

**INFLUENCIA DE LAS CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES EN LA COMPOSICIÓN FLORÍSTICA DE UN BOSQUE SIEMPREVERDE PIEMONTANO****INFLUENCE OF ENVIRONMENTAL CONDITIONS IN FLORISTIC COMPOSITION IN A SUBMONTANE EVERGREEN FOREST**

Jiménez Leticia <sup>1\*</sup>, Capa-Mora Daniel <sup>1</sup> Quichimbo Pablo <sup>12</sup> Mezquida Eduardo T. <sup>3</sup>, Benito Marta <sup>4</sup>, Rubio Agustín <sup>5</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad Técnica Particular de Loja.

<sup>2</sup> Carrera de Ingeniería Agronómica, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad de Cuenca

<sup>3</sup> Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universidad Autónoma de Madrid, España

<sup>4</sup> Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos, Universidad Politécnica de Madrid, Avenida, España

<sup>5</sup> Departamento de Sistemas y Recursos Naturales, Universidad Politécnica de Madrid, E-28040. Madrid, España

\* Autor para correspondencia: Leticia Jiménez, e-mail: [lsjimenez@utpl.edu.ec](mailto:lsjimenez@utpl.edu.ec)

Carrera de Ingeniería Forestal,  
Universidad Nacional de Loja, Ecuador

Web: [www.bosqueslatitudcero.com](http://www.bosqueslatitudcero.com)  
Email: [bosques.latitudcero@unl.edu.ec](mailto:bosques.latitudcero@unl.edu.ec)

**Receptado:** 16 de septiembre del 2016

**Aprobado:** 08 de diciembre del 2016

Jiménez, L, *et al.* (2016). Influencia de las características ambientales en la composición florística de un bosque siempreverde piemontano.

## RESUMEN

El presente trabajo fue desarrollado en un Bosque Siempreverde Piemontano localizado en la provincia de Zamora Chinchipe, al sureste del Ecuador. Las 49 parcelas monitoreadas fueron instaladas en 1 hectárea, con una altitud entre 889 y 946 msnm, con el fin de determinar el efecto de los factores fisiográficos y de las características edáficas sobre la composición vegetal. Dentro de cada una de las 49 parcelas de 10 x 10 m identificamos las especies arbóreas y en su interior se ubicó una parcela de 2 x 2 m para la identificación de las especies herbáceas. Además, se colectaron dos muestras de cada horizonte, orgánico y mineral del suelo, donde fueron medidas una serie de características químicas. Se identificaron un total de 124 especies de árboles y herbáceas, de 92 géneros pertenecientes a 49 familias. Nuestros resultados basados en los análisis de datos identificaron la relación de pH, carbono orgánico activo, carbono orgánico total y materia orgánica particulada del suelo con la composición de las plantas. Estos parámetros edáficos podrían ser considerados buenos indicadores de la fertilidad del suelo.

---

**Palabras clave:** bosque tropical, carbono orgánico, composición de especies, nutrientes del suelo, pendiente.

## ABSTRACT

The present work was development in a Submontane Evergreen forest located in the province of Zamora Chinchipe, southeast of Ecuador. Monitoring plots were installed in 1 ha, with altitude ranging from 889 – 946 m above sea level, to determine the effect of physiographic factors and soil characteristics on plant composition. Within the 10 x 10 m plot selected we identified species trees and 2 x 2 m plot species herbs and, it collected two samples of each soil organic and mineral horizons, where soil chemical characteristics were measured. A total of 124 trees and herbs species of 92 genera belonging to 49 families were identified. Our results based on data analyses show relationship between pH, active organic carbon, total organic carbon and particulate organic matter with regard to plant composition. These soil parameters could be considered a good indicator of soil fertility.

---

**Key words:** nutrients soil, organic carbon, species composition, slope, tropical forest.

## INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales son ecosistemas naturales complejos que se caracterizan por la alta humedad y precipitación, así como por la diversidad de especies en él reportadas, siendo frecuente encontrar 150 especies vegetales por hectárea (Sollins, 1998); además de presentar un amplio número de nichos ecológicos en base a diferencias geológicas, topográficas y también a la variabilidad espacial de las condiciones de clima y suelo (Giardina et al., 2004; Montagnini & Jordan, 2005). Por ello, no es fácil la comprensión de las relaciones existentes entre las diversas variables ambientales y la vegetación. A esta dificultad de entendimiento hay que añadir la alta diversidad

vegetal (Gentry, 1992), la alta dinámica de los nutrientes, la rápida descomposición de la materia orgánica del suelo y los huecos causados por la caída de los árboles (Clark & Clark, 2000) en dichos sistemas tropicales. Es conocido que el espacio (coordenadas, pendiente, altitud) afecta a la vegetación (Tsui, Chen & Hsieh, 2004), así como todo tipo de factores edáficos (Clark, Palmer & Clark, 1999; De Souza, Araújo & Haridasan, 2007; Baldeck et al., 2012; Sahu, Kumar, Lal & Mohanty, 2012; Nadeau y Sullivan, 2015; Sarvade, Gupta & Singh, 2016; Lévesque, Walthert & Weber, 2016). Todos esos factores influyen en la vegetación, especialmente evidentes en los estudios realizados a escalas regionales (Clark, Clark, Sandoval & Castro, 1995; Svenning, 2001; John et al., 2007). Uno de los trabajos que destacan estudios a grandes escalas es el reportado por Pitman et al. (2001), realizado en los bosques de Ecuador y Perú, en donde menciona que existen variaciones que podrían ser el reflejo de una heterogeneidad ambiental que vendría dada por diferentes parámetros del suelo y de la topografía. Sin embargo, son escasos los trabajos que señalan la heterogeneidad de las variaciones ambientales y su efecto en la vegetación en estudios realizados a pequeña escala (Vivian-Smith, 1997; Enoki, 2003; Poulsen, Tuomisito & Balslev, 2006; De Souza et al., 2007; Wang, Mou, Huang & Wang, 2007; Xia, Chen, Schaefer, & Deto, 2015; Xia, Chen, Schaefer & Goosale, 2016), y aún más reducidos son los trabajos a pequeña escala reportados en Ecuador (Poulsen et al., 2006). En este tipo de escalas Wright (2002) señala que existe evidencia de las relaciones entre la vegetación del bosque tropical y los distintos nichos asociados con la microtopografía. Según menciona Wiens (1989), los efectos de la heterogeneidad local son el promedio de la heterogeneidad a amplias escalas, lo que estaría sugiriendo que puede existir la heterogeneidad espacial en una escala de detalle. Por todo ello, para nosotros adquiere una notable relevancia el estudio de la heterogeneidad de los micrositos y del efecto de sus características ambientales sobre la vegetación. De esta manera, en este trabajo se marca como objetivo determinar el efecto de los factores fisiográficos y de las características edáficas sobre la composición vegetal en un área en el que, por su tamaño, en principio no cabría esperar grandes cambios en las condiciones ambientales generales, pudiendo considerar el trabajo un estudio de detalle. Esto nos permitirá observar la relación de las pequeñas variaciones ambientales sobre la composición florística, además de ayudarnos a entender las relaciones suelo-planta y el funcionamiento de este ecosistema.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

Este trabajo se desarrolló en 1 ha de bosque Siempreverde Piemontano (Baquero et al., 2004), ubicada en la provincia de Zamora Chinchipe (Mutinza), al sureste del Ecuador. La morfología del entorno resulta irregular, debido a la presencia de dos grandes cordilleras Ecuatorianas (la Cordillera Occidental y la Oriental). El clima del área de estudio es cálido tropical húmedo, con una temperatura media anual de 25°C y una precipitación media anual de 2100 mm (Maldonado, 2002). Los suelos de la zona de estudio se caracterizan por la meteorización del material intrusivo, lo que le da una textura arcillo-limosa. Se observan afloramientos de granodiorita, con presencia de diques de cuarcitas, aplitas y xenolitos de andesitas en las granodioritas (Guartán, 2008, sin publicar).

El área específica de estudio tiene una altitud que oscila entre los 889 y los 946 msnm, orientada hacia el Nordeste, con una pendiente entre 27-68 %. En este área se establecieron parcelas para el inventario de la vegetación y recolección de muestras suelo (variables edáficas), previo a un levantamiento topográfico a escala 1:1000 del área de estudio, utilizando una estación total (Trimble serie 5600 DR 200+).

### Muestreo de la vegetación

En el área elegida de bosque inalterado de 1 ha se establecieron un total de 49 parcelas, de 100 m<sup>2</sup> cada una (Figura 1), para la toma de datos de vegetación.

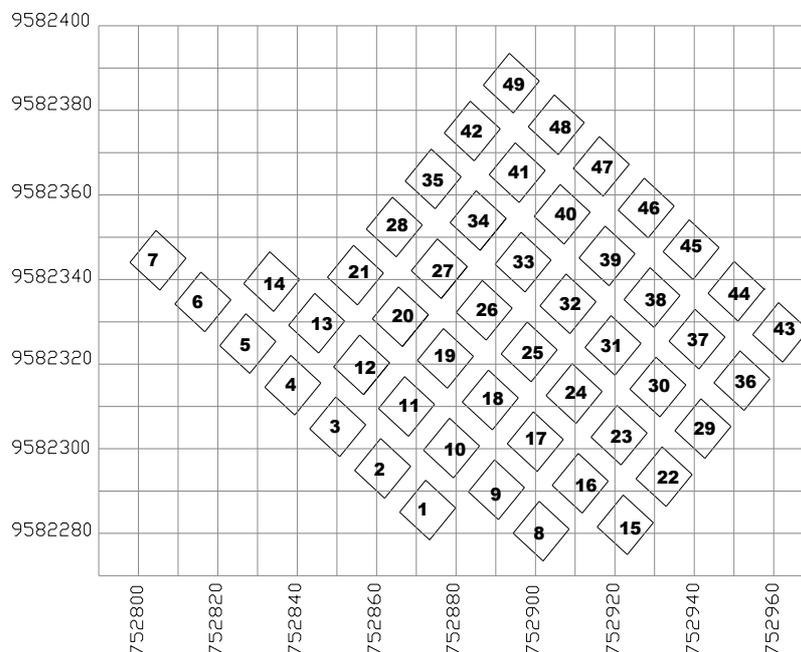


Figura 1. Ubicación de las parcelas de estudio en un Bosque Siempreverde Piemontano en la provincia de Zamora Chinchipe (Mutinza); los ejes son coordenadas y están en sistema UTM.

El levantamiento de la vegetación se la realizó bajo dos esquemas; para la vegetación arbórea los datos fueron tomados en parcelas de 10 x 10 m y se consideró a las especies con diámetro mayor a 2 cm, mientras que para el levantamiento de la vegetación herbácea se definió un área central (subparcela) de 2 x 2 m, dentro de cada parcela respectivamente se incluyeron especies de hábito herbáceo y arbóreo que presentaron DAP menor a 2 cm. El inventario general de la vegetación incluyó la identificación taxonómica de las especies, número de individuos y hábito de crecimiento.

### Muestreo y análisis de suelos

En cada parcela se tomaron dos muestras de suelo, tratando que sean lo más representativas para el estudio. En cada punto se muestrearon de manera independiente el horizonte orgánico y el horizonte mineral superficial del suelo. Para el muestreo del horizonte orgánico se utilizó un cuadrante de 20 x 20 cm, se midió su profundidad y se homogenizaron cuatro submuestras de cada muestra. Para la extracción de las muestras del horizonte mineral del suelo se utilizó una barrena de 5 cm de diámetro a una profundidad de 20 cm. Las muestras recogidas fueron inmediatamente llevadas al laboratorio para comenzar su procesamiento que consistió en el secado al aire y tamizado (usando un tamiz de 2 mm). Los parámetros analizados fueron: textura por el método del hidrómetro de Bouyoucos; pH por el método del potenciómetro con solución acuosa 1:10 (horizonte orgánico) y 1:2,5 (horizonte mineral); contenido de carbono orgánico (COT) por oxidación con dicromato de potasio; nitrógeno total por el método de Kjeldahl; fósforo por colorimetría, llevado al espectrofotómetro de Emisión UV; potasio, calcio y magnesio se extrajeron con solución Olsen y su concentración fue medida por espectrofotometría de absorción atómica de llama; Azufre determinado por el método de Turbidimetría; la materia orgánica particulada (MOP) y materia

orgánica asociada a la fracción menor de 53  $\mu\text{m}$  fue determinada por separación física con tamiz de 53  $\mu\text{m}$  y su posterior valoración por ignición en mufla; el carbono orgánico activo (COA) fue medido por Oxidación con permanganato de potasio; y el carbono de la biomasa fue determinado por Respiración Inducida por un Sustrato (SIR). Los detalles metodológicos pueden consultarse en Jiménez (2011).

### **Análisis estadísticos**

La normalidad de los datos fue comprobada mediante la prueba de Shapiro-Wilk. Con las variables, tanto del horizonte orgánico como del mineral, que no cumplieron con los criterios de normalidad se llevaron a cabo diversas transformaciones de sus datos. La exploración de las relaciones entre las distintas matrices de datos se llevó a cabo con el programa CANOCO ver. 4.5 (Ter Braak y Smilauer, 1997; Legendre & Legendre, 1998).

La matriz florística original constó de 124 especies, de las que se conoce su presencia. Dado que puede que un número importante de dichas especies están presentes con un número muy bajo de individuos en las parcelas se realizó una primera depuración de las especies, de manera que para los posteriores análisis multivariados solo se tomaron en cuenta las especies más abundantes (aquellas con más de 5 individuos). Las especies retiradas suponen sólo el 5 % del total de los 1.412 individuos presentes en las parcelas de estudio. Finalmente, la matriz resultante utilizada en los análisis constó de 103 especies y 49 parcelas.

Para evaluar el efecto de las variables fisiográficas y edáficas (variables explicativas) sobre la composición vegetal (variables respuesta) se utilizó un Análisis de Redundancia (RDA), previo una reducción de la multicolinealidad mediante el computo de los factores de inflación de la varianza (VIF, *Variance inflation factor*) en cada grupo de variables, eliminando las variables que presentaron un VIF mayor a 10, dado que si un grupo de variables está muy correlacionado, los coeficientes de correlación se hacen muy inestables (Escudero, Gavilán & Rubio, 1994). La validez del modelo se contrastó mediante permutaciones utilizando la prueba de Monte Carlo (999 permutaciones).

## **RESULTADOS**

Las 124 especies identificadas tanto en el estrato arbóreo como en el herbáceo pertenecieron a 92 géneros y a 49 familias (Anexo 1). Las familias más importantes fueron *Rubiaceae* (con 20 especies diferentes), *Moraceae* (con 10), *Melastomataceae* (con 8) y *Euphorbiaceae* (con 6 especies).

Los resultados del RDA no mostraron relaciones estadísticamente significativas entre el horizonte orgánico y la composición de especies vegetales de este bosque; a diferencia del horizonte mineral en donde, de las variables estudiadas, resultaron significativas ( $p < 0,05$ ) a la hora de valorar la influencia sobre la composición florística cuatro de ellas (Tabla 1). Éstas son el pH y tres variables relacionadas con la materia orgánica: el carbono orgánico total, el carbono orgánico activo y la materia orgánica particulada, que explicaron el 18,9 % de la variabilidad total de la composición florística. En este análisis RDA los porcentajes acumulados de las especies en los cuatro primeros ejes fueron 10,6 %, 17,9 %, 23,1 % y 26,1 % y los porcentajes de varianza acumulados para la correlación especies-medio ambiente fue 29,7 %, 50,0 %, 64,6 % y 73,1 % respectivamente. En el primer eje, el pH y el carbono orgánico total influyeron principalmente en *Grias peruviana* 1 (es

decir, individuos de esta especie con diámetro mayor a 2 cm), *Gasteranthus* sp., *Prestoea acuminata*, *Asplundia* sp., *Wettinia maynensis*; en cambio en el eje II la materia orgánica particulada y el carbono orgánico activo estuvieron influenciados por *Alchornea* sp., *Cyathea* sp., *Danaea moritziana*, *Grias peruviana* 2 (individuos de esta especie con diámetro menor a 2 cm). Entre las especies más abundantes pero que no se observó influencia de las características edáficas fueron: *Iriartea deltoidea*, *Diplazium* sp., *Caryodendron orinocense*.

Tabla 1. Variables significativas del horizonte mineral: pH, carbono orgánico activo (COA), carbono orgánico total (COT) y materia orgánica particulada (MOP).

	VTE	Frat	P	$\lambda$
<b>Horizonte mineral</b>	18,9	2,560	0,001	
pH		3,420	0,001	0,070
COA		2,290	0,029	0,040
COT		2,070	0,025	0,040
MOP		2,040	0,016	0,040

VTE es la varianza total explicada del modelo reducido (sólo con las variables estadísticamente significativas),  $\lambda$  es una medida de la cantidad de varianza total explicada, Frat es la F ratio y P es la significación de la variable basada en una prueba de Monte Carlo con 999 permutaciones.

El análisis de ordenación mediante el RDA extrajo un eje I marcado por el pH, y un eje II que podría considerarse como un eje valorador de las formas de materia orgánica, al ligarse con el carbono orgánico activo, con carbono orgánico total y con la materia orgánica particulada (Figura 2). Ello permite observar al menos tres posibles grupos, tanto de especies como de parcelas. Un primer grupo de parcelas, situado en el primer cuadrante, está marcado por los gradientes que determinan la materia orgánica particulada y el carbono orgánico activo. Un segundo grupo de parcelas, situado en el cuarto cuadrante, está definido por los gradientes del pH y del carbono orgánico total. Y el tercer grupo de parcelas, en los valores negativos del eje II, en donde los gradientes de las variables ambientales no aparecen bien definidos. En este último grupo se ubican más del 50 % de las parcelas y se presentaron correlaciones negativas con las variables significativas (pH, materia orgánica particulada) del horizonte mineral.

En cuanto a la relación de las especies con la presencia de la materia orgánica en el horizonte mineral se puede observar, que algunas especies como *Grias peruviana* 2 y *Alchornea* sp., fueron sensibles al contenido de materia orgánica particulada, encontrando mayor frecuencia de estas especies en las parcelas con mayor contenido de materia orgánica particulada; en dirección contraria se manifiestan *Iriartea deltoidea* que una especie típica de esta formación, encontrando en este estudio más de 170 individuos.

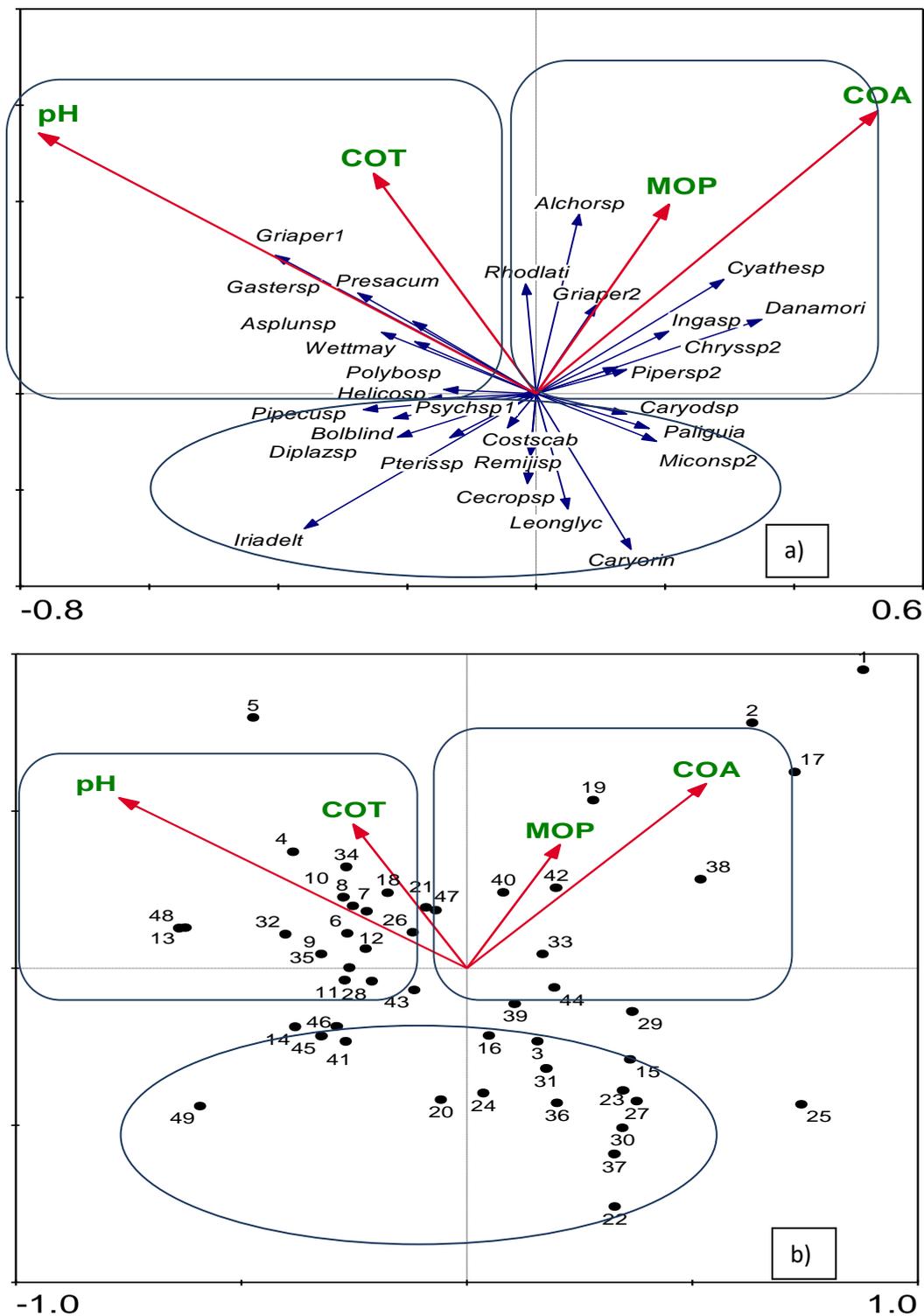


Figura 2. Ordenación con los ejes I y II del RDA utilizando como matriz explicativa las 4 variables significativas del horizonte mineral del suelo (pH, carbono orgánico del suelo, carbono activo y materia orgánica particulada). a) Figura con las especies florísticas y gradientes ambientales b) Figura con la situación de parcelas y los gradientes ambientales. Los nombres completos de las especies vegetales se encuentran en el Anexo 1.

## DISCUSIÓN

Diversos trabajos (Duivenvoorden & Lips, 1995; Sollins, 1998) ya mencionaron que, aunque la composición vegetal depende significativamente de las propiedades del suelo, estos componentes explican solo una pequeña fracción de la variación de las especies. En nuestro trabajo se ha dado un paso más al precisar que no se han detectado relaciones significativas entre el horizonte orgánico y la composición florística, quizás como consecuencia de que en las 49 parcelas estudiadas este horizonte orgánico no aparece de manera regular ni uniforme en todas las parcelas. La exigua e irregular capa del horizonte orgánico atestigua la rapidez del proceso de descomposición y mineralización de los restos orgánicos, tan característicos de los bosques de estas latitudes, haciendo inviable la detección de posibles relaciones con una vegetación mayoritariamente arbórea, como consecuencia de no acusar con prontitud los rápidos cambios que ocurren en los horizontes superficiales del suelo, puesto que sus raíces se sitúan en horizontes minerales situados más profundamente.

En lugares tropicales es común encontrar suelos muy ácidos (Jiménez, Mezquida, Benito & Rubio, 2007; Jiménez, Mezquida, Benito & Rubio, 2008). De hecho, un trabajo previo de Poulsen et al. (2006) realizado en 1 ha de bosque tropical en la amazonia del Ecuador (Cuyabeno) encuentra valores uniformemente muy ácidos con valores de entre 2,99 a 3,68. Sin embargo, en el estudio realizado por nosotros fue sorprendente que en la superficie de 1 ha la acidez del suelo varíe tan ampliamente, desde valores de pH ligeramente ácidos a fuertemente ácidos (6,9 - 3,9). Una variabilidad similar a la de este trabajo la encontraron Xia et al. (2015) con rangos entre 4,3 y 7,2, en 1 ha de un bosque tropical. Además, en nuestro trabajo hemos podido comprobar que cuanto mayor fue el pH mayor resultó ser el número de especies, mientras que en los suelos con pH más ácidos (menores a 5) este número disminuye drásticamente. Si bien harían falta estudios orientados a demostrarlo, este hallazgo nos induce a pensar que una consecuencia de esta gran diferencia en la acidez probablemente sea el número de especies.

Existen diferentes estudios que determinan el efecto de los nutrientes del suelo y los factores topográficos sobre la composición florística (Valencia et al., 2004; John et al., 2007; Sarvade et al., 2016; Clark et al., 1998), sin embargo no se han encontrado muchos trabajos que determinen la relación de las diferentes formas de materia orgánica con el estrato vegetal. En nuestra investigación se ha podido comprobar que diferentes formas de materia orgánica influyen en la composición florística de este tipo de bosques.

La dirección y longitud de los vectores de los parámetros edáficos indican diferentes efectos sobre la composición vegetal. Esta heterogeneidad puede ser debido a varias razones, siendo la irregular caída de los árboles una de las más importantes. De hecho, en estos bosques la caída de los árboles puede alcanzar los 8 pies/ha/año, en línea de lo detectado por Van Der Meer & Bogers (1996): 96 árboles en 12 ha durante un año. Los bosques donde realizamos el trabajo no son muy diferentes al citado, con alta humedad (precipitaciones por encima de 2000 mm al año) y fuertes pendientes (mayores al 30 % en muchas ocasiones) que facilitan la caída de los árboles, en direcciones aleatorias, generando una heterogeneidad espacial, que sin duda contribuye a la detectada alta diversidad de especies. Hay que indicar que estas posibles diferencias, podrían deberse a factores tal como la topografía e incluso la microtopografía de lugares de estudio, lo que afecta de manera significativa a las propiedades del suelo (Wang et al., 2007).

Las variables ambientales consideradas explicaron una parte de la composición vegetal, como indica el valor de la varianza total explicada, que apenas consigue alcanzar el 18,9 %. Ese valor corresponde

a las variables edáficas del horizonte mineral superficial y puede considerarse relevante, considerando que en un ecosistema tropical existen muchos factores que participan y que interactúan afectando la composición vegetal. Resultados similares fueron hallados por Baldeck et al., (2012) en donde además quedó de manifiesto que las variables del suelo explicaron más varianza que variables topográficas.

A pesar de los avances logrados hay que reconocer que quedan todavía muchas preguntas planteadas. Es posible que, para la mayor parte de especies que no se vieron influidas por la variables estudiadas, tal y como sugieren Pitman, Terborgh, Silman, Nuñez (1999), hay que asumir que las especies arbóreas de la Amazonía son cosmopolitas o, como propone Sarvade et al., (2016), son especies tolerantes a la variabilidad del medio en el que se hallan, tanto al estrés del medio ambiente como a sus limitaciones.

## CONCLUSIONES

El horizonte orgánico no aparece de manera uniforme en el bosque. Uno de los factores responsables son las fuertes pendientes, a la que habría que sumar la caída de los árboles que aporta de manera muy localizada grandes cantidades de materia orgánica fresca al suelo. En una superficie de 1 ha distintos parámetros ambientales han afectado a la composición vegetal, entre ellos, el pH del horizonte mineral del suelo, así como su materia orgánica (evaluada bajo diferentes formas, bien como carbono orgánico total, como materia orgánica particulada, o como carbono orgánico activo). La varianza total explicada por los distintos parámetros ambientales estudiados consigue alcanzar el 18,91 %, valor que puede considerarse relevante considerando que en un ecosistema tropical existen muchos factores que participan y que interactúan afectando la composición vegetal, si bien hay que reconocer que quedan todavía muchas preguntas planteadas.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Frank Riera, Edwin Maurad, Martín Robles, Nora González y Johana Gusmán por su colaboración en campo y laboratorio y, a Adrián Escudero en la guía de este trabajo.

## BIBLIOGRAFÍA

- Baldeck, C., Harms, K., Yavitt, J., John, R., Turner, B., Valencia, R., Navarrete, H., Davies, S., Chuyong, G., Kenfack, D., Thomas, D., Madawala, S., Gunatilleke, S., Bunyavejchewin, S., Kiratiprayoon, S., Yaacob, A., Nur Supradi, M., & Dalling, J. (2012). Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forest. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 280: 20122532. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2012.2532>
- Baquero, F., Sierra, R., Ordoñez, L., Tipán, M., Espinosa, L., Rivera, M., & Soria, P. (2004). La vegetación de los Andes del Ecuador. *EcoCiencia*. P29.
- Clark, D.A., Clark, D.B., Sandoval, M.R., & Castro, C. (1995). Edaphic and human effects on landscape-scale distribution of tropical rain forest palms. *Journal of Ecology*, 76, 2581-2594.
- Clark, B.D., Clark, D.A., & Read, J. (1998). Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology*, 86, 101-112.

- Clark, B.D., Palmer, M.W., & Clark, D.A. (1999). Edaphic factors and the landscape-scales distributions of tropical rain forest trees. *Journal of Ecology*, 80, 2662-2675.
- Clark, B.D., & Clark, D.A. (2000). Landscape – scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management*, 137, 185-198.
- De Souza, J.P., Araújo, G.M., & Haridasan, M. (2007). Influence of soil fertility on the distribution of tree species in a deciduous forest in the Triângulo Mineiro region of Brazil. *Plant Ecology*, 191(2), 253-263. doi:10.1007/s11258-006-9240-2
- Duivenvoorden, J.F., & Lips, J.M. (1995). *A land-ecological study of soils, vegetation, and plant diversity in Colombian Amazonia*. The Tropenbos Foundation. The Netherlands. Wageningen.
- Enoki, T. (2003). Microtopography and distribution of canopy trees in a subtropical evergreen broad-leaved forest in the northern part of Okinawa Island, Japan. *Ecological Research*, 18, 103-113. doi:10.1046/j.1440-1703.2003.00549.x
- Escudero, A., Gavilán, R., & Rubio, A. (1994). Una breve revisión de técnicas de análisis multivariantes aplicables en fitosociología. Editorial Universidad Complutense, *Botánica Complutensis*, 19, 9-38.
- Gentry, A.H. (1992). Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos*, 63, 19-28. doi: 10.2307/3545512
- Giardina, C.P., Coleman, M.D., Hancock, J.E., King, J.S., Lilleskov, E.A., Loya, W.M., Pregitzer, K.S., Ryan, M.G., & Trettin, C.C. (2004). The response of belowground carbon allocation in forest to global change. In Binkley, D., Menyailo, O. (Eds.), *Trees species effects on soils: Implications for global change*, Springer. Netherlands 55, 119-147.
- Jiménez, L.S., Mezquida, E.T., Benito, M., & Rubio, A. (2007). Cambio en las propiedades del suelo por transformación de áreas boscosas en pastizales en Zamora- Chinchipe (Ecuador). *Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 22, 65-70.
- Jiménez, L.S., Mezquida E.T., Benito, M., & Rubio, A. (2008). Fertilidad del suelo de bosques tropicales y pastizales de uso ganadero en el sur del Ecuador. *Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 25, 241-245.
- Jiménez Álvarez, L.S. (2011). *Relaciones entre el suelo y el Bosque Siempreverde Piemontano en Ecuador y cambios del suelo por la transformación del bosque en pastizales*. Tesis doctoral (tesis inédita de doctorado). Departamento de Biología Vegetal. E.T.S.I. Agrónomos. Universidad Politécnica de Madrid. Madrid.
- John, R., Dalling, J.W., Harms, K.E., Yavitt, J.V., Stallard, R.F., Mirabello, M., Hubbell, S.P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M., & Foster, R.B. (2007). Soil nutrients influence spatial distributions of tropical trees species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(3), 864-869.
- Legendre, P., & Legendre, L. (1998). *Numerical ecology*. Elsevier. Amsterdam.
- Lévesque, M., Walthert, L., & Weber, P. (2016). Soil nutrients influence growth response of temperate tree species to drought. *Journal of Ecology*, 104, 377-387. doi: 10.1111/1365-2745.12519

- Maldonado, N. (2002). *Clima y Vegetación de la Región Sur del Ecuador*. In Aguirre, Z., Madsen, J., Cotton, E., Balslev, H. (Eds.). *Botánica Austroecuatoriana: Estudios sobre los Recursos Vegetales en las provincias de El Oro, Loja y Zamora Chinchipe*. Ediciones Abya Yala, Quito. EC.
- Montagnini, F., & Jordan, C.F. (2005). *Tropical forest ecology: the basis for conservation and management*. Springer. Berlin Heidelberg New York.
- Nadeau, M., & Sullivan, T. (2015). Relationship between plant biodiversity and soil fertility in a mature tropical forest, Costa Rica. Hindawi Publishing Corporation, <http://dx.doi.org/10.1155/2015/732946>
- Pitman, N.C.A., Terborgh, J., Silman, M.R., Nuñez, P. (1999). Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology*, 80(8), 2651-2661. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[2651:TSDIAU]2.0.CO;2
- Pitman, N.C.A., Terborgh, J., Silman, M.R., Nuñez, P., Neill, D.A., Cerón, C.E., Palacios, A., & Aulestia, M. (2001). Dominance and distribution of tree species in upper amazonian terra firme forest. *Ecology*, 82(8), 2101-2117. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[2101:DADOTS]2.0.CO;2
- Poulsen, A.D., Tuomisito, H., & Balslev, H. (2006). Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of lowland Amazonian rain forest. *Biotropica*, 38, 468-478.
- Sahu, S.C., Kumar, N., Lal, B., & Mohanty, R.C. (2012). Differences in tree species diversity and soil nutrient status in a tropical sacred forest ecosystem on Niyamgiri Hill Range, eastern Ghats, India. *Journal of Mountain Science*, 9, 492-500. doi:10.1007/s11629-012-2302-0
- Sarvade, S., Gupta, B., & Singh, M. (2016). Composition, diversity and distribution of tree species in response to changing soil properties with increasing distance from water source – a case study of Gobind Sagar Reservoir in India. *Journal of Mountain Science*, 13(3), 522-533. doi:10.1007/s11629-015-3493-y
- Sollins, P. (1998). Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology*, 79(1), 23-30.
- Svenning, J.C. (2001). Environmental heterogeneity, recruitment limitation and the mesoscale distribution of palms in a tropical mountain rain forest (Maquipucuna, Ecuador). *Journal of Tropical Ecology*, 17, 97-113. doi: <http://dx.doi.org/10.1017/S0266467401001067>
- Ter Braak, C.J.F., & Smilauer, P. (1997). CANOCO for windows version 4.5. *Centre for Biometry*. The Netherlands. Wagenigen.
- Tsui, C., Chen, Z., & Hsieh, C. (2004). Relationships between soil properties and slope position in a lowland rain forest of southern Taiwan. *Geoderma*, 123, 131-142. doi:10.1016/j.geoderma.2004.01.031
- Valencia, R., Foster, R.B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J.C., Hernández, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magards, E., & Balslev, H. (2004). Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology*, 92, 214-229.
- Van Der Meer, P.J., & Bongers, F. (1996). Patterns of tree-fall and branch-fall in a tropical rain forest in French Guiana. *Journal of Ecology*, 84, 19-29. doi: 10.2307/2261696

- Vivian-Smith, G. (1997). Microtopographic heterogeneity and floristic diversity in experimental wetland communities. *Journal of Ecology*, 85, 71-82.
- Wang, L., Mou, P., Huang, J., & Wang, J. (2007). Spatial heterogeneity of soil nitrogen in a subtropical forest in China. *Plant and Soil*, 295, 137-150. doi: 10.1007/s11104-007-9271-z
- Wiens, J.A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3, 385-397.
- Wright, J. (2002). Plant diversity in tropical forest: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130, 1-14.
- Xia, S.W., Chen, J., Schaefer, D., & Deto, M. (2015). Scale-dependent soil macronutrient heterogeneity reveals effect of litterfall in a tropical rainforest. *Plant and Soil*, 391, 51-61. doi: 10.1007/s11104-015-2402-z
- Xia, S.W., Chen, J., Schaefer, D., & Goosale, U.M. (2016). Effect of topography and litterfall input on fine-scale patch consistency of soil chemical properties in a tropical rainforest. *Plant and Soil*. doi: 10.1007/s11104-016-2854-

## ANEXOS

Anexo 1. Especies y familias de plantas encontradas en el área de estudio correspondiente a un Bosque Siempreverde Piemontano (Mutinza).

Familia	Especie	Simbología especies (Figura 2)
APOCYNACEAE		
	<i>Aspidosperma</i> sp.	
	<i>Himatanthus bracteatus</i> (A. DC.) Woodson	
AQUIFOLIACEAE		
	<i>Ilex</i> sp.	
ARACEAE		
	<i>Anthurium</i> sp.	
	<i>Caladium</i> sp.	
	<i>Philodendron</i> sp.	
	<i>Rhodospatha latifolia</i> Poepp.	<i>Rhodlati</i>
	<i>Xanthosoma atrovirens</i> K. Koch y C.D. Bouché.	
ARALIACEAE		
	<i>Dendropanax</i> sp.	
ARECACEAE		
	<i>Chamaedorea linearis</i> (Ruiz y Pav.) Mart.	
	<i>Iriartea deltoidea</i> Ruiz y Pav.	<i>Iriadelt</i>
	<i>Prestoea acuminata</i> (Willd.) H.E. Moore	<i>Presacum</i>
	<i>Wettinia maynensis</i> Spruce.	<i>Wettmay</i>
BIGNONACEAE		
	<i>Arrabidaea</i> sp.	
BORAGINACEAE		
	<i>Cordia nodosa</i> Lam.	
CARICACEAE		

Familia	Especie	Simbología especies (Figura 2)
	<i>Jacaratia</i> sp.	
CECROPIACEAE		
	<i>Cecropia</i> sp.	<i>Cecrosp</i>
	<i>Pourouma bicolor</i> Mart.	
	<i>Pourouma</i> sp.	
CLUSIACEAE		
	<i>Chrysochlamys</i> sp.	<i>Chryssp2 (menor a 2 cm)</i>
	<i>Tovomita</i> sp.	
	<i>Tovomita weddelliana</i> Planch. y Triana	
COSTACEAE		
	<i>Costus scaber</i> Ruiz y Pav.	<i>Costscab</i>
CYATHEACEAE		
	<i>Cyathea</i> sp.	<i>Cyathesp</i>
CYCLANTHACEAE		
	<i>Asplundia</i> sp.	<i>Asplunsp</i>
DENNSTAEDTIACEAE		
	<i>Dennstaedtia bipinnata</i> (Cav.) Maxon.	
DIOSCOREACEAE		
	<i>Dioscorea</i> sp.	
DRYOPTERIDACEAE		
	<i>Diplazium macrophyllum</i> Desv.	
	<i>Diplazium</i> sp.	<i>Diplazsp</i>
	<i>Polybotrya</i> sp.	<i>Polybosp</i>
	<i>Tectaria incisa</i> Cav.	
EUPHORBIACEAE		
	<i>Acalypha diversifolia</i> Jacq.	
	<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp.	
	<i>Alchornea</i> sp.	<i>Alchorsp</i>
	<i>Caryodendron orinocense</i> H. Karst.	<i>Caryorin</i>
	<i>Caryodendron</i> sp.	<i>Caryodsp</i>
	<i>Plukenetia</i> sp.	
FABACEAE		
	<i>Dussia</i> sp.	
FLACOURTIACEAE		
	<i>Banara guianensis</i> Aubl.	
GESNERIACEAE		
	<i>Gasteranthus</i> sp.	<i>Gastersp</i>
HELICONIACEAE		
	<i>Heliconia</i> sp.	<i>Helicosp</i>
LAURACEAE		
	<i>Lauraceae</i>	
	<i>Nectandra acutifolia</i> (Ruiz y Pav.) Mez	
	<i>Nectandra reticulata</i> (Ruiz y Pav.) Mez	
	<i>Nectandra</i> sp.	

Familia	Especie	Simbología especies (Figura 2)
	<i>Persea caerulea</i> (Ruiz y Pav.) Mez	
	<i>Persea</i> sp.	
LECYTHIDACEAE		
	<i>Grias peruviana</i> Miers	<i>Griaper1</i> (mayor a 2 cm), <i>Griasper2</i> (menor a 2 cm)
	<i>Gustavia</i> sp.	
LOMARIOPSIDACEAE		
	<i>Bolbitis lindigii</i> (Mett.) C. Chr.	<i>Bolblind</i>
MELASTOMATAACEAE		
	<i>Axinaea</i> sp.	
	<i>Bellucia pentamera</i> Naudin	
	<i>Blakea</i> sp.	
	<i>Graffenrieda</i> sp.	
	<i>Miconia caelata</i> (Bonpl.) DC.	
	<i>Miconia calvescens</i> DC.	
	<i>Miconia rivetii</i> (Danguy y Cherm)	
	<i>Miconia</i> sp.	<i>Miconiasp2</i> (menor a 2 cm)
MARATTIACEAE		
	<i>Danaea elliptica</i> Sm.	
	<i>Danaea moritziana</i> C. Presl.	<i>Danamori</i>
	<i>Danaea nodosa</i> (L.) Sm.	
MELIACEAE		
	<i>Guarea kunthiana</i> A. Juss.	
	<i>Guarea</i> sp.	
	<i>Trichilia</i> sp.	
MENDONIACEAE		
	<i>Mendoncia glabra</i> (Poepp. y Endl.) Nees.	
MIMOSACEAE		
	<i>Inga</i> sp.	<i>Ingasp</i>
MORACEAE		
	<i>Batocarpus orinocensis</i> H. Karst.	
	<i>Batocarpus</i> sp.	
	<i>Clarisia racemosa</i> Ruiz y Pav.	
	<i>Ficus apollinaris</i> Dugand	
	<i>Ficus pertusa</i> L. f.	
	<i>Ficus</i> sp.	
	<i>Helicostylis</i> sp.	
	<i>Morus insignis</i> Bureau	
	<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.	
	<i>Sorocea</i> sp.	
MENISPERMACEAE		
	<i>Chondodendron</i> sp.	
MYRISTICACEAE		
	<i>Otoba parvifolia</i> (Markgr.) A.H. Gentry	
	<i>Otoba</i> sp.	

Familia	Especie	Simbología especies (Figura 2)
	<i>Viola</i> sp.	
MYRSINACEAE		
	<i>Parathesis adenanthera</i> (Miq.) Hook. f. ex Mez.	
MYRTACEAE		
	<i>Eugenia orthostemon</i> O. Berg	
	<i>Eugenia</i> sp.	
NYCTAGINACEAE		
	<i>Guapira</i> sp.	
OLACACEAE		
	<i>Heisteria</i> sp.	
OCHINACEAE		
	<i>Ouratea</i> sp.	
PIPERACEAE		
	<i>Piper bogotense</i> C. DC.	
	<i>Piper cuspidispicum</i> Trel.	<i>Pipecusp</i>
	<i>Piper maranyonense</i> Trel.	
	<i>Piper</i> sp	<i>Pipersp</i>
POLYGONACEAE		
	<i>Triplaris cumingiana</i> Fisch. y C.A. Mey. ex C.A. Mey.	
PTERIDACEAE		
	<i>Adiantum macrophyllum</i> Sw.	
	<i>Adiantum pulverulentum</i> L.	
	<i>Pteris</i> sp.	<i>Pterissp</i>
RUBIACEAE		
	<i>Bathysa</i> sp. 1	
	<i>Bathysa</i> sp. 2	
	<i>Coussarea</i> sp.	
	<i>Elaeagia</i> sp.	
	<i>Elaeagia karstenii</i> Standl.	
	<i>Elaeagia utilis</i> (Goudot) Wedd.	
	<i>Faramea</i> sp.	
	<i>Hamelia patens</i> Jacq.	
	<i>Hippotis brevipes</i> Spruce ex K. Schum.	
	<i>Joosia aequatoria</i> Steyerem.	
	<i>Joosia</i> sp.	
	<i>Ladenbergia oblongifolia</i> (Humb. ex Mutis) L. Andersson	
	<i>Ladenbergia</i> sp.	
	<i>Palicourea guianensis</i> Aubl.	<i>Paliguia</i>
	<i>Palicourea myrtifolia</i> K. Schum. y K. Krause	
	<i>Palicourea</i> sp.	
	<i>Palicourea</i> sp.	
	<i>Psychotria brachiata</i> Sw.	
	<i>Psychotria</i> sp.	<i>Psychsp1 (mayor a 2 cm)</i>

Familia	Especie	Simbología especies (Figura 2)
	<i>Remijia</i> sp.	<i>Remijisp</i>
	<i>Sommeria sabiceoides</i> K. Schum.	
SAPOTACEAE		
	<i>Micropholis guyanensis</i> (A. DC.) Pierre	
	<i>Pouteria</i> sp.	
SIMAROUBACEAE		
	<i>Picramnia</i> sp.	
SOLANACEAE		
	<i>Cuatresia cuspidata</i> (dunal) Hunz.	
STERCULIACEAE		
	<i>Herrania</i> sp.	
VERBENACEAE		
	<i>Aegiphila</i> sp.	
VIOLACEAE		
	<i>Leonia crassa</i> L.B. Sm. y A. Fernández	
	<i>Leonia glycyarpa</i> Ruiz y Pav.	<i>Leonglyc</i>