. (2004). A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbours matter? *Journal of Ecology* 92, 348–360
- Wiegand, T. and A. Moloney, K. (2004), Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 104: 209–229. doi: 10.1111/j.0030-1299.2004.12497.x
- Wiegand, T., C. V. S. Gunatilleke, I. a U. N. Gunatilleke, and A. Huth. (2007). How individual species structure diversity in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:19029-33. doi: 10.1073/pnas.0705621104.
- Wright J. (2002). Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130:1–14

CAPITULO 4

INFLUENCIA DE LA VECINDAD LOCAL SOBRE LA INCIDENCIA DE LA HERBIVORIA, PARASITISMO Y LA SUPERVIVENCIA DE LOS BRINZALES EN EL BOSQUE MONTANO DEL SUR DEL ECUADOR

Vicuña, Rafael¹, De la Cruz, Marcelino², y Escudero, Adrián²

1- Departamento de Ciencias Naturales, Universidad Técnica Particular de Loja, CP: 11-01-608, Loja, Ecuador, Spain

2- Área de Biodiversidad y Conservación, Universidad Rey Juan Carlos, E-28933 Móstoles

Resumen

Conocer los efectos que podrían tener la dependencia de la densidad sobre la supervivencia de los brinzales es de suma importancia para conocer la dinámica de la regeneración del bosque montano tropical, uno de los ecosistemas, más amenazados de los Andes del Ecuador. En nuestro estudio examinamos el efecto de la vecindad taxonómica y filogenética, así como la estrategia de vida, sobre la incidencia de la herbivoría y el parasitismo sobre las poblaciones de brinzales en tres fragmentos forestales en una secuencia sucesional del bosque montano húmedo. Evaluamos además los efectos de herbivoría, parasitismo, estrategia de vida y diferentes indicadores de la vecindad sobre la supervivencia de los brinzales. Por último contrastamos la posible existencia de una tendencia compensatoria de la comunidad (CCT) a nivel de fragmento forestal.

Nuestros análisis no consiguieron detectar una CCT pero si pusieron de manifiesto la existencia de efectos locales de dependencia negativa de la densidad. Por ejemplo, la presencia de herbivoría y parasitismo sobre los brinzales se relacionó significativamente con una menor supervivencia de estos. Por otro lado, indicadores del efecto de la vecindad como la densidad de brinzales del mismo género y el área basal de árboles vecinos del mismo género incrementaron la prevalencia de la herbivoría o el parasitismo en los brinzales. El incremento de la incidencia de la herbivoría o el parasitismo no está exclusivamente ligado a tener una vecindad taxonómicamente idéntica (vecinos de la misma especie) sino que categorías taxonómicas más laxas como el "genero" o simplemente relaciones de semejanza filogenética son capaces de predecir los efectos negativos de la vecindad. Los efectos detectados variaron en los diferentes grupos funcionales distinguidos. Los resultados que hemos obtenido en este trabajo parecen indicar

que el funcionamiento de las comunidades de brinzales del bosque montano tropical no difiere mucho del reportado para comunidades de plántulas en otros bosques tropicales y cumple las predicciones de la hipótesis de Janzen y Connell, aunque matizadas por la mayor resistencia de los brinzales al efecto de herbivoría y parasitismo.

Introducción

Los bosques montanos tropicales representan uno de los ecosistemas más diversos del mundo y en especial los presentes en los Andes orientales del Ecuador, que son considerados “puntos calientes” de biodiversidad (Myers et al., 2000). Estos ecosistemas suelen ser muy frágiles, entre otros factores por las fuertes pendientes del territorio en el que aparecen, que promueve una dinámica controlada por deslaves recurrentes y que los hace vulnerables a los efectos de una erosión extremadamente acelerada en condiciones de intensas lluvias (Bussmann, 2005, Bauer, 2010). Se conoce muy poco sobre los procesos de regeneración en los bosques montanos tropicales (Finegan, 1996). El déficit de información científica incluye, especialmente, los aspectos de regeneración y los procesos de sucesión después de impactos naturales o antrópicos (Bussmann, 2005). Aparentemente, el principal mecanismo de regeneración post-perturbación en los bosques húmedos tropicales y en otros bosques montanos húmedos lo constituyen los bancos de plántulas y brinzales (Connell y Green 2000, Antos et al. 2005, Comita y Hubbell 2009). Uno de los momentos clave para la regeneración de estos bosques es la etapa de transición de planta joven (plántula o brinzal) a árboles adultos, la cual suele representar un cuello de botella en la perpetuación del bosque (Connell y Green 2000). Por lo tanto, conocer los procesos que afectan a la dinámica de las poblaciones de plántulas y brinzales en el sotobosque es fundamental para tener una visión completa de la regeneración del bosque montano tropical.

Varios estudios sobre comunidades de plántulas y brinzales en bosques tropicales han encontrado una fuerte evidencia de que su dinámica presenta dependencia de la densidad con-específica a pequeñas escalas espaciales (escala de vecindario: Harms et al 2000; Stoll y Newbery 2005; Queenborough et al. 2007; Carson et al 2008; Comita y Hubbell 2009; Zhu et al 2010; Johnson et al 2012). La dependencia suele ser negativa, lo que implicaría, tanto competencia por los mismos recursos como un mayor efecto de patógenos y herbívoros especialistas, que haría que los lugares próximos a los adultos de la misma especie constituyan un microhábitat poco adecuado para el establecimiento (Wright 2002). De hecho, éste es el escenario ideal para el cumplimiento de la hipótesis de Janzen-Connell (Janzen 1970, Connell 1971) que postula que un consumidor específico, ya sean depredadores, herbívoros, patógenos, etc, reduce en mayor medida la supervivencia de una especie cuando ésta se encuentra en altas densidades locales. Desde una perspectiva más amplia las especies más comunes en una comunidad serán menos propensas a escapar de sus plagas en comparación con las especies menos abundantes (Connell et al. 1984).

A pesar de que en algunos estudios se han obtenido resultados contradictorios respecto al sentido que toma la dependencia (Wright 2002), con resultados que muestran dependencia positiva (Welden et al., 1991, He et al. 1997) o incluso ausencia de dependencia de la densidad (Connell et al. 1984; Comita y Hubell 2009), estos resultados contradictorios podrían ser consecuencia de diferencias en la estrategia de vida de las plantas (Wright 2002); en todo caso, lo más común es encontrar dependencia negativa (Webb y Peart 1999, Comita et al. 2007, Queenborough et al. 2007).

La dependencia negativa de la densidad (en adelante NDD, de las siglas en inglés de "*negative density-dependence*") puede llevar a una disminución en la supervivencia de las

plántulas de especies comunes, y por tanto a que las especies raras se vean favorecidas demográficamente en la comunidad, fenómeno que ha sido denominado “tendencia compensatoria de la comunidad” (CCT, del inglés "*community compensatory trend*" ; Connell et al. 1984). La CCT se define por lo tanto como la relación inversa entre el crecimiento, el reclutamiento o la supervivencia y la densidad de individuos vecinos "con-específicos" (es decir, de la misma especie).

Es importante tener en cuenta que mientras que la hipótesis original de Janzen-Connell asume que los patógenos y herbívoros tienen especificidad por el huésped (en el sentido literal de "específico", es decir con afinidad por los individuos de la misma especie), estudios recientes han puesto de manifiesto que ambos tipos de consumidores son raramente monófagos y suelen atacar a huéspedes emparentados taxonómicamente (por ejemplo Agrawal y Fishbein 2006; Gilbert y Webb 2007). Una evaluación más apropiada de dicha hipótesis debería por lo tanto considerar vecindades de un nivel taxonómico más general que el específico (Liu et al. 2012) y considerar por ejemplo el grado de relación filogenética con los vecinos (Zhu et al. 2015).

Por otra parte, de entre los recursos abióticos que pueden influir en la dinámica (supervivencia) de las poblaciones de plántulas y brinzales ha sido bien documentado el papel de la competencia por la luz tanto en bosques templados (Canham et al. 1994) como en bosques tropicales (Kabakoff y Chazdon 1996, Montgomery y Chazdon 2002). La luz es generalmente el recurso más limitante en los bosques con dosel cerrado, y la competencia por la luz es el mayor conductor del cambio sucesional cuando los recursos del suelo no son limitados (Grime 1977, Tilman 1988, Zhu et al. 2015). De hecho, una clasificación habitual de las especies de los bosques tropicales distingue cuatro gremios o tipos

funcionales en relación con su afinidad por las condiciones lumínicas (Tolerantes a la Sombra, Tolerantes Parciales a la Sombra, Pioneras de Vida Corta y Pioneras de Vida Larga; Finegan 1996).

Es de suma importancia tener en cuenta estas características particulares a la hora de interpretar la dinámica de plántulas y brinzales; así, los brinzales de especies pioneras, especializadas en aparecer en los claros que dejan los árboles al caer, tienden a crecer más rápido, tanto en condiciones de baja como de alta luminosidad, pero sufren mayor mortalidad que las especies de sucesión tardía que se regeneran en el sotobosque sombreado (Kitajima y Poorter 2008). La luz también afecta en la incidencia del ataque a plantas por herbívoros (Hogan y Machado 2002): las plantas pioneras, de crecimiento rápido, están adaptadas a los hábitats ricos en recursos, y suelen sufrir un mayor índice de daño por herbivoría, en parte por tener diferentes tipos de sustancias químicas defensivas en cantidades menores que las especies de crecimiento lento. Las condiciones ambientales influyen en la variabilidad de la velocidad de crecimiento en las plantas y en las distintas estrategias de defensa contra los herbívoros. Está ampliamente aceptado que en hábitats con recursos limitados (por ejemplo luz) se han seleccionado plantas con crecimiento lento y bajas tasas de reemplazo de tejidos (Bradshaw et al. 1964, Grime 1977), lo cual significa que la asignación de recursos para la producción de tejidos tiene alto costo para la planta y por lo tanto es importante que se invierta en defensas anti-herbívoros (Coley et al. 1985).

En el presente estudio pretendemos profundizar en el conocimiento de los procesos que afectan a la dinámica de brinzales en el bosque montano del sur de Ecuador. Para ello, durante 18 meses se realizó el seguimiento de 727 brinzales en tres fragmentos forestales y se registró tanto su supervivencia como la afectación por herbivoría y parasitismo. A partir

de estos datos intentamos responder a las siguientes preguntas: i) ¿Cuál es el efecto de la densidad, así como del grado de parentesco filogenético de la vecindad sobre la supervivencia de los brinzales?. ii) ¿Cuál es el efecto de la densidad y del grado de parentesco filogenético de la vecindad sobre la prevalencia de herbivoría en los brinzales? y iii) ¿Cuál es el efecto de la densidad y del grado de parentesco filogenético de la vecindad sobre la prevalencia de parasitismo en los brinzales? Además, nos preguntamos si dichos efectos varían entre brinzales con diferentes estrategias vitales (diferente afinidad por la luz), y si la abundancia de los diferentes taxones induce la aparición de una tendencia compensatoria de la comunidad (CCT).

Materiales y Métodos

Área de estudio.

El estudio se realizó en las tres parcelas permanentes situadas en tres fragmentos forestales (Chamusquín A, Chamusquín B y San Francisco descritos en el primer capítulo de la tesis.

Brinzales.

Las parcelas permanentes están divididas y delimitadas, en 13 parcelas de 400 m² (20 x 20 m). Dentro de cada una de estas parcelas, se demarcaron al azar, y se geo-localizaron, dos mini-parcelas, “A” y “B”, de 2 x 2 m (Figura 1).

En cada mini-parcela se etiquetaron y se identificaron taxonómicamente todos los brinzales existentes, considerando como brinzales a los individuos con un diámetro comprendido entre 1 y 4.9 cm y de 0,5 a 2 m de altura (Franklin y Rey 2007). En la mayoría de los casos sólo se pudo identificar con certeza el género, categoría con la que se trabaja en este estudio. Para cada uno de los individuos se anotó la presencia o ausencia de herbivoría y/o parasitismo.

Para este trabajo se registraron con herbivoría todos los brinzales cuyas hojas tenían el limbo dañado por insectos u otros animales. También se anotó la presencia o no de signos de parasitismo en los brinzales, entendiéndose este último como la presencia de manchas en las hojas debido a la presencia de bacteria, virus, hongos e insectos parásitos, como los minadores.

Figura 1. Distribución de las miniparcels, dentro de cada una de las parcelas permanentes: Chamusquín Alto (A), Chamusquín Bajo (B) y San Francisco (C).

De acuerdo con la información bibliográfica (Finegan 1996, Turner 2001), se anotó para cada brinzal el gremio o tipo funcional al que pertenecen las especies del género.

En cada mini-parcela se realizó un primer censo de brinzales en mayo de 2009, y posteriormente un recuento en octubre de 2010, donde se anotó la mortalidad de los brinzales al cabo de dicho periodo.

Covariables.

Para examinar los efectos de la vecindad (para evaluarlos efectos de la dependencia de la densidad y el parentesco filogenético) en la supervivencia de los brinzales, se generaron varias covariables.

Primero se calculó para cada brinzal una suma del área basal de los árboles del mismo género, de los árboles de otros géneros y del total de árboles dentro de un área circular de radio $r = 15$ m alrededor de cada brinzal. En todos los casos las sumas fueron ponderadas inversamente por el inverso de la distancia entre cada árbol y cada brinzal. De forma similar se calculó la suma de área basal de árboles que pertenecían a la misma o diferente familia y de árboles que pertenecían al mismo o diferente gremio.

Se construyó un árbol filogenético con las especies y géneros de árboles y brinzales encontrados en las parcelas, empleando Phylomatic Version 3.0, utilizando como árbol base el “R20100701.new” Posteriormente se ajustó la longitud de las ramas con el algoritmo “bladj” del programa Phylocom (Webb et al. 2008) en base a las edades reportadas por Wikstrom et al. (2001). A partir del árbol filogenético y la distribución de árboles dentro de los círculos de radio 15 m se calculó la disimilitud filogenética media ponderada entre cada brinzal y la comunidad de árboles presente en los círculos de $r = 15$ m

alrededor de cada brinzal. La ponderación fue directamente proporcional al área basal de cada árbol e inversamente proporcional a la distancia entre el brinzal y el árbol correspondiente (Paine et al. 2012). A partir del mismo árbol filogenético se calculó también la distancia filogenética media entre cada brinzal y todos los brinzales que le acompañaban en cada microparcela. Finalmente, para tener una estimación de la posible influencia del "efecto borde" (Murcia 1995) sobre la supervivencia de los brinzales, calculamos para cada brinzal la distancia al borde del fragmento forestal en el que se sitúa su microparcela.

Análisis de datos: herbivoría y parasitismo

Para estimar el efecto de la vecindad (y de otros posibles factores) en la incidencia de herbivoría y parasitismo sobre los brinzales empleamos la aproximación de selección de modelos de Burnham y Anderson (2003). En un primer paso, examinamos la relación entre la incidencia de herbivoría (o en su caso de parasitismo) con cada una de las variables explicativas registradas (una a una, desde diversidad de brinzales a diversidad o área basal de árboles, distancia al borde del fragmento, etc), ajustando un modelo lineal generalizado mixto (GLMM) con respuesta binomial, en donde la identidad de la mini-parcela de 2 x 2 m se incluyó como factor aleatorio ("*random*"). A partir de los resultados anteriores, se seleccionaron todas las variables que individualmente resultaron significativas o cuasi-significativas ($p\text{-valor} < 0.1$). Con ellas, en un segundo paso, se ajustaron modelos para todas las combinaciones posibles de variables seleccionadas, empleando también GLMM's binomiales, y estos se ordenaron de acuerdo con su AIC. El mejor modelo (el modelo con el menor AIC) y todos modelos con una diferencia de AIC < 4 del mejor modelo se emplearon para construir un modelo ponderado ("*averaged model*", Burnham and

Anderson 2003). Para estimar el efecto de la vecindad en la incidencia del parasitismo se siguió el mismo proceso. La modelización se realizó de forma independiente para cada una de las tres zonas (Chamusquín B, Chamusquín A y San Francisco) consideradas en el estudio.

Análisis de datos: supervivencia.

Para estimar el efecto de la vecindad (y de otros posibles factores) en la probabilidad de supervivencia de los brinzales durante el periodo considerado empleamos otra aproximación de selección de modelos de Burnham y Anderson (2003). Para ello, construimos y ajustamos una batería de modelos generalizados lineales mixtos (GLMM con respuesta binomial) de diferente complejidad, que reflejan las posibles explicaciones alternativas consideradas usualmente en la literatura sobre supervivencia de plántulas y brinzales en bosque tropicales (Comita y Hubbell 2009, Zhu et al. 2015). El modelo más sencillo (modelo 1, Tabla 1) incluía como efectos fijos la presencia de síntomas de herbivoría y parasitismo en los brinzales; el modelo más complejo (modelo 9, Tabla 1), además de los anteriores incluyó la riqueza de especies arbóreas del mismo género y de distinto género al del brinzal focal dentro de un área de 15 m alrededor del mismo así como el área basal ponderada de dichos árboles. Otros modelos incluyeron el efecto de la disimilitud filogenética media con árboles, con brinzales o la distancia al borde del fragmento forestal. Todos los modelos incluyeron como factor aleatorio la identificación de la miniparcela a la que pertenecía cada brinzal. La misma batería de modelos se ajustó para cada zona (es decir para Chamusquín B, Chamusquín A, y San Francisco) de forma independiente. Dentro de cada zona, se ajustó la batería de modelos para tres estructuras de datos: a nivel comunidad (incluyendo los datos de todos los brinzales de cada parcela), a

nivel de gremio lumínico (ajustándola batería de forma independiente para los brinzales pioneros y para los tolerantes a la sombra) y a nivel de gremio "general" (es decir, de forma independiente para TS, TPS, PVL y PVC). Para cada una de las evaluaciones anteriores se eligió el mejor modelo en base a su AIC (Burnham y Anderson 2003). Adicionalmente, para determinar si los efectos negativos de los individuos emparentados taxonómicamente generan una tendencia compensatoria de la comunidad (CCT) a escalas espaciales grandes, evaluamos la supervivencia de los brinzales de cada género (proporción de individuos del género que sobreviven en cada zona, sintetizando los datos de todas las mini-parcelas de la zona) como una función de la abundancia de árboles del mismo género en cada parcela permanente. Examinamos dos medidas de la abundancia de árboles: número de árboles del mismo género con DAP ≥ 5 cm y área basal de árboles del mismo género con DAP ≥ 5 cm. En este caso, se ajustó un modelo generalizado binomial (GLM) a la proporción de brinzales supervivientes de cada género en cada parcela. Los modelos se ajustaron con el paquete “lme4” (Bates et al. 2014) en el entorno R 3.2.1 (R Core Team 2015). Los modelos ponderados de herbivoría y parasitismo se calcularon con el paquete MuMIn (Barton 2015).

Resultados

En total se censaron 727 brinzales. El número de brinzales que sobrevivieron hasta el final del estudio fue de 623 individuos. El bosque que mayor mortalidad sufrió fue Chamusquín A (15,25%) aunque también fue en el que más número de individuos sobrevivieron (228 individuos). En el bosque Chamusquín B, 187 de 216 individuos lograron sobrevivir, mientras que en San Francisco fueron tan sólo 208 individuos.

Tabla 1. Modelos ajustados para comprobar los efectos sobre la supervivencia de brinzales de la densidad de plántulas y árboles, la disimilitud filogenética, la incidencia del parasitismo y la herbivoría y la distancia al borde del fragmento forestal.

Tipo	Modelo	$\ln(-\ln(1 - p))$
1	$\beta_0 + \beta_1 \text{Herb} + \beta_2 \text{Para} + \phi_{\text{mp}}$	
2	$\beta_0 + \beta_1 \text{Herb} + \beta_2 \text{Para} + \beta_3 S_{\text{tot}} + \phi_{\text{mp}}$	
3	$\beta_0 + \beta_1 \text{Herb} + \beta_2 \text{Para} + \beta_3 S_{\text{tot}} + \beta_4 \text{AB}_{\text{gen}_t} + \phi_{\text{mp}}$	
4	$\beta_0 + \beta_1 \text{Herb} + \beta_2 \text{Para} + \beta_3 S_{\text{tot}} + \beta_4 \text{AB}_{\text{tot}} + \phi_{\text{mp}}$	
5	$\beta_0 + \beta_1 \text{Herb} + \beta_2 \text{Para} + \beta_3 S_{\text{gen}} + \beta_4 S_{\text{Hgen}} + \phi_{\text{mp}}$	
6	$\beta_0 + \beta_1 \text{Herb} + \beta_2 \text{Para} + \beta_3 S_{\text{gen}} + \beta_4 S_{\text{Hgen}} + \beta_5 \text{AB}_{\text{tot}} + \phi_{\text{mp}}$	
7	$\beta_0 + \beta_1 \text{Herb} + \beta_2 \text{Para} + \beta_3 \text{AB}_{\text{gen}} + \beta_4 \text{AB}_{\text{Hgen}} + \phi_{\text{mp}}$	
8	$\beta_0 + \beta_1 \text{Herb} + \beta_2 \text{Para} + \beta_3 S_{\text{tot}} + \beta_4 \text{AB}_{\text{gen}} + \beta_5 \text{AB}_{\text{Hgen}} + \phi_{\text{mp}}$	
9	$\beta_0 + \beta_1 \text{Herb} + \beta_2 \text{Para} + \beta_3 S_{\text{gen}} + \beta_4 S_{\text{Hgen}} + \beta_5 \text{AB}_{\text{tot}} + \text{AB}_{\text{Hgen}} + \phi_{\text{mp}}$	
10	$\beta_0 + \beta_1 \text{Herb} + \beta_2 \text{Para} + \beta_3 \text{PD}_{\text{arb}} + \phi_{\text{mp}}$	
11	$\beta_0 + \beta_1 \text{Herb} + \beta_2 \text{Para} + \beta_3 \text{Bdist} + \phi_{\text{mp}}$	
12	$\beta_0 + \beta_1 \text{Herb} + \beta_2 \text{Para} + \beta_3 \text{PD}_{\text{brz}} + \phi_{\text{mp}}$	
13	$\beta_0 + \beta_1 \text{Herb} + \beta_2 \text{Para} + \beta_3 \text{Bdist} + \beta_4 \text{PD}_{\text{brz}} + \phi_{\text{mp}}$	
14	$\beta_0 + \beta_1 \text{Bdist} + \phi_{\text{mp}}$	
15	$\beta_0 + \beta_1 \text{Herb} + \beta_2 \text{Para} + \beta_3 \text{PD}_{\text{arb}} + \beta_4 \text{Gremio} + \phi_{\text{mp}}$	

Símbolos y abreviaturas: p: probabilidad de supervivencia de los brinzales. β_0 a β_5 : parámetros ajustados para los efectos fijos de cada modelo; ϕ_{mp} : efecto aleatorio para controlar la variación entre miniparcelas. Herb: presencia/ausencia de herbivoría. Para: presencia/ausencia de parasitismo. S_{tot} , S_{gen} , y S_{Hgen} : respectivamente, abundancia de brinzales total, del mismo género y de distinto género al del brinjal focal en la microparcela. AB_{tot} , AB_{gen} y AB_{Hgen} : respectivamente, área basal (ponderada inversamente por la distancia) de todos los árboles, de árboles del mismo género y de árboles de distinto género al del brinjal focal en un área de 15 m de radio alrededor del mismo. PD_{arb} : disimilitud filogenética media ponderada entre el brinjal focal y las especies de árboles en un área de 15 m de radio alrededor del mismo. PD_{brz} : disimilitud filogenética media entre el brinjal focal y los brinzales presentes en la misma miniparcela. Bdist: Distancia al borde del fragmento forestal de cada brinjal. Gremio: gremio (tolerante a la sombra, tolerante parcial a la sombra, pionero de vida corta, pionero de vida larga) al que pertenece cada brinjal.

En cuanto a los gremios, es destacable los pocos brinzales de géneros tolerantes a la sombra que aparecieron en Chamusquín B en comparación con los otros dos bosques (Tabla 2).

Tabla 2. Individuos que sobrevivieron y murieron en cada uno de los bosques.

Zona	Nº Individuos vivos	Nº Individuos muertos
Chamusquín B	187	29
Chamusquín A	228	41
San Francisco	208	34

El gremio más representativo en Chamusquín B corresponde al de pioneros de vida corta (PVC) con 51 individuos. En cambio en Chamusquín A y San Francisco el gremio más abundante fue el de tolerantes a la sombra (TS) con 130 y 118 respectivamente. El género con mayor abundancia de brinzales en todos los bosques fue *Piper* (TS).

Tabla 3. Nº de brinzales por gremio y zona. PVC: pioneros de vida corta. PVL: pioneros de vida larga. TPS: tolerantes parciales a la sombra. TS: tolerantes a la sombra. .

Bosque	PVC	PVL	TPS	TS
Chamusquín B	51	23	44	8
Chamusquín A	76	31	32	130
San Francisco	63	35	26	118

Por bosques, en Chamusquín B los géneros más abundantes fueron *Piper*, *Solanum*, *Ageratina* y *Erato*. Los dos primeros pertenecen al gremio TS mientras que *Ageratina* es

tolerante parcial a la sombra (TPS) y *Erato* es PVC. Mientras que en los bosques Chamusquín A y San Francisco los géneros más abundantes fueron TS (*Piper*, *Palicourea*) y PVC (*Miconia*).

Herbivoría

En Chamusquín B (estado sucesional temprano), se generaron 6 modelos aceptables (es decir, con menos de 4 unidades de diferencia respecto al AIC del mejor modelo). La densidad de brinzales del mismo género (S_{gen}) apareció sistemáticamente en 4 de ellos, mostrando un efecto positivo sobre la incidencia de herbivoría (Tabla 4). Por el contrario, la densidad de brinzales de distinto género (S_{Hgen}) y la distancia filogenética media al resto de brinzales (PD_{brz}) tuvieron un efecto negativo. En Chamusquín A (estado sucesional intermedio), sólo hubo 4 modelos aceptables y en ellos aparecieron con un efecto negativo significativo o marginalmente significativo la distancia filogenética media con la vecindad de árboles (PD_{arb}) y la densidad total de plántulas por microparcela (S_{tot}). En el caso de San Francisco, se corroboró que los brinzales tolerantes a la sombra (TSTPSTRUE) presentaron menor incidencia de herbivoría que los pioneros.

Parasitismo

La variable que mejor predijo la incidencia de parasitismo en Chamusquín B fue el área basal de los árboles vecinos del mismo género, mostrando un efecto positivo. Efecto positivo mostraron también la densidad de brinzales del mismo género y la distancia filogenética media a los brinzales vecinos (Tabla 5). En Chamusquín A, tanto la distancia filogenética media a los árboles vecinos como la densidad total de brinzales mostraron efectos negativos.

Tabla 4. Coeficientes de los modelos ponderados para la incidencia de herbivoría

Chamusquín B							
	Coeficiente	Err. Estand.	E.E. Ajustado	z	p- valor	Importancia	Nº modelos
(Intercept)	-0.384	0.666	0.669	0.574	0.566		
S_{gen}	0.261	0.129	0.129	2.016	0.044 *	0.81	4
S_{Hgen}	-0.068	0.096	0.096	0.708	0.479	0.32	3
PD_{brz}	-0.131	0.326	0.327	0.400	0.689	0.31	3
						TOTAL	6
Chamusquín A							
	Coeficiente	Err. Estand.	E.E. Ajustado	z	p- valor	Importancia	Nº modelos
(Intercept)	0.303	0.873	0.876	0.346	0.730		
PD_{arb}	-0.620	0.249	0.250	2.480	0.013 *	0.78	2
S_{tot}	-0.125	0.072	0.072	1.741	0.082 .	0.62	2
						TOTAL	4
San Francisco							
	Coeficiente	Err. Estand.	E.E. Ajustado	z	p- valor	Importancia	Nº modelos
(Intercept)	0.586	0.307	0.309	1.898	0.058 .		
TSTPSTRUE	-0.588	0.332	0.334	1.761	0.078 .	0.63	2
PD_{brz}	0.009	0.178	0.179	0.048	0.962	0.26	2
						TOTAL	4

Abreviaturas: ERR. Estand.: error estándar del coeficiente. EE. Ajustado: error estándar ajustado. Importancia: suma de pesos de Akaike de los modelos en los que aparece la variable correspondiente. Nº modelos: número de modelos (del total ponderado) en los que aparece la variable correspondiente. Total: número total de modelos ponderados (es decir, número de modelos con una diferencia de AIC <4 respecto al mejor modelo). S_{tot}, S_{gen}, y S_{Hgen}: respectivamente, abundancia de brinzales total, del mismo género y de distinto género al del brinzal focal en la microparcela. AB_{tot}, AB_{gen} y AB_{Hgen}: respectivamente, área basal (ponderada inversamente por la distancia) de todos los árboles, de árboles del mismo género y de árboles de distinto género al del brinzal focal en un área de 15 m de radio alrededor del mismo. PD_{arb}: disimilitud filogenética media ponderada entre el brinzal focal y las especies de árboles en un área de 15 m de radio alrededor del mismo. PD_{brz}: disimilitud filogenética media entre el brinzal focal y los brinzales presentes en la misma miniparcela. Bdist: Distancia al borde del fragmento forestal de cada brinzal. TPSPT: tipo de gremio lumínico (pionero (FALSE) o tolerante a la sombra (TRUE)). gremio: tipo de gremio funcional

Tabla 5. Coeficientes de los modelos ponderados para la incidencia del parasitismo. (Abreviaturas detalladas en la Tabla 4)

Chamusquín B							
	Coeficiente	Err. Estand.	E.E. Ajustado	z	p- valor	Importancia	Nº modelos
(Intercept)	-0.648	0.778	0.781	0.830	0.407		
AB_{gen}	0.688	0.309	0.311	2.209	0.027 *	0.85	8
S_{Hgen}	0.137	0.091	0.092	1.494	0.135	0.48	6
PD_{brz}	0.378	0.281	0.282	1.339	0.181	0.47	5
S_{gen}	-0.179	0.153	0.154	1.163	0.245	0.44	6
TOTAL							12
Chamusquín A							
	Coeficiente	Err. Estand.	E.E. Ajustado	z	p- valor	Importancia	Nº modelos
(Intercept)	0.728	0.880	0.882	0.825	0.410		
PD_{arb}	-0.387	0.227	0.228	1.695	0.090 .	0.71	2
S_{tot}	-0.139	0.069	0.070	1.995	0.046 *	0.6	2
PD_{brz}	n.s.					0	0
Bdist	n.s.					0	0
TOTAL							4
San Francisco							
	Coeficiente	Err. Estand.	E.E. Ajustado	z	p- valor	Importancia	Nº modelos
(Intercept)	0.048	0.388	0.391	0.122	0.903		
gremioPVL	-1.811	0.643	0.647	2.800	0.005 **	1	4
gremioTPS	0.964	0.632	0.635	1.516	0.129	1	4
gremioTS	-0.267	0.411	0.413	0.647	0.518	1	4
PD_{arb}	0.532	0.284	0.285	1.863	0.063 .	0.69	2
PD_{brz}	0.245	0.218	0.219	1.117	0.264	0.4	2
TOTAL							4

La distancia filogenética media a los brinzales vecinos y la distancia al borde del fragmento forestal, aunque se seleccionaron en el primer paso de la modelización no entraron finalmente en los modelos ponderados. En San Francisco hubo un efecto positivo de la

distancia filogenética a los árboles y a las plántulas vecinas, y además se puso de manifiesto que los brinzales del gremio PVL tuvieron menor incidencia de parasitismo que los PVC.

Supervivencia

La mayoría de modelos de supervivencia, tanto los ajustados a nivel de comunidad, como los ajustados a nivel de preferencia lumínica o a nivel de gremio incluyeron el efecto de la herbivoría y parasitismo, aunque con efectos contrapuestos y con diferente grado de significación dependiendo del modelo (Tablas 6 a 12). Cuando su efecto fue significativo, siempre fue negativo (por ejemplo para la herbivoría en los modelos a nivel de comunidad, gremio lumínico pionero y gremio TPS en San Francisco; para el parasitismo en los modelos a nivel de gremio lumínico tolerante y gremio TPS en San Francisco y gremio TPS en Chamusquín A). La distancia al borde (Bdist) mostró un efecto negativo significativo en varios modelos de Chamusquín A: a nivel de comunidad, a nivel de gremio lumínico pionero y a nivel de gremios TPS y PVL. La densidad total de plántulas vecinas apareció con efectos negativos significativos en los modelos a nivel de comunidad en San Francisco, y para los modelos a nivel de gremio lumínico pionero y gremio PVC en Chamusquín B. La disimilitud filogenética media con los árboles vecinos (P_{arb}) mostró un efecto positivo sobre la supervivencia en varios modelos en todos los niveles, pero nunca fue significativo. La disimilitud filogenética media con los brinzales vecinos (P_{brz}) mostró un efecto negativo significativo sólo para el gremio TPS en Chamusquín A. Los modelos que incluían otras variables (área basal de árboles vecinos, abundancia de brinzales del mismo o de distinto género) raramente fueron seleccionados y sus efectos nunca fueron significativos.

Tabla 6. Modelos que mejor describen la probabilidad de supervivencia de los brinzales a nivel de comunidad en cada zona. En rojo las variables con efecto significativo.

Zona	Modelo	AIC	Variables	Coefficiente	P-value
San Francisco	2	141,9	HerbTRUE	-1,2596	0,0187
			ParaTRUE	-0,3374	0,4633
			S_{tot}	-0,1372	0,025
Chamusquín A	11	187,3	HerbTRUE	0.0443	0.9180
			ParaTRUE	0.3576	0.4171
			Bdist	-0.7242	0.0262
Chamusquín B	15	140,5066	HerbTRUE	0.03140	0.9505
			ParaTRUE	0.43354	0.4206
			PD _{arb}	0.02958	0.9052
			gremioPVL	0.26077	0.7237
			gremioTPS	1.52096	0.0768
			gremioTS	1.29473	0.0302

Abreviaturas: S_{tot} , S_{gen} , y S_{Hgen} : respectivamente, abundancia de brinzales total, del mismo género y de distinto género al del brinjal focal en la microparcela. AB_{tot} , AB_{gen} y AB_{Hgen} : respectivamente, área basal (ponderada inversamente por la distancia) de todos los árboles, de árboles del mismo género y de árboles de distinto género al del brinjal focal en un área de 15 m de radio alrededor del mismo. PD_{arb}: disimilitud filogenética media ponderada entre el brinjal focal y las especies de árboles en un área de 15 m de radio alrededor del mismo. PD_{brz}: disimilitud filogenética media entre el brinjal focal y los brinzales presentes en la misma miniparcela. Bdist: Distancia al borde del fragmento forestal de cada brinjal. ParaTRUE: presencia de parasitismo. HerbTRUE: presencia de herbivoría Gremio: tipo de gremio funcional.

Tabla 7. Modelos que mejor describen la probabilidad de supervivencia de los brinzales a nivel de preferencia lumínica (tolerantes a la sombra) en cada zona. Abreviaturas detalladas en la Tabla 6.

Zona	Modelo	AIC	Variables	Coefficiente	P-value
San Francisco	10	80,3	HerbTRUE	-0.9823	0.1378
			ParaTRUE	-1,2296	0.0839
			PD _{arb}	1,0667	0.1043
Chamusquín A	1	120,7	HerbTRUE	0.0683	0.896
			ParaTRUE	0.1778	0.735
Chamusquín B	10	63,2	HerbTRUE	0,061309	0.939
			ParaTRUE	1,163146	0.198
			PD _{arb}	-0.003993	0.990

Tabla 8. Modelos que mejor describen la probabilidad de supervivencia de los brinzales a nivel de preferencia lumínica (pioneras) en cada zona. En rojo las variables con efecto significativo sobre la supervivencia de brinzales. Abreviaturas detalladas en la Tabla 6.

Zona	Modelo	AIC	Variables	Coefficiente	P-value
San Francisco	8	65,9	HerbTRUE	-2,22062	0.05826
			ParaTRUE	0.73191	0.32032
			S _{tot}	-0.14326	0.13217
			AB _{gen}	0.85955	0.16647
			AB _{Hgen}	0.24535	0.69480
Chamusquín A	11	78,5	HerbTRUE	0.2170	0.7518
			ParaTRUE	0.4149	0.5587
			Bdist	-0.9391	0.0223
Chamusquín B	3	77,3	HerbTRUE	0.1903	0.7781
			ParaTRUE	-0.1321	0.8697
			S _{tot}	-0.3110	0.0470
			AB _{tot}	-0.5464	0.2059

Tabla 9. Modelos que mejor describen la probabilidad de supervivencia de los brinzales a nivel de gremio (pioneras de vida larga). En rojo las variables con efecto significativo sobre la supervivencia de brinzales. Abreviaturas detalladas en la Tabla 6.

Zona	Modelo	AIC	Variables	Coefficiente	P-value
San Francisco	10	32,5	HerbTRUE	-1.2860	0.329
			ParaTRUE	19.7586	0.992
			PD _{arb}	1.2303	0.207
Chamusquín A	11	26,3	HerbTRUE	0.1767	0.8912
			ParaTRUE	1.2404	0.4057
			Bdist	-1.6267	0.0479
Chamusquín B	12	25,6	HerbTRUE	2.8289	0.251
			ParaTRUE	-0.9699	0.569
			PD _{brz}	2.7463	0.135

Tabla 10. Modelos que mejor describen la probabilidad de supervivencia de los brinzales a nivel de gremio (pioneras de vida corta). En rojo las variables con efectos significativos sobre la supervivencia de brinzales. Abreviaturas detalladas en la Tabla 6.

Zona	Modelo	AIC	Variables	Coefficiente	P-value
San Francisco	1	35,5	HerbTRUE	-33.608	0.974
			ParaTRUE	-1.038	0.379
Chamusquín A	1	61,8	HerbTRUE	0.357819	0.63290
			ParaTRUE	-0.004806	0.99459
Chamusquín B	2	55,8	HerbTRUE	0.48489	0.5425
			ParaTRUE	0.04642	0.9571
			S_{tot}	-0.33801	0.0502

Tabla 11. Modelos que mejor describen la probabilidad de supervivencia de los brinzales a nivel de gremio (tolerantes a la sombra). Abreviaturas detalladas en la Tabla 6.

Zona	Modelo	AIC	Variables	Coefficiente	P-value
San Francisco	10	72,1	HerbTRUE	-0.8354	0.2263
			ParaTRUE	-1.3646	0.0635
			PD _{arb}	0.9471	0.1403
Chamusquín A	1	86,5	HerbTRUE	-0.20003	0.741
			ParaTRUE	0.01679	0.978
Chamusquín B	10	49,9	HerbTRUE	0.4654	0.6242
			ParaTRUE	0.8762	0.3684
			PD _{arb}	0.1491	0.6959

Tabla 12. Modelos que mejor describen la probabilidad de supervivencia de los brinzales a nivel de gremio (tolerantes parciales a la sombra). En rojo las variables con efecto significativo sobre la supervivencia de brinzales. Abreviaturas detalladas en la Tabla 6.

Zona	Modelo	AIC	Variables	Coefficiente	P-value
San Francisco	1	11,1	HerbTRUE	-163.12	0.00446
			ParaTRUE	-748.85	< 2e-16
Chamusquín A	13	31,2	HerbTRUE	2.867	0.1025
			ParaTRUE	-0.141	0.9061
			Bdist	-3.853	0.0525
			PD _{brz}	8.227	0.0411

Tendencia compensatoria de la comunidad

No encontramos muestras de una tendencia compensatoria de la comunidad. Así en Chamusquín A, el efecto tanto del número de árboles como del área basal de los árboles tiene un efecto negativo sobre la proporción de brinzales supervivientes del mismo género. En Chamusquín B y San Francisco el efecto fue positivo, pero en ningún caso fue significativo.

Figura 2. Relación entre proporción de la supervivencia de brinzales de cada género y el área basal total de los árboles del mismo género.

Figura 3. Relación entre proporción de la supervivencia de brinzales de cada género y el número de árboles del mismo género.

Discución

Los bancos de plántulas y brinzales constituyen uno de los componentes clave de la dinámica de los bosques húmedos tropicales (Connell y Green 2000, Comita y Hubbell 2009), por lo que su estudio resulta fundamental para comprender los procesos de regeneración tras la perturbación en ecosistemas amenazados como el bosque montano húmedo de los Andes ecuatorianos.

Numerosos estudios han señalado cómo la dependencia negativa de la densidad (NND) a escala de vecindario afecta a la supervivencia de las plántulas y brinzales (Harms et al 2000; Stoll y Newbery 2005; Queenborough et al. 2007; Carson et al 2008; Comita y Hubbell 2009; Zhu et al 2010; Johnson et al 2012) y cómo dicho efecto está en muchos casos mediado por una mayor susceptibilidad al ataque de patógenos y herbívoros especialistas (Janzen 1970, Connell 1971). Los brinzales se encuentran con frecuencia con recursos limitados a causa de la competencia asimétrica con los individuos más grandes (Wright 2002, Comita y Hubell 2009), y por tanto, pueden carecer de recursos suficientes para tolerar o recuperarse de los daños ocasionados por el parasitismo o la herbivoría. Por

lo tanto, los brinzales son también propensos a exhibir tasas de supervivencia más bajas en zonas de alta densidad de la misma especie.

Los resultados que hemos obtenido en este trabajo parecen indicar que el funcionamiento de las comunidades de brinzales del bosque montano tropical no difiere mucho del reportado para las plántulas en otros bosques tropicales. Por un lado, la presencia de herbivoría y parasitismo sobre los brinzales se relacionó significativamente con una menor supervivencia de estos en varios de los casos analizados. Por otro lado, indicadores del efecto de la vecindad como la densidad de brinzales del mismo género y el área basal de árboles vecinos del mismo género incrementaron la prevalencia de la herbivoría o el parasitismo en los brinzales, tal como predice la hipótesis de Janzen y Connell.

Nuestro estudio demostró además que el incremento de la incidencia de la herbivoría o el parasitismo no está exclusivamente condicionado a tener una vecindad taxonómicamente idéntica (vecinos de la misma especie) como inicialmente postularon Janzen y Connell y ha sido confirmado en otros estudios (por ejemplo Comita y Hubbell 2009), sino que categorías taxonómicas más laxas como el "genero" o simplemente relaciones de semejanza filogenética son capaces de predecir el efecto de la NDD. Por ejemplo, la disimilitud filogenética media con los árboles vecinos ejerció un efecto negativo sobre (es decir, disminuyó) la incidencia de la herbivoría y el parasitismo en *Chamusquín A* y tuvo un efecto positivo sobre la supervivencia (aunque no significativo) en la mayoría de modelos en los que se incluyó (en todas las parcelas). La densidad de brinzales en general, sin tener en cuenta la identidad taxonómica también tuvo un efecto negativo sobre la supervivencia

en varios casos. Efectos similares han sido referidos de otros bosque tropicales (Hubbell et al. 2001).

Nuestros resultados también muestran que la estrategia vital (por ejemplo las preferencias lumínicas) condiciona la respuesta de los brinzales a la herbivoría. En San Francisco, por ejemplo, los brinzales tolerantes a la sombra presentan menor incidencia de herbivoría que los pioneros (que demandan mayor cantidad de luz). Este resultado es congruente con las hipótesis que explicación de que en hábitats con recursos limitados (en este caso la luz) se han seleccionado plantas con crecimiento lento y bajas tasas de reemplazo de tejidos (Bradshaw et al. 1964, Grime 1977), lo cual significa que la asignación de recursos para la producción de tejidos tiene alto costo para la planta y por lo tanto es importante que se invierta en defensas anti-herbívoros (Coley et al. 1985), lo cual puede explicar la baja afectación de la herbivoría sobre los gremios tolerantes a la sombra. Por el contrario, las plantas pioneras, con tasas de crecimiento mayor, invierten menos recursos en metabolitos secundarios para la defensa y por lo tanto son más susceptibles a la herbivoría.

Cuando evaluamos la tendencia compensatoria de la comunidad (CCT) no encontramos efectos significativos del área basal o del número de árboles sobre la supervivencia de los brinzales. Otros estudios, analizando la dinámica de poblaciones de plántulas tampoco han sido capaces de detectar CCT o han tenido resultados contradictorios. Por ejemplo Queenborough et al. (2007) encontraron una disminución de la supervivencia de plántulas al aumentar el área basal pero no al aumentar el número de árboles de la misma especie. Comita y Hubbell (2009) no encontraron CCT ni considerando el área basal ni

considerando la densidad de árboles, aunque sí consiguieron detectar CCT al distinguir entre diferentes estrategias de preferencia lumínica.

En conclusión, nuestros resultados parecen corroborar que la dinámica de brinzales en el bosque montano es similar a la que se ha reportado para poblaciones de plántulas en otros bosques tropicales, aunque con señales menos claras (menor frecuencia de resultados significativos). Esta escasez de respuestas significativas al efecto la vecindad probablemente tenga un motivo biológico y se deba a que los brinzales ya tienen un nivel de desarrollo avanzado. En contraste con las poblaciones de plántulas, donde las predicciones de la hipótesis de Janzen y Connell se suelen detectar con facilidad, los brinzales han superado ya una primera etapa de competencia durante su etapa de plántulas y se encuentran ya adaptadas a las condiciones del medio donde se han establecido por lo que en esta fase son menos sensibles al efecto de patógenos y parásitos que las plántulas. Se cree que la dependencia negativa de la densidad es más fuerte para los brinzales más jóvenes, que son altamente vulnerables a los ataques de los enemigos naturales (Clark y Clark, 1985). Por otro lado, Connell y Green (2000) reportaron que poblaciones de brinzales tropicales pueden permanecer en el mismo estado, con crecimiento muy lento y ajenos al efecto de la negativo de la densidad durante décadas, por lo que un seguimiento temporal como el realizado para nuestro estudio podría no bastar para detectar los efectos de la vecindad sobre la supervivencia. Recientemente, Velázquez et al. (2015) hacen hincapié en la importancia de considerar marcos de tiempo más de una década para estudiar los efectos dependientes de la densidad entre los árboles jóvenes en los bosques tropicales.

Por último, hay que tener en cuenta que la resolución taxonómica y funcional de nuestros datos es bastante baja: tan sólo pudimos identificar los brinzales a nivel de género y la filogenia empleada para calcular las disimilitudes filogenéticas es también muy grosera (con numerosas politomías sin resolver y lógicamente sin distinguir las distintas especies), por lo que las posibles señales podrían verse difuminadas.

Bibliografía

- Agrawal, A.A. y Fishbein, M. (2006). Plant defense syndromes. *Ecology*, 87, 132–149.
- Antos, J. A., Guest, H. J. And Parish, R. (2005). The tree seedling bank in an ancient montane forest: stress tolerators in a productive habitat. *Journal of Ecology*, 93: 536–543
- Barton, K. (2015). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.1.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., y Walker, S. (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. arXiv preprint arXiv:1406.5823.
- Bauer, F. C. (2010). Water flow paths in soils of an undisturbed and landslide affected mature montane rainforest in South Ecuador. Bayreuth, Alemania.
- Bradshaw, A. D., Chadwick, M. J. Jowett, D. y Snaydon R.W. (1964). Experimental investigations into the mineral-nutrition of several grass species 4 nitrogen level. *Journal of Ecology* 52 (3): 665-76.

- Bussmann, W. R. (2005). Andean Forests of Southern Ecuador, classification, regeneration and use. *Revista peruana de biología*. 12(2): 203 – 216.
- Canham, C.D, Finzi, A.C. Pacala, S.W. y Burbank, D. H. (1994). Causes and consequences of resource heterogeneity in forests - interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 24 (2): 337-49.
- Carson, W.P., Anderson, J.T., Leigh, E.G.J. y Schnitzer, S.A. (2008) Challenges associated with testing and falsifying the Janzen–Connell hypothesis: a review and critique. *Tropical Forest Community Ecology* (eds W.P. Carson y S.A. Schnitzer), pp. 210–241. West Sussex: Wiley-Blackwell.
- Clark, D. B., y D. A. Clark. (1985). Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology* 66:1884–1892.
- Coley, P. D., Bryant, J. P. y Chapin, F. S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230 (4728): 895-9.
- Comita, L.S., Aguilar, S., Perez, R., Lao, S. y Hubbell, S.P. (2007) Patterns of woody plant species abundance and diversity in the seedling layer of a tropical forest. *Journal of Vegetation Science*, 18, 163–174.
- Comita, L.S. y Hubbell, S.P. (2009) Local neighborhood and species' shade tolerance influence survival in a diverse seedling bank. *Ecology*, 90, 328–334.
- Connell, J.H. (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of Numbers in Populations* (eds P.J. den Boer y G. Gradwell), pp, 298–312. Center for Agricultural Publication and Documentation, Wageningen.

- Connell, J. H., Tracey, J. G., y Webb, L. J. (1984). Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. *Ecological monographs*, 54(2), 141-164.
- Connell JH y Green PT (2000) Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree. *Ecology* 81:568–584
- Finegan, B. (1996). Pattern and process in neotropical secondary forest: the first 100 years of succession. *Trends Ecol. Evol.* 11, 119-124
- Franklin, J y Rey, S. (2007). Spatial patterns of tropical forest trees in Western Polynesia suggest recruitment limitations during secondary succession. *Journal of Tropical Ecology* 23:1–11.
- Gilbert, G. S., y Webb, C. O. (2007). Phylogenetic signal in plant pathogen–host range. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(12), 4979-4983.
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American naturalist*, 1169-1194.
- Harms, K.E., Wright, S.J., Calderon, O., Hernandez, A. y Herre, E.A. (2000). Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, 404, 493–495.
- He, F., P. Legendre, and J. V. LaFrankie. (1997). Distribution patterns in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 8: 105–114.
- HilleRisLambers, J., J. S. Clark, and B. Beckage. (2002). Density-dependent mortality and the latitudinal gradient in species diversity. *Nature* 417:732–735.
- Hogan K. y Machado J. L. (2002). The light environment in tropical forests: biological implications and measurements, pp. 119-144.

- Hubbell, S. P., Ahumada, J. A., Condit, R., y Foster, R. B. (2001). Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a Neotropical forest. *Ecological Research*, 16(5), 859-875.
- Janzen, D.H. (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104, 501–528.
- Johnson, D., Beaulieu, W.T., Bever, J.D. y Clay, K. (2012) Conspecific negative density dependence and forest diversity. *Science*, 336, 904–907.
- Kabakoff, R. P., y Chazdon, R. L. (1996). Effects of canopy species dominance on understorey light availability in low-elevation secondary forest stands in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 12(06), 779-788.
- Kitajima, K., y Poorter, L. (2008). Functional basis for resource niche partitioning by tropical trees. *Trop For Community Ecol Blackwell Oxf UK*, 172-188.
- Liu, X., Liang, M., Etienne, R. S., Wang, Y., Staehelin, C., y Yu, S. (2012). Experimental evidence for a phylogenetic Janzen–Connell effect in a subtropical forest. *Ecology letters*, 15(2), 111-118.
- Murcia, C. 1995. Edge Effect in fragmented forest: implication for conservation. *Trends Ecology y Evolution* 10: 58-62
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., y Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.
- Paine, C. E., Norden, N., Chave, J., Forget, P. M., Fortunel, C., Dexter, K. G., y Baraloto, C. (2012). Phylogenetic density dependence and environmental filtering predict seedling mortality in a tropical forest. *Ecology Letters*, 15(1), 34-41.

- Queenborough, S. A., Burslem, D. F., Garwood, N. C., y Valencia, R. (2007). Neighborhood and community interactions determine the spatial pattern of tropical tree seedling survival. *Ecology*, 88(9), 2248-2258.
- R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Stoll, P. y Newbery, D.M. (2005) Evidence of species-specific neighborhood effects in the Dipterocarpaceae of a Bornean rain forest. *Ecology*, 86, 3048 – 3062.
- Tilman, D. (1988) The importance of the mechanisms of interspecific competition. *The American Naturalist*, 129, 769–774.
- Turner, I. M. 2001. The ecology of trees in the tropical rainforest. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Velázquez, E., Kazmierczak, M., y Wiegand, T. (2015). Spatial patterns of sapling mortality in a moist tropical forest: consistency with total density-dependent effects. *Oikos*.
- Webb, C.O., y Peart, D.R. (1999). Seedling density dependence promotes coexistence of bornean rain forest trees. *Ecology* 80 (6): 2006-2017.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., y Kembel, S. W. (2008). Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24(18), 2098-2100.
- Welden, C. W., Hewett, S. W., Hubbell, S. P., y Foster, R. B. (1991). Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology*, 72(1), 35-50.

- Wikström, N., Savolainen, V., y Chase, M. W. (2001). Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1482), 2211-2220.
- Wright, S.J. (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130, 1–14.
- Zhu, Y., Mi, X.C., Ren, H.B. y Ma, K.P. (2010) Density dependence is prevalent in a heterogeneous subtropical forest. *Oikos*, 119, 109–119
- Zhu, Y., Comita, L. S., Hubbell, S. P., y Ma, K. (2015). Conspecific and phylogenetic density-dependent survival differs across life stages in a tropical forest. *Journal of Ecology*.

CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados obtenidos en la presente investigación han permitido dilucidar algunos de las interacciones a escala espacial que influyen de alguna u otra forma en el establecimiento de las plantas arbóreas del bosque húmedo tropical y que por lo tanto influyen también en la biodiversidad del mismo. De los puntos de estudio, del presente trabajo se extrajeron las siguientes conclusiones:

1. Los resultados de nuestro estudio muestran que la frecuencia de estrategias funcionales a lo largo de la sucesión no es aleatoria sino que está controlada por los procesos y condiciones predominantes en cada una de las zonas.
2. En las zonas más perturbadas predominan los árboles pioneros de vida corta (P) y hay una escasez de tolerantes a la sombra (TS), mientras que en los bosques más maduros hay un exceso de TS y menos P de los que existirían si la distribución de individuos de las diferentes estrategias funcionales fuese independiente del estado de sucesión.
3. Los árboles de todos los gremios presentaron un patrón espacial heterogéneo, lo que demuestra la respuesta de los árboles a la variabilidad ambiental. El ajuste posterior de procesos Poisson inhomogéneos mostró cómo varias variables ambientales explicaron satisfactoriamente las variaciones de intensidad de los árboles de los diferentes gremios.

4. Las variables implicadas estuvieron relacionadas tanto con la fertilidad como con la dinámica de la perturbación y estuvieron relacionadas con las preferencias ambientales de los diferentes gremios.
5. Tanto el patrón espacial como la respuesta a la variación ambiental de los diferentes gremios es distinta entre adultos y juveniles. Todo ello sugiere que el ensamblaje de la diversidad en los bosque montanos andinos está controlado por procesos deterministas.
6. En el caso particular de los helechos arborescentes se determino que estos responden a la heterogeneidad ambiental y algunos procesos demográficos (es decir, a la DND). Esto sugiere que los efectos de la heterogeneidad ambiental deben tenerse en cuenta si queremos probar los efectos de la DND.
7. Por otra parte, los factores que influyen en la distribución no homogénea de helechos arborescentes debe ser detectado mediante las funciones adecuadas. Nuestro enfoque permite una mejor comprensión de los patrones y el posterior análisis de dependencia de la densidad.
8. En relación a la organización especial de la diversidad, la mayoría de las especies se comportaron neutralmente, con independencia de la etapa sucesional del bosque estudiado.

9. La frecuencia de especies acumuladoras de diversidad a pequeña escala aumentó a lo largo de la sucesión, siendo máxima en el bosque más maduro, lo que sugiere que es una respuesta a los fuertes procesos competitivos que tienen lugar en esos bosques.
10. El comportamiento acumulador aparece por igual en todos los gremios aunque en el bosque maduro se presentó en todas las especies TS examinadas.
11. Las comunidades de brinzales del bosque montano húmedo no parecen estar condicionadas por una tendencia compensatoria de la comunidad (CCT) pero si responden a los efectos locales de la dependencia negativa de la densidad.
12. La presencia de herbivoría y parasitismo sobre los brinzales se relacionó significativamente con una menor supervivencia de estos. Por otro lado, indicadores del efecto de la vecindad como la densidad de brinzales del mismo género y el área basal de árboles vecinos del mismo género incrementaron la prevalencia de la herbivoría o el parasitismo en los brinzales.
13. El incremento de la incidencia de la herbivoría o el parasitismo no está exclusivamente ligado a tener una vecindad taxonómicamente idéntica (vecinos de la misma especie) sino que categorías taxonómicas más laxas como el "genero" o simplemente relaciones de semejanza filogenética permiten predecir los efectos negativos de la vecindad.

14. Los efectos de la herbivoría variaron en los diferentes grupos funcionales distinguidos, siendo menores en los brinzales tolerantes a la sombra, lo que concuerda con las teorías sobre las estrategias defensivas en plantas con crecimiento lento y bajas tasas de renovación de tejidos.
15. Los resultados que hemos obtenido en este trabajo parecen indicar que el funcionamiento de las comunidades de brinzales del bosque montano tropical no difiere mucho del reportado para comunidades de plántulas en otros bosques tropicales y cumple las predicciones de la hipótesis de Janzen y Connell, aunque matizadas por la mayor resistencia de los brinzales al efecto de herbivoría y parasitismo.

APENDICES

Capítulo 1: Material suplementario

Tabla S1. Número de individuos por especie en cada parcela de estudio.

ESPECIE	FAMILIA	GREMIO	SF	ZA	ZB
Saurauia_bullata	Actinidiaceae	TPS	0	4	0
Saurauia_bullosa	Actinidiaceae	TPS	12	0	0
Saurauia_sp	Actinidiaceae	TPS	0	0	2
Saurauia_sp1	Actinidiaceae	TPS	0	10	5
Saurauia_sp2	Actinidiaceae	TPS	0	16	8
Saurauia_sp3	Actinidiaceae	TPS	0	10	0
Saurauia_sp4	Actinidiaceae	TPS	0	3	2
Saurauia_sp5	Actinidiaceae	TPS	4	11	6
Saurauia_sp6	Actinidiaceae	TPS	0	10	8
Saurauia_sp7	Actinidiaceae	TPS	0	6	0
Saurauia_tomentosa	Actinidiaceae	TPS	3	0	0
Viburnum_stipitatum	Adoxaceae	TS	61	36	13
Licaria_sp	Anacardiaceae	TPS	0	0	1
Mauria_heterophylla	Anacardiaceae	PVL	1	3	4
Mauria_sp_	Anacardiaceae	PVL	0	3	0
Tapirira_sp	Anacardiaceae	TS	0	3	1
Annona_montana	Annonaceae	TPS	1	0	0
Annona_sp	Annonaceae	TPS	0	1	1
Guatteria_glauca	Annonaceae	TPS	4	13	4
Rollinia_sp	Annonaceae	PVL	18	0	0
Rollinia_sp_2	Annonaceae	PVL	1	0	0
Ilex_sp	Aquifoliaceae	PVL	3	0	0
Ilex_sp1	Aquifoliaceae	PVL	0	0	2
Ilex_sp2	Aquifoliaceae	PVL	0	0	2
Dendropanax_sp	Araliaceae	PVL	0	0	1
Oreopanax_sp	Araliaceae	TS	0	3	2
Schefflera_acuminata	Araliaceae	PVL	4	0	0
Schefflera_ferruginea	Araliaceae	PVL	0	1	0
Schefflera_montana	Araliaceae	PVL	2	0	0
Schefflera_pentandra	Araliaceae	PVL	0	0	3
Schefflera_sp	Araliaceae	PVL	0	17	1
Schefflera_sp1	Araliaceae	PVL	0	3	0
Schefflera_sp2	Araliaceae	PVL	0	0	1
Schefflera_sp3	Araliaceae	PVL	0	0	1

Schefflera_sp4	Araliaceae	PVL	0	0	1
Schefflera_sp5	Araliaceae	PVL	0	0	1
Schefflera_sp6	Araliaceae	PVL	2	0	0
Ageratina_sp	Asteraceae	TPS	0	1	0
Critoniopsis_floribunda	Asteraceae	PVL	40	18	34
Critoniopsis_pycnantha	Asteraceae	TPS	0	4	0
Critoniopsis_sp1	Asteraceae	TPS	1	0	0
Dendrophorbium_sp	Asteraceae	TS	0	0	4
Gynoxys_sp	Asteraceae	PVL	0	1	0
Mikania_sp	Asteraceae	TPS	0	0	1
Piptocoma_discolor	Asteraceae	PVC	3	0	0
Piptocoma_sp	Asteraceae	PVC	0	1	0
Tabebuia_chrysantha	Bignoniaceae	PVL	2	2	6
Blechnum_sp	Blechnaceae	TS	0	1	0
Tournefortia_sp	Boraginaceae	PVC	0	9	13
Jacaratia_digitata	Caricaceae	PVL	4	0	0
Maytenus_sp	Celastraceae	PVL	0	3	0
Hedyosmum_anisodorum	Chloranthaceae	TPS	5	16	2
Hedyosmum_racemosum	Chloranthaceae	PVC	21	0	0
Hedyosmum_sp	Chloranthaceae	TPS	0	3	2
Hedyosmum_sp1	Chloranthaceae	TPS	0	20	1
Hedyosmum_sp2	Chloranthaceae	TPS	0	2	0
Hedyosmum_spectabile	Chloranthaceae	PVC	2	32	1
Clethra_fimbriata	Clethraceae	PVL	0	1	0
Clethra_ovalifolia	Clethraceae	PVC	0	2	2
Clethra_parallelinervia	Clethraceae	PVC	3	0	0
Clethra_revoluta	Clethraceae	PVL	23	27	1
Clethra_sp	Clethraceae	PVL	0	0	2
Clusia_alata	Clusiaceae	TPS	5	3	0
Clusia_ducuoides	Clusiaceae	TPS	2	0	0
Clusia_elliptica	Clusiaceae	TPS	10	0	0
Clusia_latipes	Clusiaceae	TPS	14	0	0
Clusia_oblonga	Clusiaceae	TPS	1	0	0
Clusia_sp	Clusiaceae	TPS	1	2	5
Clusiella_elegance	Clusiaceae	TPS	2	0	0
Clusiella_sp	Clusiaceae	TPS	2	0	0
Garcinia_macrophylla	Clusiaceae	TPS	1	0	0
Tovomita_weddelliana	Clusiaceae	PVC	1	0	0
Vismia_ferruginea	Clusiaceae	TPS	1	0	0
Vismia_tomentosa	Clusiaceae	TPS	10	22	1
Weinmannia_sp	Cunnoniaceae	TS	0	1	0
Alsophila_engelli	Cyatheaceae	PVL	0	387	86
Alsophila_sp1	Cyatheaceae	PVL	0	3	0

Cyathea_caracasana	Cyatheaceae	PVL	39	257	12
Cyathea_sp1	Cyatheaceae	PVL	0	3	0
Cyathea_sp2	Cyatheaceae	PVL	0	1	0
Cyathea_sp3	Cyatheaceae	PVL	0	0	2
Cyathea_sp4	Cyatheaceae	PVL	0	0	1
Acalypha_sp	Euphorbiaceae	TS	0	1	0
Acalypha_sp1	Euphorbiaceae	TS	4	0	0
Alchornea_glandulosa	Euphorbiaceae	PVL	0	28	2
Alchornea_grandiflora	Euphorbiaceae	PVL	0	3	0
Alchornea_pearcei	Euphorbiaceae	PVL	0	6	0
Alchornea_sp	Euphorbiaceae	PVL	0	0	1
Alchornea_sp1	Euphorbiaceae	PVL	0	19	4
Alchornea_tripplinervia	Euphorbiaceae	PVL	1	0	0
Alchorneopsis_sp	Euphorbiaceae	PVL	0	3	1
Hyeronima_alchorneoides	Euphorbiaceae	PVL	1	0	0
Hyeronima_asperifolia	Euphorbiaceae	PVL	5	0	1
Hyeronima_duquei	Euphorbiaceae	PVL	1	19	0
Hyeronima_macrocarpa	Euphorbiaceae	PVL	1	0	0
Hyeronima_moritziana	Euphorbiaceae	PVL	2	0	0
Hyeronima_sp	Euphorbiaceae	PVL	0	1	1
Hyeronima_sp1	Euphorbiaceae	PVL	0	1	0
Hyeronima_sp2	Euphorbiaceae	PVL	0	0	2
Hyeronima_sp3	Euphorbiaceae	PVL	0	4	0
Hyeronima_sp4	Euphorbiaceae	PVL	2	0	0
Sapium_glandulosum	Euphorbiaceae	TS	0	8	6
Tetrorchidium_macrophyllum	Euphorbiaceae	TPS	0	0	1
Abarema_killipii	Fabaceae	PVC	1	0	0
Dussia_sp	Fabaceae	TPS	0	0	3
Inga_acreana	Fabaceae	TS	12	0	0
Inga_sp	Fabaceae	PVC	0	0	1
Inga_sp1	Fabaceae	TS	0	23	1
Inga_sp2	Fabaceae	TS	0	4	0
Inga_sp3	Fabaceae	TS	0	5	6
Inga_sp4	Fabaceae	TS	0	9	1
Escallonia_paniculata	Grossulariaceae	PVL	0	2	0
Aniba_sp	Lauraceae	TPS	0	5	8
Aniba_sp1	Lauraceae	TPS	3	0	0
Endlicheria_griseo-sericea	Lauraceae	PVL	1	0	0
Endlicheria_sericea	Lauraceae	PVL	0	0	3
Endlicheria_sp	Lauraceae	PVL	8	0	1
Nectandra_globosa	Lauraceae	TPS	14	0	0
Nectandra_laevis	Lauraceae	TPS	16	0	0
Nectandra_sp	Lauraceae	TPS	36	0	0

Nectandra_sp2	Lauraceae	TPS	0	1	0
Ocotea_sp	Lauraceae	TPS	20	0	0
Ocotea_sp1	Lauraceae	TPS	0	1	0
Ocotea_sp2	Lauraceae	TPS	0	0	3
Ocotea_sp3	Lauraceae	TPS	0	0	5
Ocotea_sp4	Lauraceae	TPS	0	0	3
Persea_sp	Lauraceae	PVL	1	0	0
Eschweilera_sessilis	Lecythidaceae	TPS	1	4	0
Eschweilera_sp	Lecythidaceae	TPS	0	1	0
Talauma_sp	Magnoliaceae	TPS	1	0	0
Ceiba_sp	Malvaceae	TS	0	1	0
Heliocarpus_americanus	Malvaceae	PVC	1	18	74
Spirotheca_rimbachii	Malvaceae	PVL	1	0	0
Axinaea_sp	Melastomataceae	TPS	0	14	7
Graffenrieda_emarginata	Melastomataceae	PVL	16	0	0
Graffenrieda_sp	Melastomataceae	PVL	0	0	1
Meriania_franciscana	Melastomataceae	PVC	1	2	6
Miconia_asperrima	Melastomataceae	PVC	6	0	0
Miconia_axinaea	Melastomataceae	PVC	1	0	0
Miconia_calvescens	Melastomataceae	PVC	1	0	0
Miconia_cf_cladonia	Melastomataceae	PVC	0	38	0
Miconia_punctata	Melastomataceae	PVC	0	0	3
Miconia_sp	Melastomataceae	PVC	0	0	3
Miconia_sp1	Melastomataceae	PVC	8	1	3
Miconia_sp10	Melastomataceae	PVC	0	4	2
Miconia_sp11	Melastomataceae	PVC	0	0	2
Miconia_sp12	Melastomataceae	PVC	0	1	0
Miconia_sp2	Melastomataceae	PVC	0	1	0
Miconia_sp3	Melastomataceae	PVC	0	6	0
Miconia_sp4	Melastomataceae	PVC	36	0	0
Miconia_sp5	Melastomataceae	PVC	0	2	3
Miconia_sp6	Melastomataceae	PVC	0	12	0
Miconia_sp8	Melastomataceae	PVC	0	1	19
Miconia_sp9	Melastomataceae	PVC	0	3	0
Miconia_tinifolia	Melastomataceae	PVC	0	12	0
Tibouchina_lepidota	Melastomataceae	PVC	16	6	17
Cedrela_montana	Meliaceae	TS	3	0	6
Guarea_kunthiana	Meliaceae	TPS	7	0	0
Guarea_sp	Meliaceae	TPS	1	0	0
Guarea_sp1	Meliaceae	TPS	0	0	16
Guarea_sp2	Meliaceae	TPS	0	10	2
Guarea_sp3	Meliaceae	TPS	0	1	4
Guarea_subandino	Meliaceae	TPS	3	0	0

Trichilia_irsuta	Meliaceae	TPS	2	0	0
Trichilia_sp	Meliaceae	TPS	11	0	0
Mollinedia_sp	Monimiaceae	NI	1	0	0
Ficus_sp	Moraceae	TS	0	0	3
Ficus_sp1	Moraceae	TS	0	4	1
Ficus_sp2	Moraceae	TS	0	1	6
Ficus_sp3	Moraceae	TS	0	0	1
Ficus_trapezicola	Moraceae	TS	7	0	0
Helicostylis_sp	Moraceae	PVL	5	0	0
Helicostylis_tovarensis	Moraceae	PVL	1	0	0
Naucleopsis_francisci	Moraceae	PVL	2	0	1
Olmedia_sp	Moraceae	PVL	0	1	1
Myrica_pubescens	Myricaceae	PVL	0	5	9
Eugenia_sp	Myrtaceae	PVL	0	4	12
Eugenia_sp1	Myrtaceae	PVL	19	0	0
Eugenia_sp2	Myrtaceae	PVL	0	0	1
Eugenia_sp4	Myrtaceae	PVL	0	0	1
Eugenia_sp5	Myrtaceae	PVL	0	0	1
Myrcia_fallax	Myrtaceae	TPS	0	1	0
Myrcia_sp	Myrtaceae	TPS	1	0	0
Myrcianthes_discolor	Myrtaceae	PVL	0	3	0
Myrcianthes_hallii	Myrtaceae	PVL	5	0	0
Myrcianthes_rhopaloides	Myrtaceae	PVL	14	0	0
Myrcianthes_sp	Myrtaceae	PVL	13	2	0
Myrciaria_sp	Myrtaceae	PVL	0	1	0
Piper_ecuadorensis	Piperaceae	TS	0	1	4
Piper_sp	Piperaceae	TS	0	0	1
Piper_sp1	Piperaceae	TS	0	1	1
Piper_sp2	Piperaceae	TS	0	1	0
Piper_sp3	Piperaceae	TS	6	14	0
Piper_sp4	Piperaceae	TS	0	0	1
Podocarpus_oleifolius	Podocarpaceae	TS	1	0	0
Prumnopitys_montana	Podocarpaceae	TS	1	0	0
Geissanthus_andinus	Primulaceae	TPS	0	8	0
Geissanthus_sp	Primulaceae	TPS	0	4	0
Geissanthus_sp1	Primulaceae	TPS	4	0	0
Myrsine_andina	Primulaceae	PVL	2	6	0
Myrsine_sp	Primulaceae	PVL	12	19	0
Liabum_sp	Proteaceae	PVL	0	1	0
Lomatia_sp	Proteaceae	PVC	0	3	0
Roupala_montana	Proteaceae	PVC	1	0	0
Roupala_sp	Proteaceae	PVC	2	0	0
Hesperomeles_sp	Rosaceae	PVC	0	4	0

Prunus_huantensis	Rosaceae	TPS	1	0	0
Prunus_sp	Rosaceae	TPS	0	1	0
Cinchona_sp	Rubiaceae	TS	0	1	0
Elaeagia_pastorisi	Rubiaceae	TS	6	0	0
Elaeagia_sp	Rubiaceae	TS	0	0	1
Elaeagia_sp1	Rubiaceae	TS	32	0	0
Isertia_laevis	Rubiaceae	TS	3	19	7
Isertia_sp	Rubiaceae	TS	3	0	0
Joosia_sp	Rubiaceae	TS	0	2	0
Ladenbergia_sp	Rubiaceae	TPS	1	0	0
Palicourea_myrtifolia	Rubiaceae	TS	0	1	0
Palicourea_ovalis	Rubiaceae	TS	0	15	0
Palicourea_sp	Rubiaceae	TS	0	1	0
Palicourea_sp1	Rubiaceae	TS	0	1	1
Palicourea_sp2	Rubiaceae	TS	0	6	1
Palicourea_sp3	Rubiaceae	TS	0	7	3
Psychotria_officinalis	Rubiaceae	TS	0	0	4
Psychotria_sp	Rubiaceae	TS	32	0	0
Psychotria_sp1	Rubiaceae	TS	0	19	0
Psychotria_sp2	Rubiaceae	TS	0	2	0
Psychotria_tinctoria	Rubiaceae	TS	28	0	0
Rubiaceae_sp	Rubiaceae	TS	4	0	0
Rubiaceae_sp_1	Rubiaceae	TS	2	0	0
Rubiaceae_sp_2	Rubiaceae	TS	1	0	0
Sommeria_sp	Rubiaceae	NI	2	0	0
Meliosma_sp	Sabiaceae	PVL	1	0	0
Meliosma_sp1	Sabiaceae	PVL	0	2	1
Meliosma_sp2	Sabiaceae	PVL	0	1	0
Casearia_sp	Salicaceae	TPS	0	4	0
Allophylus_myrianthus	Sapindaceae	TS	0	3	0
Allophylus_sp	Sapindaceae	TS	8	0	0
Matayba_inelegans	Sapindaceae	PVL	2	0	0
Micropholis_guyanensis	Sapotaceae	PVL	2	0	0
Pouteria_sp	Sapotaceae	TPS	1	1	0
Siparuna_aspera	Siparunaceae	PVL	5	22	10
Siparuna_cf_aspera	Siparunaceae	PVL	4	2	1
Siparuna_sp2	Siparunaceae	PVL	0	2	1
Cestrum_sp	Solanaceae	TPS	0	1	3
Cestrum_sp1	Solanaceae	TPS	0	0	1
Cestrum_sp2	Solanaceae	TPS	2	0	0
Markea_sp	Solanaceae	PVC	0	1	0
Solanum_sp	Solanaceae	TS	1	0	1
Solanum_sp1	Solanaceae	TS	0	0	1

Solanum_tomentosum	Solanaceae	TS	0	0	8
Turpinia_occidentalis	Staphyleaceae	PVL	28	29	6
Cecropia_af_polyphlebia	Urticaceae	PVC	0	13	22
Cecropia_grabielis	Urticaceae	PVC	0	0	18
Cecropia_sp1	Urticaceae	PVC	7	6	14
Phenax_hirtus	Urticaceae	PVC	0	1	2
Phenax_sp	Urticaceae	PVC	0	3	0
Urera_sp	Urticaceae	PVC	0	0	2
Urera_sp1	Urticaceae	PVC	0	0	1
Vochysia_sp	Vochysiaceae	PVC	0	0	1

Figura S1. Mapas de covariables empleadas para modelizar la heterogeneidad de la distribución espacial de árboles en las tres parcelas estudiadas. Las variables observadas fueron: el nivel de conductividad eléctrica, la distancia al borde, el porcentaje de materia orgánica en el suelo, así como el grado de inclinación de la pendiente.

Figura S1. (CONTINUACIÓN). Mapas de covariables empleadas para modelizar la heterogeneidad de la distribución espacial de árboles en las tres parcelas estudiadas. Las variables observadas fueron: el nivel de pH del suelo, el número total de piedras grandes sobre el sitio de muestreo y el número de troncos muertos sobre el suelo en la zona de muestreo.

Figura S2. Test CSR del patrón espacial de los árboles adultos ($dap \geq 10$ cm) de cada gremio (LLP: pioneros de vida larga; P: pioneros, PST: tolerantes-parciales a la sombra; ST: tolerantes a la sombra) en cada una de las tres parcelas estudiadas (Chamusquín B: estado sucesional temprano; Chamusquín A: estado sucesional intermedio; San Francisco: estado sucesional avanzado). La curva negra representa la función $L(r)$ observada; la roja representa el valor esperado para un patrón CSR y las bandas grises representan las envueltas de simulación de 199 patrones CSR. p : p-valor del test de bondad de ajuste de Loosmore y Ford.

Figura S3. Test CSR del patrón espacial de los árboles juveniles (dap < 10 cm) de cada gremio (LLP: pioneros de vida larga; P: pioneros, PST: tolerantes-parciales a la sombra; ST: tolerantes a la sombra) en cada una de las tres parcelas estudiadas (Chamusquín B: estado sucesional temprano; Chamusquín A: estado sucesional intermedio; San Francisco: estado sucesional avanzado). La curva negra representa la función L(r) observada; la roja representa el valor esperado para un patrón CSR y las bandas grises representan las envueltas de simulación de 199 patrones CSR. p: p-valor del test de bondad de ajuste de Loosmore y Ford.

Capítulo 2: Material suplementario.

Figure S2. Differences of K-functions using a null model of random labeling, where subscript a indicates adult population and j indicate juvenile population. A-C, *Cyathea caracasana* in Chamusquín A plot. D-F, *Alsophila engelii* in Chamusquín B plot. G-I, *Alsophila engelii* in Chamusquín B plot. J-I, *Cyathea caracasana* in San Francisco plot.

Figure S3. Differences of K-functions using a “spatially-varying” random labeling null model, where subscript a indicates adult population and j indicates juvenile population. A-C, *Cyathea caracasana* in Chamusquín A plot. D-F, *Alsophila engelii* in Chamusquín B plot. G-I, *Alsophila engelii* in Chamusquín B plot. J-I, *Cyathea caracasana* in San Francisco plot.

Table S1. Characterization of the community and tree ferns populations in each plot. *Sp* is the total number of different species per plot, *Guilds* are the number of individuals per functional plant type per plot, while *Basal Area per Guild* is the contribution in percentage of each functional plant type to the total basal area of the plot. *SLP* stands for short-lived pioneers, *LLP* for long-lived pioneers, *ST* for shade-tolerants, and *PST* for partial shade-tolerants.

Plot	Sp		Guilds				Basal area per guild (%)			
		<i>SLP</i>	<i>LLP</i>	<i>PST</i>	<i>ST</i>		<i>SLP</i>	<i>LLP</i>	<i>PST</i>	<i>ST</i>
Chamusquín, B	115	209	212	105	85		38.4	26.3	13.6	14.3
Chamusquín, A	130	181	792	214	193		15.1	45.6	17.4	14.8
San Francisco	110	111	291	204	215		13.9	35.8	24.2	25.4

Capítulo 3: Material suplementario.

Table S1. Characterization of the Sp is the total number of different species per plot, guilds are the number of individuals per functional plant type per plot, while Basal Area per guild is the contribution in percentage of each functional plant type to the total basal area of the plot. SLP stands for short-lived pioneers, LLP for long-lived pioneers, ST for shade-tolerants, and PST for partial shade-tolerants. Note that some species were not assigned to any functional plant type.

Plot	Sp	Guilds				Basal area per guild (%)			
		SLP	LLP	PST	ST	SLP	LLP	PST	ST
			P						
Chamusquín, B	115	209	212	105	85	38.4	26.3	13.6	14.3
Chamusquín, A	130	181	792	214	193	15.1	45.6	17.4	14.8
San Francisco	110	111	291	204	215	13.9	35.8	24.2	25.4

Table S2. Type of behavior: (accumulator, repeller or neutral), by specie and radius. (All scales).

Plot	Guild	Specie	Accumulato r	Neutral	Repeller	NA
Chamusquin A	LLP	<i>Alsophila_engelli</i>	12	3	0	3
Chamusquin A	LLP	<i>Cyathea_caracasana</i>	5	13	0	0
Chamusquin A	SLP	<i>Miconia_cf_cladonia</i>	2	8	0	8
Chamusquin A	ST	<i>Viburnum_stipitatum</i>	3	6	0	9

Chamusquin A	SLP	<i>Hedyosmum_spectabile</i>	0	9	0	9
Chamusquin A	LLP	<i>Turpinia_occidentalis</i>	1	8	0	9
Chamusquin A	LLP	<i>Alchornea_glandulosa</i>	0	9	0	9
Chamusquin A	LLP	<i>Clethra_revoluta</i>	0	8	0	10
Chamusquin A	ST	<i>Inga_sp1</i>	0	6	0	12
Chamusquin A	PST	<i>Vismia_tomentosa</i>	0	7	0	11
Chamusquin A	LLP	<i>Siparuna_aspera</i>	0	7	0	11
Chamusquin A	PST	<i>Hedyosmum_sp1</i>	0	6	0	12
Chamusquin A	ST	<i>Isertia_laevis</i>	2	7	0	9
Chamusquin A	LLP	<i>Alchornea_sp1</i>	1	5	0	12
Chamusquin A	LLP	<i>Hyeronima_duquei</i>	3	3	0	12
Chamusquin A	ST	<i>Psychotria_sp1</i>	1	5	0	12
Chamusquin A	SLP	<i>Heliocarpus_americanus</i>	2	3	0	13
Chamusquin A	LLP	<i>Critoniopsis_floribunda</i>	0	6	0	12
Chamusquin A	LLP	<i>Schefflera_sp</i>	0	6	0	12
Chamusquin A	PST	<i>Saurauia_sp2</i>	0	6	0	12
Chamusquin A	PST	<i>Hedyosmum_anisodorum</i>	0	7	0	11
Chamusquin B	LLP	<i>Alsophila_engelli</i>	9	7	0	0
Chamusquin B	SLP	<i>Heliocarpus_americanus</i>	0	12	0	4
Chamusquin B	LLP	<i>Critoniopsis_floribunda</i>	0	10	0	6
Chamusquin B	SLP	<i>Cecropia_af_polyphlebia</i>	0	5	0	11
Chamusquin B	SLP	<i>Tibouchina_lepidota</i>	0	6	1	9
Chamusquin B	PST	<i>Guarea_sp1</i>	1	6	0	9
Chamusquin B	SLP	<i>Cecropia_sp1</i>	0	8	0	8
San Francisco	LLP	<i>Myrcianthes_sp</i>	0	5	0	14
San Francisco	PST	<i>Nectandra_globosa</i>	2	3	0	14
San Francisco	PST	<i>Clusia_latipes</i>	4	1	0	14
San Francisco	LLP	<i>Myrcianthes_rhopaloides</i>	1	8	0	10
San Francisco	PST	<i>Nectandra_laevis</i>	0	8	0	11
San Francisco	LLP	<i>Graffenrieda_emarginata</i>	7	0	0	12
San Francisco	SLP	<i>Tibouchina_lepidota</i>	0	8	0	11
San Francisco	LLP	<i>Rollinia_sp</i>	0	13	0	6
San Francisco	LLP	<i>Eugenia_sp1</i>	3	6	0	10
San Francisco	PST	<i>Ocotea_sp</i>	0	7	4	8
San Francisco	SLP	<i>Hedyosmun_racemosum</i>	5	4	0	10
San Francisco	LLP	<i>Clethra_revoluta</i>	0	13	0	6
San Francisco	ST	<i>Psychotria_tinctoria</i>	4	10	0	5
San Francisco	LLP	<i>Turpinia_occidentalis</i>	1	16	0	2
San Francisco	ST	<i>Psychotria_sp</i>	3	13	0	3
San Francisco	ST	<i>Elaeagia_sp1</i>	9	5	0	5
San Francisco	PST	<i>Nectandra_sp</i>	0	16	0	3

San Francisco	SLP	<i>Miconia_sp4</i>	3	13	0	3
San Francisco	LLP	<i>Cyathea_caracasana</i>	1	18	0	0
San Francisco	LLP	<i>Critoniopsis_floribunda</i>	1	15	0	3
San Francisco	ST	<i>Viburnum_stipitatum</i>	5	14	0	0

Table S3. Type of behavior: (accumulator, repeller or neutral), by specie and radius (1 to 5 meters).

Plot	Guild	Specie	Accumulator	Neutral	Repeller	NA
Chamusquin A	LLP	<i>Alsophila_engelli</i>	5			
Chamusquin A	LLP	<i>Cyathea_caracasana</i>	2	3		
Chamusquin A	SLP	<i>Miconia_cf_cladonia</i>	2	3		
Chamusquin A	ST	<i>Viburnum_stipitatum</i>	1	4		
Chamusquin A	SLP	<i>Hedyosmum_spectabile</i>		5		
Chamusquin A	LLP	<i>Turpinia_occidentalis</i>	1	4		
Chamusquin A	LLP	<i>Alchornea_glandulosa</i>		5		
Chamusquin A	LLP	<i>Clethra_revoluta</i>		5		
Chamusquin A	ST	<i>Inga_sp1</i>		5		
Chamusquin A	PST	<i>Vismia_tomentosa</i>		5		
Chamusquin A	LLP	<i>Siparuna_aspera</i>		5		
Chamusquin A	PST	<i>Hedyosmum_sp1</i>		5		
Chamusquin A	ST	<i>Isertia_laevis</i>	1	4		
Chamusquin A	LLP	<i>Alchornea_sp1</i>	1	4		
Chamusquin A	LLP	<i>Hyeronima_duquei</i>	3	2		
Chamusquin A	ST	<i>Psychotria_sp1</i>	1	4		
Chamusquin A	SLP	<i>Heliocarpus_americanus</i>	2	3		
Chamusquin A	LLP	<i>Critoniopsis_floribunda</i>		5		
Chamusquin A	LLP	<i>Schefflera_sp</i>		5		
Chamusquin A	PST	<i>Saurauia_sp2</i>		5		
Chamusquin A	PST	<i>Hedyosmum_anisodorum</i>		5		
Chamusquin B	LLP	<i>Alsophila_engelli</i>	4	1		
Chamusquin B	SLP	<i>Heliocarpus_americanus</i>		5		
Chamusquin B	LLP	<i>Critoniopsis_floribunda</i>		5		
Chamusquin B	SLP	<i>Cecropia_af_polyphlebia</i>		5		
Chamusquin B	SLP	<i>Tibouchina_lepidota</i>		4	1	
Chamusquin B	PST	<i>Guarea_sp1</i>	1	4		
Chamusquin B	SLP	<i>Cecropia_sp1</i>		5		

San Francisco	LLP	Myrcianthes_sp	5	
San Francisco	PST	Nectandra_globosa	2	3
San Francisco	PST	Clusia_latipes	4	1
San Francisco	LLP	Myrcianthes_rhopaloides	1	4
San Francisco	PST	Nectandra_laevis	5	
San Francisco	LLP	Graffenrieda_emarginata	5	
San Francisco	SLP	Tibouchina_lepidota	5	
San Francisco	LLP	Rollinia_sp	5	
San Francisco	LLP	Eugenia_sp1	3	2
San Francisco	PST	Ocotea_sp	5	
San Francisco	SLP	Hedyosmun_racemosum	5	
San Francisco	LLP	Clethra_revoluta	5	
San Francisco	ST	Psychotria_tinctoria	4	1
San Francisco	LLP	Turpinia_occidentalis	1	4
San Francisco	ST	Psychotria_sp	4	1
San Francisco	ST	Elaeagia_sp1	4	1
San Francisco	PST	Nectandra_sp	5	
San Francisco	SLP	Miconia_sp4	2	3
San Francisco	LLP	Cyatheacaracasana	1	4
San Francisco	LLP	Critoniopsis_floribunda	1	4
San Francisco	ST	Viburnum_stipitatum	4	1

Table S4. Type of behavior: (accumulator, repeller or neutral), by specie and radius, (6 to 10 meters).

Plot	Guild	Specie	Accumulator	Neutral	Repeller	NA
Chamusquin A	LLP	Alsophila_engelli	3	2		
Chamusquin A	LLP	Cyatheacaracasana	2	3		
Chamusquin A	SLP	Miconia_cf_cladonia		5		
Chamusquin A	ST	Viburnum_stipitatum	2	2		1
Chamusquin A	SLP	Hedyosmun_spectabile		4		1
Chamusquin A	LLP	Turpinia_occidentalis		4		1
Chamusquin A	LLP	Alchornea_glandulosa		4		1
Chamusquin A	LLP	Clethra_revoluta		3		2
Chamusquin A	ST	Inga_sp1		1		4
Chamusquin A	PST	Vismia_tomentosa		2		3
Chamusquin A	LLP	Siparuna_aspera		2		3
Chamusquin A	PST	Hedyosmun_sp1		1		4

Chamusquin A	ST	<i>Iseria_laevis</i>	1	3	1
Chamusquin A	LLP	<i>Alchornea_sp1</i>		1	4
Chamusquin A	LLP	<i>Hyeronima_duquei</i>		1	4
Chamusquin A	ST	<i>Psychotria_sp1</i>		1	4
Chamusquin A	SLP	<i>Heliocarpus_americanus</i>		5	
Chamusquin A	LLP	<i>Critoniopsis_floribunda</i>		1	4
Chamusquin A	LLP	<i>Schefflera_sp</i>		1	4
Chamusquin A	PST	<i>Saurauia_sp2</i>		1	4
Chamusquin A	PST	<i>Hedyosmum_anisodorum</i>		2	3
Chamusquin B	LLP	<i>Alsophila_engelli</i>	4	1	
Chamusquin B	SLP	<i>Heliocarpus_americanus</i>		5	
Chamusquin B	LLP	<i>Critoniopsis_floribunda</i>		5	
Chamusquin B	SLP	<i>Cecropia_af_polyphlebia</i>			5
Chamusquin B	SLP	<i>Tibouchina_lepidota</i>		2	3
Chamusquin B	PST	<i>Guarea_sp1</i>		2	3
Chamusquin B	SLP	<i>Cecropia_sp1</i>		3	2
San Francisco	LLP	<i>Myrcianthes_sp</i>			5
San Francisco	PST	<i>Nectandra_globosa</i>			5
San Francisco	PST	<i>Clusia_latipes</i>			5
San Francisco	LLP	<i>Myrcianthes_rhopaloides</i>		4	1
San Francisco	PST	<i>Nectandra_laevis</i>		3	2
San Francisco	LLP	<i>Graffenrieda_emarginata</i>	2		3
San Francisco	SLP	<i>Tibouchina_lepidota</i>		3	2
San Francisco	LLP	<i>Rollinia_sp</i>		5	
San Francisco	LLP	<i>Eugenia_sp1</i>		4	1
San Francisco	PST	<i>Ocotea_sp</i>		2	3
San Francisco	SLP	<i>Hedyosmum_racemosum</i>		4	1
San Francisco	LLP	<i>Clethra_revoluta</i>		5	
San Francisco	ST	<i>Psychotria_tinctoria</i>		5	
San Francisco	LLP	<i>Turpinia_occidentalis</i>		5	
San Francisco	ST	<i>Psychotria_sp</i>		5	
San Francisco	ST	<i>Elaeagia_sp1</i>	4	1	
San Francisco	PST	<i>Nectandra_sp</i>		5	
San Francisco	SLP	<i>Miconia_sp4</i>		5	
San Francisco	LLP	<i>Cyathea_caracasana</i>		5	
San Francisco	LLP	<i>Critoniopsis_floribunda</i>		5	
San Francisco	ST	<i>Viburnum_stipitatum</i>		5	

Table S5. Type of behavior: (accumulator, repeller or neutral), by specie and radius, (6 to 10 meters), (over 11 meters).

Plot	Guild	Specie	Accumulator	Neutral	Repeller	NA
Chamusquin A	LLP	Alsophila_engelli	4	1		3
Chamusquin A	LLP	Cyathea_caracasana	1	7		
Chamusquin A	SLP	Miconia_cf_cladonia				8
Chamusquin A	ST	Viburnum_stipitatum				8
Chamusquin A	SLP	Hedyosmum_spectabile				8
Chamusquin A	LLP	Turpinia_occidentalis				8
Chamusquin A	LLP	Alchornea_glandulosa				8
Chamusquin A	LLP	Clethra_revoluta				8
Chamusquin A	ST	Inga_sp1				8
Chamusquin A	PST	Vismia_tomentosa				8
Chamusquin A	LLP	Siparuna_aspera				8
Chamusquin A	PST	Hedyosmum_sp1				8
Chamusquin A	ST	Iseria_laevis				8
Chamusquin A	LLP	Alchornea_sp1				8
Chamusquin A	LLP	Hyeronima_duquei				8
Chamusquin A	ST	Psychotria_sp1				8
Chamusquin A	SLP	Heliocarpus_americanus				8
Chamusquin A	LLP	Critoniopsis_floribunda				8
Chamusquin A	LLP	Schefflera_sp				8
Chamusquin A	PST	Saurauia_sp2				8
Chamusquin A	PST	Hedyosmum_anisodorum				8
Chamusquin B	LLP	Alsophila_engelli	1	5		
Chamusquin B	SLP	Heliocarpus_americanus		2		4
Chamusquin B	LLP	Critoniopsis_floribunda				6
Chamusquin B	SLP	Cecropia_af_polyphlebia				6
Chamusquin B	SLP	Tibouchina_lepidota				6
Chamusquin B	PST	Guarea_sp1				6
Chamusquin B	SLP	Cecropia_sp1				6
San Francisco	LLP	Myrcianthes_sp				9
San Francisco	PST	Nectandra_globosa				9
San Francisco	PST	Clusia_latipes				9
San Francisco	LLP	Myrcianthes_rhopaloides				9
San Francisco	PST	Nectandra_laevis				9
San Francisco	LLP	Graffenrieda_emarginata				9
San Francisco	SLP	Tibouchina_lepidota				9
San Francisco	LLP	Rollinia_sp		3		6

San Francisco	LLP	Eugenia_sp1		9
San Francisco	PST	Ocotea_sp	1	8
San Francisco	SLP	Hedyosmun_racemosum		9
San Francisco	LLP	Clethra_revoluta	3	6
San Francisco	ST	Psychotria_tinctoria	4	5
San Francisco	LLP	Turpinia_occidentalis	7	2
San Francisco	ST	Psychotria_sp	6	3
San Francisco	ST	Elaeagia_sp1	1 3	5
San Francisco	PST	Nectandra_sp	6	3
San Francisco	SLP	Miconia_sp4	6	3
San Francisco	LLP	Cyathea_caracasana	9	
San Francisco	LLP	Critoniopsis_floribunda	6	3
San Francisco	ST	Viburnum_stipitatum	1 8