

CELSO ANIBAL YAGUANA PUGLLA

**FLORESTAS TROPICAIS PLUVIAIS MONTANAS DO SUL DO EQUADOR:
FATORES CONDICIONANTES DA ESTRUTURA, COMPOSIÇÃO E DINÂMICA**

Botucatu

2020

CELSO ANIBAL YAGUANA PUGLLA

**FLORESTAS TROPICAIS PLUVIAIS MONTANAS DO SUL DO EQUADOR:
FATORES CONDICIONANTES DA ESTRUTURA, COMPOSIÇÃO E DINÂMICA**

Tese apresentada à Faculdade de
Ciências Agronômicas da Unesp Campus
de Botucatu, para obtenção do título de
Doutor em Ciência Florestal

Orientadora: Dra. Giselda Durigan

Botucatu

2020

P978f

Puglla, Celso Anibal Yaguana

Florestas tropicais pluviais montanas do sul do Equador: fatores condicionantes da estrutura, composição e dinâmica / Celso Anibal Yaguana Puglla. -- Botucatu, 2020

178 p.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Faculdade de Ciências Agrônômicas, Botucatu

Orientadora: Giselda Durigan

1. Dinâmica florestal. 2. Ecologia florestal. 3. Floresta tropical de
montanha. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da Faculdade de
Ciências Agrônômicas, Botucatu. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: FLORESTAS TROPICAIS PLUVIAIS MONTANAS DO SUL DO EQUADOR: FATORES
CONDICIONANTES DA ESTRUTURA, COMPOSIÇÃO E DINÂMICA

AUTOR: CELSO ANIBAL YAGUANA PUGLLA

ORIENTADORA: GISELDA DURIGAN

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em CIÊNCIA FLORESTAL,
pela Comissão Examinadora:

Prof.^a Dr.^a GISELDA DURIGAN (Participação Virtual)

Laboratório de Ecologia e Hidrologia Florestal - Floresta Estadual de Assis / Instituto Florestal do Estado de São Paulo

Prof. Dr. DAVID ALAN NEILL (Participação Virtual)

Conservação e Manejo da Vida Silvestre / Universidad Estatal Amazónica

Prof.^a Dr.^a VERA LEX ENGEL (Participação Virtual)

Ciência Florestal, Solos e Ambiente / Faculdade de Ciências Agronômicas de Botucatu - UNESP

Dr.^a MARIA TERESA ZUGLIANI TONIATO BOTURA (Participação Virtual)

Divisão de Florestas e Estações Experimentais / Instituto Florestal do Estado de São Paulo

Prof. Dr. JULIANO DE PAULO DOS SANTOS (Participação Virtual)

Instituto de Ciências Agrárias e Ambientais / Universidade Federal de Mato Grosso

Botucatu, 04 de dezembro de 2020

A Deus, por ter sido minha força e sabedoria

Aos meus pais Celso Yaguana e Carmen Puglla, com todo o amor do mundo

A meu eterno amor Deicy Carolina

*Aos meus filhos Anibal Andres e Sofia Renata, por serem minha inspiração e
companhia nesta fase de minha vida*

Dedico

AGRADECIMENTOS

Quero agradecer especialmente à Dra. Giselda Durigan, por toda orientação e apoio, fundamental para que esta pesquisa fosse concretizada. Desde que conheci a professora, aprendi o que o pesquisador está disposto a conseguir, desde esse dia tornou-se um grande desafio, que começou com a mudança de um mestrado para o doutorado direto, que não teria sido possível sem o apoio da brilhante cientista, a Dra. Giselda. Agradeço muito pelos ensinamentos nas poucas e valiosas expedições de campo, as falas mantidas ajudaram muito para minha formação pessoal.

À Deicy Carolina, obrigado por ser parte desta linda fase, sem o seu apoio e seus sábios conselhos eu não teria sido capaz de atingir esse objetivo. Obrigado por me ajudar em todo momento, culminando com o sucesso quase simultâneo da nossa pesquisa.

Aos meus Professores de pesquisa Dra. Giselda, Dra. Natashi, Dra. Deicy e Dr. Raimundo, pelas sugestões, comentários e conselhos nas análises estatísticas, discussão e conclusões. Além disso, obrigado pela amizade prestada durante esta fase da minha vida acadêmica.

À Professora Dra. Vera Lex Engel e Doutora Maria Teresa Zugliani Toniato, pelas contribuições por ocasião do exame de qualificação.

Aos membros titulares da Comissão Examinadora da Defesa Dr. David Neill, Dra. Vera Lex Engel, Dra. Maria Teresa Zugliani Toniato e Dr. Juliano de Paulo dos Santos, agradeço pelos valiosos comentários e sugestões para a redação final desta tese. Agradeço, também, aos membros suplentes Dr. José Raimundo Passos, Dr. Antônio Carlos Galvão de Melo e Dra. Natashi Aparecida Lima Pilon.

À Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho (UNESP-Botucatu), minha segunda casa de estudos, e especialmente aos professores e funcionários do departamento de Ciência Florestal, Solos e Ambiente aos queridos funcionários da Biblioteca e às secretárias da pós-graduação.

Ao Professor Iraê Amaral Guerrini, pela amizade e oportunidade de fazer parte de sua equipe de pesquisa.

À Professora Dra. Renata Batista Fonseca, pela amizade e pelas disciplinas compartilhadas no Curso de Ciência Florestal, foi um prazer ter sido seu estagiário.

Às Professoras Magali Ribeiro da Silva e Carmen Regina Marcati, pela acolhida na UNESP e por ter me proporcionado um grande crescimento pessoal e profissional, pela amizade e pelos conselhos valiosíssimos.

Aos meus pais Celso e Carmita, por estarem sempre ao meu lado, me apoiando e me abençoando em todos os momentos para que eu alcance meus objetivos.

Aos meus sogros Marco e Ela, pela visita ao Brasil e por assistirem ao nascimento de Sofia, agradeço de todo coração.

Aos meus irmãos Carlitos e Maria del Cisne, por acreditarem em mim e cuidarem de meus pais enquanto eu estive distante.

Ao pessoal do Laboratório de Ecologia e Hidrologia Florestal, Antônio Carlos (Melo), Bruna, Carlos, Eliane (Honda), Geissianny, Keila, Lucas, Marcio, Mario Cava, Natashi e Rodolfo, pela amizade e pelas conversas nas reuniões do Skype, valeu pessoal!!

A meu grão amigo “Darlinho”, meu compadre e parceiro desde nossa formatura, obrigado pelo apoio e torcida para fazer este sonho realidade.

Aos meus grandes amigos Tito Ramirez, Elsa Naranjo e filhos Emilita e Tito Emiliano, pelo apoio e torcida ao longo desses anos.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

Ao Dr. David Neill, pelo tempo dispensado na supervisão do artigo e apoio logístico para realizar o trabalho de campo.

À comunidade de amigos de língua espanhola: Esteban, Ariel, Adela, Wendi, Rocio (Bolivianos), Luz Maria, Enrique, (Mexicanos), Andres (Colombiano), Darlin, Gabriela (Ecuatorianos) pela convivência e pela amizade.

Aos meus amigos de Botucatu, Paulinho, Laura, Paulo, Amanda, Mariele, Priscila, pela amizade e várias reuniões para fazer os “churrascos”.

Ao Ing. Byron Puglla, Ing. Trotsky Riera e Dr. Zhofre Aguirre, que autorizaram meu ingresso nas áreas de estudo, da mesma forma às instituições JOCOTOCO, Natureza & Cultura Internacional e à Universidade Nacional de Loja, pela utilização da infraestrutura.

A meus amigos Ney Quezada, Nelson Jaramillo, Tito Ramirez, Diego Buri, Eduardo Cueva e muitas outras pessoas que ajudaram no trabalho de campo.

Aos funcionários dos herbários ECUAMZ e LOJA, por sua assistência na identificação das espécies, bem como às funcionárias Diana Iñiguez e Fernanda Livisaca, do laboratório de solos da Faculdade de Ciências Agronômicas da Universidade Nacional de Loja.

A Santiago Silva e Patricio Jaramillo, pela ajuda na obtenção de dados climatológicos e topográficos através de SIG (Sistema de Informação Geográfica).

Ao Dr. Hugo de Souza Dias, pelos valiosos aportes na interpretação dos resultados das análise de solos.

Agradeço a todas essas pessoas que fizeram parte de todo o ciclo de aprendizagem. Só me vem uma palavra: GRATIDÃO.

“Feliz aquele que transfere o que sabe e aprende o que ensina”

Cora Coralina

RESUMO

Florestas tropicais ocorrem em diferentes continentes entre os trópicos, em regiões onde as chuvas são suficientes para sustentar a elevada biomassa da vegetação. Embora essas florestas sejam semelhantes entre si globalmente em alguns atributos e processos ecológicos, fatores atuantes em escala local fazem com que existam grandes diferenças estruturais, taxonômicas e no funcionamento, mesmo entre florestas relativamente próximas. As florestas pluviais montanas do sul do Equador ocorrem em ambientes distintos pelo relevo, clima e solos, cuja influência sobre a estrutura, composição e dinâmica é pouco compreendida. Conhecer essas florestas tropicais e compreender o seu funcionamento é desejável para planejar sua conservação e uso sustentável. Nesta pesquisa, estudamos as florestas pluviais do sul do Equador em seis diferentes sítios para compreender a possível influência dos diferentes fatores ambientais sobre sua composição e estrutura e sobre mudanças nos atributos das comunidades arbóreas ao longo do tempo. As florestas estudadas receberam as seguintes denominações: Numbala, Tapichalaca, San Francisco, Nangaritza Rio, Nangaritza Tepui e Padmi, localizadas na província de Zamora Chinchipe, situadas ao redor de 4° de latitude Sul. No primeiro censo em cada local, foi instalada e inventariada uma parcela permanente com área de um hectare, subdividida em 25 subparcelas de 400 m². Em cada subparcela, identificamos, medimos o diâmetro e estimamos a altura de todas as árvores a partir de 10 cm de DAP. Após um período de tempo de pelo menos 10 anos, realizamos o segundo inventário. Em busca dos fatores que poderiam influenciar a estrutura, a composição e a dinâmica das comunidades estudadas, coletamos dados de i) solos: profundidade, textura, pH, MO (%), macronutrientes (N, P₂O₅ e K₂O) micronutrientes (Ca, Mg, Fe e Al) e CTC, ii) clima: precipitação, temperatura, evapotranspiração e iii) altitude e declividade. No Capítulo 1, comparamos as seis florestas pela sua composição e estrutura, buscando explicar as diferenças com base nos fatores ambientais analisados. Verificamos que as florestas pluviais do sul do Equador possuem elevada diversidade de espécies arbóreas e apresentam diferenças muito amplas entre si, com pequena proporção de espécies em comum e descritores de estrutura que chegam a ter o dobro do valor entre duas florestas em alguns casos. Essas diferenças são, em parte, influenciadas por fatores ambientais, mas nenhuma variável ambiental, isolada, exerceu efeito significativo sobre a composição ou estrutura das florestas tropicais montanas do sul do Equador. A influência dos fatores ambientais foi um pouco mais forte sobre a estrutura do que sobre a composição das comunidades. Fatores edáficos, especialmente a profundidade do solo, influenciaram a área basal e a altura do dossel, enquanto clima e altitude influenciaram mais a composição florística. Não encontramos a esperada influência da altitude na construção das comunidades na escala geográfica deste estudo. No Capítulo 2, exploramos os processos de dinâmica dessas florestas, caracterizando as mudanças na sua composição de espécies arbóreas, em área basal e densidade, nas taxas de recrutamento, mortalidade e no

incremento diamétrico médio anual das árvores. Verificamos que existem diferenças substanciais entre essas florestas no que diz respeito às mudanças temporais que ocorreram em sua estrutura e composição. As mudanças na composição foram sutis, com apenas algumas espécies (geralmente menos de 10% entre as 40 mais abundantes) apresentando mudanças significativas no tamanho de suas populações nos intervalos de tempo considerados. O número de espécies que entraram e saíram nas comunidades foi altamente variável entre locais, mas sempre foram espécies com poucos indivíduos. A riqueza de espécies aumentou sutilmente em apenas uma das áreas, havendo tendência geral de perda de riqueza ao longo do tempo. Não encontramos padrão consistente entre as florestas estudadas quanto às mudanças em densidade e área basal, já que houve aumento em algumas florestas e diminuição em outras. Também não encontramos explicação consistente para as mudanças temporais na estrutura com base nos fatores ambientais, o que indica que eventos estocásticos e fatores bióticos podem ser os direcionadores da dinâmica dessas florestas. Nosso estudo aponta para a inexistência (ou fraqueza) de determinismo ambiental na estrutura, na composição e na dinâmica das florestas tropicais montanas do sul do Equador. As amplas diferenças entre as florestas estudadas e a imprevisibilidade das mudanças que podem ocorrer ao longo do tempo dificultam ações planejadas para a sua conservação. Nossos resultados apontam para a necessidade de buscar representar, em uma rede de áreas protegidas, toda a complexidade de condições ambientais existentes nessa região e para a certeza de que a conversão de novas áreas certamente resultará em perda irreversível de biodiversidade.

Palavras chaves: Dinâmica de comunidades. Estrutura de comunidades. Fatores estocásticos. Teoria neutra. Flora arbórea. Florestas tropicais montanas. Mudanças temporais. Parcelas permanentes.

ABSTRACT

Tropical forests occur on different continents between the tropics, in regions where rainfall is sufficient to sustain high plant biomass. Although these forests are similar to each other globally in some ecological attributes and processes, factors acting on a local scale result in major differences in structure, composition and functioning, even among relatively close forests. The rain forests mountain of southern Ecuador occur in different environments due to the relief, climate and soils, whose influence on the structure, composition and dynamics is poorly understood. Knowing these tropical forests and understanding how they function is essential to inform conservation planning and their sustainable use. Here we studied six montane rain forests of southern Ecuador aiming to characterize them and to disentangle the influence of different environmental factors on their structure, composition and dynamics. The studied forests received the following names: Numbala, Tapichalaca, San Francisco, Nangaritza Rio, Nangaritza Tepui and Padmi, located in the province of Zamora Chinchipe, around 4° S. In the first census at each location, a permanent plot was installed and inventoried, with an area of one hectare, subdivided into 25 subplots of 400 m². In each subplot, we identified, measured the stem diameter and estimated the height of all trees from 10 cm DBH. After a period of time of at least 10 years, we carried out the second inventory. In search for the factors which could influence the structure, composition and dynamics of the studied communities, we collected data from i) soils: depth, texture, pH, MO (%), macronutrients (N, P₂O₅ and K₂O) micronutrients (Ca, Mg, Fe and Al) and CTC, ii) climate: precipitation, temperature, evapotranspiration and iii) altitude and slope. In Chapter 1, we compared the six forests by their composition and structure, exploring as far as the environmental factors could explain the differences among them. We found that the rain forests of southern Ecuador have a high diversity of tree species and broad differences exist between them, with a small proportion of common species and structure descriptors that even double the value between forests in some cases. These differences are partly influenced by environmental factors, but no single environmental factor proved to have a significant effect on the composition or structure of tropical montane forests in southern Ecuador. The influence of environmental factors was slightly stronger on the structure than on the composition of the communities. Edaphic factors, especially soil depth, influenced the basal area and canopy height, while climate and altitude influenced more the floristic composition. We did not find the expected influence of altitude at the geographical scale of this study. In Chapter 2, we explored the dynamics of these forests, characterizing changes in their tree species composition, basal area and density, in recruitment, mortality and turnover rates, and in the average annual diametric increment of trees. We found substantial differences between these forests with respect to how they change over time in their structure and composition. Changes in composition were subtle, with only a few species (generally less than 10% among the 40 more abundant) showing significant changes in the size of their populations in

the time intervals considered. The number of species which entered or left these communities during the observation period was highly variable among sites, restricted species with very small populations. Species richness increased subtly in only one of the areas, with a general trend of tree biodiversity loss over time. We did not find a consistent pattern among the studied forests in terms of changes in density and basal area, since there was increase in some forests and decrease in others. We also did not find a consistent explanation for the temporal changes in the structure based on environmental factors, suggesting that stochastic events and biotic factors may be the drivers of the dynamics of these forests. Our study points to the lack (or weakness) of environmental determinism in the structure, composition and dynamics of tropical montane forests in southern Ecuador. The broad differences among the forests studied and the unpredictability of changes which may occur within them over time make it difficult to plan actions for their conservation. Our results point to the need of representing, in a network of protected areas, all the complexity of environmental conditions existing in that region and to the certainty that the conversion of new areas will certainly result in irreversible loss of biodiversity.

Keywords: Community dynamics. Community structure. Environmental factors. Neutral theory. Tree flora. Montane tropical forests. Temporal changes. Permanent plots.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	21
CAPÍTULO 1 – INFLUÊNCIA DE FATORES AMBIENTAIS SOBRE A COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA E ESTRUTURA DE SEIS FLORESTAS TROPICAIS DO SUL DO EQUADOR	26
1.1 INTRODUÇÃO	27
1.2 MATERIAL E MÉTODOS	29
1.2.1 Áreas de estudo	29
1.2.2 Coleta de dados	31
1.2.3 Variáveis ambientais	31
1.2.4 Análise de dados	32
1.2.4.1 Composição florística e riqueza das comunidades arbóreas.....	32
1.2.4.2 Relação entre fatores ambientais e composição florística.....	33
1.2.4.3 Relação entre estrutura da comunidade e fatores ambientais.....	34
1.3 RESULTADOS	35
1.3.1 Composição florística geral	35
1.3.2 Diferenciação florística entre as florestas estudadas	39
1.3.3 Fatores ambientais determinantes na composição florística	42
1.3.4 Estrutura das comunidades arbóreas	43
1.3.5 Fatores ambientais que influenciam a estrutura das florestas.....	45
1.4 DISCUSSÃO	46
1.4.1 Diferenciação florística entre as florestas estudadas	46
1.4.2 Fatores ambientais que explicam a composição e riqueza florística entre as florestas montanas estudadas	48
1.4.3 Estrutura das comunidades arbóreas	49
1.4.4 Fatores ambientais que influenciam a estrutura das comunidades arbóreas	50
1.5 CONCLUSÕES	53
REFERÊNCIAS	55
CAPÍTULO 2 – DINÂMICA DE COMUNIDADES ARBÓREAS NAS FLORESTAS TROPICAIS DA REGIÃO SUL DO EQUADOR: INEXISTÊNCIA DE PADRÕES E IMPREVISIBILIDADE	63

2.1	INTRODUÇÃO.....	64
2.2	MATERIAL E MÉTODOS.....	66
2.2.1	Caraterização das áreas de estudo	66
2.2.2.	Amostragem da comunidade arbórea.....	68
2.2.3	Caracterização ambiental das áreas de estudo	69
2.2.4	Análise de dados	70
2.2.4.1.	Mudanças estruturais nas florestas ao longo do tempo	70
2.2.4.2.	Mudanças na composição florística e fitossociologia das comunidades.....	71
2.2.4.3.	Parâmetros de dinâmica das comunidades	71
2.2.4.4.	Influência de fatores ambientais na dinâmica das florestas estudadas	74
2.3	RESULTADOS.....	74
2.3.1	Mudanças na estrutura e composição das comunidades	74
2.3.2	Dinâmica das florestas estudadas	86
2.3.3	Influência de fatores ambientais sobre a dinâmica das comunidades arbóreas.....	98
2.4	DISCUSSÃO	100
2.4.1	Mudanças temporais nas comunidades arbóreas.....	100
2.4.2	Processos de dinâmica das comunidades	102
2.4.3	Fatores que influenciam a dinâmica das comunidades florestais.....	104
2.5	CONCLUSÕES	105
	REFERÊNCIAS	107
	CONSIDERAÇÕES FINAIS	115
	REFERÊNCIAS	117
	APÊNDICE A - Caracterização geral das áreas de estudo.....	123
	APÊNDICE B - Obtenção das variáveis ambientais utilizadas nas análises.....	132
	APÊNDICE C - Variáveis ambientais das seis áreas de estudo de florestas tropicais do sul do Equador	142
	APÊNDICE D - Matriz de correlações de spearman entre as variáveis ambientais registradas nas seis áreas de estudo.	143

APÊNDICE E - Famílias e espécies arbóreas registradas em cada uma das seis áreas de estudo, em ordem alfabética por famílias.	144
APÊNDICE F - Análise permutacional de variância (permanova) para os eixos da análise de correspondência canônica (ACC) entre abundância de espécies e variáveis ambientais.....	155
APÊNDICE G - Manuscrito submetido para publicação (Plant ecology and diversity)	156
APÊNDICE H- Lista das espécies excluídas e imigrantes ao longo período de monitoramento, nas seis áreas de estudo	177

INTRODUÇÃO GERAL

As florestas tropicais se encontram em todos os continentes que se posicionam, pelo menos parcialmente, entre os trópicos e fazem parte de um bioma essencialmente equatorial (RICHARDS, 1996; WHITMORE, 1998). Ecossistemas tropicais apresentam características típicas, com chuvas anuais que chegam a ultrapassar 2000 mm, com elevada abundância de trepadeiras lenhosas, epífitas, ervas e arbustos, resultando em biodiversidade única, superior a qualquer outro tipo de vegetação (MCELWAIN et al., 2005). Florestas tropicais desempenham também importante papel no ciclo global do carbono, estocando e processando grandes quantidades desse elemento, e regulam o clima através de seus efeitos na temperatura e umidade relativa (BALVANERA, 2012; MALHI e GRACE, 2000).

Florestas são os ecossistemas mais bem investigados do mundo (LOSOS e LEIGH, 2004; LEIGH, 1999). No entanto, apesar de todos os estudos dedicados às florestas, as conexões mecanicistas entre características importantes da fisionomia florestal não são totalmente compreendidas. De importância crucial para isso são as distribuições do diâmetro das árvores, usadas há décadas em ecologia e silvicultura para caracterizar o estado da floresta. As distribuições do diâmetro das árvores estão disponíveis para muitas florestas do mundo e permitem, juntamente com a alometria das árvores, a previsão de outros atributos importantes da floresta, como a área foliar (CLARK et al., 2008), área basal (GOVE e PATIL, 1998), biomassa acima do solo (CHAVE et al., 2004), densidade das árvores e presença ou ausência de distúrbios (COOMES e ALLEN, 2007). As florestas tropicais geralmente possuem muitas árvores pequenas e relativamente poucas árvores grandes (LOSOS e LEIGH, 2004; WHITMORE, 1998). Também é possível prever distribuições de diâmetro a partir de modelos dinâmicos de floresta (MOORCROFT et al., 2001; SATO et al., 2007).

As florestas tropicais são os ecossistemas terrestres mais diversos no planeta (TURNER, 2001). Porém, essa enorme diversidade de espécies varia entre regiões, dificultando que teorias ecológicas possam ser testadas nos trópicos (CONNELL 1978; LEIGH et al., 2004). Na maioria das comunidades de florestas tropicais, apenas algumas espécies são comuns e muitas espécies são raras. Em comunidades tão diversas, é difícil obter uma amostra suficiente de árvores para fornecer uma estimativa consistente da diversidade e estrutura da comunidade, ou para determinar

os parâmetros demográficos da comunidade ou de espécies individuais e para quantificar ou compreender mudanças temporais. A previsibilidade das mudanças temporais em florestas tropicais tem sido objeto de debate nas últimas décadas, não havendo até o momento um consenso sobre a validade desta ou daquela teoria. Existem duas grandes teorias, que às vezes parecem contraditórias; a teoria do nicho ecológico (tratada em CHESSON, 2000; CHASE e LEIBOLD, 2003) e a teoria neutra da biodiversidade e biogeografia de Hubbell (2001). A teoria de nicho diz que existem diferentes nichos em determinado ambiente, com diferentes requisitos para a ocorrência de determinada espécie em determinada comunidade. A construção de uma comunidade seria previsível, portanto, com base nos atributos das espécies e nas características dos habitats disponíveis. A teoria neutra é baseada na estocasticidade durante a formação de uma comunidade biológica, sendo imprevisíveis os processos de imigração, especiação ou extinção. Porém, longe de serem contraditórias, existem situações em que ambas as teorias se complementam, contribuindo para um melhor entendimento das comunidades biológicas. A teoria neutra de Hubbell (1979, 1997, 2001) afirma que simplificações drásticas nos múltiplos processos que moldam as comunidades ecológicas podem ser feitas. Essa teoria é neutra porque pressupõe que todos os indivíduos em uma comunidade são estritamente equivalentes em relação às suas perspectivas de reprodução e morte, de modo que não se pode prever quais indivíduos vão se estabelecer e formar determinada comunidade.

Parcelas permanentes têm possibilitado a investigação da composição, estrutura e dinâmica de florestas tropicais (GENTRY, 1982; SYNNOTT, 1985; CLARK e CLARK, 1992; CONDIT, 1995; RICHARDS, 1996; CAMACHO et al., 2000; SHEIL et al., 2000; LOSOS e LEIGH, 2004) Mas, nas florestas tropicais montanas, ainda são raras as pesquisas sobre a estrutura, composição e dinâmica em parcelas permanentes, porque nos ecossistemas florestais associados ao relevo montanhoso, os fatores climáticos, edáficos e fisiográficos apresentam grandes variações em uma mesma localidade ou região, que podem influenciar nos valores de área basal, densidade e crescimento das árvores. Mas não podemos desconsiderar que diferenças entre os resultados obtidos por diferentes estudos podem ser decorrentes de diferenças nos métodos de amostragem e mesmo nos procedimentos de medição das árvores individuais, no tamanho e forma das parcelas. Embora estudos de dinâmica tenham sido realizados desde o início do século passado, poucos tentaram entender

sua complexidade e funcionamento (VALLEJO et al., 2005), por meio de parcelas permanentes.

Considerando uma cronologia de parcelas permanentes, as mais antigas para o estudo de ecossistemas florestais possivelmente datam de meados do século XIX, em alguns locais da Inglaterra. Da mesma forma que em florestas tropicais, os primeiros estudos conduzidos visavam principalmente determinar o crescimento do diâmetro para manejo silvicultural e colheita de madeira (BELL, 2014). Estudos recentes incluem outros objetivos, como quantificar os estoques de carbono e sua relação com os fluxos globais (DALLMEIER, 1992; PHILLIPS et al., 1998; SIERRA et al., 2007). As parcelas mais antigas em florestas tropicais foram instaladas na primeira parte do século XX, em florestas de Dipterocarpaceae das Filipinas (RICHARDS, 1952), na Península da Malásia (MANOKARAN e SWAINE, 1994) e em Uganda, África (SHEIL et al., 2000). Estudos em grandes parcelas (25 a 50 ha) agora fazem parte da rede do Centro de Ciência da Floresta Tropical (CTFS) do Smithsonian Tropical Research Institute (STRI) (LOSOS e LEIGH, 2004), que teve início com a parcela na Ilha de Barro Colorado (Panamá). Outra iniciativa importante é a Rede de Inventário da Floresta Amazônica (RAINFOR) (MALHI et al., 2002; MALHI e PHILLIPS, 2004), que compreende principalmente parcelas de 1 ha.

Florestas tropicais são sistemas dinâmicos, onde cada maciço florestal é, na verdade, um mosaico, com partes dominadas por árvores mais jovens e outras por árvores mais maduras, em consequência de perturbações que ocorreram em tempos diferentes no passado (ASQUITH, 2002; CRAUSBAY e MARTIN, 2016). Os processos dinâmicos envolvidos nas florestas tropicais estão geralmente relacionados com eventos estocásticos e processos naturais como ventos, queda das árvores, deslizamentos de terra e fenômenos climáticos como “El Niño” (CONDIT et al., 2004). Mas também podem ser desencadeados por ações antrópicas, como é o caso do fogo, desmatamento, fragmentação, efeitos de borda (MCLAREN e MCDONALD, 2003; OLIVEIRA-FILHO et al., 1997), transformando o dossel da floresta em diferentes fases estruturais.

Pesquisas desenvolvidas sobre a dinâmica de florestas em regiões tropicais são poucas, se comparadas às florestas temperadas, que possuem registros de longo prazo, os quais permitem a construção de modelos baseados no comportamento individual de cada árvore (RAMÍREZ et al., 1997). No caso de florestas tropicais, a situação é complexa por causa da grande diversidade de espécies e da variedade de

ecossistemas (CONDIT, 1998; MANOKARAN e SWAINE, 1994; RAMIREZ et al., 1997; CONDIT et al., 2006). Durante as três últimas décadas, diversos autores se aprofundaram em busca de explicações para processos de dinâmica florestal, tais como taxa de mortalidade das árvores, taxa de recrutamento, aumento ou diminuição da riqueza de espécies arbóreas, demografia, crescimento das espécies em diâmetro e altura, incremento do diâmetro médio anual, ganho ou perda de área basal e biomassa. Em nível mundial, destacam-se os clássicos estudos de HUBBELL e FOSTER, 1986; WHITMORE, 1989; CONDIT et al., 1998; SWAINE et al., 1990; HERWITZ e YOUNG, 1994; NAKASHIZUKA et al., 1992; MASAKI et al., 2004; PHILLIPS et al., 1994. Os estudos pioneiros liderados por Stephen Hubbell e Robin Foster são especialmente importantes para a região neotropical. Foram desenvolvidos em uma parcela permanente em área contínua de 50 ha, estabelecida para o estudo das tendências da distribuição espacial das plantas e da dinâmica da floresta úmida na Ilha de Barro Colorado, Panamá (HUBBELL e FOSTER 1986; 1987; 1990). Em nível regional, referindo-se a florestas na América tropical, são poucos os estudos que tratam da dinâmica nas florestas de montanha, sendo que a maior parte dos estudos trata de florestas de terras baixas (LANG e KNIGHT, 1983; LIEBERMAN et al., 1985; KORNING e BALSLEV, 1994; USLAR et al., 2004; SAMPER e VALLEJO, 2007; CHAVE et al., 2008; VALENZUELA et al., 2013; BURKOWSKI et al., 2016). Foram poucos os estudos realizados sobre ecossistemas tropicais montanos no Equador (GENTRY, 1988; MADSEN e OLLGAARD, 1994; PHILLIPS et al., 2004; BEHLING, 2008; BRAUNING et al., 2008).

Apesar de já existir conhecimento sobre a influência de gradientes ambientais na composição, estrutura e dinâmica em florestas tropicais de planície (FORTUNEL et al., 2014), esse conhecimento ainda é escasso para florestas tropicais montanas (LEWIS et al., 2004; WRIGHT, 2005). Devido à variação de altitude, clima e solos (Apêndice C) e à alta heterogeneidade de espécies nos ecossistemas montanos, os processos de dinâmica florestal na Cordilheira Oriental dos Andes em particular permanecem mal caracterizados, sem que se identifiquem padrões claros, sendo incompreendida a influência da variação ambiental nesses ecossistemas complexos (PITMAN et al., 2011). Embora tais estudos tenham ampliado o conhecimento sobre a composição, estrutura e dinâmica da floresta tropical, são praticamente inexistentes informações sobre os fatores ambientais que influenciam essas florestas. A maioria dos estudos de dinâmica desenvolvidos em florestas tropicais partiu de um interesse

silvicultural, de modo que populações de poucas espécies arbóreas comerciais têm sido objeto de estudo. Também cabe ressaltar que a maioria dos estudos de dinâmica trata de uma única comunidade arbórea e estudos mais abrangentes geralmente são metanálises, que se baseiam em conjuntos de dados obtidos com métodos distintos, dificultando as análises e deixando dúvidas quando esse tipo de dados é utilizado para realizar simulações de dinâmica para todo o bioma.

O presente estudo foi desenvolvido com base em dois censos consecutivos realizados em seis áreas de florestas tropicais pluviais montanas da região sul do Equador, utilizando os mesmos métodos e com amplos intervalos entre as duas amostragens, buscando caracterizar essas florestas e sua dinâmica.

O objetivo geral deste estudo foi caracterizar seis trechos distintos de floresta pluvial tropical montana no sul do Equador e investigar a influência de fatores ambientais sobre a composição, estrutura e dinâmica dessas florestas.

Para atender ao objetivo geral, a pesquisa foi subdividida em dois capítulos, cada um com seu objetivo específico, como segue:

Capítulo 1: Caracterizar a composição e estrutura da floresta em diferentes condições ambientais no sul do Equador e identificar os fatores mais importantes, relacionados com o clima, solo e topografia, que influenciam a composição e a estrutura dessas florestas.

Capítulo 2: Caracterizar as modificações temporais na riqueza, composição, densidade e área basal e determinar as taxas de mortalidade, recrutamento e renovação, assim como o incremento médio anual em diâmetro das árvores nas seis florestas estudadas, e verificar se essas mudanças estão correlacionadas com fatores ambientais.

CAPÍTULO 1 – INFLUÊNCIA DE FATORES AMBIENTAIS SOBRE A COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA E ESTRUTURA DE SEIS FLORESTAS TROPICAIS DO SUL DO EQUADOR¹

Resumo

Florestas tropicais montanas são consideradas prioritárias para conservação em escala global, principalmente devido à sua alta biodiversidade e endemismo, mas também pelos seus serviços ecossistêmicos, já que protegem terrenos particularmente vulneráveis a desastres naturais. Atualmente, são ecossistemas fortemente ameaçados por distúrbios antropogênicos, mas ainda pouco estudados e não compreendidos. O objetivo da presente investigação foi caracterizar a vegetação arbórea da floresta tropical e verificar como os fatores ambientais influenciam sua composição e estrutura. O estudo foi realizado em seis áreas de florestas nativas localizadas entre 900 e 2400 m de altitude, onde foram identificados e medidos indivíduos com DAP ≥ 10 cm. Caracterizamos a densidade, a área basal, a composição de espécies e a diversidade de cada uma dessas florestas. Exploramos as relações de similaridade florística entre as florestas utilizando análise de escalonamento multidimensional não métrico – NMDS. Por meio de análise de espécies indicadoras, identificamos grupos florísticos ligeiramente distintos entre as áreas de estudo. Curvas de rarefação foram construídas para caracterizar a riqueza e diversidade dessas florestas. Caracterizamos cada uma das áreas de estudo utilizando variáveis ambientais relativas ao clima, ao solo, altitude e declividade e exploramos essas variáveis como determinantes da composição florística, por meio de análise de correspondência canônica (CCA), e como determinantes da estrutura dessas florestas, utilizando modelos lineares generalizados (GLM). As florestas estudadas diferiram entre si consideravelmente em estrutura e composição, tendo sido identificadas 28 espécies indicadoras (VI $\geq 0,7$; P $< 0,05$) que caracterizam diferentes grupos florísticos. A composição florística foi fortemente influenciada pela altitude, resultando em três grupos distintos: um grupo abrange as três florestas de maior altitude (entre 2100 até 2400 m); as florestas em menor altitude (abaixo de 1200 m) formaram dois grupos floristicamente distintos: i) duas florestas sobre solos ácidos e arenosos e ii) uma floresta sobre solos com pH mais elevado e maior teor de argila. Os valores de variância acumulada específica na CCA para todas as espécies incluídas foram baixos, correspondendo a apenas 16%. A estrutura das florestas foi influenciada especialmente pelos fatores edáficos, com maior biomassa e árvores maiores associadas a solos mais profundos, com maiores teores de matéria orgânica e textura mais argilosa. Nossos resultados apontam, portanto, para o clima e altitude influenciando mais a composição florística e as propriedades do solo influenciando mais a estrutura da comunidade arbórea de florestas tropicais de montanha no Equador.

Palavras-chaves: Flora, Andes, teoria neutra, fatores estocásticos, riqueza, área basal, variáveis ambientais.

¹ Este capítulo deu origem ao manuscrito submetido ao periódico *Plant Ecology and Diversity*, apresentado no Apêndice G.

1.1 INTRODUÇÃO

Florestas tropicais montanas estão entre os ecossistemas mais diversos do planeta, com alto nível de endemismo (BRUMMIT e LUGHADA, 2003; MUTKE e BARTHLOTT, 2005; LIEDE-SCHUMANN e BRECKLE, 2008). Os Andes são as áreas montanhosas mais extensas do planeta, compreendendo as cordilheiras da América Central, os Andes e as terras altas da Guiana (PRANCE, 1994). Entre essas florestas destacam-se aquelas localizadas no lado leste da Cordilheira dos Andes (OLSON e DINERSTEIN, 1997; BUSH et al., 2007; TOBON, 2009; PENNINGTON et al., 2010). Os Andes do Equador estão entre os “hotspots” de biodiversidade em escala global (MYERS et al., 2000; RICHTER, 2008; MITTERMEIER et al., 2011; JOSSE et al., 2011).

Os ecossistemas montanos são altamente ameaçados, estão cada vez perdendo mais cobertura florestal em comparação com as florestas tropicais de planície (HAMILTON et al., 1995). Atualmente esses ecossistemas tropicais montanos passam por constante fragmentação causada pelo desmatamento, incêndios florestais, conversão do uso da terra em grandes áreas de pastagens, monoculturas e por concessões para mineração. Essa fragmentação tem sido resultante, principalmente, da construção de estradas e assentamentos humanos para colonizar áreas de vegetação nativa, ameaçando a regeneração natural de espécies ecologicamente importantes para estes ecossistemas (CUESTA et al., 2009; PAULSCH et al., 2001). No caso do Equador, embora não haja números específicos para as taxas de desmatamento das florestas montanas, publicações não oficiais concordam que o país teve a maior taxa de desmatamento da região, com perdas florestais anuais de 1,89% entre 2005 e 2010 (FAO, 2010). No entanto, Tapia-Armijos et al. (2015), estimaram que a cobertura florestal original já foi reduzida em 46% na região sul do Equador.

Apesar da sua importância e ameaça, as florestas tropicais de montanha estão entre os ecossistemas menos estudados em sua estrutura e composição de espécies e os fatores ambientais que as influenciam são mal compreendidos (BRUIJNZEEL e PROCTOR, 1995; GARAVITO, 2012). Alguns pesquisadores apontam que são escassos estudos ecológicos de florestas montanas, especificamente em nível nacional no Equador (GRUBB e WHITMORE, 1966; LA TORRE-CUADROS et al., 2007; YOUNG e LEÓN, 2007; ARMENTERAS et al., 2017),

e poucos estudos foram desenvolvidos em nível regional (BROWN e KAPPELLE, 2001; YOUNG e LEÓN, 2007; CUESTA et al., 2009; HOMEIER et al., 2010; JOSSE et al., 2011; JØRGENSEN et al., 2011). Adicionalmente, Becking (2004) indica que, em escala local, as áreas de mais alta prioridade para conservação e realização de estudos de ecologia florestal estão localizadas entre os 1400 e 2700 m de altitude, em ecossistemas de litobioma e halobioma, sobre rochas calcárias e de arenito, em regiões de acesso muito difícil.

A ecologia de comunidades busca encontrar padrões na abundância de espécies no tempo e no espaço, em diferentes escalas (RICKLEFS e SCHLUTER, 1993; BROWN et al., 1995; CHAVE, 2004). Nessa busca, ainda não há consenso se a composição das comunidades é previsível com base nas características de nicho ou se fatores estocásticos dirigem a formação das comunidades, conforme a teoria neutra de Hubbell (2001). Esta teoria assume que a relação de abundância relativa das espécies com o espaço assume um padrão muito característico, com poucas espécies apresentando alta abundância e muitas espécies tendo baixa abundância, devido à saturação da comunidade (HUBBELL, 2001).

Os poucos estudos já realizados em florestas do Equador mostraram que a altitude é um fator que influencia diretamente na composição de espécies e o funcionamento dos ecossistemas das montanhas. Estudos anteriores mostram, por exemplo, que a riqueza e a diversidade de espécies, assim como a altura do dossel e a produtividade primária diminuem com o aumento da altitude (GENTRY, 1988; BACH e GRADSTEIN, 2007; HOMEIER et al., 2010). No entanto, a influência da variação topográfica e de outros fatores ambientais sobre a estrutura e a composição dessas florestas, além da altitude, têm sido pouco explorados (DUIVENVOORDEN e LIPS, 1995; BECK e RICHTER, 2008; HOMEIER et al. 2010; BAÉZ et al. 2015). Clima e solo se alteram ao longo dos gradientes altitudinais, tornando-se um desafio para a ciência identificar os fatores ambientais que influenciam a composição e estrutura das florestas tropicais montanas (OHSAWA et al. 1985; AIBA E KITAYAMA 1999; HOMEIER et al. 2010; CULMSEE et al. 2011; CULMSEE E LEUSCHNER 2013; MERCKX et al. 2015). As variações na topografia e nos solos das montanhas em pequena escala geralmente mascaram os efeitos das alterações climáticas associadas com a elevação. Essas variações ambientais em pequena escala aumentam consideravelmente a diversidade de habitats nas montanhas tropicais e a complexidade dos fatores que dirigem a montagem das comunidades. A riqueza

extraordinariamente elevada de espécies arbóreas na floresta tropical montana na região dos Andes equatorianos é, em parte, consequência dessa alta diversidade de habitats, além do simples gradiente altitudinal (HOMEIER et al. 2010).

Neste estudo, buscamos avançar na compreensão desse mosaico por meio do estudo de seis áreas de floresta tropical montana no sul do Equador. Caracterizamos sua estrutura e composição e os ambientes em que ocorrem, buscando responder às seguintes questões: (i) Existem padrões de estrutura e composição florística entre as florestas tropicais pluviais que ocupam as montanhas do sul de Equador? (ii) Diferenças entre elas, caso existam, podem ser explicadas por fatores de clima, solo e topografia?

1.2 MATERIAL E MÉTODOS

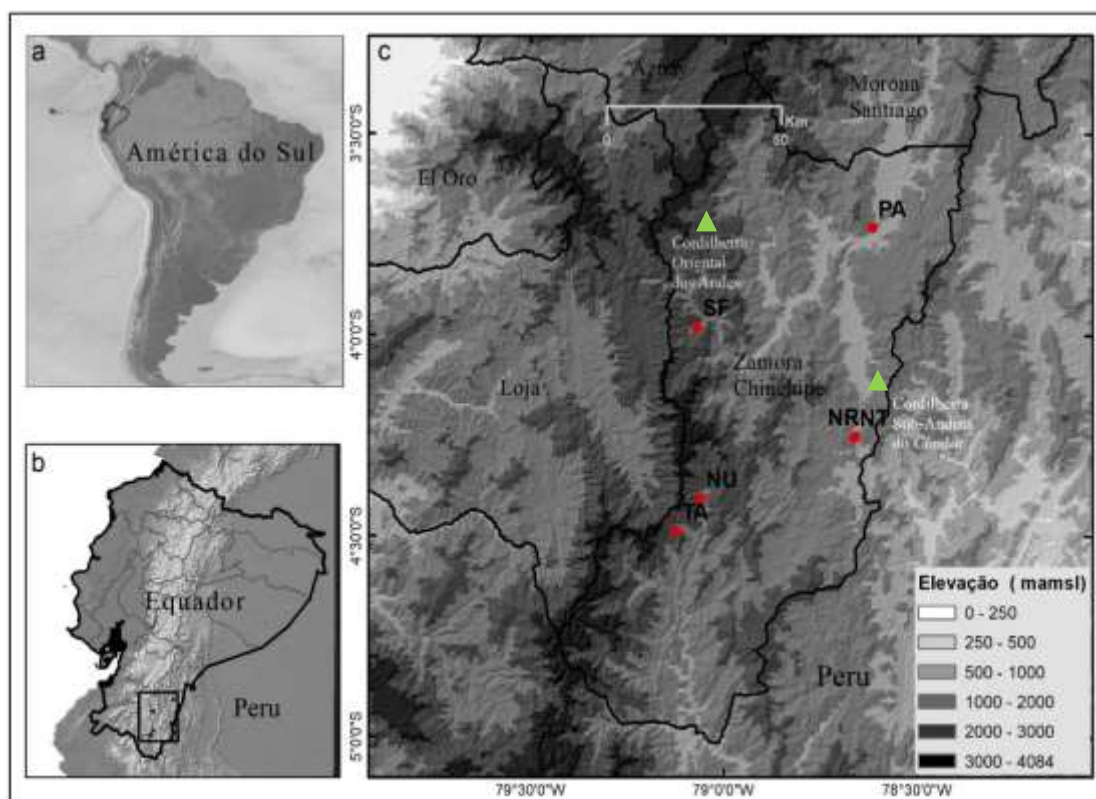
1.2.1 Áreas de estudo

O estudo foi realizado em seis parcelas permanentes de um hectare, localizadas ao redor da latitude 04°S, entre 900 e 2400 m de altitude. Quatro parcelas foram estabelecidas no lado leste da Cordilheira Real dos Andes e duas no vale superior do Rio Nangaritza, na Cordilheira do Cóndor, província de Zamora Chinchipe, na região Sul do Equador (Figura 1.1). As florestas estudadas encontram-se dentro de áreas de conservação que fazem parte do Sistema Nacional de Áreas Protegidas do Equador, de acordo com o Suplemento de Registro Oficial nº 418, de 10 de setembro de 2004, da Lei de Florestas e Conservação de Áreas Naturais e Vida Selvagem. (Capítulo III, sobre Florestas Protetoras e Vegetação, Artigos 6, 7 e 8 da referida lei). A caracterização detalhada de cada área de estudo encontra-se no Apêndice A.

O substrato geológico varia entre os seis locais e pode ser um fator significativo na determinação da composição florística de cada local. As duas parcelas de Nangaritza ocorrem em substrato de origem cretácea, solo sobre arenito muito ácido e de baixo teor de nutrientes, da Formação Hollín, embora a parcela de Nangaritza Tepui (a 1120 m de elevação) esteja no topo do planalto de arenito e a parcela do Rio Nangaritza (900 m) esteja abaixo do planalto, mas com solo arenoso em grande parte derivado da formação de arenito acima. Os planaltos de arenito da Cordilheira do Condor são chamados de “tepuis andinos” devido à sua semelhança com as montanhas de arenito ou “tepuis” do Escudo das Guianas no sul da Venezuela

e países adjacentes, e as semelhanças florísticas entre os tepuis andinos e os tepuis do Escudo Guianense (NEILL et al., 2013). A parcela de São Francisco (2100 m) está localizada em substrato metamórfico (xisto micáceo) e as parcelas Tapichalaca (2400) e Numbala (1200 m) estão em substrato vulcânico terciário. Finalmente, a parcela Padmi (900 m) está localizada em sedimentos aluviais ou coluviais recentes no vale do Rio Zamora.

Figura 1.1 - Localização geográfica das seis áreas de estudo, distribuídas nas florestas tropicais montanas da província de Zamora Chinchipe no sul do Equador: a) Localização do Equador na América do Sul; b) Localização dos locais de estudo na região sul do Equador; c) Localização de cada área de estudo “Reserva Biologica Estación San Francisco” (2142 m) Parcela San Francisco (SF), “Reserva Natural Tapichalaca” (2374 m) Parcela Tapichalaca (TA), “Reserva Ecologica Numbala” (1975 m) Parcela Numbala (NU), “Estación Experimental El Padmi” (956 m) Parcela Padmi (PA) e “Área de Conservación de la Asociación de Trabajadores Autonomos San Miguel de las Orquídeas” (927 e 1086 m) Parcelas Nangaritza Rio (NR) e Nangaritza Tepui (NT).



1.2.2 Coleta de dados

Em cada uma das seis áreas de estudo foi demarcada uma parcela quadrada de 100 m x 100 m, com uma grade regular de marcadores topográficos em intervalos de 20 m, resultando em 25 subparcelas de 400 m². Adotamos o método padronizado de amostragem aplicado para várias regiões de florestas tropicais (CONDIT, 1998). Os dados utilizados neste estudo foram obtidos em dezembro de 2018. Foram medidas árvores com diâmetro à altura do peito – DAP > 10 cm. As espécies foram identificadas, numeradas e localizadas em relação à grade de coordenadas. Para as espécies não identificadas em campo, coletamos material botânico e utilizamos como referência o material depositado nos herbários LOJA, da Universidade Nacional de Loja, e ECUAMZ, da Universidade Estadual da Amazônia. Para atribuir o nome das espécies, gêneros e famílias botânicas, seguimos as convenções do APG IV (2016), com suporte da atualização da flora do Equador e da página do Missouri Botanical Garden - MOBOT TROPICOS (www.tropicos.org). Espécies cuja taxonomia não está resolvida foram mantidas em nível de gênero.

1.2.3 Variáveis ambientais

Caracterizamos cada área de estudo pelo clima, solo, altitude e declividade. O detalhamento dos métodos de obtenção das variáveis ambientais encontra-se no Apêndice B). As variáveis ambientais obtidas para área de estudo que foram utilizadas nas análises encontram-se no Apêndice C). Coletamos amostras do solo superficial (0-20 cm de profundidade) em cinco pontos distribuídos sistematicamente em cada parcela de 1 ha, sendo quatro pontos nos vértices e um no centro. Em cada ponto, coletamos três amostras simples que foram misturadas e homogeneizadas para obtenção de uma amostra composta. As análises químicas e texturais foram realizadas no laboratório de solos da Faculdade de Agricultura e Recursos Naturais Renováveis da Universidade Nacional de Loja. Os procedimentos laboratoriais seguiram pelo Instituto Nacional de Investigações Agropecuárias (INIAP) para obter 14 variáveis de solo: pH H₂O, Corg, N, P, K, Ca²⁺, Mg²⁺, Fe²⁺, Al³⁺, Capacidade de Troca Catiônica (CTC), Matéria Orgânica (MO) e teores de Areia, Argila e Silte.

As variáveis de clima foram obtidas a partir de dados raster de elevação global (HIJMANS et al., 2005; WorldClim 2014). Para dados de precipitação utilizamos a Missão de Medição de Precipitação Tropical (TRMM) e para dados de temperatura

usamos Temperatura da Superfície da Terra (LST). Os dados foram agrupados e modelados para um período de 10 anos de observação. As variáveis climáticas utilizadas nas análises foram as seguintes: Precipitação pluviométrica anual (mm), Evapotranspiração Real (mm por ano), Número de meses com precipitação acima de 300 mm (representando excesso de chuvas), Número de meses com precipitação acima da média, Número de meses com precipitação abaixo de 100 mm (representando deficiência hídrica). Para temperatura, utilizamos Temperatura média anual, Temperatura média do mês mais frio e Temperatura média do mês mais quente.

Outras variáveis incluídas nas análises e tomadas em cada subparcela foram a declividade (porcentagem) do terreno, obtida com clinômetro, e a altitude, medida com altímetro.

1.2.4 Análise de dados

1.2.4.1 Composição florística e riqueza das comunidades arbóreas

Para verificar se existe uma flora representativa da região ou se existem padrões florísticos distintos entre as florestas estudadas, analisamos as seis comunidades arbóreas pela similaridade florística entre unidades amostrais, utilizando a abundância das espécies presentes em cada subparcela. Para isso, aplicamos análise de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS), utilizando o índice de dissimilaridade de BrayCurtis (CLARKE e WARWICK, 1994), para a qual foi criada uma matriz de distância com os valores das abundâncias das espécies presentes em cada subparcela de 20 x 20 m. Os resultados foram representados em um diagrama de ordenação por NMDS, onde se verifica o agrupamento das parcelas mais semelhantes (elipses representando 95% de intervalo de confiança sobrepostas).

Efetuamos análise de espécies indicadoras (DUFRENE e LEGENDRE, 1997), para validar os tipos de floresta identificados. Essa análise determina as espécies que diferenciam cada tipo de floresta e auxilia na definição do número ótimo de grupos formados, a partir do agrupamento que reúne o maior número de espécies indicadoras e com menores valores de p . A análise das espécies indicadoras foi realizada no ambiente de R (R 2008) por meio do pacote “indicspecies” (CÁCERES e LEGENDRE 2009).

Os tipos de floresta foram caracterizados pela composição e abundância de espécies. Cada tipo de floresta foi nomeado usando os resultados da análise de espécies indicadoras (DUFFRENE e LEGENDRE, 1997), considerando aquelas com o maior valor do indicador 0,70 (VI) e com um valor de $p < 0,05$.

Para caracterizar a riqueza de espécies das florestas estudadas, foram construídas curvas de rarefação em função do número de indivíduos, comparando-se a riqueza rarefeita para 400 indivíduos, considerado número suficiente para uma boa representação de riqueza das florestas (DURIGAN, 2009). As curvas de rarefação foram geradas adotando-se bootstrap, por meio do programa PAST.

1.2.4.2 Relação entre fatores ambientais e composição florística

Para verificar se a riqueza de espécies nas florestas da região (aqui representada pelo número total de espécies na área de um hectare) está relacionada com fatores ambientais, efetuamos análise de correlações de Spearman com grau de significância de $p < 0,05$.

Para detectar as principais variáveis ambientais que influenciam a composição florística das áreas de estudo, utilizamos análise multivariada de correspondências canônicas (CCA), utilizando a abundância de cada espécie em cada unidade amostral. Os valores médios para as variáveis ambientais de clima e solo de cada parcela foram replicados nas subparcelas, dada a pequena amplitude de variação entre as amostras. Para identificar e eliminar a redundância de variáveis ambientais altamente correlacionadas, utilizamos uma matriz de correlação de Spearman com grau de significância de $p < 0,05$ (Apêndice D). Incluímos na análise apenas as variáveis cuja correlação com qualquer outra variável fosse menor que 0,7, para eliminar nas regressões o efeito da multicolinearidade, que refere-se a elevados valores de correlação entre variáveis preditoras (Apêndice D). Verificamos que a altitude e as variáveis de clima estavam altamente correlacionadas entre si (valores de r maior que 0,7). (Para todas as correlações, Apêndice D). Assim, excluímos as variáveis climáticas e utilizamos apenas a altitude, uma vez que essa variável tem se mostrado um bom preditor de mudanças florísticas nas comunidades vegetais (KÖRNER, 2007). Para as variáveis edáficas, observamos forte correlação inversa entre argila e areia ($r = -0,94$). Assim, excluímos o teor de areia da análise e utilizamos o teor de argila, que é amplamente utilizado como indicador capacidade de armazenamento de água no solo (SCHAWÉ et al., 2010). Em síntese, incluímos nas

análises as seguintes variáveis preditoras: Profundidade do solo (cm), pH (acidez), Teor de argila (Ag), capacidade de troca catiônica (CTC), Altitude, Declividade (%) e porcentagem de Matéria Orgânica (MO). Um teste Permanova com 999 permutações foi aplicado para avaliar a significância da CCA como um todo, de cada eixo e de cada variável preditora considerada. As análises por NMDS e CCA foram realizadas utilizando o pacote “vegan” (OKSANEN et al., 2019) no software R (R Core Team 2019).

1.2.4.3 Relação entre estrutura da comunidade e fatores ambientais

As variáveis utilizadas para caracterização estrutural das florestas estudadas foram: área basal ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$), densidade (indivíduos ha^{-1}), DAP das maiores árvores e altura (H) das maiores árvores. Para ambas as variáveis, utilizamos nas análises a maior árvore dentro de cada subparcela. As variáveis estruturais foram obtidas em cada subparcela de 20 x 20 m dentro das seis áreas de estudo.

Para verificar o efeito das variáveis ambientais na estrutura das florestas estudadas, realizamos regressões múltiplas, onde as variáveis resposta foram: área basal ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$), densidade (indivíduos ha^{-1}), DAP (média das árvores com maior diâmetro) e altura total (H) (média das árvores mais altas). As variáveis preditoras foram: Profundidade (cm), pH (acidez), Argila (Ag), capacidade de troca catiônica (CTC), Altitude, Declividade (%) e porcentagem de Matéria Orgânica (MO). Ou seja, as mesmas variáveis preditoras selecionadas para a CCA (descrita acima). Os modelos foram selecionados por meio de *stepwise backward selection*, usando o *Akaike information criterion* (AIC). Obtivemos a qualidade do ajuste e investigamos a presença de outliers por meio de análise gráfica (QUINN e KEOUGH, 2002). Após a seleção dos melhores modelos, conduzimos a análise de partição hierárquica de variância, para determinar a contribuição independente de cada variável selecionada. A análise de partição hierárquica de variância foi realizada utilizando o pacote *hier.part* no software R (WALSH e MACNALLY, 2013).

1.3 RESULTADOS

1.3.1 Composição florística geral

Considerando o conjunto das seis áreas de estudo, registramos 392 espécies arbóreas (Apêndice E). Na Tabela 1.1. é apresentada a síntese dos dados florísticos para as seis áreas de estudo. Apenas uma morfoespécie ocorreu em todas as áreas (*Miconia* sp, árvore pequena de sub-bosque que é um táxon ainda não resolvido) e 54% das espécies foram registradas em uma única área. Em média, 33% das espécies amostradas em cada local foram representadas por um único indivíduo. As áreas que apresentaram maior número de espécies foram Nangaritza Rio e Numbala.

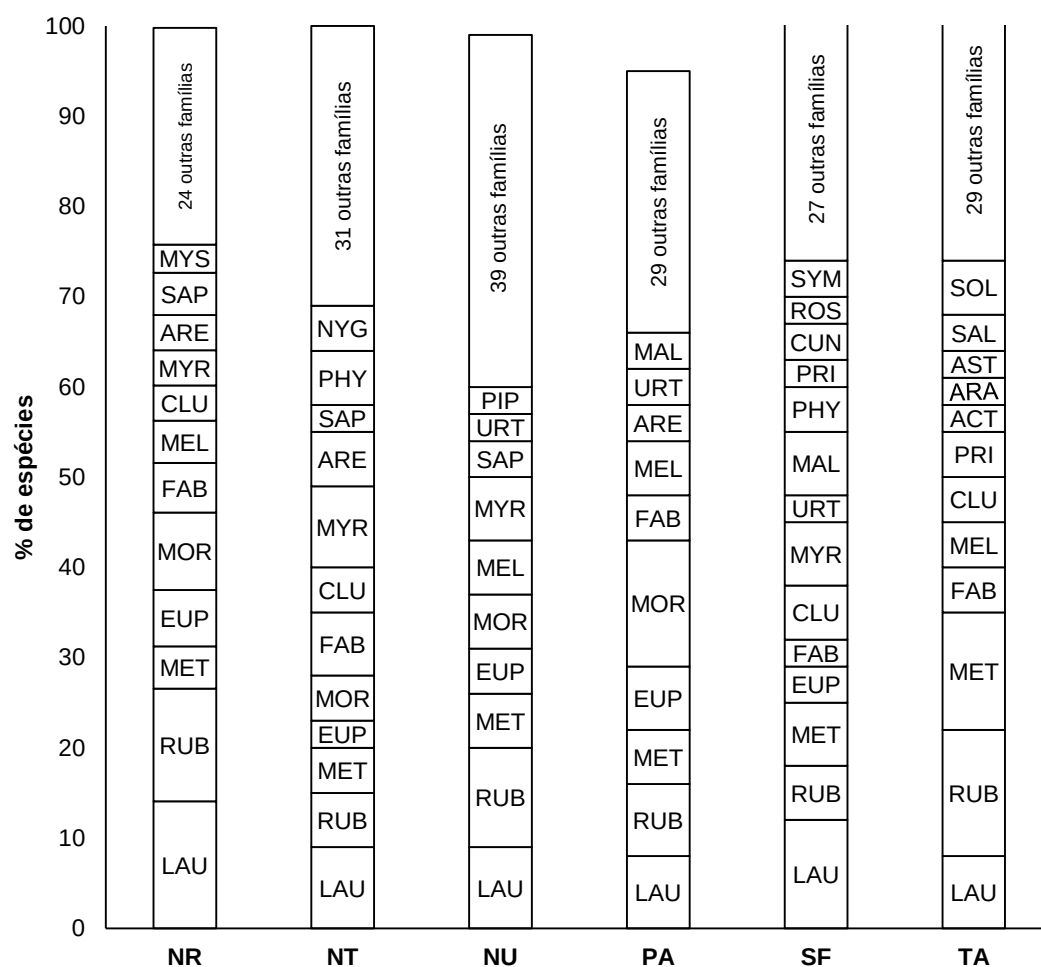
Tabela 1.1 - Número de famílias, gêneros e espécies registrados em cada uma das seis áreas de estudo da floresta pluvial da região sul do Equador.

Parcelas	Altitude (m a.s.l.)	n° famílias	n° gêneros	n° espécies
Padmi	956	32	65	83
Nangaritza Rio	963	34	82	125
Nangaritza Tepui	1135	34	60	84
Numbala	2102	40	72	123
San Francisco	2153	34	65	110
Tapichalaca	2411	29	51	80

As espécies mais abundantes para as florestas da região como um todo foram *Chrysophyllum sanguinolentum*, *Clusia* sp., *Graffenrieda emarginata*, *Grias peruviana*, *Iriartea deltoidea*, *Humiria balsamifera* e *Digomphia densicoma*.

A composição florística de cada uma das seis parcelas é consideravelmente distinta de todas as outras e relativamente poucas espécies são compartilhadas entre duas ou mais parcelas, embora, no nível genérico, muitos táxons sejam compartilhados. Um dos resultados de maior destaque é a abundância de duas gimnospermas, *Retrophyllum rospigliosii* e *Prumnopitys harmsiana* (Podocarpaceae) na parcela Numbala. As gimnospermas geralmente são registradas em densidades muito mais baixas nas florestas andinas. A Tabela 1.2 apresenta um resumo das dez espécies mais abundantes em cada uma das seis parcelas.

Figura 1.2 - Composição das famílias mais ricas em cada uma das seis áreas de estudo de floresta pluvial da região sul do Equador (indivíduos > 10 cm DAP). Os nomes das famílias botânicas estão representados por suas três letras iniciais: ACT= Actinidiaceae, ARA= Araliaceae, ARE= Arecaceae, AST= Asteraceae, CLU= Clusiaceae, CUN= Cunoniaceae, EUP= Euphorbiaceae, FAB= Fabaceae LAU= Lauraceae; MAL= Malvaceae, MEL= Meliaceae, MET= Melastomataceae, MOR = Moraceae, MYS= Myristicaceae, MYR= Myrtaceae, NYC= Nyctaginaceae, PRI= Primulaceae, PHY= Phyllanthaceae, ROS= Rosaceae, RUB = Rubiaceae, SAL= Salicaceae, SAP= Sapotaceae, SOL= Solanaceae, SYM= Symplocaceae e URT= Urticaceae.



As famílias com maior riqueza de espécies no conjunto das seis florestas estudadas foram: Rubiaceae (42), Lauraceae (32), Moraceae (25), Melastomataceae (23) e Myrtaceae (22). Os gêneros mais representativos foram: *Miconia* (12), *Ficus*, *Hyeronima*, *Trichilia* e *Nectandra* (9 cada), *Calypttranthes* (8) e *Inga* (7). As comunidades arbóreas estudadas mantêm sua semelhança na composição florística apenas em nível de família, identificando-se Lauraceae, Rubiaceae e Melastomataceae, como as famílias botânicas com maior riqueza de espécies e ocorrem em todas as florestas (Figura 1.2).

Tabela 1.2 – Lista das dez espécies mais abundantes em cada parcela de seis comunidades florestais em florestas montanas do Equador. Os nomes em letras pretas não se repetem em mais de um local de estudo entre as 10 espécies mais importantes. Os nomes em letras coloridas são as espécies que se repetem entre dois ou mais locais.

Localidade	Numero	Familia	Família e Espécies	DABs	DR (%)
Nangaritzza Rio	1	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i> (Pierre) Baehni	123	17,5
	2	Rubiaceae	<i>Pagamea dudleyi</i> Steyererm.	31	4,4
	3	Rubiaceae	<i>Ladenbergia</i> sp.	28	4,0
	4	Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp.	25	3,6
	5	Burseraceae	<i>Dacryodes uruts-kunchae</i> Daly, M.C. Martinez & D.A. Neill	20	2,9
	6	Lauraceae	<i>Ocotea</i> sp.	19	2,7
	7	Moraceae	<i>Helicostylis tomentosa</i> (Poepp. & Endl.) Rusby	19	2,7
	8	Apocynaceae	<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll. Arg.	18	2,6
	9	Moraceae	<i>Pseudolmedia laevigata</i> Trécul	17	2,4
	10	Lauraceae	<i>Nectandra</i> sp.	16	2,3
Nangaritzza Tepui	1	Humiricaceae	<i>Humiria balsamifera</i> Aubl.	61	11,4
	2	Bignoniaceae	<i>Digomphia densicoma</i> (Mart. ex DC.) Pilg.	51	9,5
	3	Melastomataceae	<i>Graffenrieda harlingii</i> Wurdack	46	8,6
	4	Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp.	46	8,6
	5	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i> (Pierre) Baehni	23	4,3
	6	Phyllanthaceae	<i>Hyeronima scabrida</i> (Tul.) Müll. Arg.	21	3,9
	7	Arecaceae	<i>Euterpe precatoria</i> Mart.	18	3,4
	8	Fabaceae	<i>Macrolobium gracile</i> Spruce ex Benth.	14	2,6
	9	Clethraceae	<i>Purdiaea nutans</i> Planch.	13	2,4
	10	Pentaphylacaceae	<i>Ternstroemia circumscissilis</i> Kobuski	13	2,4
Numbala	1	Podocarpaceae	<i>Retrophyllum rospigliosii</i> (Pilg.) de Laub	29	5,0
	2	Bignoniaceae	<i>Handroanthus chrysanthus</i> (Jacq.) S.O. Grose	21	3,6
	3	Podocarpaceae	<i>Prumnopitys hamsiana</i> (Pilg.) Laub.	21	3,6
	4	Lauraceae	<i>Nectandra laurel</i> Klotzsch ex Nees	20	3,4
	5	Phyllanthaceae	<i>Hyeronima asperifolia</i> Pax & K. Hoffm.	20	3,4
	6	Lamiaceae	<i>Aegiphila cuatrecasasii</i> Moldenke	19	3,3
	7	Rubiaceae	<i>Psychotria brachiata</i> Sw.	18	3,1
	8	Rubiaceae	<i>Psychotria epiphytica</i> K. Krause	17	2,9
	9	Lauraceae	<i>Endlicheria sericea</i> Nees	14	2,4
	10	Annonaceae	<i>Guatteria aff. decurrens</i> R.E. Fr.	13	2,2
Padmi	1	Arecaceae	<i>Iriartea deltoidea</i> Ruiz & Pav.	95	17,1
	2	Lecythidaceae	<i>Grias peruviana</i> Miers	93	16,8
	3	Moraceae	<i>Sorocea trophoides</i> W.C. Burger	43	7,8
	4	Euphorbiaceae	<i>Sapium marmieri</i> Huber	29	5,2
	5	Euphorbiaceae	<i>Aparisthmium cordatum</i> (A. Juss.) Baill.	18	3,2
	6	Euphorbiaceae	<i>Caryodendron orinocense</i> H. Karst.	17	3,1
	7	Arecaceae	<i>Wettinia maynensis</i> Spruce	15	2,7

Localidade	Numero	Familia	Família e Espécies	DABs	DR (%)
San Francisco	8	Fabaceae	<i>Inga acreana</i> Harms	12	2,2
	9	Meliaceae	<i>Guarea kunthiana</i> A. Juss.	10	1,8
	10	Moraceae	<i>Naucleopsis amara</i> Ducke	10	1,8
	1	Clusiaceae	<i>Clusia</i> sp. <i>Graffenrieda emarginata</i> (Ruiz & Pav.)	75	9,5
	2	Melastomataceae	Triana	55	6,9
	3	Hypericaceae	<i>Vismia tomentosa</i> Ruiz & Pav.	40	5,0
	4	Euphorbiaceae	<i>Alchornea grandiflora</i> Müll. Arg.	37	4,7
	5	Rubiaceae	<i>Elaeagia karstenii</i> Standl.	34	4,3
	6	Rubiaceae	<i>Iseria krausei</i> Standl.	28	3,5
	7	Clethraceae	<i>Clethra revoluta</i> (Ruiz & Pav.) Spreng.	26	3,3
Tapichalaca	8	Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp.	22	2,8
	9	Araliaceae	<i>Sciodaphyllum "gaylerianum"</i> ined.	20	2,5
	10	Podocarpaceae	<i>Podocarpus sprucei</i> Parl.	18	2,3
	1	Melastomataceae	<i>Miconia punctata</i> (Desr.) D. Don ex DC.	25	6,2
	2	Meliaceae	<i>Guarea kunthiana</i> A. Juss.	25	6,2
	3	Urticaceae	<i>Cecropia montana</i> Warb. ex Snethl.	22	5,5
	4	Lauraceae	<i>Nectandra laurel</i> Klotzsch ex Nees <i>Palicourea amethystina</i> (Ruiz & Pav.) DC.	20	5,0
	5	Rubiaceae		20	5,0
	6	Phyllanthaceae	<i>Hyeronima asperifolia</i> Pax & K. Hoffm.	19	4,7
	7	Fabaceae	<i>Inga oerstediana</i> Benth. ex Seem.	17	4,2
	8	Chloranthaceae	<i>Hedyosmum goudotianum</i> Solms	13	3,2
	9	Rubiaceae	<i>Elaeagia karstenii</i> Standl.	13	3,2
	10	Rubiaceae	<i>Joosia umbellifera</i> Karts.	12	3,0

Várias das espécies abundantes são endêmicas ou são geograficamente e ecologicamente restritas a pequenas extensões de área e substratos geográficos específicos. *Dacryodes uruts-kunchae* e *Pagamea dudleyi* têm distribuição restrita nas montanhas de arenito, na Cordilheira do Condor e em outros “tepui andinos” no sudeste do Equador e no leste do Peru. *Digomphia densicoma*, registrada na parcela Nangaritz Tepui, é ecologicamente restrita às montanhas de arenito e tem uma distribuição disjunta com ocorrências separadas por uma lacuna de 2.000 km entre os tepuis do Escudo das Guianas na Venezuela, Colômbia e Brasil e os tepuis andinos. *Humiria balsamifera* é amplamente distribuída e comum nas florestas de areia branca do Brasil amazônico e países adjacentes, mas a população desta espécie na parcela Nangaritz Tepui é o único registro da espécie no Equador. *Sciodaphyllum "gaylerianum"* é uma nova espécie não publicada, localmente endêmica da reserva de San Francisco, onde é um elemento comum da floresta montana. Algumas espécies são geograficamente distribuídas e abundantes localmente, como a palmeira de raiz-

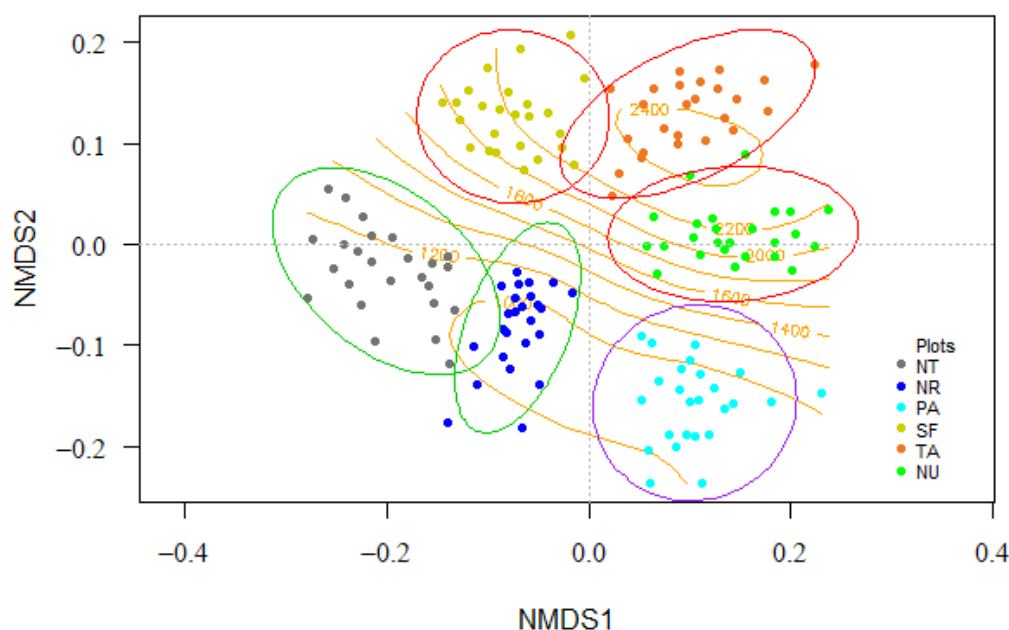
palafita *Iriarteia deltoidea* na parcela Padmi, que é a espécie mais abundante nas planícies da Amazônia ocidental do Equador e Peru (PITMAN et al., 2001); a parcela Padmi está perto do limite altitudinal superior de ocorrência desta palmeira.

A resolução taxonômica das espécies de árvores nas seis parcelas está longe de estar completa, como é o caso das florestas andinas em geral. Alguns dos gêneros mais diversos, como *Clusia*, *Miconia*, *Eugenia*, *Myrcia*, *Ocotea* e *Nectandra*, incluem muitas espécies não descritas e desconhecidas. O gênero *Clusia*, por exemplo, é abundante na parcela de San Francisco, com 75 indivíduos registrados, mas atualmente não é possível determinar quantas morfoespécies estão representadas ali, e muito menos seus nomes científicos - uma indicação do “impedimento taxonômico” que é um desafio para a pesquisa em florestas neotropicais em geral.

1.3.2 Diferenciação florística entre as florestas estudadas

O arranjo das 25 subparcelas de cada área estudada, por meio da ordenação por NMDS (Figura 1.3) indica, primariamente, influência do gradiente altitudinal na distribuição das espécies separando as florestas estudadas em três tipos. Um grupo abrange as três florestas de maior altitude (entre 2100 até 2400 m), sendo denominadas Florestas Pluviais Andinas, formadas pelas Florestas pluviais Andinas de baixa montanha (FpAbm) e as Florestas pluviais Andinas montanas (FpAm). Nas menores altitudes (abaixo de 1200 m) ficam as Florestas Pluviais Subandinas, formadas por dois tipos de florestas que formam grupos floristicamente distintos: i) as florestas sobre solos ácidos e arenosos (Nangaritza Rio (NR) e Nangaritza Tepui (NT)) e ii) a floresta de Padmi (PA) que está sobre solos com pH mais elevado e maior teor de argila. Ao longo do texto, daqui para a frente, esses três tipos de floresta são denominados: Florestas pluviais Andinas montanas (FpAm) e Florestas pluviais Subandinas sobre Arenito (FpSsA) e Floresta pluvial Subandina Pre-montana (FpSPm).

Figura 1.3 - Análise de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS, Stress: 0,18) da composição florística das espécies nas seis florestas estudadas. Elipses contêm unidades que não diferem em composição dentro do intervalo de confiança de 95%. As cores das elipses representam: i) Verde: Florestas Pluviais Subandinas (FPS) localizadas na gradiente de elevação entre 900 – 1100 m, formadas por Nangaritza Tepui (NT, círculo azul) e Nangaritza Rio (NR, círculo cinza) ii) Vermelho: Florestas Pluviais Andinas (FPA) localizadas na gradiente de elevação entre 2100 – 2400 m., formadas por San Francisco (SF, círculo amarelo), Tapichalaca (TA, círculo marron) e Numbala (NU, círculo verde claro) e iii) Roxo: Floresta pluvial Subandina Pre-montana, Padmi (PA, círculo azul claro). Elipses sobrepostas indicam que os grupos de unidades amostrais nelas contidos não diferem floristicamente entre si .



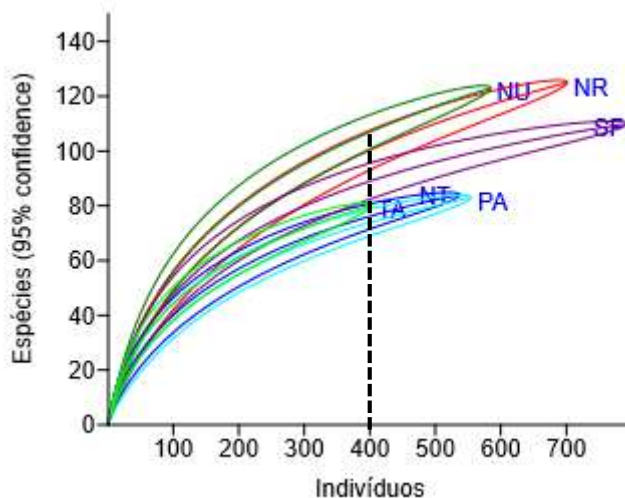
A análise de espécies indicadoras (Tabela 1.3) apontou cinco espécies representativas do grupo FpAbm, onze espécies para o grupo FpAm, oito espécies para o grupo FpSsA e quatro espécies para o grupo FpSPm.

As curvas de rarefação indicam diferenças na diversidade entre as florestas estudadas (Figura 1.4). Nas florestas de maior altitude, Numbala apresentou a maior riqueza, com 107 espécies em 400 indivíduos amostrados, seguida pelas florestas San Francisco e Tapichalaca, que registraram 88 e 80 espécies, respectivamente. Quando comparadas as florestas de menor altitude, a floresta Nangaritza Rio apresentou a maior riqueza, com 100 espécies em 400 indivíduos amostrados e Nangaritza Tepui e Padmi apresentaram riqueza inferior, com 76 e 74 espécies, respectivamente.

Tabela 1.3 – Espécies arbóreas indicadoras dos três grupos de florestas tropicais do Sul do Equador. FAbm: Florestas pluvial Andina de baixa montanha; FpAm: Florestas pluviais Andinas montanas; FpSsA: Florestas pluviais Subandinas sobre Arenito; FpSPm: Floresta pluvial Subandina Pre-montana.

Florestas	Familia	Espécies indicadoras	VI >0,7 p <0,05
FpAbm	Podocarpaceae	<i>Retrophyllum rospiglosii</i> (Pilg.) de Laub	0,87
	Lamiaceae	<i>Aegiphila cuatrecasasii</i> Moldenke	0,75
	Podocarpaceae	<i>Prumnopitys hamsiana</i> (Pilg.) Laub.	0,75
	Bignoniaceae	<i>Handroanthus chrysanthus</i> (Jacq.) S.O. Grose	0,71
	Phyllanthaceae	<i>Hyeronima asperifolia</i> Pax & K. Hoffm.	0,70
FpAm	Clusiaceae	<i>Clusia</i> sp.	0,86
	Euphorbiaceae	<i>Alchornea grandiflora</i> Müll. Arg.	0,84
	Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp. "san francisco"	0,74
	Clethraceae	<i>Clethra revoluta</i> (Ruiz & Pav.) Spreng.	0,72
	Melastomataceae	<i>Graffenrieda emarginata</i> (Ruiz & Pav.) Triana	0,72
	Urticaceae	<i>Cecropia montana</i> Warb. ex. Snethl.	0,70
	Melastomataceae	<i>Miconia punctata</i> Desr. D.Don ex. DC.	0,70
	Hypericaceae	<i>Vismia tomentosa</i> Ruiz & Pav.	0,70
	Moraceae	<i>Naucleopsis francisci</i> C.C. Berg. & Homeier	0,70
	Araliaceae	<i>Sciodaphyllum gaylerianum</i> ined.	0,70
	Sapindaceae	<i>Matayba inelegans</i> Spruce ex Radlk.	0,70
FpSsA	Bignoniaceae	<i>Digomphia densicoma</i> (Mart. ex DC.) Pilg.	0,92
	Humiriaceae	<i>Humiria balsamifera</i> Aubl.	0,92
	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i> (Pierre) Baehni	0,90
	Rubiaceae	<i>Ladenbergia</i> sp.	0,78
	Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp. "nangaritza"	0,74
	Rubiaceae	<i>Pagamea dudleyi</i> Steyerf.	0,72
	Burceraceae	<i>Dacryodes uruts-kunchae</i> Daly, M.C.Martinez & D.A. Neill	0,71
	Melastomataceae	<i>Graffenrieda harlingii</i> Wurdack	0,71
FpSPm	Lecythidaceae	<i>Grias peruviana</i> Miers	0,95
	Moraceae	<i>Sorocea trophoides</i> W.C. Burger	0,95
	Arecaceae	<i>Iriartea deltoidea</i> Ruiz & Pav.	0,94
	Euphorbiaceae	<i>Sapium marmieri</i> Huber	0,83

Figura 1.4 – Curvas de rarefação de espécies arbóreas em função do número de indivíduos amostrados nas seis florestas estudadas. SF: San Francisco; TA: Tapichalaca NU: Numbala; PA: Padmi; NR: Nangaritza Rio; NT: Nangaritza Tepui.



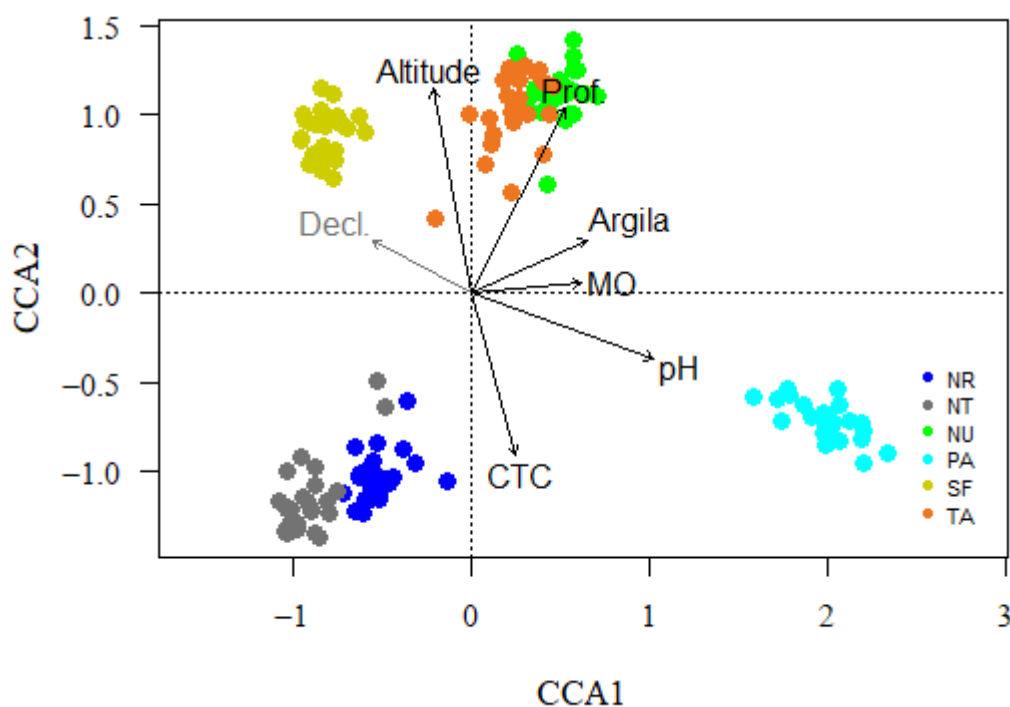
1.3.3 Fatores ambientais determinantes na composição florística

Os dados obtidos para as variáveis ambientais de cada área de estudo (Apêndice C) mostram que as florestas estudadas encontram-se sobre solos rasos (profundidade até a rocha variando entre 19 e 85 cm), textura arenosa a média (5,6 a 27,9% de argila), em terrenos declivosos (entre 15 e 53%), chuvas abundantes (1596 a 2216 mm anuais) e clima ameno (temperatura média anual variando de 14 a 22,3°C). Não encontramos nenhuma correlação, porém, entre os fatores ambientais analisados e a riqueza das florestas estudadas. A influência dos fatores ambientais sobre a composição florística também não foi evidenciada pelas análises efetuadas, que apontam poder preditivo relativamente baixo para o clima, os solos e a topografia.

Os valores de variância acumulada específica na CCA quando incluídas todas as espécies corresponderam apenas 16% de total acumulado ($F = 3,80$; $P = 0,001$) (Figura 1.5). Encontramos correlação significativa, embora fraca, entre abundância de espécies e algumas variáveis ambientais para os cinco primeiros eixos (Apêndice F). As florestas pluviais sub-andinas (PA, NR, NT) estão correlacionadas positivamente com a CEC e o pH, e negativamente com a profundidade, altitude e declividade. As florestas pluviais andinas (NU, TA e SF) estão correlacionadas positivamente com as variáveis topográficas. Quando todas as espécies foram incluídas na análise (Figura 1.5) o primeiro eixo passou a ser influenciado pela acidez do solo (pH) ($F = 5,73$; $p =$

0,001), teor de argila ($F = 4,91$; $p = 0,001$) e teor de matéria orgânica ($F = 1,48$; $p = 0,001$). No segundo eixo, a composição das comunidades foi influenciada pela altitude ($F = 3,89$; $p = 0,001$) e profundidade do solo ($F = 5,59$; $p = 0,001$) e CTC ($F = 4,91$; $p = 0,001$) (Figura 1.5).

Figura 1.5 – Análise de correspondência canônica (CCA) de fatores que influenciam a distribuição de espécies entre as florestas tropicais do Sul do Equador. CCA, incluindo a abundância de todas as espécies registradas. SF: San Francisco; TA: Tapichalaca NU: Numbala; PA: Padmi; NR: Nangaritza Rio; NT: Nangaritza Tepui. Os fatores indicados com setas pretas apresentaram correlação significativa ($p < 0,05$) com dados de composição de espécies. Abreviações para os fatores estudados: textura de solo argilosa (Argila); altitude (Altitude); profundidade de solo (Prof); matéria orgânica (MO); acidez do solo (pH); capacidade de troca catiônica (CTC); e declividade (Decl).

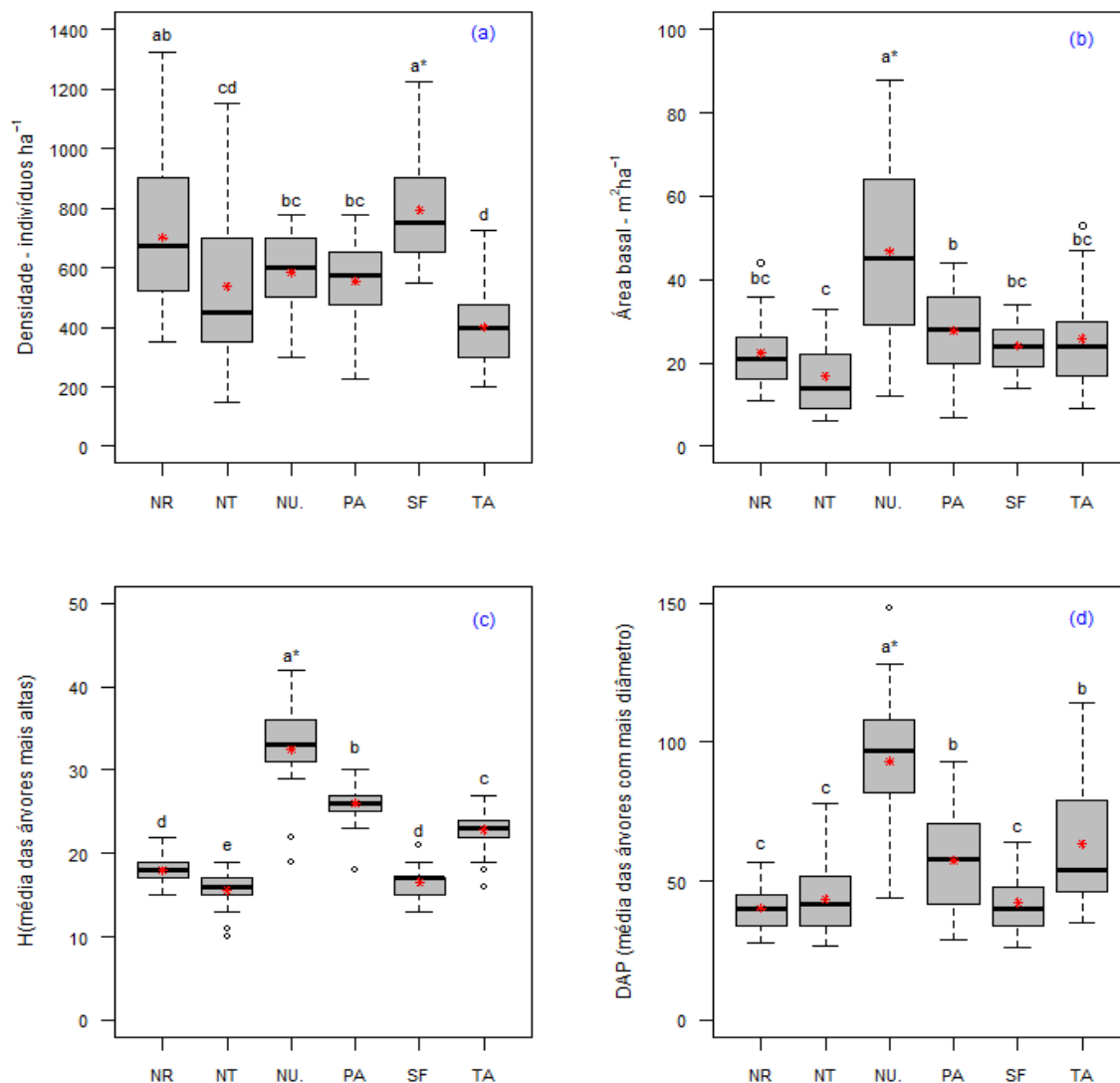


1.3.4 Estrutura das comunidades arbóreas

Encontramos diferenças entre as florestas estudadas para todas as variáveis estruturais (Figura 1.6, $p < 0,05$). A variável que mais claramente apontou essas diferenças foi a altura das maiores árvores (Figura 1.6 c), em que apenas SF e NR não diferiram entre si. A altura das maiores árvores em NU (32 m) foi praticamente o dobro se comparada a NT, NR e SF. Numbala teve também os maiores diâmetros (93 cm, em média, Figura 1.6 d), seguida de PA e TA (que não diferiram entre si). As

florestas NR, NT e SF não diferiram pela média dos maiores diâmetros, que são inferiores aos das demais florestas. A maior densidade (793 árvores por hectare com $DAP \geq 10$ cm) foi registrada na floresta SF e a menor densidade foi registrada na floresta TA (401 ind. ha^{-1}), ambas localizadas nas maiores altitudes (Figura 1.6 a). A área basal em Numbala (46,9 $m^2 ha^{-1}$) foi superior a todas as demais florestas (Figura 1.6 b).

Figura 1.6 - Variáveis estruturais de seis florestas tropicais montanas no sul do Equador (Média de 25 subparcelas de 20 m x 20 m). (a) Densidade (indivíduos ha^{-1}), (b) Área basal ($m^2 ha^{-1}$), (c) Altura total (H) média das árvores mais altas e (d) média das árvores com maior diâmetro (DAP). Médias nos boxplot (asteriscos vermelhos) seguidos da mesma letra não diferem entre si no nível de significância ($p < 0,05$) pelo teste de Tukey-Kramer.



1.3.5 Fatores ambientais que influenciam a estrutura das florestas

A análise por regressões múltiplas (Tabela 1.4) indicou que entre 29% e 81% da variação na estrutura das florestas tropicais do Sul do Equador pode ser explicada por combinações de variáveis ambientais.

Tabela 1.4 - Fatores ambientais (variáveis preditoras) que contribuem para explicar as variáveis estruturais (variáveis resposta) nas florestas tropicais montanas do Sul do Equador. Porcentagens representam a partição hierárquica de variâncias das variáveis preditoras. A direção do efeito de cada variável ambiental foi mostrada com positivo (+) ou negativo (-).

Variáveis resposta	Variáveis preditoras	Modelo			
		F	p-value	R ²	ΔAIC
H (m) (maior valor de altura)	Argila (-) (16%), pH (+) (22%), CTC (-) (20%), MO (-) (28%), Altitude (+) (14%)	128,1	<0.0001	0,81	1,04
DAP (cm) (maior valor de DAP)	Argila (-) (18%), pH (+) (8%), CTC (-) (12%), Prof (+) (46%), Slope (-) (16%)	34,9	<0.0001	0,53	3,5
Área Basal (m ² ha ⁻¹)	Argila (-) (15%), pH (+) (14%), CTC (-) (38%), Altitude (+) (14%), Slope (-) (19%)	21,49	<0.0001	0,41	3,8
Densidade (indivíduos ha ⁻¹)	Argila (+) (16%), pH (-) (14%), MO (+) (53%), Altitude (-) (11%), Slope (-) (5%)	13,33	<0.0001	0,29	3,6

O teor de argila, a capacidade de trocas catiônicas e a declividade apresentaram correlação negativa com a área basal. Já o pH e a altitude influenciaram positivamente esta variável ($R^2 = 0,41$). A variável com maior efeito independente no caso da área basal foi a capacidade de trocas catiônicas (38%).

A densidade das florestas foi explicada pela combinação do teor de argila no solo (efeito positivo), pH (negativo), matéria orgânica (efeito positivo), altitude (negativo) e declividade (negativo); $R^2 = 0,29$). Dessa variação, 53% foi explicada pelo teor de matéria orgânica no solo.

O teor de argila, a capacidade de troca catiônica e o teor de matéria orgânica tiveram efeito negativo sobre a altura das maiores árvores nas florestas estudadas. Nas parcelas com pH mais elevado e em maiores altitudes as árvores tendem a atingir maiores alturas ($R^2 = 0,81$). Dessa variação, 28% foi explicada pela matéria orgânica, 22% pelo pH e 20% pela capacidade de troca catiônica.

O DAP dos maiores indivíduos nas florestas foi negativamente influenciado pela combinação do teor de argila, capacidade de troca catiônica e declividade, sendo positivamente influenciado pelo pH e pela profundidade do solo ($R^2 = 0,53$). Dessa variação, 46% foi explicada pela profundidade do solo.

1.4 DISCUSSÃO

Neste estudo, caracterizamos seis trechos de florestas localizadas em áreas montanhosas no sul do Equador para verificar se existe um padrão regional de composição e estrutura para essas florestas ou se fatores climáticos, edáficos e topográficos fazem com que existam diferenças significativas entre elas. É esperado que as comunidades se modifiquem ao longo de gradientes ambientais, com a substituição de espécies de um habitat para o outro (WHITTAKER, 1960; MACARTHUR, 1965). De fato, encontramos grupos floristicamente distintos e ampla variação estrutural, que podem ser explicados, embora apenas parcialmente, pelos fatores ambientais analisados, sobretudo pela altitude e fatores climáticos a ela associados, mas também por algumas propriedades do solo. Porém, a maior parte das diferenças entre as seis florestas estudadas permanece inexplicada.

Os níveis de diversidade, inferidos a partir dos valores de riqueza rarefeita para 400 indivíduos, mostram valores elevados (de 74 a 107 espécies), com maior riqueza em Numbala e Nangaritza Rio (que não diferem entre si), seguidas de San Francisco, em posição intermediária, e, com menor riqueza rarefeita, Padmi, Nangaritza Tepui e Tapichalaca, que também não diferem entre si. No entanto, esses valores de riqueza não têm relação alguma com a composição dessas florestas, já que as florestas mais semelhantes em riqueza rarefeita são as mais distantes entre si em composição.

1.4.1 Diferenciação florística entre as florestas estudadas

As comunidades arbóreas das florestas tropicais do sul do Equador mantêm sua semelhança na composição florística apenas em nível de família, identificando-se Lauraceae, Rubiaceae e Melastomataceae como as três famílias botânicas mais ricas em número de espécies nas florestas da região. Alta diversificação de Rubiaceae e Lauraceae foi encontrada em outras regiões de florestas tropicais, como no Sudeste de Ásia (PENDRY e PROCTOR, 1996) e em florestas montanas de Brasil (OLIVEIRA FILHO e FONTES, 2000). Além disso, outras famílias, como Clusiaceae,

Euphorbiaceae, Fabaceae, Meliaceae, Moraceae e Myrtaceae, que também estão entre as principais famílias encontradas nas florestas da região sul do Equador, foram registradas em outras florestas tropicais de terras baixas e montanas (GENTRY, 1988; RICHARDS, 1996).

Em nosso estudo, na Floresta pluvial Sub-Andina sobre Arenito, em altitudes entre 900 e 1100 m, registramos, entre as espécies mais abundantes, *Chrysophyllum sanguinolentum*, *Digomphia densicoma*, *Humiria balsamifera* e *Pagamea dudleyi*. A floresta abaixo dos 1000 m de altitude é muito mais diversa, com gêneros e espécies arbóreas que são típicas da região inferior, encostas orientais dos Andes e áreas adjacentes da bacia do alto Amazonas (NEILL, 2005). Em estudos realizados na Cordilheira do Cóndor, entre 700 e 1200 m de altitude, *Chrysophyllum sanguinolentum* foi registrada como uma das espécies mais abundantes (NEILL, 2013; HUAMANTUPA, 2009).

As Florestas pluviais Andino montanas, localizadas entre 2100 e 2400 m de altitude, apresentam vários elementos florísticos compartilhados com a floresta tropical de terras baixas e a floresta montana, de modo que apresentam um caráter de transição. À medida que aumenta a altitude, as famílias típicas de terras baixas são substituídas por famílias botânicas típicas da região andina, como Clusiaceae, Myrtaceae, Melastomataceae, Podocarpaceae e Rubiaceae. Estudos de composição florística em floresta tropical montana registraram, entre as famílias mais importantes, Clusiaceae, Cunoniaceae, Melastomataceae, Asteraceae, Rubiaceae, Myrtaceae e Theaceae (MADSEN e OLLGAARD, 1993). No sul do Equador, as famílias mais importantes nos estratos arbóreos são Myrsinaceae, Symplocaceae, Clusiaceae, Araliaceae e Clethraceae. Além disso, é mencionado que Podocarpaceae está entre as principais famílias da floresta montana (APOLO, 1984). A 2100 m de altitude, observamos a maior diversidade de espécies, sendo que 40% da riqueza corresponde às famílias Rubiaceae, Lauraceae, Myrtaceae, Melastomataceae, mas são abundantes também as podocarpaceas, como *Retrophyllum rospigiosii* e *Prumnopitys hamsiana*, exclusivas das Florestas pluviais Montanas baixas do sul de Equador. Nossos resultados coincidem com estudos de composição de espécies arbóreas em altitudes similares, que demonstraram o mesmo padrão estrutural, de florestas mais altas, com as árvores de maior altura atingindo 25 a 30 m, algumas emergentes chegando a 35 m (PAROLLY e KURSCHNER, 2004; WEBSTER e RHODE, 2007).

1.4.2 Fatores ambientais que explicam a composição e riqueza florística entre as florestas montanas estudadas

A relação entre riqueza de espécies e altitude é controversa. Alguns estudos apontam que a riqueza de espécies diminui com a altitude (GENTRY, 1988; KITAYAMA, 1992; VASQUEZ e GIVINISH, 1998) e outros encontraram aumento de riqueza com a altitude (PROCTOR et al., 1988 e PENDRY e PROCTOR, 1996 no sudeste da Ásia). Nossos resultados, por sua vez, convergem para o encontrado por Homeier et al. (2010), na mesma região deste estudo, não apontando relação clara entre riqueza e altitude. Não incluímos nas análises o substrato geológico das florestas estudadas, mas não descartamos a possibilidade de que exerça influência sobre as comunidades estudadas, sua composição e estrutura.

As relações entre altitude, temperatura e precipitação têm sido consideradas determinantes não só da riqueza, mas especialmente de diferenças florísticas entre comunidades vegetais (GRUBB et al., 1963; BURGER, 1980; TANNER et al., 1998; HEMP, 2001; PYKE et al., 2001; KÖRNER, 2007). Gentry (1988) concluiu que as florestas nos Andes, apesar de apresentarem menores diversidades alfa do que as florestas amazônicas de planície, têm maior diversidade beta, resultante da heterogeneidade topográfica e climática associada ao gradiente altitudinal. Grubb e Whitmore (1966), determinaram tipos de formações de florestas tropicais montanas nas principais cordilheiras dos Andes, distinguindo três cinturões altitudinais: i) florestas de terras baixas (1200 – 1500 m), ii) florestas de baixa montanha (1800 – 2400 m) e iii) floresta montana superior (3200 -3600 m). Nossa região de estudo abrangeu florestas que estão em altitudes inferiores às consideradas por esses autores para florestas tropicais montanas. Considerando a composição florística, nossos resultados mostram a separação tênue das florestas tropicais da região sul do Equador em: i) Florestas Pluviais Sub-Andinas (FPS), que ocupam as zonas montanhosas mais baixas, apresentam chuvas mais sazonais, temperaturas e taxas de evapotranspiração mais elevadas e ii) Florestas Pluviais Andinas (FPA), que estão localizadas em altitudes maiores, apresentam menor sazonalidade das chuvas e temperaturas mais baixas. Essa primeira diferenciação deve-se, portanto, à variação de clima associada ao gradiente altitudinal. Porém, entre as florestas localizadas nas menores altitudes (FPS), as propriedades do solo (especialmente acidez e textura)

surgiram como um segundo fator de diferenciação florística, com a floresta de Padmi separada das duas florestas de Nangaritza, todas em uma mesma faixa altitudinal.

Embora vários estudos indiquem que a altitude e a topografia são fortes gradientes ambientais influenciando a composição de espécies de plantas em florestas tropicais montanas (AIBA e KITAYAMA, 1999; TAKYU et al., 2002; AIBA et al., 2005; GOULD et al., 2006; HOMEIER et al., 2010; SLIK et al., 2010; CULMSEE e LEUSHNER, 2013) essas variáveis não explicaram a maior parte das diferenças florísticas entre as seis florestas estudadas. Ainda que com influência não muito forte, identificamos também fatores edáficos diferenciando a composição de espécies arbóreas e a estrutura dessas comunidades.

1.4.3 Estrutura das comunidades arbóreas

As florestas tropicais da região sul do Equador apresentam grandes variações entre si na estrutura da comunidade como um todo. Assim as Florestas pluviais Sub-andinas sobre Arenito, apesar de estarem localizadas em entre os 900 – 1.100 m de altitude, foram as que registraram a menor biomassa, com 16 e 22 m² ha⁻¹. Entretanto, a Floresta Pluvial Sub-andina Pre-montana registrou área basal de 28 m² ha⁻¹, valor semelhante a outros estudos encontrados em florestas tropicais de terras baixas (SWAINE et al. 1987; BONGERS e POPMA, 1988; LIEBERMAN e LIEBERMAN, 1994; RICHARDS, 1996; MALHI et al., 2006).

Não encontramos, em nosso estudo, um padrão consistente de mudança na área basal ao longo da gradiente de elevação. As Florestas pluviais Andino montanas estudadas apresentaram valores relativamente altos de área basal (24 e 26 m² ha⁻¹), apesar de estarem em altitudes superiores a 2.100 m. No entanto, Sherman et al. (2005) e Martin et al. (2007) registraram valores também considerados elevados para esse tipo de floresta, em média, de 24,3 m² ha⁻¹ e 23,1 m² ha⁻¹ em ecossistemas montanos da Cordilheira Central na Republica Dominicana. O maior valor de área basal encontrado em nosso estudo, de 47 m² ha⁻¹, foi registrado a 2.100 m de altitude, superando, de longe, os maiores valores registrados em florestas úmidas de terras baixas da Amazônia pela Rede Amazônica de Inventário Florestal (RAINFOR), que são de 40,2 m² ha⁻¹ no estado do Pará, Brasil e 38,6 m² ha⁻¹ na Guiana Francesa (MALHI et al., 2006).

A densidade das comunidades estudadas está dentro da faixa de variação relatada para outras florestas montanas (AIBA e KITAYAMA, 1999; NADKARNI et al.,

1995; GRUBB et al., 1963). Merece destaque o fato de que florestas do mesmo tipo diferem bastante em densidade, com San Francisco apresentando a maior densidade (793 Ind/ha⁻¹) e Tapichalaca a menor densidade (401 Ind/ha⁻¹).

A altura do dossel mostrou maior variabilidade entre locais do que outras variáveis da estrutura florestal. Em florestas montanas, estudos relataram diminuição na altura do dossel conforme aumenta a altitude (AIBA e KITAYAMA, 1999). Neste estudo, as maiores alturas foram registradas nas árvores das Florestas pluviais Andino montanas, destacando-se as florestas Numbala e Tapichalaca (32 e 23 m, respectivamente). Esses resultados diferem daqueles obtidos em florestas de altitudes similares (HOMEIER et al., 2010; GIRARDIN et al., 2014), onde a altura de dossel usualmente não ultrapassa os 20 m.

1.4.4 Fatores ambientais que influenciam a estrutura das comunidades arbóreas

Diferenças na estrutura de comunidades arbóreas podem estar associadas com fatores ambientais, mas a estrutura florestal também pode se modificar ao longo do tempo em um mesmo local ao longo da sucessão (PICKETT et al., 1987; LEAK, 1987; FAIN et al., 1994). As florestas estudadas não têm histórico de perturbação e, portanto, é pouco provável que as diferenças estruturais encontradas tenham relação com a sucessão. A homogeneidade estrutural entre as subparcelas (pequena amplitude nas variáveis estruturais) descarta também diferenças devidas à dinâmica de clareiras. A produtividade e a biomassa potencial de florestas maduras é, usualmente, associada à qualidade do site, representada pela disponibilidade de recursos para o crescimento (JOHNSON et al., 2001) e nossos resultados apontam nessa direção.

As florestas estudadas mostraram-se mais exuberantes, com árvores maiores e maior biomassa, em maiores altitudes (onde é mais frio, chove menos e é baixa a evapotranspiração), sobre solos mais arenosos, ácidos e profundos. Porém, as diferenças na estrutura das florestas estudadas não se mostraram claramente influenciadas pela altitude ou pelas condições climáticas associadas ao gradiente altitudinal. Possivelmente, nas áreas deste estudo, nenhuma das variáveis climáticas estudadas ultrapassa o limiar a partir do qual se estabelece condição estressante que limita o crescimento ou a longevidade das árvores. Assim, a densidade, a área basal e o tamanho das maiores árvores mostraram-se mais relacionados com as propriedades do solo. A influência das propriedades físicas e químicas do solo sobre

a estrutura e a dinâmica de florestas tropicais foi comprovada por Quesada et al. (2012) em florestas na Amazônia.

A altura média das maiores árvores mostrou-se como a variável estrutural mais claramente influenciada pelos fatores ambientais, com o teor de matéria orgânica, o pH, a CTC e a textura do solo explicando 81% da variação na altura do dossel entre locais. Em solos argilosos e com elevado teor de matéria orgânica, a densidade de árvores tende a ser elevada. Em terrenos mais inclinados, embora exista mais luz (JONES, 1992), a floresta não se desenvolve, ficando com árvores menores, menor densidade e baixa área basal. Nesses trechos, o elevado escoamento superficial e deslizamentos de terra (LIEß et al., 2011) são fatores que comprometem o estabelecimento e o crescimento das árvores e podem acelerar os processos de dinâmica (DISLICH e HUTH, 2012). Em geral, solos pouco profundos são associados também à menor disponibilidade de nutrientes e água, além do menor volume de solo para desenvolvimento de raízes, prejudicando a sustentação das árvores (UNGER et al., 2012), o que resulta em florestas com alta densidade de árvores pequenas e baixa biomassa.

No caso das seis florestas estudadas, a CTC surgiu como variável preditora de todas as variáveis estruturais, exceto a densidade. Porém, contrariando as expectativas, a correlação entre fertilidade (representada pela CTC) e a exuberância da floresta (área basal e porte das árvores) foi negativa. Este resultado deve ser visto com ressalvas para a região de estudo, em que os solos são pouco profundos e com profundidade variável. Nessas circunstâncias, não se pode considerar que a CTC da camada superficial representa a fertilidade. Quando os solos são muito rasos, a concentração de nutrientes na amostra não se traduz em quantidade de nutrientes que podem ser explorados pelas plantas, pois esta quantidade vai depender, sobretudo, do volume de solo explorado pelas raízes. Como exemplo, o solo da floresta de Nangaritza Tepui, com a mais elevada CTC na camada superficial ($364 \text{ mmol}_c \text{ dm}^{-3}$), tem profundidade média de apenas 19 cm. Assim, as florestas sobre solos mais profundos, mesmo com menor CTC, devem ter nutrientes disponíveis em quantidades similares ou superiores a essa floresta de alta fertilidade e solos rasos. A profundidade do solo é crucial também para o armazenamento de água que possa ser acessada pelas raízes em períodos de estiagem. Mesmo que períodos de estiagem sejam curtos na região de estudo, a elevada evapotranspiração e os solos muito rasos tornam o estresse por deficiência hídrica um fator provável a limitar a biomassa das

florestas tropicais andinas. Solos rasos também são problemáticos em períodos de chuvas abundantes e prolongadas. Saturam-se rapidamente e as árvores, com raízes superficiais, podem tombar facilmente.

A textura arenosa do solo também facilita perdas de nutrientes por lixiviação, principalmente de K (BRADY, 1984; RESENDE et al., 1988). Assim, nos solos que contêm pequenas quantidades de nutrientes minerais devido à constante lixiviação que ocorre sob clima pluvial tropical, como nas florestas sub-andinas de arenito (NT-NR), as diferenças físicas do solo devem ser de maior importância do que as químicas, como mencionado por Whitmore (1984). A textura do solo está estreitamente relacionada com o armazenamento de água disponível para as plantas, que adquire grande relevância em períodos de deficiência hídrica e sob elevada evapotranspiração.

Em geral, florestas próximas tendem a ser mais similares entre si, dadas as prováveis semelhanças ambientais e mesmo nos fatores bióticos que atuam na construção das comunidades (GENTRY, 1988). As florestas de Numbala e Tapichalaca, por exemplo, encontram-se muito próximas entre si e era de se esperar que fossem muito semelhantes. De fato, formam um bloco único na NMDS quanto à composição e 35% das espécies registradas em Tapichalaca ocorrem também em Numbala. Porém, essas duas florestas diferem em todas as variáveis estruturais. As diferenças nas concentrações de nutrientes, geralmente mais elevadas em Tapichalaca (N (3 vezes maior), P (6 vezes maior), Ca^{2+} (4 vezes maior), Mg^{2+} (6 vezes), CTC (2 vezes)), conduzem à expectativa de maior biomassa e árvores maiores nesta floresta, mas o que se observa é o contrário. Ocorre que o teor de Al^{3+} em Tapichalaca é muito elevado, sendo 22 vezes maior do que em Numbala, podendo comprometer o desenvolvimento das raízes e assim explicar o menor crescimento das árvores naquela floresta. Não se pode descartar, também, aspectos bióticos diferenciando essas florestas. A alta densidade e grande porte dos indivíduos da espécie *Retrophyllum rospigliosii* em Numbala pode ser a explicação mais simples para as diferenças estruturais em relação a Tapichalaca. Uma vez que os fatores ambientais explicaram apenas uma pequena proporção das diferenças na composição de espécies entre as florestas da região, pode-se assumir que a dominância local desta espécie é fruto do acaso ou de fatores bióticos não investigados. Outras duas florestas encontram-se muito próximas – Nangaritza Rio e Nangaritza Tepui, que também ocorrem em condições ambientais semelhantes,

exceto pela declividade, muito maior em NR. Neste caso, porém, são sutis as diferenças estruturais e a similaridade florística é a mais elevada nas comparações aos pares (mais da metade das espécies registradas em NT ocorrem também em NR).

1.5 CONCLUSÕES

Para as florestas tropicais amazônicas que ocupam as áreas de planície, estudos têm demonstrado que existe uma relação clara entre solo e vegetação levando um enfoque determinista (Tuomisto et al 2003). Porém, nas florestas de montanha como as que estudamos no Equador, parecem existir interações complexas entre os fatores ambientais que atuam na construção das comunidades, as quais dificultam consideravelmente a identificação de padrões claramente distintos e a predição da composição e estrutura dessas comunidades. A grande proporção inexplicada neste estudo para as diferenças florísticas e estruturais entre locais contradiz o elevado determinismo ambiental encontrado por Tuomisto et al. (2003) em florestas da Amazônia ocidental. Inevitavelmente, nossos resultados reportam à teoria neutra proposta por Hubbell assumindo que todos os indivíduos em uma comunidade têm chances iguais de reprodução e morte. A teoria neutra foi concebida em comunidades tropicais com alta riqueza de espécies e muitas espécies raras, nas quais o papel da estocasticidade na escala de indivíduo é inevitável (CHAVE, 2004). Nosso estudo aponta para o papel preponderante da estocasticidade na montagem das comunidades estudadas, ainda que o papel dos agentes bióticos sobre a distribuição espacial das espécies mereça ser explorado.

Nenhuma variável ambiental, isolada, exerceu efeito significativo sobre a composição ou estrutura das florestas tropicais montanas do sul do Equador. Essa complexidade e as múltiplas interações possíveis entre altitude, temperatura, regime de chuva, declividade, profundidade, textura e composição química do solo resultam em elevada diversidade beta nessa região ecológica. É surpreendente a porcentagem de espécies arbóreas amostradas em um único local (54%) e apenas 13% das espécies ocorreram em pelo menos a metade dos locais, dentro de uma distância inferior a 100 km. Além disso, em média, das espécies arbóreas registradas em um hectare dessas florestas, uma a cada três estará representada por um único indivíduo, de modo que sua polinização e dispersão de propágulos devem depender de especificidades bióticas igualmente raras ou únicas. Essa excepcional diversidade

tem fortes implicações para a conservação da natureza na região. Dificilmente algumas poucas áreas protegidas de grande extensão serão suficientes para capturar toda a diversidade de habitats e de espécies. Uma rede de reservas amplamente distribuídas, contemplando, especialmente, florestas em diferentes altitudes (portanto climas distintos), sobre solos de textura e profundidade variáveis, tem mais chances de proteger uma proporção maior das espécies que ocorrem na região.

REFERÊNCIAS

- AIBA, S.I.; KITAYAMA, K. Structure, composition and species diversity in an altitude-substrate matrix of rain forest tree communities on Mount Kinabalu, Borneo. **Plant Ecology**, v. 140, n. 2, p. 139-157, 1999.
- AIBA S-I.; TAKYU M.; KITAYAMA, K. Dynamics, productivity and species richness of tropical rainforests along elevational and edaphic gradients on Mount Kinabalu. Borneo. In: **Forest Ecosystems and Environments**. Springer, Tokyo, p. 41-48. 2005.
- APG IV (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, p.1-20 DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- APOLO, W. Plan de Manejo del Parque Nacional Podocarpus. **Ministerio de Agricultura y Ganadería, Quito**, 1984.
- ARMENTERAS, D.; CADENA V.C.; MORENO, R. P. **Evaluación del estado de los bosques de niebla y de la meta 2010 en Colombia**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogota DC. p. 72, 2017.
- BACH K. M.; GRADSTEIN S. R. A simulation approach to determine statistical significance of species turnover peaks in a species-rich tropical cloud forest. **Diversity and Distributions**, v. 13, n. 6, p. 863-870, 2007.
- BÁEZ S, MALIZIA A, CARILLA J, BLUNDO C. AGUILAR M, AGUIRRE N, ... FARFÁN-RÍOS W. Large-Scale Patterns of Turnover and Basal Area Change in Andean Forests. **PloS ONE**, v.10, n. 5, p. e0126594, 2015.
- BECK E.; RICHTER M. Ecological aspects of a biodiversity hotspot in the Andes of southern Ecuador. In: Gradstein SR, Homeier J, Gansert D (eds.): The tropical mountain forest - Patterns and Processes in a Biodiversity Hotspot. **Biodiversity and Ecology**. Series 2: 195-217, 2008.
- BECKING, M. **Sistema microregional de conservación Podocarpus**. Tejiendo (micro) corredores de conservación hacia la cogestión de una Reserva de Biosfera Cóndor-Podocarpus. Programa Podocarpus. Loja, Ecuador. p.35-36, 2004.
- BONGERS, F. ; POPMA, J. **Is exposure-related variation in leaf characteristics of tropical rain forest species adaptive?** In Plant Form and Vegetation Structure (eds M.J.A. Werger, P.J.M. van der Aart, H.J. During & J.T.A. Verhoeven), SPB Academic, The Hague, The Netherlands, p. 191–200, 1988.
- BRADY, NC. **The Nature and Properties of Soils**. Macmillan, Publishing, New York. 1984.
- BROWN, AD.; KAPPELLE, M. **Introducción a los bosques nublados del neotrópico: una síntesis regional**. Bosques nublados del neotrópico. p. 27-40, 2001.

BROWN, JH.; MEHLMAN, DW.; STEVENS, GC. Spatial Variation in Abundance. **Ecology**, v. 76, n. 7, p. 2028-2043, 1995.

BRUMMITT, N.; LUGHADHA, E. N. Biodiversity: where's hot and where's not. **Conservation Biology**, v. 17, n. 5, p. 1442-1448, 2003.

BRUIJNZEEL, L. A.; PROCTOR, J. **Hydrology and biogeochemistry of tropical montane cloud forests: what do we really know?**. In: Tropical montane Cloud Forests. Springer, New York, NY, p. 38-78, 1995.

BURGER, W. C. Why are there so many kinds of flowering plants in Costa Rica?. Por qué hay tanta variedad de plantas angiospermas en Costa Rica?. **Brenesia**, v. 17, p. 371-388, 1980.

BUSH, M. B.; HANSELMAN, J. A.; HOOGHIEEMSTRA, H. **Andean montane forests and climate change**. In: Tropical rainforest responses to climatic change. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 33-54, 2007.

CÁCERES, M.; LEGENDRE, P. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. **Ecology**, v. 90, n 12, p. 3566-3574, 2009.

CHAVE J. Neutral theory and community ecology. **Ecology Letters**, v. 7, n. 3, p. 241-253, 2004.

CLARKE, K. R.; WARWICK, R. M. **Change in marine communities**. An approach to statistical analysis and interpretation. PRIMER – E: Phymouth. United Kingdon, v. 2, p. 117-143, 1994.

CONDIT R. **Tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots**. Springer Science & Business Media. p. 3-181, 1998.

CUESTA, F.; PERALVO, M.; VALAREZO, N. **Los bosques montanos de los Andes Tropicales. Una evaluación regional de su estado de conservación y de su vulnerabilidad a efectos del cambio climático**. Programa Regional ECOBONA Intercooperation. Quito, Ecuador, 2009.

CULMSEE H.; PITOPANG R.; MANGOPO H.; SABIR S. Tree diversity and phytogeographical patterns of tropical high mountain rain forests in Central Sulawesi, Indonesia. **Biodiversity and Conservation**, 20 (5): 1103-1123, 2011.

CULMSEE H.; LEUSCHNER C. Consistent patterns of elevational change in tree taxonomic and phylogenetic diversity across Malesian mountain forests. **Journal of Biogeography** 40 (10): 1997-2010, 2013.

DISLICH, C.; HUTH, A. Modelling the impact of shallow landslides on forest structure in tropical montane forests. **Ecological Modelling**, v. 239, p. 40-53, 2012.

DUFRÊNE, M.; LEGENDRE, P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. **Ecological Monographs**, v.67, n.3, p.345-366, 1997.

DUIVENVOORDEN, J. F.; LIPS, J. M. **A land-ecological study of soils, vegetation, and plant diversity in Colombian Amazonia**. Amsterdam University, Hugo de Vries Lab., Kruislaan 318, 1098 SM Amsterdam, The Netherlands, p. 438, 1995.

DURIGAN, G. Estrutura e diversidade de Comunidades Florestais In: Matins, S.V. (Ed.) *Ecologia de Florestas Tropicais do Brasil*. Editora UFV: Viçosa, MG, p. 185-215, 2009.

FAIN, J. J.; VOLK, T. A. ; FAHEY, T. J. Fifty years of change in an upland forest in south-central New York: general patterns. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 121, n. 2, p. 130-139, 1994.

FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, IT). 2010. Evaluación de los Recursos Forestales Mundiales 2010. **Informe Nacional Ecuador** (en línea). Consultado 20 sep. 2019. Disponible en <http://www.fao.org/docrep/013/al495s/al495s.pdf>.

GARAVITO, N. T.; ÁLVAREZ, E.; CARO, S. A.; MURAKAMI, A. A.; BLUNDO, C.; ESPINOZA, T. B.; LEÓN, B. T. Evaluación del estado de conservación de los bosques montanos en los Andes tropicales. **Revista Ecosistemas**, v. 21, n. 1-2, 2012.

GENTRY, A. H. **Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients**. Annals of the Missouri Botanical Garden, p. 1-34, 1988.

GIRARDIN CA.; ESPEJOB J.; DOUGHTY CE.; HUASCO WH.; METCALFE DB.; DURAND-BACA L.; ... HALLADAY K. 2014. Productivity and carbon allocation in a tropical montane cloud forest in the Peruvian Andes. **Plant Ecology & Diversity**, v. 7, n.1-2, p. 107-123, 2014.

GOULD WA.; GONZÁLEZ G.; CARRERO RIVERA G. Structure and composition of vegetation along an elevational gradient in Puerto Rico. **Journal of Vegetation Science**, v. 17, n. 5, p. 653-664, 2006.

GRUBB, PJ.; LLOYD, JR.; PENNINGTON, TD.; WHITMORE, TC. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador: I The Forest. Structure, Physiognomy and floristics. **The Journal of Ecology** , v. 51, n. 3, p. 567-601, 1963.

GRUBB, P. J.; WHITMORE, T. C. **A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador**: II. The climate and its effects on the distribution and physiognomy of the forests. *The Journal of Ecology*, p. 303-333, 1966.

HAMILTON L.S.; JUVIK J.O.; SCATENA F.N. **The Puerto Rico Cloud Forest Symposium: Introduction and Workshop Synthesis**. In *Tropical Mountain Cloud Forest Forest*. Springer-Verlang, New York, p. 1-24, 1995.

HEMP A. Ecology of the pteridophytes on the southern slopes of Mt. Kilimanjaro. Part II: Habitat selection. **Plant Biology**, v. 3, p. 493–523, 2001.

HIJMANS RJ.; CAMERON SE.; PARRA JL.; JONES PG.; JARVIS A. Very high resolution interpolated climate Surfaces for global Land Areas. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society*, v. 25, n.15, p. 1965-1978, 2005.

HOMEIER, J.; BRECKLE, S.; GUNTER, S.; ROLLEMBECK, R.; LEUSCHNER, C. Tree Diversity, Forest Structure and Productivity along Altitudinal and Topographical Gradients in a Species-Rich Ecuadorian Montane Rain Forest. *Biotropica*, v. 42, n. 2, p. 140-148, 2010.

HUAMANTUPA, I. **Análisis de la composición arbórea en los bosques amazónicos de tierra firme en la base de los Andes**. Tesis de Maestría, Universidad Internacional Menéndez Pelayo, Madrid, España, 2009.

HUBBELL SP. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton University Press. New Jersey, v. 32, p. 326, 2001.

JOHNSON, C.M.; VIEIRA, I.C.; ZARIN, D.J.; FRIZANO, J.; JOHNSON, A.H. Carbon and nutriente storage in primary and secondary forest in esastern Amazônia. *Forest Ecology and Management* , v. 147 (2-3), p. 245-252, 2001.

JONES, HG; CORLETT, JE Current topics in drought physiology. *The Journal of Agricultural Science* , v. 119, n. 3, p. 291-296, 1992.

JOSSE, C.; CUESTA, F.; NAVARRO, G.; BARRENA, V.; BECERRA, M. T.; CABRERA, E.; ... TOVAR, A. **Physical geography and ecosystems in the tropical Andes**. Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), p 152-169, 2011.

JØRGENSEN, P.M.; ULLOA U. C.; LEÓN, B.; LEÓN-YÁNEZ, S.; BECK, S.G.; NEE, M., ZARUCCHI, J.L.; CELIS, M.; BERNAL, R.; GRADSTEIN, R. **Regional patterns of vascular plant diversity and endemism**. Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), p. 192-203, 2011.

KITAYAMA, K. An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio*, v.102, n. 2, p. 149-171, 1992.

KÖRNER C. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 22, n. 11, p. 569-574, 2007.

LA TORRE-CUADROS, M.; HERRANDO-PÉREZ, S.; YOUNG, K. 2007. Diversity and structural patterns for tropical montane and premontane forests of central Peru, with an assessment of the use of higher-taxon surrogacy. *Biodiversity and Conservation*. v. 16, n. 10, p. 2965-2988, 2007.

LEAK WB. Fifty years of compositional change in deciduous and coniferous forest types in New Hampshire. *Canadian Journal of Forest Research*, v.17, n.5, p. 388-93, 1987.

LIEß, M.; GLASER, B.; HUWE, B. Functional soil-landscape modelling to estimate slope stability in a steep Andean mountain forest region. **Geomorphology**, v. 132, n. 3-4, p. 287-299, 2011.

LIEBERMAN M.; LIEBERMAN D. **Patterns of density and dispersion of forest trees**. Pp. 106-119 in McDade, L. A., Bawa, K. S., Hespenheide, H. A. & Hartshorn, G. S. (eds). *La Selva: ecology and natural history of a tropical rainforest*. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, EUA. p 106-119, 1994.

LIEDE-SCHUMANN, S.; BRECKLE, S. W. **Provisional checklists of flora and fauna of the San Francisco Valley and its surroundings (Reserva Biológica San Francisco, Prov. Zamora-Chinchipe, Southern Ecuador)**. Dept. of Plant Systematics, University of Bayreuth, D-95440, Bayreuth, Germany, p. 256, 2008.

MACARTHUR, R. H. **Patterns of species diversity**: *Biological Review*, v. 40, p. 510 – 533. 1965.

MADSEN, J. E.; ØLLGAARD. B. **Inventario pre-liminar de las especies vegetales en el Parque Nacional Podocarpus**. *Ciencias Agrícolas*. Loja, Ecuador 22/23: p. 66- 87,1993.

MALHI, Y.; WOOD, D.; BAKER, T. R.; WRIGHT, J.; PHILLIPS, O. L.; COCHRANE, T.; ... HIGUCHI, N. The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. **Global Change Biology**, v. 12, n. 7, p. 1107-1138, 2006.

MARTIN PH.; SHERMAN RE.; FAHEY TJ. Tropical montane forest ecotones: climate gradients, natural disturbance, and vegetation zonation in the Cordillera Central, Dominican Republic. **Journal of Biogeography**, v.34, n.10, p. 1792-1806, 2007.

MERCKX VS.; HENDRIKS KP.; BEENTJES KK.; MENNES CB.; BECKING LE.; PEIJNENBURG KT.; ... BUANG MM. Evolution of endemism on a young tropical mountain. **Nature**, v.524, n.7565, p. 347-350, 2015.

MITTERMEIER, R. A.; TURNER, W. R.; LARSEN, F. W.; BROOKS, T. M.; GASCON, C. **Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots**. In: *Biodiversity hotspots*. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 3-22, 2011.

MUTKE, J.; BARTHLOTT, W. Patterns of vascular plant diversity at continental to global scales. **Biologische Skrifter** , v. 55, n. 4, p. 521-531, 2005.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; DA FONSECA, G. A.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853. 2000.

NADKARNI NM.; MATELSON TJ.; HABER WA. Structural Characteristics and Floristic Composition of a Neotropical Cloud Forest, Monteverde, Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology**, v.11, p. 481-495, 1995.

NEILL, D. A. **Inventario botánico de la región de la Cordillera el Cóndor, Ecuador y Perú: actividades y resultados científicos del proyecto, 2.004-2.007**. 2013.

NEILL, D. Cordillera del Cóndor. **Botanical treasures between the Andes and the Amazon. Plant Talk**, v. 41, p. 17-21, 2005.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate 1. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 793-810, 2000.

OLSON, D. M.; DINERSTEIN, E. **The Global 2000: a representation approach to conserving the Earth's distinctive ecoregions**. Conservation Science Program. World Wildlife Fund-US, Washington, DC, 1997.

OHSAWA, M.; NAINGGOLAN, PHJ.; TANAKA, N.; ANWAR, C. Altitudinal zonation of forest vegetation on Mount Kerinci, Sumatra: with comparisons to zonation in the temperate region of east Asia. **Journal of Tropical Ecology** , p. 193-216, 1985.

OKSANEN, J.; BLANCHET, F. G.; FRIENDLY, M.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MCGLINN, D. vegan: Community ecology package. R package version 2.5-4. **Vienna: R Foundation for Statistical Computing**, 2019.

PAROLLY, G.; KÜRSCHNER, H.; SCHAFER-VERWIMP.; GRADSTEIN, S. R. Cryptogams of the Reserva Biológica San Francisco (Province Zamora-Chinchipe, Southern Ecuador) III. Bryophytes - Additions and new species. **Cryptogamie, Bryol**, v. 25, p. 271–289, 2004.

PAULSCH A.; SCHNEIDER R.; HARTIG K. **Land-use induced vegetation struture in a montane region in Southern Ecuador**. In: Die Erde, v.132, n. 1, p. 93-102, 2001.

PENNINGTON, R.; LAVIN, M.; SÄRKINEN, T.; LEWIS, G.P.; KLITGAARD, B.B.; HUGHES, C.E. Contrasting plant diversification histories within the Andean biodiversity hotspot. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 107, n. 31, p. 13783-13787. 2010.

PENDRY, C. A.; PROCTOR, J. The causes of altitudinal zonation of rain forests on Bukit Belalong, Brunei. **Journal of Ecology**, v. 84, n. 3, p. 407-418, 1996.

PICKETT ST.; COLLINS SL.; ARMESTO, JJ. Models, mechanisms and pathways of succession. **The Botanical Review**, v. 53, n. 3, p. 335-371, 1987.

PITMAN, NC.; TERBORGH, JW.; SILMAN, MR.; NÚÑEZ V, P.; NEILL, DA.; CERÓN, CE.; ... AULESTIA, M. Dominance and distribution of tree species in upper amazonian terra firme forests. **Ecologia** , v. 82, n. 8, pág. 2101-2117, 2001.

PRANCE, G. T. A comparison of the efficacy of higher taxa and species numbers in the assessment of biodiversity in the neotropics. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. **Series B: Biological Sciences**, v. 345, n. 1311, p. 89-99, 1994.

PROCTOR, J.; LEE, YF.; LANGLEY, AM.; MUNRO, WRC.; NELSON, T. Ecological Studies on Gunung Silam, A Small Ultrabasic Mountain in Sabah, Malaysia. I. Environment, Forest Structure and Floristics. **The Journal of Ecology**, v. 76, n.2, p. 320-340, 1988.

PYKE, C. R.; CONDIT, R.; AGUILAR, S.; LAO, S. Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest. **Journal of vegetation science**, v. 12, n. 4, p. 553-566, 2001.

QUESADA, CA.; PHILLIPS, OL.; SCHWARZ, M.; CZIMCZIK, CI.; BAKER, TR.; PATIÑO, S.; ... DÁVILA, EA. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. **Biogeosciences**, v. 9, n. 6, p. 2203-2246, 2012.

QUINN GP, KEOUGH MJ. **Experimental Desing and Data Analysis for Biologists**. Cambridge University Press. p. 463-471, 2002.

RESENDE, M.; CURI, N.; SANTANA, DP. **Pedologia e fertilidade do solo interações e aplicações**. ESAL, Lavras PATAFOS, Piracicaba. 1988.

RICHARDS, P. **The tropical rainforest**. An ecology study, 2nd edn. Cambridge University Press, London, p. 1 – 48, 1996.

RICHTER, M. Tropical mountain forests - distribution and general features. In: Gradstein, S.R. et al. (eds.): The Tropical Mountain forest – Patterns and Processes in a Biodiversity Hotspot. **Biodiversity and Ecology**, Series 2, 7-24, 2008.

SCHAWWE M.; GEROLD G.; BACH K.; GRADSTEIN, SR. **Hydrometeorological patterns in relation to montane forest types along an elevational gradiente in the Yungas of Bolivia**. Cambridge University Press: Cambridge, UK. p. 199-207, 2010.

SHERMAN RE.; MARTIN PH.; FAHEY, TJ. Vegetation– environment relationships in forest ecosystems of the Cordillera Central, Dominican Republic. **Journal of the Torrey Botanical Society**, v.132, n.2, p. 293–310, 2005.

SLIK JWF.; AIBA SI.; BREARLEY FQ.; CANNON CH.; FORSHED O.; KITAYAMA K.; ... POULSEN AD. 2010. Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradients in Borneo's tropical forests. **Global Ecology and Biogeography**, v.19, n.1, p. 50-60, 2010.

SWAINE, MD.; LIEBERMAN, D.; PUTZ, FE. The Dynamics of Tree Populations in Tropical Forest. **Journal of tropical ecology**, v.3, n.4, p. 359-366, 1987.

TAKYU M.; AIBA S.; KITAYAMA K. Effects of topography on tropical lower montane forests under different geological conditions on Mount Kinabalu, Borneo. **Plant Ecology**, v.159, p. 35–49, 2002.

TANNER EVJ.; VITOUSEK PA.; CUEVAS E. Experimental Investigation of Nutrient Limitation of Forest Growth on Wet Tropical Mountains. **Ecology**, v.79, n.1, p. 10-22, 1998.

TAPIA-ARMIJOS MF.; HOMEIER J.; ESPINOSA CI.; LEUSCHNER C.; DE LA CRUZ M. Deforestation and Forest Fragmentation in South Ecuador since the 1970s – Losing a Hotspot of Biodiversity. Tapia-Armijos, MF, Homeier, J., Espinosa, CI, Leuschner, C., & de la Cruz, M. (2015). **PloS ONE**, v. 10, n.9, p. e0133701, 2015.

TOBÓN, C. **Los bosques andinos y el agua, serie investigación y sistematización# 4. Quito, Ecuador:** Programa Regional ECOBONA–INTERCOOPERATION–CONDESAN, 2009.

TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN, KALLE.; YLI-HALLA, M. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. **Science**, v. 299, n. 5604, p. 241-244, 2003.

UNGER, M.; HOMEIER, J.; LEUSCHNER, C. Effects of soil chemistry on tropical forest biomass and productivity at different elevations in the equatorial Andes. **Oecologia**, v. 170, n. 1, p. 263-274, 2012.

VAZQUEZ JA.; GIVNISH TJ. Altitudinal Gradients in Tropical Forest Composition, Structure, and Diversity in the Sierra de Manantlan. **Journal of Ecology**, v. 86, n. 6, p. 99-1020, 1998.

WALSH, C.; MAC NALLY, R. Package hier. part: hierarchical partitioning, version 1.0-4. **R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria**, 2013.

WEBSTER, G. L.; RHODE, A. M. **Inventario de las plantas vasculares de un bosque montano nublado. Flora de la Reserva Maquipucuna, Ecuador.** Ediciones Abya-Yala, Fundación Maquipucuna, Corporación SI-MBIOE y Conservation International Ecuador, Quito. 2007.

WHITMORE, T. C. **Tropical rain forests of the Far East.** Oxford University Press, Oxford, 1984.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs**, v. 30, n. 3, p. 279-338, 1960.

WORLDCLIM. Worldclim version 1.4 (release 3). **Bioclim tiles in GeoTIFF format with a resolution of 30 arc-seconds (~1 km)**, 2014.

YOUNG, K.R.; LEÓN, B. Tree-line changes along the Andes: implications of spatial patterns and dynamics. Philosophical Transactions of the Royal Society **Serie B: Biological Sciences**, v. 362, n. 1478, p. 263-272, 2007.

CAPÍTULO 2 – DINÂMICA DE COMUNIDADES ARBÓREAS NAS FLORESTAS TROPICAIS DA REGIÃO SUL DO EQUADOR: INEXISTÊNCIA DE PADRÕES E IMPREVISIBILIDADE

RESUMO

A dinâmica de florestas tropicais tem sido objeto de estudos em diferentes continentes, mas poucos avanços foram proporcionados por esses estudos no entendimento dos fatores que influenciam as mudanças temporais nas comunidades arbóreas desses ecossistemas. Também são raros os estudos que comparam a dinâmica entre diferentes tipos de florestas, proporcionando visão mais ampla e permitindo generalizações. Neste capítulo, caracterizamos as mudanças temporais da comunidade arbórea por meio de dois censos, realizados com intervalo de pelo menos 10 anos, em seis florestas ecologicamente distintas nos Andes Orientais do sul do Equador. Buscamos explicar as mudanças estruturais e florísticas observadas com base nos fatores ambientais de clima, solos, altitude e declividade. Quantificamos a mortalidade, recrutamento e crescimento das árvores em cada comunidade. Verificamos grandes diferenças entre essas florestas no que diz respeito às mudanças temporais que ocorrem em sua estrutura e composição. Também o incremento diamétrico médio anual variou amplamente entre essas florestas (de 1,47 a 3,30 mm ano⁻¹), mas sem sair da faixa de variação apresentada por outros estudos na região. As mudanças na composição foram muito pequenas, com apenas algumas espécies apresentando mudanças significativas no tamanho de suas populações nos intervalos de tempo considerados. A riqueza de espécies aumentou no período em apenas uma das áreas, havendo tendência geral de perda de riqueza ao longo do tempo. Não encontramos padrão consistente entre as florestas estudadas quanto às mudanças em densidade e área basal, já que houve aumento em algumas florestas e diminuição em outras. Também não encontramos explicação consistente para as mudanças temporais na estrutura com base nos fatores ambientais, o que indica que eventos estocásticos e fatores bióticos podem ser os direcionadores da dinâmica dessas florestas. Fatores estocásticos que influenciam a dinâmica de clareiras, como vendavais, raios, deslizamentos de terra, pragas e doenças, ou mesmo os atributos funcionais das espécies que as compõem (e.g. longevidade, ritmo de crescimento, resistência da madeira, tipo de sistema radicular e até mesmo síndrome de dispersão) podem exercer maior influência sobre as mudanças temporais nessas florestas do que os fatores ambientais analisados.

Palavras chaves: Cordilheira dos Andes, fatores estocásticos, mortalidade, recrutamento, fatores ambientais, variação temporal, parcelas permanentes.

2.1 INTRODUÇÃO

Florestas tropicais estão entre os ecossistemas mais ricos em espécies em todo o planeta (RICHARDS, 1996; GENTRY, 1988) e, dentro da América do Sul, especialmente na região da Cordilheira Oriental dos Andes, as florestas de montanha são consideradas um dos principais “hotspots” de biodiversidade mundial (BECK e RICHTER, 2008). As florestas montanas dos Andes tropicais representam uma prioridade de conservação em escala global devido à sua grande biodiversidade, seu alto nível de endemismos (OLSON e DINERSTEIN 1997; BUSH et al., 2007; PENNINGTON et al., 2010) e seu importante papel em fornecer diferentes serviços ecossistêmicos de importância local e global (BALVANERA, 2012; ANDERSON et al., 2015). Essas florestas remanescentes são importantes reservatórios de biodiversidade e exercem funções excepcionais de armazenamento de carbono e de regulação e manutenção da alta qualidade da água (BUBB et al., 2004). Especificamente, as florestas pluviais montanas (subandinas, andinas e altas andinas) apresentam dinâmica hídrica não convencional (BRUIJNZEEL, 2001), onde a neblina e a chuva, transportadas pelo vento, tornam-se uma contribuição adicional da água ao sistema (TOBÓN e ARROYAVE, 2007)

Florestas tropicais são sistemas dinâmicos, que sofrem constantes mudanças no espaço e no tempo. A Polinização, dispersão e germinação de sementes ocorrem constantemente, assim como a mortalidade e a queda das árvores do dossel. Cada floresta é um verdadeiro mosaico de “manchas”, umas mais jovens, outras mais velhas, mas todas sendo resultado de distúrbios naturais (um deslizamento de terra, ventos fortes, uma árvore que cai), que ocorrem em tempos diferentes. No interior de cada clareira que substitui um bloco de árvores maduras, árvores juvenis e plântulas competem pelos recursos disponíveis (LIEBERMAN et al., 1985; SWAINE et al., 1987; KORNING e BALSLEV, 1994; MANOKARAN e SWAINE, 1994; PHILLIPS et al., 1994; LERTZMAN, 1995; CONDIT, 1998; LOUMAN et al., 2001; ASQUITH, 2002; KUNSTLER et al., 2016; ROZENDAAL et al., 2020). Diversos processos naturais, como vendavais, enchentes, e eventos climáticos extremos (CONDIT et al., 2004), ou ações antrópicas como fogo, desmatamento, fragmentação, efeito de borda (MACLAREN e MACDONALD, 2003; MASAKI, 2004; OLIVEIRA-FILHO et al., 1997), entre outros, podem influenciar a dinâmica das florestas. Tais fatores podem transformar o dossel da floresta em um mosaico de fases estruturais, proporcionando

recolonização dessas áreas por novos indivíduos da mesma espécie ou espécies diferentes.

Entre os processos mais importantes que ocorrem na dinâmica das florestas tropicais destacam-se a mortalidade e o recrutamento das árvores. A mortalidade refere-se à porcentagem de árvores que morrem num período de tempo determinado e o recrutamento representa a capacidade da floresta em aumentar o número de árvores, como uma manifestação da fecundidade das espécies, assim como do crescimento e sobrevivência dos indivíduos arbóreos juvenis (LONDOÑO e JIMENEZ, 1999; MELO e VARGAS, 2003). No século passado, os processos de mortalidade e recrutamento de árvores em florestas tropicais estiveram em equilíbrio dinâmico em termos de sua biomassa por longos períodos de tempo (WHITMORE, 1978; BORMANN e LIKENS, 1979). No entanto, estudos indicam que esses processos de dinâmica se aceleraram nas últimas décadas em muitas florestas tropicais, devido às mudanças climáticas globais e aos processos de fragmentação de habitats (PHILLIPS et al., 2004; LEWIS et al., 2004). Essa aceleração da dinâmica pode afetar significativamente a composição e estrutura das comunidades arbóreas em ecossistemas tropicais (MOSQUERA et al., 2009).

Diversos estudos sobre a dinâmica de comunidades e populações arbóreas em florestas tropicais têm sido realizados em diferentes regiões do mundo. Destaca-se o estudo realizado por Condit et al. (1999), que compararam a dinâmica da floresta tropical em parcelas de 50 ha nas localidades de Pasoh, Malásia e na Ilha de Barro Colorado, Panamá. Outros estudos de dinâmica foram desenvolvidos em diferentes latitudes e florestas. Merecem destaque os estudos de Swaine e Hall (1986), que caracterizaram a estrutura e dinâmica de uma floresta seca tropical em Gana, Herwitz e Young (1994), que pesquisaram taxas de mortalidade, recrutamento e crescimento para entender a fisionomia e dinâmica de uma floresta tropical montana na Austrália e, no Japão, Masaki (2004), estudou o efeito da forma de dois fragmentos florestais sobre os processos de dinâmica da comunidade arbórea. Na América do Sul, estudos de dinâmica de florestas tropicais já foram realizados no Brasil, Bolívia, Colômbia, Peru e Venezuela (PHILLIPS e GENTRY, 1994; NEBEL et al., 2001; HIGUCHI et al., 2004; USLAR et al., 2004; SAMPER e VALLEJO, 2007; PALLQUI et al., 2014). No Equador, estudos de dinâmica foram realizados em florestas tropicais úmidas por Phillips et al., (2004), e por Valencia et al. (2004). Na região sul do Equador, merecem destaque os estudos sobre dinâmica em florestas tropicais montanas realizados por

Korning e Balslev (1994), Madsen e Ollgard (1994) e Dislich et al. (2009), que apresentaram avanços no conhecimento sobre as mudanças que podem ser esperadas nessas florestas ao longo do tempo. Porém, nenhum desses estudos explorou a influência de fatores ambientais direcionando essas mudanças.

Estudos de dinâmica de comunidades florestais consistem no monitoramento e análise das mudanças na estrutura da floresta no decorrer do tempo. São importantes na distinção de mudanças naturais na floresta das provenientes da interferência antrópica (KORNIG e BALSLEV, 1994) e são, portanto, relevantes para a avaliação e manejo conservacionista dos remanescentes florestais (SHEIL, et al., 2000). Neste estudo, buscamos caracterizar a dinâmica das florestas tropicais do sul do Equador, localizadas em condições ambientais bastante distintas. Neste contexto, buscamos responder às seguintes questões: (i) As florestas estudadas estão se modificando ao longo do tempo em sua estrutura ou são estáveis? (ii) A composição florística das florestas estudadas está se modificando com o tempo ou é estável? e (iii) Os processos de dinâmica das comunidades arbóreas (mortalidade, recrutamento, crescimento) variam entre as florestas estudadas? iv) Diferenças nas taxas de mudanças entre essas florestas podem ser explicados por fatores de clima, solo e topografia?

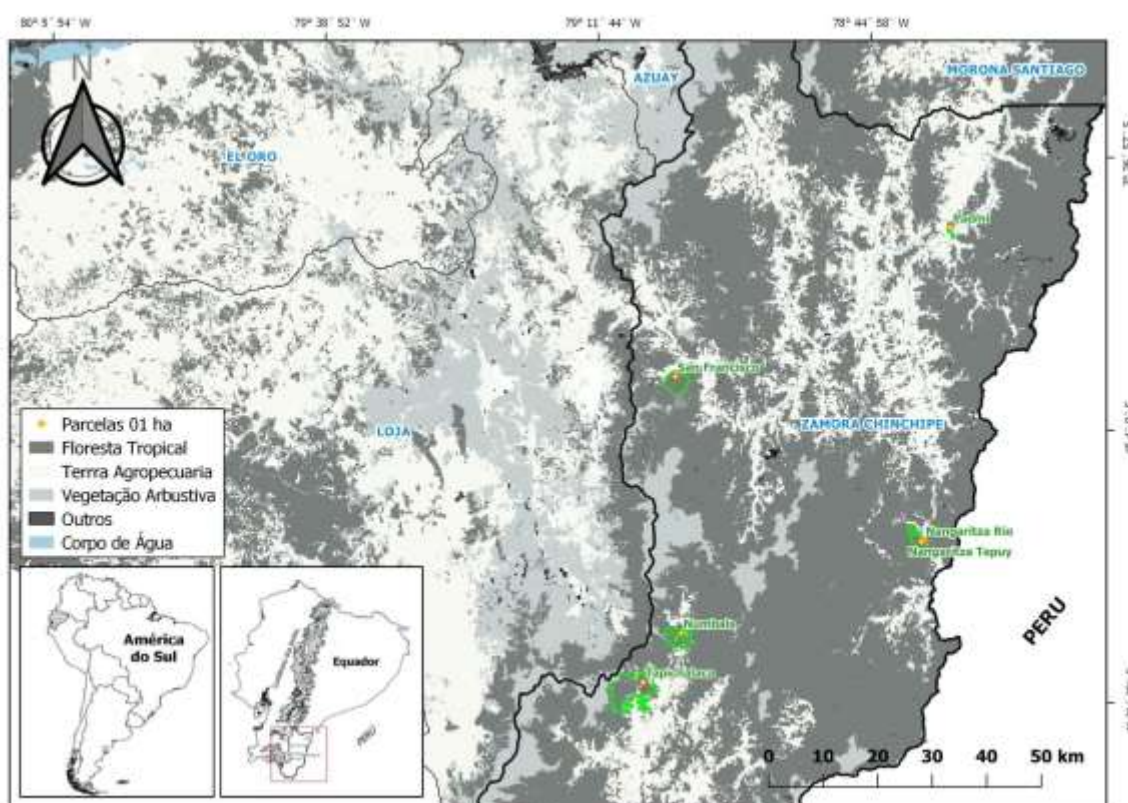
2.2 MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1 Caracterização das áreas de estudo

As áreas de estudo localizam-se na província de Zamora Chinchipe. Quatro áreas de estudo estão localizadas na face leste da Cordilheira Real dos Andes e duas estão na Cordilheira Sub-Andina do Cóndor, na bacia hidrográfica do Alto Nangaritza (Figura 2.1). As florestas tropicais do sul do Equador, de acordo como o mapa de vegetação do Equador continental (MAE, 2013), estão distribuídas nos seguintes ecossistemas: Floresta-sempreverde Pre-montana do sul da Cordilheira Oriental dos Andes, representada pela floresta El Padmi (PA); Floresta sempreverde montana sobre planaltos de Arenito da Cordilheira do Cóndor, representada pelas florestas Nangaritza Rio (NR) e Nangaritza Tepui (NT); Floresta sempreverde montana baixa do Sul da Cordilheira Oriental dos Andes, representada pela floresta de Numbala (NU) e Floresta sempreverde montana do Sul da Cordilheira dos Andes, representada pelas florestas San Francisco (SF) e Tapichalaca (TA).

As florestas da região de estudo são conhecidas localmente como Florestas Montanas ou de Neblina. No sul do Equador, os Andes formam um intrincado mosaico de sistemas montanhosos, alguns deles indo de norte a sul e outros de leste a oeste.

Figura 2.1 - Localização geográfica das seis áreas de estudo, distribuídas nas florestas tropicais montanas da província de Zamora Chinchipe, no sul do Equador: San Francisco (Reserva Biologica Estación San Francisco); Tapichalaca (Reserva Natural Tapichalaca); Numbala (Reserva Ecologica Numbala); Padmi (Estación Experimental El Padmi); Nangaritza Rio e Nangaritza Tepui (ambas na Área de Conservación de la Asociación de Trabajadores Autonomos San Miguel de las Orquídeas).



Neste ponto, os Andes setentrionais não apenas baixam, mas também perdem umidade ao redor da confluência do rio Chinchipe com os rios Marañón e Huancabamba (JOSSE et al., 2009). As áreas de estudo ocupam um total de 7.030,84 ha de floresta conservada, apresentam altitudes que variam entre os 900 e 2400 m de elevação, nas adjacências das coordenadas geográficas latitude 04°S e longitude 78°W. O clima varia entre as áreas de estudo, de modo que as florestas Padmi, Nangaritza Rio e Nangaritza Tepui, que ocupam as zonas montanhosas mais baixas, estão sob chuvas mais sazonais, temperaturas e taxas de evapotranspiração mais

elevadas do que as demais florestas. As florestas Numbala, San Francisco e Tapichalaca, que estão localizadas em maiores altitudes, apresentam menor sazonalidade das chuvas e temperaturas mais baixas. As propriedades físicas e químicas dos solos também variam entre os locais de estudo, assim como a topografia, representada pela altitude e declividade (caracterização mais detalhada é encontrada no Apêndice C). Todas as seis florestas encontram-se em áreas de conservação, com a vegetação protegida (sob proteção legal oferecida pelas leis ambientais do Equador), de modo que os distúrbios que podem afetar a dinâmica florestal geralmente são de origem natural (vendavais, deslizamentos de terra, quedas de árvores grandes). No entanto, essas florestas estão cada vez mais próximas da colonização, com forte pressão aos pequenos remanescentes, destacando-se entre as demais a parcela “El Padmi”, sob este aspecto.

O substrato geológico é bastante diferente entre as florestas estudadas. As duas parcelas de Nangaritza ocorrem em substrato de origem cretácea, em solos muito ácidos e com baixo teor de nutrientes, da Formação Hollín, embora a parcela de Nangaritza Tepui (a 1120 m de elevação) esteja no topo do planalto de arenito e a parcela do Rio Nangaritza (900 m) esteja abaixo do planalto, mas com solo arenoso em grande parte derivado da formação de arenito acima. Os planaltos de arenito da Cordilheira do Condor são chamados de “tepui andinos”, devido à sua semelhança com as montanhas de arenito ou “tepui” do Escudo das Guianas no sul da Venezuela e países adjacentes, e devido também às semelhanças florísticas entre os tepui andinos e os tepui do Escudo Guianense (NEILL et al, 2013). A parcela de São Francisco (2100 m) está localizada em substrato metamórfico (xisto micáceo) e as parcelas Tapichalaca (2400) e Numbala (1200 m) estão em substrato vulcânico terciário. Finalmente, a parcela Padmi (900 m) está localizada em sedimentos aluviais ou coluviais recentes no vale do Rio Zamora.

2.2.2. Amostragem da comunidade arbórea

Para o estudo da dinâmica das seis florestas, foram realizados dois inventários em parcelas permanentes, utilizando o método padronizado pela Rede Amazônica de Inventários Florestais – RAINFOR (PHILLIPS et al., 2016), que estabelece como critério de inclusão o DAP mínimo de 10 cm. O intervalo entre os dois inventários variou entre as florestas, razão pela qual as análises baseadas em taxas de mudança ou incrementos foram realizadas com base em valores anuais. O primeiro inventário

foi realizado no período de junho a agosto de 2004 na parcela San Francisco, de maio a novembro de 2006 nas parcelas Nangaritza Rio e Nangaritza Tepui, em agosto de 2007 na parcela El Padmi, e de maio a dezembro de 2008 nas parcelas Numbala e Tapichalaca. O segundo inventário foi realizado de setembro a dezembro de 2018 em todas as seis áreas. Em cada área de estudo foi demarcada uma parcela de 10.000 m² (100 m x 100 m), subdivididas em 25 parcelas de 20 m x 20 m). Em ambas as ocasiões de amostragem, todos os indivíduos com diâmetro à altura do peito (DAP; medido a 1,3 m de altura) maior ou igual a 10 cm foram etiquetados com plaquetas numeradas, medido o diâmetro com fita diamétrica e efetuada coleta de material botânico para sua posterior identificação (as amostras herborizadas encontram-se depositadas nos Herbários ECUAMZ da Universidade Estadual Amazonica e Hérbario LOJA da Universidade Nacional de Loja). Para atribuir o nome das espécies, gêneros e famílias botânicas, utilizou-se o Catálogo de Plantas Vasculares do Equador Continental (JØRGENSEN e LEÓN-YANÉZ, 1999). Espécies cuja taxonomia não se encontra resolvida foram mantidas em nível de gênero.

No segundo inventário, todos os indivíduos novos na amostragem, ou seja, que atingiram o DAP mínimo, também chamados de recrutas, foram etiquetados, medidos e identificados; os indivíduos sobreviventes foram mensurados novamente e os mortos registrados se encontrados caídos com exposição da base, em pé ou com tronco quebrado e desaparecidos (conforme HUBBELL e FOSTER, 1986; KORNING e BALSLEV, 1994). Alguns nomes botânicos usados no primeiro levantamento foram atualizados e algumas identificações corrigidas no segundo inventário. As espécies foram classificadas nas famílias reconhecidas pelo sistema do APG (2016), com suporte da atualização da flora do Equador e da página do Missouri Botanical Garden - MOBOT TROPICOS (www.tropicos.org).

2.2.3 Caracterização ambiental das áreas de estudo

Para as variáveis de solo coletamos amostras da camada superficial (0-20 cm de profundidade) em cinco pontos distribuídos sistematicamente em cada parcela de 1 ha, sendo quatro pontos nos vértices e um no centro. Em cada ponto, coletamos três amostras simples que foram misturadas e homogeneizadas para obtenção de uma amostra composta. As análises químicas e texturais foram realizadas no laboratório de solos da Faculdade de Agricultura e Recursos Naturais Renováveis da Universidade Nacional de Loja. Os procedimentos laboratoriais seguiram os métodos

propostos pelo Instituto Nacional de Investigações Agropecuárias (INIAP) para obter 14 variáveis de solo: pH H₂O, Corg, N, P, K, Ca²⁺, Mg²⁺, Fe²⁺, Al³⁺, Capacidade de Troca Catiônica (CTC), Matéria Orgânica (MO) e teores de Areia, Argila e Silte.

As variáveis de clima foram obtidas a partir de dados raster de elevação global (HIJMANS et al., 2005; WORLDCLIM, 2014). Para dados de precipitação utilizamos a Missão de Medição de Precipitação Tropical (TRMM) e para dados de temperatura usamos Temperatura da Superfície da Terra (LST). Os dados foram agrupados e modelados para um período de 10 anos de observação. As variáveis climáticas utilizadas nas análises foram as seguintes: Precipitação pluviométrica anual (mm), Evapotranspiração Real (mm por ano), Número de meses com precipitação acima de 300 mm (representando excesso de chuvas), Número de meses com precipitação acima da média, Número de meses com precipitação abaixo de 100 mm (representando deficiência hídrica). Para temperatura, utilizamos Temperatura média anual, Temperatura média do mês mais frio e Temperatura média do mês mais quente.

Os dados de declividade foram obtidos com auxílio de clinômetro, o valor expresso em porcentagem. Em terrenos íngremes, foi necessário medir a cada 2 e 5 m de distância. Para isso, utilizamos uma baliza marcada ao nível dos olhos do observador que fez a medição. A pessoa que realizou a medição posicionou-se no ponto 00 de uma subparcela (20 x 20 m) e visou a vara marcada que era posicionada por um assistente de campo localizado a 5 metros de distância. Em cada extremo de cada subparcela, foi medida a altitude, com um altímetro.

2.2.4 Análise de dados

2.2.4.1. Mudanças estruturais nas florestas ao longo do tempo

Para quantificar as mudanças de estrutura dentro de cada uma das florestas estudadas, utilizamos as diferenças entre os dois inventários em densidade e área basal dentro de cada comunidade.

Além disso, para visualizar mudanças na estrutura elaboramos histogramas de frequência por classes de diâmetro observadas em ambos os inventários dentro de cada floresta. Adotamos intervalos de classe de amplitudes crescentes para compensar a grande diminuição da densidade nas classes de tamanhos maiores, conhecida como distribuição no modelo exponencial negativo (o chamado J invertido),

típica das florestas tropicais (DURIGAN, 2012). As classes de DAP (cm) utilizadas foram: 10 a < 20, de 20 a < 30, de 30 a 50<, de 50 a < 80 e > 80 cm. Os parâmetros de estrutura tiveram suas distribuições comparadas entre as duas ocasiões de amostragem em cada floresta pelo teste-G (AYRES et al., 2007).

2.2.4.2. Mudanças na composição florística e fitossociologia das comunidades

As possíveis mudanças em cada comunidade entre as amostragens foram avaliadas com base nos parâmetros calculados de densidade e área basal, e a riqueza em número de espécies.

Os valores relativos de densidade, dominância (área basal) e frequência (porcentagem de parcelas em que ocorre a espécie) apresentados por todas as espécies nos dois levantamentos em cada floresta foram comparados através do teste não paramétrico G. O teste-G é aplicado a variáveis categóricas nominais (no caso, as espécies), permitindo que sejam comparadas contagens pequenas e testada a hipótese nula (H_0), ou seja, de que os valores relativos apresentados por diferentes amostras (no caso as diferentes ocasiões de amostragem) não diferem entre si ($p > 0,05$) (AYRES et al., 2007).

2.2.4.3. Parâmetros de dinâmica das comunidades

Calculamos as variáveis de dinâmica, expressas em número de indivíduos e em área basal das árvores, tanto para cada floresta como para cada classe de diâmetro e para as populações mais abundantes (> 5 indivíduos). Baseando-se em Sheil (1995) e Sheil et al. (1995, 2000), calculamos as taxas anuais médias de mortalidade (m , equação 1) e recrutamento (r , equação 2) de árvores individuais e taxas anuais médias de perda (p , equação 3) e ganho (g , equação 4) de área basal das árvores a partir das equações exponenciais:

$$m = 1 - (N_s / N_0)^{1/t}, \quad (1)$$

$$r = 1 - (1 - N_R / N_t)^{1/t}, \quad (2)$$

$$p = 1 - (AB_s / AB_0)^{1/t}, \quad (3)$$

$$g = 1 - [1 - (AB_R + AB_{INC})/AB_t]^{1/t}, \quad (4)$$

onde t é o tempo em anos entre as duas amostragens; N_0 e N_t são, respectivamente, as contagens inicial e final de árvores individuais; N_s e N_R , o número de árvores sobreviventes e recrutadas; AB_0 e AB_t , as áreas basais inicial e final das árvores; AB_s a área basal das sobreviventes (i.e. $AB_0 - AB$ das mortas, o decréscimo nas áreas basais); AB_R e AB_{INC} as áreas basais das árvores recrutadas e o incremento em área basal das árvores sobreviventes.

Também calculamos as taxas de mudança líquida entre as amostragens, em número de indivíduos (Ch_N) e em área basal (Ch_{AB}), conforme as equações 5 e 6 de Korning e Balslev (1994):

$$Ch_N = [(N_t/N_0)^{1/t} - 1] \times 100, \quad (5)$$

$$Ch_{AB} = [(AB_t/AB_0)^{1/t} - 1] \times 100. \quad (6)$$

Para comparar as variáveis de dinâmica: taxas de mortalidade e recrutamento anuais e as taxas de ganho e perda anuais em área basal entre as seis florestas de estudo foram ajustados Modelos Lineares Generalizados (GLM). Para todas as variáveis de dinâmica foram utilizados GLM, com distribuição *normal* e função de ligação *identity* (NELDER; WEDDERBURN, 1972). Em todas as análises por GLM realizadas com base nas variáveis de dinâmica foi utilizado o procedimento *genmod* (do Programa estatístico SAS – *Free Statistical Statistical Software*, SAS University Edition). Para as comparações das variáveis de dinâmica entre as florestas estudadas, utilizamos o teste de Tukey-Kramer (WESTFALL, et al., 1999). A qualidade dos ajustes de todos os GLM foi avaliada através da análise dos resíduos de Pearson padronizados.

Para melhor caracterizar cada uma das florestas estudadas, elaboramos diagramas de perfil real do estrato arbóreo (RICHARDS, 1996) nas duas ocasiões de amostragem, utilizando faixas de amostragem com as dimensões de 10 m x 100 m. Os diagramas de perfil permitem visualizar a distribuição espacial de indivíduos e espécies dentro da floresta e, neste caso, demonstram as mudanças ocorridas no intervalo de tempo entre os dois levantamentos.

Verificamos ainda a independência entre as frequências de indivíduos sobreviventes, mortos e recrutadas entre as florestas pelo teste-G. A diferença entre os números de recrutadas e mortos foi verificada por comparações entre contagens de Poisson (Z) (ZAR, 1996) para cada floresta. A proporção entre subparcelas onde

houve aumento e diminuição da área basal foi submetida a teste de aderência de qui-quadrado para uma amostra em cada floresta. Os resultados são apresentados para as espécies mais abundantes (> 5 indivíduos).

A dinâmica das árvores foi avaliada também por classe de diâmetro, conforme divisão de classes já explicada. As variações em cada classe foram verificadas pela contagem de indivíduos que não mudaram de classe, mortos, recrutas, imigrantes na classe (*ingrowth*) e emigrantes (*outgrowth*). Foram utilizados testes-G para verificar se as frequências de árvores vivas e de árvores mortas na segunda amostragem foram independentes das classes de diâmetro. A diferença entre o número de árvores ingressantes (recrutas + imigrantes) e árvores egressas (mortos + emigrantes) em cada classe de diâmetro foi verificada por comparações entre contagens de Poisson (Z) para cada floresta. Também foram avaliadas as dinâmicas das espécies mais abundantes da comunidade em cada floresta, sendo que o número de recrutas e mortos em cada uma das populações foi comparado por contagens de Poisson. A dependência das proporções das florestas com aumento ou redução da área basal das mesmas populações foi verificada por testes de qui-quadrado.

O crescimento das árvores de cada comunidade foi avaliado com base no Incremento Médio Anual (IMA) em DAP, calculado para todas as árvores de cada parcela. O IMA foi calculado pela média encontrada entre os valores de incremento no diâmetro dos troncos entre as duas medições, divididas pelo tempo (em anos) entre as amostragens. No cálculo do incremento médio anual, não foram consideradas as árvores recrutas e aqueles que sofreram quebra, morte parcial ou total no período do estudo.

Para comparar IMA de diâmetro entre as florestas foi ajustado um GLM com distribuição *normal* e função de ligação *identity* (NELDER e WEDDERBURN, 1972). Na análise por GLM, realizada com base na variável de crescimento, foi utilizado o procedimento *genmod* (do Programa estatístico SAS – *Free Statistical Statistical Software*, SAS University Edition) e para as comparações do IMA entre as florestas estudadas foi utilizado o teste de Tukey-Kramer (WESTFALL, et al., 1999). A qualidade do ajuste GLM foi avaliada através da análise dos resíduos de Pearson padronizados.

2.2.4.4. Influência de fatores ambientais na dinâmica das florestas estudadas

As variáveis utilizadas para caracterização da dinâmica das florestas estudadas foram: taxa de mortalidade anual (m), taxa de recrutamento anual (r), taxa de perda (p) e ganho (g) anual em área basal, e incremento médio anual em diâmetro (IMA). As variáveis da dinâmica foram obtidas em cada subparcela de 20 x 20 m dentro das seis florestas de estudo, exceto o IMA que foi calculado em cada parcela utilizando os indivíduos sendo uma réplica.

Para verificar o efeito das variáveis ambientais na dinâmica das florestas estudadas, realizamos modelos de regressão linear múltipla, utilizando o software R (R core team 2018), onde as variáveis resposta foram: taxa de mortalidade anual (m), taxa de recrutamento anual (r), taxa de perda (p) e ganho (g) anual em área basal, e incremento médio anual em diâmetro (IMA). As variáveis preditoras foram: Profundidade (cm), pH (acidez), Argila (Ag), capacidade de troca catiônica (CTC), Altitude, Declividade (%) e porcentagem de Matéria Orgânica (MO). Ou seja, as mesmas variáveis preditoras selecionadas para análise de correspondências canônicas (CCA, descritas no Capítulo 1). Os modelos foram selecionados por meio de *stepwise backward selection*, usando o *Akaike information criterion* (AIC). Obtivemos a qualidade do ajuste e investigamos a presença de *outliers* por meio de análise gráfica (QUINN e KEOUGH, 2002). Após a seleção dos melhores modelos, efetuamos partição hierárquica de variâncias, para determinar a contribuição independente de cada variável selecionada. Esta análise foi realizada usando o pacote *hier.part* no software R (WALSH e NALLY, 2013).

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Mudanças na estrutura e composição das comunidades

Na análise geral das mudanças de estrutura e riqueza nas seis florestas estudadas (Tabela 2.1), verificamos que a densidade foi reduzida, em média de 641 para 595 indivíduos ha^{-1} (-7,2%). A média dos valores de área basal, por outro lado, apresentou aumento irrisório, de 26,70 para 27,31 m^2ha^{-1} (+2,3%). A avaliação das frequências de mudança para os diferentes parâmetros (densidade, área basal e riqueza) pelo teste G exibiu independência das proporções (teste-G = 18,89; $p < 0,0044$; $gl = 6$), indicando que as mudanças não foram significativas. Além disso, não observamos padrão na direção das mudanças, com aumento em algumas

florestas e diminuição em outra para a mesma variável. Especificamente, o número de indivíduos diminuiu nas florestas Padmi, Numbala e San Francisco, em média 117 indivíduos, com redução máxima de 253 e mínimo de 29 indivíduos no período. As outras florestas – Nangaritza Rio, Nangaritza Tepui e Tapichalaca, apresentaram um leve incremento, em média de 25 indivíduos, com máximo de 56 e mínimo de 1. Enquanto isso, a área basal foi reduzida em apenas duas florestas (Padmi e San Francisco, com média de perda de $2,68 \text{ m}^2\text{ha}^{-1}$), sendo que as outras quatro florestas registraram aumento médio de $1,6 \text{ m}^2\text{ha}^{-1}$ (mínimo $0,50 \text{ m}^2\text{ha}^{-1}$ e máximo $2,70 \text{ m}^2\text{ha}^{-1}$).

Em se tratando de riqueza, apenas a floresta Tapichalaca apresentou aumento, com a entrada de cinco espécies no segundo levantamento. As demais florestas registraram saída de espécies, que variou de 2 a 18 espécies. As florestas Padmi e San Francisco apresentaram saída de espécies, diminuição em número de indivíduos e redução em área basal durante o período de monitoramento (Tabela 2.1).

Tabela 2.1 - Mudanças em densidade, área basal e riqueza, em seis florestas tropicais do Equador, durante um período total de observação entre 10 e 14 anos. NR = Nangaritza Rio, NT = Nangaritza Tepui, NU = Numbala, PA = Padmi, SF = San Francisco e TA = Tapichalaca.

	NR	NT	NU	PA	SF	TA	Média
Período de observação (anos)	12	12	10	11	14	10	---
Densidade							
Nº arvores inicial (ind ha^{-1})	683	536	614	621	1046	345	641
Nº arvores final (ind ha^{-1})	701	537	585	554	793	401	595
Nº arvores no intervalo do tempo	+18	+1	-29	-67	-253	+56	-46
Área Basal							
Área basal inicial ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$)	20,60	16,31	45,60	28,54	26,06	23,10	27
Área Basal final ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$)	22,47	16,81	46,89	27,80	24,12	25,80	27
Área Basal no intervalo do tempo	+1,87	+0,5	+1,29	-0,74	-1,94	+2,70	1
Número de espécies							
Nº total de espécies inicial	131	102	125	88	121	75	107
Nº total de espécies final	125	84	123	83	110	80	101
Nº total de espécies no intervalo do tempo	-6	-18	-2	-5	-11	+5	-8

A amostragem, nos dois levantamentos, totalizou 4796 árvores (3845 no primeiro inventário e 3571 no segundo), pertencentes a 451 espécies, 198 gêneros e 74 famílias botânicas. Entre os dois levantamentos, 14 novas espécies surgiram nas áreas de estudo, enquanto 59 espécies não foram registradas na segunda

amostragem (Apêndice H). Deste modo, a riqueza total do conjunto de áreas estudadas diminuiu de 437 para 392 espécies. As famílias Cardiopteridaceae, Ebenaceae e Rhamnaceae desapareceram das parcelas no segundo censo.

As diferenças nas proporções de número de indivíduos, área basal e frequência apresentadas pelas espécies entre os dois censos não foram significativas em nenhuma das áreas de estudo, aceitando-se H_0 em todos os casos, ou seja, as mudanças florísticas ocorridas nessas florestas no período de estudo não foram significativas pelo teste-G (Tabela 2.2).

Tabela 2.2 – Valores de teste-G comparando as proporções de número de indivíduos, área basal e frequência das espécies nos dois inventários em cada floresta no sul de Equador. NR = Nangaritza Rio, NT = Nangaritza Tepui, PA = Padmi, SF = San Francisco, NU = Numbala e TA = Tapichalaca.

Floresta	Tabelas de contingência	gl	Número de indivíduos		Área basal		Frequência das espécies	
			Teste-G	p-value	Teste-G	p-value	Teste-G	p-value
NR	142 x 2	141	27,29	1,00	30,22	1,00	27,32	1,00
NT	108 x 2	107	30,56	1,00	14,58	1,00	32,17	1,00
NU	133 x 2	132	25,98	1,00	5,74	1,00	22,26	1,00
PA	93 x 2	92	25,12	1,00	28,46	0,98	25,80	1,00
SF	130 x 2	129	25,98	1,00	19,13	1,00	25,30	1,00
TA	83 x 2	82	26,96	1,00	10,35	1,00	24,25	1,00

Na floresta Nangaritza Rio, como sugerido pelo teste-G (Tabela 2.3), a ordem hierárquica das espécies baseada em seus parâmetros de abundância alterou-se muito pouco (Tabela 2.3), para as 41 espécies mais abundantes, que correspondem a 74% em número total de indivíduos amostrados e 75% em área basal. O número de indivíduos aumentou em 23 espécies, não se alterou em seis espécies e diminuiu em 12 espécies, sendo *Nectandra* sp. a espécie que perdeu mais indivíduos, enquanto *Ladenbergia* sp. foi a espécie que ganhou mais indivíduos. *Aspidosperma megalocarpon* foi a espécie que perdeu mais área basal e *Chrysophyllum sanguinolentum* apresentou maior ganho em área basal num período de 12 anos de observação.

Tabela 2.3 - Parâmetros quantitativos das 41 espécies arbóreas mais abundantes da floresta Nangaritza Rio, inventariadas em 2006 e 2018, organizadas em ordem decrescente do número de indivíduos encontrados no ano de 2006, onde: N = número de indivíduos, D = diâmetro máximo em cm, AB = área basal em m² e P = número de subparcelas (20 x 20m) com ocorrência da espécie e (subscrições 06 e 18 correspondem aos anos dos levantamentos, 2006 e 2018 respectivamente). Valores pareados em negrito diferiram significativamente entre as duas ocasiões de amostragem pelo teste G ($\alpha = 0,05$).

Espécie	N₀₆	N₁₈	D₀₆	D₁₈	AB₀₆	AB₁₈	P₀₆	P₁₈
<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i>	122	123	46,40	49,66	4,15	4,60	25	24
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	27	18	51,00	56,98	1,19	0,89	15	9
<i>Nectandra</i> sp.	27	16	35,70	42,02	0,97	0,84	17	11
<i>Pagamea dudleyi</i>	26	31	21,40	27,69	0,47	0,73	17	17
<i>Dacryodes uruts-kunchae</i>	22	20	53,00	46,12	1,49	1,43	15	14
<i>Miconia</i> sp.	20	25	27,20	31,26	0,33	0,45	14	14
<i>Dystovomita paniculata</i>	17	14	31,00	31,51	0,47	0,42	10	8
<i>Ocotea</i> sp.	17	19	45,00	54,43	0,64	0,82	13	13
<i>Pseudolmedia laevigata</i>	17	17	41,90	47,14	0,55	0,61	9	12
<i>Helicostylis tomentosa</i>	16	19	31,20	31,74	0,36	0,52	11	11
<i>Aniba</i> sp.	14	15	39,00	34,06	0,61	0,51	7	6
<i>Macrolobium gracile</i>	14	14	33,70	28,84	0,38	0,39	10	10
<i>Ladenbergia</i> sp.	13	28	28,20	23,65	0,23	0,38	9	15
<i>Inga</i> sp.	12	12	40,00	20,56	0,43	0,22	10	11
<i>Meliosma</i> sp.	12	4	26,90	12,86	0,26	0,05	10	3
<i>Centronia laurifolia</i>	10	12	17,10	18,14	0,13	0,15	7	9
<i>Roucheria laxiflora</i>	10	6	16,60	19,23	0,14	0,11	7	5
<i>Elaeagia</i> sp.	9	11	15,10	18,40	0,11	0,18	7	7
<i>Ocotea aciphylla</i>	9	9	37,90	39,79	0,47	0,47	8	7
<i>Stilpnophyllum grandifolium</i>	9	3	21,40	17,57	0,17	0,06	5	3
<i>Chrysophyllum</i> sp.	8	8	20,50	28,01	0,12	0,18	5	5
<i>Arawakia weddelliana</i>	8	6	18,80	23,11	0,13	0,15	7	6
<i>Otoba parvifolia</i>	7	12	42,50	42,56	0,25	0,37	6	7
<i>Protium subserratum</i>	7	5	15,70	22,60	0,09	0,13	6	4
<i>Graffenrieda harlingii</i>	6	6	20,00	28,97	0,13	0,21	5	6
<i>Guatteria</i> sp.	6	10	35,80	38,20	0,17	0,28	6	10
<i>Tapirira guianensis</i>	6	7	42,00	49,97	0,31	0,49	5	6
<i>Aniba hostmanniana</i>	5	7	30,30	31,83	0,13	0,19	4	4
<i>Elaeagia karstenii</i>	5	11	20,30	26,10	0,11	0,22	3	8
<i>Euterpe precatoria</i>	5	6	14,00	15,22	0,06	0,07	4	5
<i>Micropholis guyanensis</i>	5	3	21,00	28,46	0,10	0,10	5	3
<i>Osteophloeum platyspermum</i>	5	6	37,70	47,24	0,17	0,39	5	6
<i>Trichilia</i> sp.	5	4	26,40	34,00	0,12	0,14	4	4
<i>Wettinia maynensis</i>	5	3	13,00	13,37	0,05	0,04	3	2
<i>Ladenbergia oblongifolia</i>	4	9	31,10	37,56	0,11	0,21	3	5
<i>Ocotea cernua</i>	4	5	20,10	28,20	0,08	0,17	3	4
<i>Phytopsis</i> sp.	4	5	14,20	27,06	0,05	0,13	2	3
<i>Endlicheria</i> sp.	3	5	17,90	23,05	0,04	0,10	3	5
<i>Aparisthmium cordatum</i>	2	7	15,00	16,62	0,03	0,10	1	4
<i>Inga acreana</i>	2	8	16,90	17,76	0,03	0,12	1	5
<i>Chrysochlamys bracteolata</i>	1	5	16,60	17,51	0,02	0,07	1	4

Na floresta Nangaritza Tepui (Tabela 2.4), a mudança na ordem hierárquica das espécies, baseada em seus parâmetros de abundância, foi mínima para as 27 espécies mais abundantes, que correspondem a 74% no número total de indivíduos amostrados e 79% em área basal. O número de indivíduos aumentou em 10 espécies, das espécies mais abundantes *Roucheria laxiflora* manteve o mesmo número de indivíduos nos dois levantamentos e houve diminuição no número de indivíduos em 16 espécies, sendo *Miconia* sp. a espécie que perdeu mais indivíduos e as espécies *Digomphia densicoma* e *Graffenrieda harlingii* as que ganharam mais indivíduos. A espécie que perdeu mais área basal foi *Purdiaea nutans* e a espécie que ganhou mais área basal foi *Digomphia densicoma*, ao longo de um período de 12 anos de observação.

Tabela 2.4 - Parâmetros quantitativos das 27 espécies arbóreas mais abundantes da floresta Nangaritza Tepui, inventariadas em 2006 e 2018, organizadas em ordem decrescente do número de indivíduos encontrados no ano de 2006, onde: N = número de indivíduos, D = diâmetro máximo em cm, AB = área basal em m² e P = número de subparcelas (20 x 20m) com ocorrência da espécie e (subscritções 06 e 18 correspondem aos anos dos levantamentos, 2006 e 2018 respectivamente). Valores pareados em negrito diferiram significativamente entre as duas ocasiões de amostragem pelo teste G ($\alpha = 0,05$).

Espécies	N₀₆	N₁₈	D₀₆	D₁₈	AB₀₆	AB₁₈	P₀₆	P₁₈
<i>Humiria balsamifera</i>	71	61	76,00	77,67	4,91	4,65	22	21
<i>Miconia</i> sp.	61	46	24,00	22,92	0,93	0,80	21	19
<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i>	28	23	32,90	52,84	0,78	0,82	8	9
<i>Digomphia densicoma</i>	26	51	43,00	43,29	0,70	1,45	14	21
<i>Purdiaea nutans</i>	24	13	31,00	20,12	0,48	0,20	10	7
<i>Hyeronima scabrída</i>	23	21	38,50	44,95	0,57	0,47	12	11
<i>Graffenrieda harlingii</i>	22	46	24,00	20,37	0,29	0,65	14	20
<i>Clusia</i> sp.	15	10	34,90	21,65	0,31	0,17	10	7
<i>Ocotea</i> sp.	14	10	33,00	26,42	0,42	0,30	10	8
<i>Macrobium gracile</i>	11	14	27,50	28,11	0,23	0,34	8	10
<i>Magnolia bankardiorum</i>	11	8	40,00	25,91	0,44	0,22	9	7
<i>Dystovomita paniculata</i>	9	8	35,20	22,92	0,26	0,18	8	6
<i>Euterpe precatória</i>	9	18	16,00	17,51	0,10	0,22	8	12
<i>Bonnetia paniculata</i>	8	11	46,40	51,66	0,43	0,63	5	6
<i>Myrcia subcordifolia</i>	8	7	24,60	16,81	0,18	0,09	6	5
<i>Podocarpus sprucei</i>	8	7	55,00	59,84	0,92	1,03	8	7
<i>Alchornea grandiflora</i>	7	5	18,00	23,24	0,10	0,13	5	3
<i>Alchornea triplinervia</i>	7	6	18,80	41,51	0,09	0,21	5	5
<i>Roucheria laxiflora</i>	7	7	28,50	20,05	0,20	0,13	6	4
<i>Byrsonima putumayensis</i>	6	4	22,10	26,10	0,15	0,15	5	3
<i>Pagamea dudleyi</i>	6	11	17,00	19,42	0,09	0,14	4	9
<i>Psidium</i> sp.	6	3	30,30	22,60	0,16	0,07	5	3
<i>Stilpnophyllum grandifolium</i>	6	3	16,60	19,86	0,08	0,06	3	2
<i>Sciodaphyllum "nangaritzanum"</i>	5	11	22,50	17,51	0,08	0,17	4	6
<i>Iriarteia deltoidea</i>	4	6	13,30	15,47	0,04	0,09	3	4
<i>Ternstroemia circumscissilis</i>	4	13	19,00	22,92	0,08	0,19	3	8
<i>Cybianthus peruvianus</i>	2	7	12,70	15,28	0,02	0,08	2	5

Na floresta Numbala, a ordem hierárquica das espécies baseada em seus parâmetros de abundância (Tabela 2.5) mudou pouco entre as 45 espécies mais abundantes, que correspondem a 76% no número total de indivíduos amostrados e 91% em área basal. O número de indivíduos aumentou em 12 espécies, manteve-se estável para oito espécies e diminuiu em 25 espécies. *Joosia aequatoria* foi a espécie que perdeu mais indivíduos, enquanto *Pourouma cecropiifolia*, *Myriocarpa stipitata* e *Palicourea amethystina* foram as que ganharam mais indivíduos. A espécie que perdeu mais área basal foi *Aniba* sp., enquanto *Retrophyllum rospigliosii* foi a espécie que ganhou mais área basal.

Tabela 2.5 - Parâmetros quantitativos das 45 espécies arbóreas mais abundantes da floresta Numbala, inventariadas em 2008 e 2018, organizadas em ordem decrescente do número de indivíduos encontrados no ano de 2008, onde: N = número de indivíduos, D = diâmetro máximo em cm, AB = área basal em m² e P = número de subparcelas (20 x 20m) com ocorrência da espécie e (subscrições 08 e 18 correspondem aos anos dos levantamentos: 2008 e 2018 respectivamente). Valores pareados em negrito diferiram significativamente entre as duas ocasiões de amostragem pelo teste G ($\alpha = 0,05$).

Espécies	N₀₈	N₁₈	D₀₈	D₁₈	AB₀₈	AB₁₈	P₀₈	P₁₈
<i>Retrophyllum rospigliosii</i>	30	29	145,47	147,63	17,35	18,03	19	19
<i>Handroanthus chrysanthus</i>	25	21	23,75	25,46	0,61	0,57	16	13
<i>Nectandra laurel</i>	23	20	40,62	43,74	0,84	0,87	11	12
<i>Hyeronima asperifolia</i>	22	20	64,94	68,12	1,22	1,18	14	13
<i>Prumnopitys hamsiana</i>	22	21	128,28	128,31	12,08	12,60	15	14
<i>Joosia aequatoria</i>	19	13	15,72	15,72	0,22	0,17	10	8
<i>Aegiphila cuatrecasasii</i>	18	19	23,24	24,32	0,33	0,33	14	14
<i>Psychotria epiphytica</i>	17	17	20,05	18,33	0,28	0,27	8	9
<i>Psychotria brachiata</i>	16	18	29,35	19,54	0,32	0,32	8	9
<i>Clidemia septuplinervia</i>	14	10	31,07	23,94	0,27	0,15	10	7
<i>Guarea kunthiana</i>	14	12	19,16	23,87	0,22	0,22	9	7
<i>Endlicheria sericea</i>	13	14	42,21	42,65	0,39	0,42	9	11
<i>Guatteria aff. decurrens</i>	13	13	36,48	37,31	0,44	0,38	8	10
<i>Piper obtusifolium</i>	13	8	15,44	15,60	0,14	0,10	10	8
<i>Morus insignis</i>	12	12	27,37	29,00	0,29	0,34	8	8
<i>Piptocoma discolor</i>	12	9	26,80	26,23	0,26	0,21	10	8
<i>Casearia obovalis</i>	11	10	23,81	25,72	0,21	0,21	10	9
<i>Nectandra lineata</i>	11	8	14,96	16,55	0,13	0,12	10	8
<i>Alchornea glandulosa</i>	10	12	38,77	40,68	0,34	0,44	8	7
<i>Inga acreana</i>	10	8	28,33	31,77	0,36	0,38	6	6
<i>Roupala montana</i>	10	12	52,84	52,97	0,63	0,67	8	9
<i>Cecropia montana</i>	9	9	46,60	48,13	0,42	0,54	8	7
<i>Myrcianthes rhopaloides</i>	9	9	47,62	47,68	0,40	0,42	8	8
<i>Myrcianthes</i> sp.	9	8	62,07	63,22	1,16	1,12	9	8
<i>Prunus huantensis</i>	9	5	33,80	34,50	0,21	0,17	7	4
<i>Trichilia</i> cf. <i>pallida</i>	9	7	22,28	24,76	0,15	0,14	7	5
<i>Weinmannia sorbifolia</i>	9	9	26,04	28,65	0,23	0,23	9	7
<i>Vochysia aurantiaca</i>	8	9	25,27	28,33	0,19	0,24	6	7

Espécies	N ₀₈	N ₁₈	D ₀₈	D ₁₈	AB ₀₈	AB ₁₈	P ₀₈	P ₁₈
<i>Clethra revoluta</i>	7	5	26,61	30,11	0,13	0,15	5	4
<i>Nectandra reticulata</i>	7	5	37,24	37,75	0,20	0,19	5	4
<i>Aniba</i> sp.	6	4	41,13	27,63	0,23	0,09	6	4
<i>Dendropanax</i> sp.	6	2	16,55	19,74	0,08	0,04	5	2
<i>Ficus insipida</i>	6	5	26,42	22,35	0,16	0,11	5	5
<i>Pourouma cecropiifolia</i>	6	9	27,82	34,95	0,15	0,26	5	7
<i>Pouteria capacifolia</i>	6	4	23,30	23,49	0,13	0,11	4	3
<i>Trichilia</i> sp.	6	6	20,31	27,57	0,11	0,18	5	5
<i>Aparisthium cordatum</i>	5	5	51,25	51,50	0,53	0,49	4	5
<i>Calatola costaricensis</i>	5	3	17,76	17,89	0,06	0,05	5	3
<i>Ficus maxima</i>	5	4	27,69	29,41	0,16	0,16	4	4
<i>Ilex</i> sp.	5	6	18,78	19,29	0,08	0,10	1	1
<i>Podocarpus oleifolios</i>	5	4	43,67	31,00	0,31	0,20	5	4
<i>Calyptanthus</i> cf. <i>paniculata</i>	4	5	12,86	14,39	0,04	0,06	3	4
<i>Myriocarpa stipitata</i>	4	7	14,13	19,10	0,05	0,11	3	5
<i>Palicourea amethystina</i>	4	7	18,33	20,12	0,07	0,10	3	6
<i>Pseudolmedia laevigata</i>	3	5	24,83	26,80	0,06	0,10	2	3

Na floresta Padmi, a ordem hierárquica das espécies baseada em seus parâmetros de abundância (Tabela 2.6) alterou-se pouco para as 36 espécies mais abundantes, que corresponderam a 82% no número total de indivíduos amostrados e 70% em área basal. O número de indivíduos aumentou em 11 espécies, em quatro espécies se manteve constante e diminuiu em 21 espécies. *Inga acreana* foi a espécie que perdeu mais indivíduos e *Iriarteia deltoidea* foi a espécie que ganhou mais indivíduos. *Trichilia guianensis* foi a espécie que perdeu mais área basal e *Iriarteia deltoidea* foi a espécie que ganhou mais área basal, num período de 11 anos de observação.

Tabela 2.6 - Parâmetros quantitativos das 36 espécies arbóreas mais abundantes da floresta Padmi, inventariadas em 2007 e 2018, organizadas em ordem decrescente do número de indivíduos encontrados no ano de 2007, onde: N = número de indivíduos, D = diâmetro máximo em cm, AB = área basal em m² e P = número de subparcelas (20 x 20m) com ocorrência da espécie e (subscrições 07 e 18 correspondem aos anos dos levantamentos, 2007 e 2018 respectivamente). Valores pareados em negrito diferiram significativamente entre as duas ocasiões de amostragem pelo teste G ($\alpha = 0,05$).

Espécies	N ₀₇	N ₁₈	D ₀₇	D ₁₈	AB ₀₇	AB ₁₈	P ₀₇	P ₁₈
<i>Grias peruviana</i>	82	93	32,15	31,13	1,62	1,85	24	23
<i>Iriarteia deltoidea</i>	79	95	25,88	21,52	1,85	2,29	23	24
<i>Sapium marmieri</i>	40	29	60,48	62,87	1,65	1,73	19	18
<i>Sorocea trophoides</i>	38	43	59,21	59,36	2,32	2,72	22	23
<i>Inga acreana</i>	27	12	38,20	38,71	1,05	0,52	15	10
<i>Aparisthium cordatum</i>	23	18	66,84	66,91	1,33	1,73	10	8
<i>Caryodendron orinocense</i>	19	17	31,13	32,69	0,76	0,62	10	8
<i>Cecropia marginalis</i>	18	5	41,38	26,42	0,72	0,15	11	5
<i>Inga edulis</i>	12	5	46,79	46,79	0,89	0,45	7	4

Espécies	N ₀₇	N ₁₈	D ₀₇	D ₁₈	AB ₀₇	AB ₁₈	P ₀₇	P ₁₈
<i>Pseudolmedia laevigata</i>	11	9	47,11	50,87	0,75	0,82	8	7
<i>Alchornea glandulosa</i>	10	7	36,29	37,31	0,27	0,26	9	6
<i>Guarea kunthiana</i>	10	10	47,75	53,48	0,49	0,62	9	8
<i>Wettinia maynensis</i>	10	15	17,51	19,26	0,20	0,31	9	10
<i>Dacryodes peruviana</i>	9	9	37,56	40,27	0,52	0,57	8	8
<i>Miconia calvescens</i>	9	4	24,19	25,85	0,19	0,11	8	3
<i>Cecropia montana</i>	8	0	43,13	0,00	0,57	0,00	5	0
<i>Clarisia racemosa</i>	8	9	56,02	60,80	0,94	1,07	7	8
<i>Batocarpus orinocensis</i>	7	9	16,55	18,46	0,09	0,15	4	6
<i>Guarea pterorhachis</i>	7	5	47,75	53,16	0,49	0,50	5	5
<i>Inga oerstediana</i>	7	4	73,21	88,81	0,88	0,98	5	4
<i>Pouteria capacifolia</i>	7	6	42,97	58,89	0,29	0,38	6	6
<i>Tapirira obtusa</i>	7	6	27,31	31,19	0,16	0,22	6	5
<i>Trichilia guianensis</i>	7	3	79,58	47,43	1,00	0,29	7	3
<i>Triplaris cumingiana</i>	7	4	18,62	18,88	0,12	0,06	5	3
<i>Simira cordifolia</i>	6	9	38,83	39,12	0,27	0,33	5	7
<i>Terminalia amazonia</i>	6	6	70,03	72,26	0,62	0,72	5	5
<i>Albizia</i> sp.	5	2	54,11	50,93	0,59	0,37	4	2
<i>Beilschmiedia</i> sp.	5	4	58,57	58,76	0,38	0,39	5	4
<i>Heliocarpus americanus</i>	5	1	46,63	28,65	0,35	0,06	4	1
<i>Inga</i> sp.	5	0	19,74	0,00	0,08	0,00	5	0
<i>Miconia quadripora</i>	5	2	22,28	17,95	0,12	0,04	4	2
<i>Naucleopsis amara</i>	5	10	30,40	35,81	0,22	0,36	5	5
<i>Annona dolichopetala</i>	5	5	41,86	44,56	0,50	0,43	5	5
<i>Ficus cuatrecasasiana</i>	4	5	31,19	61,31	0,13	0,41	4	5
<i>Pouteria caimito</i>	4	5	25,15	34,06	0,11	0,19	4	4
<i>Ficus insipida</i>	3	6	74,17	78,62	0,50	0,63	3	5

Na floresta San Francisco, a ordem hierárquica das espécies baseada em seus parâmetros de abundância (Tabela 2.7) alterou-se pouco para as 55 espécies mais abundantes, que corresponderam a 87% no número total de indivíduos inventariados e 89% da área basal. O número de indivíduos aumentou em nove espécies, se manteve em quatro espécies e diminuiu em 42 espécies. *Graffenrieda emarginata* foi a espécie que perdeu mais indivíduos e a espécie *Clusia alata* foi a que ganhou mais indivíduos. *Clusia* sp. foi a espécie que perdeu mais área basal e *Vismia tomentosa* foi a espécie que ganhou mais área basal no período de 14 anos de observação.

Na floresta Tapichalaca, a ordem hierárquica das espécies baseada em seus parâmetros de abundância (Tabela 2.8) apresentou mínima variação para as 28 espécies mais abundantes, que correspondem a 72% no número total de indivíduos amostrados e 83% em área basal. O número de indivíduos aumentou em 19 espécies, se manteve em cinco espécies e diminuiu em quatro espécies. A espécie que perdeu mais indivíduos foi *Nectandra laurel* e a espécie que ganhou mais indivíduos foi *Guarea kunthiana*. *Hyeronima asperifolia* foi espécie que perdeu mais área basal e

Guarea kunthiana foi a espécie que ganhou mais área basal, no período de dez anos entre os dois inventários.

Tabela 2.7 - Parâmetros quantitativos das 55 espécies arbóreas mais abundantes da floresta San Francisco, inventariadas em 2004 e 2018, organizadas em ordem decrescente do número de indivíduos encontrados no ano de 2004, onde: N = número de indivíduos, D = diâmetro máximo em cm, AB = área basal em m² e P = número de subparcelas (20 x 20m) com ocorrência da espécie e (subscrições 04 e 18 correspondem aos anos dos levantamentos, 2004 e 2018 respectivamente). Valores pareados em negrito diferiram significativamente entre as duas ocasiões de amostragem pelo teste G ($\alpha = 0,05$).

Espécie	N₀₄	N₁₈	D₀₄	D₁₈	AB₀₄	AB₁₈	P₀₄	P₁₈
<i>Clusia</i> sp.	93	75	51,30	40,74	2,84	2,36	22	21
<i>Graffenrieda emarginata</i>	78	55	33,50	36,00	1,52	1,26	16	15
<i>Alchornea grandiflora</i>	56	37	53,60	58,06	2,46	2,22	21	20
<i>Elaeagia karstenii</i>	46	34	21,70	23,62	0,68	0,60	18	16
<i>Vismia tomentosa</i>	42	40	44,80	60,00	1,08	1,70	12	13
<i>Prunus opaca</i>	38	17	32,20	24,64	0,67	0,33	18	12
<i>Clethra revoluta</i>	34	26	44,30	49,97	1,05	1,09	16	16
<i>Isertia krausei</i>	34	28	21,60	27,37	0,70	0,81	6	6
<i>Sciodaphyllum "gaylerianum" ind</i>	33	20	28,60	32,15	0,58	0,40	17	12
<i>Matayba ineleans</i>	32	17	19,80	22,09	0,45	0,29	16	11
<i>Hedyosmum goudotianum</i>	28	16	18,50	27,69	0,36	0,34	16	11
<i>Miconia</i> sp.	28	22	25,20	21,33	0,44	0,34	15	13
<i>Tibouchina lepidota</i>	26	4	28,50	24,19	0,57	0,12	8	3
<i>Podocarpus sprucei</i>	24	18	32,80	39,98	0,81	0,72	10	9
<i>Nectandra laevis</i>	19	14	29,10	29,28	0,43	0,42	10	8
<i>Purdiaea nutans</i>	15	12	32,90	28,78	0,39	0,26	8	5
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	14	10	32,10	26,74	0,35	0,26	9	7
<i>Inga striata</i>	14	11	32,50	37,56	0,44	0,44	9	8
<i>Naucleopsis francisci</i>	14	15	25,94	26,10	0,32	0,35	11	12
<i>Nectandra subbullata</i>	14	11	33,40	28,33	0,41	0,34	6	5
<i>Ocotea</i> sp.	14	12	35,00	36,03	0,43	0,44	9	9
<i>Hyeronima moritziana</i>	13	10	32,80	34,38	0,33	0,35	9	8
<i>Meriania rigida</i>	13	11	24,70	28,52	0,21	0,28	7	7
<i>Meliosma</i> sp.	12	7	51,40	43,74	0,65	0,30	10	7
<i>Alzatea verticillata</i>	11	9	63,30	64,14	1,21	1,25	6	5
<i>Myrcia</i> sp.	11	10	30,00	24,57	0,33	0,25	7	6
<i>Miconia jahnii</i>	9	6	12,80	17,44	0,09	0,09	6	5
<i>Miconia punctata</i>	9	6	16,00	19,48	0,11	0,12	5	5
<i>Ruagea pubescens</i>	9	7	24,50	34,98	0,20	0,24	7	6
<i>Symplocos peruviana</i>	9	9	28,60	30,11	0,20	0,22	7	8
<i>Calyptanthus pulchella</i>	8	11	23,40	27,98	0,17	0,22	5	7
<i>Pourouma minor</i>	8	9	43,80	48,38	0,50	0,58	7	6
<i>Weinmannia fagaroides</i>	8	2	16,10	11,84	0,12	0,02	8	2
<i>Cecropia montana</i>	7	6	14,30	23,24	0,09	0,12	6	5
<i>Eschweilera</i> sp.	7	3	28,50	21,01	0,15	0,08	7	3
<i>Magnolia zamorana</i>	7	6	47,70	53,35	0,27	0,33	5	5
<i>Nectandra</i> sp.	7	3	32,10	32,53	0,16	0,12	7	3
<i>Clusia ducoides</i>	6	2	22,70	32,47	0,09	0,11	3	1
<i>Endlicheria oreocola</i>	6	6	45,30	46,15	0,24	0,27	4	4
<i>Hyeronima oblonga</i>	6	5	16,30	16,36	0,08	0,08	5	5

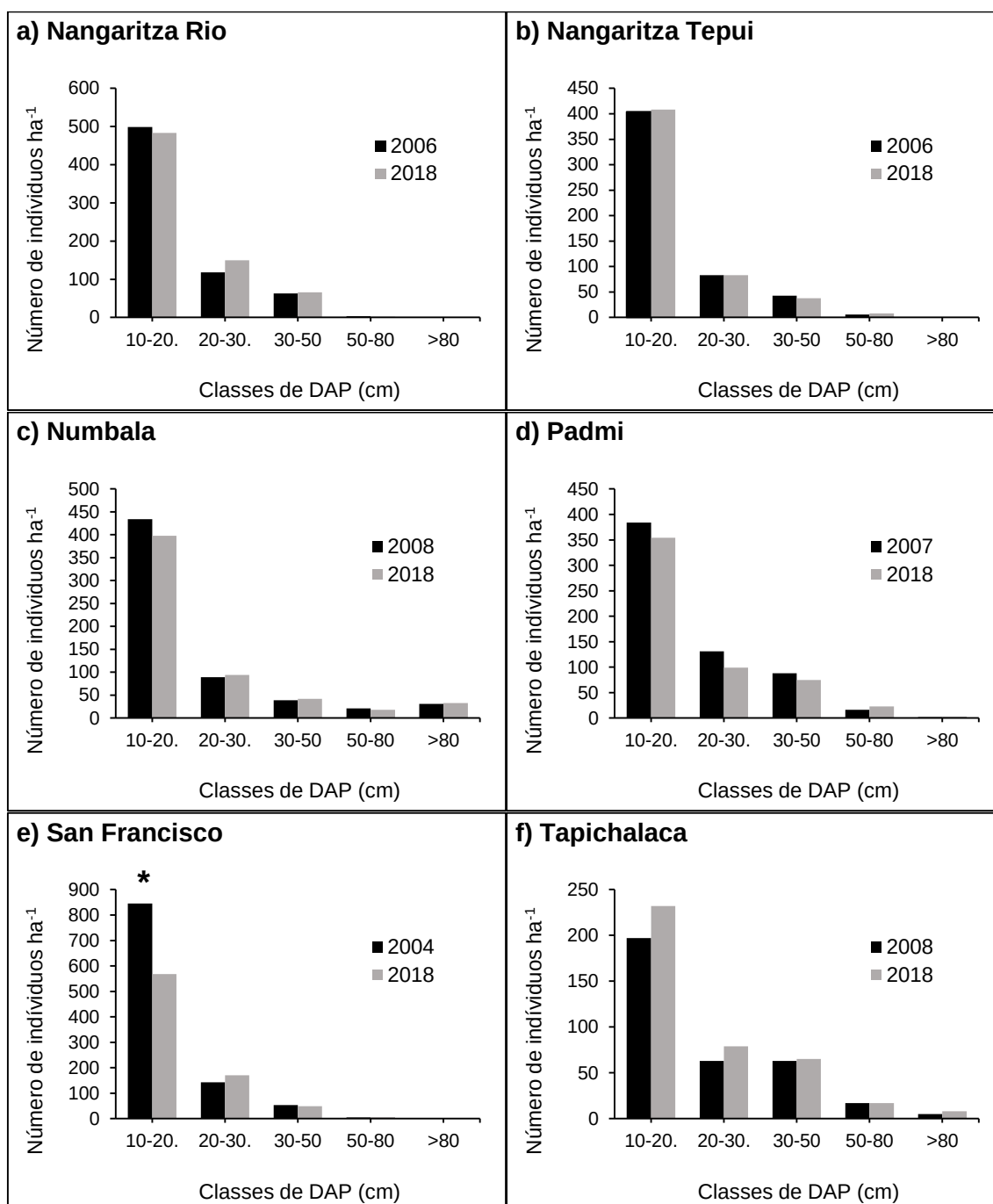
Espécie	N ₀₄	N ₁₈	D ₀₄	D ₁₈	AB ₀₄	AB ₁₈	P ₀₄	P ₁₈
<i>Ladenbergia franciscana</i>	6	1	19,50	12,54	0,11	0,01	5	1
<i>Myrsine latifolia</i>	6	6	20,70	21,39	0,09	0,12	4	5
<i>Prunus debilis</i>	6	5	20,50	22,09	0,11	0,12	6	5
<i>Critoniopsis aff. tungurahuae</i>	5	1	21,60	16,87	0,10	0,02	5	1
<i>Elaeagia utilis</i>	5	3	25,80	23,17	0,13	0,07	3	2
<i>Guarea subandina</i>	5	5	20,30	24,19	0,10	0,12	4	4
<i>Miconia obscura</i>	5	2	18,60	20,24	0,08	0,04	5	2
<i>Myrsine coriacea</i>	5	2	25,90	27,69	0,12	0,07	5	1
<i>Arawakia weddelliana</i>	5	4	18,80	15,15	0,08	0,06	3	3
<i>Hyeronima asperifolia</i>	4	10	21,30	21,96	0,08	0,14	3	7
<i>Trichilia maynasiana</i>	4	5	23,60	30,88	0,13	0,20	3	3
<i>Clusia alata</i>	3	10	10,80	18,14	0,03	0,13	3	6
<i>Clusia elliptica</i>	2	5	28,10	28,33	0,09	0,13	2	4
<i>Myrcia fallax</i>	1	6	20,00	22,41	0,03	0,12	1	4
<i>Palicourea amethystina</i>	0	5	0,00	12,80	0,00	0,05	0	3

Tabela 2.8 - Parâmetros quantitativos das 28 espécies arbóreas mais abundantes da floresta Tapichalaca, inventariadas num período de 10 anos, organizadas em ordem decrescente do número de indivíduos encontrados no ano de 2008, onde: N = número de indivíduos, D = diâmetro máximo em cm, AB = área basal em m² e P = número de subparcelas (20 x 20m) com ocorrência da espécie e (subscrições 08 e 18 correspondem aos anos dos levantamentos, 2008 e 2018 respectivamente).

Espécies	N ₀₈	N ₁₈	D ₀₈	D ₁₈	AB ₀₈	AB ₁₈	P ₀₈	P ₁₈
<i>Nectandra laurel</i>	24	20	51,57	53,79	1,55	1,50	11	10
<i>Hyeronima asperifolia</i>	21	19	79,58	71,62	2,24	1,87	12	12
<i>Miconia punctata</i>	21	25	41,38	35,97	0,57	0,74	13	15
<i>Cecropia montana</i>	20	22	49,97	54,11	1,28	1,73	15	17
<i>Guarea kunthiana</i>	19	25	79,58	83,08	1,28	1,76	12	14
<i>Inga oerstediana</i>	16	17	33,10	33,23	0,41	0,52	9	8
<i>Palicourea amethystina</i>	15	20	19,42	19,83	0,22	0,28	11	11
<i>Ficus insipida</i>	10	11	112,04	113,70	5,72	5,74	6	6
<i>Joosia umbelifera</i>	10	12	18,46	17,83	0,14	0,17	7	7
<i>Sciodaphyllum "tapichalacense"</i>	10	9	71,30	78,94	1,11	1,16	5	4
<i>Croton lechleri</i>	9	11	34,38	37,88	0,25	0,44	7	7
<i>Saurauia bullosa</i>	9	9	31,83	28,23	0,25	0,25	7	8
<i>Elaeagia karstenii</i>	8	13	42,02	45,68	0,25	0,43	5	6
<i>Endlicheria sp.</i>	8	8	50,93	55,70	0,41	0,44	6	6
<i>Hedyosmum goudotianum</i>	8	13	30,24	31,23	0,19	0,33	7	9
<i>Geissanthus vanderwerffi</i>	7	7	29,60	29,92	0,22	0,25	2	3
<i>Ruarea pubescens</i>	7	7	71,30	71,94	0,65	0,70	7	7
<i>Chrysochlamys bracteolata</i>	6	4	38,83	40,58	0,44	0,27	2	2
<i>Guarea pterorhachis</i>	6	6	73,85	75,44	1,11	1,35	5	5
<i>Guettarda hirsuta</i>	5	9	25,46	32,85	0,15	0,25	3	8
<i>Miconia sp.</i>	5	6	33,42	36,29	0,17	0,29	3	4
<i>Myrcianthes rhopaloides</i>	5	6	51,88	56,18	0,56	0,75	4	5
<i>Abatia parviflora</i>	4	6	19,42	22,12	0,08	0,15	4	4
<i>Aparisthium cordatum</i>	4	6	20,05	28,01	0,06	0,16	3	3
<i>Palicourea ovalis</i>	4	6	14,64	17,03	0,05	0,09	4	5
<i>Piper ecuadorese</i>	4	5	11,46	11,78	0,04	0,05	3	3
<i>Inga fendleriana</i>	2	5	39,47	39,53	0,14	0,19	2	2
<i>Graffenrieda emarginata</i>	1	5	14,64	19,10	0,02	0,11	1	4

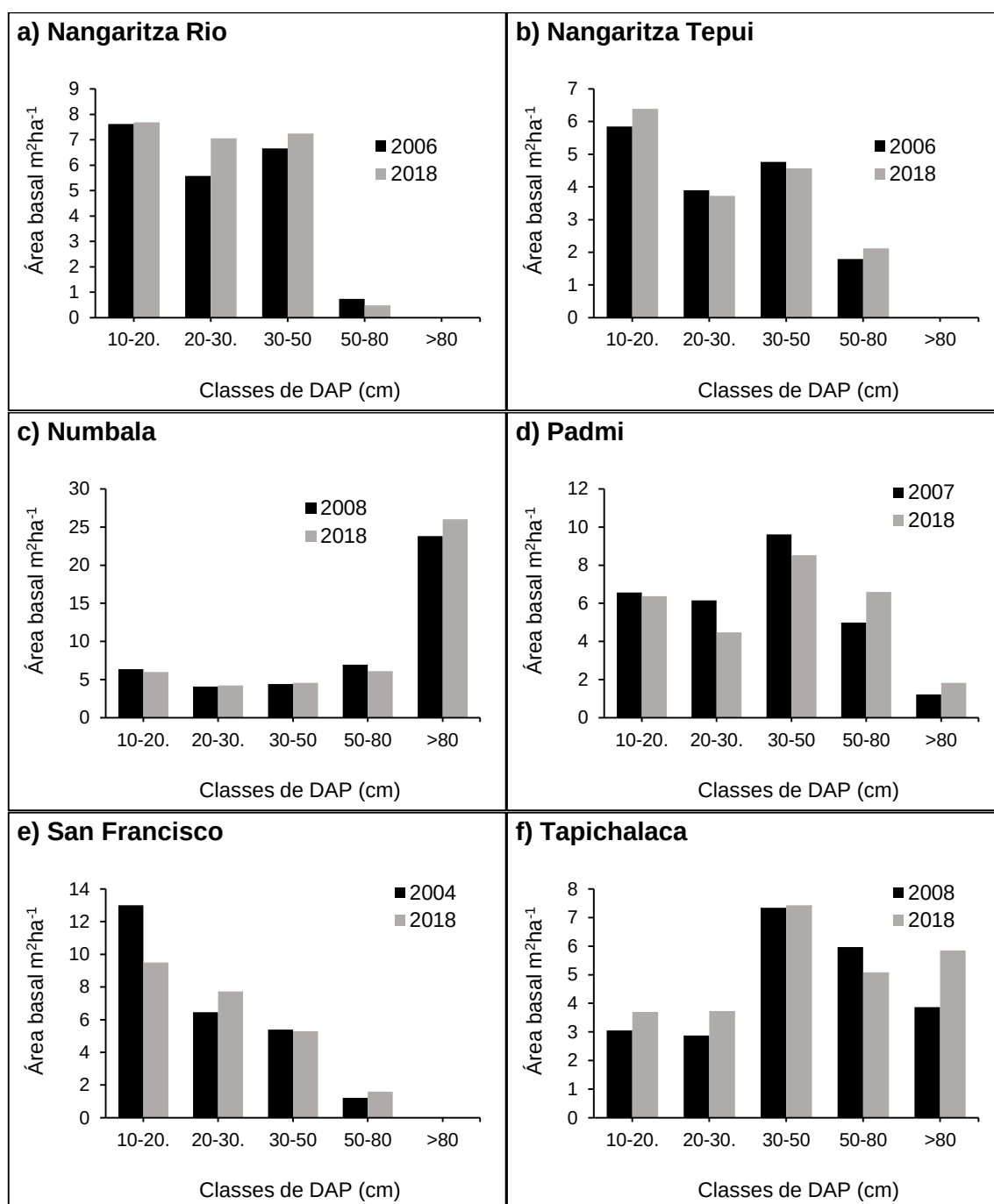
As mudanças temporais na distribuição dos indivíduos entre classes de tamanho diamétrico entre os dois inventários (Figura 2.2) foram significativas apenas na floresta San Francisco (Figura 2.2.e), com diminuição de cerca de 30% dos indivíduos na classe de menor tamanho.

Figura 2.2 - Distribuição das densidades de árvores por classes de diâmetro (DAP) em duas ocasiões de amostragem em cada uma de seis florestas tropicais do sul de Equador: Nangaritza Rio (a), Nangaritza Tepui (b), Numbala (c), Padmi (d), San Francisco (e) e Tapichalaca (f). Barras seguidas de asterisco diferiram significativamente entre as duas ocasiões de amostragem pelo teste G ($\alpha = 0,05$).



As mudanças na distribuição da área basal da floresta entre as classes de tamanho entre os dois inventários (Figura 2.3) não foram significativas em nenhuma das florestas estudadas, caracterizando estabilidade estrutural.

Figura 2.3 - Distribuição da área basal por classes de diâmetro (DAP) em duas ocasiões de amostragem, em cada uma das seis florestas tropicais do sul de Equador, Nangaritza Rio (a), Nangaritza Tepui (b), Numbala (c), Padmi (d), San Francisco (e) e Tapichalaca (f). Barras seguidas de asterisco diferiram significativamente entre as duas ocasiões de amostragem pelo teste G ($\alpha = 0,05$).



2.3.2 Dinâmica das florestas estudadas

O teste-G mostrou independência entre número de árvores mortas, sobreviventes e recrutas entre as florestas, quer seja com todas as florestas comparadas em conjunto ou duas a duas ($p < 0,001$), na maioria dos casos. Exceções ocorreram nas florestas Nangaritza Rio, Nangaritza Tepui e Numbala, nas quais observou-se associação entre as árvores mortas e recrutas. O número de árvores mortas foi significativamente maior que o de recrutas em todas as florestas estudadas ($p < 0,05$).

Os parâmetros de dinâmica (Tabela 2.9) apresentaram diferenças significativas ($p < 0,05$) entre as florestas em algumas comparações. Comparando as taxas anuais de rotatividade do número de árvores entre as florestas, verificou-se que Nangaritza Tepui diferiu significativamente das outras florestas. Porém, quando comparadas as taxas anuais de mortalidade entre as florestas observou-se que Nangaritza Tepui apresentou diferença significativa em relação às florestas Nangaritza Rio, Numbala e Tapichalaca, mas não diferiu das florestas Padmi e San Francisco (Tabela 2.9). A taxa anual de recrutamento diferiu entre Nangaritza Tepui e as demais, exceto Tapichalaca (Tabela 2.9).

Em todas as florestas as perdas superaram os ganhos em área basal, exceto em Tapichalaca, em que houve um leve aumento de biomassa num período de 10 anos. Na floresta Numbala, a perda em área basal no mesmo período foi muito pequena, indicando estabilidade (Tabela 2.9). As perdas e ganhos em área basal foram balanceados nas florestas Nangaritza Rio e Padmi.

Ao analisar os parâmetros de dinâmica na comunidade de árvores em cada classe diamétrica nas florestas estudadas (Tabela 2.10), encontramos diferenças significativas entre o número de egressos (mortes + emigrantes) e ingressantes (recrutas + imigrantes) somente na primeira classe de diâmetro em todas as florestas, onde os egressos superaram os ingressantes nas florestas Nangaritza Rio, Numbala, Padmi e San Francisco, enquanto nas outras duas florestas ocorreu o contrário. Na floresta Nangaritza Tepui, houve diferença significativa entre o número de egressos e ingressantes também na segunda classe (20 a 30 cm) de DAP. A floresta Padmi apresentou diferenças significativas entre os egressos e ingressantes na segunda e terceira classes de diâmetro.

Tabela 2.9 - Parâmetros de dinâmica das seis florestas tropicais no sul de Equador, no período de observação entre 10 e 14 anos, baseado no número de árvores e área basal dos indivíduos >10 cm de DAP (valores entre parênteses representam frequências esperadas em tabelas de contingência e valores entre colchetes as médias do parâmetro nas subparcelas de 20 x 20 m). Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ao nível de 5% de significância ($P>0,05$) pelo teste de Tukey-Kramer.

	Nangaritza Rio	Nangaritza Tepui	Numbala	Padmi	San Francisco	Tapichalaca
Número de						
árvores:						
Inicial (ind ha ⁻¹)	683	536	614	621	1.046	345
Final (ind ha ⁻¹)	701	537	585	554	793	401
Mudança líquida	+2,6	+0,2	-4,7	-10,8	-24,2	+16,2
Sobreviventes	482 (493)	326 (408)	487 (389)	419 (413)	626 (663)	280 (255)
Mortas	201 (249)	210 (255)	127 (145)	202 (226)	420 (442)	65 (97)
Recrutas	219 (171)	211 (166)	98 (79)	135 (111)	167 (145)	121 (89)
Taxa de mortalidade λ (% ano ⁻¹)	2,86 [3,13] b	4,06 [4,89] a*	2,29 [2,28] b	3,52 [3,64] ab	3,50 [3,60] ab	2,07 [2,04] b
Taxa de recrutamento λ (% ano ⁻¹)	3,07 [3,15] b	4,07 [4,42] a*	1,82 [1,89] c	2,51 [2,61] bc	1,64 [1,68] c	3,53 [3,63] ab
Área basal:						
Inicial (m ² ha ⁻¹)	20,60	16,31	45,60	28,54	26,06	23,10
Final ((m ² ha ⁻¹)	22,47	16,81	46,89	27,80	24,12	25,80
Mudança líquida (%)	+9,1	+3,1	+2,8	-2,6	-7,4	+11,7
Mortas (m ² ha ⁻¹)	6,61	5,98	3,21	8,47	9,75	3,46
Decréscimo nos sobreviventes ((m ² ha ⁻¹)	1,35	1,84	0,66	3,77	3,02	0,86
Recrutas (m ² ha ⁻¹)	4,01	2,97	1,15	2,16	2,23	2,08
Aumento sobreviventes ((m ² ha ⁻¹)	3,22	2,35	1,94	3,02	1,08	3,56
Taxa de perda (% ano ⁻¹)	3,99 [2,64] ab	5,30 [3,25] a*	0,88 [0,84] c	4,97 [2,97] a	4,70 [2,79] ab	2,05 [1,49] bc
Taxa de ganho (% ano ⁻¹)	3,19 [2,64] ab	3,11 [3,31] a*	0,68 [0,87] c	1,86 [1,98] abc	1,05 [1,05] bc	2,43 [3,18] a

Tabela 2.10 - Dinâmica da comunidade arbórea entre os dois inventários em cada uma das seis florestas, por classes de diâmetro. Esp: frequência esperada baseada na distribuição do primeiro inventário por classe, m : taxa de mortalidade em % ano⁻¹, Emig: emigrantes, Rec: recrutas, Imig: imigrantes, seguidos de comparações de Poisson entre contagens de saídas (mortos + emigrantes) e entradas (recrutas + imigrantes).

Classe de DAP (cm)	Número de árvores			Mortos			Emig.	Rec.	Imig.	Cont. Poisson	
	Início	Final	Esp.	Nº	Esp.	m	Nº	Nº	Nº	Z	p
Nangaritza Rio											
10-20	499	483	484,61	147	135,68	4,50	65	196	0	21,23	0,0001
20-30	118	150	132,26	31	53,33	-0,94	20	18	65	2,19	ns
30-50	63	66	63,66	21	10,48	0,27	1	5	20	1,37	ns
50-80	3	2	2,47	2	1,52	3,32	0	0	1	0,00	Ns
>80	0	0	0	0	0		0	0	0	0,00	Ns
Total	683	701		201			86	219	86		
Nangaritza Tepui											
10-20	404	408	405,62	155	147,63	5,46	43	202	0	17,52	0,0001
20-30	83	83	82,92	38	52,02	0,84	10	8	40	4,04	0,0445
30-50	43	38	40,46	15	9,17	1,24	4	1	13	2,00	ns
50-80	6	8	7	2	1,18	-2,43	0		4	0,03	ns
>80	0	0	0	0	0		0	0	0	0,00	ns
Total	536	537		210			57	211	57		
Numbala											
10-20	434	398	426,06	103	97,94	3,56	29	96	0	17,27	0,0001
20-30	89	94	93,71	16	25,45	-0,33	9	2	28	1,49	ns
30-50	39	42	41,48	7	3,31	-0,74	0	0	10	0,15	ns
50-80	21	18	20	1	1	1,53	2	0	0	0,00	ns
>80	31	33	32,77	0	0	-0,63	0	0	2	0,00	ns
Total	614	585	0	127			40	98	40		
Padmi											
10-20	384	354	390,04	121	115,45	4,74	38	129	0	18,47	0,0001
20-30	131	99	121,56	53	64,58	3,07	20	6	35	12,24	0,0005
30-50	88	75	86,15	25	18,06	1,44	10	0	23	4,68	0,0305
50-80	16	23	20,61	2	3,37	-3,35	1	0	10	0,02	ns
>80	2	3	6,64	1	0,53	-3,75	0	0	1	0,18	ns
Total	621	554		202			69	135	69		
San Francisco											
10-20	845	568	803,7	347	335,78	5,10	92	162	0	112,21	0,0001
20-30	143	170	178,03	54	75,15	-1,03	14	5	90	3,75	ns
30-50	53	49	58,02	17	8,41	0,56	3	0	16	1,93	ns
50-80	5	6	6,26	2	1	-1,31	0	0	3	0,02	ns
>80	0	0	0	0	0		0	0	0	0,00	ns
Total	1046	793		420			109	167	109		
Tapichalaca											
10-20	197	232	198,4	45	37,36	4,76	31	111	0	3,97	0,0463
20-30	63	79	65,67	7	20,69	-1,34	14	7	30	0,66	ns
30-50	63	65	59,2	10	5,73	0,16	6	3	15	0,92	ns
50-80	17	17	15,72	3	1,22	0,00	3	0	6	0,21	ns
>80	5	8	6,01	0	0	-4,81	0	0	3	0,00	ns
Total	345	401		65			54	121	54		

Ao analisar as populações mais abundantes em cada floresta (Tabelas 2.11 – 2.16, Figuras 2.6 – 2.11), observamos que a grande maioria das espécies não apresentou mudanças significativas no número de indivíduos mortos e recrutas, predominando reduções em densidade. Aproximadamente 30% das espécies registradas nas florestas Nangaritza Rio, Numbala e Tapichalaca, 20% nas florestas Nangaritza Tepui e Padmi e 10% na floresta San Francisco apresentaram proporção significativamente diferente entre subparcelas (20 x 20m), com aumento ou diminuição da área basal da espécie e em todas elas o padrão foi a ocorrência de aumento.

Tabela 2.11 - Dinâmica das 41 populações arbóreas mais abundantes amostradas nos anos de 2006 e 2018 na floresta Nangaritza Rio no sul de Equador, para número de árvores e área basal, onde: N = número de indivíduos (subscrições 06 e 18 correspondem aos anos dos levantamentos), M = mortos, R = recrutas, Z e p = contagens de Poisson e significância para M e R, AB = área basal, Pab+ = número de subparcelas (20 x 20 m) com área basal crescente, Pab- = com área basal decrescente, χ^2 e p = teste qui-quadrado para homogeneidade na distribuição de Pab+ e Pab-.

Espécies	N ₀₆	N ₁₈	M	R	Z	p	AB ₀₆	AB ₁₈	Pab+	Pab-	χ^2	P
<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i> (7)	122	123	24	25	2,0	ns	4,15	4,60	7	18	4,8	*
<i>Aspidosperma megalocarpon</i> (3)	27	18	10	1	0,3	ns	1,19	0,89	11	6	1,47	ns
<i>Nectandra</i> sp. (28)	27	16	11	0	0,0	ns	0,97	0,84	7	6	0,08	ns
<i>Pagamea dudleyi</i> (33)	26	31	6	11	1,4	ns	0,47	0,73	2	17	11,8	***
<i>Dacryodes uruts-kunchae</i> (10)	22	20	4	2	0,0	ns	1,49	1,43	4	12	4,0	*
<i>Miconia</i> sp. (26)	20	25	8	13	1,5	ns	0,33	0,45	5	12	2,9	ns
<i>Dystovomitia paniculata</i> (12)	17	14	7	4	0,0	ns	0,47	0,42	5	6	0,1	ns
<i>Ocotea</i> sp. (30)	17	19	6	8	0,6	ns	0,64	0,82	4	11	3,3	ns
<i>Pseudolmedia laevigata</i> (36)	17	17	5	5	0,1	ns	0,55	0,61	3	9	3,0	ns
<i>Helicostylis tomentosa</i> (19)	16	19	1	4	0,5	ns	0,36	0,52	1	10	7,4	**
<i>Aniba</i> sp. (2)	14	15	4	5	0,2	ns	0,61	0,51	3	4	0,1	ns
<i>Macrobium gracile</i> (24)	14	14	4	4	0,1	ns	0,38	0,39	2	10	5,3	*
<i>Ladenbergia</i> sp. (22)	13	28	4	19	6,0	*	0,23	0,38	3	14	7,1	**
<i>Inga</i> sp. (21)	12	12	4	4	0,1	ns	0,43	0,22	4	10	2,6	ns
<i>Meliosma</i> sp. (25)	12	4	8	0	0,0	ns	0,26	0,05	8	2	3,6	*
<i>Centronia laurifolia</i> (5)	10	12	5	7	0,5	ns	0,13	0,15	4	7	0,82	ns
<i>Roucheria laxiflora</i> (38)	10	6	7	3	0,0	ns	0,14	0,11	5	4	0,11	ns
<i>Elaeagia</i> sp.	9	11	2	4	0,2	ns	0,11	0,18	1	7	4,5	*
<i>Ocotea aciphylla</i>	9	9	1	1	0,2	ns	0,47	0,47	1	7	4,5	*
<i>Stilpnophyllum grandifolium</i> (40)	9	3	7	1	0,3	ns	0,17	0,06	5	1	2,7	ns
<i>Chrysophyllum</i> sp.	8	8	0	0	0,0	ns	0,12	0,18	0	5	0,0	ns
<i>Arawakia weddelliana</i>	8	6	5	3	0,2	ns	0,13	0,15	4	5	0,1	ns
<i>Otoba parvifolia</i> (32)	7	12	1	6	1,4	ns	0,25	0,37	1	7	4,5	*
<i>Protium subserratum</i> (35)	7	5	2	0	0,0	ns	0,09	0,13	2	4	0,7	ns
<i>Graffenrieda harlingii</i>	6	6	1	1	0,18	ns	0,13	0,21	1	4	7,36	**
<i>Guatteria</i> sp. (18)	6	10	2	6	0,9	ns	0,17	0,28	1	10	7,4	**
<i>Tapirira guianensis</i> (41)	6	7	0	1	0,0	ns	0,31	0,49	0	6	0,0	ns
<i>Aniba hostmanniana</i>	5	7	0	2	0,0	ns	0,13	0,19	0	4	0,0	ns
<i>Elaeagia karstenii</i>	5	11	0	6	0,0	ns	0,11	0,22	0	8	0,0	ns
<i>Euterpe precatoria</i> (13)	5	6	1	2	0,0	ns	0,06	0,07	2	3	0,2	ns
<i>Micropholis guyanensis</i> (27)	5	3	3	1	0,2	ns	0,10	0,10	2	3	0,2	ns
<i>Osteophloeum platyspermum</i> (31)	5	6	0	1	0,0	ns	0,17	0,39	0	6	0,0	ns
<i>Trichilia</i> sp.	5	4	2	1	0,2	ns	0,12	0,14	1	4	1,8	ns
<i>Wettinia maynensis</i>	5	3	2	0	0,0	ns	0,05	0,04	2	1	0,3	ns

Espécies	N ₀₆	N ₁₈	M	R	Z	p	AB ₀₆	AB ₁₈	Pab+	Pab-	χ^2	P
<i>Ladenbergia oblongifolia</i> (22)	4	9	1	6	1,4	ns	0,11	0,21	0	5	0,0	ns
<i>Ocotea cernua</i>	4	5	0	1	0,0	ns	0,08	0,17	0	4	0,0	ns
<i>Phytopsis</i> sp.	4	5	0	1	0,0	ns	0,05	0,13	0	3	0,0	ns
<i>Endlicheria</i> sp.	3	5	0	2	0,0	ns	0,04	0,10	0	5	0,0	ns
<i>Aparisthium cordatum</i>	2	7	0	5	0,0	ns	0,03	0,10	0	4	0,0	ns
<i>Inga acreana</i> (21)	2	8	0	6	0,0	ns	0,03	0,12	0	5	0,0	ns
<i>Chrysochlamys bracteolata</i> (6)	1	5	0	4	0,0	ns	0,02	0,07	0	4	0,0	ns

Figura 2.6 – Diagrama de perfil estrutural vertical da floresta Nangaritzza Rio num transecto de 10 m x 100 m (dentro da parcela de 1 hectare), representando indivíduos com DAP ≥ 10 cm. Árvores mortas de cor cinza, árvores recrutadas de cor amarela e árvores sobreviventes de cor branca. Os números na figura correspondem aos números entre parêntesis associados ao nome da espécie na Tabela 2.11.

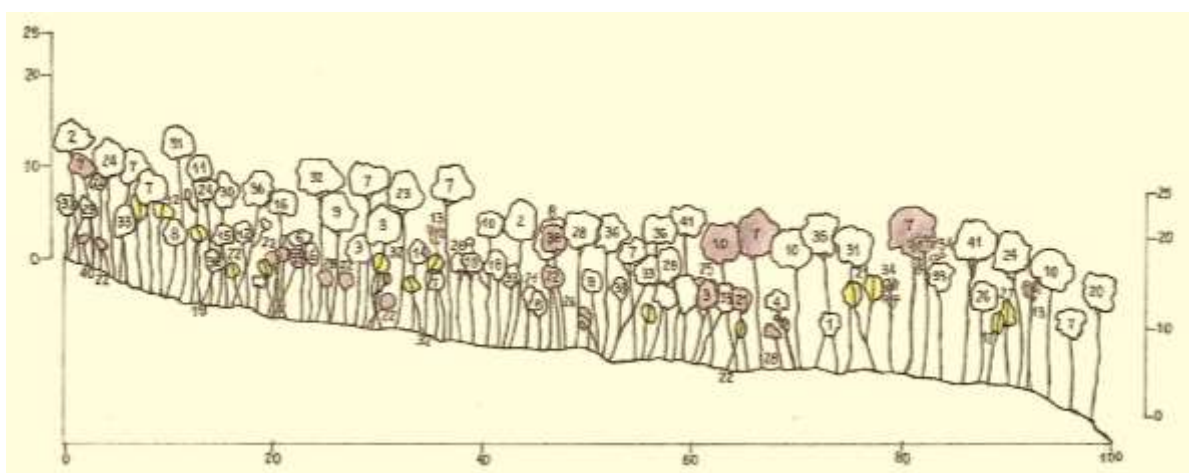


Tabela 2.12 - Dinâmica das 27 populações arbóreas mais abundantes amostradas nos anos de 2006 e 2018 na floresta Nangaritzza Tepui no sul de Equador, para número de árvores e área basal, onde: N = número de indivíduos (subscrições 06 e 18 correspondem aos anos dos levantamentos), M = mortos, R = recrutadas, Z e p = contagens de Poisson e significância para M e R, AB = área basal, Pab+ = número de subparcelas (20 x 20 m) com área basal crescente, Pab- = com área basal decrescente, χ^2 e p = teste qui-quadrado para homogeneidade na distribuição de Pab+ e Pab-.

Espécies	N ₀₆	N ₁₈	M	R	Z	p	AB ₀₆	AB ₁₈	Pab+	Pab-	χ^2	p
<i>Humiria balsamifera</i> (14)	71	61	15	5	0,0	ns	4,91	4,65	7	15	2,9	ns
<i>Miconia</i> sp. (9)	61	46	31	16	0,4	ns	0,93	0,80	11	12	0,0	ns
<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i> (4)	28	23	7	2	0,1	ns	0,78	0,82	1	8	5,4	*
<i>Digomphia densicoma</i> (8)	26	51	3	28	13,0	***	0,70	1,45	0	21	0,0	ns
<i>Purdiaea nutans</i> (25)	24	13	18	7	0,0	ns	0,48	0,20	5	5	0,0	ns
<i>Hyeronima scabrida</i> (15)	23	21	12	10	0,4	ns	0,57	0,47	8	6	0,3	ns
<i>Graffenrieda harlingii</i> (13)	22	46	9	33	9,6	**	0,29	0,65	3	16	9,6	**
<i>Clusia</i> sp. (5)	15	10	9	4	0,0	ns	0,31	0,17	6	5	0,1	ns
<i>Ocotea</i> sp. (27)	14	10	6	2	0,1	ns	0,42	0,30	4	6	0,4	ns
<i>Macrobium gracile</i> (17)	11	14	0	3	0,0	ns	0,23	0,34	0	10	0,0	ns
<i>Magnolia bankardiorum</i> (18)	11	8	4	1	0,3	ns	0,44	0,22	3	7	1,6	ns
<i>Dystovomitia paniculata</i> (9)	9	8	3	2	0,0	ns	0,26	0,18	3	6	1,0	ns
<i>Euterpe precatoria</i> (10)	9	18	2	11	3,3	ns	0,10	0,22	0	12	0,0	ns
<i>Bonnetia paniculata</i> (3)	8	11	2	5	0,5	ns	0,43	0,63	1	5	2,7	ns
<i>Myrcia subcordifolia</i>	8	7	4	3	0,0	ns	0,18	0,09	3	5	0,5	Ns
<i>Podocarpus sprucei</i> (22)	8	7	1	0	0,0	ns	0,92	1,03	1	7	4,5	*

Espécies	N ₀₆	N ₁₈	M	R	Z	p	AB ₀₆	AB ₁₈	Pab+	Pab-	x ²	p
<i>Alchornea grandiflora</i>	7	5	3	1	0,2	ns	0,10	0,13	2	3	0,2	ns
<i>Alchornea triplinervia</i> (1)	7	6	4	3	0,0	ns	0,09	0,21	2	5	1,3	ns
<i>Rouchea laxiflora</i>	7	7	2	2	0,0	ns	0,20	0,13	2	4	0,7	ns
<i>Byrsonima putumayensis</i>	6	4	2	0	0,0	ns	0,15	0,15	2	3	0,2	ns
<i>Pagamea dudleyi</i> (21)	6	11	2	7	1,3	ns	0,09	0,14	1	8	5,4	*
<i>Psidium</i> sp.	6	3	3	0	0,0	ns	0,16	0,07	2	3	0,2	ns
<i>Stilpnophyllum grandifolium</i>	6	3	3	0	0,0	ns	0,08	0,06	2	1	0,3	ns
<i>Sciadophyllum "nangaritzanum"</i> (26)	5	11	3	9	1,6	ns	0,08	0,17	1	5	2,7	ns
<i>Iriartea deltoidea</i>	4	6	0	2	0,0	ns	0,04	0,09	0	4	0,0	ns
<i>Ternstroemia circumscissilis</i> (28)	4	13	1	10	3,8	ns	0,08	0,19	1	7	4,5	*
<i>Cybianthus peruvianus</i> (6)	2	7	1	6	1,4	ns	0,02	0,08	0	5	0,0	ns

Figura 2.7 – Diagrama de perfil estrutural vertical da floresta Nangaritz Tepui num transecto de 10 m x 100 m (dentro da parcela de 1 hectare), indivíduos > 10 cm de DAP. Árvores mortas de cor cinza, árvores recrutadas de cor amarela e árvores sobreviventes de cor branca. Os números na figura correspondem aos números entre parêntesis associados ao nome da espécie na Tabela 2.12.

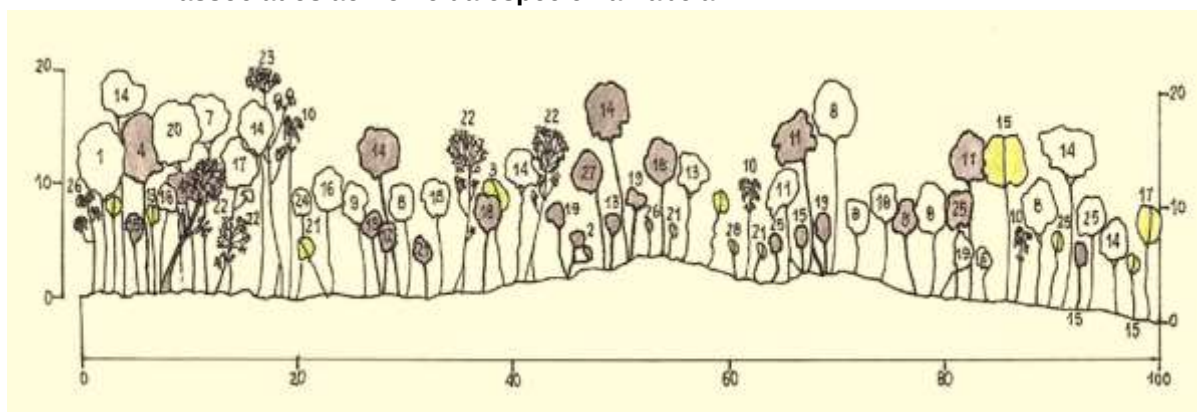


Tabela 2.13 - Dinâmica das 45 populações arbóreas mais abundantes amostradas nos anos de 2008 e 2018 na floresta Numbala no sul de Equador, para número de árvores e área basal, onde: N = número de indivíduos (subscrições 08 e 18 correspondem aos anos dos levantamentos), M = mortos, R = recrutadas, Z e p = contagens de Poisson e significância para M e R, AB = área basal, Pab+ = número de subparcelas (20 x 20 m) com área basal crescente, Pab- = com área basal decrescente, x² e p = teste qui-quadrado para homogeneidade na distribuição de Pab+ e Pab-.

Espécies	N ₀₈	N ₁₈	M	R	Z	p	AB ₀₈	AB ₁₈	Pab+	Pab-	x ²	p
<i>Retrophyllum rospigliosii</i> (29)	30	29	1	0	0,0	ns	17,35	18,03	1	18	15,2	***
<i>Handroanthus chrysanthus</i> (14)	25	21	5	1	0,3	ns	0,61	0,57	5	10	1,7	ns
<i>Nectandra laurel</i> (21)	23	20	6	3	0,0	ns	0,84	0,87	4	9	1,9	ns
<i>Hyeronima asperifolia</i> (15)	22	20	3	1	0,2	ns	1,22	1,18	3	10	3,8	*
<i>Prumnopitys hamsiana</i> (26)	22	21	1	0	0,0	ns	12,08	12,60	1	14	11,3	***
<i>Joosia aequatoria</i> (6)	19	13	10	4	0,0	ns	0,22	0,17	8	3	2,3	ns
<i>Aegiphila cuatrecasasii</i> (1)	18	19	2	3	0,1	ns	0,33	0,33	2	13	8,1	**
<i>Psychotria epiphytica</i>	17	17	2	2	0,0	ns	0,28	0,27	2	7	2,8	ns
<i>Psychotria brachiata</i> (7)	16	18	2	4	0,2	ns	0,32	0,32	2	8	3,6	*
<i>Clidemia septuplinervia</i>	14	10	6	2	0,1	ns	0,27	0,15	5	6	0,1	ns
<i>Guarea kunthiana</i>	14	12	2	0	0,0	ns	0,22	0,22	2	7	2,8	ns
<i>Endlicheria sericea</i> (8)	13	14	1	2	0,0	ns	0,39	0,42	1	10	7,4	**
<i>Guatteria aff. decurrens</i> (13)	13	13	3	3	0,0	ns	0,44	0,38	2	8	3,6	*
<i>Piper obtusifolium</i>	13	8	6	1	0,3	ns	0,14	0,10	5	6	0,1	ns
<i>Morus insignis</i>	12	12	0	0	0,0	ns	0,29	0,34	0	8	0,0	ns

Espécies	N ₀₈	N ₁₈	M	R	Z	p	AB ₀₈	AB ₁₈	Pab+	Pab-	x ²	p
<i>Piptocoma discolor</i> (23)	12	9	5	2	0,1	ns	0,26	0,21	4	6	0,4	ns
<i>Casearia obovalis</i> (4)	11	10	3	2	0,0	ns	0,21	0,21	3	8	2,3	ns
<i>Nectandra lineata</i>	11	8	3	0	0,0	ns	0,13	0,12	2	8	3,6	*
<i>Alchornea glandulosa</i>	10	12	2	4	0,2	ns	0,34	0,44	1	7	4,5	*
<i>Inga acreana</i>	10	8	3	1	0,2	ns	0,36	0,38	2	5	1,3	ns
<i>Roupala montana</i> (30)	10	12	0	2	0,0	ns	0,63	0,67	0	8	0,0	ns
<i>Cecropia montana</i> (5)	9	9	1	1	0,2	ns	0,42	0,54	1	7	4,5	*
<i>Myrcianthes rhopaloides</i> (18)	9	9	1	1	0,2	ns	0,40	0,42	1	7	4,5	*
<i>Myrcianthes</i> sp.	9	8	1	0	0,0	ns	1,16	1,12	1	8	5,4	*
<i>Prunus huantensis</i> (27)	9	5	5	1	0,3	ns	0,21	0,17	4	3	0,1	ns
<i>Trichilia</i> cf. <i>pallida</i> (32)	9	7	2	0	0,0	ns	0,15	0,14	2	5	1,3	ns
<i>Weinmannia sorbifolia</i> (34)	9	9	2	2	0,0	ns	0,23	0,23	2	7	2,8	ns
<i>Vochysia aurantiaca</i> (35)	8	9	1	2	0,0	ns	0,19	0,24	1	6	3,6	*
<i>Clethra revoluta</i>	7	5	2	0	0,0	ns	0,13	0,15	2	3	0,2	ns
<i>Nectandra reticulata</i>	7	5	2	0	0,0	ns	0,20	0,19	2	3	0,2	ns
<i>Aniba</i> sp. (2)	6	4	3	1	0,2	ns	0,23	0,09	3	4	0,1	ns
<i>Dendropanax</i> sp.	6	2	4	0	0,0	ns	0,08	0,04	3	2	0,2	ns
<i>Ficus insipida</i> (10)	6	5	1	0	0,0	ns	0,16	0,11	1	3	1,0	ns
<i>Pourouma cecropiifolia</i> (25)	6	9	0	3	0,0	ns	0,15	0,26	0	7	0,0	ns
<i>Pouteria capacifolia</i> (1)	6	4	2	0	0,0	ns	0,13	0,11	2	2	0,0	ns
<i>Trichilia</i> sp.	6	6	0	0	0,0	ns	0,11	0,18	0	5	0,0	ns
<i>Aparisthium cordatum</i>	5	5	1	1	0,2	ns	0,53	0,49	1	4	1,8	ns
<i>Calatola costaricensis</i> (3)	5	3	2	0	0,0	ns	0,06	0,05	2	3	0,2	ns
<i>Ficus maxima</i> (11)	5	4	1	0	0,0	ns	0,16	0,16	1	3	1,0	ns
<i>Ilex</i> sp.	5	6	0	1	0,0	ns	0,08	0,10	0	1	0,0	ns
<i>Podocarpus oleifolios</i> (24)	5	4	1	0	0,0	ns	0,31	0,20	1	4	1,8	ns
<i>Calyptanthes</i> cf. <i>paniculata</i>	4	5	0	1	0,0	ns	0,04	0,06	0	4	0,0	ns
<i>Myriocarpa stipitata</i>	4	7	0	3	0,0	ns	0,05	0,11	0	5	0,0	ns
<i>Palicourea amethystina</i> (22)	4	7	0	3	0,0	ns	0,07	0,10	0	6	0,0	ns
<i>Pseudolmedia laevigata</i>	2	5	0	3	0,0	ns	0,06	0,10	0	3	0,0	ns

Figura 2.8 – Diagrama de perfil estrutural vertical da floresta Numbala num transecto de 10 m x 100 m (dentro da parcela de 1 hectare), indivíduos > 10 cm de DAP. Árvores mortas de cor cinza, árvores recrutas de cor amarela e árvores sobreviventes de cor branca. Os números na figura correspondem aos números entre parêntesis associados ao nome da espécie na Tabela 2.13.

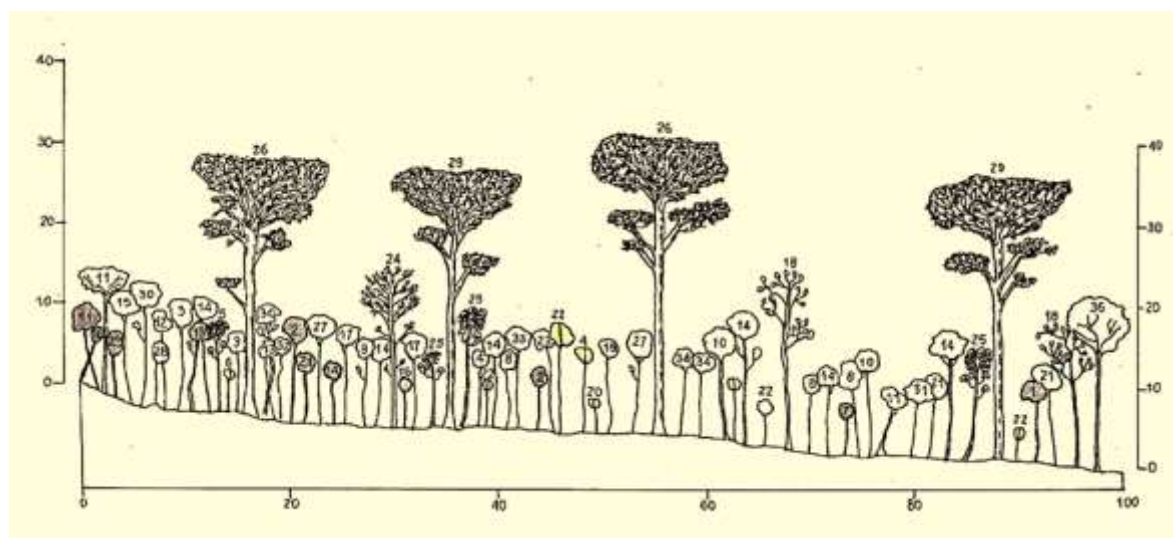


Tabela 2.14 - Dinâmica das 36 populações arbóreas mais abundantes amostradas nos anos de 2007 e 2018 na floresta Padmi no sul de Equador, para número de árvores e área basal, onde: N = número de indivíduos (subscrições 07 e 18 correspondem aos anos dos levantamentos), M = mortos, R = recrutadas, Z e p = contagens de Poisson e significância para M e R, AB = área basal, Pab+ = número de subparcelas (20 x 20 m) com área basal crescente, Pab- = com área basal decrescente, χ^2 e p = teste qui-quadrado para homogeneidade na distribuição de Pab+ e Pab-.

Espécies	N ₀₇	N ₁₈	M	R	Z	p	AB ₀₇	AB ₁₈	Pab+	Pab-	χ^2	p
<i>Grias peruviana</i> (11)	82	93	12	23	3,7	ns	1,62	1,85	6	18	6,0	*
<i>Iriartea deltoidea</i> (14)	79	95	23	39	5,9	*	1,85	2,29	10	15	1,0	ns
<i>Sapium marmieri</i> (23)	40	29	14	3	0,0	ns	1,65	1,73	7	13	1,8	ns
<i>Sorocea trophoides</i> (27)	38	43	4	9	1,3	ns	2,32	2,72	1	22	19,2	***
<i>Inga acreana</i> (13)	27	12	15	0	0,0	ns	1,05	0,52	10	5	1,7	ns
<i>Aparisthium cordatum</i> (2)	23	18	5	0	0,0	ns	1,33	1,73	2	8	3,6	*
<i>Caryodendron orinocense</i> (5)	19	17	5	3	0,0	ns	0,76	0,62	4	7	0,8	ns
<i>Cecropia marginalis</i>	18	5	14	1	0,3	ns	0,72	0,15	8	4	1,3	ns
<i>Inga edulis</i>	12	5	7	0	0,0	ns	0,89	0,45	4	3	0,1	ns
<i>Pseudolmedia laevigata</i> (21)	11	9	2	0	0,0	ns	0,75	0,82	2	6	2,0	ns
<i>Alchornea glandulosa</i>	10	7	3	0	0,0	ns	0,27	0,26	3	6	1,0	ns
<i>Guarea kunthiana</i>	10	10	3	3	0,0	ns	0,49	0,62	3	8	2,3	ns
<i>Wettinia maynensis</i> (33)	10	15	2	7	1,3	ns	0,20	0,31	2	10	5,3	*
<i>Dacryodes peruviana</i> (8)	9	9	0	0	0,0	ns	0,52	0,57	0	8	0,0	ns
<i>Miconia calvescens</i> (16)	9	4	6	1	0,3	ns	0,19	0,11	6	3	1,0	ns
<i>Cecropia montana</i> (7)	8	0	8	0	0,0	ns	0,57	0,00	5	0	0,0	ns
<i>Clarisia racemosa</i> (15)	8	9	1	2	0,0	ns	0,94	1,07	1	8	5,4	*
<i>Batocarpus orinocensis</i>	7	9	0	2	0,0	ns	0,09	0,15	0	6	0,0	ns
<i>Guarea pterorhachis</i> (9)	7	5	3	1	0,2	ns	0,49	0,50	3	3	0,0	ns
<i>Inga oerstediana</i>	7	4	3	0	0,0	ns	0,88	0,98	2	3	0,2	ns
<i>Pouteria capacifolia</i> (20)	7	6	2	1	0,2	ns	0,29	0,38	1	6	3,6	*
<i>Tapirira obtusa</i> (4)	7	6	2	1	0,2	ns	0,16	0,22	2	5	1,3	ns
<i>Trichilia guianensis</i> (17)	7	3	5	1	0,3	ns	1,00	0,29	5	2	1,3	ns
<i>Triplaris cumingiana</i> (30)	7	4	5	2	0,1	ns	0,12	0,06	4	2	0,7	ns
<i>Simira cordifolia</i> (24)	6	9	0	3	0,0	ns	0,27	0,33	0	7	0,0	ns
<i>Terminalia amazonia</i> (28)	6	6	0	0	0,0	ns	0,62	0,72	0	5	0,0	ns
<i>Albizia</i> sp. (1)	5	2	3	0	0,0	ns	0,59	0,37	2	2	0,0	ns
<i>Beilschmiedia</i> sp. (3)	5	4	1	0	0,0	ns	0,38	0,39	1	4	1,8	ns
<i>Heliocarpus americanus</i> (12)	5	1	4	0	0,0	ns	0,35	0,06	3	1	1,0	ns
<i>Inga</i> sp.	5	0	5	0	0,0	ns	0,08	0,00	5	0	0,0	ns
<i>Miconia quadripora</i>	5	2	3	0	0,0	ns	0,12	0,04	3	1	1,0	ns
<i>Naucleopsis amara</i> (19)	5	10	0	5	0,0	ns	0,22	0,36	0	5	0,0	ns
<i>Rollinia dolichopetala</i> (22)	5	5	2	2	0,0	ns	0,50	0,43	2	5	1,3	ns
<i>Ficus cuatrecasasiana</i> (10)	4	5	0	1	0,0	ns	0,13	0,41	0	5	0,0	ns
<i>Pouteria caimito</i> (18)	4	5	0	1	0,0	ns	0,11	0,19	0	4	0,0	ns
<i>Ficus insipida</i>	3	6	0	3	0,0	ns	0,50	0,63	0	5	0,0	ns

Figura 2.9 – Diagrama de perfil estrutural vertical da floresta Padmi num transecto de 10 m x 100 m (dentro da parcela de 1 hectare), indivíduos > 10 cm de DAP. Árvores mortas de cor cinza, árvores recrutas de cor amarela e árvores sobreviventes de cor branca. Os números na figura correspondem aos números entre parêntesis associados ao nome da espécie na Tabela 2.14.

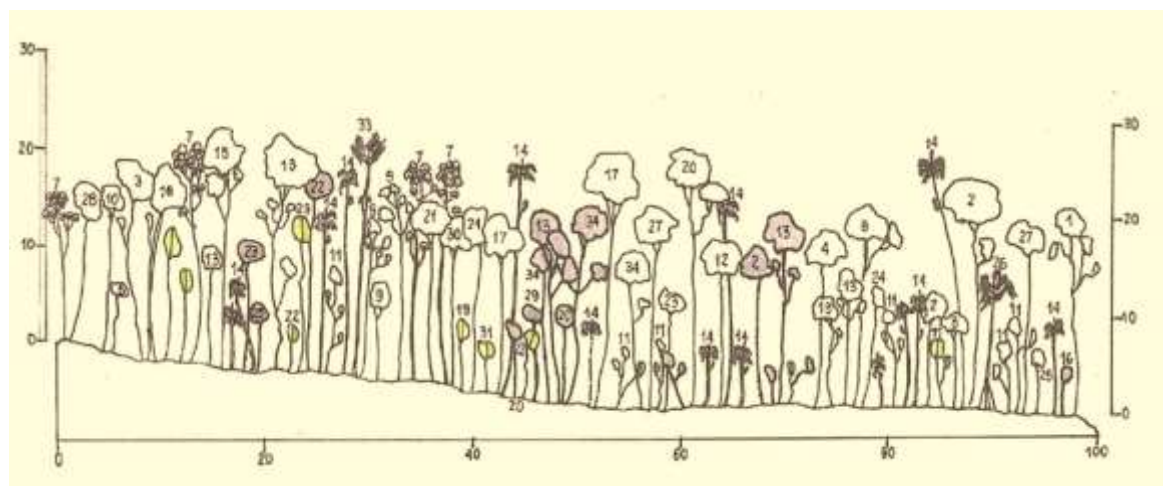


Tabela 2.15 - Dinâmica das 55 populações arbóreas mais abundantes amostradas nos anos de 2004 e 2018 na floresta San Francisco no sul de Equador, para número de árvores e área basal, onde: N = número de indivíduos (subscrições 04 e 18 correspondem aos anos dos levantamentos), M = mortos, R = recrutas, Z e p = contagens de Poisson e significância para M e R, AB = área basal, Pab+ = número de subparcelas (20 x 20 m) com área basal crescente, Pab- = com área basal decrescente, χ^2 e p = teste qui-quadrado para homogeneidade na distribuição de Pab+ e Pab-.

Espécies	N ₀₄	N ₁₈	M	R	Z	p	AB ₀₄	AB ₁₈	Pab+	Pab-	χ^2	p
<i>Clusia</i> sp. (8)	93	75	36	18	0,4	ns	2,84	2,36	12	11	0,0	ns
<i>Graffenrieda emarginata</i> (12)	78	55	42	19	0,4	ns	1,52	1,26	8	9	0,1	ns
<i>Alchornea grandiflora</i> (1)	56	37	20	1	0,3	ns	2,46	2,22	10	11	0,1	ns
<i>Elaeagia karstenii</i> (9)	46	34	15	3	0,0	ns	0,68	0,60	10	10	0,0	ns
<i>Vismia tomentosa</i> (44)	42	40	5	3	0,0	ns	1,08	1,70	1	12	9,3	**
<i>Prunus opaca</i> (34)	38	17	22	1	0,3	ns	0,67	0,33	10	8	0,2	ns
<i>Clethra revoluta</i> (6)	34	26	11	3	0,0	ns	1,05	1,09	6	11	1,5	ns
<i>Iserfia krausei</i> (18)	34	28	8	2	0,1	ns	0,70	0,81	1	5	2,7	ns
<i>Sciodaphyllum "gaylerianum"</i> (38)	33	20	21	8	0,1	ns	0,58	0,40	11	7	0,9	ns
<i>Matayba inegans</i> (19)	32	17	15	0	0,0	ns	0,45	0,29	10	6	1,0	ns
<i>Hedyosmum goudotianum</i> (14)	28	16	18	6	0,0	ns	0,36	0,34	11	7	0,9	ns
<i>Miconia</i> sp. (6)	28	22	14	8	0,1	ns	0,44	0,34	10	6	1,0	ns
<i>Tibouchina lepidota</i> (43)	26	4	23	1	0,3	ns	0,57	0,12	8	0	0,0	ns
<i>Podocarpus sprucei</i> (32)	24	18	8	2	0,1	ns	0,81	0,72	4	6	0,4	ns
<i>Nectandra laevis</i>	19	14	6	1	0,3	ns	0,43	0,42	4	7	0,8	ns
<i>Purdiaea nutans</i> (37)	15	12	7	4	0,0	ns	0,39	0,26	5	3	0,5	ns
<i>Hyeronima alchorneoides</i> (16)	14	10	4	0	0,0	ns	0,35	0,26	3	6	1,0	ns
<i>Inga striata</i> (17)	14	11	4	1	0,3	ns	0,44	0,44	3	7	1,6	ns
<i>Naucleopsis francisci</i> (28)	14	15	1	2	0,0	ns	0,32	0,35	1	11	8,3	**
<i>Nectandra subbullata</i> (30)	14	11	3	0	0,0	ns	0,41	0,34	3	3	0,0	ns
<i>Ocotea</i> sp. (31)	14	12	4	2	0,0	ns	0,43	0,44	3	7	1,6	ns
<i>Hyeronima moritziana</i>	13	10	4	1	0,3	ns	0,33	0,35	3	7	1,6	ns
<i>Meriania rigida</i>	13	11	5	3	0,0	ns	0,21	0,28	2	5	1,3	ns
<i>Meliosma</i> sp. (20)	12	7	5	0	0,0	ns	0,65	0,30	4	6	0,4	ns
<i>Alzatea verticillata</i> (2)	11	9	2	0	0,0	ns	1,21	1,25	2	4	0,7	ns
<i>Myrcia</i> sp.	11	10	2	1	0,2	ns	0,33	0,25	2	5	1,3	ns

Espécies	N ₀₄	N ₁₈	M	R	Z	p	AB ₀₄	AB ₁₈	Pab+	Pab-	x ²	p
<i>Miconia jahnii</i> (21)	9	6	4	1	0,3	ns	0,09	0,09	3	4	0,1	ns
<i>Miconia punctata</i>	9	6	5	2	0,1	ns	0,11	0,12	3	4	0,1	ns
<i>Ruarea pubescens</i>	9	7	3	1	0,2	ns	0,20	0,24	2	5	1,3	ns
<i>Symplocos peruviana</i> (40)	9	9	1	1	0,2	ns	0,20	0,22	1	7	4,5	*
<i>Calyptanthes pulchella</i> (4)	8	11	3	6	0,6	ns	0,17	0,22	2	6	2,0	ns
<i>Pourouma minor</i> (33)	8	9	1	2	0,0	ns	0,50	0,58	1	6	3,6	*
<i>Weinmannia fagaroides</i> (44)	8	2	6	0	0,0	ns	0,12	0,02	6	2	2,0	ns
<i>Cecropia montana</i> (5)	7	6	2	1	0,2	ns	0,09	0,12	2	4	0,7	ns
<i>Eschweilera</i> sp.	7	3	4	0	0,0	ns	0,15	0,08	4	3	0,1	ns
<i>Magnolia zamorana</i> (41)	7	6	1	0	0,0	ns	0,27	0,33	1	4	1,8	ns
<i>Nectandra</i> sp.	7	3	4	0	0,0	ns	0,16	0,12	4	3	0,1	ns
<i>Clusia ducoides</i>	6	2	4	0	0,0	ns	0,09	0,11	2	1	0,3	ns
<i>Endlicheria oreocola</i> (10)	6	6	0	0	0,0	ns	0,24	0,27	0	4	0,0	ns
<i>Hyeronima oblonga</i> (16)	6	5	1	0	0,0	ns	0,08	0,08	1	4	1,8	ns
<i>Ladenbergia franciscana</i>	6	1	5	0	0,0	ns	0,11	0,01	4	1	1,8	ns
<i>Myrsine latifolia</i>	6	6	1	1	0,2	ns	0,09	0,12	1	4	1,8	ns
<i>Prunus debilis</i>	6	5	1	0	0,0	ns	0,11	0,12	1	5	2,7	ns
<i>Critoniopsis</i> aff. <i>tungurahuae</i>	5	1	4	0	0,0	ns	0,10	0,02	4	1	1,8	ns
<i>Elaeagia utilis</i>	5	3	2	0	0,0	ns	0,13	0,07	2	1	0,3	ns
<i>Guarea subandina</i> (13)	5	5	2	2	0,0	ns	0,10	0,12	2	3	0,2	ns
<i>Miconia obscura</i> (23)	5	2	3	0	0,0	ns	0,08	0,04	3	2	0,2	ns
<i>Myrsine coriacea</i> (26)	5	2	4	1	0,3	ns	0,12	0,07	4	1	1,8	ns
<i>Arawakia weddelliana</i>	5	4	1	0	0,0	ns	0,08	0,06	1	2	0,3	ns
<i>Hyeronima asperifolia</i> (15)	4	10	1	7	1,9	ns	0,08	0,14	1	7	4,5	*
<i>Trichilia maynasiana</i>	4	5	0	1	0,0	ns	0,13	0,20	0	3	0,0	ns
<i>Clusia alata</i> (7)	3	10	1	8	2,5	ns	0,03	0,13	1	6	3,6	*
<i>Clusia elliptica</i>	2	5	0	3	0,0	ns	0,09	0,13	0	4	0,0	ns
<i>Myrcia fallax</i>	1	6	0	5	0,0	ns	0,03	0,12	0	4	0,0	ns
<i>Palicourea amethystina</i>	0	5	0	5	0,0	ns	0,00	0,05	0	3	0,0	ns

Figura 2.10 – Diagrama de perfil estrutural vertical da floresta San Francisco num transecto de 10 m x 100 m (dentro da parcela de 1 hectare), indivíduos > 10 cm de DAP. Árvores mortas de cor cinza, árvores recrutadas de cor amarela e árvores sobreviventes de cor branca. Os números na figura correspondem aos números entre parêntesis associados ao nome da espécie na Tabela 2.15.

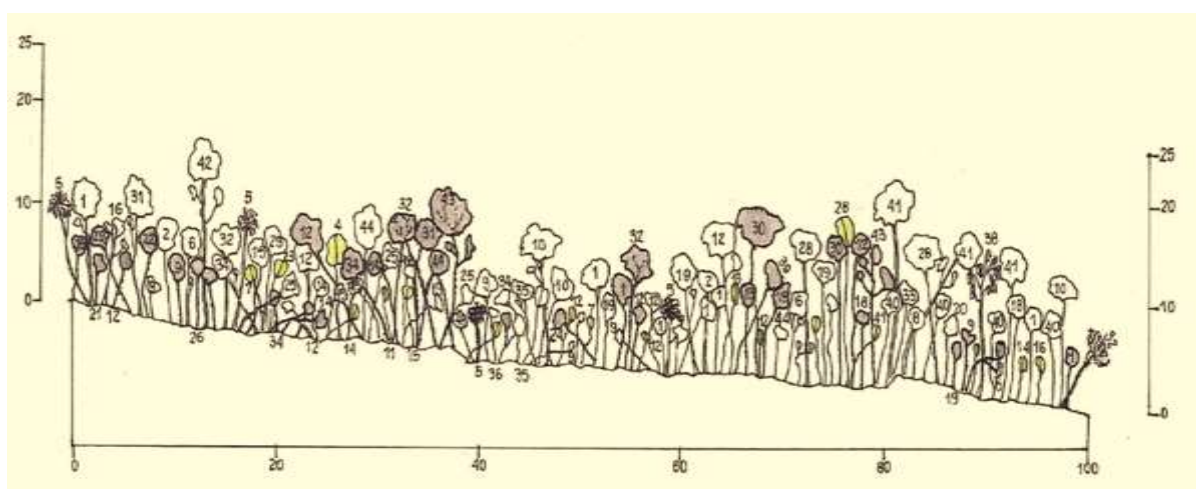
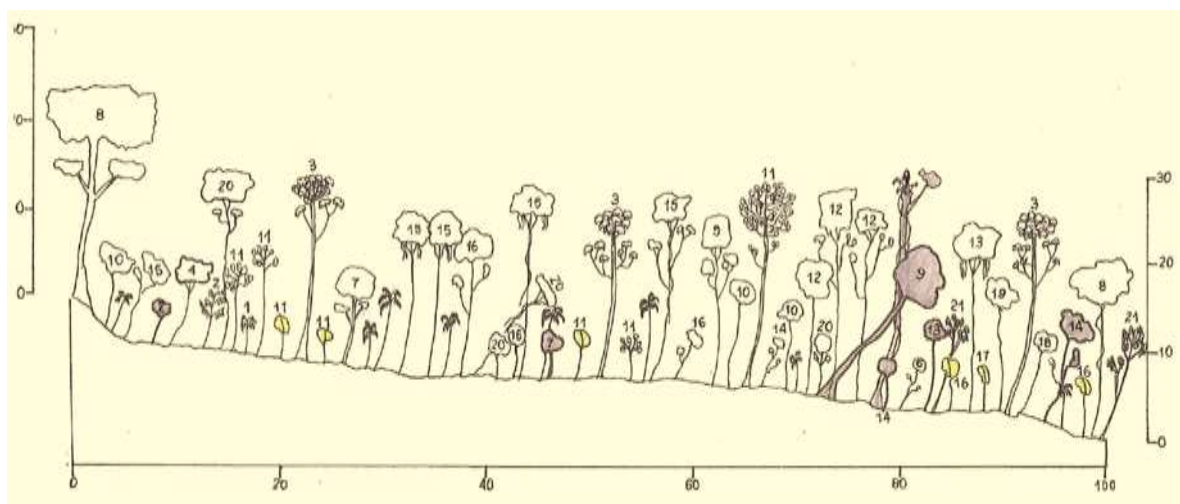


Tabela 2.16 - Dinâmica das 28 populações arbóreas mais abundantes amostradas nos anos de 2008 e 2018 na floresta Tapichalaca no sul de Equador, para número de árvores e área basal, onde: N = número de indivíduos (subscrições 08 e 18 correspondem aos anos dos levantamentos), M = mortos, R = recrutas, Z e p = contagens de Poisson e significância para M e R, AB = área basal, Pab+ = número de subparcelas (20 x 20 m) com área basal crescente, Pab- = com área basal decrescente, χ^2 e p = teste qui-quadrado para homogeneidade na distribuição de Pab+ e Pab-.

Espécies	N ₀₈	N ₁₈	M	R	z	p	AB ₀₈	AB ₁₈	Pab+	Pab-	χ^2	p
<i>Nectandra laurel</i> (20)	24	20	6	2	0,1	ns	1,55	1,50	3	9	3,0	ns
<i>Hyeronima asperifolia</i> (15)	21	19	4	2	0,0	ns	2,24	1,87	3	10	3,8	*
<i>Miconia punctata</i> (16)	21	25	6	10	1,1	ns	0,57	0,74	3	13	6,3	*
<i>Cecropia montana</i> (3)	20	22	1	3	0,2	ns	1,28	1,73	0	17	0,0	ns
<i>Guarea kunthiana</i> (11)	19	25	1	7	1,9	ns	1,28	1,76	0	14	0,0	ns
<i>Inga oerstediana</i>	16	17	3	4	0,1	ns	0,41	0,52	2	8	3,6	*
<i>Palicourea amethystina</i> (17)	15	20	5	10	1,3	ns	0,22	0,28	5	9	1,1	ns
<i>Ficus insipida</i> (8)	10	11	1	2	0,0	ns	5,72	5,74	1	6	3,6	*
<i>Joosia umbellifera</i>	10	12	4	6	0,4	ns	0,14	0,17	1	6	3,6	*
<i>Sciodaphyllum "tapichalacense"</i> (21)	10	9	1	0	0,0	ns	1,11	1,16	1	4	1,8	ns
<i>Croton lechleri</i> (5)	9	11	1	3	0,2	ns	0,25	0,44	1	7	4,5	*
<i>Saurauia bullosa</i>	9	9	3	3	0,0	ns	0,25	0,25	3	6	1,0	ns
<i>Elaeagia karstenii</i> (6)	8	13	0	5	0,0	ns	0,25	0,43	0	6	0,0	ns
<i>Endlicheria</i> sp.	8	8	2	2	0,0	ns	0,41	0,44	1	6	0,0	ns
<i>Hedyosmum goudotianum</i> (14)	8	13	1	6	1,4	ns	0,19	0,33	1	9	6,4	*
<i>Geissanthus vanderwerffii</i>	7	7	1	1	0,2	ns	0,22	0,25	1	2	0,3	ns
<i>Ruagea pubescens</i> (18)	7	7	0	0	0,0	ns	0,65	0,70	0	7	0,0	ns
<i>Chrysochlamys bracteolata</i>	6	4	3	1	0,2	ns	0,44	0,27	1	2	0,3	ns
<i>Guarea pterorhachis</i> (12)	6	6	0	0	0,0	ns	1,11	1,35	0	5	0,0	ns
<i>Guettarda hirsuta</i> (13)	5	9	1	5	1,9	ns	0,15	0,25	0	8	0,0	ns
<i>Miconia</i> sp. (10)	5	6	1	2	0,0	ns	0,17	0,29	1	4	1,8	ns
<i>Myrcianthes rhopaloides</i> (4)	5	6	0	1	0,0	ns	0,56	0,75	0	5	0,0	ns
<i>Abatia parviflora</i> (1)	4	6	0	2	0,0	ns	0,08	0,15	0	4	0,0	ns
<i>Aparisthium cordatum</i> (7)	4	6	0	2	0,0	ns	0,06	0,16	0	3	0,0	ns
<i>Palicourea ovalis</i> (17)	4	6	1	3	0,2	ns	0,05	0,09	0	5	0,0	ns
<i>Piper ecuadorensense</i>	4	5	1	2	0,0	ns	0,04	0,05	1	3	1,0	ns
<i>Inga fendleriana</i>	2	5	0	3	0,0	ns	0,14	0,19	0	2	0,0	ns
<i>Graffenrieda emarginata</i>	1	5	0	4	0,0	ns	0,02	0,11	0	4	0,0	ns

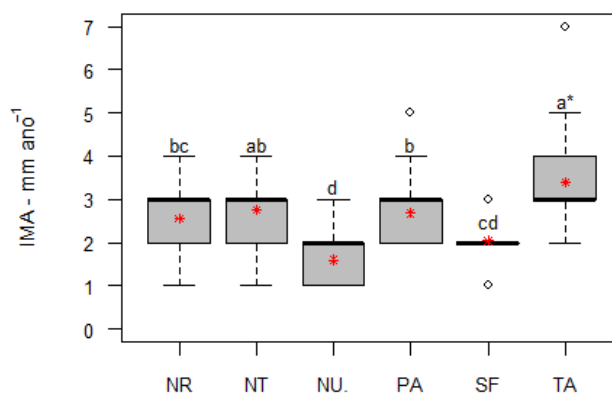
Figura 2.11 – Diagrama de perfil estrutural vertical da floresta Tapichalaca num transecto de 10 m x 100 m (dentro da parcela de 1 hectare), indivíduos > 10 cm de DAP. Árvores mortas de cor cinza, árvores recrutas de cor amarela e árvores sobreviventes de cor branca. Os números na figura correspondem aos números entre parêntesis associados ao nome da espécie na Tabela 2.16.



Incremento médio anual em DAP

Quando comparado o Incremento Médio Anual (IMA) em diâmetro do tronco entre as florestas estudadas em um período de 10 até 14 anos (Figura 2.12), os resultados indicaram que Tapichalaca diferiu significativamente ($p < 0,05$) das demais florestas, exceto de Nangaritza Tepui. Em Tapichalaca foi registrado o maior valor de IMA (3,30 mm), enquanto a floresta Numbala apresentou o menor valor de IMA (1,47 mm).

Figura 2.12 – Comparação do Incremento Médio Anual (mm), registradas nas subparcelas (20 x 20 m) nas seis florestas tropical no sul de Equador. Médias no box-plot (asteriscos vermelhos) seguidas da mesma letra não diferem entre si ao nível de 5% de significância ($p > 0,05$) pelo teste de Tukey-Kramer. NR = Nangaritza Rio, NT = Nangaritza Tepui, PA = Padmi, SF = San Francisco, NU = Numbala e TA = Tapichalaca.



2.3.3 Influência de fatores ambientais sobre a dinâmica das comunidades arbóreas

Em geral, os resultados obtidos pelos modelos de regressão linear múltipla (Tabela 2.17) mostraram que as variáveis ambientais analisadas explicam apenas uma pequena proporção da variação (entre 16% e 35%) nos descritores da dinâmica florestal em florestas tropicais da região Sul do Equador. Mesmo para as variáveis que os modelos apontaram com relação significativa com a variável resposta, o coeficiente de inclinação é muito baixo, o que se traduz em pouca mudança na variável resposta mesmo diante de uma grande mudança na variável preditora.

A profundidade e a declividade tiveram efeito negativo sobre o incremento médio anual em diâmetro nas florestas estudadas. Nas florestas com teores elevados de argila e matéria orgânica e situadas em maiores altitudes, o incremento médio anual das árvores tende a ser maior (Tabela 2.17; $R^2 = 0,35$). A variável com maior efeito independente no incremento médio anual foi a matéria orgânica, contribuindo com 41% da variação explicada (Tabela 2.17).

O pH e altitude tiveram efeito negativo sobre a taxa anual de perda em área basal nas florestas estudadas. Nas florestas com elevado teor de argila, matéria orgânica e capacidade de trocas catiônicas e com solos profundos, a taxa de perda tende a ser mais elevada (Tabela 2.17; $R^2 = 0,27$). Apenas a profundidade influencia significativamente essa taxa, explicando 27% da variação entre locais.

A taxa anual de recrutamento sofreu influência negativa da profundidade e do teor de argila no solo. Nas florestas com pH mais elevado e em maiores altitudes a taxa de recrutamento das árvores tende a ser maior (Tabela 2.17; $R^2 = 0,26$). Dentro da porcentagem de variação explicada pelo modelo, os fatores que mais contribuíram foram a profundidade (30%), o teor de argila (26%), o pH (24%) e a altitude (20%) (Tabela 2.17).

A taxa de ganho em área basal foi influenciada negativamente pelo pH e altitude, de modo que em florestas sobre solo com pH elevado e de maior altitude a taxa de ganho em área basal tende a ser menor. Entretanto, em florestas com elevados teores de argila, matéria orgânica e capacidade de troca catiônica, a taxa de ganho em área basal tende a ser maior (Tabela 2.17; $R^2 = 0,19$). A capacidade de troca catiônica foi a variável que mais contribuiu (48%) no modelo para explicar o ganho em área basal (Tabela 2.17).

A taxa anual de mortalidade foi influenciada negativamente pela profundidade, pelo teor de argila e de matéria orgânica. Em florestas com pH mais elevado e em maior altitude a mortalidade tende a ser maior (Tabela 2.17; $R^2 = 0,16$). A maior contribuição (38%) para a variação explicada pelo modelo foi do teor de matéria orgânica do solo (Tabela 2.17).

Tabela 2.17 – Fatores ambientais (variáveis preditoras) que explicam a dinâmica das florestas tropicais do Sul de Equador, utilizando como variáveis resposta: incremento médio anual, taxa anual de perda em área basal, taxa anual de recrutamento, taxa anual de ganho em área basal e taxa anual de mortalidade. Parâmetros estatísticos: inclinação (β), valor p para cada variável preditora e em parênteses a porcentagens que representam a partição hierárquica de variâncias das variáveis preditoras, valor p do modelo e coeficiente de determinação ajustado (R^2 ajustado).

Variável resposta	Variável preditora (% contribuição independente)	Inclinação (β)	p-valor	Modelo		
				F-statistic	p-valor	R^2 Ajustado
Incremento Médio Anual em DAP	Prof (25%)	-0,0841	<0,0001	17,13	<0,0001	0,35
	Argila (17%)	0,1777	<0,0001			
	MO (41%)	0,0394	<0,0001			
	Altitude (15%)	0,0026	<0,0001			
	Slope (2%)	-0,0082	ns			
Taxa anual de perda de área basal	Prof (27%)	0,3246	0,0304	9,932	<0,0001	0,27
	Argila (10%)	1,3755	ns			
	pH (7%)	-25,0953	ns			
	MO (25%)	0,1790	ns			
	CTC (11%)	0,0437	ns			
	Altitude (20%)	-0,0227	ns			
Taxa anual de recrutamento	Prof (30%)	-0,1015	<0,0001	13,99	<0,0001	0,26
	Argila (26%)	-0,1089	<0,0001			
	pH (24%)	3,5701	<0,0001			
	Altitude (20%)	0,0051	<0,0001			
Taxa anual de ganho em área basal	Argila (15%)	0,5254	0,0060	7,62	<0,0001	0,19
	pH (10%)	-6,4362	0,0049			
	MO (12%)	0,0728	0,0068			
	CTC (48%)	0,0163	<0,0001			
	Altitude (15%)	-0,0034	0,0079			
Taxa anual de mortalidade	Prof (24%)	-0,0357	ns	6,39	<0,0001	0,16
	Argila (10%)	-0,1992	ns			
	pH (8%)	3,3145	0,0194			
	MO (38%)	-0,0525	0,0100			
	Altitude (20%)	0,0029	0,0290			

2.4 DISCUSSÃO

2.4.1 Mudanças temporais nas comunidades arbóreas

As florestas montanas da América do Sul caracterizam-se por ciclos típicos de regeneração em mosaico. Em condições naturais, as clareiras resultantes da queda natural das árvores são fechadas pelas espécies que chegam primeiro. Em muitos casos, entretanto, pode-se observar um jogo muito típico de espécies pioneiras de rápido crescimento, que atuam como árvores sombreadoras, sob cujo dossel se desenvolvem as espécies climácicas, que precisam de sombra para sua germinação e crescimento juvenil. Esta regra, que funciona para muitas florestas tropicais, no entanto, apresenta problemas em certas florestas, que possuem uma espécie dominante ou especialmente importante (BUSSMANN et al., 2008). As seis áreas analisadas em nosso estudo apresentaram pequenas mudanças temporais na estrutura e composição florística ao longo de um período de observação de pelo menos 10 anos, com a dimensão das mudanças diferindo entre florestas e também entre os descritores. Porém, na maioria dos casos, apesar da dinâmica, as florestas estudadas se mantiveram estáveis em sua estrutura e em sua composição, com base nas espécies mais abundantes. Também merece destaque o fato de que a direção das mudanças em geral não segue um padrão no qual se encaixem todas as florestas.

As mudanças na composição foram muito pequenas, com apenas algumas espécies apresentando mudanças significativas no tamanho de suas populações entre os dois inventários. A riqueza de espécies aumentou no período em apenas uma das áreas, havendo tendência geral de perda de riqueza ao longo do tempo. O número de espécies que desapareceram foi maior do que o de espécies que entraram nas comunidades, mas ambos os grupos correspondem a espécies com apenas um ou poucos indivíduos amostrados em um dos inventários. Nosso estudo corrobora estudos anteriores mostrando que a entrada e saída de espécies nas comunidades de florestas tropicais corresponde geralmente a espécies pouco abundantes (KELLMAN et al., 1998; NASCIMENTO et al., 1999; FELFILI et al., 2000; WERNECK et al., 2000; PINTO e HAY 2005). Hubbell e Foster (1990), observaram, em uma floresta primária na ilha de Barro Colorado, no Panamá, que um grupo de espécies raras estavam diminuindo e outras espécies comuns aumentavam em sua

abundância. Não observamos este padrão entre as seis florestas estudadas, em que há tanto diminuição quanto aumento populacional entre as espécies mais abundantes.

Também não encontramos padrão consistente entre as florestas estudadas quanto à dimensão e direção das mudanças em densidade e área basal, já que houve aumento em algumas florestas e diminuição em outras. Também não encontramos explicação consistente para as mudanças temporais na estrutura com base nos fatores ambientais, o que indica que eventos estocásticos e fatores bióticos podem ser os direcionadores da dinâmica dessas florestas. Laurance et al. (1998), constataram dinâmica acentuadamente elevada em 39 parcelas permanentes em fragmentos de floresta da Amazônia central, aparentemente como resultado do aumento do vento e das mudanças microclimáticas perto das bordas da floresta. Na floresta San Francisco, a queda de alguns indivíduos arbóreos pode ter sido influenciada pelos frequentes deslizamentos de terra e fortes vendavais que se registram nesta localidade. As florestas Nangaritza Rio e Nangaritza Tepui não sofreram perdas consideráveis na densidade e área basal, mas são zonas de maior ocorrência de chuvas fortes, que podem ocasionar queda de árvores maiores, originando clareiras que poderiam beneficiar as plantas jovens de outras espécies, resultando em aumento populacional das espécies beneficiadas. A floresta Numbala apresentou perda mínima no número de indivíduos, indicando que não foi palco de distúrbios. De modo geral, não encontramos indícios de que tenham ocorrido grandes desastres naturais em nenhuma das florestas estudadas, que ocasionassem grandes mudanças.

Distúrbios desempenham papel central na dinâmica de muitos ecossistemas florestais, reconhecidamente gerando grande parte da heterogeneidade na estrutura das paisagens florestais (PICKETT e WHITE, 1985; SOUSA, 1984; OLIVER et al., 1996). Na floresta Tapichalaca, localizada a 2.400 m de altitude, que se encontra em topografia irregular, com declividade superior a 50%, a maior entrada de luz, associada à maior disponibilidade de recursos, pode acelerar a dinâmica. Segundo Canham et al. (1990), as perturbações podem criar ambientes mais favoráveis, com melhor distribuição de luz solar e maior disponibilidade de recursos, fazendo com que as mudanças nos processos de dinâmica, tanto no nível de espécie como de ecossistema, sejam mais rápidas.

2.4.2 Processos de dinâmica das comunidades

Com base no estudo de Lugo e Scatena (1996), todas as áreas de estudo apresentaram valores de taxa de mortalidade inferiores a 5% ano⁻¹, indicando a ocorrência de mortalidade de “trasfondo”, que inclui eventos como morte em pé, quebra de caule e capotamento de raízes, que ocorrem em pequena escala espacial e causam mudanças graduais. Taxas anuais de mortalidade bastante baixas foram registradas nas florestas Nangaritza Rio, Tapichalaca e Numbala. No entanto, as taxas de mortalidade nas florestas San Francisco e Padmi estão entre 3,50 e 3,52%, que são valores superiores aos registrados em outras florestas tropicais e que podem ser consideradas elevadas, se considerarmos os valores entre 1 e 2% de mortalidade obtidos por Hartshorn (1990) e por Phillips e Gentry (1994) em florestas tropicais maduras sob regime natural de distúrbios. Em geral a mortalidade esteve associada a indivíduos pequenos. A mortalidade de indivíduos pequenos tem sido reportada por alguns estudos anteriores em florestas tropicais (LANG e KNIGHT, 1983; CONDIT et al., 1999), sendo associada à competição assimétrica. Segundo Carey et al. (1994) e Lugo et al. (1995), florestas maduras submetidas a períodos de alta precipitação em combinação com solos rasos, de encostas íngremes, com déficit de escoamento superficial, exibem maior mortalidade de árvores. Essas taxas de mortalidade localmente elevadas raramente excedem as taxas de fundo, porque tendem a ocorrer em manchas espalhadas pela paisagem. A alta taxa de mortalidade observada localmente na floresta Nangaritza Tepui, pode ser associada às condições de elevada precipitação, solos rasos e encostas íngremes, semelhantes aos descritos pelos autores supracitados.

Nossos resultados não apresentam o mesmo padrão para as taxas de mortalidade registrado em estudos das florestas da Amazônia peruana (CONDIT, 1995; NEBEL et al., 2001). Estudos de outras florestas tropicais continentais registraram taxas anuais de mortalidade entre 0,67% e 2,84% (PHILLIPS et al., 1994). Swaine et al. (1987), em sua revisão de estudos de três continentes, relataram florestas tropicais com taxas de mortalidade anual entre 0,46% e 2,78%. Rankin de Merona et al. (1990) obtiveram valores entre 0,84% e 2,93%, e Lugo e Scatena (1996) resumiram os resultados da mortalidade com um valor médio de 1,6%, afirmando que as taxas raramente ultrapassam 3%. Por outro lado, Londoño e Jiménez (1999), em sua compilação para florestas amazônicas no continente, relataram taxas de

mortalidade entre 0,63% e 1,88%. Lewis et al. (2004), registraram valores entre 0,37 e 3,97% de mortalidade no monitoramento de 50 parcelas permanentes da rede permanente de parcelas RAINFOR localizadas no Brasil, Equador, Peru e Venezuela.

A taxa média anual de recrutamento variou em nosso estudo entre 1,64 e 4,07%, que são valores coerentes com os encontrados na literatura, mas relativamente elevados para este descritor de dinâmica. Londoño e Jiménez (1999) documentaram valores entre 0,67 e 3,09% em florestas tropicais em geral; Phillips et al. (1994), para florestas tropicais continentais, mencionaram valores entre 0,39 e 2,83%; Nebel et al. (2001), para florestas úmidas baixas, registraram taxas de recrutamento entre 0,81 e 4,57%; Ramírez et al. (2002), para uma floresta nublada na Cordilheira dos Andes da Venezuela, encontraram taxas entre 1,13 e 2,25%; e Lewis et al. (2004), nas parcelas da rede de parcelas permanentes RAINFOR, localizada na Amazônia, registraram taxas de recrutamento entre 0,35 e 3,90%.

A perda em área basal superou os ganhos durante o período de observação, exceto na floresta Tapichalaca, onde ocorreu o inverso. O padrão de redução de densidade concomitante ao aumento em área basal pelo qual passa a floresta é conhecido como autodesbaste e é característico de florestas não perturbadas ou em estágio avançado de recuperação (GENTRY e TERBORGH, 1990; OLIVEIRA-FILHO et al., 1997; TABARELLI e MANTOVANI, 1999; WERNECK e FRANCESCHINELLI, 2004). Mas há registros de florestas maduras que exibem flutuações cíclicas entre períodos de expansão e retração de biomassa (HUBBELL e FOSTER, 1990), seja devido a agentes antrópicos ou distúrbio naturais (por exemplo PINTO e HAY, 2005). O avançado estágio de regeneração também é associado a elevada mortalidade, independentemente do tamanho das árvores, desde que acima dos 10 cm de DAP (LIEBERMAN et al., 1985; SWAINE et al., 1987; HARTSHORN, 1990).

O incremento médio anual em diâmetro das árvores nas comunidades estudadas variou entre as seis florestas estudadas de 1,47 a 3,30 mm ano⁻¹, faixa esta coerente com a maioria dos estudos já realizados como 2,9 mm ano⁻¹ por Williams (1996) em uma floresta de montanha no México, 2,0 mm ano⁻¹ encontrado por Uslar (2004), em uma floresta semidecídua em Santa Cruz, na Bolívia, 1,7 mm ano⁻¹ por Dauber et al. (2005), em florestas da Chiquitanía. Porém, Licona et al. (2007) registraram incremento maior, de 4,1 mm ano⁻¹, em uma floresta amazônica em Pando. Em geral, nossos resultados comprovam o crescimento lento das árvores em florestas tropicais naturais maduras, observado em outros sítios na Costa Rica,

Equador, Panamá e Porto Rico (URIARTE et al. 2004, BARIBAULT et al. 2012, GROTE et al. 2013, LASKY et al. 2015, FORTUNEL et al. 2016).

2.4.3 Fatores que influenciam a dinâmica das comunidades florestais

Verificamos que as mudanças temporais nas seis comunidades arbóreas estudadas (taxa de mortalidade, taxa de recrutamento, taxa de perda em área basal, taxa de ganho em área basal e incremento diamétrico), são apenas parcialmente explicadas por fatores ambientais, podendo-se afirmar que esses processos de mudança são imprevisíveis com base no conhecimento da profundidade do solo, textura do solo, matéria orgânica, acidez do solo, capacidade de troca catiônica, altitude e declividade. Provavelmente, as mudanças temporais são mais dependentes de fatores estocásticos. Por exemplo, nas florestas de maior altitude as taxas de mortalidade podem ser influenciadas pelos fortes vendavais, deslizamentos de terra, queda de árvores grandes. Por outro lado, a morte em pé está mais fortemente relacionada a agentes biológicos, como senescência, doenças e competição por recursos (GALE e BARFOD, 1999; GALE, 2000; GALE e HALL, 2001). Árvores menores são mais fortemente afetadas pela competição (URIARTE et al., 2004) porque são mais sombreadas por vizinhos mais altos e provavelmente sofrem também maior competição subterrânea.

As taxas de recrutamento e crescimento podem ser influenciadas pela incidência de luz nas clareiras, competição ou estádios sucessionais das populações arbóreas. Crescimento lento é usualmente associado a florestas onde ocorre dominância de árvores emergentes, originando sombra e impedindo o crescimento dos indivíduos dos estratos inferiores, especialmente de subdossel. Espécies de árvores intolerantes à sombra, que normalmente têm baixa densidade da madeira (VAN GELDER et al., 2006), respondem mais fortemente às mudanças na disponibilidade de luz do que as espécies tolerantes à sombra (BAZZAZ, 1979) e, portanto, são susceptíveis de serem mais fortemente afetadas pela competição.

O incremento médio anual em DAP das espécies arbóreas das florestas da região mostrou-se uma das variáveis mais previsíveis, sendo o teor de matéria orgânica a variável que melhor explica o ritmo de crescimento das árvores. Outros pesquisadores estudaram a relação entre crescimento de árvores e pluviosidade em florestas tropicais, encontrando crescimento mais rápido quanto maior é a precipitação

(CLARK e CLARK, 1994; SILVA et al., 2002; ROZENDAAL e ZUIDEMA, 2011; VOLLAND-VOIGT et al., 2011; SCHIPPERS et al., 2015). Mesmo em locais com clima tropical montanhoso muito úmido, estudos indicam que o crescimento das árvores reage com sensibilidade ao volume de chuva e que as taxas de aumento do diâmetro das árvores são limitadas pela umidade disponível. Porém, na região estudada, aparentemente não há deficiência hídrica que possa ser limitante ao crescimento das árvores, especialmente porque os locais sob menor precipitação são também os de mais baixa temperatura, de modo que a evapotranspiração é menor. Esta explicação encontra respaldo nos estudos de Bräuning et al. (2008); Breitsprecher e Bethel, (1990); Gliniars et al. (2013); Schippers et al. (2015) e Brienens et al. (2016), que registraram correlações negativas entre o incremento diamétrico e a temperatura, de modo que o crescimento das árvores tropicais seria moderadamente sensível à chuva e também à temperatura, com menor crescimento durante os períodos de seca e em anos de maior aquecimento. Outros pesquisadores encontraram relação entre elevação e temperatura, com redução no crescimento das árvores em altitudes elevadas, onde as temperaturas baixas reduzem o metabolismo das plantas, com efeito indireto também sobre a ciclagem de nutrientes (BROWN et al., 2004; WOLF et al., 2011; UNGER et al., 2012). Em nosso estudo encontramos crescimento mais lento em florestas que apresentam aglomeração de árvores vizinhas (alta densidade), especialmente de indivíduos pequenos. O modelo explicou apenas 35% da influência dos fatores ambientais no incremento médio em diâmetro das árvores na comunidade. É possível que também o ritmo de crescimento seja influenciado por eventos estocásticos ou fatores ecológicos como a competição e disponibilidade de luz (KUNSTLER et al., 2016; ROZENDAAL et al., 2020).

2.5 CONCLUSÕES

As florestas tropicais montanas do sul do Equador sofrem pequenas mudanças ao longo do tempo, tanto em sua composição quanto em sua estrutura, resultado de processos de mortalidade, recrutamento, crescimento, imigração e extinção local de espécies. Porém, o balanço entre esses processos tem mantido essas florestas relativamente estáveis em sua composição, estrutura e diversidade.

As mudanças registradas não puderam ser previstas com segurança com base nos fatores ambientais em nosso estudo, já que uma proporção muito pequena dessa

variação está associada ao clima, às propriedades do solo, à declividade ou à altitude. Não descartamos a possibilidade de que a escala espacial do nosso estudo seja limitada para o entendimento da dinâmica dessas florestas como um todo. Porém, nossos resultados levam a concluir que fatores estocásticos que influenciam a dinâmica de clareiras, como vendavais, raios, deslizamentos de terra, pragas e doenças, ou mesmo os atributos funcionais das espécies que as compõem (e.g. longevidade, ritmo de crescimento, resistência da madeira, tipo de sistema radicular e até mesmo síndrome de dispersão) podem exercer maior influência sobre as mudanças temporais nessas florestas na escala de comunidade do que os fatores ambientais analisados.

REFERÊNCIAS

- ANDERSSON, E.; MCPHEARSON, T.; KREMER, P.; GOMEZ-BAGGETHUN, E.; HAASE, D.; TUVENDAL, M.; WURSTER, D. Scale and context dependence of ecosystem service providing units. **Ecosystem Services**, v. 12, p. 157-164, 2015.
- APG IV (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, p.1-20 DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- ASQUITH, N. M. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea: **Ecología y conservación de bosques neotropicales**, p. 377 - 388, 2002.
- AYRES, M.; AYRES JR., M.A.; AYRES, D.L.; SANTOS, A.A.S. **BioEstat: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências bio-médicas**. 5ªed. Belém. p, 324, 2007.
- BALVANERA, P. Los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales. **Revista Ecosistemas** , v. 21, n. 1-2, 2012.
- BARIBAULT, T. W.; KOBE, R. K.; FINLEY, A. O. Tropical tree growth is correlated with soil phosphorus, potassium, and calcium, though not for legumes. **Ecological Monographs**, v. 82, n. 2, p. 189-203, 2012.
- BAZZAZ, FA. The Physiological ecology of plant succession. **Annual Reviews Ecol. and Syst.**, v. 10, n. 1, pág. 351-371, 1979.
- BECK E, RICHTER M. **Ecological aspects of a biodiversity hotspot in the Andes of southern Ecuador**. In: Gradstein SR, Homeier J, Gansert D (eds.): The tropical mountain forest - Patterns and Processes in a Biodiversity Hotspot. Biodiversity and ecology series, n. 2, p. 195-217, 2008.
- BORMANN, F. H; LIKENS, G. E. Catastrophic disturbance and the steady-state in northern hardwood forests. **American Scientist** , v. 67, n. 6, p. 660-669, 1979.
- BRÄUNING, A.; HOMEIER, J.; CUEVA, E.; BECK, E.; GÜNTHER, S. **Growth dynamics of trees in tropical mountain ecosystems**. In: Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 291-302, 2008.
- BREITSPRECHER, A.; BETHEL, J. S. Stem-growth periodicity of trees in a tropical wet forest of Costa Rica. **Ecology**, v. 71, n. 3, p. 1156-1164, 1990.
- BRIENEN, R. J.; SCHÖNGART, J.; ZUIDEMA, P. A. Tree rings in the tropics: insights into the ecology and climate sensitivity of tropical trees. In: **Tropical tree physiology**. Springer, Cham, p. 439-461, 2016.
- BROWN, JH.; GILLOOLY, JF.; ALLEN, AP.; SAVAGE, VM.; WEST, GB. Toward a metabolic theory of ecology. **Ecologia** , v. 85, n. 7, pág. 1771-1789, 2004.
- BRUIJNZEEL, L. A. **Hydrology of tropical montane cloud forests: a re-evaluation**. In: Proceedings of the Second International Colloquium on Hydrology of the Humid Tropics. Panama City, Panama, CATHALAC. 2000.
- BUBB, P.; MAY, I.; MILES, L.; SAYER, J. **Cloud Forest Agenda**. UNEP-WCMC, Cambridge, UK, p. 29, 2004.

BUSH, M. B.; SILMAN, M. R.; LISTOPAD, C. M. C. S. A regional study of Holocene climate change and human occupation in Peruvian Amazonia. **Journal of biogeography**, v. 34, n. 8, p. 1342-1356, 2007.

BUSSMANN, R. W.; WILCKE, W.; RICHTER, M. **Landslides as important disturbance regimes—causes and regeneration**. In: Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 319-330, 2008.

CANHAM, C. D.; DENSLOW, J. S.; PLATT, W. J.; RUNKLE, J. R.; SPIES, T. A.; WHITE, P. S. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. **Canadian journal of forest research**, v. 20, n. 5, p. 620-631, 1990.

CAREY, E. V.; BROWN, S.; GILLESPIE, A. J.; LUGO, A. E. Tree mortality in mature lowland tropical moist and tropical lower montane moist forests of Venezuela. **Biotropica**, v.26, n. 3, p. 255-265, 1994.

CLARK, D. A.; CLARK, D. B. Climate-induced annual variation in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. **Journal of Ecology**, v. 82, p. 865-872, 1994.

CONDIT, R.; AGUILAR, S.; HERNANDEZ, A.; PEREZ, R.; LAO, S.; ANGEHR, G.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. Tropical forest dynamics across a rainfall gradient and the impact of El Niño dry season. **Journal of Tropical Ecology**, v. 20, p. 51-72, 2004.

CONDIT, R.; ASHTON, P. S.; MANOKARAN, N.; LAFRANKIE, J. V.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 354, n. 1391, p. 1739-1748, 1999.

CONDIT, R. **Tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots**. Springer Science & Business Media, 1998.

------. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. **Ecological monographs**, v. 65, n. 4, p. 419-439, 1995.

DAUBER, E.; FREDERICKSEN, T. S.; PEÑA, M. Sustainability of timber harvesting in Bolivian tropical forests. **Forest Ecology and Management**, v. 214, n. 1-3, p. 294-304, 2005.

DISLICH, C.; GÜNTER, S.; HOMEIER, J.; SCHRÖDER, B.; HUTH, A. **Simulating forest dynamics of a tropical montane forest in south Ecuador**. *Erdkunde*, p. 347-364, 2009.

DURIGAN, G. Estrutura e diversidade de comunidades florestais. **Ecologia de florestas tropicais do Brasil. Viçosa, 2da edição Editora UFV**, p. 294-325, 2012.

FELFILI, J. M.; REZENDE, A. V.; DA SILVA JÚNIOR, M. C.; SILVA, M. A. Changes in the floristic composition of cerrado sensu stricto in Brazil over a nine-year period. **Journal of Tropical Ecology**, v. 16, p. 579-590, 2000.

FORTUNEL, C.; VALENCIA, R.; WRIGHT, S.J.; GARWOOD, N.C.; KRAFT, N.J. Functional trait differences influence neighbourhood interactions in a hyperdiverse Amazonian forest. **Ecology Letters**, v. 19, n. 9, pág. 1062-1070, 2016.

GALE, N.; HALL, P. Factors determining the modes of tree death in three Bornean rain forests. **Journal of Vegetation Science**, v. 12, n. 3, pág. 337-348, 2001.

GALE, N. The aftermath of tree death: coarse woody debris and the topography in four tropical rain forests. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 30, n. 9, pág. 1489-1493, 2000.

GALE, N.; BARFOD, A. S. Canopy tree mode of death in a western Ecuadorian rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, p. 415-436, 1999.

GENTRY, A. H. **Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients**. Annals of the Missouri Botanical Garden , p. 1-34, 1988.

GENTRY, A. H.; TERBORGH, J. **Composition and dynamics of the Cosha Cashu 'mature' floodplain forest**. In: GENTRY, A.H. (ed.). Four Neotropical Rainforests. New Haven: Yale University Press, p. 542-564, 1990.

GLINIARS, R.; BECKER, G. S.; BRAUN, D.; DALITZ, H. Monthly stem increment in relation to climatic variables during 7 years in an East African rainforest. **Trees**, v. 27, n. 4, p. 1129-1138, 2013.

GROTE, S.; CONDIT, R.; HUBBELL, S.; WIRTH, C.; RÜGER, N. Response of demographic rates of tropical trees to light availability: can position-based competition indices replace information from canopy census data?. **PloS one**, v. 8, n. 12, p. e81787, 2013.

HARTSHORN, G. S. **An overview of neotropical forest dynamics**. In: GENTRY, A.H. (ed.). Four Neotropical Rainforests. New Haven: Yale University Press, p. 585-599, 1990.

HERWITZ, S.R.; YOUNG, S. Mortality, recruitment, and growth rates of montane tropical rainforest canopy trees on Mount Bellenden-Ker, northeast Queensland, Australia, **Biotropica**, v. 26, p. 350-361. 1994.

HIGUCHI, N.; CHAMBERS, J.; DOS SANTOS, J.; RIBEIRO, R. J.; PINTO, A. C. M.; DA SILVA, R. P.; ... TRIBUZY, E. S. Dinâmica e balanço do carbono da vegetação primária da Amazônia Central. *Floresta*, v. 34, n. 3, p. 295-304, 2004.

HIJMANS RJ.; CAMERON SE.; PARRA JL.; JONES PG.; JARVIS A. Very high resolution interpolated climate Surfaces for global Land Areas. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society* 25 (15): 1965-1978, 2005.

HUBBELL, S.; FOSTER, R. Structure, dynamics, and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. in Gentry, A. (ed.). **Four Neotropical rain forests**. Yale University Press, New Haven, p. 522-541, 1990.

----- **Canopy gaps and the dynamics of tropical rain forests**. In: Crawley, M. (Ed.), *Plant Ecology*, Blackwell, Oxford, p. 75-95, 1986.

JORGENSEN, Peter Moller; LEON-YANEZ, Susana (Ed.). **Catálogo de las plantas vasculares do Ecuador**. Jardim Botânico de Missouri, p. 75, 1999.

JOSSE, C.; CUESTA, F.; NAVARRO, G.; BARRENA, V.; CABRERA, E.; CHACÓN-MORENO, E.; ... TOVAR, A. **Ecosistemas de los Andes del norte y centro**. Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela. Lima: Secretaría General de la Comunidad Andina, Programa Regional ECOBONA-Intercooperation, CONDESANProyecto Páramo Andino, Programa BioAndes, EcoCiencia, NatureServe, IAvH, LTAUNALM, ICAE-ULA, CDC-UNALM, and RUMBOL SRL. 2009.

KELLMAN, M.; TACKABERRY, R.; RIGG, L. Structure and function in two tropical gallery forest communities: implications for forest conservation in fragmented systems. **Journal of Applied Ecology**, v. 35, n. 2, p. 195-206, 1998.

KORNING, J.; BALSLEV, H. Growth and mortality of trees in Amazonian tropical rain forest in Ecuador. **Journal of Vegetation Science**, v. 5, n. 1, p. 77-86, 1994.

KUNSTLER, G.; FALSTER, D.; COOMES, D. A.; HUI, F.; KOOYMAN, R. M.; LAUGHLIN, D. C.; ... AIBA, M. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 204-207, 2016.

LANG, G. E.; KNIGHT, D. H. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. **Ecology**, v. 64, n. 5, p. 1075-1080, 1983.

LASKY, JR.; BACHELOT, B.; MUSCARELLA, R.; SCHWARTZ, N.; FORERO-MONTAÑA, J.; NYTCH, C.J.; ... URIARTE, M. Ontogenetic shifts in trait-mediated mechanisms of plant community assembly. **Ecology**, v. 96, n. 8, p. 2157-2169, 2015.

LAURANCE, W. F.; FERREIRA, L. V.; RANKIN-DE MERONA, J. M.; LAURANCE, S. G. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. **Ecology**, v. 79, n. 6, p. 2032-2040, 1998.

LERTZMAN, K. P. Forest Dynamics, Differential Mortality and Variable Recruitment Probabilities. **Journal of Vegetation Science**, v. 6, n. 2, p. 191-204, 1995.

LEWIS, S. L.; PHILLIPS, O. L.; BAKER, T. R.; LLOYD, J.; MALHI, Y.; ALMEIDA, S.; ... TERBORGH, J. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, v. 359, n. 1443, p. 421-436, 2004.

LICONA J.C.; PEÑA M.; MOSTACEDO, B. **Composición florística, estructura y dinámica de un bosque amazónico aprovechado a diferentes intensidades en Pando, Bolivia**. Instituto Boliviano de Investigación Forestal, Santa Cruz (Bolivia), p. 48, 2007.

LIEBERMAN, D.; LIEBERMAN, M.; PERALTA, R.; HARTSHORN, G. S. Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. **The Journal of Ecology**, v. 73, n. 3, p. 915-924, 1985.

LONDONO V.; JIMENEZ, E. Efecto del tiempo entre los censos sobre la estimación de las tasas anuales de mortalidad y de reclutamiento de árboles (períodos de 1, 4 y 5 años. **Crónica Forestal y del Medio Ambiente**, v. 14, p. 41-57, 1999.

LOUMAN, B.; QUIRÓS, D.; NILSSON, M. **Silvicultura de bosques latifoliados tropicales con énfasis en América Central**. Turrialba, CR, CATIE, p. 265, 2001.

LUGO, A. E.; SCATENA, F. N. Background and catastrophic tree mortality in tropical moist, wet, and rain forests. **Biotropica**, v. 28, n. 4, p. 585-599, 1996.

LUGO, A. E.; BOKKESTIJN, A.; SCATENA, F. N. Structure, succession, and soil chemistry of palm forests in the Luquillo Experimental Forest. In: **Tropical forests: management and ecology**. Springer, New York, NY, p. 142-177, 1995.

MACLAREN, K. P.; MACDONALD, M. A. Seedling dynamics after different intensities of human disturbance in a tropical dry limestone forest in Jamaica. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge University Press, United Kingdom, v. 19, p. 567-578, 2003.

MADSEN, J.E.; ØLLGAARD, B. Floristic composition, structure, and dynamics of an upper montane rain forest in Southern Ecuador. **Nordic Journal of Botany**, v. 14, n. 4, p. 403-423, 1994.

MANOKARAN, N.; SWAINE, N. D. **Population dynamics of trees in dipterocarp forests of Peninsular Malaysia**, p. 194, 1994.

MASAKI, T. Effect of the shape of forest fragment on tree population dynamics. **Plant Ecology**, Netherlands, v. 172, p. 275-286, 2004.

MELO, O.; VARGAS, R. **Evaluación ecológica y silvicultural de ecosistemas boscosos**. Universidad del Tolima. Ibagué, Colombia, v. 235, 2003.

MINISTERIO DEL AMBIENTE DEL ECUADOR (MAE). **Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental, Subsecretaría del Patrimonio Natural**. Quito, Ecuador, p. 124-125, 2013.

MOSQUERA, HQ.; IBARGÜEN, RR.; PALACIOS, YAR. Mortalidade e recrutamento de árvores em um bosque tropical de Chocó (Colômbia). **Revista Facultad Nacional de Agronomía-Medellín**, v. 62, n. 1, pág. 4855-4868, 2009.

NASCIMENTO, H. E. M.; DIAS, A. D. A. S.; TABANEZ, A. A. J.; VIANA, V. M. Estrutura e dinâmica de populações arbóreas de um fragmento de floresta estacional semidecidual na região de Piracicaba, SP. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 59, n. 2, p. 329-342, 1999.

NEBEL, G., KVIST, L. P., VANCLAY, J. K., CHRISTENSEN, H., FREITAS, L., & RUÍZ, J. Structure and floristic composition of flood plain forests in the Peruvian Amazon: I. Overstorey. **Forest Ecology and Management**, v. 150, n. 1-2, p. 27-57, 2001.

NEBEL, G.; KVIST, LP.; VANCLAY, JK.; VIDAURRE, H. Forest dynamics in flood plain forests in the Peruvian Amazon: effects of disturbance and implications for management. **Forest Ecology and Management**, v. 150, n. 1-2, p. 79-92, 2001.

NEILL, D. A. **Inventario botánico de la región de la Cordillera el Cóndor, Ecuador y Perú: actividades y resultados científicos del proyecto, 2.004-2.007**. 2013.

NELDER, J. A.; WEDDERBURN, R. WM. Generalized linear models. **Journal of the Royal Statistical Society: Series A (General)**, v. 135, n. 3, p. 370-384, 1972.

OLIVEIRA-FILHO, A.; MELLO, J.; SCOLFORO, J. R. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous Forest in south-eastern Brazil over a Five-year period (1987-1992). **Plant Ecology**. Dordrecht, v. 131, n.1, p. 45-66, 1997.

OLIVER, C. D.; LARSON, B. C.; OLIVER, C. D. **Forest stand dynamics**. New York: Wiley, 1996.

OLSON, D.M.; DINERSTEIN, E. **The Global 200: a representation approach to conserving the Earth's distinctive ecoregions**. WWF-US, 1997.

PALLQUI, N.; MONTEAGUDO, A.; PHILLIPS, O.; LOPEZ-GONZALEZ, G.; CRUZ, L.; GALIANO, W.; VASQUEZ, R. Dinámica, biomasa aérea y composición florística en parcelas permanentes Reserva Nacional Tambopata, Madre de Dios, Perú. **Revista peruana de biología**, v. 21, n. 3, p. 235-242, 2014.

PENNINGTON, R.T.; LAVIN, M.; SÄRKINEN, T.; LEWIS, G.P.; KLITGAARD, B.B.; HUGHES, C.E. Contrasting plant diversification histories within the Andean biodiversity hotspot. **Proceedings of the National Academy of Sciences**. Edited by Peter H. Raven, Missouri Botanical Garden, St. Louis, MO, v. 107, n. 31, p. 13783-13787, 2010.

PHILLIPS, O.; BAKER, T.; FELDPAUSCH, T.; BRIENEN, R. **Manual de Campo para o Estabelecimento e Remediação de Parcelas da RAINFOR**, p 26, 2016.

PHILLIPS, OL.; BAKER, TR.; ARROYO, L.; HIGUCHI, N.; KILLEEN, TJ.; LAURANCE, WF.; ... NEILL, DA. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976–2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Série B: Ciências Biológicas*, v. 359, n. 1443, p. 381-407, 2004.

PHILLIPS, O. L.; HALL, P.; GENTRY, A. H.; SAWYER, S. A.; VASQUEZ, R. Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 91, n. 7, p. 2805-2809, 1994.

PHILLIPS, O. L. ; GENTRY, A. H. Increasing Turnover through Time in Tropical Forests. *Science*, v. 263, n. 5149, p. 954-958, 1994.

PICKETT S. T. A.; WHITE P. S. **Natural disturbance and patch dynamics: an introduction.** In: Pickett STA, White PS (eds) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics.* Academic Press, p. 3-13, 1985.

PINTO, J. R.; HAY, J. V. Mudanças florísticas e estruturais na comunidade arbórea de uma floresta de vale no Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. *Brazilian Journal of Botany*, v. 28, n. 3, p. 523-539, 2005.

QUINN, GP.; KEOUGH, MJ. **Experimental Desing and Data Analysis for Biologists.** Cambridge University Press. p. 463-471, 2002.

RAMÍREZ-ANGULO, H.; TORRES-LEZAMA, A.; SERRANO, J. Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque nublado de la cordillera de los Andes, Venezuela. *Ecotropicos*, v. 15, n. 2, p. 177-184, 2002.

RANKIN-DE-MERONA, J. M.; HUTCHINGS, R. W.; LOVEJOY, T. E. **Tree mortality and recruitment over a five-year period in undisturbed upland rainforest of the central Amazon.** Chapter 29, p. 573-584, 1990. In: Gentry, A. H. (Ed.) *Four Neotropical Forests.* New Haven: Yale University Press, 627 p.

RICHARDS P. **The tropical rainforest.** An ecology study, 2nd edn. Cambridge University Press, London, p. 1 – 48, 1996.

ROZENDAAL, D. MA.; ZUIDEMA, P. A. Dendroecologia nos trópicos: uma revisão. *Árvore*, v. 25, n. 1, pág. 3-16, 2011.

ROZENDAAL, DM.; PHILLIPS, OL.; LEWIS, SL.; AFFUM-BAFFOE, K.; ALVAREZ-DAVILA, E.; ANDRADE, A.; ... BRIENEN, RJ. Competition influences tree growth, but not mortality, across environmental gradients in Amazonia and tropical Africa. *Ecologia*, v. 101, n. 7, p. e03052, 2020.

SAMPER, C.; VALLEJO, I. Estructura y dinámica de poblaciones de plantas en un bosque andino. *Rev. Acad. Colomb. Cienc*, v. 31, n. 118, p. 57-68, 2007.

SCHIPPERS, P.; STERCK, F.; VLAM, M.; ZUIDEMA, PA. Tree growth variation in the tropical forest: understanding effects of temperature, rainfall and CO₂. *Global Change Biology*, v. 21, n. 7, pág. 2749-2761, 2015.

SHEIL, D.; JENNINGS, S.; SAVILL, P. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Bundongo, a Ugandan rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, v.16, n.1, p.765-800, 2000.

SHEIL, D., BURSLEM, D.F.R.P.; ALDER, D. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology*, v.83, n.2, p.331-333, 1995.

SILVA, R. P.; DOS SANTOS, J.; TRIBUZY, E. S.; CHAMBERS, J. Q.; NAKAMURA, S.; HIGUCHI, N. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 166, n. 1-3, p. 295-301, 2002.

SOUSA, W. P. The role of disturbance in natural communities. **Annual review of ecology and systematics**, v. 15, n. 1, p. 353-391, 1984.

SWAINE, M. D.; LIEBERMAN, D.; PUTZ, F. E. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. **Journal of Tropical Ecology**, v. 3, n. 4, p. 359-366, 1987.

SWAINE, M. D.; HALL, J. B. Forest structure and dynamics. **Plant Ecology in West Africa**, p. 47-93, 1986.

TABARELLI, M.; MANTOVANI, W. Clareiras naturais e a riqueza de espécies pioneiras em uma Floresta Atlântica Montana. **Revista Brasileira de Biologia**, v.59, n.2, p.251-261, 1999.

TOBÓN, C.; Y ARROYAVE, F. 2007. **Inputs by fog and horizontal precipitation to the páramo ecosystems and their contribution to the water balance**. Proceedings of the Fog Conference, La Serena, Chile, 2007.

UNGER, M.; HOMEIER, J.; LEUSCHNER, C. Effects of soil chemistry on tropical forest biomass and productivity at different elevations in the equatorial Andes. **Oecologia**, v. 170, n. 1, p. 263-274, 2012.

URIARTE, M.; CANHAM, CD.; THOMPSON, J.; ZIMMERMAN, JK. A neighborhood analysis of tree growth and survival in a hurricane-driven tropical forest. **Monografías Ecológicas** , v. 74, n. 4, pág. 591-614, 2004.

USLAR, YV.; MOSTACEDO, B.; SALDIAS, M. Composición, estructura y dinámica de un bosque seco semideciduo en Santa Cruz, Bolivia. **Ecología en Bolivia**, v. 39, n. 1, p. 25-43, 2004.

VALENCIA, R.; CONDIT, R.; FOSTER, RB.; ROMOLEROUX, K.; VILLA MUNOZ, G.; SVENNING, JC.; ... BALSLEV, H. **Yasuni Forest Dynamics Plot**. Ecuador, p. 609-620, 2004.

VAN GELDER, HA.; POORTER, L.; STERCK, FJ. Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. **New Phytologist** , v. 171, n. 2, pág. 367-378, 2006.

VOLLAND-VOIGT, F.; BRÄUNING, A.; GANZHI, O.; PETERS, T.; MAZA, H. Radial stem variations of *Tabebuia chrysantha* (Bignoniaceae) in different tropical forest ecosystems of southern Ecuador. **Trees**, v. 25, n. 1, p. 39-48, 2011.

WALSH, C.; MAC NALLY, R. Package hier. part: hierarchical partitioning, version 1.0- 4. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2013.

WERNECK, M.S. ; FRANCESCHINELLI, E.V. Dynamics of a dry forest fragment after the exclusion of human disturbance in southeastern Brazil. **Plant Ecology**, n.174, p.337–346, 2004.

WESTFALL, P. H.; TOBIAS, R. D.; ROM, D.; WOLFINGER, R. D.; HOCHBERG, Y. **Multiple Comparisons and Multiple Tests Using the SAS System**, Cary, NC: SAS Institute Inc. 1999.

WHITMORE, T. C. Gaps in the forest canopy. In: P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann (eds), **Tropical trees as living systems**,. University Press, Cambridge. p. 639-655, 1978.

WILLIAMS, L. G. Crecimiento diamétrico de árboles caducifolios y perennifolios del bosque mesófilo de montaña en los alrededores de Xalapa. **Madera y Bosques**, v. 2, n. 2, p. 53-65, 1996.

WOLF, K.; VELDKAMP, E.; HOMEIER, J.; MARTINSON, G. O. Nitrogen availability links forest productivity, soil nitrous oxide and nitric oxide fluxes of a tropical montane forest in southern Ecuador. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 25, n. 4, 2011.

WORLDCLIM, **Worldclim version 1.4 (release 3). Bioclim tiles in GeoTIFF format with a resolution of 30 arc-seconds (~1 km)**. 2014.

ZAR, J.H. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, New Jersey. 1996.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Esta pesquisa foi desenvolvida em seis trechos de floresta em localidades distintas, que fazem parte de uma ampla rede de parcelas permanentes distribuídas em regiões de floresta tropical na América do Sul. Embora essas parcelas venham sendo inventariadas há vários anos, nosso estudo foi pioneiro em explorar esses dados por meio de uma abordagem ecológica, em busca de elucidar a interação dessas comunidades e seus processos ecológicos com os ambientes em que ocorrem. As análises realizadas mostraram que existem fatores ambientais que influenciam a estrutura, a composição e a dinâmica dessas florestas, sendo a altura das maiores árvores a variável mais previsível. Mas as análises mostraram, sobretudo, que existe grande variação florística e estrutural entre florestas relativamente próximas e que grande parte das diferenças entre elas não pode ser explicada apenas pelos fatores ambientais analisados. Verificamos ainda uma tendência de perda de biodiversidade nas florestas dessa região que, ainda que muito lenta, merece atenção e observações de mais longo prazo.

Além de trazer avanços para a compreensão da complexidade de fatores que influenciam a estrutura, a composição florística e a dinâmica dos ecossistemas tropicais montanos, os dados gerados nesta pesquisa podem dar suporte a instituições públicas e privadas que lidam com a conservação e uso sustentável dos recursos florestais no Equador. Esses ecossistemas possuem grande importância regional por serem considerados *hotspots* de biodiversidade em escala mundial. As florestas andinas receberam pouca atenção dos cientistas e do público em geral no século passado, o que facilitou o desmatamento em larga escala. Agora o desafio é utilizar os avanços no conhecimento sobre a composição e o funcionamento dessas florestas na tomada de decisões que possam conciliar seu relevante papel ecológico e o manejo sustentável de seus recursos, especialmente a exploração madeireira na região, sem comprometer a conservação de sua biodiversidade e seu relevante papel na proteção de recursos hídricos, por exemplo. Experimentos de manejo dessas florestas são desejáveis, para que possa ser validada qualquer recomendação de exploração sustentável.

Esperamos que o monitoramento dessas florestas tenha continuidade por períodos suficientemente longos, de modo a possibilitar o aprofundamento da compreensão das mudanças temporais que possam ser desencadeadas por

transformações da paisagem, em decorrência de mudanças climáticas ou mesmo como resultado de intervenções experimentais de manejo. Também almejamos que estudos ecológicos semelhantes possam se estender a toda a rede de parcelas permanentes da região tropical da América do Sul, possibilitando análises integradas de dados e fortalecendo a compreensão dessas florestas e a sua conservação.

REFERÊNCIAS

- ASQUITH, N. M. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea: en GUARIGUATA, MR.; KATTAN, GH (eds.) **Ecología y conservación de bosques neotropicales**. Editorial Tecnológica de Costa Rica. Turrialba, Costa Rica. p. 377-406 , 2002.
- BALVANERA, P.; URIARTE, M.; ALMEIDA-LEÑERO, L.; ALTESOR, A.; DECLERCK, F.; GARDNER, T.; ... MATOS, M. S. Ecosystem services research in Latin America: The state of the art. **Ecosystem Services**, v. 2, p. 56-70, 2012.
- BEHLING, H. Tropical mountain forest dynamics in Mata Atlantica and northern Andean biodiversity hotspots during the late Quaternary. **Biodiversity Ecology**, v. 2, p. 25-33, 2008.
- BELL, FW.; HUNT, S.; DACOSTA, J.; SHARMA, M.; LAROCQUE, GR.; WINTERS, JA.; NEWMASER. Effects of silviculture intensity on plant diversity response patterns in young managed northern temperate and boreal forests. **Ecoscience** , v. 21, n. 3-4, p. 327-339, 2014.
- BRÄUNING, A.; HOMEIER, J.; CUEVA, E.; BECK, E.; GÜNTER, S. **Growth dynamics of trees in tropical mountain ecosystems**. In: Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 291-302, 2008.
- BURKOWSKI P. B.; DE OLIVEIRA-FILHO, A. T.; BOTEZELLI, L.; FONTES, M. A. L.; GARCIA, P. O.; DOS SANTOS. Structural dynamics in a fragment of seasonal semideciduous forest in lavras, mg, brazil. **Cerne**, v. 21, n. 2, p. 259-265, 2016.
- CHAVE, J.; CONDIT, R.; AGUILAR, S.; HERNANDEZ, A.; LAO, S.; PEREZ, R. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: **Biological Sciences**, v. 359, n. 1443, p. 409-420, 2004.
- CHAVE, J.; CONDIT, R.; MULLER-LANDAU, HC.; THOMAS, SC.; ASHTON, OS.; BUNYAVEJCHEWIN, S.; ... FEELEY, KJ. Assessing evidence for a pervasive alteration in tropical tree communities, **Plos Biol**, v. 6, p. 455–462, 2008.
- CLARK, D. A.; CLARK, D. B. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. **Ecological Monographs**, v. 62, n. 3, p. 315-344, 1992.
- CLARK, D. B.; OLIVAS, P. C.; OBERBAUER, S. F.; CLARK, D. A.; RYAN, M. G. First direct landscape-scale measurement of tropical rain forest Leaf Area Index, a key driver of global primary productivity. **Ecology Letters**, v. 11, n. 2, p. 163-172, 2008.
- CAMACHO-CRUZ, A.; GONZÁLEZ-ESPINOSA, M.; WOLF, JH.; DE JONG, BH. Germination and survival of tree species in disturbed forests of the highlands of Chiapas, Mexico. **Canadian Journal of Botany**, v. 78, n. 10, p. 1309-1318, 2000.
- CHASE, J.M.; LEIBOLD, M.A. **Ecological Niches. Linking Classical and Contemporary Approaches**. University of Chicago Press, Chicago, p. 212, 2003.
- CHESSON P. **Mechanisms of maintenance of species diversity**. Annual review of Ecology and Systematics, v. 31, n. 1, p. 343-366, 2000.

CONDIT, R. Research in large long-term tropical forest plots. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 10, n. 1, p. 18-22, 1995.

----- **Tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots.** Springer Science & Business Media, 1998.

CONDIT, R.; SUKUMAR, R.; HUBBELL, SP.; FOSTER, R. **Predicting Trends from Size distributions: A Direct Test in a Tropical Tree Community.** The American Naturalist, v. 152, n. 4, p. 495-509, 1998.

CONDIT, R.; AGUILAR, S.; HERNANDEZ, A.; PEREZ, R.; LAO, S.; ANGEHR, G.; ... FOSTER, R. B. (2004). Tropical forest dynamics across a rainfall gradient and the impact of an El Nino dry season. **Journal of Tropical Ecology**, v. 20, n. 1, p. 51-72, 2004.

CONDIT, R.; ASHTON, P.; BUNYAVEJCHEWIN, S.; DATTARAJA, H. S.; DAVIES, S.; ESUFALI, S.; ... HALL, P. The importance of demographic niches to tree diversity. **Science**, v. 313, n. 5783, p. 98-101, 2006.

CONNELL, J. H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. **Science**, v. 199, n. 4335, p. 1302-1310, 1978.

COOMES, D. A.; ALLEN, R. B. Effects of size, competition and altitude on tree growth. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 5, p. 1084-1097, 2007.

CRAUSBAY, S. D.; MARTIN, P. H. Natural disturbance, vegetation patterns and ecological dynamics in tropical montane forests. **Journal of tropical ecology**, v. 32, n. 5, p. 384-403, 2016.

DALLMEIER, F. **'Long-term monitoring of biological diversity in tropical forest areas: Methods for establishment and inventory of permanent plots'** MAB Digest 11, UNESCO, Paris. 1992.

FORTUNEL, C.; PAINE, CT.; FINE, PV.; KRAFT, NJ.; BARALOTO, C. Fatores ambientais predizem a composição funcional da comunidade em florestas da mazônia A. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 1, p. 145-155, 2014.

GENTRY, A. H. **Patterns of Neotropical Plant Species Diversity.** In: Evolutionary biology . Springer, Boston, MA, p. 1-84. 1982.

----- **Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients.** Annals of the Missouri Botanical Garden, p. 1-34, 1988.

GOVE, J. H.; PATIL, G. P. Modeling the basal area-size distribution of forest stands: a compatible approach. **Forest Science**, v. 44, n. 2, p. 285-297, 1998.

HERWITZ, S.R.; YOUNG, S. Mortality, recruitment, and growth rates of montane tropical rainforest canopy trees on Mount Bellenden-Ker, northeast Queensland, Australia, **Biotropica**, v. 26, p. 350-361, 1994.

HUBBELL SP. Tree dispersion, abundance and diversity in a dry tropical forest. **Science** n 203, p.1299–1309, 1979.

----- **A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs.** Coral Reefs n.16, p. S9–S21, 1997.

----- **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography.** Princeton University Press. New Jersey, v. 32, p. 326, 2001.

HUBBELL S. P.; FOSTER R. B. **Canopy gaps and the dynamics of a Neotropical forest.** In M. J. Crawley (Ed.). Plant ecology, Blackwell Scientific, Oxford, England, p. 77-95, 1986.

----- **La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical.** **Revista de Biología Tropical.** Costa Rica, v. 35 (Supl. 1) p. 7-22, 1987.

----- **Structure, dynamics, and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island.** In: A (ed) four neotropical forests, Yale University Press, New Haven CT, p. 522-541, 1990.

KORNING, J.; BALSLEV, H. Growth and mortality of trees in Amazonian tropical rain forest in Ecuador. **Journal of Vegetation Science**, v. 5, n. 1, p. 77-86, 1994.

LANG, G. E.; KNIGHT, D. H. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. **Ecology**, v. 64, n. 5, p. 1075-1080, 1983.

LEIGH, E. G. **Tropical forest ecology: a view from Barro Colorado Island.** Oxford University Press on Demand, p. 239, 1999.

LEIGH J. E. G.; DAVIDAR, P.; DICK, C. W.; TERBORGH, J.; PUYRAVAUD, J. P.; TER STEEGE, H.; WRIGHT, S. J. Why do some tropical forests have so many species of trees? **Biotropica**, v. 36, n. 4, p. 447-473, 2004.

LEWIS, SL.; PHILLIPS, OL.; BAKER, TR.; LLOYD, J.; MALHI, Y.; ALMEIDA, S.; ... TERBORGH, J. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Série B: Ciências Biológicas**, v. 359, n. 1443, p. 421-436, 2004.

LIEBERMAN, D., LIEBERMAN, M.; PERALTA, R.; HARTSHORN, G. S. Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. **The Journal of Ecology**, p. 915-924, 1985.

LOSOS E. C.; LEIGH E. G. **Tropical forest diversity and dynamism: findings from a large-scale plot network.** The University of Chicago Press, Chicago, p. 645, 2004.

MADSEN, J. E.; ØLLGAARD, B. Floristic composition, structure, and dynamics of an upper montane rain forest in Southern Ecuador. **Nordic Journal of Botany**, v. 14, n. 4, p. 403-423, 1994.

MALHI, Y.; GRACE, J. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 15, n. 8, p. 332-337, 2000.

MALHI, Y.; PHILLIPS, O.L.; LLOYD, J.; BAKER, T.; WRIGHT, J.; ALMEIDA, S.; ... KILLEEN, T. An international network to monitor the structure, composition and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR) **Journal of Vegetation Science**, v. 13, n. 3, p. 439-450, 2002.

MALHI, Y.; PHILLIPS, O.L. Tropical forests and global atmospheric change: a synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, v. 359, n. 1443, p. 549-555, 2004.

MANOKARAN, N.; SWAINE, N. D. **Population dynamics of trees in dipterocarp forests of Peninsular Malaysia**, p. 194, 1994.

MASAKI, T.; OTA, T.; SUGITA, H.; OOHARA, H.; OTANI, T.; NAGAIKE, T.; NAKAMURA, S. Structure and dynamics of tree populations within unsuccessful conifer plantations near the Shirakami Mountains, a snowy region of Japan. **Forest Ecology and Management**, v. 194, n. 1-3, p. 389-401, 2004.

MCLAREN, K. P.; MCDONALD, M. A. Coppice regrowth in a disturbed tropical dry limestone forest in Jamaica. **Forest Ecology and Management**, v. 180, n. 1-3, p. 99-111, 2003.

MCELWAIN J.C.; WILLIS K.J.; LUPIA R. **Cretaceous CO₂ Decline and the Radiation and Diversification of Angiosperms**. In: A history of atmospheric CO₂ and its effects on plants, animals and ecosystems Springer, New York, NY, p. 133-165, 2005.

MOORCROFT, P. R.; HURTT, G. C.; PACALA, S. W. A method for scaling vegetation dynamics: the ecosystem demography model (ED). **Ecological monographs**, v. 71, n. 4, p. 557-586, 2001.

NAKASHIZUKA, T.; IIDA, S.; TANAKA, H.; SHIBATA, M.; ABE, S.; MASAKI, T.; NIIYAMA, K. Community dynamics of Ogawa Forest Reserve, a species rich deciduous forest, central Japan. **Vegetation**, v. 103, n. 2, p. 105-112, 1992.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; DE MELLO, J. M.; SCOLFORO, J. R. S. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil over a five-year period (1987–1992). **Plant Ecology**, v. 131, n. 1, p. 45-66, 1997.

PHILLIPS, O. L.; HALL, P.; GENTRY, A. H.; SAWYER, S. A.; VASQUEZ, R. Dynamics and species richness of tropical rain forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 91, n. 7, p. 2805-2809, 1994.

PHILLIPS, O. L.; MALHI, Y.; HIGUCHI, N.; LAURANCE, W. F.; NÚÑEZ, P. V.; VÁSQUEZ, R. M.; ... GRACE, J. Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. **Science**, v. 282, n. 5388, p. 439-442, 1998.

PHILLIPS, O. L.; BAKER, T. R.; ARROYO, L.; HIGUCHI, N.; KILLEEN, T. J.; LAURANCE, W. F.; ... NEILL, D. A. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976–2001. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1443, p. 381-407, 2004.

PITMAN, NC.; WIDMER, J.; JENKINS, CN.; STOCKS, G.; SEALES, L.; PANIAGUA, F.; BRUNA, EM. Volume and Geographical Distribution of Ecological Research in the Andes and the Amazon, 1995–2008. **Tropical Conservation Science**, v. 4, n. 1, p. 64-81, 2011.

RAMÍREZ, H.; TORRES-LEZAMA, A.; ACEVEDO, M. F. Simulación de la dinámica de grupos de especies vegetales en un bosque de los llanos occidentales venezolanos. **Ecotropicos**, v. 10, n. 1, p. 9-20, 1997.

RICHARDS, P. **The rain forest**. Cambridge University Press, Londres, p. 450 p, 1952.

----- **The tropical rainforest**. An ecology study, 2nd edn. Cambridge University Press, London, p. 1 – 48, 1996.

SAMPER, C.; VALLEJO, M.I. 2007. Estructura y dinámica de poblaciones de plantas en un bosque andino. **Rev. Acad. Colomb. Cienc**, v. 31, n. 118, p. 57-68, 2007.

SATO, H.; ITOH, A.; KOHYAMA, T.; SEIB-DGVM: A new Dynamic Global Vegetation Model using a spatially explicit individual-based approach. **Ecological Modelling**, v. 200, n. 3-4, p. 279-307, 2007.

SHEIL, D.; JENNINGS, S.; SAVILL, P. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, p. 765-800, 2000.

SIERRA, C. A.; DEL VALLE, J. I.; ORREGO, S. A.; MORENO, F. H.; HARMON, M. E.; ZAPATA, M.; ... BERROUET, L. M. Total carbon stocks in a tropical forest landscape of the Porc region, Colombia. **Forest Ecology and Management**, v. 243, n. 2-3, p. 299-309, 2007.

SWAINE, M. D.; LIEBERMAN, D.; HALL, J. B. Structure and dynamics of a tropical dry forest in Ghana. **Vegetatio**, v. 88, n. 1, p. 31-51, 1990.

SYNNOTT, T.J. **A checklist of the flora of the Budongo Forest Reserve, Uganda with notes on ecology and phenology**. CFI occasional paper No. 27. Oxford Forestry Institute, Oxford. 1985.

TURNER, I. M. **The ecology of trees in the tropical rain forest**. Cambridge University Press, 2001.

USLAR, Y. V.; MOSTACEDO, B.; SALDIAS, M. Composición, estructura y dinámica de un bosque seco semideciduo en Santa Cruz, Bolivia. **Ecología en Bolivia**, v. 39, n. 1, p. 25-43, 2004.

VALLEJO, J.; ALVAREZ, M.; DEVIA, E.; GALEANO, W.; LONDOÑO, G.; LÓPEZ, A. Establecimiento de parcelas permanentes en bosques de Colombia (No. LC-0125). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. **Environmental Research Letters**, v. 3, n. 1, p. 014002, 2005.

VALENZUELA, P. E.; ROJAS, C. R.; HJALMARSSON, H. **Optimal input design for non-linear dynamic systems: a graph theory approach**. In: 52nd IEEE Conference on Decision and Control. IEEE, p. 5740-5745. 2013.

WHITMORE, T. C. Changes over twenty-one years in the Kolombangara rain forests. **The Journal of Ecology**, v. 77, n. 2, p. 469-483. 1989.

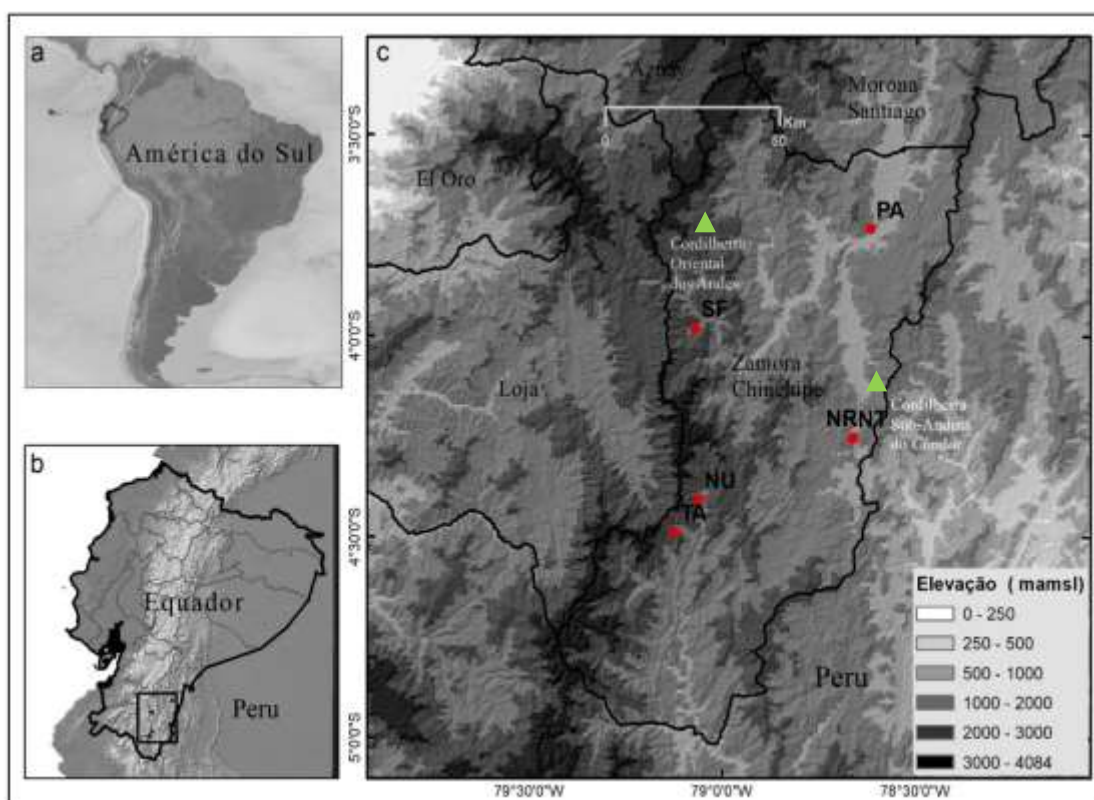
-----, **Potential Impact of Climate Change on Tropical Rain Forest Seedlings na Forest Regeneration.** In Potential Impact Climate Change on Tropical Forest Ecosystems. Springer, Dordrecht, p. 289-298, 1998.

WRIGHT, S.J. Tropical forests in a changing environment. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 20, n. 10, p. 553-560, 2005.

APÊNDICE A - Caracterização geral das áreas de estudo

As áreas de estudo estão localizadas na região sul do Equador, em altitudes que variam entre os 900 e 2400 m de elevação, nas adjacências das coordenadas geográficas localizadas ao redor da latitude 04°S e longitude 78°W (Figura A1).

Figura A1 - Localização geográfica das seis áreas de estudo, distribuídas nas florestas tropicais montanas da província de Zamora Chinchipe no sul do Equador: a) Localização do Equador na América do Sul; b) Localização dos locais de estudo na região sul do Equador; c) Localização de cada área de estudo “Reserva Biologica Estación San Francisco” (2142 m) Parcela San Francisco (SF), “Reserva Natural Tapichalaca” (2374 m) Parcela Tapichalaca (TA), “Reserva Ecologica Numbala” (1975 m) Parcela Numbala (NU), “Estación Experimental El Padmi” (956 m) Parcela Padmi (PA) e “Área de Conservación de la Asociación de Trabajadores Autonomos San Miguel de las Orquídeas” (927 e 1086 m) Parcelas Nangaritza Rio (NR) e Nangaritza Tepui (NT).

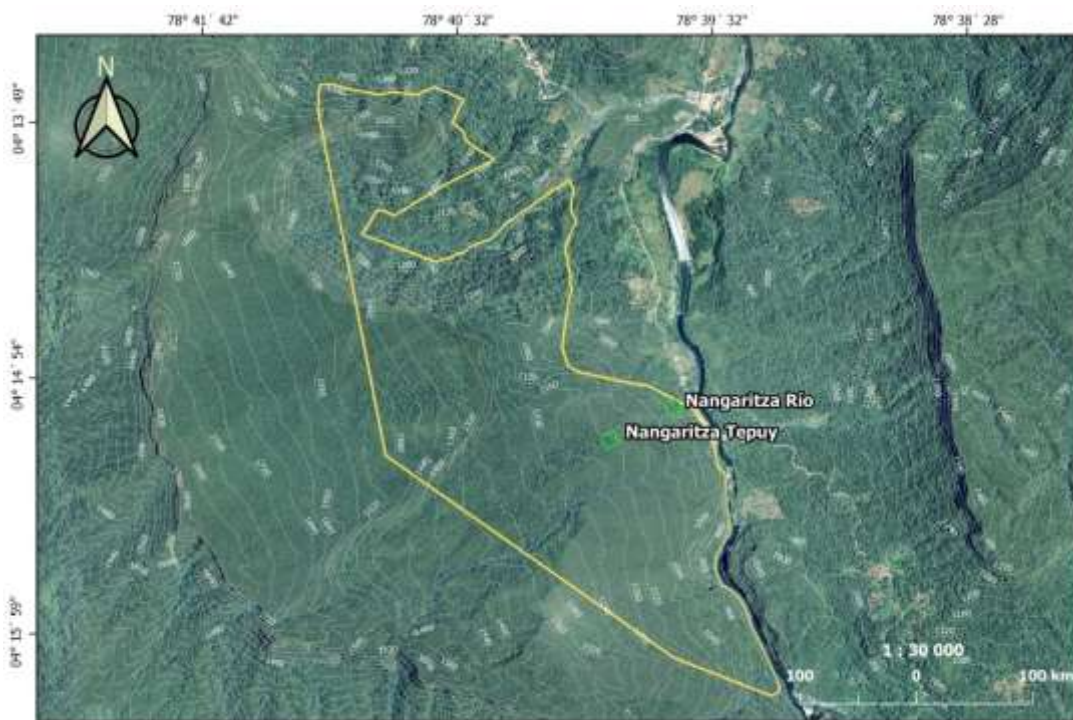


As parcelas encontram-se no interior de Áreas de Vegetação Permanente (Figuras A2), imersas em paisagens variáveis, às vezes de floresta contínua, às vezes de propriedades rurais manejadas. As áreas de vegetação permanente fazem parte do Sistema Nacional de Áreas Protegidas do Equador, de acordo com o Suplemento de Registro Oficial nº 418, de 10 de setembro de 2004 da Lei de Florestas e

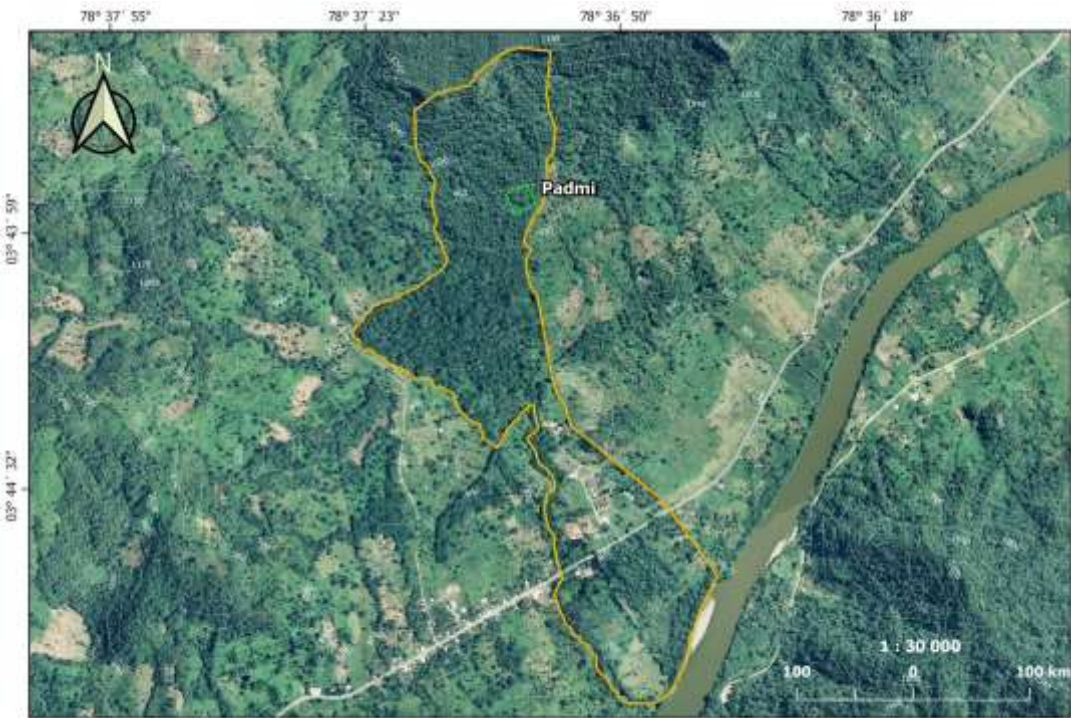
Conservação de Áreas Naturais e Vida Selvagem. (Capítulo III, sobre Florestas Protetoras e Vegetação, Artigos 6, 7 e 8 da referida lei).

Figura A2 – Mapa de cada uma das áreas de estudo (linhas amarelas delimitando a Área de Vegetação Permanente), sobre imagem de satélite que mostra a cobertura vegetal na região, com a localização (linha verde) da parcela permanente amostrada. A) Localização da Área de Conservação da Associação dos Trabalhadores Autônomos San Miguel de las Orquídeas (927 e 1086 m) Parcelas Nangaritza Rio (NR) e Nangaritza Tepui (NT). B) Localização Estação Experimental El Padmi (956 m) Parcela Padmi (PA). C) Localização da Reserva Ecológica Numbala (1975 m) Parcela Numbala (NU). D) Localização da Reserva Biológica da Estación San Francisco (2142 m) Parcela San Francisco (SF). E) Reserva Natural Tapichalaca (2374 m) Parcela Tapichalaca (TA).

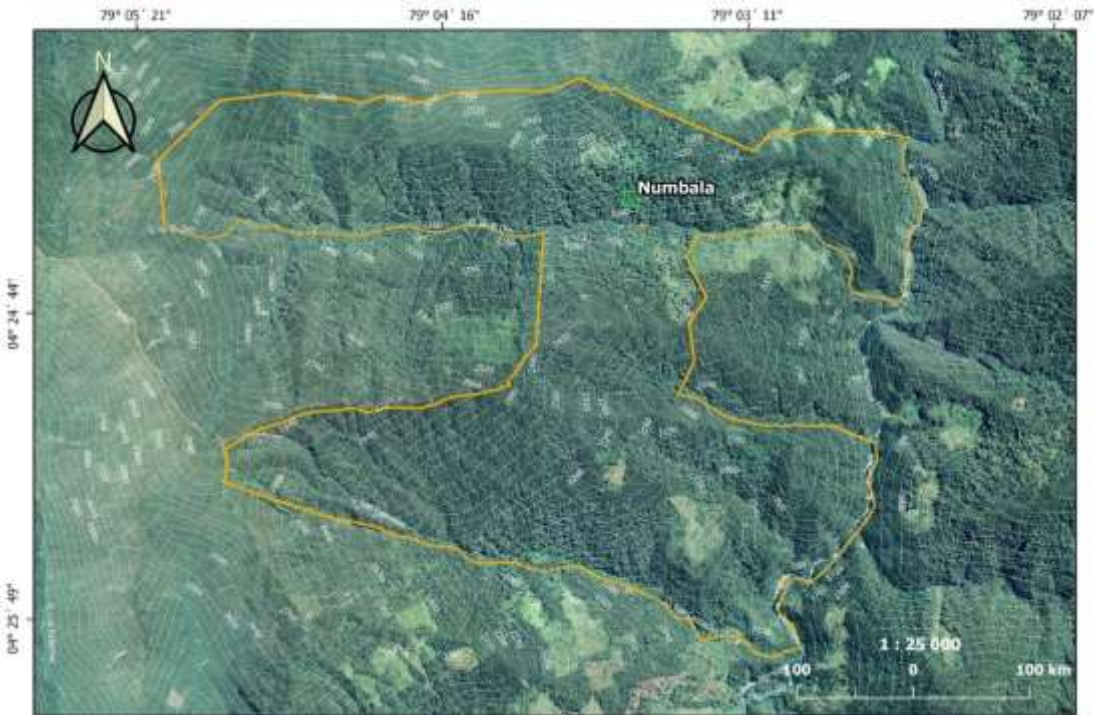
NANGARITZA RIO E NANGARITZA TEPUI



EL PADMI



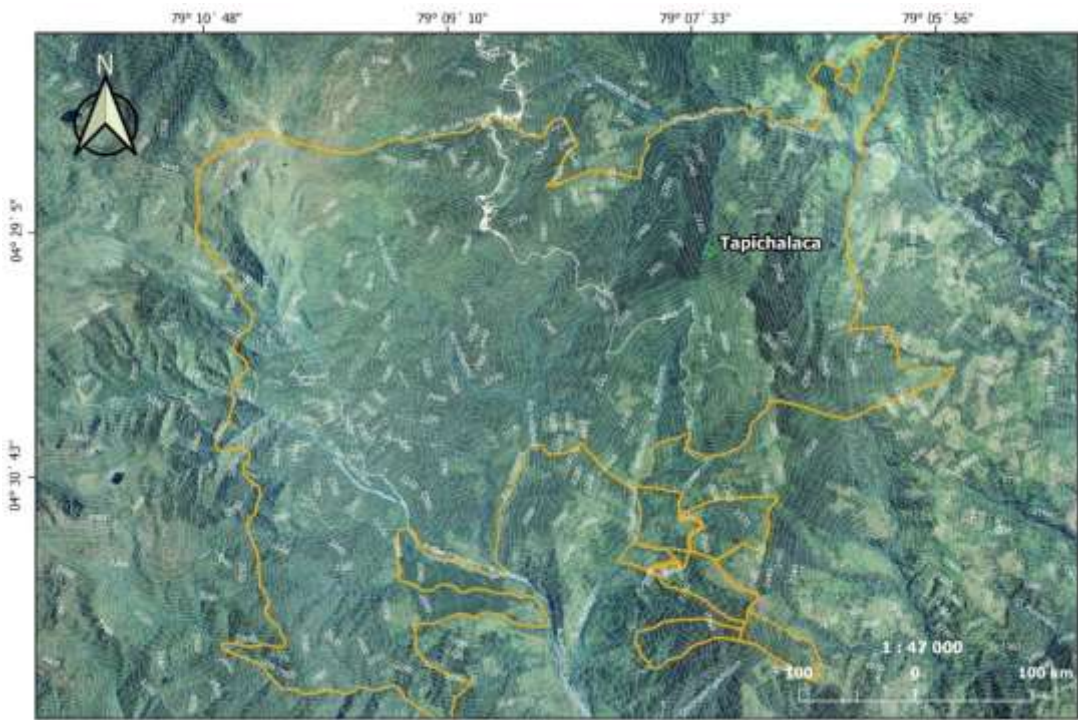
NUMBALA



SAN FRANCISCO



TAPICALACA



Parcelas Nangaritza Rio e Nangaritza Tepui

As parcelas foram estabelecidas no ano 2006, durante o segundo curso de dendrologia ministrado pelos professores de botânica Mercedes Azanza e David Neill, da Universidade Estadual Amazônica, Equador. O objetivo do trabalho foi estabelecer duas parcelas permanentes de um hectare na Área de Conservação “Los Tepuies”, uma reserva biológica gerenciada pela associação da aldeia “Las Orquideas”, com um área de floresta de 697,34 ha, constituindo-se em laboratório natural para a conservação e monitoramento da flora e da fauna da localidade. Uma parcela localiza-se na encosta logo acima do Rio Nangaritza, a 963 m de altitude. A outra está localizada a 1.135 m de altitude, subindo o caminho inclinado do planalto de arenito (Figura A3). Anteriormente, essas áreas eram isoladas e seu acesso era feito através de transporte fluvial pelo Rio Nangaritza. Hoje existe uma estrada de terra que dá acesso às duas parcelas.

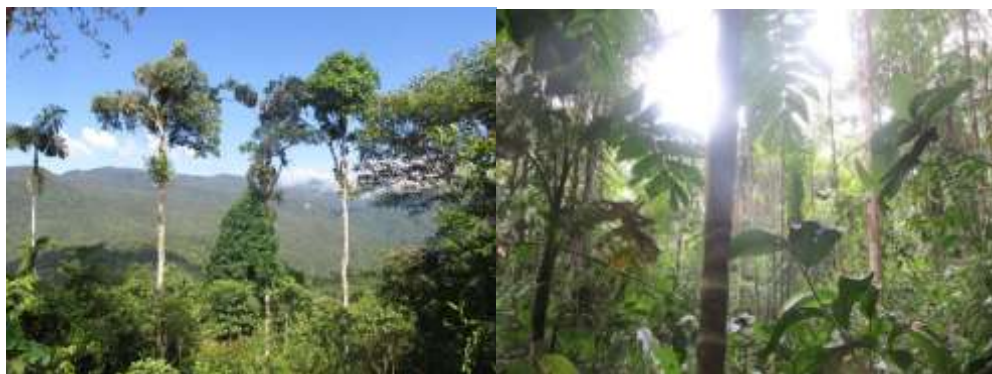
Figura A3 – Ao alto e à esquerda se observa a parte mais alta da encosta da Cordilheira do Cóndor e, à direita, a floresta Nangaritza Tepui. Abaixo e à esquerda, vista panorâmica do Rio Nangaritza e, à direita, a estrutura da floresta Nangaritza Rio



Parcela El Padmi

Foi estabelecida e inventariada no ano 2007, nos fragmentos de florestas pre-montanas, propriedade da fazenda experimental “El Padmi”, da Universidade Nacional de Loja. Naquele fragmento tem sido realizado o projeto de pesquisa sobre a biodiversidade da flora tropical úmida. A parcela permanente “Padmi” localiza-se no interior de um pequeno fragmento de 48,60 ha de floresta de transição entre a vegetação amazônica e a andina. Esta parcela, localizada a aproximadamente 956 m de altitude, no primeiro censo permitiu caracterizar a composição e a estrutura das florestas sempre-verdes da cordilheira oriental dos Andes (Figura A4). Esses ecossistemas, por serem áreas adequadas para agricultura e pecuária, foram desmatados em décadas passadas, gerando perda de área de floresta primária em escala local e regional. Segundo estatística de patrimônio natural, na província de Zamora Chinchipe foram registrados 710.665 ha de florestas nativas e uma taxa anual de desmatamento de 2,68% (MAE, 2015).

Figura A4 –Imagens do exterior (esquerda) e do interior (direita) da floresta pré-montana de Cordilheira dos Andes no sul do Equador (El Padmi)



Parcela Numbala

A parcela Numbala foi estabelecida e inventariada no ano de 2008, no interior de uma área protegida que totaliza 1.526 ha de floresta montana, a 2.135 m de altitude (Figura A5). O primeiro inventário florestal dessa parcela permitiu caraterizar a diversidade, estrutura e endemismos do ecossistema de montanha (YAGUANA et al., 2012). Esta área se encontra próxima ao “Parque Nacional Podocarpus”, considerado como “Jardim Botânico da América”. As espécies caraterísticas e dominantes nesta região são os “romerillos” *Podocarpus oleifolius*, *Prumnopitys montana*, *P. harmsiana* e *Retrophyllum rospigliossi*, espécies de grande importância ecológica para manter o

equilíbrio da floresta, mas, pela sua importância na economia de várias famílias dedicadas à venda da madeira, as populações de romerillos estão diminuindo. A parcela Numbala possui as florestas com maior volume de madeira por hectare em toda a Amazônia, considerando-se 227 parcelas semelhantes em toda a região, que superam as florestas no Brasil ou na Guiana Francesa. A floresta de Numbala é um dos últimos remanescentes das "florestas gigantes" de Podocarpaceae nos Andes tropicais (YAGUANA et al., 2012).

Figura A5 – À esquerda, a Cordilheira Oriental dos Andes, setor do Parque Nacional Podocarpus. À direita, a estrutura interna da floresta Numbala.



Parcela San Francisco

Está localizada na Estação San Francisco, reserva de propriedade da Fundação Alemã para Pesquisa Científica (Deutsche Forschungsgemeinschaft – DFG), com área total de floresta tropical montana de 1.414,69 ha. Em 1997, a Fundação iniciou um programa de pesquisa na área. Esse programa foi intensificado em 2007, com o objetivo de ampliar o conhecimento sobre os componentes e processos do ecossistema tropical de montanha, dentro de um programa intitulado "Biodiversidade e gestão sustentável de um ecossistema de montanha mega diverso no sul do Equador". A parcela permanente de um hectare foi instalada nesta localidade a uma altitude de 2.153 m, na encosta oriental da cordilheira dos Andes, no ano de 2004 (Figura A6). A instalação desta parcela foi uma iniciativa pioneira, com o objetivo de monitorar a dinâmica da composição e estrutura florestal e os processos de sucessão ecológica em áreas sob um regime natural de perturbação.

Figura A6 – À esquerda, vista das montanhas Cordilheira Oriental dos Andes desde o setor “Nudo de Cajanuma”.. À direita, estrutura da floresta tropical de montanha de San Francisco, a 2100 m de altitude.



Parcela Tapichalaca

A parcela Tapichalaca foi estabelecida e inventariada no ano 2008, na Reserva Natural Tapichalaca, da Fundação "JOCOTOCO", cuja área é de 3.344,21 ha de cobertura florestal. Esta parcela, localizada a 2.411 m de altitude, registra o maior número de endemismos de vegetação arbórea da região, provavelmente devido às condições ambientais únicas, de modo que as espécies se adaptam a essas características de habitats (Figura A7).

Figura A7 – À esquerda, vista panorâmica da Cordilheira Oriental dos Andes desde o setor “Nudo de Sabanilla”. À direita, vista da floresta montanhosa da Reserva Natural Tapichalaca.



Neste ecossistema os elementos florísticos de terras baixas diminuem e famílias e gêneros da vegetação andina aumentam. Entre as famílias características do ecossistema andino temos Rubiaceae, Melastomataceae, Lauraceae, Euphorbiaceae, Meliaceae e Clusiaceae. Entre os gêneros mais comuns estão *Palicourea*, *Miconia*, *Solanum*, *Guarea*, *Cinchona*, *Cletra* e *Hyeronima* (MADSEN e OLLGAARD, 1994).

REFERÊNCIAS

MADSEN, J. E.; ØLLGAARD, B. Floristic composition, structure, and dynamics of an upper montane rain forest in Southern Ecuador. **Nordic Journal of Botany**, v. 14, n. 4, p. 403-423, 1994.

MINISTERIO DEL AMBIENTE DEL ECUADOR (MAE). **Registro Oficial Suplemento 272 acuerdo Ministerial 0125 Normas para el Manejo Forestal Sostenible de los Bosques**. Ministerio del Ambiente Quito, Ecuador. 23-febrero, 2015.

MINISTERIO DEL AMBIENTE DEL ECUADOR (MAE). **Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental, Subsecretaría del Patrimonio Natural**. Quito, Ecuador. 2013, p 124-125.

YAGUANA, C.; LOZANO, D.; NEILL, D. A.; ASANZA, M. Diversidad florística y estructura del bosque nublado del Río Numbala, Zamora-Chinchipec, Ecuador: El “bosque gigante” de Podocarpaceae adyacente al Parque Nacional Podocarpus. **Revista Amazónica Ciencia y Tecnología**, v. 1, n. 3, p. 226-247, 2012.

APÊNDICE B - Obtenção das variáveis ambientais utilizadas nas análises

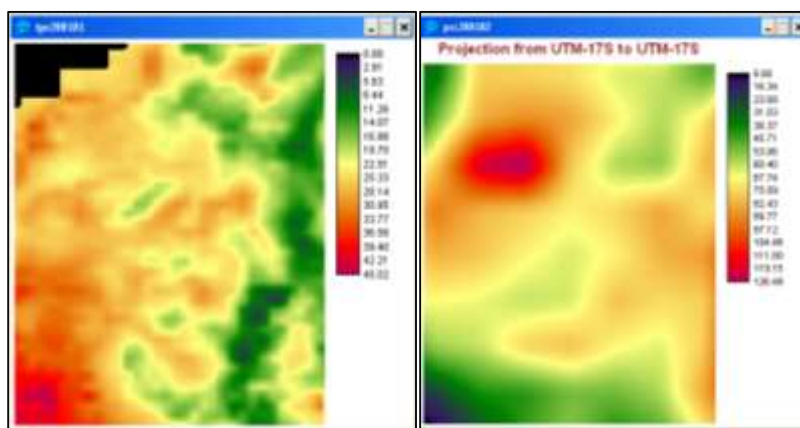
Dados climáticos

A análise climática baseou-se nas imagens fornecidas pela Missão de Medição de Precipitação Tropical (TRMM siglas no inglês). Dados de temperatura de cada local foram obtidos por meio das imagens MODIS de Temperatura da Superfície Terrestre, as mesmas que possuem cobertura regional e são utilizadas para fazer análiseS hidrológicaS. Como existem informações diárias, mensais e anuais sobre essas variáveis, as imagens mensais foram escolhidas para este estudo.

Processamento das imagens

Esta etapa consistiu na importação dos arquivos originais para o formato de programa TerrSet. Os módulos de importação foram utilizados e, em seguida, as correções nas imagens foram feitas e agrupadas de acordo com a área de estudo proposta (Figura B1).

Figura B1 - Visualização de uma imagem de temperatura (esquerda) e uma de precipitação (direita), importadas para o formato TerrSet. A unidade de medida para temperatura é °C e a de precipitação é mm/mês.



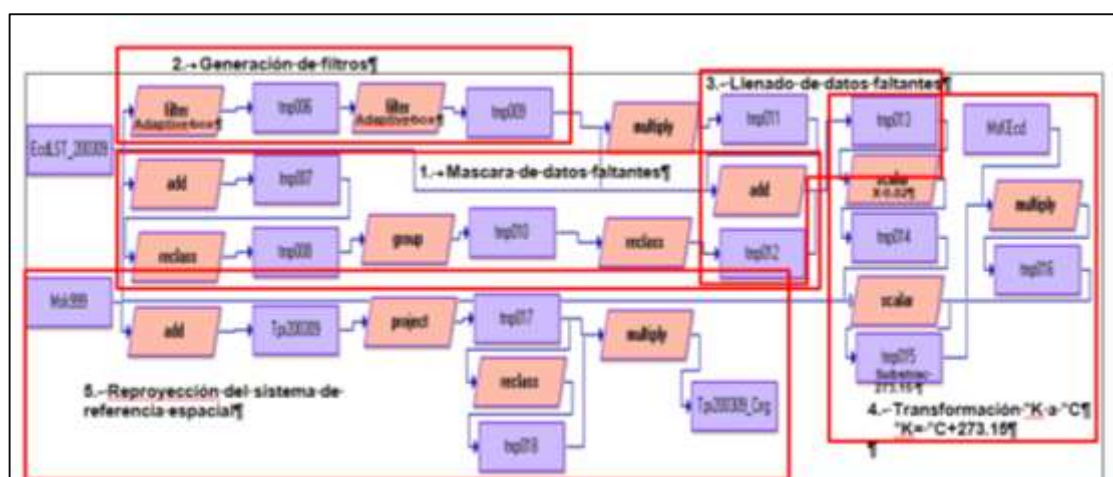
Uma vez localizadas as unidades amostrais, foram criados grupos de imagens para obter uma série de dados mensais, segundo o período de levantamento da informação: para SF um período de 14 anos, para NR e NT um período de 12 anos, para PA um período de 11 anos, e finalmente para TA e NU um período de 10 anos.

Essa adaptação consiste em gerar modelos geomáticos, onde são realizadas todas as aplicações matemáticas para transformar as imagens nas unidades descritas

acima, uma vez que o formato das imagens no caso de precipitação é em intensidades e a temperatura em °K.

O processo geomático é realizado utilizando o macromodelador Idrisi Taiga, para a adaptação das imagens de temperatura (esquema apresentado na Figura B2).

Figura B2 - Modelo geomático projetado para a adaptação de imagens de temperatura.



As unidades de precipitação descarregadas, que são em mm/hora, são somadas para obter mm/mês, multiplicando pelo número de horas e dias, dependendo do mês. Depois disso, os valores são agrupados por ano, para obter dados de temperatura e precipitação modelados para o período de pelo menos de 10 anos de observação WorldClim (2014).

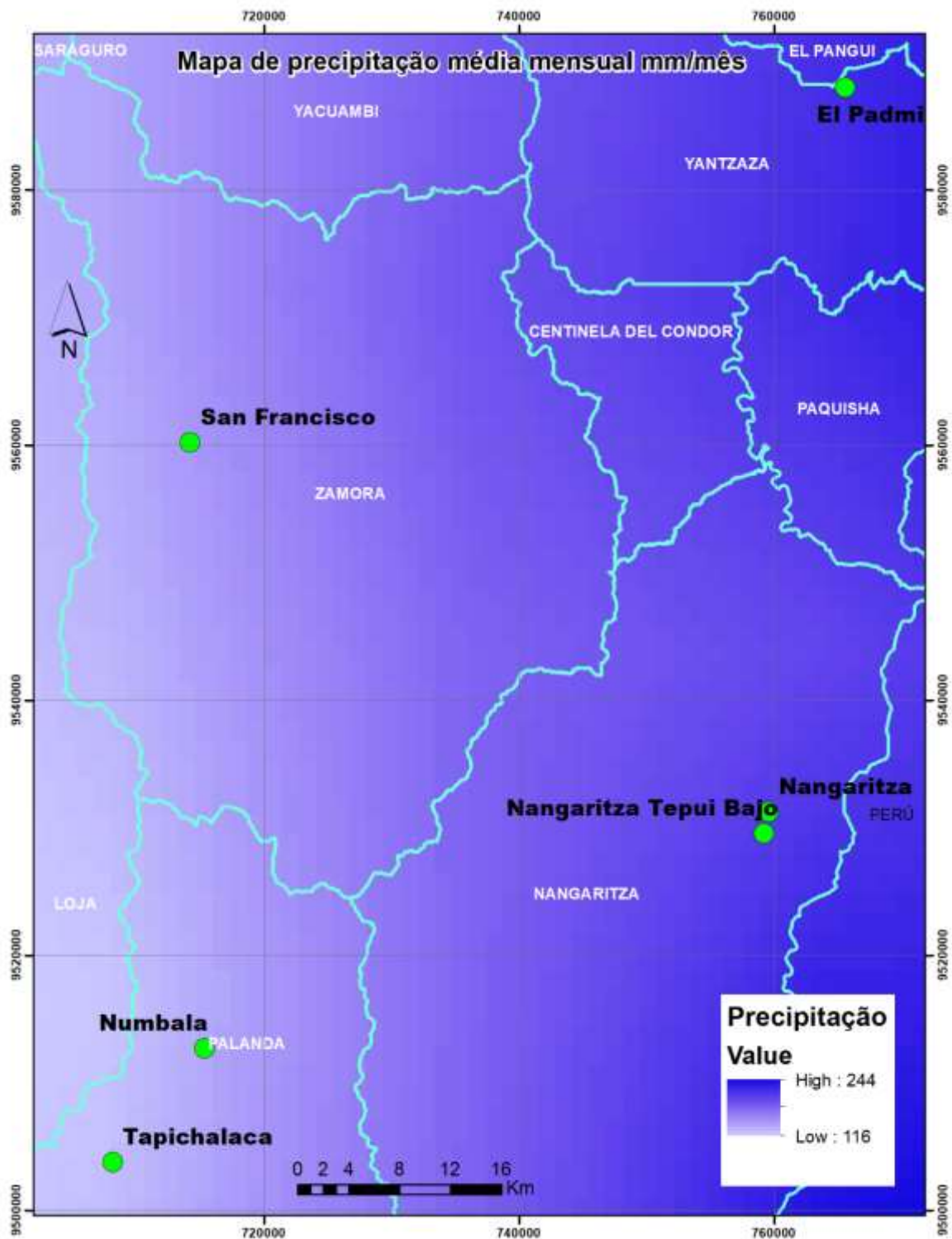
Os dados de cada pixel da série de imagens de precipitação e temperatura são extraídos pelo módulo Extrac, sendo exportados para o Excel no formato de banco de dados (dbf). Nesse processo, as bases de precipitação e temperatura são adaptadas para colunas e linhas, onde estão representados o número do ano e os meses de cada série, para cada área de estudo.

Para o cálculo da Evapotranspiração Real, foi aplicada a fórmula proposta por Turc (1955), usada para numerosas bacias hidrográficas em nível mundial.

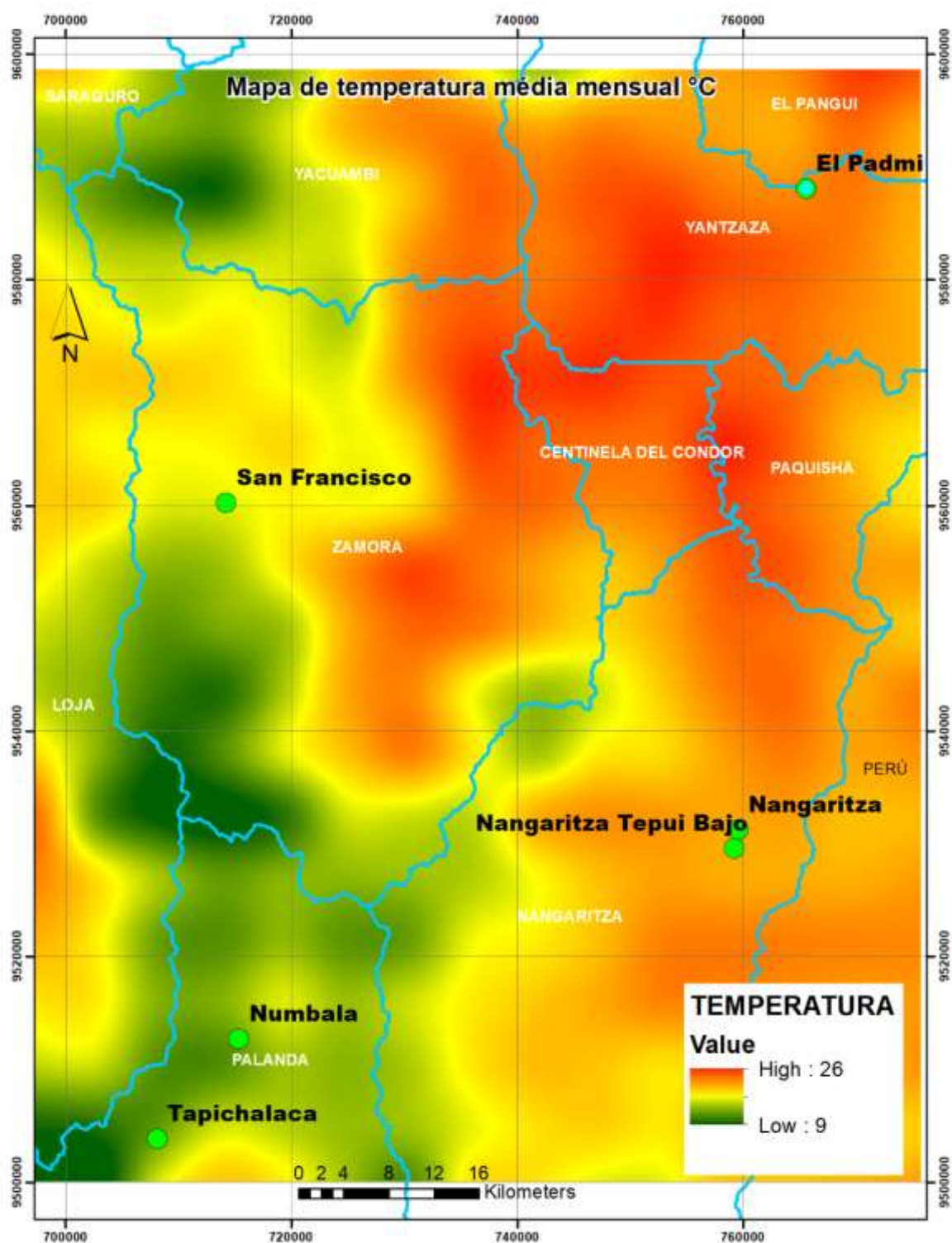
$$ETR = \frac{P}{\sqrt{0,9 + \frac{P^2}{L^2}}}$$

Onde: ETR = evapotranspiração real em mm/ano; P = Precipitação em mm/ano; L = $300 + 25 t + 0,05 t^3$; t = temperatura média anual em °C.

Elaboração do mapa de precipitação média mensal mínima e máxima nas seis áreas de estudo.



Elaboração do mapa de temperatura média mensal mínima e máxima nas seis áreas de estudo.

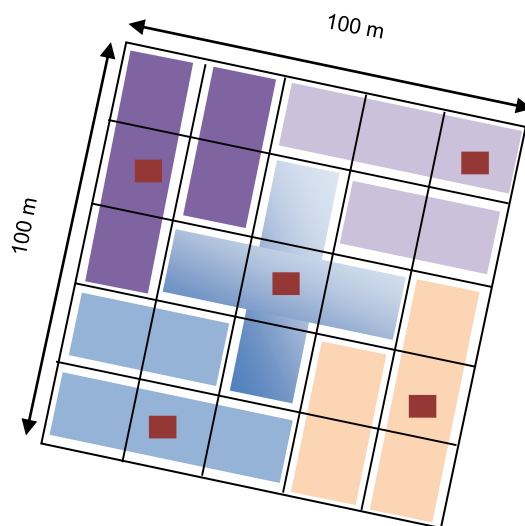


Coleta e análise de amostras de solo

Devido às condições de relevo e topografia irregular nas florestas avaliadas, foram coletadas amostras apenas do solo superficial (0-20 cm de profundidade). Coletamos amostras do solo em cinco pontos distribuídos sistematicamente em cada parcela,

sendo quatro pontos próximos aos vértices da parcela e um ponto no centro da parcela (Figura B3). Em cada ponto, foram coletadas três subamostras, que foram misturadas e homogenizadas para a obtenção de uma amostra composta.

Figura B3 - Esquema da parcela permanente, com as subparcelas de 400 m² (20 x 20m) e o posicionamento das cinco subparcelas de coleta de amostras de solo.



Para cada subamostra coletada em campo o procedimento foi o seguinte: a) limpou-se a superfície do local (removendo material vegetal, pedras, tocos, galhos e todo material que impeça a introdução do equipamento de coleta); b) logo foi introduzido o trado de caneca no solo até 20 cm de profundidade, o trado foi retirado do solo e as amostras foram transferidas para um saco plástico ou recipiente limpo, separadamente. Nas parcelas NR e NT, em alguns pontos que caíram sobre afloramento rochoso, a coleta foi realizada o mais próximo possível do ponto selecionado, sendo esta informação devidamente registrada na ficha de campo; c) foi repetido o processo de “tradagem” do mesmo modo em todos os demais pontos que foram coletados; d) com o uso de luvas, foi realizado o tratamento das amostras, efetuando-se a quebra de torrões e a remoção de pedras, gravetos ou outros resíduos; e) as 3 subamostras dentro da mesma subparcela foram misturadas para obtenção da amostra composta, com cerca de 500 g; f) todo o material coletado foi acondicionado em sacos plásticos com micro porosidades para transpiração e etiquetado com a devida identificação; g) os dados coletados foram anotados nas fichas de campo com nome da parcela, data, coordenadas, código da subparcela, entre outras informações. As amostras foram transportadas ao laboratório de solos da Faculdade de Agricultura e Recursos Naturais Renováveis da Universidade Nacional

de Loja. As análises químicas e texturais foram realizadas no laboratório de solos da Faculdade e as interpretações dos resultados laboratoriais seguiram as normas do Instituto Nacional de Investigações Agropecuárias (INIAP).

As amostras foram analisadas para caracterização da textura (porcentagem de areia, silte e argila). O pH do solo foi medido com um potenciômetro em uma relação 1:2.5 de solo para água, com eletrodo de vidro, conforme Jackson (1958). O carbono orgânico foi determinado pelo método Tiurin (método do bicromato de potássio; Tiurin, 1935). A porcentagem de matéria orgânica (MO) foi determinada pelo método de Walkley e Black. A determinação da capacidade de troca catiônica (CTC) foi feita pelo método de formaldeído, que consiste no deslocamento dos cátions de troca do complexo de absorção pelo amônio de uma solução salina a pH neutro (normalmente um acetato de amônio), sendo a determinação feita por espectrofotometria de adsorção atômica (BOWER e WILCOX, 1965). As concentrações totais de N foram determinadas pelo composto azul de indofenol, é que obtido na reação em pH alto do amônio e hipoclorito. As concentrações da solução de Potássio (K), Magnésio (Mg^{2+}), Cálcio (Ca^{2+}), Ferro (Fe^{3+}) e Alumínio (Al^{3+}) foram extraídos com solução de Olsen e medidos com um espectrômetro de absorção atômica.

Medição da profundidade do solo

A profundidade do solo foi medida em cada um dos 5 locais de amostragem de solo (SESNIE et al., 2009), utilizando uma barra de metal de 1,10 m de comprimento, que foi inserida até atingir a rocha ou até o comprimento total da barra. Categorizamos o solo de cada subparcela em 1) profundo > 90 cm; 2) moderadamente profundo 50-90 cm; 3) superficial 25-50 cm; 4) muito superficial <25 cm (SUÁREZ DE CASTRO, 1979).

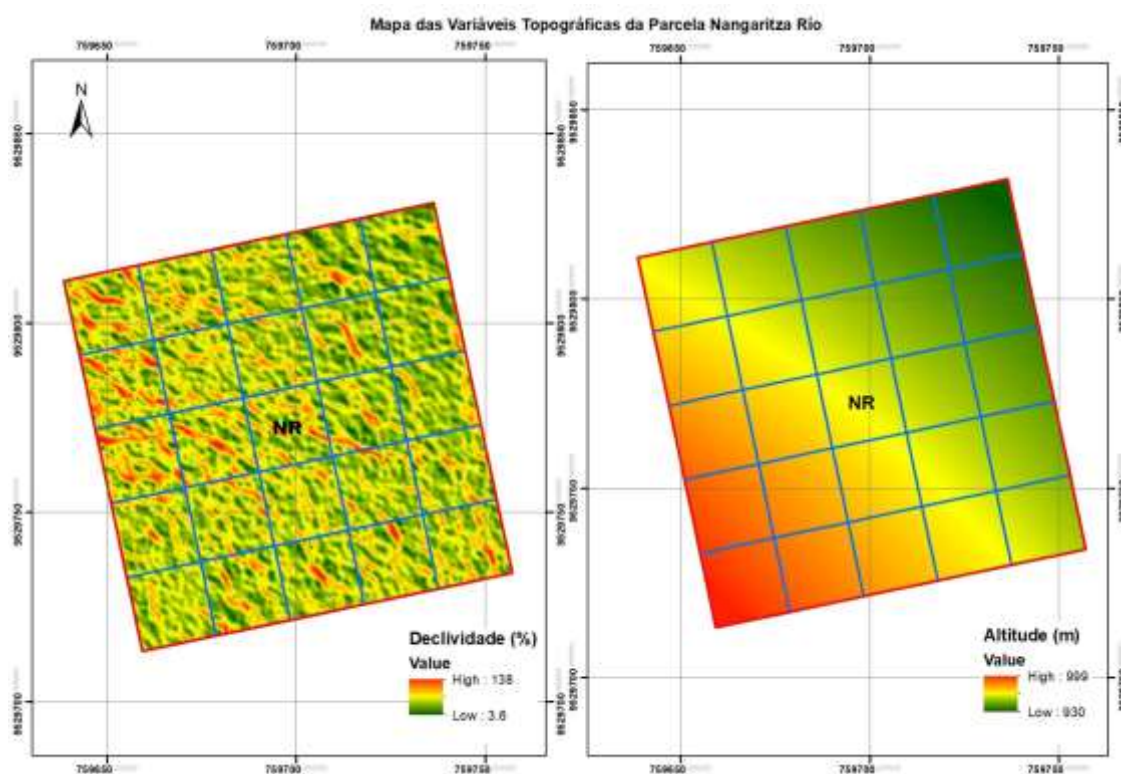
Dados topográficos

Os dados de declividade foram obtidos com auxílio de clinômetro, o valor foi expresso em porcentagem (%). Em locais com inclinação íngreme, foi necessário medir a cada 2 e 5 m de distância. Para essa medição utilizamos uma baliza posicionada verticalmente, marcada ao nível dos olhos da pessoa que fez a medição. A pessoa que realizou a medição posicionou-se no ponto 00 de uma subparcela (20 × 20 m) mirando a vara marcada posicionada por um assistente de campo localizado

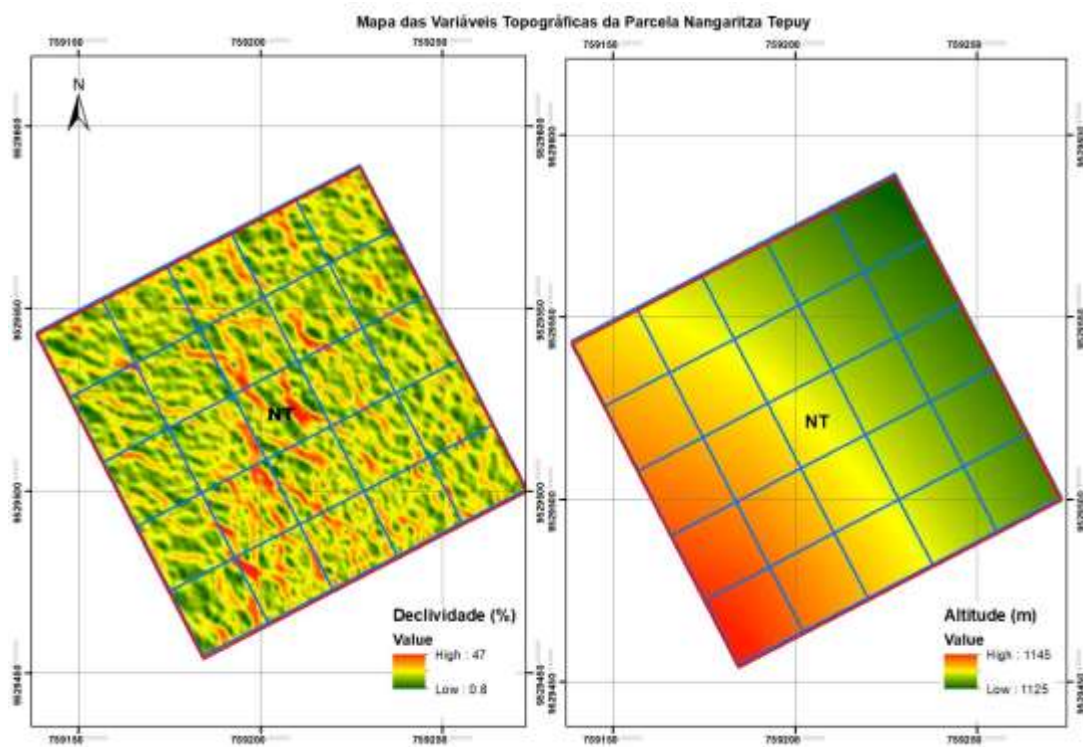
a 5 metros de distância. No mesmo local onde a inclinação foi medida, com ajuda de um altímetro em cada extremo de cada subparcela, foi medida a altitude.

Para gerar o mapa de altitude e declividade, foram usados os dados de referência altimétricos medidos no campo, através de SIG se utilizou o modelo raster de elevação com SPOT e mediante um análise zonal em função de cada quadrante foi calculado a declividade; finalmente mediante a classificação da declividade proposta por FAO (2009), para nosso estudo apresentaram duas classes de declividade assim: 15 - 30% (moderadamente íngreme) e 30 - 60% (íngreme).

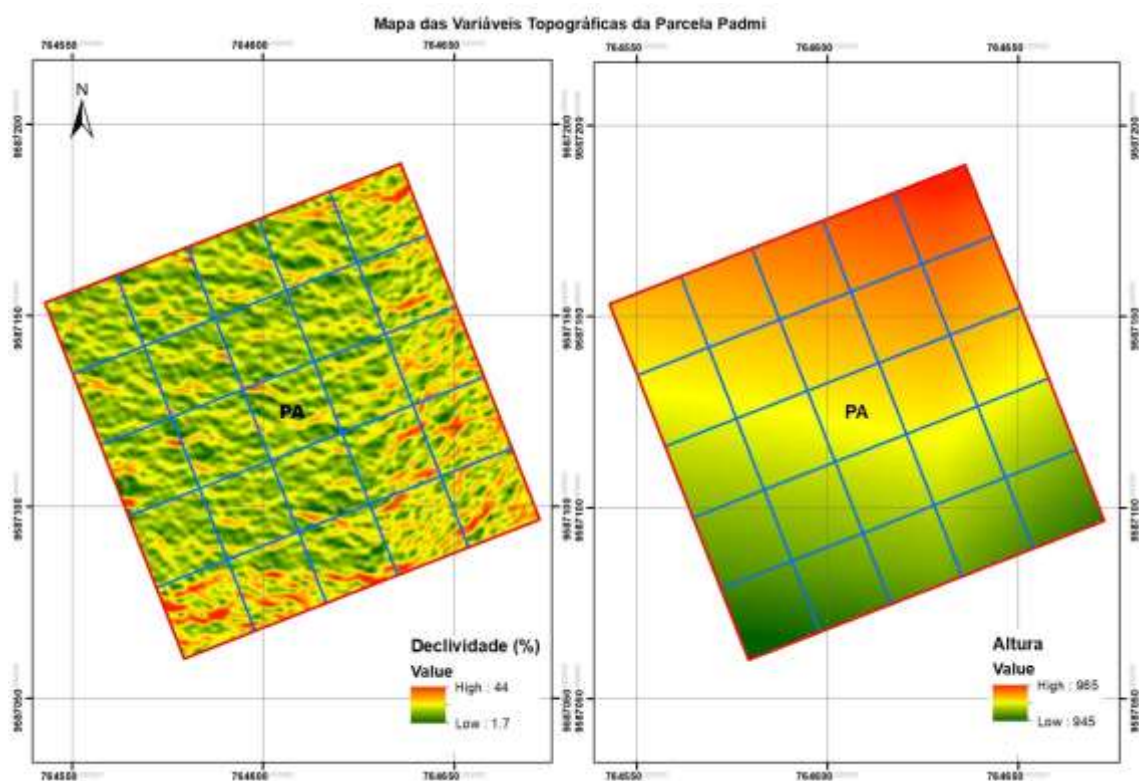
Parcela Nangaritza Rio



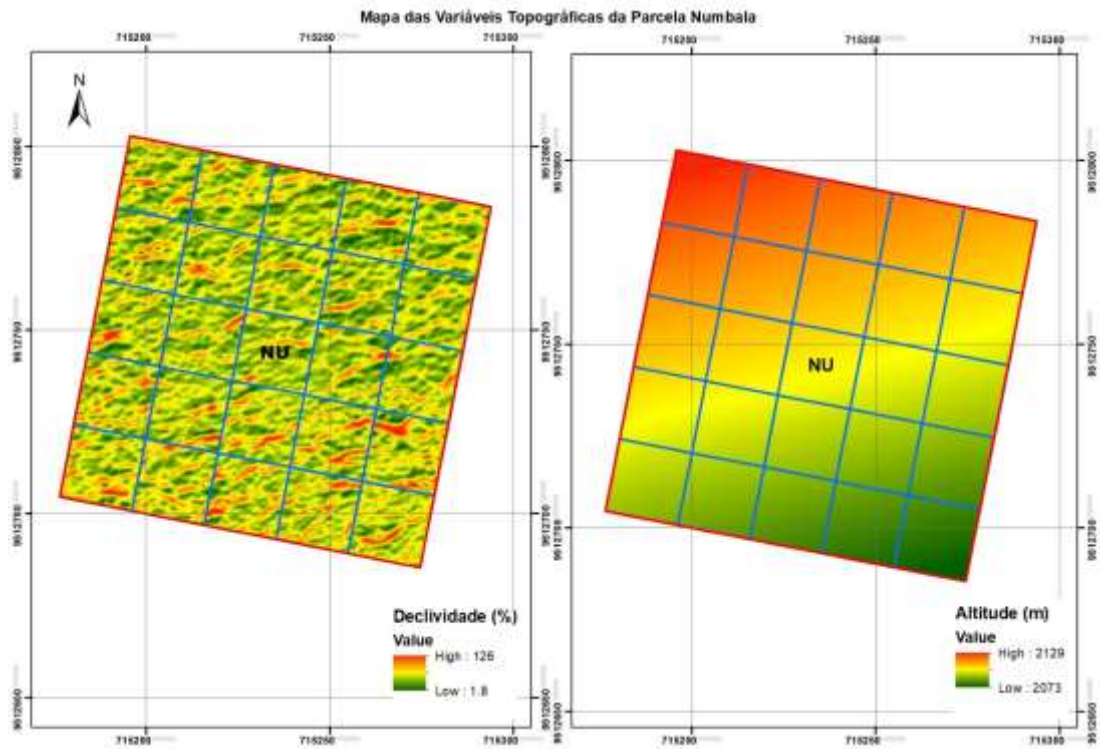
Parcela Nangaritza Tepui



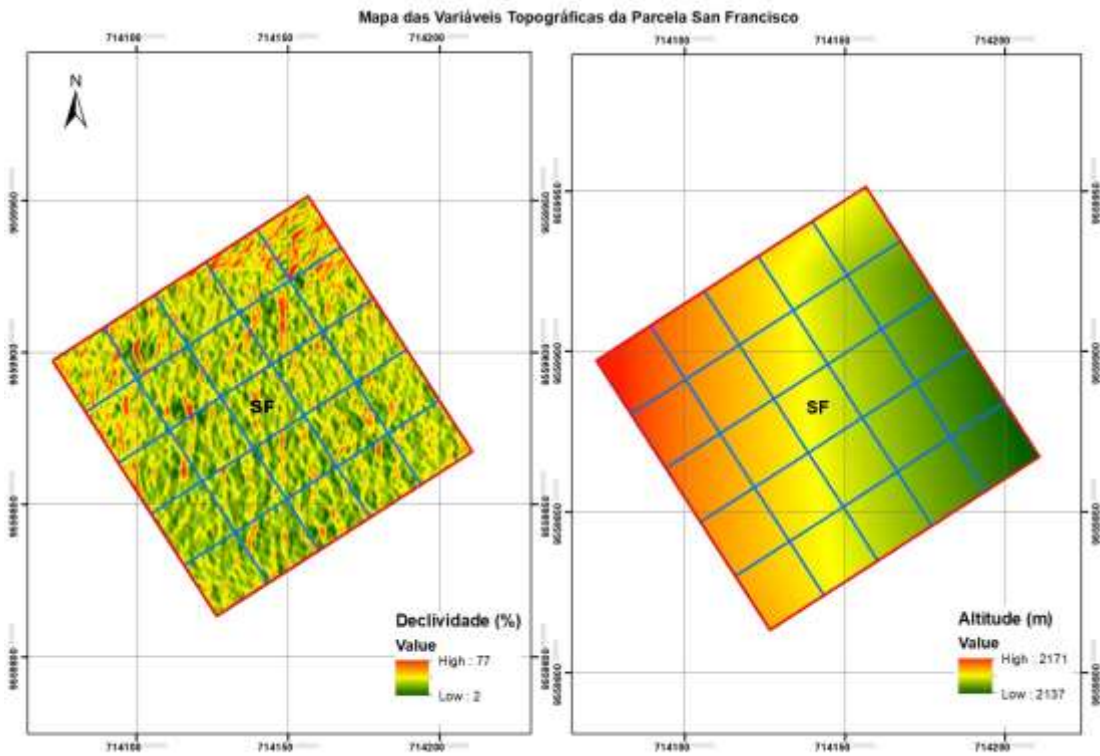
Parcela El Padmi



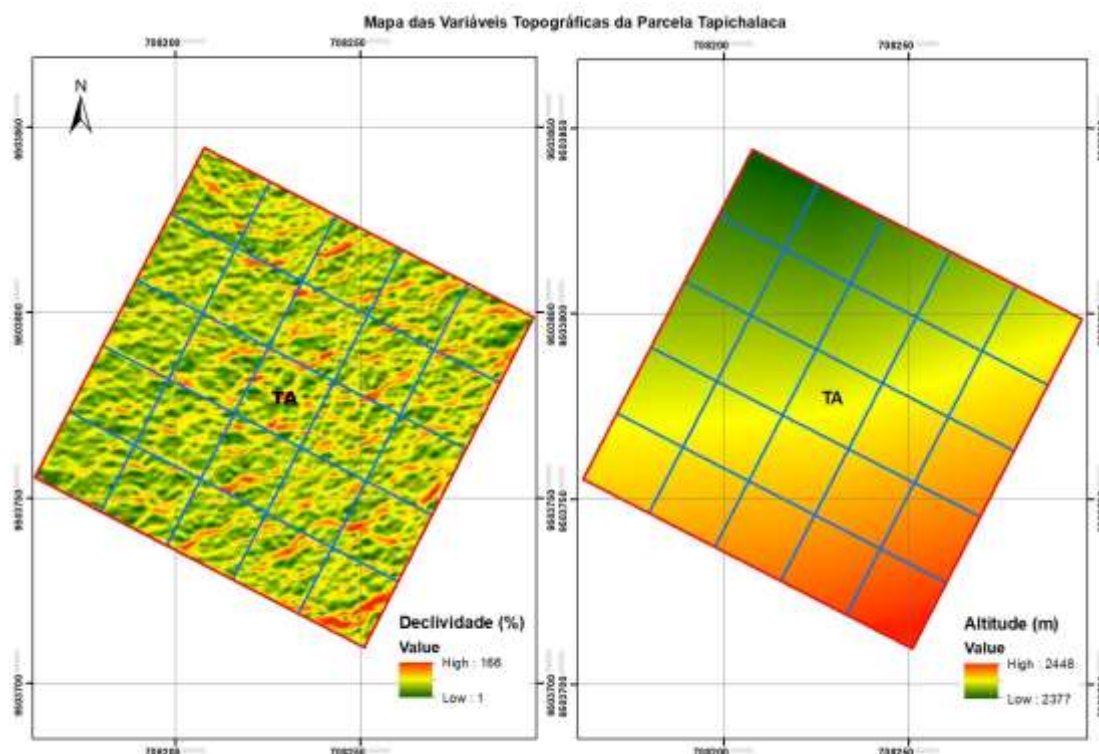
Parcela Numbala



Parcela San Francisco



Parcela Tapichalaca



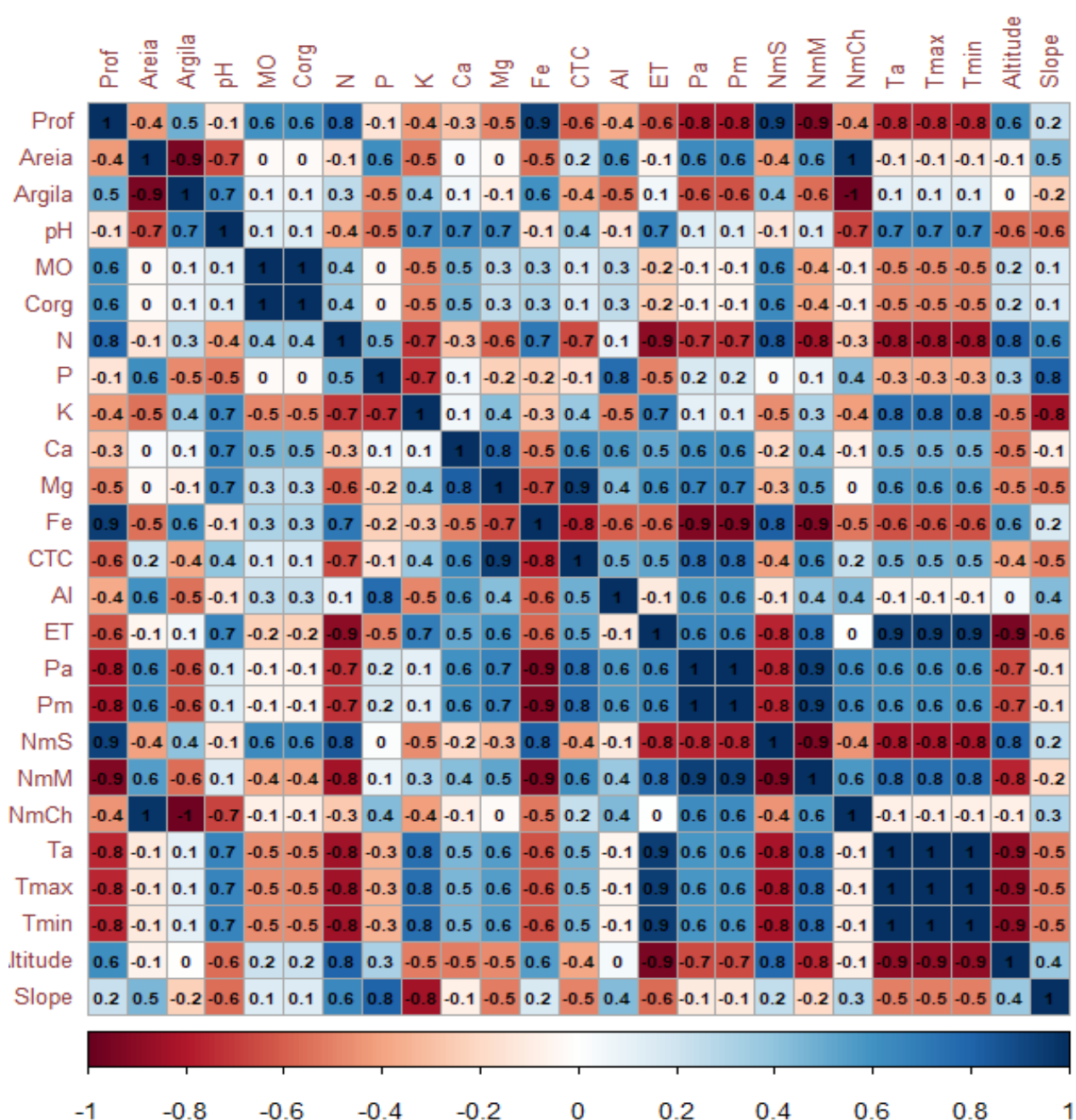
REFERÊNCIAS

- BOWER, C. A.; WILCOX, L. V. Soluble salts. **Methods of Soil Analysis: Part 2 Chemical and Microbiological Properties**, v. 9, p. 933-951, 1965.
- JACKSON, R. M. **An investigation of fungistasis in Nigerian soils**. J. gen. Microbiol. n. 18, p. 248, 1958.
- SESNIE, S.; FINEGAN, B.; GESSLER, P.; RAMOS, Z. Landscape-scale environmental and floristic variation in Costa Rican old growth rain forest remnants. **Biotropica** 41(1):16-26 p. 2009.
- SUÁREZ DE CASTRO, F. Conservación de suelos. San José, Costa Rica. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas (IICA). 315 p. 1979.
- TIURIN, I. V. Comparative study of the methods for the determination of organic carbon in soils and water extracts of soils. Dokuchaiv Soil Institute. **Studies Genesis Georgia Soils**, p. 139-158, 1935.
- TURC, L. **Le bilan a' eau des sols: relations entre les precipitation l' evaporation et léconcement, versailles**. Inst. Nat. Rech. Agr., Lab des Sols. 1955.
- VARGAS R.R. **Guía para la descripción de suelos**. FAO, Roma (Italia), 2009.
- WORLDCLIM, 2014. **Worldclim version 1.4 (release 3). Bioclim tiles in GeoTIFF format with a resolution of 30 arc-seconds (~1 km)**.

APÊNDICE C - Variáveis ambientais das seis áreas de estudo de florestas tropicais do sul do Equador (média ± Erro Padrão). Prof: Profundidade do solo; **pH:** acidez do solo; **MO:** teor de Matéria Orgânica; **Corg:** teor de Carbono orgânico; **N:** Nitrogênio; **P:** Fósforo; **K:** Potássio; **Ca:** Cálcio; **Fe:** Ferro; **CTC:** Capacidade de Troca Catiônica; **Al:** Alumínio; **ET:** Evapotranspiração Real; **Pa:** Precipitação pluviométrica anual; **Pm:** Precipitação pluviométrica mensal; **NmS:** Número de meses com precipitação abaixo de 100 mm; **NmM:** Número de meses com precipitação acima da Média; **NmCh:** Número de meses com precipitação acima de 300 mm; **Ta:** temperatura média anual; **Tmax:** Temperatura média do mês mais quente; **Tmín:** Temperatura média do mês mais frio.

Variáveis	Unidade	Nangaritza Rio			Nangaritza Tepui			Numbala			Padmi			San Francisco			Tapichalaca		
		Mean	±	EE	Mean	±	EE	Mean	±	EE	Mean	±	EE	Mean	±	EE	Mean	±	EE
Prof	cm	19,6	±	1,2	19,4	±	1,2	85,8	±	0,7	70,6	±	1,8	77,0	±	0,6	83,6	±	1,1
Areia	%	83,4	±	1,0	79,4	±	1,5	68,4	±	3,6	44,7	±	3,9	32,5	±	3,6	71,1	±	4,4
Argila	%	7,1	±	0,4	5,6	±	0,0	12,4	±	1,4	27,9	±	4,0	21,7	±	3,2	9,6	±	1,5
pH	H ₂ O	4,2	±	0,1	3,9	±	0,1	4,4	±	0,1	5,8	±	0,1	4,1	±	0,1	4,5	±	0,1
MO	g.dm ⁻³	64,4	±	33,8	55,0	±	14,2	77,6	±	15,3	72,2	±	11,4	25,6	±	4,9	110,4	±	19,9
Corg	%	37,4	±	19,6	31,8	±	8,1	45,0	±	8,9	41,8	±	6,6	15,0	±	2,9	63,8	±	11,5
N	mg.dm ⁻³	77,4	±	10,2	42,6	±	2,2	82,2	±	10,8	68,6	±	6,9	95,2	±	23,5	267,0	±	40,6
P	mg.dm ⁻³	19,2	±	2,6	10,4	±	0,6	3,4	±	1,2	3,6	±	0,7	17,0	±	9,6	19,2	±	4,3
K	mg.dm ⁻³	27,6	±	23,9	51,2	±	24,0	33,0	±	11,6	69,0	±	48,0	38,0	±	34,3	24,6	±	3,4
Fe ³⁺	mg.dm ⁻³	200,6	±	52,7	68,8	±	10,3	1423,8	±	151,2	235,4	±	12,3	1139,6	±	273,8	300,8	±	13,1
Ca ²⁺	mmolc.dm ⁻³	46,8	±	16,5	37,6	±	9,8	11,6	±	4,6	139,6	±	14,7	1,0	±	0,0	47,2	±	3,0
Mg ²⁺	mmolc.dm ⁻³	12,0	±	0,3	17,0	±	2,9	2,6	±	0,4	31,2	±	0,4	1,2	±	0,2	13,2	±	1,1
CTC	mmolc.dm ⁻³	214,0	±	37,6	364,4	±	113,9	137,2	±	13,3	286,0	±	21,5	82,4	±	14,2	231,6	±	32,4
Al ³⁺	mmolc.dm ⁻³	26,4	±	3,8	22,2	±	3,4	2,2	±	0,4	10,6	±	2,6	3,8	±	0,7	44,6	±	4,5
Tm	°C	22,1	±	0,1	22,1	±	0,1	14,7	±	0,2	22,3	±	0,2	14,7	±	0,2	14,0	±	0,4
Tmáx	°C	23,5	±	0,3	23,5	±	0,3	18,4	±	0,5	24,8	±	0,3	18,4	±	0,5	17,5	±	0,6
Tmín	°C	18,6	±	0,3	18,6	±	0,3	12,1	±	0,2	19,0	±	0,7	12,1	±	0,2	11,6	±	0,4
Pm	mm	2216,7	±	59,7	2216,7	±	59,7	1641,5	±	48	2135	±	49,9	1596,3	±	44,1	1676,1	±	51
NmS	#	1,0	±	0,1	1,0	±	0,1	3,9	±	0,3	2,0	±	0,1	3,8	±	0,5	3,8	±	0,3
NmM	#	5,4	±	0,3	5,4	±	0,3	4,9	±	0,3	5,0	±	0,2	5,0	±	0,3	5,0	±	0,2
NmCh	#	3,0	±	0,2	3,0	±	0,2	1,0	±	0,1	0,0	±	0,0	1,0	±	0,1	1,0	±	0,1
ET	mm	1137,0	±	16,5	1137,0	±	16,5	965,8	±	20,4	1195,5	±	17,2	956,2	±	23,4	720,7	±	17,3
Declividade	%	53,5	±	0,9	16	±	0,3	43,4	±	0,5	15,1	±	0,4	26,4	±	0,5	51,8	±	0,8
Altitude	m	963	±	3	1135,0	±	0,9	2102,0	±	2,4	956	±	0,8	2154,0	±	1,4	2411,0	±	2,9

APÊNDICE D - Matriz de correlações de Spearman entre as variáveis ambientais registradas nas seis áreas de estudo. A magnitude da correlação é indicada por uma cor, em que o vermelho indica uma correlação negativa e o azul indica uma correlação positiva. Quanto mais forte a correlação, mais escura é a cor e maior é o valor dentro da célula. Prof: Profundidade do solo; pH: acidez do solo; MO: teor de Matéria orgânica; Corg: teor de carbono orgânico; N: Nitrogênio; P: Fósforo; K: Potássio; Ca: Cálcio; Fe: Ferro; CTC: Capacidade de Troca Catiônica; Al: Alumínio; ET: Evapotranspiração Real; Pa: Precipitação pluviométrica anual; Pm: Precipitação pluviométrica mensal; NmS: Número de meses com precipitação abaixo de 100 mm; NmM: Número de meses acima da Média; NmCh: Número de meses com precipitação acima de 300 mm; Ta: temperatura média anual; Tmax: Temperatura do mês mais quente; Tmin: Temperatura do mês mais frio.



APÊNDICE E - Famílias e espécies arbóreas registradas em cada uma das seis áreas de estudo, em ordem alfabética por famílias. NR: Nangaritza Rio, NT: Nangaritza Tepui, NU: Numbala, PA: Padmi, SF: San Francisco and TA: Tapichalaca.. Os valores dentro das células correspondem ao número de indivíduos amostrados na área de 1 ha no ano de 2018.

Família e Espécies	NR	NT	NU	PA	SF	TA
Actinidiaceae						
<i>Saurauia bullosa</i> Wawra	0	0	1	0	0	9
<i>Saurauia harlingii</i> Soejarto	0	0	0	0	0	1
<i>Saurauia peruviana</i> Buscal.	0	0	0	1	0	0
Alzateaceae						
<i>Alzatea verticillata</i> Ruiz & Pav.	0	0	0	0	9	0
Anacardiaceae						
<i>Mauria simplicifolia</i> Kunth	0	0	0	0	2	0
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	7	0	0	0	0	0
<i>Tapirira obtusa</i> (Benth.) J.D. Mitch.	0	0	0	6	1	0
Annonaceae						
<i>Anaxagorea dolichocarpa</i> Sprague & Sandwith	0	0	2	0	0	0
<i>Guatteria</i> aff.. <i>decurrens</i> R.E. Fr.	0	0	13	0	0	0
<i>Guatteria amazonica</i> R. E. Fr.	0	0	0	0	2	0
<i>Guatteria megalophylla</i> Diels	0	0	1	0	0	0
<i>Guatteria hirsuta</i> Ruiz & Pav.	1	0	0	3	0	0
<i>Guatteria</i> sp.	10	4	0	0	0	0
<i>Annona dolichopetala</i> (R.E Fr.) H. Rainer	0	0	0	5	0	0
<i>Annona</i> sp.	0	0	0	2	0	0
<i>Unonopsis floribunda</i> Diels	0	0	0	1	0	0
Apocynaceae						
<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll. Arg.	18	0	0	0	0	0
<i>Lacmellea floribunda</i> (Poepp.) Benth.	2	0	0	0	0	0
Aquifoliaceae						
<i>Ilex macarenensis</i> Cuatrec.	0	0	0	0	3	0
<i>Ilex rupicola</i> Kunth	0	0	2	0	0	0
<i>Ilex</i> sp.	3	0	6	0	1	2
<i>Ilex scopulorum</i> Kunth	0	2	0	0	0	0
<i>Ilex nervosa</i> Triana	1	0	0	0	0	0
Araliaceae						
<i>Dendropanax</i> sp.	0	0	2	1	1	0
<i>Oreopanax eriocephalus</i> Harms.	0	0	0	0	0	1
<i>Sciodaphyllum "gaylerianum" ined.</i>	0	0	0	0	20	0
<i>Sciodaphyllum "nangaritzanum" ined.</i>	0	11	0	0	0	0
<i>Sciodaphyllum "tapichalacense" ined.</i>	0	0	0	0	0	9
Arecaceae						
<i>Dictyocaryum lamarckianum</i> (Mart.) H. Wendl.	0	3	0	0	0	0
<i>Euterpe precatoria</i> Mart.	6	18	0	0	0	0
<i>Iriartea deltoidea</i> Ruiz & Pav.	2	6	0	95	0	0
<i>Oenocarpus bataua</i> Mart.	1	0	0	0	0	0

Família e Espécies	NR	NT	NU	PA	SF	TA
<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H. Wendl.	1	1	0	1	0	0
<i>Wettinia maynensis</i> Spruce	3	3	0	15	0	0
Asteraceae						
<i>Critoniopsis</i> aff. <i>tungurahuae</i> (Benoist) H. Rob.	0	0	0	0	1	0
<i>Critoniopsis pycnantha</i> (Benth.) H. Rob.	0	0	1	0	0	0
<i>Pentacalia</i> sp.	0	0	0	0	0	1
<i>Piptocoma discolor</i> (Kunth) Pruski	0	0	9	0	0	2
Bignoniaceae						
<i>Digomphia densicoma</i> (Mart. ex DC.) Pilg.	0	51	0	0	0	0
<i>Handroanthus chrysanthus</i> (Jacq.) S.O. Grose	0	0	21	0	0	1
Bonnetiaceae						
<i>Bonnetia paniculata</i> Spruce ex Benth.	1	11	0	0	0	0
Boraginaceae						
<i>Tournefortia scabrida</i> Kunth	0	0	0	0	0	1
Burseraceae						
<i>Dacryodes peruviana</i> (Loes.) H.J. Lam	0	0	0	9	0	0
<i>Dacryodes uruts-kunchae</i> Daly, M.C. Martinez & D.A. Neill	20	2	0	0	0	0
<i>Protium subseratum</i> (Engl.) Engl.	5	0	0	0	0	0
Calophyllaceae						
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	2	0	0	0	2	0
<i>Marila magnifica</i> Linden & Planch. ex Triana Planch.	0	0	0	1	0	0
Caricaceae						
<i>Carica palandensis</i> V.M. Badillo, Van den Eyden & Van Damme	0	0	0	0	0	1
<i>Jacaratia digitata</i> (Poepp. & Endl.) Solms	0	0	0	1	0	0
Caryocaraceae						
<i>Caryocar glabrum</i> (Aubl.) Pers.	2	0	0	0	0	0
Celastraceae						
<i>Maytenus</i> sp.	0	0	1	0	0	0
<i>Salacia</i> sp.	0	1	0	0	0	0
<i>Zinowiewia australis</i> Lundell	0	0	0	0	1	0
Chloranthaceae						
<i>Hedyosmum goudotianum</i> Solms	0	0	0	0	16	13
<i>Hedyosmum racemosum</i> (Ruiz & Pav.) G Don.	0	0	1	0	0	0
<i>Hedyosmum sprucei</i> Solms	0	0	2	0	0	0
Chrysobalanaceae						
<i>Couepia</i> sp.	3	0	0	0	0	0
Clethraceae						
<i>Clethra ovalifolia</i> Turcz.	0	0	0	0	0	2
<i>Clethra revoluta</i> (Ruiz & Pav.) Spreng.	0	0	5	0	26	1
<i>Clethra</i> sp.	0	1	0	0	0	0
<i>Purdiaea nutans</i> Planch.	0	13	0	0	12	0
Clusiaceae						
<i>Arawakia weddelliana</i> (Planch. & Triana) L. Marinho	6	1	0	0	4	1
<i>Chrysochlamys bracteolata</i> Cuatrec.	5	2	0	1	0	4
<i>Clusia alata</i> Triana & Planch.	0	0	0	0	10	1

Família e Espécies	NR	NT	NU	PA	SF	TA
<i>Clusia ducoides</i> Engl.	0	0	0	0	2	0
<i>Clusia elliptica</i> Kunth	0	0	1	0	5	0
<i>Clusia latipes</i> Planch. & Triana	0	0	0	0	2	0
<i>Clusia</i> sp.	0	10	0	0	75	0
<i>Dystovomita paniculata</i> (Donn. Sm.) Hammel	14	8	3	0	3	0
<i>Garcinia macrophylla</i> Mart.	1	0	0	0	0	0
<i>Symphonia globulifera</i> L. f.	1	0	0	2	0	1
Combretaceae						
<i>Terminalia amazonia</i> (J.F. Gmel.) Exell	0	0	0	6	0	0
<i>Terminalia oblonga</i> (Ruiz & Pav.) Steud.	0	0	0	1	0	0
Cunoniaceae						
<i>Weinmannia fagaroides</i> Kunth	0	0	0	0	2	0
<i>Weinmannia magnifolia</i> Cuatrec.	0	0	0	0	1	0
<i>Weinmannia</i> sp.	0	0	0	0	2	0
<i>Weinmannia latifolia</i> C. Presl	1	2	0	0	0	0
<i>Weinmannia sorbifolia</i> Kunth	0	0	9	0	1	0
Elaeocarpaceae						
<i>Sloanea</i> sp.	3	0	1	1	0	0
<i>Sloanea floribunda</i> Spruce ex Benth.	0	4	0	0	0	0
<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	0	2	0	0	0	0
Euphorbiaceae						
<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp.	4	0	12	7	2	0
<i>Alchornea grandiflora</i> Müll. Arg.	0	5	0	0	37	0
<i>Alchornea grandis</i> Benth.	4	0	0	0	0	0
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	1	6	1	0	3	0
<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	2	0	0	4	0	0
<i>Aparisthium cordatum</i> (A. Juss.) Baill.	7	0	5	18	0	6
<i>Caryodendron orinocense</i> H. Karst.	0	0	0	17	0	0
<i>Croton lechleri</i> Müll. Arg.	0	0	0	0	0	11
<i>Croton cuneatus</i> Klotzsch	4	0	0	0	0	0
<i>Mabea caudata</i> Pax & K. Hoffm.	2	0	0	0	0	0
<i>Mabea macbridei</i> I.M. Johnst.	3	1	0	0	0	0
<i>Sapium marmieri</i> Huber	0	0	1	29	0	0
<i>Tetrorchidium andinum</i> Müll. Arg.	0	0	4	0	3	0
<i>Tetrorchidium macrophyllum</i> Müll. Arg.	0	0	2	0	0	0
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp.	0	0	0	1	0	0
Fabaceae						
<i>Abarema killipii</i> (Britton & Rose ex Britton & Killip) Barneby & J. W. Grimes	0	0	0	0	2	0
<i>Albizia</i> sp.	0	0	0	2	0	0
<i>Andira</i> sp.	1	0	0	0	0	0
<i>Crudia</i> sp.	1	0	0	0	0	0
<i>Dussia</i> sp.	3	2	0	0	1	0
<i>Erythrina edulis</i> Triana ex Micheli	0	0	0	0	0	2
<i>Inga acreana</i> Harms	8	0	8	12	0	0
<i>Inga edulis</i> Mart.	0	0	0	5	0	0

Família e Espécies	NR	NT	NU	PA	SF	TA
<i>Inga fendleriana</i> Benth.	0	0	0	0	0	5
<i>Inga</i> sp.	12	0	0	0	0	3
<i>Inga striata</i> Benth.	0	0	0	0	11	0
<i>Inga cordatoalata</i> Ducke	0	1	0	0	0	0
<i>Inga oerstediana</i> Benth. ex Seem.	0	0	0	4	0	17
<i>Machaerium</i> sp.	2	4	0	0	0	0
<i>Macrolobium gracile</i> Spruce ex Benth.	14	14	0	0	0	0
<i>Ormosia</i> "nangaritzana" ined.	0	2	0	0	0	0
Humiriaceae						
<i>Humiria balsamifera</i> Aubl.	0	61	0	0	0	0
Hypericaceae						
<i>Vismia cavanillesiana</i> Cuatrec.	0	0	0	0	2	0
<i>Vismia tomentosa</i> Ruiz & Pav.	0	0	2	0	40	0
Lacistemataceae						
<i>Lozania nunkui</i> D.A. Neill & Asanza	0	0	0	0	1	0
Lamiaceae						
<i>Aegiphila cuatrecasasii</i> Moldenke	0	0	19	0	0	0
Lauraceae						
<i>Aiouea</i> sp.	0	0	0	1	0	0
<i>Aniba hostmanniana</i> (Nees) Mez	7	3	3	0	0	0
<i>Aniba riparia</i> (Ness) Mez.	0	0	0	0	0	1
<i>Aniba</i> sp.	15	2	4	0	3	2
<i>Beilschmiedia alloiophylla</i> (Rusby) Kosterm.	0	0	0	0	1	0
<i>Beilschmiedia</i> sp.	0	0	0	4	0	0
<i>Beilschmiedia costaricensis</i> (Mez & Pittier) C.K. Allen	1	0	0	0	0	0
<i>Endlicheria formosa</i> A.C. Sm.	2	0	1	0	0	0
<i>Endlicheria griseosericea</i> Chanderb.	1	0	0	0	3	0
<i>Endlicheria oreocola</i> Chanderboli	0	0	0	0	6	0
<i>Endlicheria sericea</i> Nees	3	0	14	0	0	0
<i>Endlicheria</i> sp.	5	1	1	0	0	8
<i>Licaria subsessilis</i> van der Werff	0	0	0	0	3	0
<i>Nectandra crassiloba</i> Rohwer	0	0	0	0	3	0
<i>Nectandra laevis</i> Mez	0	0	0	0	14	0
<i>Nectandra laurel</i> Klotzsch ex Nees	2	0	20	3	4	20
<i>Nectandra lineata</i> (Kunth) Rohwer	1	0	8	3	0	0
<i>Nectandra membranacea</i> (Sw.) Griseb.	1	0	0	1	0	3
<i>Nectandra reticulata</i> (Ruiz & Pav.) Mez	0	0	5	0	0	1
<i>Nectandra subbullata</i> Rohwer	0	0	0	0	11	0
<i>Nectandra</i> cf. <i>maynensis</i> Mez	0	2	0	0	0	0
<i>Nectandra</i> sp.	16	3	0	0	3	0
<i>Ocotea benthamiana</i> Mez	0	0	3	0	1	0
<i>Ocotea cernua</i> (Nees) Mez.	5	3	1	0	0	0
<i>Ocotea</i> sp.	19	10	2	2	12	0
<i>Ocotea depilis</i> van der Werff.	0	0	0	0	1	0
<i>Ocotea</i> sp.1	1	0	0	0	0	0

Família e Espécies	NR	NT	NU	PA	SF	TA
<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees & Mart.) Mez	9	3	0	0	0	0
<i>Ocotea cf. subrutilans</i> Mez	1	0	0	0	0	0
<i>Persea raimondii</i> O.C. Schmidt	1	0	0	0	0	0
<i>Persea</i> sp.	1	0	0	0	0	0
<i>Pleurothyrium cuneifolium</i> Ness	0	0	0	1	0	0
Lecythidaceae						
<i>Eschweilera</i> sp.	0	0	0	0	3	0
<i>Grias peruviana</i> Miers	0	0	1	93	0	0
Linaceae						
<i>Roucheria laxiflora</i> H. Winkl.	6	7	0	0	0	0
Lythraceae						
<i>Lafoensia puniceifolia</i> DC.	0	0	0	2	0	0
Magnoliaceae						
<i>Magnolia palandana</i> F. Arroyo	0	0	0	0	0	2
<i>Magnolia bankardiorum</i> M.O. Dillon & Sánchez Vega	0	8	0	0	0	0
<i>Magnolia zamorana</i> F. Arroyo	0	0	0	0	6	0
Malpighiaceae						
<i>Byrsonima homeieri</i> W.R. Anderson	0	0	0	0	3	0
<i>Byrsonima putumayensis</i> Cuatrec.	0	4	0	0	0	0
Malvaceae						
<i>Apeiba aspera</i> Aubl.	0	0	0	3	0	0
<i>Heliocarpus americanus</i> L.	0	0	0	1	0	0
<i>Spirotheca rimbachii</i> Cuatrec.	0	2	0	0	0	0
<i>Theobroma bicolor</i> Bonpl.	0	0	0	1	0	0
Melastomataceae						
<i>Centronia laurifolia</i> D. Don	12	0	0	0	0	0
<i>Clidemia dentata</i> D. Don.	0	0	1	0	0	0
<i>Clidemia septuplinervia</i> Cong.	0	0	10	0	0	0
<i>Graffenrieda emarginata</i> (Ruiz & Pav.) Triana	0	0	4	0	55	5
<i>Graffenrieda harlingii</i> Wurdack	6	46	0	0	0	3
<i>Meriania cf. acostae</i> Wurdack.	0	0	0	0	0	1
<i>Meriania maguirei</i> Wurdack	0	0	0	0	2	0
<i>Meriania rigida</i> (Benth.) Triana	0	0	0	0	11	0
<i>Meriania</i> sp.	0	1	0	0	0	0
<i>Meriania tomentosa</i> (Cogn.) Wurdack.	0	0	0	0	0	2
<i>Miconia calvescens</i> DC.	0	0	3	4	0	2
<i>Miconia jahnii</i> Pittier	0	0	0	0	6	0
<i>Miconia obscura</i> (Bonpl.) Naudin	0	0	0	0	2	0
<i>Miconia punctata</i> (Desr.) D. Don ex DC.	0	0	1	3	6	25
<i>Miconia quadripora</i> Wurdack	0	0	0	2	0	0
<i>Miconia rivetii</i> Danguy & Cherm.	0	0	0	0	0	2
<i>Miconia</i> sp.	25	46	3	1	22	6
<i>Miconia</i> sp.1	1	0	0	0	0	1
<i>Miconia</i> sp.4	1	0	0	0	0	0
<i>Miconia theazans</i> (Banpl) Cogn.	0	0	0	0	0	3

Família e Espécies	NR	NT	NU	PA	SF	TA
<i>Miconia triplinervis</i> Ruiz & Pav.	0	0	1	0	0	0
<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	0	0	3	1	0	0
<i>Tibouchina lepidota</i> (Bonpl.) Baill.	0	0	0	0	4	0
Meliaceae						
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	0	0	0	1	0	0
<i>Guarea kunthiana</i> A. Juss.	2	0	12	10	4	25
<i>Guarea pterorhachis</i> Harms.	0	0	0	5	1	6
<i>Guarea pubescens</i> (Rich) A. Juss.	0	0	0	0	0	1
<i>Guarea subandina</i> W. Palacios	0	0	4	0	5	0
<i>Ruarea pubescens</i> Karsten.	1	0	0	0	7	7
<i>Ruarea</i> sp.	1	0	0	0	0	0
<i>Trichilia</i> cf. <i>pallida</i> Sw.	0	0	7	0	0	0
<i>Trichilia cipo</i> (A. Juss.) C. DC.	0	0	0	0	1	0
<i>Trichilia maynasiana</i> C. DC.	0	0	1	0	5	0
<i>Trichilia moschata</i> Sw.	0	0	0	0	2	0
<i>Trichilia rubra</i> C. DC.	0	0	1	0	0	0
<i>Trichilia</i> sp.	4	0	6	0	0	0
<i>Trichilia guianensis</i> Klotzsch ex C. DC.	1	0	0	3	1	0
<i>Trichilia pallida</i> Sw.	1	0	0	0	0	0
<i>Trichilia tomentosa</i> Kunth	0	0	0	1	0	0
Metteniusaceae						
<i>Calatola costaricensis</i> Standl.	0	0	3	0	0	0
Monimiaceae						
<i>Mollinedia ovata</i> Ruiz & Pav.	0	0	2	0	0	0
<i>Mollinedia repanda</i> Ruiz & Pav.	0	0	2	0	0	0
Moraceae						
<i>Batocarpus orinocensis</i> H. Karst.	2	0	3	9	0	0
<i>Brosimum</i> sp.	1	0	0	0	0	0
<i>Clarisia racemosa</i> Ruiz & Pav.	0	0	0	9	0	0
<i>Clarisia biflora</i> Ruiz & Pav.	2	0	0	0	0	0
<i>Ficus cuatrecasasiana</i> Dugand	0	0	4	5	0	0
<i>Ficus insipida</i> Willd.	0	0	5	6	0	11
<i>Ficus maxima</i> Mill.	0	0	4	0	0	0
<i>Ficus pertusa</i> L. f.	0	0	0	3	0	0
<i>Ficus</i> sp.	3	2	1	0	0	0
<i>Ficus vittata</i> Vásquez Avila.	0	0	0	0	0	4
<i>Ficus americana</i> Aubl.	1	2	0	0	0	0
<i>Ficus gigantocyce</i> Dugand	0	1	0	0	0	0
<i>Ficus guianensis</i> Desv. ex Ham.	0	1	0	0	0	0
<i>Helicostylis tomentosa</i> (Poepp. & Endl.) Rusby	19	0	0	1	0	0
<i>Maclura tinctoria</i> (L.) Steud.	0	0	0	2	0	0
<i>Morus insignis</i> Bureau	0	0	12	0	0	0
<i>Naucleopsis amara</i> Ducke	0	0	0	10	0	0
<i>Naucleopsis francisci</i> C.C. Berg. & Homeier	0	0	0	0	15	0
<i>Perebea guianensis</i> Aubl.	1	0	0	0	0	0

Família e Espécies	NR	NT	NU	PA	SF	TA
<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.	0	0	0	2	0	0
<i>Pseudolmedia laevigata</i> Trécul	17	0	5	9	0	0
<i>Pseudolmedia laevis</i> (Ruiz & Pav.) J.F. Macbr.	2	0	0	0	1	0
<i>Pseudolmedia rigida</i> (Klotzsch & H. Karst.) Cuatrec.	2	0	1	0	0	0
<i>Sorocea trophoides</i> W.C. Burger	1	0	0	43	0	0
<i>Trophis caucana</i> (Pittier) C. C. Berg	0	0	0	3	0	0
Myricaceae						
<i>Morella pubescens</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Wilbur	0	0	0	0	1	0
Myristicaceae						
<i>Osteophloeum platyspermum</i> (Spruce ex A. DC.) Warb.	6	0	0	0	0	0
<i>Otoba parvifolia</i> (Markgr.) A.H. Gentry	12	0	0	1	0	0
<i>Virola elongata</i> (Benth.) Warb.	3	0	0	0	0	0
<i>Virola sebifera</i> Aubl.	1	0	0	0	0	0
Myrtaceae						
<i>Calyptranthes</i> aff. <i>plicata</i> McVaugh	0	0	0	2	0	0
<i>Calyptranthes bipennis</i> O. Berg	0	0	1	0	0	0
<i>Calyptranthes</i> cf. <i>paniculata</i> Ruiz & Pav.	0	0	5	0	0	0
<i>Calyptranthes plicata</i> McVaugh	0	0	0	0	0	2
<i>Calyptranthes pulchella</i> DC.	0	0	0	0	11	0
<i>Calyptranthes</i> sp.	1	2	0	0	0	0
<i>Calyptranthes</i> sp1	1	0	0	0	0	0
<i>Calyptranthes</i> sp2	3	0	0	0	0	0
<i>Eugenia florida</i> DC.	0	2	1	0	1	0
<i>Eugenia</i> sp.	1	1	3	0	0	0
<i>Eugenia</i> sp. 1	0	0	0	0	1	0
<i>Eugenia</i> sp. 2	0	0	0	0	4	0
<i>Eugenia</i> sp. nova	0	0	2	0	0	0
<i>Myrcia fallax</i> (Rich.) DC.	0	1	2	0	6	0
<i>Myrcia</i> sp.	0	1	0	0	10	0
<i>Myrcia subcordifolia</i> B. Holst & M.L. Kawas.	0	7	0	0	0	0
<i>Myrcianthes fragans</i> (Sw) Mc Vaugh	0	0	1	0	0	0
<i>Myrcianthes rhopaloides</i> (Kunth) Mc. Vaugh	0	0	9	0	2	6
<i>Myrcianthes</i> sp.	1	0	8	0	0	0
<i>Myrcianthes prodigiosa</i> McVaugh	0	1	0	0	0	0
<i>Myrteola</i> sp.	0	0	0	0	3	0
<i>Psidium</i> sp.	0	3	0	0	0	0
Nyctaginaceae						
<i>Neea divaricata</i> Poepp. & Endl.	3	3	0	0	0	0
<i>Neea ovalifolia</i> Spruce ex J.A. Schmidt	0	3	0	1	0	0
<i>Neea parviflora</i> Poepp. & Endl.	0	3	0	0	0	0
<i>Neea spruceana</i> Heimerl	0	1	0	0	0	0
Olacaceae						
<i>Heisteria acuminata</i> (Bonpl.) Engl.	1	0	0	0	0	0
Pentaphylacaceae						
<i>Ternstroemia circumscissilis</i> Kobuski	1	13	0	0	0	0

Família e Espécies	NR	NT	NU	PA	SF	TA
<i>Chimarrhis hookeri</i> K. Schum	1	0	0	0	0	0
<i>Cinchona pubescens</i> Vahl	0	0	0	0	0	4
<i>Elaeagia karstenii</i> Standl.	11	0	3	1	34	13
<i>Elaeagia pastoensis</i> L.E. Mora	0	1	0	0	0	0
<i>Elaeagia</i> sp.	11	1	0	0	0	0
<i>Elaeagia obovata</i> Rusby	1	0	0	0	0	0
<i>Elaeagia utilis</i> (Goudot) Wedd.	3	0	0	1	3	0
<i>Faramea coerulescens</i> K. Schum. & Krause.	0	0	0	0	0	2
<i>Faramea flavicans</i> (Humb & Bonpl. ex Roem & Schult.) Standl.	0	0	1	0	0	0
<i>Faramea</i> sp.	0	0	0	0	0	1
<i>Genipa americana</i> L.	0	0	1	2	0	0
<i>Guettarda hirsuta</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	0	0	1	0	0	9
<i>Isertia krausei</i> Standl.	0	0	0	0	28	0
<i>Joosia aequatoria</i> Steyererm.	0	0	12	0	0	0
<i>Joosia pulcherrima</i> Steere	0	0	4	0	0	0
<i>Joosia umbellifera</i> Karts.	0	0	0	0	0	12
<i>Ladenbergia franciscana</i> C.M. Taylor	0	0	0	0	1	0
<i>Ladenbergia oblongifolia</i> (Humb. ex Mutis) L. Andersson	9	1	0	3	2	0
<i>Ladenbergia</i> sp.	28	0	0	0	0	0
<i>Ladenbergia acutifolia</i> (Ruiz & Pav.) Klotzsch	2	0	0	0	0	0
<i>Ladenbergia riveroana</i> (Wedd.) Standl.	2	0	0	0	0	0
<i>Ladenbergia stenocarpa</i> (Lamb.) Klotzsch	3	0	0	0	0	0
<i>Pagamea dudleyi</i> Steyererm.	31	11	0	0	0	0
<i>Palicourea amethystina</i> (Ruiz & Pav.) DC.	0	0	7	0	5	20
<i>Palicourea andrei</i> Standl.	0	0	0	0	0	4
<i>Palicourea guianensis</i> Aubl.	0	0	0	1	0	0
<i>Palicourea ovalis</i> Standl.	0	0	4	0	0	6
<i>Palicourea</i> sp.	3	0	0	0	0	0
<i>Palicourea thyrsiflora</i> (Ruiz & Pav.) DC.	0	0	0	0	0	4
<i>Pentagoina</i> sp.	1	0	0	0	0	0
<i>Phytopsis</i> sp.	5	0	0	0	0	0
<i>Psychotria</i> sp.	0	0	1	0	0	0
<i>Psychotria brachiata</i> Sw.	0	0	18	0	0	1
<i>Psychotria epiphytica</i> K. Krause	0	0	17	0	0	0
<i>Psychotria gentryi</i> (Dwyer)C.M. Taylor	0	0	2	0	0	0
<i>Psychotria pichisensis</i> Standl.	0	0	0	1	0	0
<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.	0	0	2	0	0	0
<i>Rudgea tambillensis</i> Zahlbr.	0	0	0	0	1	0
<i>Schizocalyx condoricus</i> D.A. Neill & C.M. Taylor	2	0	0	0	0	0
<i>Simira cordifolia</i> (Hook.f.) Steryerm.	0	0	0	9	0	0
<i>Stilpnophyllum</i> sp.	0	0	1	0	0	0
<i>Stilpnophyllum grandifolium</i> L. Andersson	3	3	0	0	0	0
Rutaceae						
<i>Zanthoxylum grandifolium</i> Tul.	0	0	0	1	0	0

Sabiaceae

Família e Espécies	NR	NT	NU	PA	SF	TA
<i>Meliosma bogotana</i> Steyererm.	0	0	0	0	2	0
<i>Meliosma</i> sp.	4	0	0	0	7	1
Salicaceae						
<i>Abatia parviflora</i> Ruiz & Pav.	0	0	0	0	0	6
<i>Casearia gonocarpa</i> Miq.	0	0	1	0	0	0
<i>Casearia obovalis</i> Poepp. ex Griseb.	0	0	10	0	0	1
<i>Casearia</i> sp.	0	0	1	0	0	2
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	0	0	0	2	0	0
Sapindaceae						
<i>Allophylus floribundus</i> (Poepp.) Radlk.	0	0	2	0	0	0
<i>Allophylus pilosus</i> (J.F. Macbr.) A.H. Gentry	0	0	0	2	0	0
<i>Allophylus</i> sp.	0	1	0	0	0	0
<i>Matayba inelegans</i> Spruce ex Radlk.	0	0	0	0	17	0
Sapotaceae						
<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i> (Pierre) Baehni	123	23	0	0	0	0
<i>Chrysophyllum</i> sp.	8	0	0	0	0	0
<i>Micropholis guyanensis</i> (A. DC.) Pierre	3	3	0	0	0	0
<i>Micropholis venulosa</i> (Mart. & Eichler) Pierre	1	3	0	0	0	0
<i>Pouteria baehniiana</i> Monach.	0	0	1	0	0	0
<i>Pouteria bangii</i> (Rusby) T. D. Penn.	0	0	2	0	0	0
<i>Pouteria caimito</i> (Ruiz & Pav.) Radlk.	0	0	0	5	0	0
<i>Pouteria capacifolia</i> Pilz	0	0	4	6	0	0
<i>Pouteria lucuma</i> (Ruiz & Pav.) Kuntze	0	0	1	0	0	0
<i>Pouteria</i> sp.	4	0	1	0	0	0
<i>Pouteria buenaventurensis</i> (Aubrév.) Pilz	1	0	0	0	0	0
Siparunaceae						
<i>Siparuna aspera</i> (Ruiz & Pav.) A. DC.	0	0	0	1	0	0
Solanaceae						
<i>Markea</i> sp.	0	0	0	0	0	1
<i>Solanum asperolanatum</i> Ruiz & Pav.	0	0	0	0	0	1
<i>Solanum barbulatum</i> Zahlbr.	0	0	0	0	0	1
<i>Solanum oblongifolium</i> Dunal.	0	0	0	0	0	2
<i>Solanum sessile</i> Ruiz & Pav.	0	0	3	0	0	0
<i>Solanum</i> sp.	0	0	4	0	0	1
<i>Solanum smithii</i> S. Knapp	0	0	1	0	0	0
Staphyleaceae						
<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) G. Don	1	0	1	0	0	0
Symplocaceae						
<i>Symplocos bogotensis</i> Brand	0	0	0	0	1	0
<i>Symplocos coriacea</i> A. DC.	0	0	0	0	4	0
<i>Symplocos fuscata</i> B. Stahl	0	0	0	0	1	0
<i>Symplocos peruviana</i> (Szyszyl.) Brand	0	0	0	0	9	0
<i>Symplocos pluribractea</i> B. Stahl.	0	0	0	0	0	1
Urticaceae						
<i>Cecropia marginalis</i> Cuatrec.	0	0	0	5	0	0

Família e Espécies	NR	NT	NU	PA	SF	TA
<i>Cecropia montana</i> Warb. ex Snethl.	0	0	9	0	6	22
<i>Myriocarpa stipitata</i> Benth.	0	0	7	0	0	0
<i>Pourouma bicolor</i> Mart.	0	0	1	0	0	0
<i>Pourouma cecropiifolia</i> Mart.	0	0	9	2	0	0
<i>Pourouma minor</i> Benoist	4	1	0	0	9	0
<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.	0	0	0	0	0	1
<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Gaudich. ex Griseb.	0	0	0	3	1	0
Viburnaceae						
<i>Viburnum stipitatum</i> H. Vargas.	0	0	0	0	0	1
<i>Viburnum toronis</i> Killip & A.C. Sm.	0	1	0	0	0	0
Violaceae						
<i>Leonia crassa</i> L. B. Sm. & A. Fernández	0	0	2	0	0	0
Vochysiaceae						
<i>Vochysia aurantiaca</i> Stafleu	0	0	9	0	0	0
<i>Vochysia</i> sp.	1	0	1	0	0	0
<i>Vochysia bracedliniae</i> Standl.	1	1	0	0	0	0
<i>Vochysia grandis</i> Mart.	0	1	0	0	0	0

APÊNDICE F - Análise permutacional de variância (PERMANOVA) para os eixos da análise de correspondência canônica (ACC) entre abundância de espécies e variáveis ambientais. Df: graus de liberdade, F: Proporção do Pseudo- F. Valores de p-value indicam significância estatística ($p < 0,05$).

Componentes CCA	Df	Chi-square	F	p-value
CCA1	1	0.8062	5.9464	0.001***
CCA2	1	0.7533	5.5567	0.001***
CCA3	1	0.6778	4.9999	0.001***
CCA4	1	0.5454	4.0227	0.001***
CCA5	1	0.5016	3.7002	0.001***
CCA6	1	0.1931	1.4246	0.094
CCA7	1	0.1320	0.9739	0.507
Residual	142	19.2511		

APÊNDICE G - Manuscrito submetido para publicação (Plant Ecology and Diversity)**Environmental factors drive the structure, but not the composition of tropical montane forests in southern Ecuador**

Celso Anibal Yaguana Puglla^a , Deicy Carolina Lozano Sivisaca^a , David Alan Neill^b,
Natashi Aparecida Lima Pilon^c , Giselda Durigan^d 

^aDepartamento de Ciência Florestal, Solos e Ambiente, Faculdade de Ciências Agronômicas, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu, SP, 18610-307, Brazil.

^bFacultad de Ciencias de la Vida, Universidad Estatal Amazónica, Puyo, Ecuador

^cInstituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, UNICAMP, Brazil

^dInstituto Florestal, Floresta Estadual de Assis, PO Box 104, 19807-300, Assis, SP, Brazil.

Abstract

Background: Tropical montane forests have high biodiversity and endemism and occur in different conditions of relief, climate and soils, but the influence of these factors on their structure and composition is still poorly understood.

Objective: To elucidate the influence of environmental factors filtering the composition and modulating the structure of tropical forests in southern Ecuador.

Methods: In six locations, we sampled the tree community (composition, basal area, density, the largest diameters and heights) and characterized the soil, climate and topography. We explored whether climatic, edaphic and topographic factors influence the structure and composition of these forests.

Results: We found three slightly distinct floristic groups and major structural differences among the forests studied. Environmental factors (emphasis on altitude and pH) exerted a negligible influence on the floristic differences among forests. Conversely, we detected influences of slope, altitude (associated with rainfall, temperature and evapotranspiration), and soil properties (depth, CEC, texture and acidity), on the structure of these forests.

Conclusion: Environmental factors modulate the density, biomass and canopy height of tropical montane forests. However, the negligible influence of these factors on the floristic composition indicates that community assembly in these forests shall be mediated by biotic factors or stochastic events.

Keywords: Montane tropical forest, Andes, tree flora, conditioning factors, community assembly, abiotic filters, beta diversity

Introduction

Montane tropical forests are among the most diverse ecosystems on the planet, with a high level of endemism (Brummit and Lughada 2003; Mutke and Barthlott 2005; Liede-Schumann and Breckle 2008). These ecosystems are highly threatened and have progressively lost forest cover, at a faster rate than lowland tropical forests (Hamilton et al. 1995). These ecosystems have been threatened by fragmentation caused by deforestation, forest fires, land conversion to livestock and monocultures, and mining concessions. Road construction and human settlements to colonize areas of native vegetation also threatens the natural regeneration of species and the functioning of these ecosystems (Cuesta et al. 2012; Paulsch et al. 2001). In the case of Ecuador, although there are no specific figures for deforestation rates of montane forests, the country as a whole has the highest deforestation rates among Andean countries, with average annual forest losses of 1.89% between 2005 and 2010 (FAO 2010). It is estimated that the original forest cover has already been reduced by 46% in the southern region of Ecuador (Tapia-Armijos et al. 2015). Despite being fragmented, Ecuador's montane forests still maintain high species richness (Brummit and Lughadha 2003) and are therefore among the biodiversity hotspots on a global scale (Mittermeier et al. 2011; Myers et al. 2000; Richter 2008).

Despite their importance and threat, tropical montane forests are among the least studied ecosystems in their structure and species composition and the environmental factors that influence them are poorly understood (Bruijnzeel and Proctor 1995; Garavito 2012), hindering the decision-making processes toward their conservation and restoration. Ecological studies on tropical forests in general are scarce in Ecuador (Armenteras et al. 2017; Grubb and Whitmore 1966; La Torre-Cuadros et al. 2007; Young and León 1999), and few studies have been carried out on montane forests on a regional scale (Cuesta et al. 2009; Homeier et al. 2010; Josse et al. 2011; Jørgensen et al. 2011; Kappelle and Brown, 2001; Young and León, 2007). Additionally, Becking (2004) indicates that, at a local scale, the areas of highest priority for conservation for which floristic studies have been carried out are located between 1400 and 2700 m of altitude, in lithobiome and helobiome, on limestone and sandstone rocks, in regions with very difficult access. The few studies already carried out in Ecuadorian forests indicate that altitude directly influences species composition and the functioning of mountain ecosystems. For example, it has been widely documented that species richness and diversity, as well as canopy height and primary productivity decrease with increasing altitude (Gentry 1988; Bach and Gradstein 2007; Homeier et al. 2010).

However, the influence of topographic variation and other environmental factors which, besides elevation, influence the structure and composition of montane forests have been little explored (Baéz et al. 2015; Beck et al. 2008; Duivenvoorden, 1995; Homeier et al. 2010). Climate and soil change along altitudinal gradients, making it a challenge for ecologists to identify the environmental factors driving composition and structure of tropical montane forests (Aiba and Kitayama 1999; Culmsee et al. 2011; Culmsee and Leuschner 2013, Homeier et al. 2010; Merckx et al. 2015; Ohsawa et al. 1985). Small-scale variations in topography and soils often mask the effects of climate differences associated with elevation. These small-scale environmental variations considerably increase the diversity of habitats in tropical mountains and the complexity of the factors that drive the community assembly. The extraordinarily high

tree species richness in the montane rainforest in the Ecuadorian Andes region is partly a consequence of this high diversity of habitats, in addition to the simple altitudinal gradient (Homeier et al. 2010).

In this study, we seek to advance the understanding of this mosaic through the study of six areas of tropical montane forest in southern Ecuador. We characterized their structure and composition and the environments in which they occur, aiming to answer the following questions: (i) Are there patterns of structure and floristic composition among the tropical rain forests covering the mountains of southern Ecuador? (ii) Can differences between them, if any, be explained by climatic, edaphic and topographic factors?

Material and methods

Study area

The study was carried out in six permanent plots of one hectare each, located around latitude 04 ° S, altitudes ranging between 900 and 2400 m.a.s.l. Four plots were established on the east side of the Cordillera Real de los Andes and two in the upper valley of the Nangaritza River, in the Cordillera del Cóndor, province of Zamora-Chinchipe, in the southern region of Ecuador (Figure 1). The geological substrate varies among the six sites and may be a significant factor in determining the floristic composition at each site. The two Nangaritza plots occur on very acidic, low-nutrient sandstone of Cretaceous origin, the Hollín Formation, although the Nangaritza Tepui plot (at 1120 m elevation) is on top of the sandstone plateau and the Nangaritza Rio plot (900 m) is below the plateau, but with sandy soil largely derived from the sandstone formation above. The sandstone plateaus of the Cordillera del Condor are referred to as “Andean tepuis” due to their similarity to the sandstone table mountains or “tepuis” of the Guiana Shield in southern Venezuela and adjacent countries, and the floristic similarities between the Andean tepuis and the Guiana Shield tepuis (Neill et al, 2014). The San Francisco plot (2100 m) is located on metamorphic substrate (micaceous schist) and the Tapichalaca (2400) and Numbala (1200 m) plots are on Tertiary volcanic substrate. Finally, the Padmi plot (900 m) is located on recent alluvial or coluvial sediments in the valley of the Rio Zamora.

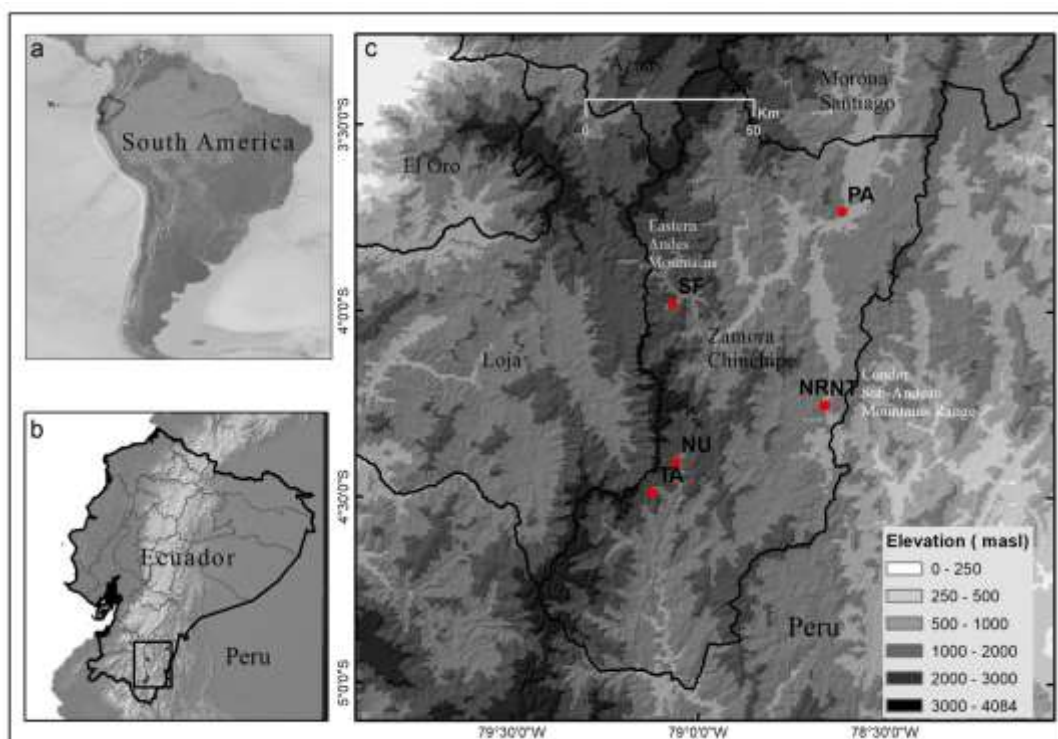


Figure 1. Geographic positioning of the six study areas, distributed in the tropical montane forests, province of Zamora Chinchipe, southern Ecuador: a) Location of Ecuador in South America; b) Location of study sites in the southern region of Ecuador; c) Location of each study site. SF: San Francisco (Reserva Biologica Estación San Francisco); TA: Tapichalaca (Tapichalaca Nature Reserve); NU: Numbala (Reserva Ecologica Numbala); PA: Padmi (Estación Experimental El Padmi); NR: Nangaritza Rio and NT: Nangaritza Tepuy (both in the Area de Conservación de la Asociación de Trabajadores Autonomos San Miguel de las Orquídeas).

Sampling design and data collection

In each of the six study areas, a square plot of 100 m x 100 m was demarcated, with a regular grid of topographic markers at intervals of 20 m, resulting in 25 subplots of 400 m². We adopted the standardized sampling method widely applied to various regions of tropical forests (Condit 1998). The data used in this study were obtained in December 2018. Trees with a diameter at breast height – DBH $\geq$ 10 cm were measured. Each individual was numbered and located in relation to the coordinate grid, and the species identified in the field whenever possible. For those individuals not identified in the field, we collected botanical material and compared with material deposited in the herbaria LOJA, from the National University of Loja, and ECUAMZ, from the State University of the Amazon. To name the species, genera and botanical families, we followed the conventions of the Angiosperm Plant Group, published in 2016 (APG IV 2009), with support for updating the Ecuadorian flora from the Missouri Botanical Garden page - MOBOT TROPICOS (www.tropicos.org). Species whose taxonomy is not resolved have been maintained at the generic level.

Environmental variables

We characterized climate, soil, elevation and slope for each study site. We collected samples of the topsoil (0-20 cm deep) at five points systematically distributed in each plot of 1 ha, being four points at the vertices and one in the center. At each point, we collected three

simple samples that were mixed and homogenized to obtain a composite sample. Chemical and textural analyzes were carried out in the soil laboratory of the Faculty of Agriculture and Renewable Natural Resources of the National University of Loja. Laboratory procedures followed the National Institute for Agricultural Research (INIAP), to obtain 14 soil variables: pH H₂O, Corg, N, P, K, Ca²⁺, Mg²⁺, Fe²⁺, Al³⁺, Cation Exchange Capacity (CEC), Matter Organic (MO) and contents of Sand, Clay and Silt (Table S1).

The climate variables were obtained from global elevation raster data (Hijmans et al. 2005; WorldClim 2014). For precipitation data we used the Tropical Precipitation Measurement Mission (TRMM). Temperature data were extracted from the Earth's Surface Temperature (LST) (Table S1). We used average data for a 10-year observation period. The climatic variables used in the analyzes were as follows: Annual rainfall (mm), Actual evapotranspiration (mm per year), Number of months with precipitation above 300 mm (representing excessive rainfall), Number of months with rainfall above the monthly average, Number of months with precipitation below 100 mm (representing water deficiency). For temperature, we used average annual temperature, average temperature of the coldest month and average temperature of the hottest month.

Other variables included in the analyzes and taken in each subplot were the slope (percentage), obtained with a clinometer, and the altitude (m.a.s.l.), measured with an altimeter (average values for each plot shown in Table S1).

Data analysis

Richness, floristic composition and conditioning factors

To verify whether the species richness in the six forests studied (total number of species in the 01-ha area) is related to the different environmental variables, we performed Spearman correlation analysis with a significance level of $P < 0.05$.

To verify if there is a representative flora for the study region or if there are distinct floristic patterns among the studied forests, we explored the floristic similarity between sampling units, using the abundance of species present in each subplot. We applied non-metric multidimensional scaling analysis (NMDS), using the Bray-Curtis dissimilarity index (Clarke and Warwick 1994). For this analysis, we constructed a distance matrix with the values of species abundances within each 20 x 20 m subplot. The results were represented in an ordering diagram by NMDS, where the most similar plots are grouped (ellipses representing 95% confidence interval).

In order to detect the main environmental variables that influence the floristic composition of the study areas, we adopted multivariate analysis of canonical correspondences (CCA), using the abundance of each species in each subplot. For the environmental variables that were not collected in each subplot (climate and soil), we replicated the values of the plot, given the small range of variation within 01 ha. To identify and eliminate the redundancy of highly correlated environmental variables, we used a Spearman correlation matrix with a significance level of $P < 0.05$. We included in the analysis only the variables whose correlation

with any other variable was less than 0.7 (Figure S1). We found that altitude and climate variables were highly correlated with each other (r values greater than 0.7). (For all correlations, see Figure S1). Thus, we excluded climatic variables from the analysis and used only altitude, since this variable has shown to be a good predictor of floristic changes in plant communities (Körner 2007). For soil texture variables, we observed a strong inverse correlation between clay and sand ($r = -0.94$; Figure S1). Thus, we excluded the sand content from the analysis and used the clay content, which is widely used as a surrogate for soil water holding capacity (Schawe et al. 2010). In summary, we included in the analysis the following predictor variables: Soil depth (cm), pH, Clay content (%), Cation exchange capacity (ECC), Altitude (masl), Slope (%) and Organic matter content (%). A Permanova test with 999 permutations was applied to assess the significance of the CCA as a whole, for each axis and for each predictor variable considered.

The NMDS and CCA analyzes were performed using the vegan package (Oksanen et al. 2019) in the R software (R Core Team 2019).

Community structure and conditioning factors

The variables used to characterize the structure of the studied forests were: basal area ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$), density (individuals ha^{-1}), DBH (cm) and height (m) of the largest trees. The structural variables were obtained in each 20 x 20 m subplot within the six study areas. For DBH and height, we used in the analyzes the highest value for each variable in each subplot.

To verify the effect of environmental variables on the structure of the studied forests, we performed multiple regressions, where the response variables were: basal area ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$), density (individuals ha^{-1}), maximum DBH (cm) and maximum height (m). The predictor variables were: Depth (cm), pH, Clay (%), cation exchange capacity (CEC), Altitude (m.a.s.l), Slope (%) and Organic Matter content (%). The models were selected using stepwise backward selection, using the Akaike information criterion (AIC). We obtained the goodness of fit and investigated the presence of outliers through graphical analysis (Quinn and Keough 2002). After selecting the best models, we conducted a hierarchical partition analysis of variance to determine the independent contribution of each selected variable. Hierarchical partition analysis of variance was conducted using the hier.part package (Walsh and Nally 2013).

Results

The data obtained for the environmental variables of each study site, as well as the species sampled and their abundance in each location, can be found in Tables S1 and S2. In general, the studied forests are located on shallow soils (depth to the rock ranging from 19 and 85 cm), sandy to medium texture (5.6 to 27.9% clay), high slope (from 15 to 53 %), abundant rainfall (1596 to 2216 mm annually) and mild climate (average annual temperature ranging from 14 to 22.3°).

Floristic richness and similarity

Considering the six study areas altogether, we registered 392 species (Table S2). Only one species occurred in all areas (*Miconia* sp., a small understory tree that is an unresolved taxon) and 54% of the species were recorded in a single site. On average, 33% of the species

sampled at each location were represented by a single individual. The most abundant species recorded if all plots are considered were *Chrysophyllum sanguinolentum*, *Clusia* sp., *Graffenrieda emarginata*, *Grias peruviana*, *Iriartea deltoidea*, *Humiria balsamifera*, and *Digomphia densicoma*. The families with the largest number of species were: Rubiaceae with 42 species, Lauraceae with 32 species, Moraceae with 25 species and Melastomataceae with 24 species. The most representative genera were *Miconia*, *Ficus*, *Hyeronima*, *Trichilia* and *Nectandra*. The largest number of species sampled in one hectare was registered in the Nangaritza Rio plot (125 species), followed by Numbala (123 species), San Francisco (110 species), Nangaritza Tepuy (84 species), Padmi (83 species) and, for last, Tapichalaca (80 species). We found no correlation between the number of species sampled within a 1-ha plot and the environmental variables analyzed (Table S3).

The arrangement of the 25 subplots in each studied area, ordered by NMDS (Figure 2) indicates, primarily, the influence of the altitudinal gradient on the species distribution. One group comprises the three highest altitude forests (between 2100 to 2400 m), comprising one low-mountain forest (NU) and two montane forests (SF and TA), being called Andean Rainforests (FPA). At lower altitudes (below 1200 m) are the Sub-Andean Rainforests (FPS), which are two forests on acidic and sandy soils (NR and NT), which form a floristically distinct group from the Padmi (PA) forest, which is on soils with higher pH and higher clay content.

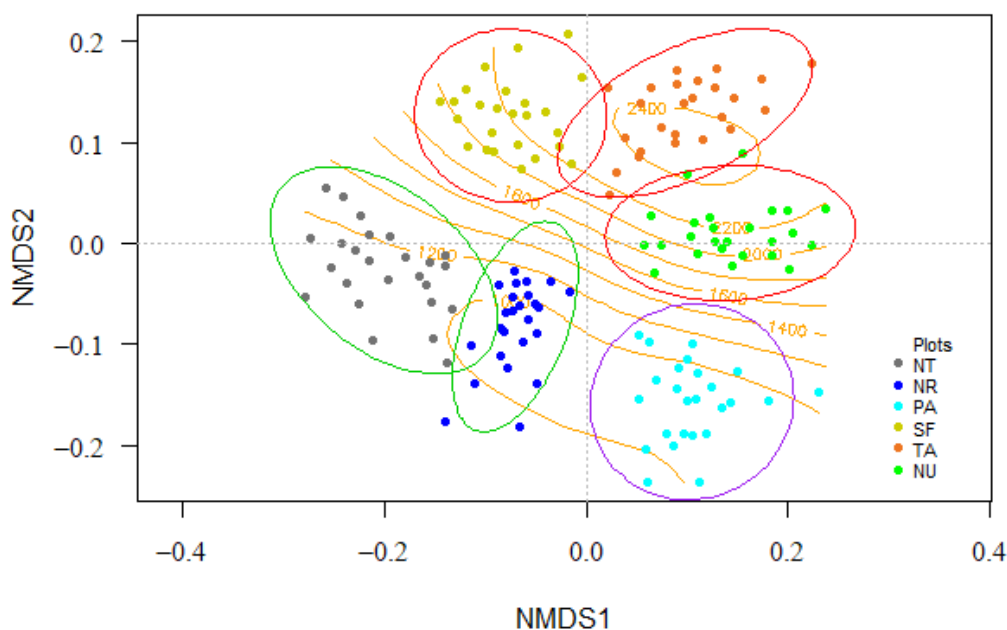


Figure 2. Non-metric multidimensional scale analysis (NMDS, Stress: 0.18) of the floristic composition of the six forests studied. Ellipses contain sampling units not differing in composition within the 95% confidence interval. The colors of the ellipses represent: i) Green: Sub-Andean Rainforests (SPF), elevation ranging from 900 to 1100 m, Formed by Nangaritza Tepuy (NT, blue circle) and Nangaritza Rio (NR, gray circle) ii) Red: Andean Pluvial Forests (FPA) elevation ranging from 2100 to 2400 m, formed by San Francisco (SF, yellow circle), Tapichalaca (TA, brown circle) and Numbala (NU, light green circle) and iii) Purple: Padmi (PA, light blue circle). Overlapping ellipses indicate that the groups of sampling units contained in them do not differ floristically from each other.

Floristic composition of the six forests: Abundant species

The floristic composition of each of the six plots is considerably distinct from all others and relatively few species are shared between two or more plots, although at the generic level, many taxa are shared among plots. One of the most salient results is the abundance of two Gymnosperms, *Retrophyllum rospigliosii* and *Prumnopitys harmsiana* (Podocarpaceae) in the Numbala plot. Gymnosperms generally are recorded at much lower densities in Andean forests. The large stature attained by these trees –upwards of 40 m in height and 200 cm in diameter, is also notable, and as a result the biomass of the Numbala plot is higher than any of the more than 1,000 one-hectare plots recorded in lowland Amazonia (Yaguana et al, 2012). The Numbala plot is adjacent to Podocarpus National Park, which was originally established in 1978 to protect these forests dominated by large trees of the Podocarpaceae. Table 1 presents a summary of the ten most abundant species in each of the six plots.

Table 1: Ten most abundant species in each plot of six forest communities in montane forests of Ecuador. Names in black letters do not repeat in more than one study site.

Nangaritza Rio	Nangaritza Tepuy	Numbala
<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i>	<i>Humiria balsamifera</i>	<i>Retrophyllum rospigliosii</i>
<i>Pagamea dudleyi</i>	<i>Digomphia densicoma</i>	<i>Handroanthus chrysanthus</i>
<i>Ladenbergia sp.</i>	<i>Graffenrieda harlingii</i>	<i>Prumnopitys harmsiana</i>
<i>Miconia sp.</i>	<i>Miconia sp.</i>	<i>Nectandra laurel</i>
<i>Dacryodes uruts-kunchoe</i>	<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i>	<i>Hyeronima asperifolia</i>
<i>Ocotea sp.</i>	<i>Hyeronima scabrida</i>	<i>Aegiphila cuatrecasasii</i>
<i>Helicostylis tomentosa</i>	<i>Euterpe precatoria</i>	<i>Psychotria brachiata</i>
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	<i>Macrolobium gracile</i>	<i>Psychotria epiphytica</i>
<i>Pseudolmedia laevigata</i>	<i>Purdiaea nutans</i>	<i>Endlicheria sericea</i>
<i>Nectandra sp.</i>	<i>Terstroemia circumsissilis</i>	<i>Guatteria aff. decurrens</i>
Padmi	San Francisco	Tapichalaca
<i>Iriartea deltoidea</i>	<i>Clusia sp.</i>	<i>Miconia punctata</i>
<i>Grias peruviana</i>	<i>Graffenrieda emarginata</i>	<i>Guarea kunthiana</i>
<i>Sorocea trophoides</i>	<i>Vismia tomentosa</i>	<i>Cecropia montana</i>
<i>Sapium marmieri</i>	<i>Alchornea grandiflora</i>	<i>Nectandra laurel</i>
<i>Aparisthium cordatum</i>	<i>Elaeagia karstenii</i>	<i>Palicourea amethystina</i>
<i>Caryodendron orinocense</i>	<i>Isertia krausei</i>	<i>Hyeronima asperifolia</i>
<i>Wettinia maynensis</i>	<i>Clethra revoluta</i>	<i>Inga oerstediana</i>
<i>Inga acreana</i>	<i>Miconia sp.</i>	<i>Hedyosmum goudotianum</i>
<i>Guarea kunthiana</i>	<i>Sciodaphyllum "gaylerianum"</i>	<i>Elaeagia karstenii</i>
<i>Naucleopsis amara</i>	<i>Podocarpus sprucei</i>	<i>Joosia umbellifera</i>

Among these abundant taxa, *Chrysophyllum sanguinolentum* is shared between the Nangaritza Tepuy and Nangaritza Rio plots. Several of the abundant species are local endemics or are geographically and ecologically restricted to small areal extents and particular geographic substrates. *Dacryodes uruts-kunchoe* and *Pagamea dudleyi* have a restricted distribution on the sandstone table mountains, the Cordillera del Condor and other “Andean

tepui” in southeastern Ecuador and eastern Peru. *Digomphia densicoma* in the Nangaritza Tepuy plot is ecologically restricted to sandstone table mountains and has a disjunct distribution with occurrences separated by a gap of 2000 km between the tepuis of the Guiana Shield in Venezuela, Colombia and Brazil and the Andean tepuis. *Humiria balsamifera* is widespread and common in the white-sand forests of Amazonian Brazil and adjacent countries, but the population of this species in the Nangaritza Tepuy plot is the only record of the species in Ecuador. *Sciodaphyllum* “gaylerianum” is an unpublished new species, locally endemic to the San Francisco reserve where it is a common element of the montane forest. A few species are geographically widespread and locally abundant, such as the stilt-root palm *Iriartea deltoidea* in the Padmi plot, which is the most abundant species in lowland western Amazonia of Ecuador and Peru (Pitman et al., 2001); the Padmi plot is close to the upper altitudinal limit of this palm.

The taxonomic resolution of the tree species in the six plots is far from complete, as is the case for Andean forests in general. Some of the most diverse genera, such as *Clusia*, *Miconia*, *Eugenia*, *Myrcia*, *Ocotea*, *Nectandra* include many undescribed and unknown species. The genus *Clusia*, for example is abundant in the San Francisco plot with 75 individuals recorded, but at present it is not possible to determine how many morphospecies are represented there, and much less their scientific names – an indication of the “taxonomic impediment” that is a challenge to research on Neotropical forests in general.

Influence of environmental factors on floristic composition

The specific accumulated variance values in the CCA corresponded to only 16% of the accumulated total ($F = 3.80$, $P = 0.001$) (Figure 3). Even so, we found a significant correlation between species abundance and some environmental variables for the first five axes (Table S4). Sub-Andean rain forests (PA, NR, NT) are positively correlated with CEC and pH, and negatively correlated with depth, altitude and slope. Andean rain forests (NU, TA and SF) are positively correlated with topographic variables (Figure 3).

The distribution of species among forests (CCA of all species included) was influenced in the first axis by soil acidity (pH) ($F = 5.73$; $p = 0.001$), clay content ($F = 4.91$; $p = 0.001$) and organic matter content ($F = 1.48$; $p = 0.001$). In the second axis, the composition of the communities was influenced by altitude ($F = 3.89$; $p = 0.001$), soil depth ($F = 5.59$; $p = 0.001$), and CEC ($F = 4.91$; $p = 0.001$) (Figure 3).

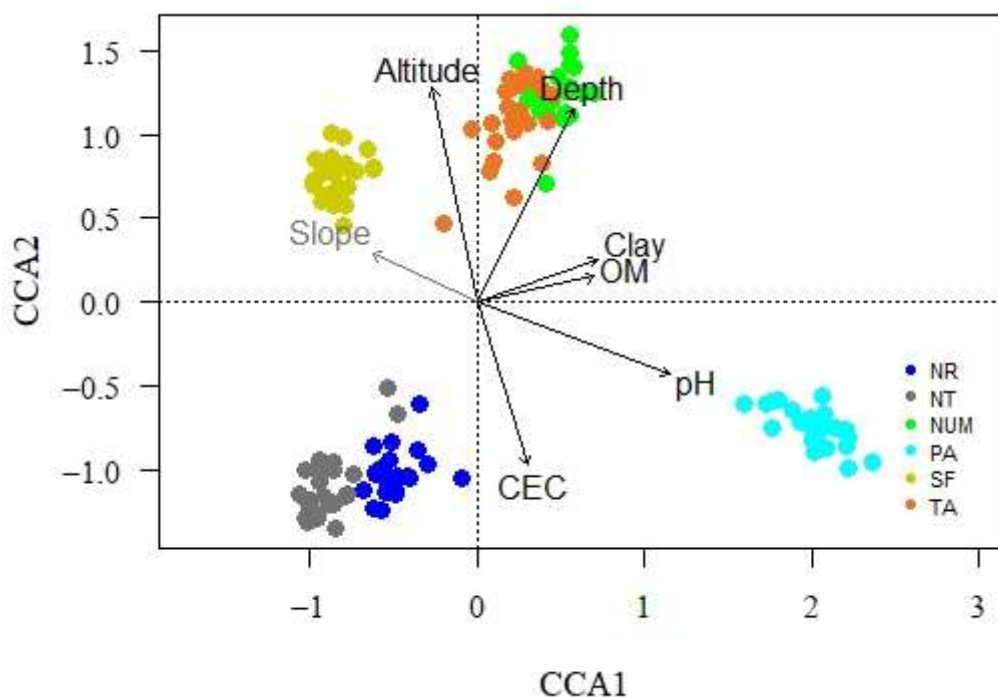


Figure 3 Canonical correspondence analysis (CCA) of factors influencing species distribution (all species included in the analysis) among tropical montane forests in southern Ecuador. The group of Sub-Andean Rainforests (FPS) comprises Nangaritza Tepuy (NT, blue circles), Nangaritza Rio (NR, gray circles) and Padmi (PA, light blue circles); The Andean Rainforests (FPA) include San Francisco (SF, yellow circles), Tapichalaca (TA, brown circles) and Numbala (NU, light green circles). The factors indicated with black arrows showed a significant correlation ($P < 0.05$) with the floristic composition of the sampling units. The gray colored arrow represents a non-significant influence of the factor on the community composition. Abbreviations for the factors studied: clayey soil texture (Clay); elevation (Altitude); soil depth (Depth); organic matter (OM); soil acidity (pH); cation exchange capacity (CEC); and slope (Slope).

Influence of environmental factors on community structure

Multiple regression analysis (Table 2) indicated that between 29% and 81% of the variation in the structure of tropical montane forests in southern Ecuador can be explained by combinations of environmental variables. The clay content, the CEC and the slope have a negative correlation with basal area. The pH and altitude positively influenced this variable (Table 2; $R^2 = 0.41$). The variable with the greatest independent effect on the basal area was CEC (38%) (Table 2). Density was influenced by the combination of clay content in the soil (positive effect), pH (negative), organic matter (positive effect), altitude (negative) and slope (negative) (Table 2; $R^2 = 0.29$). Of this variation, 53% were associated with the organic matter content (Table 2). The height of the tallest trees was negatively associated with the clay content, the cation exchange capacity and the organic matter content in the soil. Additionally, in plots with higher pH and at higher altitudes, trees tend to be taller. (Table 2; $R^2 = 0.81$). Of the variation in the maximum height of the trees, 28% was explained by organic matter, 22% by pH and 20% by CEC (Table 2). The DBH of the largest individuals in the forests was negatively influenced by the combination of clay content, cation exchange capacity and slope, being positively influenced by pH and soil depth (Table 2; $R^2 = 0.53$). The soil depth explained 46% of the variation in the maximum DBH (Table 2).

Table 2. Environmental factors (predictor variables) that explain the differences in structural variables (response variables) in tropical montane forests in southern Ecuador. Percentages represent the hierarchical partition of variances of the predictor variables. The direction of the effect of each environmental variable was shown as positive (+) or negative (-). DBH: diameter at breast height; OM: organic matter content, CEC: cations exchange capacity.

Response variables	Predictor variables	F	P-value	R ²
Basal area (m ² ha ⁻¹)	Clay (-) (15%), pH (+) (14%), CEC (-) (38%), Altitude (+) (14%), Slope (-) (19%)	21,49	<0.0001	0,41
Density (individuals ha ⁻¹)	Clay (+) (16%), pH (-) (14%), OM (+) (53%), Altitude (-) (11%), Slope (-) (5%)	13,33	<0.0001	0,29
Height (tallest tree)	Clay (-) (16%), pH (+) (22%), CEC (-) (20%), MO (-) (28%), Altitude (+) (14%)	128,1	<0.0001	0,81
DBH (largest tree)	Clay (-) (18%), pH (+) (8%), CEC (-) (12%), Prof (+) (46%), Slope (-) (16%)	34,9	<0.0001	0,53

Discussion

In this study, we characterized six forest communities located in hilly areas in southern Ecuador to verify whether there is a regional pattern of composition and structure for these forests or whether climatic, edaphic and topographic factors cause significant differences between them. Communities are expected to change along environmental gradients, with the replacement of species from one habitat to another (Whittaker 1960; MacArthur 1965). In fact, we found floristically distinct groups and wide structural variation, which can be explained, although only partially, by the environmental factors analyzed, especially by the altitude and associated climatic factors, but also by some soil properties. However, most of the differences between the six forests studied remain unexplained.

Do environmental factors explain the richness and floristic similarity between the montane forests of southern Ecuador?

The relationship between species richness and altitude is controversial. Some studies indicate that species richness decreases with altitude (Gentry 1988, Kitayama 1992, Vasquez and Givinish 1998) and others have found an increase in richness with altitude (Proctor et al. 1988 and Pendry and Proctor 1996 in Southeast Asia). Our results, in turn, converge to that found by Homeier et al. (2010), also in Ecuadorian montane forests, not showing a clear relationship between richness and altitude. Since we found no relationship between species richness and none of the other environmental variables explored, we consider that the number of species present in one hectare is determined by either biotic or stochastic factors, relating to the gap dynamics, for example.

The relationships between altitude, temperature and rainfall have been considered determinants not only of richness, but especially of floristic differences between plant communities (Burger 1980; Grubb et al. 1966; Hemp 2001; Körner 2007; Pyke et al. 2001; Tanner et al 1998). Gentry (1988) concluded that the Andean forests, despite having lower alpha diversities than the lowland Amazon forests, have greater beta diversity, resulting from the topographic and climatic heterogeneity associated with the altitudinal gradient. Grubb and

Whitmore (1966) identified types of tropical montane forest formations in the main mountain ranges in the Andes, distinguishing three altitudinal regions: i) lowland forests (1200 - 1500 m), ii) low mountain forests (1800 - 2400 m) and iii) upper montane forest (3200 - 3600 m). Our study region covered forests that are at altitudes lower than those considered by these authors for tropical montane forests. Considering the floristic composition, our results showed the tenuous separation of the tropical forests of the southern region of Ecuador in: i) Sub-Andean Pluvial Forests (SPF), which occupy the lowest altitudes, show more seasonal rainfall, and higher temperatures and evapotranspiration, and ii) Andean Pluvial Forests (FPA), which are located at higher altitudes, show less rain seasonality and lower temperatures. This first differentiation is, therefore, due to the climate variation associated with the altitudinal gradient. However, among forests located at lower altitudes (SPF), soil properties (especially acidity and texture) emerged as a second factor of floristic differentiation, with the Padmi forest separated from the two Nangaritza forests, all in the same altitudinal range.

Although several studies indicate that altitude and topography are strong environmental gradients influencing the composition of plant species in tropical montane forests (Aiba et al. 2005; Aiba and Kitayama 1999; Culmsee and Leushner 2013; Homeier et al. 2010; Gould et al. 2006; Takyu et al. 2002; Slik et al. 2010) these variables did not explain most of the floristic differences between the six studied forests. Although not very strongly influenced, we also identified edaphic factors differentiating the composition of tree species and the structure of these communities.

Is the community structure driven by environmental factors?

Differences in the structure of tree communities can be associated with environmental factors, but can also change over time in the same place over the course of the succession (Pickett et al. 1987, Leak 1987; Fain et al 1994). The forests studied have no history of disturbance and, therefore, the structural differences found are unlikely to be related to succession. The structural homogeneity between the subplots (small amplitude in the structural variables) also rules out differences due to the gap dynamics.

Productivity and potential biomass of mature forests are usually associated with site quality, represented by the availability of resources for tree growth (Johnson et al 2000). In our study, the forests showed to be more exuberant, with larger trees and greater biomass at higher altitudes (where it is colder, rainfall and evapotranspiration are lower), on more sandy, acidic and deeper soils. The differences in the structure of these forests were not clearly influenced by the altitude or climatic conditions associated with the altitudinal gradient. Possibly, in the montane forests of southern Ecuador, none of the studied climatic variables exceeds the thresholds beyond which a stressful condition is established to the point of limiting tree growth or longevity. Thus, density, basal area and size of the largest trees were more related to the soil properties. The influence of soil physical and chemical properties on the structure and dynamics of tropical forests was also demonstrated by Quesada et al (2012) in tropical rain forests in the Amazon.

The average height of the largest trees proved to be the structural variable most clearly influenced by environmental factors, with the organic matter content, pH, CEC and soil texture

together explaining 81% of the variation in canopy height among the studied forests. In clayey soils with a high content of organic matter, tree density tended to be high. In more steep terrain, although light incidence on the canopies is higher (Jones 1992), the forest does not develop, remaining with smaller trees, low density and basal area. In these topographic conditions, high runoff and landslides (Ließ et al. 2011) are likely factors that compromise the establishment and growth of trees and can accelerate the community dynamics (Dislich and Huth, 2012). In general, shallow soils are also associated with less availability of nutrients and water, in addition to the lower volume of soil for root development, impairing tree support (Unger et al., 2012), which results in forests with high density of small trees and low biomass.

In the case of the six forests studied, CEC emerged as a predictor of all structural variables, except density. However, contrary to expectations, the correlation between soil fertility (represented by CEC) and the exuberance of the forest (basal area and size of the largest trees) was negative. This result should be seen with reservations for the study region, in which the soils are shallow and with varying depth. Under these circumstances, the CEC of the surface layer cannot be considered a surrogate for fertility. When the soils are very shallow, the concentration of nutrients in the sample does not translate into the amount of nutrients that can be explored by plants, as this amount will depend, above all, on the volume of soil explored by the roots. As an example, the Nangaritza Tepuy forest soil, with the highest CEC in the surface layer ($364 \text{ mmolc dm}^{-3}$), has an average depth of only 19 cm. Thus, forests on deeper soils, even with lower CEC, can have nutrients available in quantities similar to or higher than this forest of high fertility and shallow soils. Soil depth is also crucial for the storage of water that can be accessed by the roots during periods of drought. Even though drought periods are short in the study region, high evapotranspiration and very shallow soils make water stress a likely factor in limiting the biomass of the Andean tropical forests. Shallow soils are also problematic in periods of heavy and prolonged rainfall. They saturate quickly and trees, with shallow roots, can fall easily.

The sandy texture of the soil is usually associated with nutrient losses due to leaching, mainly from K (Brady 1984; Resende et al. 1988). Thus, in soils which contain small amounts of mineral nutrients due to the constant leaching that occurs under tropical rainy climate, as in sub-Andean sandstone forests (NT-NR), the physical differences of the soil must be of greater importance than the chemical ones, as mentioned by Whitmore (1984). As well as depth, soil texture is closely related to the storage of water available to plants, which acquires great relevance in periods of water deficiency and under high evapotranspiration.

In general, the shorter the distance between forests, the more similar they tend to be, given the likely higher similarities in the environmental factors as well as in the biotic factors driving the community assembly (Gentry 1988). The forests of Numbala and Tapichalaca, for example, are very close and therefore they should be very similar. In fact, they form a single block in the NMDS in terms of composition and 35% of the species recorded in Tapichalaca also occur in Numbala. However, these two forests remarkably differ in all structural variables. Differences in nutrient concentrations, generally higher in Tapichalaca (N (3 times greater), P (6 times greater), Ca^{2+} (4 times greater), Mg^{2+} (6 times), CEC (2 times)), lead to expectations of greater biomass and larger trees in this forest, but we found the opposite. It turns out that the

Al^{3+} content in Tapichalaca is very high, being 22 times higher than in Numbala, which can compromise the development of the roots and thus explain the lower growth of trees in that forest. It is also not possible to discard biotic aspects differentiating these forests. The high density and large size of individuals of the species *Retrophyllum rospigliosii* in Numbala may be the simplest explanation for the structural differences in relation to Tapichalaca. Since the environmental factors explained only a small proportion of the differences in species composition among the forests studied, it can be assumed that the local dominance of this species is the result of chance or due to biotic factors not investigated. Two other forests are very close – Nangaritza Rio and Nangaritza Tepuy, which also occur under similar environmental conditions, except for the slope, much higher in NR. In this case, however, structural differences are subtle and the floristic similarity is the highest in comparisons in pairs. More than half the species registered in NT also occur in NR.

Conclusions

Community ecology seeks to find patterns in the abundance of species in time and space, at different scales (Ricklefs and Schluter 1993; Brown 1995; Chave 2004). The complex interactions between environmental factors that work in the construction of Ecuador's montane tropical forests make it considerably difficult to identify clearly distinct patterns and to predict the composition and structure of these communities. The large unexplained proportion of floristic and structural differences between locations contradicts the high environmental determinism found by Tuomisto et al. (2003) in forests of the western Amazon. Inevitably, our results report to the neutral theory (Hubbel 1979, 1997, 2001). The neutral theory assumes that all individuals in a community have an equal chance of reproduction and death, being considered by many ecologists to be a radical change from niche theories (Chave 2004). The neutral theory was conceived in tropical communities with high species richness and many rare species, in which the role of stochasticity on an individual scale is inevitable (Chave 2004). Our study points to the preponderant role of stochasticity in the assembly of the studied communities, although the role of biotic agents on the spatial distribution of species deserves to be explored.

No single environmental variable had a significant effect on the composition or structure of tropical montane forests in southern Ecuador. This complexity and the multiple possible interactions between altitude, temperature, rainfall, slope, depth, texture and chemical composition of the soil result in high beta diversity in this ecological region. It is surprising the percentage of tree species sampled in a single location (54%) and only 13% of the species occurred in at least half of the locations, within a distance of less than 100 km. In addition, on average, of the tree species registered in one hectare of these forests, one in three will be represented by a single individual, so that their pollination and spread of propagules must depend on biotic specificities that are equally rare or unique. This exceptional diversity has strong implications for nature conservation in the region. A few large protected areas will hardly be sufficient to capture all the diversity of habitats and species. A network of widely distributed reserves, especially considering forests at different altitudes (therefore different climates), on soils of varying texture and depth, is more likely to protect a greater proportion of species that occur in the region.

Acknowledgements

Our gratitude to Byron Puglla, Trotsky Riera and Zhofre Aguirre for giving us permit to carry out this study. To Ney Quezada, Nelson Jaramillo, Tito Ramirez and all people who helped us in the fieldwork. To the employees of the ECUAMZ and LOJA herbariums, for their help in identifying the species, as well as to the employees of the soil laboratory of the National University of Loja, who carried out the analyzes. Santiago Silva and Patricio Jaramillo helped us to obtain climatological and topographic data through GIS (Geographic Information System). We also thank Hugo de Souza Dias, for helping us to interpret the intricate relations between soil and vegetation.

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the authors.

Funding

This research was financially supported by the National Council for Scientific and Technological Development (CNPq, grants # 303179 / 2016-3) and, in part, by the Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel - Brazil (CAPES) - Finance Code 001.

Notes on contributors

Celso Anibal Yaguana Puglla is a Ph.D. student with a broad interest in ecology, botanic and conservation of tropical mountain forest. Her doctoral research is based on the influence of environmental factors on the composition, structure and dynamics of these forests.

Deicy Carolina Lozano Sivilsaca is a doctor of forest science. Her research interests include forest resources, with emphasis on conservation of tropical biodiversity, including phytosociological, forest inventories and environmental socioeconomics.

David Alan Neill is a research and professor. His research has focused on forest resources, with emphasis on botany, dendrology and conservation biology.

Natashi Aparecida Lima Pilon is a doctor of ecology. Her research interests include plant ecology, with emphasis on ecology and restoration of Cerrado countryside and savanna physiognomies.

Giselda Durigan is a research and associate professor. She develops research in Cerrado and Atlantic Forest regions, acting especially in ecology of ecosystems and ecology applied to conservation and ecological restoration.

References

Aiba S-I, Takyu M, Kitayama K. 2005. Dynamics, productivity and species richness of tropical rainforests along elevational and edaphic gradients on Mount Kinabalu. Borneo. Ecol. Res 20:279–286

- Aiba SI, Kitayama K. 1999. Structure, composition and species diversity in an altitude-substrate matrix of rain forest tree communities on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* 140:139-157.
- Armenteras D, Espelta JM, Rodríguez N, Retana J. 2017. Deforestation dynamics and drivers in different forest types in Latin America: Three decades of studies (1980–2010) (1980–2010). *Global Environmental Change* 46:139-147.
- Bach KKM, Gradstein SR. 2007. A simulation approach to determine statistical significance of species turnover peaks in a species-rich tropical cloud forest. *Diversity and Distributions* 13:863-870.
- Báez S, Malizia A, Carilla J, Blundo C, Aguilar M, Aguirre N, ... Farfán-Ríos W. 2015. Large-Scale Patterns of Turnover and Basal Area Change in Andean Forests *PloS ONE* 10(5): e0126594.
- Beck E, Richter M. 2008. Ecological aspects of a biodiversity hotspot in the Andes of southern Ecuador. In: Gradstein SR, Homeier J, Gansert D (eds.): *The tropical mountain forest - Patterns and Processes in a Biodiversity Hotspot*. Biodiversity and ecology series. 2:195-217.
- Becking, M. 2004. Sistema microregional de conservación Podocarpus. Tejiendo (micro) corredores de conservación hacia la cogestión de una Reserva de Biosfera Cóndor-Podocarpus. Programa Podocarpus. Loja, Ecuador. p. 35-36
- Brady NC. 1984. *The Nature and Properties of Soils*. Macmillan, Publishing, New York.
- Brown JH, Mehlman DW, Stevens GC. 1995. Spatial Variation in Abundance. *Ecology* 76:2028-2043.
- Bruijnzeel LA, Proctor J. 1995. Hydrology and biogeochemistry of tropical montane cloud forests: what do we really know? In: *Tropical montane cloud forests*. Springer, New York, NY. p. 38-78.
- Brummitt N, Lughadha EN. 2003. Biodiversity: where's hot and where's not. *Conservation Biology* 17:1442-1448.
- Burger WC. 1980. Why are there so many kinds of flowering plants in Costa Rica? Por qué hay tanta variedad de plantas angiospermas en Costa Rica? *Brenesia* 17:371-388.
- Chave J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology letters* 7:241-53.
- Clarke KR, Warwick RM. 1994. "An approach to statistical analysis and interpretation." *Change in Marine Communities*.
- Condit R. 1998. *Tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots*. Springer Science & Business Media. New York. P. 211.

Cuesta F, Peralvo M, Valarezo N. 2009. Los bosques montanos de los Andes Tropicales. Una evaluación regional de su estado de conservación y de su vulnerabilidad a efectos del cambio climático. Programa Regional ECOBONA Intercooperation. Quito, Ecuador.

Culmsee H, Leuschner C. 2013. Consistent patterns of elevational change in tree taxonomic and phylogenetic diversity across Malesian mountain forests. *Journal of Biogeography* 40:1997-2010.

Culmsee H, Pitopang R, Mangopo H, Sabir S. 2011. Tree diversity and phytogeographical patterns of tropical high mountain rain forests in Central Sulawesi, Indonesia. *Biodiversity and Conservation* 20:1103-1123.

Dislich C, Huth A. 2012. Modelling the impact of shallow landslides on forest structure in tropical montane forests. *Ecological Modelling*. 239:40-53.

Duivenvoorden JE. 1995. Tree species composition and rain forest-environment relationships in the middle Caqueta area, Columbia, NW Amazonia. *Vegetatio* 120:91-113.

Fain JJ, Volk TA, Fahey TJ. 1994. Fifty years of change in an upland forest in south-central New York: general patterns. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 1:130-139.

FAO (Food and Agriculture Organization). 2010. Evaluación de los Recursos Forestales Mundiales 2010. Informe Nacional Ecuador (en línea). Accessed 20 sep. 2019. Available at <http://www.fao.org/docrep/013/al495s/al495s.pdf>

Garavito NT, Álvarez E, Caro SA, Murakami AA, Blundo C, Espinoza TB, León BT. 2012. Evaluación del estado de conservación de los bosques montanos en los Andes tropicales. *Revista Ecosistemas* 21:1-2.

Gentry AH. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. p. 1-34.

Gould WA, González G, Carrero Rivera G. 2006. Structure and composition of vegetation along an elevational gradient in Puerto Rico. *Journal of Vegetation Science* 17:653-664.

Grubb PJ, Whitmore TC. 1966. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador: II. The climate and its effects on the distribution and physiognomy of the forests. *The Journal of Ecology*. p. 303-333.

Grubb PJ, Lloyd JR, Pennington TD, Whitmore TC. 1963. A Comparison of Montane and Lowland Rain Forest in Ecuador I. The Forest Structure, Physiognomy, and Floristics. *The Journal of Ecology* 51:567-601.

Hamilton LS. 1995. Mountain Forest Forest Conservation and Research: a synopsis. *Mountain Research and Development*. p. 259-266.

Hemp A. 2001. Ecology of the pteridophytes on the southern slopes of Mt. Kilimanjaro. Part II: Habitat selection. *Plant Biology* 3:493-523

- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2005. Very high-resolution interpolated climate Surfaces for global Land Areas. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society* 25:1965-1978.
- Homeier J, Breckle SW, Günter S, Rollenbeck RT, Leuschner, C. 2010. Tree Diversity, Forest Structure and Productivity along Altitudinal and Topographical Gradients in a Species-Rich Ecuadorian Montane Rain Forest. *Biotropica* 42:140-148.
- Hubbell SP. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a dry tropical forest. *Science* 203:1299-1309.
- Hubbell SP. 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs* 16: S9-S21.
- Hubbell SP. 2001. *A Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Johnson CM, Zarin DJ, Johnson AH. 2000. Post-disturbance aboveground biomass accumulation in global secondary forests. *Ecology* 81:1395-401
- Jones HG. 1992. *Plant and microclimate*, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge
- Josse C, Cuesta F, Navarro G, Barrena V, Becerra MT, Cabrera E, Tovar A. 2011. Physical geography and ecosystems in the tropical Andes. *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes*. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE). p. 152-169.
- Jørgensen PM, Ulloa UC, León B, León-Yáñez S, Beck SG, Nee M, Zarucchi JL, Celis M, Bernal R, Gradstein R. 2011. Regional patterns of vascular plant diversity and endemism. *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes*. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE). p. 192-203.
- Kappelle M, Brown AD. 2001. *Bosques nublados del neotrópico*. Instituto Nacional de la Biodiversidad (INBio), Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. P. 397-442.
- Kitayama K. 1992. An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio* 102:149-171.
- Körner C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in ecology & evolution* 22 (11):69-574.
- La Torre-Cuadros M, Herrando-Pérez S, Young K. 2007. Diversity and structural patterns for tropical montane and premontane forests of central Peru, with an assessment of the use of higher-taxon surrogacy. *Biodiversity and Conservation*. 16:2965-2988.
- Leak WB. 1987. Fifty years of compositional change in deciduous and coniferous forest types in New Hampshire. *Canadian Journal of Forest Research* 17:388-393.

Ließ M, Glaser B, Huwe B. 2011. Functional soil-landscape modelling to estimate slope stability in a steep Andean mountain forest region. *Geomorphology*. 132:287-299.

Liede-Schumann S, Breckle SW. 2008. Provisional checklists of flora and fauna of the San Francisco Valley and its surroundings (Reserva Biológica San Francisco, Prov. Zamora-Chinchipe, Southern Ecuador). Provisional checklists of flora and fauna of the San Francisco Valley and its surroundings (Reserva Biológica San Francisco, Prov. Zamora-Chinchipe, Southern Ecuador).

MacArthur R H. 1965. Patterns of species diversity. *Biological reviews* 40:510-533.

Merckx VS, Hendriks KP, Beentjes KK, Mennes CB, Becking LE, Peijnenburg KT, ... Buang MM. 2015. Evolution of endemism on a young tropical mountain. *Nature*, 524: 347-350.

Mittermeier RA, Turner WR, Larsen FW, Brooks TM, Gascon C. 2011. Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. In: *Biodiversity hotspots*. Springer, Berlin, Heidelberg. p. 3-22.

Mutke J, Barthlott W. 2005. Patterns of vascular plant diversity at continental to global scales. *Biol. Skr* 55:521-531.

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853.

Neill DA, M Rios Paredes, LA Torres Montenengro, TJ Mori Vargas & C Vriesendorp. 2014. Vegetación y Flora/Vegetation and flora. Pp. 98–119, 292–311, 408–465 In Pitman, N, C. Vriesendorp, D Alvira, JA Markel, M Johnston, E Ruelas Inzunza, A. Lancha Pizango, G Sarmiento Valenzuela, P Álvarez-Loayza, J Homan, T. Wachter, Á. del Campo, DF Stotz & S Heilpern (eds.). 2014. Peru: Cordillera Escalera-Loreto. Rapid Biological and Social Inventories Report 26. The Field Museum, Chicago.

Ohsawa M, Nainggolan PHJ, Tanaka N, Anwar C. 1985. Altitudinal zonation of forest vegetation on Mount Kerinci, Sumatra: with comparisons to zonation in the temperate region of east Asia. *Journal of Tropical Ecology* 1:193–216.

Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, Mcglinn D, Minchin PR, O'hara RB, Simpson GL, Solymos P, et al. 2019. Package ‘vegan’. *Community Ecology Package*, version, 2.5(4). R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria.

Paulsch A, Schneider R, Hartig K. 2001. Land-use induced vegetation structure in a montane region in Southern Ecuador. In: *Die Erde* 132:93-102.

Pendry CA, Proctor J. 1996. The causes of altitudinal zonation of rain forests on Bukit Belalong, Brunei. *Journal of Ecology* 84:407-418.

Pickett ST, Collins SL, Armesto JJ. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review*. 53:335-71

- Pitman, N.C.A., J.W. Terborgh, M. R. Silman, P. Núñez, D.A. Neill, C. E Cerón, W.A. Palacios and M. Aulestia. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology* 82:2101-2117.
- Proctor J, Lee, Langley YF, AM, Munro WRC, Nelson T. 1988. Ecological Studies on Gunung Silam, A Small Ultrabasic Mountain in Sabah, Malaysia. I. Environment, Forest Structure and Floristics. *The Journal of Ecology* 76:320-340.
- Pyke CR., Condit R, Aguilar S, Lao S. 2001. Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest. *Journal of vegetation science* 12:553-566.
- Quinn GP, Keough MJ. 2002. Experimental Design and Data Analysis for Biologists. Cambridge University Press. p. 463-471.
- Quesada CA, Phillips OL, Schwarz M, Czimczik CI, Baker TR, Patiño S, Fyllas NM, Hodnett MG, Herrera R, Almeida S, Dávila EA. 2012. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences* 9:2203-46.
- Resende M, Curi N, Santana DP. 1988. Pedologia e fertilidade do solo interações e aplicações. ESAL, Lavras PATAFOS, Piracicaba.
- Ricklefs RE, Schluter D. 1993. Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives. University of Chicago Press, Chicago, p. 414.
- Richter M. 2008. Tropical mountain forests-distribution and general features. The tropical montane forest. Patterns and processes in a biodiversity hotspot. p. 7-24.
- Schawe M., Gerold G, Bach K, Gradstein, SR. 2010. Hydrometeorological patterns in relation to montane forest types along an elevational gradient in the Yungas of Bolivia. Cambridge University Press: Cambridge, UK. p. 199-207.
- Slik JWF, Aiba SI, Brearley FQ, Cannon CH, Forshed O, Kitayama K, ... Poulsen AD 2010. Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradients in Borneo's tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 19:50-60.
- Takyu M, Aiba S, Kitayama K. 2002. Effects of topography on tropical lower montane forests under different geological conditions on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecol* 159:35-49.
- Tanner EVJ, Vitousek PA, Cuevas E. 1998. Experimental Investigation of Nutrient Limitation of Forest Growth on Wet Tropical Mountains. *Ecology* 79:10-22.
- 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.
- The Angiosperm Phylogeny Group, 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot. J. Linn. Soc.* 181:1-20.

- Tuomisto H, Ruokolainen K, Yli-Halla M. 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science* 299:241-244.
- Unger M., Homeier J, Leuschner C. 2012. Effects of soil chemistry on tropical forest biomass and productivity at different elevations in the equatorial Andes. *Oecologia* 170:263-274.
- Vazquez JA, Givnish TJ. 1998. Altitudinal Gradients in Tropical Forest Composition, Structure, and Diversity in the Sierra de Manantlan. *Journal of Ecology* 86:99-1020.
- Walsh C, Mac Nally R. 2013. Package hier. part: hierarchical partitioning, version 1.0-4. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Whitmore T C. 1984. Tropical rain forests of the Par East. Oxford University Press, Oxford.
- Whittaker RH. 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological monographs* 30:279-338.
- WorldClim, 2014. Worldclim version 1.4 (release 3). Bioclim tiles in GeoTIFF format with a resolution of 30 arc-seconds (~1 km).
- Yaguana, C., D. Lozano, D. A. Neill & M. Asanza. 2012. Diversidad florística y estructura del bosque nublado del Río Numbala, Zamora-Chinchipe, Ecuador: El “bosque gigante” de Podocarpaceae adyacente al Parque Nacional Podocarpus. *Revista Amazónica: Ciencia y Tecnología* 1:226-247.
- Young KR, León B. 2007. Tree-line changes along the Andes: implications of spatial patterns and dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362:263-272

APÊNDICE H- Lista das espécies excluídas e imigrantes ao longo período de monitoramento, nas seis áreas de estudo, cada espécie registra o número de indivíduos com sua respectiva densidade.

Família	Espécies	Excluídas	Imigrantes	NR	NT	NU	PA	SF	TA
Annonaceae	<i>Duguetia</i> sp.	x		0	1	0	0	0	0
Annonaceae	<i>Xylopia</i> sp.	x		0	1	0	0	0	0
Aquifoliaceae	<i>Ilex nervosa</i>		x	1	0	0	0	0	0
Arecaceae	<i>Chamaedorea pinnatifrons</i>	x		0	0	1	0	0	0
Arecaceae	<i>Oenocarpus bataua</i>		x	1	0	0	0	0	0
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i>	x		0	0	0	1	0	0
Cardiopteridaceae	<i>Citronella</i> sp.	x		0	0	1	0	0	0
Chloranthaceae	<i>Hedyosmum translucidum</i>	x		0	0	0	0	1	0
Clusiaceae	<i>Chrysochlamys</i> sp.	x		1	0	0	0	0	0
Clusiaceae	<i>Clusia magnifolia</i>	x		0	0	0	0	0	1
Clusiaceae	<i>Clusia weberbaueri</i>	x		0	1	0	0	0	0
Clusiaceae	<i>Tovomitopsis</i> sp.	x		0	0	0	0	1	0
Clusiaceae	<i>Clusia latipes</i>		x	0	0	0	0	2	0
Cunoniaceae	<i>Weinmannia pubescens</i>	x		0	0	0	0	3	0
Ebenaceae	<i>Diospyros</i> sp.	x		0	0	0	0	1	0
Euphorbiaceae	<i>Alchornea</i> sp.	x		0	1	0	0	0	0
Euphorbiaceae	<i>Conceveiba trigonocarpa</i>	x		0	0	0	0	1	0
Euphorbiaceae	<i>Croton</i> sp.	x		0	1	0	0	0	0
Euphorbiaceae	<i>Sapium</i> sp.	x		0	1	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Inga marginata</i>	x		0	0	0	1	0	0
Fabaceae	<i>Inga nobilis</i>	x		0	0	1	0	0	0
Fabaceae	<i>Pterocarpus</i> sp.	x		2	0	0	0	0	0
Humiriaceae	<i>Humiriastrum mapiriense</i>	x		1	0	0	0	0	0
Lamiaceae	<i>Aegiphila integrifolia</i>	x		0	0	0	2	0	0
Lauraceae	<i>Aniba</i> aff. <i>riparia</i>	x		0	0	0	1	0	0
Lauraceae	<i>Aniba</i> cf. <i>coto</i>	x		0	0	0	0	1	0
Lauraceae	<i>Cinnamomum</i> sp.	x		1	0	0	0	0	0
Lauraceae	<i>Nectandra lineatifolia</i>	x		0	0	0	0	0	1
Lauraceae	<i>Nectandra</i> cf. <i>globosa</i>	x		0	1	0	0	0	0
Lauraceae	<i>Nectandra</i> cf. <i>subbullata</i>	x		0	1	0	0	0	0
Lauraceae	<i>Ocotea</i> sp.2	x		1	0	0	0	0	0
Lauraceae	<i>Persea hexanthera</i>	x		0	0	0	0	2	0
Lauraceae	<i>Pleurothyrium</i> sp.	x		0	0	1	0	0	0
Lauraceae	<i>Aiouea</i> sp.		x	0	0	0	1	0	0
Lecythidaceae	<i>Eschweilera coriacea</i>	x		1	0	0	0	0	0
Lecythidaceae	<i>Gustavia macarenensis</i>	x		1	0	0	0	0	0
Malvaceae	<i>Spirotheca rimbachii</i>		x	0	2	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Adelobotrys</i> sp.	x		0	1	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Bellucia pentamera</i>	x		0	1	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Graffenrieda cucullata</i>	x		0	2	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Miconia multispicata</i>	x		0	0	0	0	2	0
Melastomataceae	<i>Miconia tinifolia</i>	x		0	0	0	0	1	0

Família	Espécies	Excluidas	Imigrantes	NR	NT	NU	PA	SF	TA
Meliaceae	<i>Guarea grandifolia</i>	x		0	0	1	0	0	0
Meliaceae	<i>Guarea purusana</i>	x		0	0	0	0	2	0
Meliaceae	<i>Trichilia pallida</i> Sw.		x	1	0	0	0	0	0
Moraceae	<i>Ficus krukovii</i>	x		0	1	0	0	1	0
Moraceae	<i>Ficus mutisii</i>	x		0	0	1	0	0	0
Moraceae	<i>Perebea guianensis</i>		x	1	0	0	0	0	0
Picramniaceae	<i>Picramnia sellowii</i>	x		0	0	0	1	0	0
Piperaceae	<i>Piper longipilosum</i>	x		0	0	0	0	1	0
Piperaceae	<i>Piper marequitense</i>	x		0	0	0	0	1	0
Primulaceae	<i>Myrsine</i> sp.	x		1	0	0	0	0	0
Primulaceae	<i>Myrsine pellucida</i>	x		0	1	0	0	0	0
Rhamnaceae	<i>Frangula pubescens</i>	x		0	1	0	0	0	0
Rubiaceae	<i>Elaeagia</i> cf. <i>utilis</i>	x		0	0	1	0	0	0
Rubiaceae	<i>Faramea</i> cf. <i>parvibractea</i>	x		0	1	0	0	0	0
Rubiaceae	<i>Ladenbergia lambertiana</i>	x		1	0	0	0	0	0
Rubiaceae	<i>Psychotria ottonis</i>	x		0	0	0	0	3	0
Rubiaceae	<i>Randia</i> sp.	x		1	0	0	0	0	0
Rubiaceae	<i>Rondeletia</i> cf. <i>peruviana</i>	x		0	1	0	0	0	0
Rubiaceae	<i>Stilpnophyllum oellgaardi</i>	x		0	0	0	0	2	0
Rubiaceae	<i>Warszewiczia coccinea</i>	x		1	0	0	0	0	0
Rubiaceae	<i>Elaeagia pastoensis</i>		x	0	1	0	0	0	0
Rubiaceae	<i>Guettarda hirsuta</i>		x	0	0	1	0	0	9
Rubiaceae	<i>Stilpnophyllum grandifolium</i>		x	3	3	0	0	0	0
Salicaceae	<i>Salacia</i> sp.		x	0	1	0	0	0	0
Solanaceae	<i>Cestrum megalophyllum</i>	x		0	0	0	1	0	0
Solanaceae	<i>Solanum smithii</i>		x	0	0	1	0	0	0
Urticaceae	<i>Cecropia sciadophylla</i>	x		2	0	0	0	0	0
Urticaceae	<i>Pourouma bicolor</i>		x	0	0	1	0	0	0
Urticaceae	<i>Urera baccifera</i>		x	0	0	0	0	0	1
Viburnaceae	<i>Viburnum triphyllum</i>	x		0	0	0	0	1	0
Vochysiaceae	<i>Qualea</i> sp.	x		1	0	0	0	0	0