



**UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA
INDOAMÉRICA**

DIRECCIÓN DE POSGRADO

MAESTRÍA EN BIODIVERSIDAD Y CAMBIO CLIMÁTICO

TEMA:

ESTUDIO DE LA DIVERSIDAD Y BIOMASA DE HELECHOS EN BOSQUES DE DIFERENTES ESTADOS DE CONSERVACIÓN EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN LOS ANDES TROPICALES DEL ECUADOR PARA DETERMINAR SU RESPUESTA AL CAMBIO DE USO DEL SUELO.

Trabajo de investigación previo a la obtención del título de Magister en Biodiversidad y Cambio Climático.

Autor(a)

Tannia Paola Peña Altamirano

Tutor(a)

Laura Salazar, PhD

QUITO – ECUADOR

2020

**AUTORIZACIÓN POR PARTE DEL AUTOR PARA LA CONSULTA,
REPRODUCCIÓN PARCIAL O TOTAL, Y PUBLICACIÓN
ELECTRÓNICA DEL TRABAJO DE TÍTULACIÓN**

Yo, Tannia Paola Peña Altamirano, declaro ser autor del Trabajo de Investigación con el nombre “Estudio de la diversidad y biomasa de helechos en bosques de diferentes estados de conservación en un gradiente altitudinal en los Andes tropicales del Ecuador para determinar su respuesta al cambio de uso del suelo.”, como requisito para optar al grado de Magister en Biodiversidad y Cambio Climático y autorizo al Sistema de Bibliotecas de la Universidad Tecnológica Indoamérica, para que con fines netamente académicos divulgue esta obra a través del Repositorio Digital Institucional (RDI-UTI).

Los usuarios del RDI-UTI podrán consultar el contenido de este trabajo en las redes de información del país y del exterior, con las cuales la Universidad tenga convenios. La Universidad Tecnológica Indoamérica no se hace responsable por el plagio o copia del contenido parcial o total de este trabajo.

Del mismo modo, acepto que los Derechos de Autor, Morales y Patrimoniales, sobre esta obra, serán compartidos entre mi persona y la Universidad Tecnológica Indoamérica, y que no tramitaré la publicación de esta obra en ningún otro medio, sin autorización expresa de la misma. En caso de que exista el potencial de generación de beneficios económicos o patentes, producto de este trabajo, acepto que se deberán firmar convenios específicos adicionales, donde se acuerden los términos de adjudicación de dichos beneficios.

Para constancia de esta autorización, en la ciudad de Quito, a los 25 días del mes de noviembre de 2020, firmo conforme:

Autor: Tannia Paola Peña Altamirano

Firma: 

Número de Cédula: 1804641692

Dirección: Pichincha, Quito, La Concepción, San Carlos

Correo Electrónico: pao_lahex@hotmail.com

Teléfono: 0997573191

APROBACIÓN DEL TUTOR

En mi calidad de Tutor del Trabajo de Titulación “ESTUDIO DE LA DIVERSIDAD Y BIOMASA DE HELECHOS EN BOSQUES DE DIFERENTES ESTADOS DE CONSERVACIÓN EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN LOS ANDES TROPICALES DEL ECUADOR PARA DETERMINAR SU RESPUESTA AL CAMBIO DE USO DEL SUELO.” presentado por Tannia Paola Peña Altamirano, para optar por el Título de Magister en Biodiversidad y Cambio Climático,

CERTIFICO

Que dicho trabajo de investigación ha sido revisado en todas sus partes y considero que reúne los requisitos y méritos suficientes para ser sometido a la presentación pública y evaluación por parte del Tribunal Examinador que se designe.

Quito, 25 de noviembre del 2020



PhD, Laura Inés Salazar Cotugno

DECLARACIÓN DE AUTENTICIDAD

Quien suscribe, declaro que los contenidos y los resultados obtenidos en el presente trabajo de investigación, como requerimiento previo para la obtención del Título de Magister en Biodiversidad y Cambio Climático, son absolutamente originales, auténticos y personales y de exclusiva responsabilidad legal y académica del autor

Quito, 25 de noviembre 2020



.....
Tannia Paola Peña Altamirano
1804641692

APROBACIÓN TRIBUNAL

El trabajo de Titulación, ha sido revisado, aprobado y autorizada su impresión y empastado, sobre el Tema: ESTUDIO DE LA DIVERSIDAD Y BIOMASA DE HELECHOS EN BOSQUES DE DIFERENTES ESTADOS DE CONSERVACIÓN EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN LOS ANDES TROPICALES DEL ECUADOR PARA DETERMINAR SU RESPUESTA AL CAMBIO DE USO DEL SUELO, previo a la obtención del Título de Magister en Biodiversidad y Cambio Climático, reúne los requisitos de fondo y forma para que el estudiante pueda presentarse a la sustentación del trabajo de titulación.

Quito, 25 de noviembre de 2020



.....
Nora Oleas, PhD

PRESIDENTE DEL TRIBUNAL



.....
MSc. Ricardo Jaramillo

VOCAL



.....
Laura Salazar, PhD

VOCAL

DEDICATORIA

A las plantas, la familia, al novio y al Gregorio

AGRADECIMIENTO

A la Universidad Tecnológica Indoamérica y a la Escuela Politécnica Nacional por el financiamiento a esta investigación. A mi tutora, Laura Salazar, por su guía en cada etapa de este proceso, por sus correcciones, consejos, por transmitirme su amor por los helechos y por la oportunidad que me brindó. A Selene Báez por sus acertados comentarios que enriquecieron la propuesta de investigación y por su valiosa contribución para la realización de este proyecto. A mis examinadores, Nora Oleas y Ricardo Jaramillo, por sus valiosas sugerencias, correcciones y guía.

A cada una de las personas del BioCamb por permitirme usar los equipos de la institución durante el trabajo de laboratorio y por su constante apoyo y motivación. Al herbario QCA por permitirme el acceso a sus instalaciones y colecciones botánicas durante la fase de identificación. A Alexandra Elbakyan por permitirme acceder a información científica publicada. Al equipo de Mindo Cloud Forest Foundation, a la comunidad de Peribuela y a Germán por permitirnos el ingreso a los bosques que protegen. A Edison Salazar y Andrés Tito por su increíble asistencia en las jornadas de campo, los aprecio un montón. A Eva, Tine, Manu, Paula, Alexandra, Paúl, Jhoni y Nicanor por echarme sus lindas manos en el campo o con la programación, infinitas gracias. Este mérito está lejos de ser personal, a mi Amada, mi Padre y hermana por enseñarme y ayudarme a luchar. Y, a Mauro por hacer mucho más bonito este camino.

INDICE DE CONTENIDOS

PORTADA	i
AUTORIZACIÓN PARA EL REPOSITORIO DIGITAL	ii
APROBACIÓN DEL TUTOR	iii
DECLARACIÓN DE AUTENTICIDAD	iv
APROBACIÓN TRIBUNAL	v
DEDICATORIA	vi
AGRADECIMIENTO	vii
ÍNDICE DE CONTENIDOS	viii
ÍNDICE DE TABLAS	x
ÍNDICE DE FIGURAS	xi
ÍNDICE DE IMÁGENES	xiii
RESUMEN EJECUTIVO	xiv
ABSTRACT	xvi

CAPITULO I

INTRODUCCIÓN	1
--------------------	---

CAPITULO II

MATERIALES Y MÉTODOS	8
----------------------------	---

CAPITULO III

RESULTADOS	19
------------------	----

CAPITULO IV

DISCUSIÓN	39
-----------------	----

CAPITULO V

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	49
LITERATURA CITADA.....	51
ANEXOS.....	66

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla No. 1 Resumen de las localidades de estudio	9
Tabla No. 2 Rasgos funcionales evaluados en las especies de helechos terrestres distribuidas en bosques naturales y restaurados	14
Tabla No. 3 Nivel de determinación taxonómica de helechos terrestres para el inventario 2018 en bosque natural y 2019 en bosque restaurado	21
Tabla No. 4 Número de individuos, especies, géneros y familias de helechos terrestres registrados en cada localidad de estudio	21
Tabla No. 5 Valores de riqueza observada y riqueza potencial estimada por Chao 1 para cada localidad de estudio	22
Tabla No. 6 Tres especies más abundantes de helechos terrestres en cada localidad de estudio.....	23
Tabla No. 7 Media y desviación estándar de las métricas de diversidad de especies calculadas para las cuatro localidades de bosque natural y tres localidades de bosque restaurado	24
Tabla No. 8 Similitud florística de helechos terrestres en bosques naturales y restaurados ubicados en un gradiente altitudinal.....	25
Tabla No. 9 Valores CWM para rasgos funcionales de helechos terrestres en siete localidades y dos tipos de bosque.....	28
Tabla No. 10 Media y desviación estándar de la riqueza funcional calculadas para las siete localidades y dos tipos de bosque.....	29
Tabla No. 11 Media y desviación estándar de la biomasa aérea de helechos terrestres calculada para las siete localidades y dos tipos de bosque evaluados.	32
Tabla No. 12 Tres especies de helechos terrestres con mayor biomasa aérea almacenada en cada localidad de estudio y el porcentaje de su contribución a la biomasa aérea total.....	32

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura No. 1 Localización de los siete sitios de estudio y las áreas naturales de Ecuador donde se sitúan.....	11
Figura No. 2 Diseño de las parcelas y sub-parcelas establecidas para el muestreo de helechos terrestres en bosques naturales y restaurados.....	12
Figura No. 3 Representación geométrica del índice de riqueza funcional (FRic).	18
Figura No. 4 Curvas de interpolación/extrapolación de especies en las siete localidades de estudio obtenidas por medio del estimador Chao 1 ...	22
Figura No. 5 Patrones altitudinales de riqueza de especies que presentan los helechos terrestres en bosques naturales y restaurados.....	25
Figura No. 6 Número de especies exclusivas encontradas en las siete localidades y dos tipos de bosque evaluados.....	26
Figura No. 7 Dendrograma obtenido por análisis de conglomerados UPGMA de las dis-similitudes entre las 21 parcelas instaladas en bosque natural y restaurado. .	25
Figura No. 8 Valores CWM de AFE y LF y su relación con la altitud.	29
Figura No. 9 Patrones de riqueza funcional que exhiben los helechos terrestres a lo largo de un gradiente altitudinal, tanto en bosques naturales como restaurados.....	30
Figura No. 10 Cantidad de Kg 400m ² de biomasa aérea almacenada en cada familia taxonómica de helechos terrestres presentes en bosques naturales y bosques restaurados.....	31
Figura No. 11 Relación entre la biomasa aérea de helechos terrestres y la altitud en bosques naturales y restaurados.....	33
Figura No. 12 Diagramas de caja que comparan la riqueza y abundancia de helechos terrestres registrados en bosques naturales y bosques restaurados, a lo largo de un gradiente altitudinal	35
Figura No. 13 Diagramas de caja que comparan las medias ponderadas comunitarias (CWM) de AFE y LF de helechos terrestres registrados en bosques naturales (BN) y bosques restaurados (BR)..	36

Figura No. 14 Diagrama de cajas que compara la riqueza funcional estimada para siete localidades de estudio, ubicadas en bosques naturales y restaurados a lo largo de un gradiente altitudinal.	38
Figura No. 15 Diagrama de caja que compara los valores de biomasa aérea estimados en cada localidad de estudio y tipo de bosque.	38

ÍNDICE DE IMÁGENES

Imagen No. 1 Marcaje de cada individuo de helecho terrestre presente en las sub-parcelas “a” de cada altitud y tipo de bosque.....	16
--	----

UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA INDOAMÉRICA
DIRECCION DE POSGRAGO
MAESTRIA EN BIODIVERSIDAD Y CAMBIO CLIMÁTICO

TEMA: ESTUDIO DE LA DIVERSIDAD Y BIOMASA DE HELECHOS EN BOSQUES DE DIFERENTES ESTADOS DE CONSERVACIÓN EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN LOS ANDES TROPICALES DEL ECUADOR PARA DETERMINAR SU RESPUESTA AL CAMBIO DE USO DEL SUELO.

AUTOR: Tannia Paola Peña

Altamirano

TUTOR: Laura Salazar, PhD

RESUMEN EJECUTIVO

El cambio en el uso del suelo (CUS) causa modificaciones a gran escala en la ecología de los bosques, incluyendo alteraciones en la estructura de los ensamblajes de plantas, pérdida localizada de especies y de funcionalidad; con implicaciones para los servicios ecosistémicos y el mantenimiento global de la biodiversidad. Sin embargo, nuestro conocimiento sobre los impactos que CUS ejerce en determinados hábitats como las montañas tropicales y en determinados grupos como los helechos, aún es limitado. En esta investigación evaluamos las respuestas de los helechos terrestres al CUS desde escalas locales hasta regionales. Para ello, analizamos la diversidad de especies, diversidad funcional y estimamos la biomasa en ensamblajes de helechos terrestres a lo largo de un gradiente altitudinal de bosque natural (400 m s.n.m. - 3000 m s.n.m.) y de bosque restaurado (400 m s.n.m. - 2200 m s.n.m.). Nuestros resultados muestran que las métricas de diversidad se relacionaron significativamente con la altitud en bosque natural, pero no en bosque restaurado. Mientras que, la biomasa no se relacionó de forma significativa con la altitud en ningún tipo de bosque. A escala local, observamos pérdidas tanto en la riqueza de especies como en la riqueza funcional en altitudes medias (2200 m s.n.m.); mientras que la biomasa no sufrió cambios significativos en el gradiente evaluado. Nuestros resultados sugieren que los helechos terrestres son altamente sensibles a los cambios ambientales y antropogénicos; que el CUS actúa de forma diferenciada en cada atributo ecosistémico y nivel altitudinal y que no siempre causa modificaciones negativas. Por otro lado, cuando el CUS ocasiona pérdidas en los atributos, como se observó en la diversidad, éstas se intensificaron en ecosistemas ambientalmente más heterogéneos. Esta investigación demuestra la

vulnerabilidad de los ecosistemas tropicales a las perturbaciones, principalmente los de altitudes medias, así como la magnitud que CUS puede alcanzar.

Palabras clave: Bosque natural, bosque restaurado, diversidad funcional, diversidad de especies, biomasa aérea y helechos.

UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA INDOAMÉRICA
DIRECCIÓN DE POSGRADO
MAESTRÍA EN BIODIVERSIDAD Y CAMBIO CLIMÁTICO

THEME: STUDY OF THE DIVERSITY AND BIOMASS OF FERNS IN FORESTS OF DIFFERENT CONSERVATION STATES AT AN ALTITUDE GRADIENT IN THE TROPICAL ANDES OF ECUADOR TO DETERMINE THEIR RESPONSE TO THE CHANGE IN LAND USE.

AUTHOR: Tannia Paola Peña

Altamirano

TUTOR: Laura Salazar, PhD

ABSTRACT

Change in land use (CLU) causes large-scale changes in forest ecology, including alterations in plant assembly structure, localized species loss, and functionality; showing implications for ecosystem services and global biodiversity maintenance. However, our knowledge of the impacts that CLU has on certain habitats such as tropical mountains and in certain groups such as ferns is still limited. In this research we evaluate the responses of terrestrial ferns to CLU from local to regional scales. To do this, we analyse the diversity of species, functional diversity and estimate biomass in assemblies of terrestrial ferns along an altitude gradient of natural forest (400 m.a.s.l. - 3000 m.a.s.l.) and restored forest (400 m a.s.l. - 2200 m.a.s.l.). Our results show that diversity metric were significantly related to altitude in natural forest, but not in restored forest. While, biomass was not significantly related to elevation in any type of forest. At the local level, we see losses in both, species wealth and functional wealth at average elevations (2200 m a.s.l.); while the biomass did not suffer significant changes in the evaluated gradient. Our results suggest that terrestrial ferns are highly sensitive to environmental and anthropogenic changes; CLU acts differently on each ecosystem attribute and altitude level and does not always cause negative modifications. On the other hand, when CLU causes losses in attributes, as noted in diversity, they

intensified into more environmentally heterogeneous ecosystems. This research demonstrates the vulnerability of tropical ecosystems to shocks, mainly those of average elevations, as well as the magnitude that CLU can achieve.

KEYWORDS: Aerial biomass and ferns, functional diversity, natural forest, restored forest, species diversity.

(FIRMA Y SELLO DEPARTAMENTO DE IDIOMAS)

CAPITULO I: INTRODUCCIÓN

El presente estudio se enmarca en las siguientes líneas de investigación: Biodiversidad, Ecología y Biogeografía. Hace referencia a la línea de investigación de biodiversidad ya que se enfoca en el estudio del segundo grupo más diverso de plantas vasculares, los helechos, dentro de dos puntos críticos globales de biodiversidad, los andes tropicales y el Chocó Biogeográfico (Mehltreter et al., 2010; Myers et al., 2000). Corresponde a la línea de investigación de ecología, ya que al abordar el estudio de los rasgos funcionales y el almacenamiento de biomasa, busca comprender las respuestas ecológicas de los ensamblajes de comunidades de helechos al cambio ambiental y antropogénico (Costa et al., 2018; Malhi et al., 2017). Por otro lado, se relaciona con la línea de biogeografía ya que busca conocer los patrones de distribución de diversidad de especies, diversidad funcional y biomasa que presentan los helechos en una escala regional (Mehltreter et al., 2010).

Tradicionalmente la diversidad biológica ha sido estudiada desde un enfoque puramente taxonómico basado en la diversidad de especies (Hillebrand et al., 2018). Este enfoque reconoce tres componentes espaciales: diversidad de especies local y regional (alfa y gamma respectivamente) y disimilitud de especies entre comunidades (diversidad beta) (Corbelli et al., 2015). La riqueza y la uniformidad constituyen las métricas dominantes en las escalas locales y regionales (Vellend et al., 2013). La riqueza hace referencia al número de especies mientras que la uniformidad a la equitatividad en sus abundancias (Magurran, 1988). La diversidad beta, por su parte, se ha evaluado por medio de índices que miden la disimilitud en la composición de especies entre y dentro de las comunidades (García-de Jesús et al., 2016). Si bien el enfoque basado en la diversidad de especies nos ayuda a comprender ciertos aspectos de las comunidades biológicas, por sí solo no puede describir los procesos implicados en el ensamblaje comunitario, la coexistencia de especies y el funcionamiento ecosistémico (Corbelli et al., 2015).

En las últimas décadas, los estudios de diversidad biológica se han centrado en un enfoque basado en rasgos funcionales (Cadotte et al., 2011; Cianciaruso, 2012). La diversidad de rasgos funcionales o diversidad funcional es un tipo de clasificación alternativa que mide la importancia ecológica de las especies en una comunidad (Petchey y Gaston, 2006). Este enfoque representa la diversidad de nichos o funciones de las especies (McGill et al., 2006), y se ha utilizado para comprender cuáles son sus estrategias ecológicas y entender cómo las especies afectan las funciones del ecosistema (Petchey et al., 2004). El estudio de este atributo es clave para evaluar la resiliencia de los ecosistemas y en la actualidad se lo considera en la toma de decisiones para los esfuerzos de conservación de la biodiversidad (Montoya et al., 2012; Naeem et al., 2012). Por lo tanto, el estudio

de la diversidad biológica ya no incluye únicamente un enfoque taxonómico, sino que se ha ampliado para comprender las respuestas funcionales de las comunidades (Corbelli et al., 2015).

Históricamente las tierras agrícolas ubicadas en los trópicos han seguido una secuencia de cambio de uso de suelo bien marcada. Como primer paso los bosques naturales son deforestados para ser transformados en cultivos, luego en pastizales, a continuación son abandonados debido a que dejan de ser productivos y la secuencia vuelve a empezar, pero en una ubicación diferente (Petkova et al., 2011). Los impactos ambientales producto de este tipo de dinámica son numerosos, pero se pueden distinguir de acuerdo a la escala en los que se midan (Briassoulis, 2000). En las escalas globales los efectos acumulados del cambio del uso del suelo, conducen a una variación en las reservas de carbono terrestre y a un aumento del CO² atmosférico (Maia et al., 2010). En escalas más pequeñas, el cambio de uso del suelo no solo afecta al ciclo del (C), sino también a otros nutrientes como (P) o (N), a los flujos de albedo, agua y energía, a la variación estacional de temperatura y a los patrones de precipitación y conlleva consecuencias sustanciales para la biodiversidad, los ecosistemas, su funcionalidad y los servicios que proveen (Lawrence y Chase, 2010; Stocker et al., 2014).

Comprender el alcance de estas modificaciones implica evaluar en amplias escalas espaciales tanto la diversidad biológica como las funciones clave del ecosistema, entre ellas la biomasa aérea (Henle et al., 2014; Luo et al., 2019). Sin embargo, algunos grupos taxonómicos como los helechos y determinados hábitats como las montañas tropicales siguen presentando poca información sobre estos aspectos (Carvajal-Hernández et al., 2017; Malhi et al., 2010). Los helechos constituyen un componente importante de la flora de todo el mundo y son más diversos en las heterogéneas montañas de los trópicos (Mehltreter et al., 2010). Pero su importancia no se limita a la composición, otros estudios han documentado que desempeñan roles fundamentales en ciertos procesos del ecosistema, tanto a nivel del dosel (regulación del microclima local) como en el suelo del bosque (distribución espacial y descomposición de la hojarasca) (Dearden y Wardle, 2008; Turner y Foster, 2006).

Los helechos han sido reconocidos como particularmente adecuados para estudios sobre diversidad de plantas y dinámica de comunidades vegetales (Carvajal-Hernández et al., 2017). Entre las razones podemos mencionar que son el segundo grupo más diverso de plantas vasculares, su distribución es cosmopolita y poseen una alta pero manejable riqueza a nivel global (~11 000) (Mehltreter et al., 2010). También, son sensibles a las condiciones ambientales (Page, 2002), con diversas estrategias de adaptación a condiciones extremas de temperatura y agua (Mehltreter et al., 2010). Estas estrategias les han permitido ocupar una variedad de hábitats desde regiones tropicales a templadas frías, desde zonas bajas hasta alpinas y desde las zonas xéricas hasta acuáticas (Rathinasabapathi, 2006). Además, debido a que poseen una relativa independencia de interacciones bióticas para dispersar sus esporas, representan una ventajosa oportunidad para vincular los patrones de diversidad con los factores abiótico; climáticos o edáficos (Barrington, 1993). Este vínculo puede ser aún más evidente en observaciones a lo largo de

gradientes de altitud; donde se refleja un gradiente ambiental, inequívoco y naturalmente replicado (Kluge y Kessler, 2006; Malhi et al., 2010).

Durante mucho tiempo se pensó que la riqueza de especies disminuía monótonamente a medida que aumentaba la altitud (Stevens, 1992). Sin embargo, ahora se sabe que el patrón más común es una curva en forma joroba con un pico de riqueza en alguna altitud media del gradiente y una disminución del número de especies tanto en altitudes bajas y altas (Rahbek, 2005). Este último patrón se ha documentado para una amplia variedad de taxones y regiones (Herzog et al., 2005; Kessler, 2001; Rahbek, 2005). Los helechos en los trópicos han mostrado curvas en forma de joroba pronunciadas como respuesta a la altitud; con picos de riqueza entre los 1500 a 2000 m s.n.m. (Kessler, 2001; Kessler et al., 2011; Salazar et al., 2013). Pero también se ha documentado para este grupo un declive monótono de la riqueza desde bajas hacia altas altitudes (Tanaka y Sato, 2015).

Los gradientes ambientales ofrecen una excelente oportunidad para documentar patrones y respuestas de otros atributos ecosistémicos. Por ejemplo, se han usado para conocer los efectos de la altitud en los rasgos funcionales, la diversidad funcional y el almacenamiento de biomasa en los helechos (Kessler et al., 2014, 2016). Varios rasgos relacionados a la forma de la planta, su fisiología e incluso la forma en la que hacen uso de los recursos pueden variar de manera consistente con respecto a la altitud (Sundqvist et al., 2011). Para el caso específico de los helechos se ha observado que pueden presentar una longitud de la fronda y área foliar específica reducidas, valores altos en el grosor laminar y/o una disección laminar limitada como estrategias de adaptación, principalmente a altas altitudes (Kessler et al., 2007; Nitta et al., 2020). También se ha reportado con frecuencia altas densidades estomáticas y de escamas laminares; el primer rasgo relacionado a bajas concentraciones de CO₂ y el segundo a un aumento en la radiación solar (Kessler et al., 2007; Kluge y Kessler, 2007).

La diversidad funcional, también se ha evaluado en los helechos a lo largo de gradientes de altitud (Kessler et al., 2016). Durante estos estudios se han reportado patrones en forma de joroba (Carvajal-Hernández et al., 2018; Jürgen Kluge y Kessler, 2011a) o decrecientes con respecto a la altitud (Tanaka y Sato, 2015). El común de estos estudios fue que se observó además una relación positiva entre diversidad funcional y riqueza de especies; es decir que las parcelas que registraron más especies también presentaron una alta diversidad funcional. Quizá uno de los estudios de diversidad funcional de helechos con más detalle realizado hasta la fecha lo llevaron a cabo Kluge y Kessler en (2011a), a lo largo de un gradiente altitudinal en Costa Rica. Los autores encontraron que los rasgos funcionales de las especies tienden a agruparse bajo situaciones de estrés climático, específicamente por sequía en zonas bajas y debido a heladas en zonas altas. En condiciones menos estresantes (parte media del gradiente), se observó una alta diferenciación de los rasgos funcionales. Los autores interpretaron estos patrones como indicativos del filtro ambiental en los extremos del gradiente y de competencia interespecífica en la parte media.

En general, la biomasa aérea de los bosques tropicales tiende a disminuir con la altitud. Entre las posibles razones se ha señalado a la limitación de tasas fotosintéticas, cambios en la eficiencia del uso del carbono y cambios en la asignación de carbono a otros tejidos no aéreos (Malhi et al., 2017). Gran parte de la evidencia proviene de las contribuciones hechas por los árboles de dosel. Sin embargo, dado que cada estrato del bosque está sujeto a diferentes mecanismos de estructuración y procesos ecosistémicos, podrían no presentar un patrón de biomasa aérea similar (Luo et al., 2019). Kessler et al., (2014), documentaron que la productividad de biomasa aérea de árboles y helechos a lo largo de un gradiente altitudinal muestra tendencias contrastantes. Por un lado, la biomasa aérea de los árboles decreció con la altitud, mientras que la biomasa de los helechos mostró una curva en forma de joroba muy similar a la curva de riqueza de especies, que también documentaron en su investigación.

El conocimiento sobre los helechos en ecosistemas no naturales o aquellos que se encuentran en regeneración es aún más limitado (Carvajal-Hernández et al., 2017). En las escalas locales se han reportado para este grupo pérdidas en la riqueza de especies de hasta un 40% en bosques secundarios y de hasta un 70% en bosques degradados (Carvajal-Hernández et al., 2014). En contraste, Kessler et al., (2001), reportaron una mayor presencia de especies endémicas de helechos en ecosistemas ligeramente alterados. Por otro lado, Alcalá et al., (2019), tras comparar bosques naturales, bosques de amortiguamiento, bosques de bordes de carretera y sistemas agroforestales resaltaron la existencia de cambios marcados en la identidad de las especies que dominan cada ecosistema. También se ha documentado que los helechos desempeñan funciones importantes en los bosques en regeneración como es la facilitación o competencia para especies leñosas, y el almacenamiento de cantidades considerables de carbono en forma de biomasa aérea, principalmente en aquellos hábitats que se encuentran en etapas sucesionales iniciales (Lyu et al., 2019; Walker et al., 2010).

En referencia a las escalas regionales, se determinó que los cambios en el uso del suelo afectan fuertemente el patrón altitudinal de riqueza de especies de helechos en los bosques templados (Marini et al., 2011). Este supuesto fue observado también a lo largo de un gradiente altitudinal en México donde se encontró una reducción de la riqueza de especies de helechos en bosques secundarios y degradados en comparación con bosques naturales. En este estudio, la riqueza de especies se redujo principalmente en altitudes medias del gradiente 1000 a 2000 ms.n.m., es decir en hábitats donde los helechos son más abundantes y diversos. Mientras que las localidades ubicadas en los extremos del gradiente sufrieron pérdidas considerablemente menores (Carvajal-Hernández et al., 2017).

En un análisis posterior a lo largo de los mismos transectos altitudinales en México, se documentó que la diversidad funcional de helechos siguió una tendencia similar a la observada para la riqueza y disminuyó con la alteración de hábitats ricos en especies, pero no así en hábitats con menos especies. Los autores de este estudio señalaron que la pérdida de riqueza debido a las perturbaciones puede conducir o no a la pérdida de diversidad funcional (Carvajal-Hernández et al., 2018). Otro estudio a lo largo un gradiente altitudinal en China, también encontró que los

patrones de riqueza de especies y diversidad funcional de helechos se correspondían, pero en estos transectos las dos métricas fueron visiblemente afectadas con la perturbación en cada altitud evaluada (Dai et al., 2020). Durante estas dos investigaciones se destacó además que varios rasgos funcionales de los helechos también varían de acuerdo con el grado de perturbación del ecosistema. Entre los rasgos funcionales que mostraron adaptaciones específicas a su entorno podemos mencionar: densidad, división de la lámina, escamas, área foliar específica de la fronda y los rasgos del peciolo y rizoma (Carvajal-Hernández et al., 2018; Dai et al., 2020; Seral et al., 2017).

La producción de biomasa y las reservas de carbono de la vegetación varían significativamente entre los tipos de uso del suelo y la altitud (Yadav et al., 2019). A lo largo de un gradiente altitudinal en una montaña tropical de Tanzania se encontró además que estos cambios eran diferenciados para cada estrato del bosque. Por ejemplo, el estrato arbóreo de bosques no naturales presentó una drástica disminución en su biomasa aérea a lo largo de todo el gradiente evaluado. Mientras que al mismo tiempo el estrato herbáceo presentó un incremento de biomasa aérea en determinadas altitudes. De esta forma el patrón altitudinal observado para estos dos estratos en bosques no naturales divergió notablemente de los observados en sus bosques naturales de referencia (Ensslin et al., 2015). Al parecer aún no se han documentado los patrones altitudinales de biomasa aérea que presentan los helechos en ecosistemas no naturales.

Conocer las respuestas ecológicas de los ecosistemas transformados es considerado un tema de atención prioritaria (Norden et al., 2017), principalmente en los trópicos, donde más de la mitad de los bosques se encuentran en alguna etapa de recuperación de perturbaciones pasadas (Chazdon et al., 2009). Los Andes tropicales y la región del Chocó Biogeográfico, áreas abordadas por la presente investigación, destacan no solo por su particular diversidad y endemismo; sino también por la rápida pérdida de hábitat que presentan (Myers et al., 2000). Estos ecosistemas conservan entre el 25% (Andes tropicales) y 8% (Chocó Biogeográfico) de su cobertura forestal original (Brooks et al., 2002), mantienen altas tasas de cambio de uso del suelo y en las últimas décadas han mostrado un incremento en sus áreas de regeneración (Fagua y Ramsey, 2019). Numerosas investigaciones se han enfocado en las dinámicas sucesionales y los procesos de re-ensamblaje de ciertas comunidades vegetales tropicales, especialmente árboles (Chanthorn et al., 2016; Guariguata y Ostertag, 2001). Mientras que otras comunidades, como los helechos, continúan con poca información disponible (Carvajal-Hernández et al., 2018; Carvajal-Hernández y Krömer, 2015).

En los trópicos, el grupo dominante de plantas herbáceas lo constituyen los helechos (Willinghöfer, Cicuzza, y Kessler, 2012). Este grupo está mayormente distribuido en regiones húmedo montañosas tropicales (Salazar et al., 2013), contribuyen con altos porcentajes de biomasa a ciertos ecosistemas (Walker et al., 2010), pueden llegar a representar hasta un 25% de la flora vascular en las escalas más locales (Salazar et al., 2013) y presentan una alta rotación de especies en relación con la variación ambiental (da Costa et al., 2019). Se estima que en el Ecuador existen 1422 especies de helechos, esto es el 12% de las especies de

helechos que se han registrado para el mundo (Neill, 2012; PPG, 2016). En comparación con otros países andinos la riqueza en este grupo que muestra el Ecuador es extraordinaria. Sin embargo, ciertos atributos y patrones espaciales que exhiben continúan sin estar claros, incluso en ecosistemas naturales y tanto a nivel nacional como en los trópicos en general (Salazar et al., 2013; Tuomisto et al., 2014).

Los helechos en los trópicos cumplen roles fundamentales en el ciclo de nutrientes (Dearden y Wardle, 2008), el mantenimiento del microclima (Turner y Foster, 2006) y además son de particular interés en los procesos de regeneración ecológica. Existen evidencias de su capacidad para facilitar o inhibir el establecimiento de comunidades de plantas sucesionales (Walker et al., 2010). Por ejemplo, algunas especies de helechos arbóreos al proporcionar sitios seguros para el establecimiento de plántulas en sus troncos, facilitan la persistencia de árboles de sucesión tardía en determinados ecosistemas (Gaxiola et al., 2008). También se ha demostrado que pueden reducir la escorrentía, la pérdida de sedimentos y controlar la erosión (Chau y Chu, 2017). Por otro lado, mediante interacciones de competencia, por luz y nutrientes, pueden imponer barreras para el proceso de regeneración. De esta manera, inhiben el establecimiento, crecimiento o riqueza de ciertas especies arbóreas (Slocum et al., 2004).

Bajo este contexto, es importante documentar los patrones de diversidad de especies, diversidad funcional y biomasa aérea que los helechos terrestres exhiben en bosques naturales y en bosques restaurados, ubicados en un gradiente altitudinal en los Andes tropicales del Ecuador. Este estudio contribuirá con información necesaria sobre los impactos y respuestas que este grupo presenta en los patrones de diversidad biológica y almacenamiento de biomasa aérea, causados por los cambios del uso del suelo. Además, aportará con información relevante sobre los procesos de re-ensamblaje y cambios en las comunidades de plantas que ocurren durante los procesos de regeneración.

Durante el presente estudio se plantea responder a las siguientes preguntas de investigación 1) ¿Existen diferencias en los patrones altitudinales de riqueza de especies, diversidad funcional y biomasa aérea de helechos entre bosques naturales y restaurados? Y, 2) ¿Cómo responden la composición, riqueza de especies, rasgos funcionales, riqueza funcional y almacenamiento de biomasa de los helechos al cambio del uso del suelo?

Objetivo general:

Evaluar los patrones de diversidad de especies, diversidad funcional y biomasa aérea de helechos terrestres en bosques naturales y restaurados en un gradiente altitudinal en los Andes tropicales de Ecuador, para determinar su respuesta al cambio de uso del suelo.

Objetivos específicos:

1. Determinar la diversidad de especies de helechos terrestres en bosques naturales y restaurados.
2. Cuantificar la diversidad funcional de los helechos terrestres en bosques naturales y restaurados.
3. Estimar la biomasa aérea de helechos terrestres en bosques naturales y restaurados.
4. Establecer los patrones de diversidad de especies, diversidad funcional y biomasa aérea de helechos terrestres en bosques naturales y restaurados a lo largo del gradiente de altitud estudiado.
5. Determinar la respuesta de los helechos terrestres al cambio de uso de suelo.

CAPÍTULO II: MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Esta investigación se llevó a cabo en un gradiente altitudinal entre 400 m s.n.m. y 3000 m s.n.m. ubicado en las provincias de Pichincha e Imbabura. Se evaluaron siete localidades ubicadas en cinco niveles de altitud y pertenecientes a dos tipos de bosques (ver Tabla 1). Las características climáticas abarcan desde cálido húmedo en bajas altitudes (temperatura anual promedio y precipitación anual total: 25,9 °C/5083 mm) a templado húmedo en altitudes medias (16,2 °C/1992 mm) y frío húmedo en la máxima altitud de bosque natural (10,1 °C/1236 mm). De acuerdo con la clasificación más reciente de vegetación para el Ecuador (Ministerio del Ambiente, 2013), las localidades a 400 m s.n.m. de altitud combinan elementos de bosque siempreverde de tierras bajas del Chocó y bosque siempreverde piemontano de la cordillera occidental de los Andes. Este último ecosistema incluye también a la localidad a 1000 m s.n.m. de altitud. Las localidades ubicadas a 1500 m s.n.m., 2200 m s.n.m. y 3000 m s.n.m., pertenecen a los ecosistemas de bosque siempre verde montano bajo, bosque siempre verde montano y bosque siempre verde montano alto de la cordillera occidental de los Andes, respectivamente. La importancia del estudio de los bosques de la cordillera occidental de los Andes y los de Chocó Biogeográfico radica en que son considerados áreas críticas para la conservación de la biodiversidad (Myers et al., 2000) y han experimentado significativas tasas de remplazo en su cubierta forestal natural (Wassenaar et al., 2007).

Tabla 1. Resumen de las localidades de estudio.

Tipo de bosque	Localidad	Coordenadas	Altitud (m s.n.m)
Natural	Silanche	0°08'45.50''N 79°08'35''W	400
Natural	Milpe	0°2'10.19"N 78°51'59.93"W	1000
Natural	Cedral	0°6'55.38"N 78°34'20.93"O	2200
Natural	Peribuela	0°22'49.00"N 78°18'9.01"O	3000
Restaurado	Suamox	0°6'56.88"N 79° 9'55.01"O	400
Restaurado	Piedras Negras	0°2'9.4"S 78° 45'25.8"O	1500
Restaurado	Santa Rosa	0°2'0.8"S 78° 41'59"O	2200

En el gradiente altitudinal se evaluaron dos tipos de bosque que se encuentran dentro del área de estudio del proyecto “Consolidating a long-term forest monitoring network in a human modified landscape in Northern Ecuador (COFOREC)”. COFOREC, ha levantado una red de parcelas de monitoreo forestal en áreas naturales y restauradas de los Andes occidentales con el fin de cuantificar la diversidad en todas sus escalas y el secuestro de carbono en cada tipo de bosque (Figura 1). A continuación, describimos las localidades de estudio:

Bosque natural: Área de bosque de antiguo crecimiento que presenta poca o nula intervención humana reciente (Putz y Redford, 2010).

- 1) Silanche Bird Sanctuary.** Esta reserva se sitúa a 400 m s.n.m. y es manejada por “Mindó Cloudforest Foundation”. Constituye un área de protección de alrededor de 100 ha del ecotono entre bosque siempre verde de tierras bajas del Chocó y bosque siempre verde piemontano de la cordillera occidental de los Andes.
- 2) Milpe Bird Sanctuary.** Esta reserva se sitúa a 1000 m s.n.m. y es manejada por “Mindó Cloudforest Foundation”. Constituye un área de protección de alrededor de 100 ha de bosque siempre verde piemontano de la cordillera occidental de los Andes.
- 3) El Cedral.** Esta estación biológica se sitúa a 2200 m s.n.m. y es manejada por el Biólogo Germán Toasa. Constituye un área de protección de alrededor 71 ha de bosque siempre verde montano de la cordillera occidental de los Andes.
- 4) Peribuela.** Este bosque protector se sitúa a 3100 m s.n.m. y es parte del proyecto de ecoturismo comunitario llevado a cabo por la comunidad indígena de Peribuela en Imbabura. Constituye un área de protección de

alrededor de 343 ha de bosque siempre verde montano alto de la cordillera occidental de los Andes.

Bosque restaurado: Área históricamente afectada por procesos de cambio de uso del suelo y que ha sido sometida a un gran esfuerzo de restauración activa, principalmente reforestación (Meli, 2003). Nuestras localidades de estudio presentan entre 8 a 15 años desde el inicio de los primeros esfuerzos de restauración.

- 5) **Suamox.** Esta área de restauración se sitúa a 400 m s.n.m. y tiene una extensión de 43 ha. Existieron esfuerzos de reforestación a partir del año 2005, sin embargo, en 2011 se llevó a cabo una replantación en colaboración con “Mindo Cloudforest Foundation”. La reforestación se realizó principalmente con especies del género *Inga* y otras especies nativas pertenecientes a las familias Lauraceae, Arecaceae, Bignoniaceae, entre otras.
- 6) **Piedras Negras.** Esta área de restauración se ubica a 1500 m s.n.m. y tiene una extensión de 31 ha. Los esfuerzos de restauración se ejecutaron en colaboración con “Mindo Cloudforest Foundation” e iniciaron en el año 2011. La reforestación se realizó con la especie exótica *Alnus nepalensi* y con otras especies nativas.
- 7) **Santa Rosa.** Esta área de restauración se ubica a 2200 m s.n.m. y tiene una extensión de 29 ha. Los esfuerzos de restauración se ejecutaron en colaboración con “Mindo Cloudforest Foundation” e iniciaron en el año 2011. La reforestación se realizó con la especie exótica *Alnus nepalensi* y con otras especies nativas.

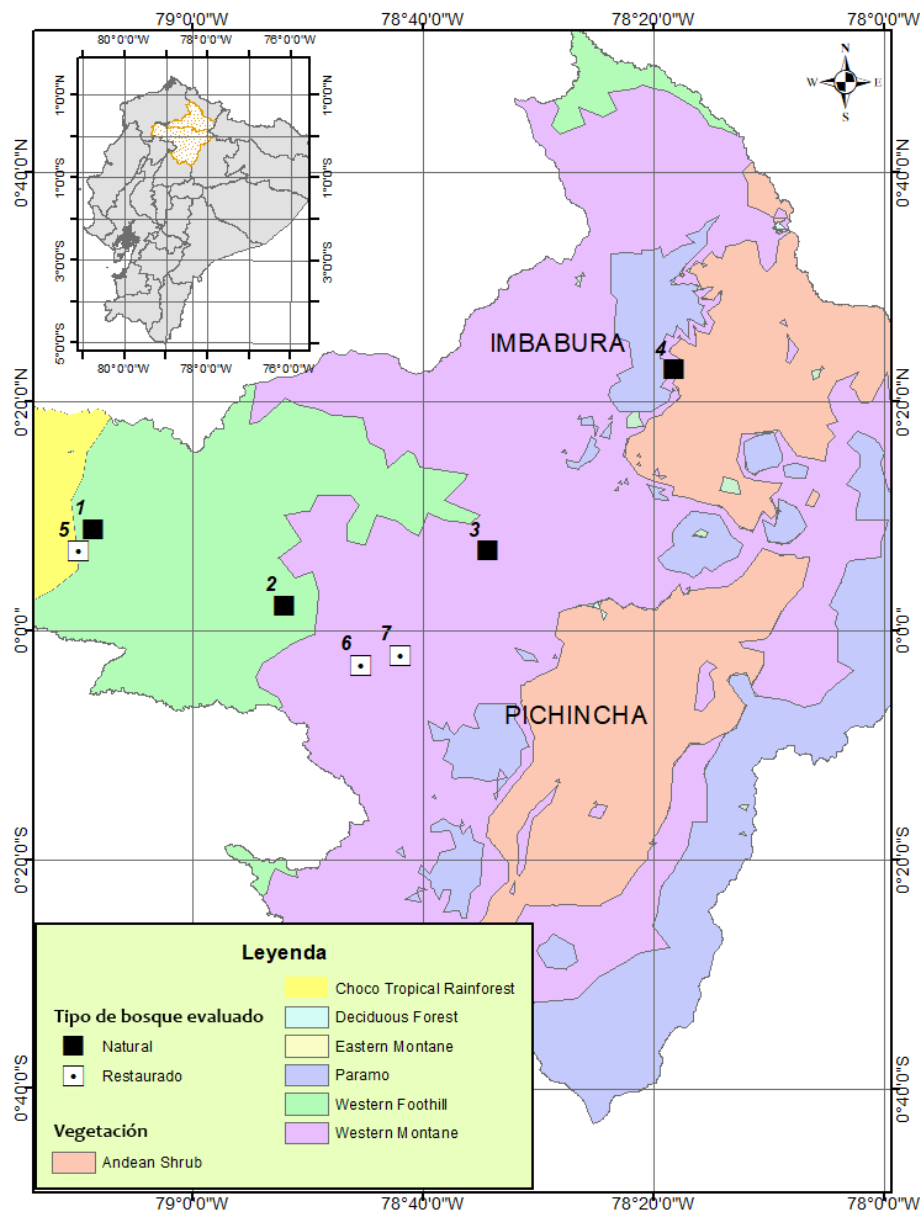


Figura 1.- Localización de los siete sitios de estudio y las áreas naturales de Ecuador donde se sitúan. Para bosque natural: 1. Río Silanche (400 m s.n.m.); 2. Milpe (1000 m s.n.m.); 3. El Cedral (2200 m s.n.m.) y 4. Peribuela (3000 m s.n.m.). Para bosque restaurado: 5. Suamox (400 m s.n.m.); 6. Piedras Negras (1500 m s.n.m.) y 7. Santa Rosa (2200 m s.n.m.).

Diseño Experimental

La diversidad de helechos varía en gradientes altitudinales y entre bosques en diferentes estados de conservación (Carvajal-Hernández y Krömer, 2015; Salazar et al., 2013); para capturar ésta variación en el presente estudio se aplicó un muestreo estratificado. Un muestreo de tipo estratificado permite asegurar que los inventarios forestales se efectúen en la mayor variedad de ambientes posibles, subdividiendo el territorio en regiones ambientalmente homogéneas (Jiménez-

Valverde y Lobo, 2004). El trabajo de campo se realizó en los meses de octubre 2018 en bosque natural y abril 2019 en bosque restaurado. Las localidades de estudio se encuentran distribuidas a lo largo de un amplio gradiente altitudinal. El gradiente altitudinal en bosque natural abarcó cuatro niveles de altitud: 400 m s.n.m., 1000 m s.n.m., 2200 m s.n.m. y 3000 m s.n.m. Mientras que en bosque restaurado el gradiente incluyó altitudes a 400 m s.n.m., 1500 m s.n.m. y 2200 m s.n.m. En cada altitud de cada tipo de bosque se establecieron tres parcelas permanentes de 20x20 m siguiendo la metodología de Kessler et. al. (2014). Se levantaron un total de 21 parcelas de 20x20 m, 12 ubicadas en bosque natural y nueve ubicadas en bosque restaurado. Cada parcela, fue a su vez dividida en 4 sub-parcelas de 10x10 m (Figura 2). La diversidad de helechos terrestres fue evaluada en las sub-parcelas a, b, c y d. Las sub-parcelas “a” se destinaron, además, para las mediciones de longitud de fronda de cada individuo y posterior análisis de biomasa aérea (Kessler et al., 2014).

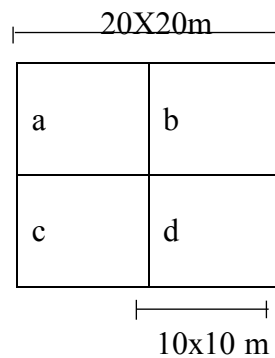


Figura 2: Diseño de las parcelas y sub-parcelas establecidas para el muestreo de helechos terrestres en bosques naturales y restaurados. La diversidad se evaluó en un área de 20x20 m, mientras que la toma de datos para posteriores análisis de biomasa se calculó en un área de 10x10 m.

Recolección de la información

Diversidad de especies

Para el cálculo de los patrones de diversidad de especies de helechos terrestres se siguió la metodología propuesta por Salazar et al. (2013). Se registraron todas las especies e individuos de helechos terrestres presentes en las tres parcelas permanentes de 20x20m levantadas en las localidades de estudio. Se recolectaron muestras botánicas y sus duplicados de cada altitud y tipo de bosque; los especímenes se colectaron fuera de las parcelas. Los ejemplares botánicos se preservaron, transportaron y secaron siguiendo métodos estándares. La identificación se la llevó a cabo por el método de comparación con especímenes de herbario en el QCA de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador. La clasificación taxonómica se realizó de acuerdo con PPG, (2016) y finalmente las muestras fueron depositadas en el herbario HUTI de la Universidad Tecnológica Indoamérica.

Diversidad funcional

Para una estimación adecuada de la diversidad funcional en helechos se recomienda que los rasgos continuos sean medidos en individuos maduros, no fértiles y de aspecto saludable (Pérez-Harguindeguy et al., 2016). Debido a ello, la estimación de rasgos funcionales en el presente estudio se extendió a aquellas especies que mostraron disponibilidad de individuos en el campo con estas características. El número de especies destinadas para la estimación de rasgos funcionales varió en cada altitud y tipo de bosque, pero se trabajó con especies dominantes y otras menos frecuentes que en su conjunto constituyeron alrededor del 80% de la abundancia relativa acumulada de la comunidad de cada parcela. Este umbral se ha sugerido para garantizar una descripción satisfactoria de las respuestas que presentan las comunidades de plantas frente a los flujos específicos de materia y energía (Garnier et al., 2004a).

En la Tabla 2 se presenta un resumen con los cinco rasgos funcionales evaluados en la presente investigación. Estos caracteres se vinculan con estrategias competitivas, reproductivas, de conductancia y de tolerancia al estrés (Gullo et al., 2010; Kessler et al., 2007; Niinemets et al., 2007; Zhu et al., 2016); además, se los considera como relevantes en las investigaciones sobre helechos y sus respuestas frente a cambios globales (Carvajal-Hernández et al., 2018; Dai et al., 2020; Seral et al., 2017). Se eligieron dos rasgos continuos y tres rasgos categóricos; de los cuales, cuatro se relacionan al órgano funcional primario de los esporofitos, la fronda (Testo y Sundue, 2018). El primer rasgo continuo evaluado fue el área específica foliar, en adelante AFE. Para su estimación empleamos una combinación de las metodologías propuestas en Salazar et al., (2012) y Carvajal-Hernández et al., (2018). Se colectaron muestras de frondas de individuos de helechos terrestres en diferentes cantidades, seis frondas de las especies más comunes y al menos una de las especies menos abundantes. Las frondas colectadas fueron transportadas hacia el laboratorio y secadas siguiendo métodos estándares. El AFE se calculó como el área foliar dividida para el peso seco ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$). El área foliar (cm^2) fue estimada con ayuda del software ImageJ y el peso seco (g) se ponderó a través de una balanza de precisión. El segundo rasgo continuo analizado fue la longitud de la fronda del helecho, LF en adelante. Para ello se utilizaron los datos de la LF más grande de cada individuo, tomados en las tres sub-parcelas “a” (Figura 2). Por lo tanto, el valor de longitud de fronda de cada especie de helecho constituye un promedio de las longitudes de sus individuos. Las longitudes de frondas de las especies de helechos que no se registraron en las sub-parcelas “a” fueron tomadas a partir de las frondas colectadas para la estimación del AFE. Los valores para cada rasgo categórico fueron obtenidos de literatura relevante y se complementaron con el análisis de colecciones de herbario.

Tabla 2. Rasgos funcionales evaluados en las especies de helechos terrestres distribuidos en bosques naturales y restaurados. Se presenta información sobre el tipo de rasgo, el estado del carácter o valores de las variables categóricas y su presunto significado ecológico.

Rasgo funcional	Estados del carácter o valores de las variables categóricas	Tipo de variable	Significado ecológico
Área específica foliar (AFE)	cm ² g ⁻¹	Continua	Radio de crecimiento, radio fotosintético y vida útil de la fronda (Seral et al., 2017)
Longitud de la fronda (LF)	cm	Continua	Competencia por recursos y transporte de agua (Gullo et al., 2010)
Presencia de indusio	ausente (0); presente (1)	Categórica	Defensa mecánica ante el agua que cae, protección de esporas (Kluge y Kessler, 2007)
Tipo de rizoma	erecto (1); ascendente o cortamente rastrero (2); largamente rastrero (3)	Categórica	Competencia por espacio y luz (Kluge y Kessler, 2007)
Diseción de la lámina	entera (1); unopinada o pinnada pinatífida (2); dos o más pinnada (3)	Categórica	Estrategia de la planta. Tolerancia a entornos hostiles, principalmente a oscilaciones marcadas de temperatura y humedad (Kluge y Kessler, 2007)

Estimación de la biomasa aérea

Para la estimación de la biomasa aérea de helechos terrestres seguimos la metodología propuesta por Kessler et al. (2014). Se marcaron con etiquetas plásticas numeradas, se registró el tamaño de la fronda más grande y se contó el número de frondas a cada individuo de helecho terrestre presente en las tres sub-parcelas “a” (Imagen 1). Luego, para relacionar el tamaño y el número de frondas de los helechos marcados con la biomasa, se colectaron entre una hasta seis frondas de cada especie encontrada en las sub-parcelas “a”. Las muestras colectadas fueron transportadas al laboratorio y secadas siguiendo métodos estándares. De cada ejemplar seco se obtuvieron los valores de longitud de la lámina por medio del software ImageJ y de peso foliar. Con estos datos se relacionó el peso foliar (y) con la longitud de la fronda (x) y se obtuvo la ecuación de regresión lineal de mínimos cuadrados con $R^2=0,7744$, $p<0.05$.

$$y = 0,0018 x^2 - 0,0416x + 0,6663$$

Éste se usó para calcular el peso foliar a partir de la longitud foliar a lo largo del área de estudio. Los datos sobre longitudes máximas y número de frondas tomados durante las jornadas de campo se combinaron con los datos de peso foliar y se extrapolaron a la biomasa aérea de helechos por parcela en cada altitud y tipo de bosque. En total se midieron 2292 individuos y se procesaron 248 frondas en el laboratorio para calcular la biomasa aérea.

La metodología empleada para estimar biomasa aérea abarcó a todas las especies de helechos terrestres presentes en las sub-parcelas “a” levantadas; con excepción de los individuos arborescentes cuyas alturas superaban el metro. Existen protocolos para evaluar la biomasa aérea en ejemplares arborescentes basados en la toma del diámetro a la altura del pecho y la aplicación de ecuaciones alométricas (Alves et al., 2010). Sin embargo, la falta de tiempo para implementar una metodología adecuada para la toma de datos de individuos de helechos arborescentes no permitió extender las estimaciones de biomasa a este grupo.



Imagen 1. Marcaje de cada individuo de helecho terrestre presente en las sub-parcelas “a” de cada altitud y tipo de bosque.

Análisis de datos

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software estadístico R versión 3.3.1 (R Core Team, 2018).

Análisis de la diversidad de especies

Se calcularon tres métricas de diversidad de especies utilizando los paquetes Vegan (Oksanen et al., 2006) e INext (Hsieh et al., 2016) del software estadístico R: riqueza potencial de cada nivel altitudinal con el estimador no paramétrico Chao1 y riqueza y abundancia observadas a nivel de parcela en cada altitud y tipo de bosque.

Análisis de la diversidad beta

Evaluamos los cambios en la composición de especies en las siete localidades de estudio a través del índice de Sorensen. Para ello se usó el programa estadístico R y el paquete betapart (da Costa et al., 2019). Además, con base en una matriz de presencia-ausencia y los paquetes vegan (Oksanen et al., 2006) y dendextend (Galili, 2015), realizamos un análisis de conglomerados con las 21 parcelas levantadas durante el muestreo (Carvajal-Hernández et al., 2014).

Índice de Sorensen: permite la comparación entre pares de localidades a través de una matriz de tipo cualitativa (presencia-ausencia). Relaciona el número de especies en común con la media aritmética de las especies en ambos sitios (Moreno, 2001). Puede alcanzar valores entre cero (cuando no existen similitudes entre las localidades) hasta uno (cuando existe una similitud completa). Se lo puede calcular con la fórmula:

$$ls = \frac{2(c)}{a + b}$$

Donde:

ls=Índice de Sorensen

a=número de especies de la comunidad una

b=número de especies de la comunidad dos

c=número de especies compartidas entre las dos localidades

Diversidad funcional

Análisis de la composición de rasgos de la comunidad

Para analizar los cambios en los rasgos funcionales de helechos terrestres en bosques naturales y restaurados se usó el índice: valor del rasgo medio ponderado por la comunidad “CWM” (por sus siglas en inglés), propuesto por Garnier et al., (2004). Esta métrica cuantifica la media ponderada de un rasgo específico dentro de una comunidad específica. Y representa el valor del rasgo funcional esperado en una comunidad, a menudo entendido como el valor del rasgo dominante (Ricotta y Moretti, 2011). Su fórmula es:

$$CWM = \sum_{i=1}^S p_i x_i$$

Donde

CWM = valor medio ponderado por la comunidad de un rasgo funcional

p_i =abundancia relativa de la especie (i)

$i=(1,2,3,\dots S)$

S=número total de especies

x_i =valor del rasgo para la especie (i)

Para el presente estudio CWM se calculó para cada rasgo a lo largo del gradiente altitudinal ponderado por la abundancia relativa de las especies. Se usó el software estadístico R, la función “dbFD” y el argumento “CWM=TRUE”, del paquete “FD” diseñado por Laliberté y Legendre, (2010).

Análisis de la diversidad funcional

La elección de la cantidad e identidad de los rasgos es fundamental para el cálculo de la diversidad funcional (Petchey y Gaston, 2006). Por esto, se recomienda limitar el número de rasgos a aquellos que describen mucho mejor cada función de interés evitando la redundancia; es decir, el uso de rasgos fuertemente correlacionados entre sí (Villéger et al., 2008). Bajo estas consideraciones, se usaron los rasgos funcionales continuos AFE y LF con correlación igual a $-0,05$ y reconocidos como relevantes en la captación y procesamiento de los recursos a nivel del helecho y en los ecosistemas (Creese et al., 2011; Gullo et al., 2010; Seral et al., 2017). Incluimos también en el análisis el rasgo categórico presencia de indusio, esto debido a que constituye nuestro único rasgo relacionado con la reproducción y porque se ha comprobado que su contribución a la diversidad de rasgos en helechos es significativamente alta (Carvajal-Hernández et al., 2018; Kluge y Kessler, 2007). Los análisis se realizaron usando una matriz de abundancia relativa de las especies y con ayuda del software estadístico R y la función “dbFD” del paquete “FD” diseñado por Laliberté y Legendre, 2010.

Para estimar la diversidad funcional de los helechos terrestres en bosques naturales y restaurados calculamos la riqueza funcional (FRic) a nivel de parcela. Éste índice representa la cantidad de espacio funcional que ocupa una comunidad sin tomar en cuenta las abundancias de sus especies (Villéger et al., 2008). Cuando los estudios incluyen más de un rasgo, FRic calcula el volumen funcional llenado por la comunidad en un espacio n dimensional. Esta estimación se da a través del volumen del casco convexo (medida derivada de la geometría computacional); la cual constituye una prueba útil para el filtrado de hábitat (Cornwell et al., 2006). Una representación gráfica de este índice de diversidad funcional se encuentra disponible en la Figura 3.

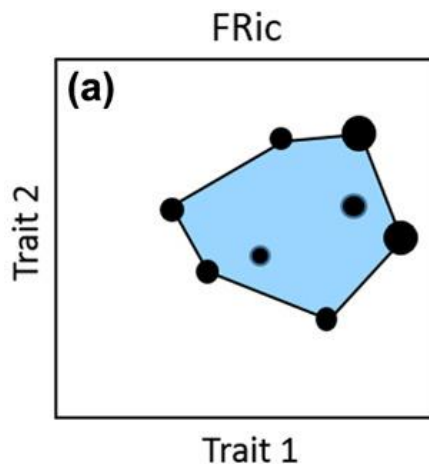


Figura 3. Representación geométrica del índice de riqueza funcional (FRic) elaborado por (Almeida et al., 2019). Para simplificar se muestran dos rasgos y ocho especies. Los puntos negros se trazan en el espacio funcional de acuerdo con los valores de los rasgos de cada especie y el tamaño de cada punto es proporcional a su abundancia. El casco convexo se encuentra representado por el polígono que

une los puntos más extremos de los valores de rasgos funcionales. Todo lo que se encuentra dentro del casco convexo, sombreado en azul, constituye el volumen del casco convexo; es decir, la riqueza funcional (FRic).

Biomasa aérea

Análisis de la biomasa aérea

Se calculó la biomasa aérea de las familias y especies de helechos terrestres presentes en cada localidad, tipo de bosque y parcela. Antes de la evaluación de los patrones altitudinales de este atributo, los valores de biomasa aérea obtenidos se transformaron a log 10 para acercarse a la normalidad (Kessler et al., 2014).

Patrones altitudinales de diversidad de especies, diversidad funcional y almacenamiento de biomasa aérea

El número de métricas de diversidad de especies se redujo para el presente análisis; solo se conservó a aquellas más comúnmente utilizadas en estudios similares (Kessler et al., 2014; Watkins et al., 2006). Los valores de riqueza, CWM de rasgos cuantitativos, riqueza funcional y biomasa transformada logarítmicamente a la normalidad, se relacionaron con la altitud. Se probaron regresiones lineales y cuadráticas. Se generó en total 20 modelos de tendencias altitudinales, la información de cada uno de ellos se encuentra disponible en el Anexo 1. Se graficaron los patrones altitudinales únicamente cuando los modelos fueron significativos ($p < 0.05$), con un R^2 alto (> 0.5). Además, se determinó que los modelos con los menores valores de AIC fueron los mejores modelos. Este análisis se aplicó en cada tipo de bosque y con el fin de evaluar diferencias en los patrones altitudinales para los atributos estudiados (Costa et al., 2018; Ensslin et al., 2015).

Respuesta de los helechos al cambio del uso del suelo

Se comprobó homocedasticidad en las varianzas por medio del test de Levene, específicamente para la riqueza de especies, abundancia, rasgos funcionales cuantitativos, riqueza funcional y biomasa aérea transformada logarítmicamente a la normalidad. En caso de homogeneidad suficiente se buscaron diferencias significativas a través de la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Dias et al., 2014). Finalmente se generaron gráficas de caja y bigotes para explorar diferencias en los atributos analizados.

CAPÍTULO III: RESULTADOS

Diversidad de especies

En los muestreos en bosque natural (BN) y restaurado (BR), se registraron 8664 individuos de helechos terrestres, de estos, 8412 fueron identificados hasta la jerarquía de especie, 220 individuos se identificaron únicamente hasta nivel de género y 30 individuos solo hasta nivel de familia (Tabla 3). Mientras que, dos individuos no pudieron ser identificados bajo alguna categoría taxonómica. En la Tabla 4 se puede observar un resumen de los atributos de diversidad de especies cada sitio de estudio.

En las 21 parcelas se encontraron 115 especies de helechos terrestres (de las cuales 24 son morfoespecies), 31 géneros y 16 familias taxonómicas. La riqueza observada en cada localidad de estudio varió entre el 75% y 90% de la riqueza pronosticada por el estimador Chao 1 (Tabla 5). Esto se puede ver en la Figura 4, donde se muestran las curvas de interpolación/extrapolación generadas. En bosque natural se registraron 87 especies, 26 géneros y 16 familias, mientras que en bosque restaurado se registraron 40 especies, 20 géneros y 11 familias. Las familias con más especies en bosque natural fueron Dryopteridaceae, Athyriaceae y Cyatheaceae con 16, 11 y 11 especies respectivamente. En bosque restaurado las familias que más especies presentaron fueron Thelypteridaceae, Cyatheaceae y Pteridaceae con nueve, ocho y cinco especies respectivamente.

En cuanto al número de individuos de helechos terrestres, en las cuatro localidades de bosque natural se registraron 5435; mientras que 3229 se registraron en bosque restaurado. La familia Blechnaceae presentó el mayor número de individuos tanto en bosque natural como restaurado. En la Tabla 6, se pueden observar las tres especies más abundantes encontradas en cada localidad y tipo de bosque. Destaca la presencia de la especie *Blechnum occidentale*, la cual aparece como abundante a 1500 m s.n.m.BR, 2200 m s.n.m.BN y 3000 m s.n.m.BN.

Tabla 3. Nivel de determinación taxonómica de helechos terrestres para el inventario 2018 en bosque natural y 2019 en bosque restaurado. Se reporta para cada localidad el número de individuos identificados hasta el nivel de especie, género, familia e indeterminados.

altitud	BN				BR			N individuos
	Silanche 400	Milpe 1000	Cedral 2200	Peribuela 3000	Suamox 400	P_Negras 1500	Sta_Rosa 2200	
Especies	297	1114	740	3049	552	1332	1328	8412
Géneros	0	194	10	1	4	9	2	220
Familias	7	21	0	0	0	0	2	30
Indeterminadas	0	2	0	0	0	0	0	2
								8664

Tabla 4. Número de individuos, especies, géneros y familias de helechos terrestres registrados en cada localidad de estudio. Se reporta además el número de individuos medidos durante las fases de campo para estimar la biomasa aérea. BN=Bosque natural y BR=Bosque restaurado.

altitud	BN				BR		
	Silanche 400	Milpe 1000	Cedral 2200	Peribuela 3000	Suamox 400	P_Negras 1500	Sta_Rosa 2200
Número de individuos	304	1331	750	3050	556	1341	1332
Número de especies	21	35	32	13	18	16	18
Número de géneros	13	18	15	9	15	9	10
Número de familias	10	14	11	7	9	5	9

Tabla 5. Valores de riqueza observada y riqueza potencial estimada por Chao 1 para cada localidad de estudio. BN=Bosque natural y BR=Bosque restaurado.

Tipo de bosque	Altitud (m s.n.m.)	Localidad	Observado	Estimado	Est_s.e.	% observado
BN	400	Silanche	21	26,98	6,461	78%
BN	1000	Milpe	35	41,12	6,074	85%
BN	2200	Cedral	32	38,741	5,875	82%
BN	3000	Peribuela	13	15,249	3,395	87%
BR	400	Suamox	18	24,239	7,539	75%
BR	1500	P_Negras	16	18,665	3,483	84%
BR	2200	S_Rosa	18	20,248	3,393	90%

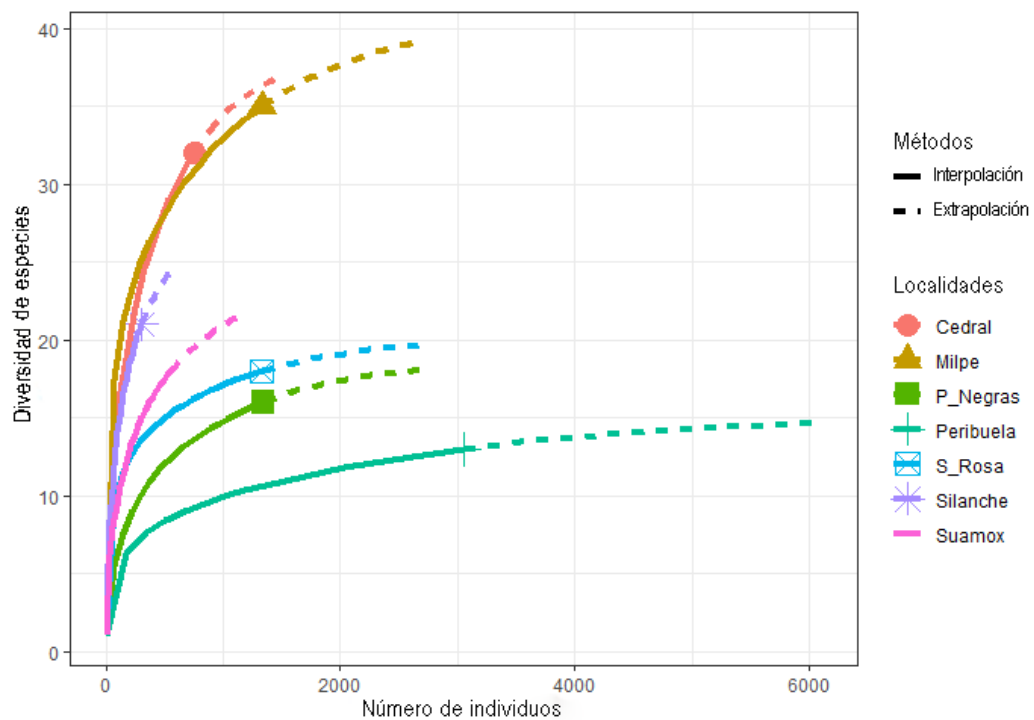


Figura 4. Curvas de interpolación/extrapolación de especies en las siete localidades de estudio obtenidas por medio del estimador Chao 1. Las líneas sólidas muestran la riqueza observada y las líneas punteadas la riqueza pronosticada.

Tabla 6. Tres especies más abundantes de helechos terrestres en cada localidad de estudio. BN=Bosque natural y BR=Bosque restaurado.

Tipo de bosque	Localidad	Altitud (m s.n.m.)	Especie	Número de individuos
BN	Silanche	400	<i>Diplazium macrophyllum</i>	198
			<i>Stigmatopteris sordida</i>	18
			<i>Polybotrya osmundacea</i>	17
BN	Milpe	1000	<i>Tectaria antioquiiana</i>	242
			<i>Selaginella</i> sp.	176
			<i>Adiantum urophyllum</i>	162
BN	Cedral	2200	<i>Blechnum divergens</i>	314
			<i>Diplazium melanosorum</i>	133
			<i>Blechnum occidentale</i>	87
BN	Peribuela	3000	<i>Blechnum occidentale</i>	2639
			<i>Thelypteris rudiformis</i>	225
			<i>Polystichum lehmannii</i>	70
BR	Suamox	400	<i>Blechnum glandulosum</i>	315
			<i>Thelypteris gemmulifera</i>	86
			<i>Hypolepis hostilis</i>	61
BR	Piedras_Negras	1500	<i>Blechnum occidentale</i>	1191
			<i>Thelypteris oligocarpa</i>	61
			<i>Hypolepis hostilis</i>	29
BR	Santa_Rosa	2200	<i>Pteris podophylla</i>	670
			<i>Thelypteris dentata</i>	219
			<i>Cyathea brunnescens</i>	177

Riqueza de especies y abundancia

En cada tipo de bosque, las localidades más diversas con respecto al número de especies fueron Milpe ubicado a 1000 m s.n.m.BN y Suamox ubicado a 400 m s. n.m.BR. Por su parte las localidades que presentaron más individuos fueron Peribuela a 3000 m s.n.m.BN y Piedras Negras ubicado a 1500 m s. n.m.BR. Un detalle con las medias y desviación estándar de cada métrica de diversidad de especies estimada se encuentra disponible en la Tabla 7.

Tabla 7. Media y desviación estándar (SD) de las métricas de diversidad de especies calculadas para las cuatro localidades de bosque natural (BN) y tres localidades de bosque restaurado (BR).

Tipo de bosque	Localidad	Altitud (m s.n.m.)	Riqueza		Abundancia	
			Media	SD	Media	SD
BN	Silanche	400	11,33	±4,93	101,33	±19,73
BN	Milpe	1000	21,67	±2,08	443,67	±257,46
BN	Cedral	2200	16,67	±4,93	250	±90,42
BN	Peribuela	3000	7	±2,65	1016,67	±1027
BR	Suamox	400	10,67	±4,62	185,33	±76,51
BR	P_Negras	1000	9	±4,36	447	±371,37
BR	Sta_Rosa	2200	12	±2,65	444	±249,16

Patrón altitudinal de riqueza

En bosque natural, la riqueza de especies presentó una relación no lineal ($p < 0.05$). El patrón altitudinal en este tipo de bosque mostró una forma de joroba con picos en las localidades ubicadas a 1000 m s.n.m. y 2200 m s.n.m.. El modelo cuadrático generado para este bosque puede explicar el 66% de la variación de la riqueza con respecto a la altitud (Figura 5a). En bosque restaurado no se observaron relaciones significativas entre la riqueza y la altitud (Figura 5b), pero la riqueza fue levemente más alta a 400 m s.n.m. y a 2200 m s.n.m..

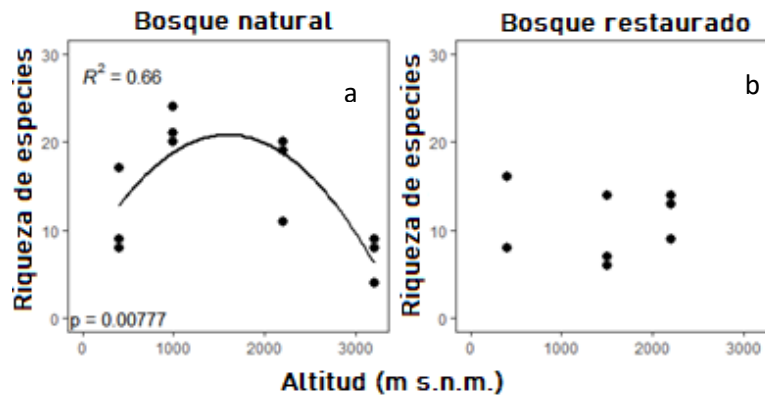


Figura 5. Patrón altitudinal de riqueza de especies que presentan los helechos terrestres en bosques naturales (a) y restaurados (b).

Diversidad Beta

El coeficiente de Sorensen no muestra pares de localidades altamente similares en el área de estudio (Tabla 8). Los valores más altos obtenidos (0,35), se presentaron en altitudes de bosque restaurado (BR) entre 400 m s.n.m. - 1500 m s.n.m. y 1500 m s.n.m. - 2200 m s.n.m. En bosque natural (BN), los valores de similitud florística más altos (0,18), fueron registrados entre las localidades a 400 m s.n.m. - 1000 m s.n.m. y 2200 m s.n.m. - 3000 m s.n.m.. Además, se observó similitudes florísticas entre iguales altitudes pertenecientes a diferentes tipos de bosque. Las altitudes a 400 m s.n.m.BN – 400 m s.n.m.BR y 2200 m s.n.m.BN - 2200 m s.n.m.BR, mostraron un coeficiente de Sorensen de (0,21) y (0,20) respectivamente.

Tabla 8. Similitud florística de helechos terrestres en bosques naturales y restaurados ubicados en un gradiente altitudinal. En negrillas se muestra el número de especies registradas en cada altitud de cada tipo de bosque: BN=bosque natural y BR=bosque restaurado. Los coeficientes de similitud en función de Sorensen se presentan con un * en la parte superior derecha; donde 0=totalmente distinto y 1=altamente similar. Se muestra, además (en cursivas), el número de especies compartidas.

		BN	BN	BN	BN	BR	BR	BR
	altitud	400	1000	2200	3000	400	1500	2200
BN	400	21	<i>5</i>	<i>1</i>	<i>0</i>	<i>4</i>	<i>1</i>	<i>0</i>
BN	1000	0,18*	35	<i>5</i>	<i>1</i>	<i>3</i>	<i>2</i>	<i>1</i>
BN	2200	0,04*	0,15*	32	<i>4</i>	<i>0</i>	<i>2</i>	<i>5</i>
BN	3000	0,00*	0,04*	0,18*	13	<i>0</i>	<i>1</i>	<i>1</i>
BR	400	0,21*	0,11*	0,00*	0,00*	18	<i>6</i>	<i>1</i>
BR	1500	0,05*	0,08*	0,08*	0,07*	0,35*	16	<i>6</i>
BR	2200	0,00*	0,04*	0,20*	0,06*	0,06*	0,35*	18

El número y la identidad de las especies compartidas varió entre pares de localidades, pero el valor máximo (6), fue alcanzado en bosque restaurado. Las localidades a 400 m s.n.m.BR y 1500 m s.n.m.BR comparten las especies: *Alsophila cuspidata*, *Ctenitis sloanei*, *Cyathea andicola*, *Hypolepis hostilis*, *Macrothelypteris torresiana* y *Thelypteris opposita*. Las localidades ubicadas a 1500 m s.n.m.BR y 2200 m s.n.m.BR comparten las especies: *Blechnum occidentale*, *Cyathea brunnescens*, *Dryopteris patula*, *H. hostilis*, *Thelypteris oligocarpa* y *Thelypteris rudis*. En bosque natural el número más alto de especies compartidas, cinco, se dio entre dos pares de localidades. Las altitudes a 400 m s.n.m.BN-1000 m s.n.m.BN, comparten especies como: *Adiantum urophyllum*, *Cyathea pallescens*, *Dennstaedtia dissecta*, *Diplazium chimboracense* y *Saccoloma elegans*. Las especies *B. occidentale*, *C. pallescens*, *Diplazium ambiguum*, *Diplazium melanosorum* y *Polybotrya altescandens* se compartieron entre las localidades 1000 m s.n.m.BN-2200 m s.n.m.BN.. Una lista con las especies exclusivas y compartidas registradas en el presente estudio se encuentra disponible en el Anexo 2.

De las 115 especies y morfoespecies de helechos terrestres registradas, 87 fueron exclusivas de alguna localidad. El 75% de las especies exclusivas se encuentran presentes a lo largo del gradiente de altitud BN y 25% se distribuyen a lo largo del gradiente de altitud BR. En la Figura 6, se muestra el número de especies exclusivas encontradas en cada localidad evaluada.

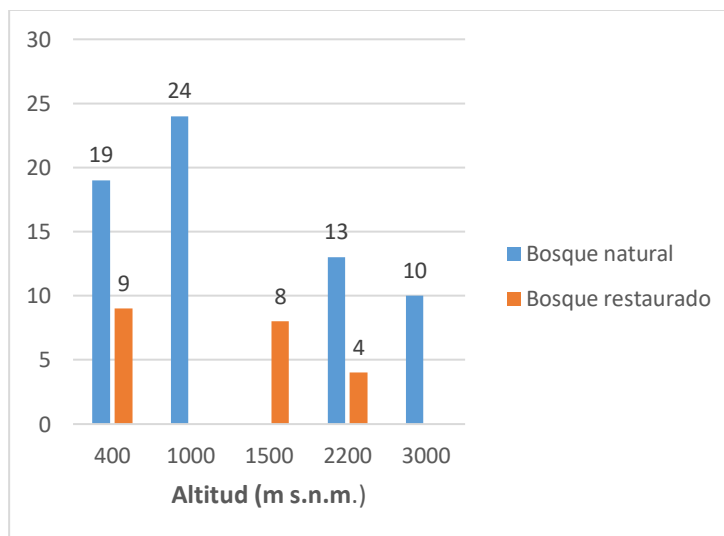


Figura 6. Número de especies exclusivas encontradas en las siete localidades y dos tipos de bosque evaluados.

El análisis de conglomerados generado para las 21 parcelas instaladas en bosque natural y restaurado distinguió los sitios con mayor similitud en cuanto a composición de especies (Figura 7). Por lo tanto, las parcelas tendieron a agruparse de acuerdo con cada localidad de estudio. No se observó un grupo específico del que procedan todas las localidades de bosque natural. Las parcelas ubicadas en Milpe y Silanche y las ubicadas en el Cedral y Peribuela permanecieron cercanas, pero exhibieron diferencias notables en su composición. Por su parte las parcelas de bosque restaurado sí partieron de un clado diferenciable y mostraron, además las

mayores similitudes en cuanto a composición de especies, principalmente en Santa Rosa y en dos parcelas ubicadas en Piedras Negras. El caso especial observado en PiedrasN2, se podría explicar por el alto número de especies que albergó (14), frente a siete y seis especies registradas en las parcelas PiedrasN1 y PiedrasN3 respectivamente.

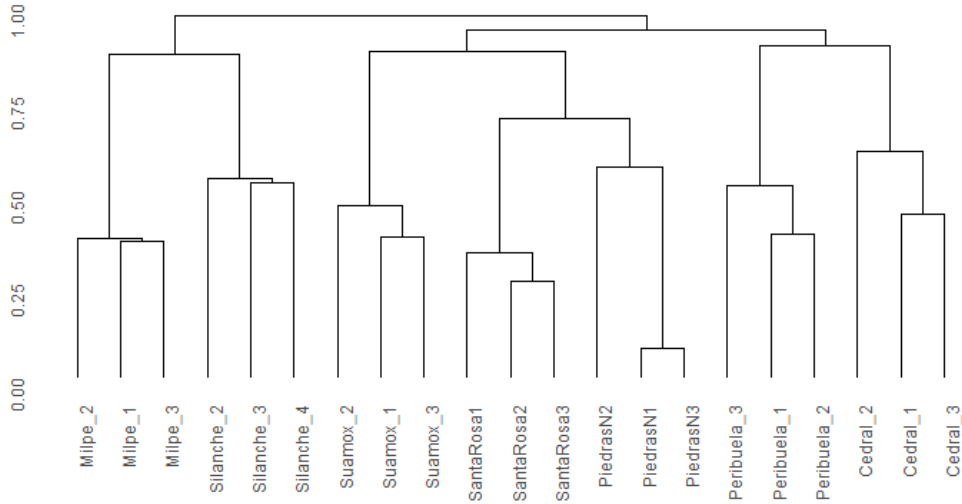


Figura 7. Dendrograma obtenido por análisis de conglomerados UPGMA de las dis-similitudes entre las 21 parcelas instaladas en bosque natural y restaurado. 1= dis-similitud completa y 0= ninguna dis-similitud.

Diversidad funcional

Análisis de la composición de rasgos funcionales

El primer rasgo funcional cuantitativo analizado, AFE, fue más alto a 1000 m s.n.m.BN y a 1500 m s.n.m.BR. Los valores máximos de LF se registraron a 400 m s.n.m.BN y a 1500 m s.n.m.BR. En el gradiente altitudinal de bosque restaurado, específicamente en la parcela PNegras_3, se presentaron valores CWM excepcionalmente altos para AFE y LF, los cuales se pueden atribuir a la especie *Hypolepis hostilis*. La presencia de indusio se mantuvo tanto para bosque natural como restaurado y para todas las parcelas evaluadas. Y, un tipo de rizoma erecto y disección de la lámina uno pinnada o pinnada pinnatifida fueron más comunes en los dos tipos de bosque. La Tabla 9 muestra los valores CWM calculados a nivel de parcela.

Tabla 9. Valores CWM para rasgos funcionales de helechos terrestres en siete localidades y dos tipos de bosque. Los rasgos funcionales evaluados son: AFE (cm^2g^{-1}), LF (cm), presencia de indusio o IND (1=presente, 0=ausente), 4) tipo de rizoma o TR (1=erecto, 2=cortamente rastrero, 3=largamente rastrero) y disección de la lámina o DL (1=entera, 2=uno pinada o pinada pinatífida, 3=dos o más pinada). BN=Bosque natural y BR=Bosque restaurado.

Tipo de bosque	Localidad	Altitud (m s.n.m.)	AFE	LF	IND	TR	DL
BN	Silanche_1	400	169,00	78,09	1	1	3
BN	Silanche_2	400	173,34	100,99	1	1	2
BN	Silanche_3	400	164,20	76,36	1	1	3
BN	Milpe_1	1000	215,68	69,35	1	1	2
BN	Milpe_2	1000	210,12	88,00	1	1	2
BN	Milpe_3	1000	227,15	61,44	1	1	2
BN	Cedral_1	2200	200,47	51,22	1	1	2
BN	Cedral_2	2200	198,48	44,87	1	1	2
BN	Cedral_3	2200	171,41	44,60	1	1	2
BN	Peribuela_1	3000	134,60	34,31	1	1	2
BN	Peribuela_2	3000	134,52	33,05	1	1	2
BN	Peribuela_3	3000	137,42	37,20	1	1	2
BR	Suamox_1	400	172,43	43,18	1	1	2
BR	Suamox_2	400	179,26	45,01	1	1	2
BR	Suamox_3	400	196,04	42,17	1	1	2
BR	PiedrasN_1	1500	256,56	45,56	1	1	2
BR	PiedrasN_2	1500	260,48	44,60	1	1	2
BR	PiedrasN_3	1500	311,91	109,28	1	1	2
BR	Sta_Rosa_1	2200	187,71	41,16	1	2	3
BR	Sta_Rosa_2	2200	198,78	35,37	1	2	3
BR	Sta_Rosa_3	2200	205,25	37,04	1	2	3

Patrones altitudinales en rasgos funcionales

En general, los CWM de rasgos funcionales cuantitativos de helechos terrestres mostraron patrones claros en relación a la altitud. El AFE, ya sea en bosque natural o restaurado, presentó una relación no lineal significativa. Los valores en este rasgo para bosque natural fueron más altos a 1000 m s.n.m. y más bajos hacia los extremos del gradiente. Mientras que, para bosque restaurado, el valor máximo de AFE fue registrado a 1500 m s.n.m. y los valores mínimos a 400 m s.n.m. y 2200 m s.n.m.. Los modelos cuadráticos generados explicaron la variación del AFE con respecto a la altitud hasta en 85% en bosque natural (Figura 8a) y hasta en 87% en bosque restaurado (Figura 8b). Por su parte, el rasgo funcional LF disminuyó de forma significativa a medida que aumentó la altitud (Figura 8c); tendencia que no se observó en LF de bosque restaurado (Figura 8d). El modelo cuadrático generado explicó el 86% de la variación de LF con respecto a la altitud en bosque natural (c).

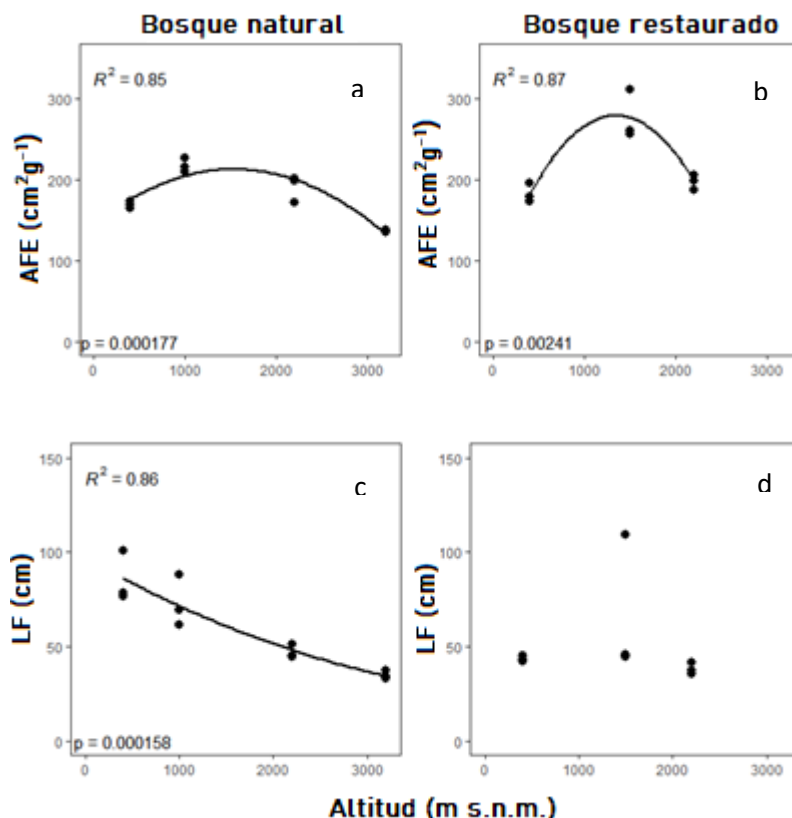


Figura 8. Valores CWM de AFE (a,b) y LF (c,d) y su relación con la altitud.

Análisis de la riqueza funcional

Los valores máximos de FRic se registraron a 1000 m s.n.m.BN y 400 m s.n.m.BR. Mientras que los valores más bajos se encontraron a 1500 m s.n.m. y 3000 m s.n.m. En la Tabla 10 se muestra un detalle con los resultados obtenidos para la riqueza funcional en cada localidad de estudio.

Tabla 10. Media y desviación estándar (SD) de la riqueza funcional calculadas para las siete localidades y dos tipos de bosque; BN= bosque natural, BR=bosque restaurado.

Tipo de bosque	Altitud (m s.n.m.)	FRic	
		Media	SD
BN	400	1,48	±0,56
BN	1000	6,31	±1,59
BN	2200	4,13	±2,84
BN	3000	0,88	±0,48
BR	400	4,67	±3,65
BR	1500	0,76	±0,93
BR	2200	2,03	±0,94

Patrones altitudinales de riqueza funcional

El índice de riqueza funcional (FRic) en bosque natural presentó un patrón en forma de joroba con picos en las localidades ubicadas a 1000 m s.n.m. y 2200 m s.n.m. El modelo cuadrático generado para bosque natural puede explicar el 57% de la variación de FRic con respecto a la altitud (Figura 9a). En bosque restaurado FRic no mostró relaciones significativas con la altitud, pero se observó que la localidad ubicada a 1500 m s.n.m. presentó el menor valor de FRic (Figura 9b).

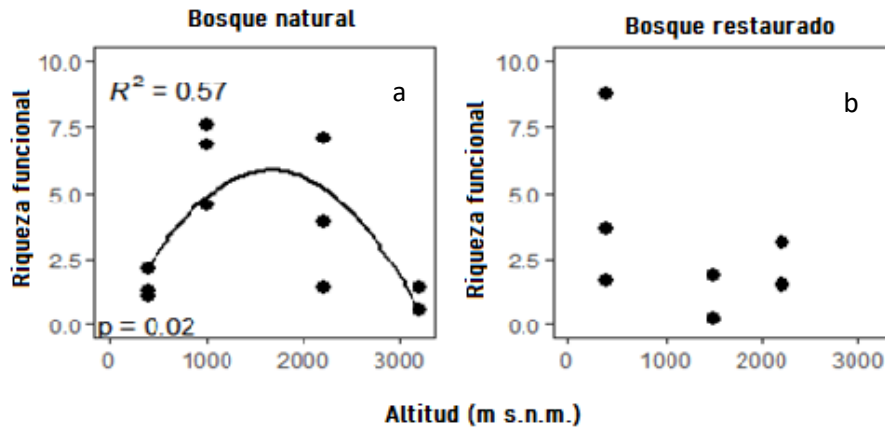


Figura 9. Patrones de riqueza funcional que exhiben los helechos terrestres a lo largo de un gradiente altitudinal, tanto en bosques naturales (Figura 9a) como restaurados (Figura 9b).

Biomasa aérea

Las estimaciones de biomasa aérea se realizaron para 72 especies, 51 de ellas distribuidas en hábitats naturales y 26 en hábitats restaurados. Un detalle con el número de individuos medidos y evaluados en cada localidad de estudio se encuentra disponible en el Anexo 3. La reserva total de biomasa aérea de helechos terrestres estimada para los dos tipos de bosque fue de 203539,37 Kg 400m⁻², de los cuales el 61% era biomasa de bosques naturales y el 39% de bosques restaurados. En orden de contribución, las familias taxonómicas que más biomasa aérea almacenaron a lo largo del gradiente altitudinal de bosque natural fueron: Dryopteridaceae, Blechnaceae y Cyatheaceae (Figura 10a); mientras que en el de bosque restaurado destacan las familias Blechnaceae, Cyatheaceae y Pteridaceae (Figura 10b).

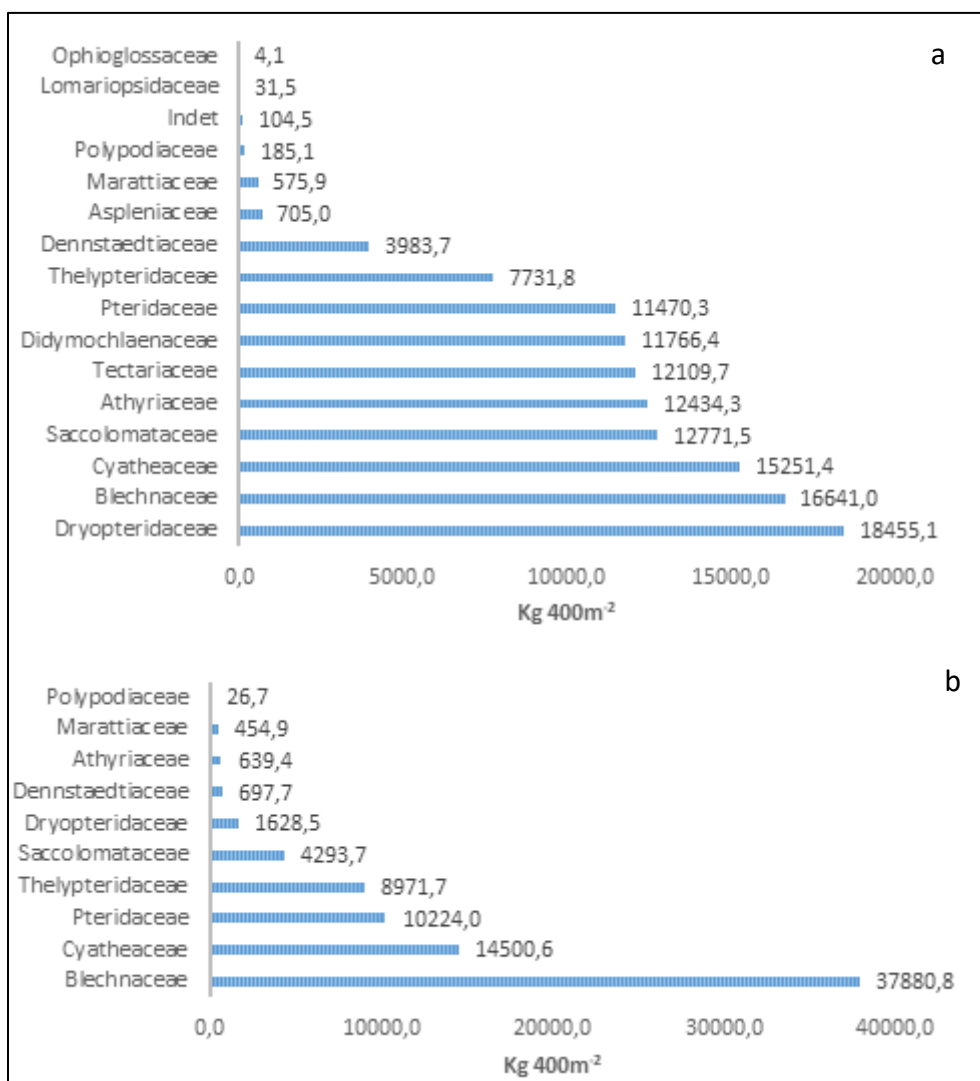


Figura 10. Cantidad de Kg 400m² de biomasa aérea almacenada en cada familia taxonómica de helechos terrestres presentes en (a) bosques naturales y (b) bosques restaurados.

La mayor biomasa aérea de helechos terrestres se encontró en las localidades ubicadas a 1000 m s.n.m.BN, 2200 m s.n.m.BR y 400m s.n.m.BR (Tabla 11). Mientras que los valores más bajos de almacenamiento se observaron a 3000 m s.n.m.BN, 400 m s.n.m.BN y 1500 m s.n.m.BR. Encontramos también que cada localidad de estudio se caracterizó por la presencia de especies que dominaron la biomasa aérea. Las tres especies que aportaron la mayor cantidad de biomasa en cada localidad de bosque natural representaron entre el 50% hasta 90% del total de biomasa aérea estimada (Tabla 12). Mientras que las tres especies que más biomasa aérea almacenaron en cada localidad de bosque restaurado representaron entre el 62% y 88% de las estimaciones totales de biomasa aérea (Tabla 12). Un detalle con las contribuciones hechas por todas las especies a la biomasa aérea total de helechos terrestres por localidad se encuentra disponible en el Anexo 4.

Tabla 11. Media y desviación estándar (SD) de la biomasa aérea, log biomasa (Kg 400⁻²), de helechos terrestres calculada para las siete localidades y dos tipos de bosque evaluados.

Tipo de bosque	Localidad	Altitud (m s.n.m.)	log biomasa (Kg 400 ⁻²)	
			Media	SD
BN	Silanche	400	3,74	±0,20
BN	Milpe	1000	4,27	±0,12
BN	Cedral	2200	3,83	±0,35
BN	Peribuela	3000	3,66	±0,58
BR	Suamox	400	3,87	±0,47
BR	P_Negras	1500	3,76	±0,31
BR	Sta_Rosa	2200	3,93	±0,09

Tabla 12. Tres especies de helechos terrestres con mayor biomasa aérea almacenada en cada localidad de estudio y el porcentaje de su contribución a la biomasa aérea total.

Tipo de bosque	Localidad	Altitud (m s.n.m.)	Especie	% contribución
BN	Silanche	400	<i>Saccoloma elegans</i>	39,2
			<i>Stigmatopteris sordida</i>	25,5
			<i>Diplazium macrophyllum</i>	22,7
BN	Milpe	1000	<i>Didymochlaena truncatula</i>	20,6
			<i>Pteris praestantissima</i>	15,0
			<i>Tectaria antioquoiana</i>	14,8
BN	Cedral	2200	<i>Diplazium melanosorum</i>	22,2
			<i>Cyathea xenoxyla</i>	21,1
			<i>Dennstaedtia cornuta</i>	13,9
BN	Peribuela	3000	<i>Blechnum occidentale</i>	32,2
			<i>Thelypteris rudiformis</i>	30,3
			<i>Polystichum lehmannii</i>	26,6
BR	Suamox	400	<i>Blechnum glandulosum</i>	56,8
			<i>Cyathea andicola</i>	15,6
			<i>Saccoloma elegans</i>	13,1

BR	PNegras	1500	<i>Blechnum occidentale</i>	71,3
			<i>Hypolepis hostilis</i>	12,6
			<i>Cyathea brunnescens</i>	4,8
BR	SantaRosa	2200	<i>Cyathea cf. brunnescens</i>	23,0
			<i>Pteris podophylla</i>	21,3
			<i>Thelypteris dentata</i>	18,2

Patrones altitudinales de biomasa aérea

No se encontraron relaciones lineales o cuadráticas significativa entre la biomasa aérea de helechos terrestres y la altitud en ninguno de los dos tipos de bosque evaluados (Figura 11). Tampoco se observaron patrones o tendencias a lo largo del gradiente estudiado. Sin embargo, de acuerdo con la Tabla 11, en bosque natural los valores de almacenamiento de biomasa fueron ligeramente más altos a 1000 m s.n.m. y ligeramente más bajos en los extremos del gradiente (Figura 11a). Mientras que, en bosque restaurado los valores máximos de almacenamiento de biomasa estuvieron a 400 m s.n.m. y 2200 m s.n.m. La localidad ubicada a 1500 m s.n.m. en este tipo de bosque presentó un valor de almacenamiento de biomasa ligeramente menor al resto de localidades (Figura 11b).

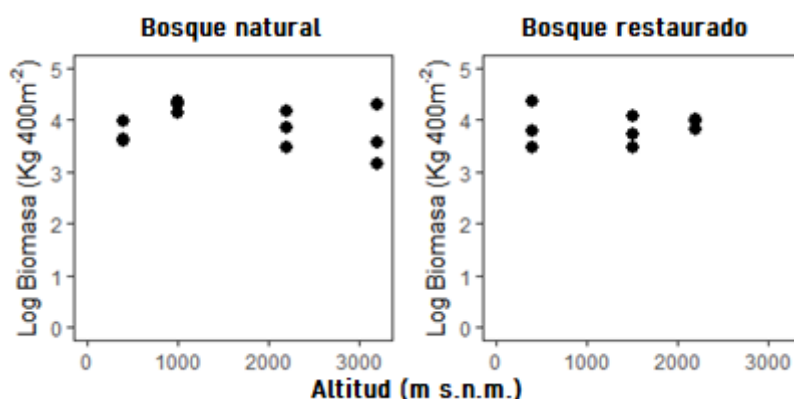


Figura 11. Relación entre la biomasa aérea de helechos terrestres y la altitud en bosques naturales (a) y restaurados (b).

Respuesta de los helechos terrestres al cambio de uso de suelo

La prueba de Kruskal Wallis encontró diferencias significativas para la riqueza de especies ($p < 0,047$), CWM de AFE ($p < 0,005$), CWM de LF ($p < 0,009$) y riqueza funcional ($p < 0,044$) en las localidades evaluadas. Mientras que la biomasa aérea no varió significativamente a lo largo del gradiente. Por otro lado, debido a falta de homocedasticidad no se probó diferencias significativas en la abundancia de especies entre las localidades de estudio.

Diversidad de especies y composición

En comparación con los bosques naturales, los bosques restaurados exhibieron menos familias, géneros y especies de helechos terrestres. Todas las familias taxonómicas identificadas en el presente estudio (16), se observaron en el gradiente de bosque natural; mientras que en el de bosque restaurado se observaron 11. Las familias que no se registraron en los hábitats restaurados fueron: Didymochlaenaceae (observada a 1000 m s.n.m.BN), Lomariopsidaceae (400 m s.n.m.BN), Ophioglossaceae (3000 m s.n.m.BN), Selaginellaceae (1000 m s.n.m.BN) y Tectariaceae (desde 400 m s.n.m.BN hasta 2200 m s.n.m.BN). Se encontró, además, que el número de géneros se redujo de 26 en bosque natural a 20 en bosque restaurado. Y que la riqueza de especies siguió una tendencia similar, mientras que cuatro localidades de bosque natural presentaron 87 spp., tres localidades de bosque restaurado presentaron 40 spp.

Así mismo, encontramos las más altas similitudes en la composición de especies entre los bosques restaurados. De todos los pares de localidades evaluados por el índice de Sorensen, las más altas puntuaciones se encontraron entre 400 m s.n.m.BR - 1500 m s.n.m.BR. y 1500 m s.n.m.BR - 2200 m s.n.m.BR.. Estos resultados fueron consistentes con los obtenidos a través del análisis de conglomerados; donde se observa que a escalas regionales los bosques restaurados tendieron a ser florísticamente más similares entre sí en comparación con los bosques naturales (ver Figura 7).

Al contrastar hábitats ubicados a la misma altitud, pero pertenecientes a bosques con diferentes usos de suelo, las respuestas de los helechos fueron más evidentes. Encontramos que, en comparación con sus referentes bosques naturales, la riqueza de helechos terrestres de bosques restaurados disminuyó, aunque en diferente magnitud. La localidad a 400 m s.n.m.BR presentó tres especies menos que la localidad a 400 m s.n.m.BN; mientras que la localidad 2200 m s.n.m.BR presentó 14 menos especies que la localidad a 2200 m s.n.m.BN. Los cambios en la riqueza en cada localidad de estudio y tipo de bosque se pueden observar en la Figura 12. Pese a que no se encontraron diferencias significativas en la abundancia de especies entre las localidades evaluadas, ésta aumento levemente en ciertas altitudes del gradiente de bosque restaurado. A 400 m s.n.m.BR se presentaron 45% más individuos que a 400 m s.n.m.BN y a 2200 m s.n.m.BR se observaron 44% más individuos que los registrados a 2200 m s.n.m.BN. Por otro lado, únicamente cuatro de las especies presentes a 400 m s.n.m.BN se registraron a 400m s.n.m.BR y solo cinco de las especies registradas a 2200 m s.n.m.BN se observaron a 2000 m s.n.m.BR. De acuerdo con el índice de Sorensen, la composición de especies de las localidades ubicadas a 400 m s.n.m.BR y 400 m s.n.m.BN fue similar en un 21%;

mientras que en las localidades 2200 m s.n.m.BR y 2200 m s.n.m.BN se alcanzó una similitud del 20%.

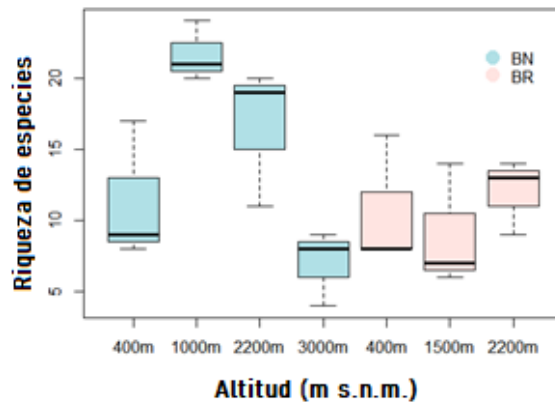


Figura 12 Diagramas de caja que comparan la riqueza y abundancia de helechos terrestres registrados en bosques naturales (BN) y bosques restaurados (BR), a lo largo de un gradiente altitudinal.

Rasgos funcionales

Generalmente encontramos valores CWM de AFE más altos en hábitats restaurados que en hábitats naturales. Los helechos terrestres encontrados en 1500 m s.n.m.BR fueron los que mayor AFE exhibieron en el estudio, desde 256,56 cm²g⁻¹ hasta 311,91 cm²g⁻¹. En la localidad ubicada a 400 m s.n.m.BR el AFE más alto fue 196,04 cm²g⁻¹; mientras que a 400 m s.n.m.BN fue 173,34 cm²g⁻¹. Por su parte, a 2200 m s.n.m.BR el máximo AFE fue 205,25 cm²g⁻¹ mientras que a 2200 m s.n.m.BN fue 200,47 cm²g⁻¹.

Además, encontramos que los valores CWM de LF tendieron a ser más bajos en los bosques restaurados. Los individuos presentes en ocho de las nueve parcelas instaladas en este tipo de bosque presentaron longitudes de fronda que oscilaron entre 35,37cm y 45,56 cm. Un caso excepcional se presentó en una parcela ubicada a 1500m s.n.m.BR, donde se encontró el LF más alto de las siete localidades evaluadas, valor atribuible únicamente a la especie *H. hostilis*. Tras analizar localidades ubicadas en la misma altitud, pero pertenecientes a bosques diferentes encontramos que, a 400m s.n.m.BR el valor máximo de LF fue 45,01 cm, mientras que LF a 400m s.n.m.BN alcanzó 100,99 cm. Por su parte, a 2200 m s.n.m.BR el valor más alto de LF fue 41,16 cm; mientras que a 2200 m s.n.m.BN fue 51,22 cm. Los cambios en CWM de AFE y CWM de LF en cada localidad de estudio y tipo de bosque se pueden observar en la Figura 13.

Los ensamblajes de helechos terrestres de bosques restaurados y los de bosques naturales conservaron el indusio a lo largo del gradiente altitudinal. Los rizomas erectos dominaron seis de las siete localidades evaluadas y de forma similar, una disección de la lámina uno pinnada o pinnada pinatífida fue la mejor registrada en los dos tipos de bosque. Específicamente en la localidad ubicada a 2200m s.n.m.BR se encontró una fuerte tendencia hacia los rizomas cortamente rastreros y frondas

con disección laminar dos o más pinnada (ver Tabla 9). Este cambio ha sido el único identificado en bosques restaurados con respecto a rasgos funcionales categóricos.

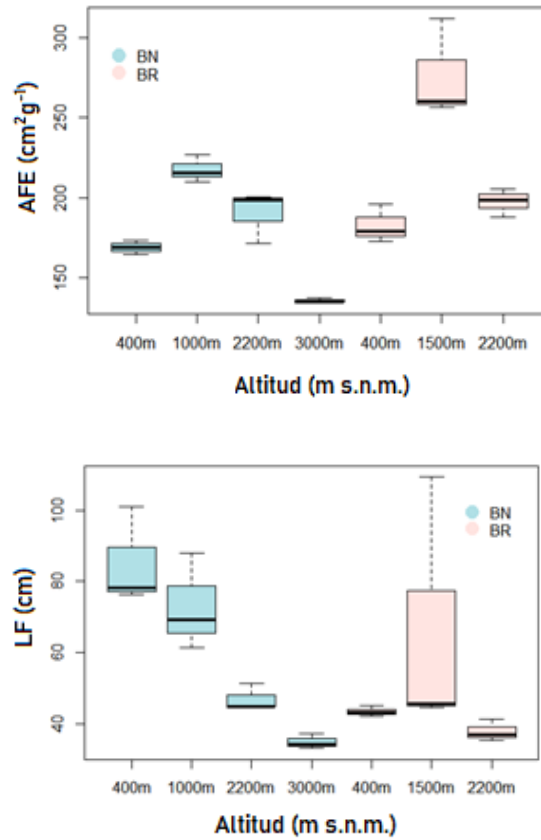


Figura 13. Diagramas de caja que comparan las medias ponderadas comunitarias (CWM) de AFE y LF de helechos terrestres registrados en bosques naturales (BN) y bosques restaurados (BR).

Diversidad funcional

Riqueza funcional (FRic): La riqueza funcional varió de forma significativa entre las localidades de estudio. FRic en bosque restaurado fue más alto a 400 m s.n.m.BR y disminuyó a 1500 m s.n.m.BR y a 2200 m s.n.m.BR. Estas tendencias difirieron de las encontradas en bosques naturales, donde a 400 m s.n.m.BN se encontró uno de los valores más bajos para este índice; mientras que a 2200 m s.n.m.BN uno de los más altos. Los cambios en el índice FRic en cada localidad de estudio y tipo de bosque se pueden observar en la Figura 14.

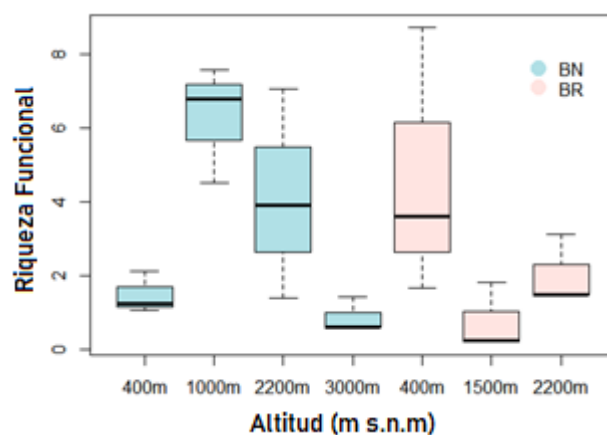


Figura 14. Diagrama de cajas que compara las métricas de diversidad funcional estimadas para siete localidades de estudio, ubicadas en bosques naturales y restaurados a lo largo de un gradiente altitudinal.

Biomasa aérea

No se encontraron diferencias significativas en la biomasa aérea almacenada por las localidades de bosque natural y restaurado evaluadas (Figura 15). Pero donde sí se encontraron variaciones importantes, fue en la identidad de las especies que almacenaron biomasa en cada localidad. Por ejemplo, a 400m s.n.m.BR observamos que las especies *Blechnum glandulosum*, *Cyathea andicola* y *Saccoloma elegans* fueron las que más biomasa almacenaron; mientras que a 400m s.n.m.BN destacan las especies *S. elegans*, *Stigmatopteris sordida* y *Diplazium macrophyllum*. Por otro lado, a 2200m s.n.m.BR una mayor proporción de biomasa se almacenó en las especies *Cyathea brunnescens*, *Pteris podophylla* y *Thelypteris dentata*; mientras que en la misma altitud de bosque restaurado la mayor proporción de biomasa se almacenó en las especies *Diplazium melanosorum*, *Cyathea xenoxyla* y *Dennstaedtia cornuta* (ver anexo 4).

Así mismo, encontramos diferencias en la cantidad de biomasa almacenada por las especies compartidas entre bosques naturales y restaurados. El bosque natural ubicado a 400 m s.n.m. almacenó 38% menos biomasa en *S. elegans*, 91% menos biomasa en *P. osmundacea* y 75% más biomasa en *Alsophyla. cuspidata* que el bosque restaurado de la misma altitud. Mientras que el bosque natural ubicado a 2200m s.n.m.BN almacenó 80% menos biomasa en *D. cornuta* y 81% más biomasa en *B. occidentale* que el bosque restaurado de la misma altitud.

Encontramos, además que los conjuntos de helechos de hábitats restaurados y los de hábitats naturales almacenaron valores muy distintos de biomasa en especies arborescentes. A 400 m s.n.m.BR, las dos especies de helechos arborescentes registradas, *C. andicola* y *A. cuspidata*, almacenaron el 17% del total de biomasa estimada a escala local. Mientras la única especie arborescente encontrada a 400 m s.n.m.BN, *A. cuspidata*, almacenó tan solo el 0,90% del total de biomasa calculada para la localidad. Por su parte, a 2200 m s.n.m.BR las especies *Cyathea cf. brunnescens* y *Cyathea brunei* almacenaron el 25% del total de biomasa estimada a escala local; mientras que a 2200 m s.n.m.BN siete especies diferentes de helechos

arborescentes almacenaron cerca del 40% de la biomasa total de la localidad (ver Anexo 4). Por lo tanto, de acuerdo con lo observado en el presente estudio las reservas de biomasa que se almacenan en helechos arborescentes de bosques restaurados pueden seguir dos posibilidades: aumentar como sucedió a 400m o disminuir como a 2200m.

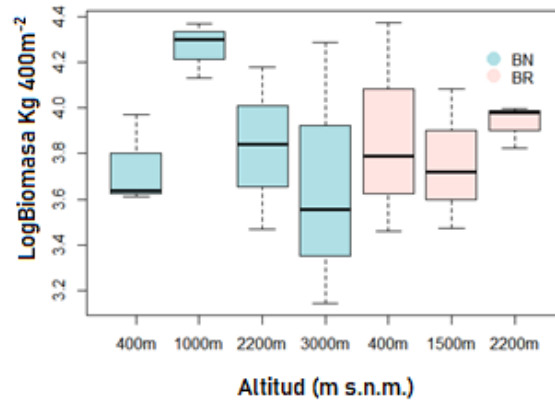


Figura 15. Diagrama de caja que compara los valores de biomasa aérea estimados en cada localidad de estudio y tipo de bosque.

CAPÍTULO IV: DISCUSIÓN

Diversidad de especies de helechos

Riqueza de especies y patrones altitudinales

El total de especies registradas en el presente estudio (115), representa alrededor del 8% de la riqueza total de helechos del Ecuador (Neill, 2012). Considerando que este número de especies se registró en un área de muestreo limitada (total de 8400m²) e incluyó solamente especies terrestres, el gradiente altitudinal estudiado resguardaría una notable fracción de la flora pteridológica del país. De acuerdo con la riqueza pronosticada por el estimador Chao1 y como se pudo observar en las curvas de extrapolación de especies (Figura 4), aún no se ha alcanzado la riqueza real de cada localidad. Sin embargo, el número de especies detectadas en la mayoría de las localidades de bosque natural y restaurado supera el 80%, lo que sugiere un muestreo satisfactorio. Únicamente las localidades ubicadas a 400 m s.n.m.BN y 400 m s.n.m.BR mostraron valores inferiores al 80% de las especies pronosticadas, debido a la importante proporción de especies raras o poco frecuentes que presentaron. Este bajo número de individuos por especie a bajas altitudes se ha reportado también en otros estudios y podría estar vinculado a una reducción en la disponibilidad de nichos para los helechos en estas localidades (Kluge y Kessler, 2011).

Salazar et al., (2013), reportaron una riqueza de 164 (Pichincha) y 91 (Napó) especies de helechos terrestres en dos gradientes altitudinales de bosque natural en Ecuador, el primero se ubicó entre las altitudes 400 m s.n.m. a 3600 m s.n.m. y el segundo entre las altitudes 400 m s.n.m. a 4000 m s.n.m.. Estas cifras de riqueza superan a la observada en bosque natural del presente estudio (87spp.), pero se podrían explicar por diferencias en el área de muestreo; las mismas que fueron mayores en la investigación de Salazar et al., (2013). Sin embargo, otros estudios regionales llevados a cabo a lo largo de amplios gradientes altitudinales han registrado muchas menos especies de helechos terrestres. Por ejemplo, Carvajal-Hernández y Krömer en 2015, en un gradiente altitudinal en México ubicado entre 20m hasta 3500m reportaron 79 especies, mientras que Hernández-Rojas en 2018 reportaron 74 especies entre 30m y 3000m en el mismo país, Watkins et al., 2006 en Costa Rica desde 20m hasta 2900m registraron 69 especies y Nervo et al., 2016 observaron 81 especies entre 5m a 1400m en Brasil. Estos datos destacarían la importancia que las montañas tropicales, especialmente aquellas cercanas al ecuador, tienen para la diversidad de helechos global (Moran, 1995).

El patrón altitudinal de riqueza en bosque natural encontrado en esta investigación presentó indudablemente forma de joroba con un pico entre las localidades ubicadas a 1000 m s.n.m. y 2200 m s.n.m. (ver Figura 5a). Este patrón unimodal ha sido el más comúnmente documentado para conjuntos de helechos epífitos y terrestres, tanto en estudios a nivel local como regional (Salazar et al., 2013, Watkins et al., 2006 y Kessler, 2001). Se ha encontrado que en los helechos, los principales impulsores de esta forma de patrón son los efectos combinados de variables climáticas como temperatura, precipitación y cobertura de nubes (Kessler et al., 2011; Salazar et al., 2013). Generalmente, la máxima riqueza de helechos se observa en altitudes medias donde la humedad es alta y la temperatura moderada. Mientras que la reducción en el número de especies en los extremos del gradiente está posiblemente influenciada por la baja disponibilidad de agua en altitudes inferiores y por las bajas temperaturas en altitudes superiores (Kessler et al., 2011; Kluge et al., 2006). Carvajal-Hernández et al., (2017), observaron que, a lo largo de un gradiente altitudinal en México, los bosques naturales, secundarios y disturbados siguieron patrones de riqueza relativamente similares, con picos y descensos en las mismas altitudes. Sin embargo, para el presente estudio reportamos una completa ausencia del patrón en forma de joroba a lo largo del gradiente de bosque restaurado (ver Figura 5b). Probablemente debido a que la relación entre la riqueza y la altitud depende en gran medida de las condiciones locales (Bommarez, 2020); como por ejemplo nutrientes del suelo, el drenaje y la apertura del dosel (Jones, et al., 2006). De acuerdo con Marini et al., (2011), la alteración del patrón altitudinal en este grupo se pueden relacionar a efectos interactivos entre el clima e impactos derivados del cambio de uso de suelo. Así como a una posible baja heterogeneidad ambiental que ciertos hábitats tropicales en regeneración tardan en superar (Chazdon, 2003).

Diversidad beta

Carvajal-Hernández et al., 2014, encontraron que los bosques que se recuperan de las perturbaciones pueden mantener un grado de representatividad de la pteridoflora original. Durante su investigación encontraron que los bosques con mayor tiempo de regeneración son similares hasta en 68% a sus ecosistemas de referencia. Los bosques restaurados evaluados en este estudio presentaron una similitud florística con los bosques naturales de hasta un 21%, valor obtenido tras comparar las localidades 400 m s.n.m.BN - 400 m s.n.m.BR. Se ha demostrado que el tiempo es un factor clave en la restauración de los ecosistemas y que la composición de especies es uno de los atributos ecológicos que más tarda en recuperarse (Crouzeilles et al., 2016). Por ejemplo, de acuerdo con Newmaster et al., (2011), solo en un plazo de 50 años un bosque restaurado podría recuperar la mitad de las especies arbóreas de un bosque natural equivalente. Debido a ello, no es sorprendente que la localidad con más tiempo de regeneración, Suamox de aprox. 14 años, presente la mayor similitud con su ecosistema de referencia y que la similitud aún sea baja.

Los resultados obtenidos también revelaron que los bosques restaurados son florísticamente más similares entre sí que los bosques naturales. Según el índice de Sorensen, la máxima similitud entre bosques restaurados fue de 35%, mientras que las localidades de bosque natural alcanzaron una similitud máxima de 18%. Estos

resultados son consistentes con el análisis de conglomerados (ver Figura 7), el cual distinguió a los sitios de bosque restaurado como los que presentaron una mayor similitud en su composición de especies. Estudios previos han destacado que los conjuntos de helechos tropicales ubicados en bosques naturales, exhiben un alto recambio de la composición de especies en relación a la variación ambiental (Costa et al., 2019). Probablemente los bajos valores de similitud florística de bosque natural que reportamos, se podrían explicar en parte por la alta heterogeneidad climática y topográfica que muestran las montañas de los Andes tropicales (Tovar et al., 2013); así como por las fuertes preferencias ambientales que tienen los helechos en las escalas más locales (Kluge y Kessler, 2011b). Por su parte, debido a que los bosques restaurados evaluados aún se encuentran en etapas tempranas de recuperación podrían ser estructuralmente menos complejos y compartir especies generalistas de abundancias considerables, que aumenten los niveles de homogenización florística a escalas regionales (Rother et al., 2019). Una de las especies que pudo contribuir a esta tendencia fue *Hipolepys hostilis*, bien representada a lo largo del gradiente de bosque restaurado, desde 400m s.n.m.BR hasta 2200m s.n.m.BR. Sin embargo, se espera que a lo largo del proceso de sucesión natural las localidades restauradas se conviertan estructuralmente más complejas, con una mayor heterogeneidad ambiental y florística (Newmaster et al., 2011).

Diversidad funcional

Rasgos funcionales y patrones altitudinales

Se encontró que, en los hábitats naturales los CWM de rasgos funcionales continuos variaron significativamente con los cambios en la altitud. El patrón de AFE de helechos terrestres mostró una ligera curva jorobada, con los valores más altos a 1000 m s.n.m. y los más bajos valores en la altitud superior a 3000 m s.n.m. (ver Figura 8a). Estos resultados son consistentes con dos estudios previos realizados a lo largo de gradientes similares en la misma región, los cuales mostraron que el AFE de árboles y el de lianas decrece de forma significativa con la altitud (Bommaréz, 2020; Meeussen, 2017). Las tendencias de AFE encontradas en los helechos terrestres reflejarían estrategias de uso de recursos distintas a lo largo del gradiente; tendencias adquisitivas y de rápida rotación de biomasa en altitudes medias y tendencias conservadoras en especies de alta longevidad en la máxima altitud (Hernández-Calderón et al., 2014). De acuerdo con Meeussen (2017), la disminución del AFE en altas altitudes podría ser el resultado de adaptaciones de las especies a condiciones ambientales más difíciles como, por ejemplo, bajas temperaturas o suministro insuficiente de nutrientes comúnmente observados en las montañas tropicales de gran altitud. Con respecto a la longitud de la fronda (LF), durante la presente investigación se ha observado que disminuye de forma significativa con la altitud (ver Figura 8c). De acuerdo con Arens y Baracaldo, (2000), los helechos que compiten por luz en ambientes sombreados y húmedos tienden a desarrollar estructuras más largas y amplias con el fin de maximizar la captura de recursos. Mientras que los ambientes con condiciones climáticas extremas, en altas altitudes, tenderían a ensamblar helechos con frondas reducidas con el fin de tolerar el stress y evitar daños físicos asociados al aumento en la radiación y otras restricciones abióticas (Creese et al., 2011).

Por otro lado, el patrón altitudinal CWM de AFE de bosque restaurado también mostró una curva en forma de joroba, pero a diferencia del patrón observado en bosque natural esta curva fue más alta y pronunciada, con un pico en la localidad ubicada 1500 m s.n.m.. En estudios anteriores, el AFE demostró ser variable a lo largo de gradientes altitudinales conservados (Bommaré, 2020) y también a lo largo de gradientes altitudinales en regeneración (Campetella et al., 2011), lo que respalda los resultados de este estudio. Los altos valores de AFE encontrados en los bosques restaurados son comunes de ecosistemas en primeras etapas de regeneración y podrían ser importantes para mejorar la adquisición de recursos y para impulsar el rápido crecimiento de las especies (Garnier et al., 2004b). Por otro lado, los valores CWM de LF de bosques restaurados, se alteraron profundamente en cada nivel altitudinal, lo cual podría explicar la pérdida de una relación significativa con la altitud.

Los ensamblajes de helechos terrestres de bosques restaurados y los de bosques naturales conservaron el indusio a lo largo del gradiente altitudinal; lo que indicaría que para ambos tipos de bosque la protección de las esporas es primordial (Dai et al., 2020). Por otro lado, los rizomas erectos dominaron en seis de las siete localidades evaluadas y de forma similar, una disección de la lámina uno pinnada o pinnada pinatífida fue en general mayormente registrada. Una alta predominancia de los rizomas erectos podría reflejar la competencia por el espacio y por la luz (Kluge y Kessler, 2007). Pero cabe la posibilidad que la poca variabilidad en los rasgos categóricos a lo largo del gradiente y entre los tipos de bosque se deba a que el estudio se enfoca únicamente en helechos terrestres, lo que conduce a una disminución en la variabilidad de los rasgos morfológicos (Carvajal-Hernández et al., 2018). Específicamente en la localidad ubicada a 2200m s.n.m.BR se encontró una fuerte tendencia hacia los rizomas cortamente rastreros y frondas con disección laminar dos o más pinnada. Una mayor disección en la fronda de los helechos permitiría una mejor disipación de calor y los rizomas rastreros pueden reflejar la predisposición de las especies para alcanzar microhábitats óptimos (Creese et al., 2011; Kluge y Kessler, 2007). Por lo tanto, la presencia de estos rasgos funcionales podría indicar que a 2200m s.n.m.BR las especies de helechos terrestres se han tenido que adaptar a condiciones ambientales poco favorables, probablemente relacionadas a un mayor ingreso de luz al sotobosque.

Riqueza funcional y patrones altitudinales

La riqueza funcional, representa el volumen funcional que ocupan los rasgos de una comunidad sin tomar en cuenta las abundancias de sus especies (Villéger et al., 2008). El patrón de riqueza funcional observado en el gradiente altitudinal de bosque natural mostró forma de joroba (ver Figura 9a); semejante al patrón de riqueza de especies detectado para el mismo tipo de bosque (ver Figura 5a). El patrón en forma de joroba de diversidad funcional y una relación positiva con la riqueza de especies se ha documentado en estudios previos para conjuntos de helechos en gradientes de altitud en Costa Rica (Kluge y Kessler, 2011a) y México (Carvajal-Hernández et al., 2018). Si bien parece lógico que una mayor riqueza de especies permitiría encontrar un mayor espectro de rasgos (Díaz y Cabido, 2001); se ha documentado también que la riqueza funcional en ciertas ocasiones puede ser independiente del número de taxones (Mayfield et al., 2010). De acuerdo al patrón

observado, la mayor riqueza funcional se encuentra en las altitudes medias del gradiente (1000 m s.n.m. y 2200 m s.n.m); lo cual indica que en estas localidades los helechos terrestres ocupan un mayor nicho funcional (Mouchet et al., 2010). Las condiciones de alta humedad y temperatura moderada que presentan las altitudes medias de las montañas tropicales ofrecen el hábitat óptimo para las especies de helechos, por lo que no son limitantes para su supervivencia (Kluge et al., 2006). Bajo estas condiciones, según Kluge y Kessler, 2011a, las interacciones competitivas gobiernan y se favorece el ensamblaje de especies de helechos con rasgos funcionales diferentes. Por otro lado, en los extremos del gradiente se observó un agrupamiento de especies dentro del espacio funcional, reconocible por una riqueza funcional menor (Laliberté y Legendre, 2010). Esto podría sugerir que la baja disponibilidad de agua en las partes inferiores del gradiente y bajas temperaturas en las partes más altas, actúan como un filtro ambiental (Kluge y Kessler, 2011a). Por lo cual, en estas localidades solo un espectro estrecho de rasgos funcionales podrían ser los óptimos para la supervivencia bajo condiciones estresantes.

Por otro lado, la riqueza funcional de bosque restaurado no presentó un patrón altitudinal significativo con la altitud (ver Figura 9b). A lo largo de este gradiente se encontraron bajos valores de riqueza funcional específicamente a 1500 m s.n.m. y a 2200 m s.n.m., lo que podría sugerir una agrupación en las estrategias funcionales de las especies en estas localidades (Villéger et al., 2008). Mientras que, a 400 m s.n.m. se observaron altas puntuaciones para este índice, lo que se interpretarían como alta diferenciación en las estrategias funcionales (Villéger et al., 2008). Se ha reportado que la riqueza funcional puede aumentar con la edad de la restauración (Jing et al., 2019); por lo tanto, una mayor riqueza funcional a 400 m s.n.m. se podría explicar por el mayor tiempo de restauración que presenta esta localidad (aprox. 14 años). Una mayor variedad de rasgos en la localidad de restauración más antigua podría indicar la recuperación de especies que llenan nichos funcionales que posiblemente aún no se encuentran disponibles en hábitats en etapas tempranas de restauración (Derhé et al., 2016).

Biomasa

Biomasa aérea y patrones altitudinales

La biomasa aérea de helechos terrestres de bosque natural no mostró un patrón significativo con la altitud (Figura 11a). Este resultado difiere de los hallazgos de Kessler et al., (2014), quienes documentaron para el mismo grupo, un patrón en forma de joroba a lo largo de un gradiente altitudinal conservado en los Andes ecuatoriales orientales. De acuerdo con los autores, el patrón jorobado pudo ser ocasionado en parte por la presencia de más individuos de mayor tamaño que contribuyeron con mayores cantidades de biomasa a la parte media del gradiente. La ausencia de un patrón similar para esta investigación podría deberse a que la metodología planteada para este estudio solo incluyó biomasa aérea y no se evaluó la biomasa de los rizomas y tampoco incluyó el muestreo de individuos de helechos arborescentes adultos. Es decir, en el presente estudio existe un sesgo en la estimación de la biomasa aérea específicamente para 1000 m s.n.m. y 2200 m

s.n.m.BN, altitudes donde las especies de helechos arborescentes alcanzan una alta diversidad (Ramírez-Barahona et al., 2011). De acuerdo con Hanif et al., (2019), el almacenamiento de biomasa también puede verse influenciado por varios factores, incluyendo variables ambientales como las propiedades del suelo. La ausencia de un patrón en forma de joroba, similar al encontrado por Kessler et al., (2014), pudo estar ocasionado además por diferencias entre los tipos de suelo de la región andina occidental y la región andina oriental. Mientras en nuestra área de estudio, andina occidental, desde los 400 m s.n.m. hasta los 2200 m s.n.n.m. dominan los suelos de tipo andosoles (Bommarez, 2020); en las montañas de la región andina oriental desde los 500 m s.n.m. hasta los 1000 m s.n.m. los suelos son de tipo Ferrasoles y los sitios ubicados entre 1500 m s.n.m. y 2000 m s.n.m. presentan suelos de tipo Cambisoles (Unger et al., 2010). Se ha demostrado que el cambio en el tipo de suelo y por ende de propiedades del suelo, contribuye a la variación de la biomasa almacenada por comunidades de plantas a lo largo de gradientes altitudinales (Unger et al., 2012), sin embargo de acuerdo a nuestro conocimiento esta tendencia se ha reportado únicamente para árboles.

Los patrones altitudinales de biomasa en forma de joroba, con máximos valores en altitudes medias, se han observado con frecuencia en árboles tropicales de hábitats naturales (Ensslin et al., 2015); aunque también se ha reportado para el estrato arbóreo patrones decrecientes (Kessler et al., 2014), o crecientes con la altitud (Culmsee et al., 2010). De acuerdo con Carvalhais et al., (2014), las tasas de crecimiento se dan bajo condiciones de abundante agua y suelos ricos en nutrientes lo que tiende a favorecer una alta biomasa. Mientras que los ecosistemas con condiciones extremas de temperatura o los que presentan déficits hídricos, podrían limitar el tamaño de las plantas y/o aumentar la mortalidad y por ende reducir la biomasa. No obstante, dado que gran parte de la información antes expuesta proviene de estudios sobre el estrato arbóreo y que la biomasa de árboles y helechos puede mostrar patrones contrastantes en el mismo gradiente altitudinal (Kessler et al., 2014), existe la posibilidad que el almacenamiento de biomasa de helechos terrestres se determine por diferentes factores o que estos influyan de forma diferente sobre la biomasa de los helechos.

Por otro lado, se observó que la biomasa aérea de helechos terrestres de bosque restaurado tampoco se relacionó de forma significativa con la altitud (ver Figura 11b). En un estudio regional Ensslin et al., (2015), encontraron que los cambios en el uso del suelo alteran las reservas de carbono de todos los estratos forestales (árboles, arbustos y hierbas) en cada nivel altitudinal con implicaciones para sus patrones altitudinales. Sin embargo, al no encontrar un patrón altitudinal significativo para la biomasa de helechos terrestres en bosque natural, no podemos asumir que el cambio de uso del suelo afectó a este atributo en las escalas regionales.

Respuesta de los helechos terrestres al cambio del uso del suelo

Diversidad de especies

Riqueza y composición de especies

La riqueza de especies de helechos terrestres mostró diferencias significativas entre las localidades de estudio y por lo general se encontraron menos especies en bosques restaurados que en bosques naturales. En comparación a sus referentes bosques naturales, las localidades ubicadas a 400m s.n.m.BR y 2200m s.n.m.BR, exhibieron 14% y 44% menos especies de helechos terrestres respectivamente. Si bien estas pérdidas desiguales en la riqueza se podrían explicar por el mayor tiempo de restauración de la localidad a 400m s.n.m.BR; también podrían estar ocasionadas por la severidad con la que el cambio del uso del suelo actúa en determinados ecosistemas (Crouzeilles et al., 2016; Peters et al., 2019). Carvajal-Hernández y Krömer, 2015, encontraron que en comparación a los bosques naturales, los bosques secundarios y perturbados ubicados entre 1500m s.n.m. y 2500m s.n.m. presentaron hasta 70% menos especies. Estas pérdidas abruptas en la riqueza de helechos se vincularían a la transformación de los bosques húmedos montañosos; así como a la preferencia de muchas especies de helechos por la complejidad ambiental que solo estos ecosistemas, sin alteraciones importantes, pueden brindar (Barthlott et al., 2001).

Los cambios en la apertura del dosel, muy comunes en los ecosistemas alterados, influyen en la composición y diversidad de helechos terrestres (Zhang et al., 2015). La mayor entrada de luz al suelo del bosque y menor humedad de estos ambientes, favorecen el establecimiento de especies de helechos tolerantes a la sequía y limitan a aquellas muy dependientes de la humedad (Dai et al., 2020). Durante esta investigación hemos encontrado a los géneros *Blechnum*, *Thelypteris*, *Hypolepis*, *Pteris* y *Cyathea* como los mejor representados, en términos de abundancia, a lo largo del gradiente altitudinal de bosque restaurado. En general, las especies de estos géneros observadas (ver Tabla 6), necesitan requisitos ambientales mínimos para el establecimiento de sus poblaciones, se aclimatan a situaciones estresantes y se han asociado con frecuencia a ambientes antropizados (Itow, 1990; Mehltreter et al., 2010; Paciencia y Prado, 2005). Sin embargo, se ha encontrado que ciertas especies presentes en bosques naturales han colonizado los bosques restaurados, aunque en abundancias contrastantes. Por ejemplo, la especie *Polybotrya osmundacea* tuvo una abundancia de 17 individuos a 400m s.n.m.BN mientras que a 400m s.n.m.BR presentó tres individuos. Se ha reportado que las especies del género *Polybotrya*, al igual que la gran mayoría de Dryopteridaceas, ocurren con preferencia en áreas sombreadas y de bosques maduros (Moran, 1987). Por lo tanto, su presencia en bosque restaurado podría dar indicios de recuperación de ciertas condiciones abióticas favorables para el establecimiento de conjuntos de helechos más especializados.

Diversidad funcional

Rasgos funcionales

Los CWM de rasgos funcionales tanto de AFE como de LF mostraron diferencias significativas entre las localidades evaluadas. En comparación a los

bosques naturales, los bosques restaurados presentaron valores CWM de AFE más altos y valores CWM de LF en general más bajos. De acuerdo con Zhang et al., (2017), la alta disponibilidad de luz y limitaciones en la disponibilidad de agua que muestran los hábitats en las primeras etapas sucesionales, permiten la persistencia de especies de helechos con alta capacidad fotosintética y alta eficiencia en el uso de nutrientes y recursos. Se espera que un alto AFE mejore la captura de luz, el enfriamiento de las hojas, el intercambio de gases y que permita una alta capacidad fotosintética en las especies de plantas (Poorter et al., 2009). A pesar de esto, no todos los estudios previos sobre helechos que viven en hábitats contrastantes de luz y humedad reportan diferencias significativas en el AFE (Seral et al., 2017; Zhu et al., 2016). Esto quizá indicaría que el AFE, por sí solo, no es capaz de explicar la eficiencia en la adquisición y uso de recursos de las especies de hábitats no naturales y se debería evaluar otros rasgos funcionales laminares complementarios. Por otro lado, Creese et al. (2011), encontraron que los helechos de hábitats menos húmedos y abiertos tienden a desarrollar frondas más cortas, como una posible adaptación para una conductividad hídrica eficiente. En este estudio, las frondas pequeñas fueron el patrón predominante del gradiente de bosque restaurado, aunque reportamos también un rasgo extremo a 1500 m s.n.m. de la especie *H. hostilis*. Ciertas especies del género *Hypolepis*, a pesar de su gran tamaño, se han identificado como morfológicamente adaptadas para ser eficientes en la conductividad, consumo y regulación de la pérdida de agua; debido a ello con frecuencia se las asocia a ambientes perturbados y xéricos (Carvajal-Hernández et al., 2017; Mehlreter et al., 2010).

Riqueza funcional

La riqueza funcional varió de forma significativa entre las localidades evaluadas. En comparación con los referentes bosques naturales, los bosques restaurados evaluados presentaron valores para este rasgo profundamente modificados. Estudios anteriores han documentado que FRic, es sensibles a las perturbaciones en una amplia gama de taxones, como escarabajos (Derhé et al., 2016), aves (Cosset y Edwards, 2017), peces (Leitão et al., 2018), entre otros grupos incluyendo plantas del sotobosque (Jing et al., 2019). Se espera que a medida que aumente la intensidad del uso de la tierra la riqueza funcional disminuya como resultado de una intensificación del filtrado ambiental (Pakeman, 2011). Los valores más bajos de FRic a 1500 m s.n.m.BR y a 2200 m s.n.m.BR encontrados en esta investigación, podrían sugerir, por un lado, la persistencia de restricciones abióticas capaces de seleccionar especies de helechos con un conjunto estrecho de rasgos en etapas tempranas de restauración, o que las restricciones abióticas después de las perturbaciones se intensifican en las partes medias del gradiente (Carvajal-Hernández et al., 2018). Un FRic marcadamente mayor que el presentado en la localidad 400 m s.n.m.BR sugiere que muchos nichos están siendo ocupados por la comunidad (Mouchet et al., 2010). Sin embargo, se debe tener en cuenta que FRic puede verse muy influenciado por especies raras o poco frecuentes con rasgos funcionales extremos (Laliberté y Legendre, 2010); probablemente las especies de helechos compartidas entre bosques naturales y bosques restaurados contribuyeron a inflar este índice en esta localidad.

Biomasa aérea

En esta investigación reportamos que la biomasa aérea no varió de forma significativa entre las localidades evaluadas. Es decir, los bosques naturales y los bosques restaurados albergaron reservas similares de biomasa de helechos terrestres. Al parecer, la recuperación y cambio en la biomasa de helechos en ecosistemas no naturales no se ha evaluado a profundidad, pero el común de otros grupos de plantas vasculares es que este atributo siga un ritmo muy diferente de la riqueza y composición (Marín-Spiotta et al., 2007). Por ejemplo, tras las perturbaciones, lejos de disminuir la biomasa del estrato herbáceo puede incrementar (Ensslin et al., 2015). Si bien, no se encontraron incrementos significativos en la biomasa de helechos terrestres de bosques restaurados, en la Tabla 11, podemos observar leves aumentos en este atributo a 400 m s.n.m.BR y a 2200 m s.n.m.BR en comparación a sus ecosistemas referentes (ver Tabla 11). Esta temprana recuperación en la biomasa aérea se podría relacionar a una alta abundancia de especies de rápido crecimiento que se establecen en bosques en primeras etapas de regeneración (Letcher y Chazdon, 2009). La capacidad de las especies para colonizar los espacios que dejan las perturbaciones importantes se encuentra determinada principalmente por las tasas de dispersión que presentan. Sin embargo, solo un pequeño número de especies que logran llegar pueden maximizar su rendimiento bajo nuevas condiciones (Baeten et al., 2010). En esta investigación, se ha encontrado además que el 66% de la biomasa aérea de helechos terrestres de bosque restaurado corresponde a las familias Blechnaceae y Cyatheaceae, mientras que el mismo porcentaje en bosque natural se encontró en cuatro familias distintas. El rendimiento exitoso de la familia Blechnaceae en hábitats alterados se podría asociar a una alta plasticidad fenotípica de ciertas especies del género *Blechnum*, (Saldaña et al., 2005). En general, la plasticidad permitiría que las especies produzcan hojas morfológica y fisiológicamente adecuadas para altos niveles luz, capaces de mantener un balance positivo de carbono incluso en entornos particularmente estresantes. Además, las especies del género *Blechnum* se distinguen por su alta capacidad de reproducción vegetativa, a través de la cual podrían volverse localmente numerosos (Dittrich et al., 2015). Por otro lado, diferentes especies de la familia Cyatheaceae aparecieron como dominantes en cada nivel altitudinal de bosque restaurado, tendencia no observada en bosque natural (ver Tabla 12). Estudios anteriores han documentado que las especies de la familia Cyatheaceae se ven favorecidas en entornos abiertos, ya que bajo estas condiciones se facilitaría la dispersión y germinación de sus esporas y su posterior dominancia de hábitats en etapas tempranas de regeneración (Brock et al., 2016; Walker et al., 2010).

Por otro lado, se ha observado que a medida que la sucesión natural avanza la biomasa del sotobosque herbáceo disminuye (Yin et al., 2016). Probablemente a causa de una reducción en el ingreso de luz al suelo del bosque y por una mayor competencia por recursos con el estrato arbóreo (Li et al., 2012; Yin et al., 2016). Por lo tanto, siguiendo el patrón de sucesión típico del sotobosque herbáceo, a largo plazo las especies de helechos con un rendimiento exitoso en condiciones de alta

radiación deberían ser reemplazadas por especies eficientes bajo condiciones de sombra (Kumar et al., 2018). Quizá una tendencia hacia este reemplazo se ha empezado a observar a 400 m s.n.m., donde las especies *S. elegans* y *P. osmundacea* almacenaron biomasa en los dos tipos de bosques, aunque en cantidades distintas. No obstante, es necesario recordar que muchos de los bosques que crecen después de perturbaciones importantes constituyen ecosistemas cualitativa y cuantitativamente diferentes a los bosques naturales (Marín-Spiotta et al., 2007), que a largo plazo podrán converger (Letcher y Chazdon, 2009), o no (Marín-Spiotta et al., 2007), con la vegetación original.

CAPÍTULO V: CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Los bosques naturales se caracterizan por una alta riqueza y alta rotación de especies de helechos terrestres a lo largo del gradiente evaluado. Además, presentan especies abundantes principalmente pertenecientes a las familias taxonómicas Dryopteridaceae, Athyriaceae y Cyatheaceae. Los bosques restaurados por su parte presentan hasta 49% menos especies y hasta 45% más individuos que sus referentes bosques naturales, son florísticamente más similares entre sí, presentan bajas tasas de rotación de especies a lo largo del gradiente y sus especies más abundantes pertenecen a las familias taxonómicas Thelypteridaceae, Cyatheaceae y Pteridaceae.

Los bosques naturales presentan especies de helechos terrestres con estrategias de uso y adquisición de recursos que varían a lo largo del gradiente evaluado. En bajas altitudes de bosque natural se observaron tendencias adquisitivas y de rápida rotación de biomasa; además de frondas más largas para maximizar la captura de recursos. Mientras que, en la máxima altitud de bosque natural las especies de helechos terrestres presentaron tendencias conservadoras y de alta longevidad; además de frondas reducidas para adaptarse a condiciones climáticas extremas. Las altitudes medias del gradiente de bosque natural 1000 y 2200 m s.n.m., exhibieron además ensamblajes de helechos con alta diferenciación de rasgos. Mientras que, en los extremos del gradiente se observó una agrupación en las estrategias funcionales, probablemente debido a la presencia de filtros ambientales. Por otro lado, los bosques restaurados presentaron generalmente altos valores de AFE y frondas más cortas en comparación a los bosques naturales; lo que sugiere la presencia de especies de helechos de rápido crecimiento y eficientes en la adquisición de recursos y en la conductividad hídrica. Las estrategias funcionales de los helechos en los bosques restaurados por su parte mostraron tendencias a agruparse entre los 1500 y los 2200 m s.n.m. lo que indicaría una intensificación del filtrado ambiental en la parte media del gradiente.

Las reservas de biomasa aérea estimadas en los bosques naturales y restaurados fueron muy similares en términos cuantitativos ($\text{Kg } 400^{-2}$), aunque se acompañaron con cambios en la composición. Las familias que más biomasa almacenaron en los bosques naturales fueron Dryopteridaceae, Blechnaceae y Cyatheaceae; mientras

que en los bosques restaurados destacaron las familias Blechnaceae, Cyatheaceae y Pteridaceae.

Los patrones altitudinales de riqueza de especies, CWM de AFE, CWM de LF y riqueza funcional fueron distintos entre los dos tipos de bosque evaluados y en su mayoría significativos únicamente para bosque natural. Lo que reflejaría la alta sensibilidad de las especies de helechos terrestres a las variaciones climáticas asociadas a la altitud, así como su sensibilidad a las perturbaciones de origen antropogénico. Por otro lado, dado que la biomasa aérea no varió significativamente con la altitud en bosque natural o restaurado se presume que el cambio del uso del suelo no afectaría el rendimiento de los ensamblajes de helechos en las escalas regionales.

Los cambios en el uso del suelo modifican la diversidad de los helechos terrestres, desde las escalas locales hasta las regionales. En las escalas locales encontramos alteraciones en la riqueza de especies y riqueza funcional, con pérdidas más intensas para estos atributos en altitudes medias (2200 m s.n.m.). También, se observó que los bosques restaurados exhibieron una composición pteridológica muy distinta a la de los bosques naturales, presentaron bajas tasas de rotación de especies a lo largo del gradiente, fueron florísticamente más similares entre sí que los bosques naturales y presentaron más individuos con rasgos funcionales adquisitivos y adaptados a una conductividad hídrica eficiente. Finalmente se encontró que la capacidad de los bosques restaurados para albergar biomasa aérea de helechos terrestres fue similar a la de los bosques naturales. Por lo cual, podemos asumir que, tras las perturbaciones, la biomasa aérea de los ensamblajes de helechos se recupera incluso en las primeras etapas de regeneración.

Por lo tanto, usando como grupo modelo a los helechos, podemos concluir que el cambio del uso del suelo afecta de forma diferenciada a cada atributo ecosistémico y que sus impactos negativos se intensifican en ecosistemas más heterogéneos y complejos. Esta investigación es quizá una de las primeras en abordar tanto la diversidad como el rendimiento de los helechos terrestres a lo largo de un gradiente de altitud y comparando bosques de diferentes estados de conservación. Debido a esto, constituye un importante punto de partida para ampliar nuestra comprensión sobre cómo el cambio antropogénico afecta a las comunidades naturales en distintas escalas espaciales.

Debido a que el cambio en el uso del suelo actúa de forma diferencia en cada nivel altitudinal, se recomienda ampliar el gradiente evaluado en bosque restaurado. Principalmente para determinar los impactos y respuestas en la diversidad y biomasa que los helechos terrestres de máximas altitudes pueden mostrar.

Debido a que la regeneración ecológica es un proceso complejo que conduce a los bosques por diferentes trayectorias sucesionales, se recomienda enfocar las investigaciones futuras hacia las respuestas a largo plazo que los ensamblajes de helechos pueden presentar.

LITERATURA CITADA

- Alcala, A. A., Angeles, M. D. D., y Inocencio, J. E. B. (2019). Fern species diversity across various land use types of Mt. Makiling, Luzon IAFEnd, Philippines. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*, 20(9), Article 9. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d200902>
- Almeida, B. de A., Sebastián-González, E., Anjos, L. dos, Green, A. J., y Botella, F. (2019). A functional perspective for breeding and wintering waterbird communities: Temporal trends in species and trait diversity. *Oikos*, 128(8), 1103-1115. <https://doi.org/10.1111/oik.05903>
- Alves, L. F., Vieira, S. A., Scaranello, M. A., Camargo, P. B., Santos, F. A. M., Joly, C. A., y Martinelli, L. A. (2010). Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management*, 260(5), 679-691. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.05.023>
- Arens, N. C., y Baracaldo, P. S. (2000). Variation in Tree Fern Stipe Length with Canopy Height: Tracking Preferred Habitat through Morphological Change. *American Fern Journal*, 90(1), 1-15. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/1547257>
- Baeten, L., Vanhellemont, M., De Frenne, P., De Schrijver, A., Hermy, M., y Verheyen, K. (2010). Plasticity in response to phosphorus and light availability in four forest herbs. *Oecologia*, 163(4), 1021-1032. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1599-z>
- Barrington, D. S. (1993). Ecological and Historical Factors in Fern Biogeography. *Journal of Biogeography*, 20(3), 275-279. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/2845635>
- Barthlott, W., Schmit-Neuerburg, V., Nieder, J., y Engwald, S. (2001). Diversity and abundance of vascular epiphytes: A comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology*, 152(2), 145-156. <https://doi.org/10.1023/A:1011483901452>
- Bommaré, T. (2020). *Functional diversity in natural forests along an elevational transect in northern Ecuador*. Universiteit Gent.
- Briassoulis, H. (2000). *Analysis of Land Use Change: Theoretical and Modeling Approaches*.
- Brock, J. M. R., Perry, G. L. W., Lee, W. G., y Burns, B. R. (2016). Tree fern ecology in New Zealand: A model for southern temperate rainforests. *Forest Ecology and Management*, 375, 112-126. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.05.030>

- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A. B. D., Rylands, A. B., Konstant, W. R., Flick, P., Pilgrim, J., Oldfield, S., Magin, G., y Hilton-Taylor, C. (2002). Habitat Loss and Extinction in the Hotspots of Biodiversity. *Conservation Biology*, 16(4), 909-923. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00530.x>
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., y Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48(5), 1079-1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>
- Campetella, G., Botta-Dukát, Z., Wellstein, C., Canullo, R., Gatto, S., Chelli, S., Mucina, L., y Bartha, S. (2011). Patterns of plant trait–environment relationships along a forest succession chronosequence. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 145(1), 38-48. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.06.025>
- Carvajal-Hernández, C. I., Gómez-Díaz, J. A., Kessler, M., y Krömer, T. (2018). Influence of elevation and habitat disturbance on the functional diversity of ferns and lycophytes. *Plant Ecology y Diversity*, 11(3), 335-347. <https://doi.org/10.1080/17550874.2018.1484526>
- Carvajal-Hernández, C. I., y Krömer, T. (2015). Riqueza y distribución de helechos y licófitos en el gradiente altitudinal del Cofre de Perote, centro de Veracruz, México. *Botanical Sciences*, 93(3), 601-614. <https://doi.org/10.17129/botsci.165>
- Carvajal-Hernández, C. I., Krömer, T., López-Acosta, J. C., Gómez-Díaz, J. A., y Kessler, M. (2017). Conservation value of disturbed and secondary forests for ferns and lycophytes along an elevational gradient in Mexico. *Applied Vegetation Science*, 20(4), 662-672. <https://doi.org/10.1111/avsc.12318>
- Carvajal-Hernández, C. I., Krömer, T., y Vázquez-Torres, M. (2014). Riqueza y composición florística de pteridobiontes en bosque mesófilo de montaña y ambientes asociados en el centro de Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(2), 491-501. <https://doi.org/10.7550/rmb.41292>
- Carvallhais, N., Forkel, M., Khomik, M., Bellarby, J., Jung, M., Migliavacca, M., Mu, M., Saatchi, S., Santoro, M., Thurner, M., Weber, U., Ahrens, B., Beer, C., Cescatti, A., Randerson, J. T., y Reichstein, M. (2014). Global covariation of carbon turnover times with climate in terrestrial ecosystems. *Nature*, 514(7521), 213-217. <https://doi.org/10.1038/nature13731>
- Chanthorn, W., Ratanapongsai, Y., Brockelman, W. Y., Allen, M. A., Favier, C., y Dubois, M. A. (2016). Viewing tropical forest succession as a three-dimensional dynamical system. *Theoretical Ecology*, 9(2), 163-172. <https://doi.org/10.1007/s12080-015-0278-4>

- Chau, N. L., y Chu, L. M. (2017). Fern cover and the importance of plant traits in reducing erosion on steep soil slopes. *CATENA*, *151*, 98-106. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.12.016>
- Chazdon, R. L. (2003). Tropical forest recovery: Legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *6*(1), 51-71. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00042>
- Chazdon, R. L., Harvey, C. A., Komar, O., Griffith, D. M., Ferguson, B. G., Martínez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L., Breugel, M. V., y Philpott, S. M. (2009). Beyond Reserves: A Research Agenda for Conserving Biodiversity in Human-modified Tropical Landscapes. *Biotropica*, *41*(2), 142-153. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00471.x>
- Cianciaruso, M. V. (2012). update: Beyond taxonomical space: large-scale ecology meets functional and phylogenetic diversity. *Frontiers of Biogeography*, *3*(3). <https://doi.org/10.21425/F5FBG12419>
- Corbelli, J., Zurita, G., Filloy, J., Galvis, J., Vespa, N., y Bellocq, I. (2015). Integrating Taxonomic, Functional and Phylogenetic Beta Diversities: Interactive Effects with the Biome and Land Use across Taxa. - PubMed—NCBI. *PloS one*, *10*(5). <https://doi.org/e0126854>
- Cornwell, W. K., Schwilk, D. W., y Ackerly, D. D. (2006). A Trait-Based Test for Habitat Filtering: Convex Hull Volume. *Ecology*, *87*(6), 1465-1471. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1465:ATTFHF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1465:ATTFHF]2.0.CO;2)
- Cosset, C. C. P., y Edwards, D. P. (2017). The effects of restoring logged tropical forests on avian phylogenetic and functional diversity. *Ecological Applications*, *27*(6), 1932-1945. <https://doi.org/10.1002/eap.1578>
- Costa, D. S., Zotz, G., Hemp, A., y Kleyer, M. (2018). Trait patterns of epiphytes compared to other plant life-forms along a tropical elevation gradient. *Functional Ecology*, *32*(8), 2073-2084. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13121>
- Creese, C., Lee, A., y Sack, L. (2011). Drivers of morphological diversity and distribution in the Hawaiian fern flora: Trait associations with size, growth form, and environment. *American Journal of Botany*, *98*(6), 956-966. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000237>
- Crouzeilles, R., Curran, M., Ferreira, M. S., Lindenmayer, D. B., Grelle, C. E. V., y Rey Benayas, J. M. (2016). A global meta-analysis on the ecological drivers of forest restoration success. *Nature Communications*, *7*(1), 11666. <https://doi.org/10.1038/ncomms11666>
- Culmsee, H., Leuschner, C., Moser, G., y Pitopang, R. (2010). Forest aboveground biomass along an elevational transect in Sulawesi, Indonesia, and the role

- of Fagaceae in tropical montane rain forests. *Journal of Biogeography*, 37(5), 960-974. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02269.x>
- da Costa, L. E. N., Arnan, X., de Paiva Farias, R., y Barros, I. C. L. (2019). Community responses to fine-scale environmental conditions: Ferns alpha and beta diversity along Brazilian Atlantic forest remnants. *Acta Oecologica*, 101, 103475. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2019.103475>
- Dai, X., Chen, C., Li, Z., y Wang, X. (2020). Taxonomic, Phylogenetic, and Functional Diversity of Ferns at Three Differently Disturbed Sites in Longnan County, China. *Diversity*, 12(4), 135. <https://doi.org/10.3390/d12040135>
- Dearden, F. M., y Wardle, D. A. (2008). The potential for forest canopy litterfall interception by a dense fern understorey, and the consequences for litter decomposition. *Oikos*, 117(1), 83-92. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.16136.x>
- Derhé, M. A., Murphy, H., Monteith, G., y Menéndez, R. (2016). Measuring the success of reforestation for restoring biodiversity and ecosystem functioning. *Journal of Applied Ecology*, 53(6), 1714-1724. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12728>
- Dias, T., Clemente, A., Martins-Loução, M. A., Sheppard, L., Bobbink, R., y Cruz, C. (2014). Ammonium as a Driving Force of Plant Diversity and Ecosystem Functioning: Observations Based on 5 Years' Manipulation of N Dose and Form in a Mediterranean Ecosystem. *PLOS ONE*, 9(4), e92517. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092517>
- Dittrich, V. A. de O., Salino, A., y Monteiro, R. (2015). The *Blechnum occidentale* (Blechnaceae, Polypodiopsida) species group in southern and southeastern Brazil. *Phytotaxa*, 231(3), 201-229. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.231.3.1>
- Dias, T., Clemente, A., Martins-Loução, MA, Sheppard, L., Bobbink, R. y Cruz, C. (2014). El amonio como fuerza impulsora de la diversidad vegetal y el funcionamiento del ecosistema: observaciones basadas en la manipulación de 5 años de la dosis y la forma de N en un ecosistema mediterráneo. *PloS one*, 9 (4), e92517.
- Díaz, S., y Cabido, M. (2001). Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology y Evolution*, 16(11), 646-655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Ensslin, A., Rutten, G., Pommer, U., Zimmermann, R., Hemp, A., y Fischer, M. (2015). Effects of elevation and land use on the biomass of trees, shrubs and herbs at Mount Kilimanjaro. *Ecosphere*, 6(3), art45. <https://doi.org/10.1890/ES14-00492.1>

- Fagua, J. C., y Ramsey, R. D. (2019). Geospatial modeling of land cover change in the Chocó-Darien global ecoregion of South America; One of most biodiverse and rainy areas in the world. *PLOS ONE*, *14*(2), e0211324. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211324>
- Fearnside, P. M. (2000). Global Warming and Tropical Land-Use Change: Greenhouse Gas Emissions from Biomass Burning, Decomposition and Soils in Forest Conversion, Shifting Cultivation and Secondary Vegetation. *Climatic Change*, *46*(1), 115-158. <https://doi.org/10.1023/A:1005569915357>
- Galili, T. (2015). dendextend: un paquete de R para visualizar, ajustar y comparar árboles de agrupamiento jerárquico. *Bioinformática*, *31* (22), 3718-3720.
- García-de Jesús, S., Moreno, C. E., Morón, M. Á., Castellanos, I., y Pavón, N. P. (2016). Integrando la estructura taxonómica en el análisis de la diversidad alfa y beta de los escarabajos Melolonthidae en la Faja Volcánica Transmexicana. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *87*(3), 1033-1044. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.003>
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., y Toussaint, J.-P. (2004a). Plant Functional Markers Capture Ecosystem Properties During Secondary Succession. *Ecology*, *85*(9), 2630-2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., y Toussaint, J.-P. (2004b). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, *85*(9), 2630-2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Gaxiola, A., Burrows, L. E., y Coomes, D. A. (2008). Tree fern trunks facilitate seedling regeneration in a productive lowland temperate rain forest. *Oecologia*, *155*(2), 325-335. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0915-8>
- Guariguata, M. R., y Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, *148*(1), 185-206. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00535-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00535-1)
- Gullo, M. A. L., Raimondo, F., Crisafulli, A., Salleo, S., y Nardini, A. (2010). Leaf hydraulic architecture and water relations of three ferns from contrasting light habitats. *Functional Plant Biology*, *37*(6), 566-574. <https://doi.org/10.1071/FP09303>
- Hanif, M. A., Yu, Q., Rao, X., y Shen, W. (2019). Disentangling the Contributions of Plant Taxonomic and Functional Diversities in Shaping Aboveground

- Biomass of a Restored Forest Landscape in Southern China. *Plants*, 8(12), 612. <https://doi.org/10.3390/plants8120612>
- Henle, K., Potts, S., Kunin, W., Matsinos, Y., Simila, J., Pantis, J., Grobelnik, V., Penev, L., y Settele, J. (2014). Scaling in Ecology and Biodiversity Conservation. *Advanced Books*, 1, e1169. <https://doi.org/10.3897/ab.e1169>
- Hernández-Calderón, E., Méndez-Alonzo, R., Martínez-Cruz, J., González-Rodríguez, A., y Oyama, K. (2014). Altitudinal changes in tree leaf and stem functional diversity in a semi-tropical mountain. *Journal of Vegetation Science*, 25(4), 955-966. <https://doi.org/10.1111/jvs.12158>
- Hernández-Rojas, A. (2018). Richness Patterns of Ferns Along an Elevational Gradient in the Sierra de Juárez, Oaxaca, Mexico: A Comparison with Central and South America. *American Fern Journal*, 108(3), 76-94. <https://doi.org/10.1640/0002-8444-108.3.76>
- Herzog, S. K., Kessler, M., y Bach, K. (2005). The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: A foothill peak and a high-elevation plateau. *Ecography*, 28(2), 209-222. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.03935.x>
- Hillebrand, H., Blasius, B., Borer, E. T., Chase, J. M., Downing, J. A., Eriksson, B. K., Filstrup, C. T., Harpole, W. S., Hodapp, D., Larsen, S., Lewandowska, A. M., Seabloom, E. W., Waal, D. B. V. de, y Ryabov, A. B. (2018). Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 169-184. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12959>
- Hsieh, T. C.; K. H. Ma y A. Chao. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 7(12): 1451-1456. DOI: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Itow, S. (1990). Herbaceous and ericaceous communities in the highland of Santa Cruz, the Galapagos IAFEnds. *Monographs in systematic botany from the Missouri Botanical Garden*, 32, 47-58.
- Jiménez-Valverde, A., y Lobo, J. M. (2004). Un método sencillo para seleccionar puntos de muestreo con el objetivo de inventar taxones hiperdiversos: El caso práctico de las familias Araneidae y Thomisidae (Araneae) en la comunidad de Madrid, España. *Ecología*, 18, 297-305.
- Jing, G., Cheng, J., Su, J., Wei, L., Hu, T., y Li, W. (2019). Community-weighted mean traits play crucial roles in driving ecosystem functioning along long-term grassland restoration gradient on the Loess Plateau of China. *Journal of Arid Environments*, 165, 97-105. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2019.01.018>

- Kessler, M. (2001). Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity Conservation*, 10(11), 1897-1921. <https://doi.org/10.1023/A:1013130902993>
- Kessler, M., Herzog, S. K., Fjeldså, J., y Bach, K. (2001). Species richness and endemism of plant and bird communities along two gradients of elevation, humidity and land use in the Bolivian Andes. *Diversity and Distributions*, 7(1-2), 61-77. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2001.00097.x>
- Kessler, M., Karger, D. N., y Kluge, J. (2016). Elevational diversity patterns as an example for evolutionary and ecological dynamics in ferns and lycophytes. *Journal of Systematics and Evolution*, 54(6), 617-625. <https://doi.org/10.1111/jse.12218>
- Kessler, M., Kluge, J., Hemp, A., y Ohlemüller, R. (2011). A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Global Ecology and Biogeography*, 20(6), 868-880. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00653.x>
- Kessler, M., Salazar, L., Homeier, J., y Kluge, J. (2014). Species richness–productivity relationships of tropical terrestrial ferns at regional and local scales. *Journal of Ecology*, 102(6), 1623-1633. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12299>
- Kessler, M., Siorak, Y., Wunderlich, M., y Wegner, C. (2007). Patterns of morphological leaf traits among pteridophytes along humidity and temperature gradients in the Bolivian Andes. *Functional Plant Biology*, 34(11), 963-971. <https://doi.org/10.1071/FP07087>
- Kluge, Juergen, y Kessler, M. (2007). *Morphological characteristics of fern assemblages along an elevational gradient: patterns and causes.* /paper/morphological-characteristics-of-fern-assemblages-Kluge-Kessler/181eb6e7ddaf1064d0d968b244be99f52b17b9a4
- Kluge, Jürgen, y Kessler, M. (2006). Fern endemism and its correlates: Contribution from an elevational transect in Costa Rica. *Diversity and Distributions*, 12(5), 535-545. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00231.x>
- Kluge, Jürgen, y Kessler, M. (2011a). Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: Species assembly of ferns along a tropical elevational gradient. *Journal of Biogeography*, 38(2), 394-405. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02433.x>
- Kluge, Jürgen, y Kessler, M. (2011b). Influence of niche characteristics and forest type on fern species richness, abundance and plant size along an elevational gradient in Costa Rica. *Plant Ecology*, 212(7), 1109-1121. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9891-x>

- Kluge, Jürgen, Kessler, M., y Dunn, R. R. (2006). What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints, climate and species pool effects for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecology and Biogeography*, 15(4), 358-371. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2006.00223.x>
- Kumar, P., Chen, H. Y. H., Searle, E. B., y Shahi, C. (2018). Dynamics of understorey biomass, production and turnover associated with long-term overstorey succession in boreal forest of Canada. *Forest Ecology and Management*, 427, 152-161. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.066>
- Laliberté, E., y Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299-305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Lawrence, P. J., y Chase, T. N. (2010). Investigating the climate impacts of global land cover change in the community climate system model. *International Journal of Climatology*, 30(13), 2066-2087. <https://doi.org/10.1002/joc.2061>
- Leitão, R. P., Zuanon, J., Mouillot, D., Leal, C. G., Hughes, R. M., Kaufmann, P. R., Villéger, S., Pompeu, P. S., Kasper, D., Paula, F. R. de, Ferraz, S. F. B., y Gardner, T. A. (2018). Disentangling the pathways of land use impacts on the functional structure of fish assemblages in Amazon streams. *Ecography*, 41(1), 219-232. <https://doi.org/10.1111/ecog.02845>
- Letcher, S. G., y Chazdon, R. L. (2009). Rapid Recovery of Biomass, Species Richness, and Species Composition in a Forest Chronosequence in Northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 41(5), 608-617. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00517.x>
- Li, M., Du, Z., Pan, H., Yan, C., Xiao, W., y Lei, J. (2012). Effects of neighboring woody plants on target trees with emphasis on effects of understorey shrubs on overstorey physiology in forest communities: A mini-review. *Community Ecology*, 13(1), 117-128. <https://doi.org/10.1556/comec.13.2012.1.14>
- Luo, Y.-H., Cadotte, M. W., Burgess, K. S., Liu, J., Tan, S.-L., Zou, J.-Y., Xu, K., Li, D.-Z., y Gao, L.-M. (2019). Greater than the sum of the parts: How the species composition in different forest strata influence ecosystem function. *Ecology Letters*, 22(9), 1449-1461. <https://doi.org/10.1111/ele.13330>
- Lyu, M., Xie, J., Giardina, C. P., Vadeboncoeur, M. A., Feng, X., Wang, M., Ukonmaanaho, L., Lin, T.-C., Kuzyakov, Y., y Yang, Y. (2019). Understorey ferns alter soil carbon chemistry and increase carbon storage during reforestation with native pine on previously degraded sites. *Soil Biology and Biochemistry*, 132, 80-92. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.02.004>

- Magurran, A. E. (1988). *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press.
- Maia, S. M. F., Ogle, S. M., Cerri, C. E. P., y Cerri, C. C. (2010). Soil organic carbon stock change due to land use activity along the agricultural frontier of the southwestern Amazon, Brazil, between 1970 and 2002. *Global Change Biology*, 16(10), 2775-2788. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02105.x>
- Malhi, Y., Silman, M., Salinas, N., Bush, M., Meir, P., y Saatchi, S. (2010). Introduction: Elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology*, 16(12), 3171-3175. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02323.x>
- Malhi, Yadvinder, Girardin, C. A. J., Goldsmith, G. R., Doughty, C. E., Salinas, N., Metcalfe, D. B., Huasco, W. H., Silva-Espejo, J. E., Aguilla-Pasquell, J. del, Amézquita, F. F., Aragão, L. E. O. C., Guerrieri, R., Ishida, F. Y., Bahar, N. H. A., Farfan-Rios, W., Phillips, O. L., Meir, P., y Silman, M. (2017). The variation of productivity and its allocation along a tropical elevation gradient: A whole carbon budget perspective. *New Phytologist*, 214(3), 1019-1032. <https://doi.org/10.1111/nph.14189>
- Marini, L., Bona, E., Kunin, W. E., y Gaston, K. J. (2011). Exploring anthropogenic and natural processes shaping fern species richness along elevational gradients. *Journal of Biogeography*, 38(1), 78-88. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02376.x>
- Marín-Spiotta, E., Ostertag, R., y Silver, W. L. (2007). Long-term patterns in tropical reforestation: Plant community composition and aboveground biomass accumulation. *Ecological Applications: A Publication of the Ecological Society of America*, 17(3), 828-839.
- Mayfield, M. M., Bonser, S. P., Morgan, J. W., Aubin, I., McNamara, S., y Vesk, P. A. (2010). What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography*, 19(4), 423-431. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00532.x>
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., y Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology y Evolution*, 21(4), 178-185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- Meeussen, C. (2017). *Liana abundance and functional diversity along an altitudinal gradient in northern ecuador*. Ghent University.
- Mehltreter, K., Walker, L. R., y Sharpe, J. M. (2010). *Fern Ecology*. Cambridge University Press.

- Meli, P. (2003). Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia*, 28(10), 581-589.
- Ministerio del Ambiente Ecuador. (2013). Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental. Subsecretaría de Patrimonio Natural. Quito.
- Montoya, D., Rogers, L., y Memmott, J. (2012). Emerging perspectives in the restoration of biodiversity-based ecosystem services. *Trends in Ecology y Evolution*, 27(12), 666-672. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.004>
- Moran, R. (1995). *The importance of mountains to pteridophytes, with emphasis on Neotropical montane forests*. New York Botanical Garden Press. /paper/The-importance-of-mountains-to-pteridophytes%2C-with-Moran-Churchill/f2ef6e95587715abdc06c67545fc07daa6e2cace
- Moran, R. C. (1987). *Monograph of the Neotropical Fern Genus Polybotrya (Dryopteridaceae)*. <https://www.ideals.illinois.edu/handle/2142/26525>
- Moreno, C. E. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad: Vol. I*.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., y Mouillot, D. (2010). *Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., y Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Naeem, S., Duffy, J. E., y Zavaleta, E. (2012). The Functions of Biological Diversity in an Age of Extinction. *Science*, 336(6087), 1401-1406. <https://doi.org/10.1126/science.1215855>
- Neill, D. A. (2012). ¿Cuántas especies nativas de plantas vasculares hay en Ecuador? *Revista Amazónica: Ciencia y Tecnología*, 1(1), 70-83.
- Nervo, M. H., da Silva Coelho, F. V., Windisch, P. G., y Overbeck, G. E. (2016). Fern and lycophyte communities at contrasting altitudes in Brazil's subtropical Atlantic Rain Forest. *Folia Geobotanica*, 51(4), 305-317. <https://doi.org/10.1007/s12224-016-9253-0>
- Newmaster, S. G., Bell, F. W., Roosenboom, C. R., Cole, H. A., y Towill, W. D. (2011). Restoration of floral diversity through plantations on abandoned agricultural land. *Canadian Journal of Forest Research*. <https://doi.org/10.1139/x06-021>

- Niinemets, Ü., Portsmouth, A., Tena, D., Tobias, M., Matesanz, S., y Valladares, F. (2007). Do we Underestimate the Importance of Leaf Size in Plant Economics? Disproportional Scaling of Support Costs Within the Spectrum of Leaf Physiognomy. *Annals of Botany*, 100(2), 283-303. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm107>
- Nitta, J. H., Watkins, J. E., y Davis, C. C. (2020). Life in the canopy: Community trait assessments reveal substantial functional diversity among fern epiphytes. *New Phytologist*, 227(6), 1885-1899. <https://doi.org/10.1111/nph.16607>
- Norden, N., Boukili, V., Chao, A., Ma, K. H., Letcher, S. G., y Chazdon, R. L. (2017). Opposing mechanisms affect taxonomic convergence between tree assemblages during tropical forest succession. *Ecology Letters*, 20(11), 1448-1458. <https://doi.org/10.1111/ele.12852>
- Oksanen, J., R. Kindt, P. Legendre y R.B. O'Hara. (2006). Vegan: Community Ecology Package version 1.8-3. <<http://cran.r-project.org/>>. Acceso 17/11/2006.
- Paciencia, M., y Prado, J. (2005). Distribuição espacial da assembléia de pteridófitas em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica no sul da Bahia, Brasil | Semantic Scholar. *Hoehnea*, 32(103-1
- 17). <https://www.semanticscholar.org/paper/Distribui%C3%A7%C3%A3o-espacial-da-assembl%C3%A9ia-de-pterid%C3%B3fitas-Paciencia-Prado/87cf2981d3fc531ffd15c6f40cb7d1ae1e4e2662>
- Pakeman, R. J. (2011). Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *Journal of Ecology*, 99(5), 1143-1151. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01853.x>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., Vos, A. C. de, ... Cornelissen, J. H. C. (2016). Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 64(8), 715-716. https://doi.org/10.1071/bt12225_co
- Petchey, O. L., y Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741-758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Petchey, O. L., Hector, A., y Gaston, K. J. (2004). How Do Different Measures of Functional Diversity Perform? *Ecology*, 85(3), 847-857. <https://doi.org/10.1890/03-0226>

- Peters, M. K., Hemp, A., Appelhans, T., Becker, J. N., Behler, C., Classen, A., Detsch, F., Ensslin, A., Ferger, S. W., Frederiksen, S. B., Gebert, F., Gerschlauser, F., Gütlein, A., Helbig-Bonitz, M., Hemp, C., Kindeketa, W. J., Kühnel, A., Mayr, A. V., Mwangomo, E., ... Steffan-Dewenter, I. (2019). Climate–land-use interactions shape tropical mountain biodiversity and ecosystem functions. *Nature*, *568*(7750), 88-92. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1048-z>
- Petkova, E., Larson, A., y Pacheco, P. (2011). *Gobernanza forestal y REDD+: Desafíos para las políticas y mercados en América Latina*. CIFOR.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J., y Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. *New Phytologist*, *182*(3), 565-588. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>
- PPG. (2016.) A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. (2016). *Journal of Systematics and Evolution*, *54*(6), 563-603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Putz, F. E., y Redford, K. H. (2010). The Importance of Defining ‘Forest’: Tropical Forest Degradation, Deforestation, Long-term Phase Shifts, and Further Transitions. *Biotropica*, *42*(1), 10-20. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00567.x>
- R Core Team. (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. <https://www.R-project.org/>.
- Rahbek, C. (2005). The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, *8*(2), 224-239. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00701.x>
- Ramírez-Barahona, S., Luna-Vega, I., y Tejero-Díez, D. (2011). Species richness, endemism, and conservation of American tree ferns (Cyatheales). *Biodiversity and Conservation*, *20*(1), 59-72. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9946-2>
- Rathinasabapathi, B. (2006). Ferns represent an untapped biodiversity for improving crops for environmental stress tolerance. *New Phytologist*, *172*(3), 385-390. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01889.x>
- Ricotta, C., y Moretti, M. (2011). CWM and Rao’s quadratic diversity: A unified framework for functional ecology. *Oecologia*, *167*(1), 181-188. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1965-5>
- Rother, D. C., Liboni, A. P., Magnago, L. F. S., Chao, A., Chazdon, R. L., y Rodrigues, R. R. (2019). Ecological restoration increases conservation of taxonomic and functional beta diversity of woody plants in a tropical

- fragmented landscape. *Forest Ecology and Management*, 451, 117538. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117538>
- Salazar, L., Homeier, J., Kessler, M., Abrahamczyk, S., Lehnert, M., Krömer, T., y Kluge, J. (2013). Diversity patterns of ferns along elevational gradients in Andean tropical forests. *Plant Ecology y Diversity*, 8(1), 13-24. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.843036>
- Salazar, L., Homeier, J., Leuschner, C., Kessler, M., y Kluge, J. (2012). Altitudinal change in biomass, productivity and leaf functional traits in the Ecuadorian Andes: Comparing terrestrial ferns with trees. Unraveling the causal links between ecosystem productivity measures and species richness using terrestrial ferns in Ecuador (disertación de doctorado no publicada). Universität Göttingen, Göttingen, Alemania.
- Saldaña, A., Gianoli, E., y Lusk, C. H. (2005). Ecophysiological responses to light availability in three *Blechnum* species (Pteridophyta, Blechnaceae) of different ecological breadth. *Oecologia*, 145(2), 251. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0116-2>
- Seral, A., Murciano, A., Molino, S., De la Fuente, P., y Gabriel y Galán, J. M. (2017). *Functional ecology of fronds in Iberian saxicolous ferns*. <https://riuma.uma.es/xmlui/handle/10630/15813>
- Slocum, M. G., Aide, T. M., Zimmerman, J. K., y Navarro, L. (2004). Natural regeneration of subtropical montane forest after clearing fern thickets in the Dominican Republic. *Journal of Tropical Ecology*, 20(4), 483-486. Cambridge Core. <https://doi.org/10.1017/S0266467404001646>
- Stevens, G. C. (1992). The Elevational Gradient in Altitudinal Range: An Extension of Rapoport's Latitudinal Rule to Altitude. *The American Naturalist*, 140(6), 893-911. <https://doi.org/10.1086/285447>
- Stocker, B. D., Feissli, F., Strassmann, K. M., Spahni, R., y Joos, F. (2014). Past and future carbon fluxes from land use change, shifting cultivation and wood harvest. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, 66(1), 23188. <https://doi.org/10.3402/tellusb.v66.23188>
- Sundqvist, M. K., Giesler, R., y Wardle, D. A. (2011). Within- and Across-Species Responses of Plant Traits and Litter Decomposition to Elevation across Contrasting Vegetation Types in Subarctic Tundra. *PLOS ONE*, 6(10), e27056. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0027056>
- Tanaka, T., y Sato, T. (2015). Taxonomic, phylogenetic and functional diversities of ferns and lycophytes along an elevational gradient depend on taxonomic scales. *Plant Ecology*, 216(12), 1597-1609. <https://doi.org/10.1007/s11258-015-0543-z>

- Testo, W. L., y Sundue, M. A. (2018). Are rates of species diversification and body size evolution coupled in the ferns? *American Journal of Botany*, 105(3), 525-535. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1044>
- Tovar, C., Arnillas, C. A., Cuesta, F., y Buytaert, W. (2013). Diverging Responses of Tropical Andean Biomes under Future Climate Conditions. *PLOS ONE*, 8(5), e63634. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063634>
- Tuomisto, H., Zuquim, G., y Cárdenas, G. (2014). Species richness and diversity along edaphic and climatic gradients in Amazonia. *Ecography*, 37(11), 1034-1046. <https://doi.org/10.1111/ecog.00770>
- Turner, E., y Foster, W. A. (2006). Assessing the Influence of Bird's Nest Ferns (*Asplenium* spp.) on the Local Microclimate across a Range of Habitat Disturbances in Sabah, Malaysia. *Selbyana*, 27(2), 195-200.
- Unger, M., Homeier, J., y Leuschner, C. (2012). Effects of soil chemistry on tropical forest biomass and productivity at different elevations in the equatorial Andes. *Oecologia*, 170(1), 263-274. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2295-y>
- Unger, M., Leuschner, C., y Homeier, J. (2010). Variability of indices of macronutrient availability in soils at different spatial scales along an elevation transect in tropical moist forests (NE Ecuador). *Plant and Soil*, 336(1), 443-458. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0494-z>
- Vellend, M., Baeten, L., Myers-Smith, I. H., Elmendorf, S. C., Beauséjour, R., Brown, C. D., De Frenne, P., Verheyen, K., y Wipf, S. (2013). Global meta-analysis reveals no net change in local-scale plant biodiversity over time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(48), 19456-19459. <https://doi.org/10.1073/pnas.1312779110>
- Villéger, S., Mason, N. W. H., y Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290-2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- Walker, L. R., Landau, F. H., Velázquez, E., Shiels, A. B., y Sparrow, A. D. (2010). Early successional woody plants facilitate and ferns inhibit forest development on Puerto Rican landslides. *Journal of Ecology*, 98(3), 625-635. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01641.x>
- Wassenaar, T., Gerber, P., Verburg, P. H., Rosales, M., Ibrahim, M., y Steinfeld, H. (2007). Projecting land use changes in the Neotropics: The geography of pasture expansion into forest. *Global Environmental Change*, 17(1), 86-104. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2006.03.007>
- Watkins, J. E., Cardelús, C., Colwell, R. K., y Moran, R. C. (2006). Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica.

American Journal of Botany, 93(1), 73-83.
<https://doi.org/10.3732/ajb.93.1.73>

- Willinghöfer, S., Cicuzza, D., y Kessler, M. (2012). Elevational diversity of terrestrial rainforest herbs: When the whole is less than the sum of its parts. *Plant Ecology*, 213(3), 407-418. <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9986-z>
- Yadav, R. P., Gupta, B., Bhutia, P. L., Bisht, J. K., y Pattanayak, A. (2019). Biomass and carbon budgeting of land use types along elevation gradient in Central Himalayas. *Journal of Cleaner Production*, 211, 1284-1298. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2018.11.278>
- Yin, K., Zhang, L., Chen, D., Tian, Y., Zhang, F., Wen, M., y Yuan, C. (2016). Understory herb layer exerts strong controls on soil microbial communities in subtropical plantations. *Scientific Reports*, 6(1), 27066. <https://doi.org/10.1038/srep27066>
- Zhang, H., Zhu, S., John, R., Li, R., Liu, H., y Ye, Q. (2017). Habitat filtering and exclusion of weak competitors jointly explain fern species assemblage along a light and water gradient. *Scientific Reports*, 7(1), 298. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00429-9>
- Zhang, L., Whang, X., Liu, J., y Zhan, X. (2015). The relationship between biodiversity and canopy openness of tropical ground ferns under three different forest types. *China Forestry Science and Technology*, 2, 23-28.
- Zhu, S.-D., Li, R.-H., Song, J., He, P.-C., Liu, H., Berninger, F., y Ye, Q. (2016). Different leaf cost-benefit strategies of ferns distributed in contrasting light habitats of sub-tropical forests. *Annals of Botany*, 117(3), 497-506. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv179>

ANEXOS

Anexo 1

Tipo de bosque		Modelo	R2	adj.R2	sigma	statistic	pvalue	df	logLik	AIC	BIC	desviación	df.residuales
Natural	Riqueza	Lineal	0,16	0,08	6,38	1,93	0,20	2	-38,2	82,3	83,8	407,0	10
Natural	Riqueza	Cuadrático*	0,66	0,59	4,28	8,75	0,01	3	-32,8	73,5	75,4	165,0	9
Natural	FRIC	Lineal	0,07	-0,02	2,71	0,77	0,40	2	-29,9	61,8	63,2	73,2	10
Natural	FRIC	Cuadrático*	0,57	0,47	1,95	5,88	0,02	3	-23,3	54,6	56,6	34,2	9
Natural	AFE	Lineal	0,30	0,23	28,40	4,29	0,07	2	-56,1	118,0	120,0	8084,0	10
Natural	AFE	Cuadrático*	0,85	0,82	13,70	26,20	0,00	3	-46,7	101,0	103,0	1694,0	9
Natural	LF	Lineal	0,85	0,83	9,25	55,40	0,00	2	-42,6	91,3	92,7	855,0	10
Natural	LF	Cuadrático*	0,86	0,83	9,43	27,00	0,00	3	-42,2	92,5	94,4	801,0	9
Natural	Biomasa	Lineal	0,07	-0,02	0,40	0,79	0,40	2	-4,8	15,7	17,1	1,6	10
Natural	Biomasa	Cuadrático	0,20	0,03	0,39	1,16	0,35	3	-3,9	15,8	17,8	1,4	9
Restaurado	Riqueza	Lineal	0,01	-0,13	3,91	0,09	0,77	2	-23,9	53,8	54,4	107,0	7
Restaurado	Riqueza	Cuadrático	0,13	-0,17	3,97	0,43	0,67	3	-23,4	54,7	55,5	94,7	6
Restaurado	FRIC	Lineal	0,25	0,14	2,40	2,33	0,17	2	-19,5	45,1	45,7	40,5	7
Restaurado	FRIC	Cuadrático	0,44	0,26	2,24	2,37	0,17	3	-18,2	44,4	45,2	30,1	6
Restaurado	AFE	Lineal	0,06	-0,07	48,60	0,47	0,51	2	-46,6	99,2	99,8	16501,0	7
Restaurado	AFE	Cuadrático*	0,87	0,82	19,80	19,40	0,00	3	-37,8	83,7	84,5	2361,0	6
Restaurado	LF	Lineal	0,00	-0,14	24,30	0,01	0,93	2	-40,4	86,7	87,3	4146,0	7
Restaurado	LF	Cuadrático	0,33	0,11	21,50	1,50	0,30	3	-30,6	85,1	85,9	27770	6
Restaurado	Biomasa	Lineal	0,00	0,14	0,31	0,02	0,88	2	-1,17	8,33	8,93	0,683	7
Restaurado	Biomasa	Cuadrático	0,07	-0,24	0,33	0,22	0,81	3	-0,858	9,72	10,5	0,638	6

Anexo 2. Lista de especies y morfo-especies de helechos terrestres registrados durante el muestreo en bosques naturales y bosques restaurados. Se puede observar, además, las especies y morfo-especies exclusivas y compartidas.

Especie	BN	BR
<i>Adiantum petiolatum</i>		X
<i>Adiantum trichochlaenum</i>		X
<i>Adiantum urophyllum</i>	X	
<i>Alsophila cuspidata</i>	X	X
<i>Asplenium castaneum</i>	X	
<i>Asplenium cuspidatum</i>	X	
<i>Asplenium flabellulatum</i>	X	
<i>Asplenium miradoreense</i>	X	
<i>Asplenium monanthes</i>	X	
<i>Asplenium pteropus</i>	X	
<i>Asplenium sessilifolium</i>	X	
<i>Asplenium sp. 1</i>		X
<i>Blechnum cordatum</i>	X	X
<i>Blechnum divergens</i>	X	
<i>Blechnum ensiforme</i>	X	
<i>Blechnum glandulosum</i>		X
<i>Blechnum lherminieri</i>	X	
<i>Blechnum lima</i>		X
<i>Blechnum occidentale</i>	X	X
<i>Blechnum sp. 1</i>	X	
<i>Blechnum wardiae</i>	X	
<i>Botrychium sp. 1</i>	X	
<i>Campyloneurum cochense</i>	X	
<i>Campyloneurum magnificum</i>	X	
<i>Ctenitis sloanei</i>		X
<i>Cyathea andicola</i>	X	X
<i>Cyathea brunei</i>		X
<i>Cyathea brunnescens</i>		X
<i>Cyathea cf. leucolepismata</i>	X	
<i>Cyathea frondosa</i>	X	
<i>Cyathea pallescens</i>	X	
<i>Cyathea sp. 4</i>		X
<i>Cyathea sp.2</i>	X	
<i>Cyathea sp1</i>	X	
<i>Cyathea sp3</i>	X	
<i>Cyathea squamipes</i>	X	
<i>Cyathea straminea</i>		X
<i>Cyathea xenoxyla</i>	X	X
<i>Danaea latipinna</i>	X	
<i>Danaea moritziana</i>	X	

<i>Danaea sp.1</i>		X
<i>Danaea wendlandii</i>	X	
<i>Dennstaedtia auriculata</i>	X	
<i>Dennstaedtia cornuta</i>	X	X
<i>Dennstaedtia dissecta</i>	X	
<i>Didymochlaena truncatula</i>	X	
<i>Diplazium ambiguum</i>	X	
<i>Diplazium chimboracense</i>	X	
<i>Diplazium costale</i>		X
<i>Diplazium cristatum</i>	X	
<i>Diplazium macrophyllum</i>	X	
<i>Diplazium melanosorum</i>	X	
<i>Diplazium pinnatifidum</i>	X	
<i>Diplazium rivale</i>	X	
<i>Diplazium seemannii</i>	X	
<i>Diplazium sp. 1</i>	X	
<i>Diplazium striatastrum</i>	X	X
<i>Diplazium wilsonii</i>	X	
<i>Dryopteridaceae sp.1</i>	X	
<i>Dryopteridaceae sp.2</i>	X	
<i>Dryopteridaceae sp.4</i>		X
<i>Dryopteridaceae sp3</i>		X
<i>Dryopteris patula</i>		X
<i>Dryopteris wallichiana</i>	X	
<i>Elaphoglossum cuspidatum</i>	X	
<i>Elaphoglossum latifolium</i>	X	
<i>Hypolepis hostilis</i>		X
<i>Lomariopsis japurensis</i>	X	
<i>Macrothelypteris torresiana</i>		X
<i>Marattia laevis</i>		X
<i>Megalastrum biseriale</i>	X	
<i>Megalastrum cf. vastum</i>	X	
<i>Megalastrum sp.1</i>	X	
<i>Mickelia pergamentacea</i>	X	
<i>Niphidium crassifolium</i>		X
<i>Polybotrya altescandens</i>	X	
<i>Polybotrya osmundacea</i>	X	X
<i>Polybotrya suberecta</i>	X	
<i>Polystichum lehmannii</i>	X	
<i>Pteris altissima</i>	X	
<i>Pteris muricata</i>	X	
<i>Pteris podophylla</i>	X	X
<i>Pteris praestantissima</i>	X	
<i>Pteris pungens</i>	X	X

<i>Saccoloma elegans</i>	X	X
<i>Saccoloma inaequale</i>	X	
<i>Saccolomataceae</i> sp.1	X	
<i>Saccolomataceae</i> sp.2	X	
<i>Selaginella</i> sp. 1	X	
<i>Serpocaulon nanegalense</i>	X	
sp. 1	X	
sp. 2	X	
<i>Sphaeropteris quindiuensis</i>	X	X
<i>Stigmatopteris heterophlebia</i>	X	
<i>Stigmatopteris ichthiosma</i>	X	
<i>Stigmatopteris sordida</i>	X	
<i>Stigmatopteris</i> sp.1		X
<i>Tectaria aff. incisa</i>	X	
<i>Tectaria antioquoiana</i>	X	
<i>Tectaria incisa</i>	X	
<i>Tectaria lizarzaburui</i>	X	
<i>Thelypteris biolleyi</i>	X	
<i>Thelypteris dentata</i>		X
<i>Thelypteris gemmulifera</i>		X
<i>Thelypteris gigantea</i>	X	
<i>Thelypteris oligocarpa</i>		X
<i>Thelypteris opposita</i>		X
<i>Thelypteris rigescens</i>	X	
<i>Thelypteris rudiformis</i>	X	
<i>Thelypteris rudis</i>		X
<i>Thelypteris scalaris</i>		X
<i>Thelypteris</i> sp. 1	X	
<i>Thelypteris</i> sp. 2	X	
<i>Thelypteris</i> sp. 3		X
<i>Thelypteris</i> sp. 4		X

Anexo 3. Número de individuos marcados y medidos por localidad durante las jornadas de campo para estimar la biomasa aérea.

Tipo de bosque	Altitud	Número de individuos marcados
BN	400	57
BN	1000	447
BN	2200	295
BN	3000	828
BR	400	350
BR	1500	489
BR	2200	526

Anexo4: Cantidad de biomasa (Kg 400 m⁻²) almacenada por cada especie y porcentaje de contribución a la biomasa total en cada localidad de estudio.

Tipo de bosque	m	Kg 400m ⁻² total	Especie	Kg 400m ⁻² especie	%
BN	400	17778,69	<i>Saccoloma elegans</i>	6967,02	39,19
			<i>Stigmatopteris sordida</i>	4537,30	25,52
			<i>Diplazium macrophyllum</i>	4034,37	22,69
			<i>Polybotrya osmundacea</i>	503,11	2,83
			<i>Dennstaedtia dissecta</i>	490,13	2,76
			<i>Saccolomataceae sp2</i>	347,01	1,95
			<i>Thelypteris gigantea</i>	307,43	1,73
			<i>Stigmatopteris heterophlebia</i>	278,94	1,57
			<i>Alsophila cuspidata</i>	160,58	0,90
			<i>Diplazium pinnatifidum</i>	65,25	0,37
			<i>Adiantum urophyllum</i>	47,83	0,27
			<i>Lomariopsis japurensis</i>	31,53	0,18
			<i>Diplazium striatastrum</i>	8,20	0,05
			BN	1000	56988,77
<i>Pteris praestantissima</i>	3296,58	15,00			
<i>Tectaria antioquoiana</i>	3232,32	14,79			
<i>Cyathea pallescens</i>	2377,25	9,06			
<i>Saccoloma elegans</i>	1764,67	6,48			
<i>Tectaria incisa</i>	1180,81	6,46			
<i>Mickelia pergamentacea</i>	845,21	5,78			
<i>Blechnum occidentale</i>	716,49	5,67			
<i>Adiantum urophyllum</i>	597,70	4,17			

			<i>Saccoloma inaequale</i>	496,19	3,10
			<i>Diplazium melanosorum</i>	303,33	2,07
			<i>Blechnum wardiae</i>	199,80	1,48
			<i>Polybotrya suberecta</i>	191,71	1,26
			<i>Diplazium wilsonii</i>	166,29	1,05
			<i>Diplazium chimborazense</i>	155,26	0,87
			<i>Diplazium cristatum</i>	100,81	0,53
			<i>Danaea wendlandii</i>	29,23	0,35
			<i>Dryopteridaceae 1m</i>	23,86	0,34
			<i>Polybotrya altescandens</i>	19,33	0,29
			<i>Diplazium sp. m</i>	10,07	0,27
			<i>sp. 2m</i>	3,67	0,18
			<i>Diplazium seemannii</i>	2,75	0,05
			<i>Pteris altissima</i>	3683,27	0,04
			<i>Dryopteridaceae 2</i>	3296,58	0,03
			<i>Pteris pungens</i>	3232,32	0,02
			<i>sp. 1m</i>	2377,25	0,01
			<i>Diplazium rivale</i>	1764,67	0,00
BN	2200	24985,61	<i>Diplazium melanosorum</i>	5539,97	22,17
			<i>Cyathea xenoxyla</i>	5268,13	21,08
			<i>Dennstaedtia cornuta</i>	3465,14	13,87
			<i>Cyathea squamipes</i>	2654,47	10,62
			<i>Blechnum divergens</i>	2626,52	10,51
			<i>Cyathea pallescens</i>	1087,88	4,35
			<i>Blechnum lherminieri</i>	777,02	3,11
			<i>Blechnum occidentale</i>	737,11	2,95
			<i>Polystichum lehmannii</i>	541,22	2,17
			<i>Blechnum cordatum</i>	487,52	1,95
			<i>Danaea moritziana</i>	376,07	1,51
			<i>Cyathea cf. leucolepismata</i>	348,23	1,39
			<i>Sphaeropteris quindiuensis</i>	277,54	1,11
			<i>Cyathea sp2.</i>	241,13	0,97
			<i>Asplenium flabellulatum</i>	193,79	0,78
			<i>Pteris muricata</i>	82,36	0,33
			<i>Blechnum ensiforme</i>	57,62	0,23
			<i>Cyathea sp1</i>	52,82	0,21
			<i>Megalastrum biseriale</i>	45,00	0,18
			<i>Polybotrya altescandens</i>	41,37	0,17
			<i>Dennstaedtia auriculata</i>	28,44	0,11
			<i>Asplenium miradoreense</i>	21,62	0,09
			<i>Diplazium ambiguum</i>	21,23	0,08

			<i>Elaphoglossum latifolium</i>	13,40	0,05
BN	3000	24468,16	<i>Blechnum occidentale</i>	7877,68	32,20
			<i>Thelypteris rudiformis</i>	7424,36	30,34
			<i>Polystichum lehmannii</i>	6497,08	26,55
			<i>Dryopteris wallichiana</i>	1489,19	6,09
			<i>Asplenium monanthes</i>	448,58	1,83
			<i>Pteris muricata</i>	382,95	1,57
			<i>Campyloneurum cochense</i>	185,15	0,76
			<i>Elaphoglossum cuspidatum</i>	118,06	0,48
			<i>Asplenium castaneum</i>	30,21	0,12
			<i>Asplenium cuspidatum</i>	10,75	0,04
			<i>Botrychium sp.</i>	4,14	0,02
BR	400	32781,43	<i>Blechnum glandulosum</i>	18626,13	56,82
			<i>Cyathea andicola</i>	5120,98	15,62
			<i>Saccoloma elegans</i>	4293,67	13,10
			<i>Adiantum petiolatum</i>	1633,24	4,98
			<i>Stigmatopteris sp.</i>	1193,95	3,64
			<i>Alsophila cuspidata</i>	652,94	1,99
			<i>Thelypteris gemmulifera</i>	444,77	1,36
			<i>Hypolepis hostilis</i>	294,00	0,90
			<i>Thelypteris opposita</i>	185,35	0,57
			<i>Macrothelypteris torresiana</i>	128,26	0,39
			<i>Ctenitis sloanei</i>	103,10	0,31
			<i>Polybotrya osmundacea</i>	45,03	0,14
			<i>Niphidium crassifolium</i>	26,74	0,08
			<i>Adiantum trichochlaenum</i>	18,62	0,06
			<i>Danaea sp.</i>	14,64	0,04
BR	1500	20329,84	<i>Blechnum occidentale</i>	14489,71	71,27
			<i>Hypolepis hostilis</i>	2561,98	12,60
			<i>Cyathea brunnescens</i>	977,05	4,81
			<i>Alsophila cuspidata</i>	903,18	4,44
			<i>Thelypteris oligocarpa</i>	352,51	1,73
			<i>Thelypteris sp.</i>	337,21	1,66
			<i>Cyathea straminea</i>	293,96	1,45
			<i>Thelypteris opposita</i>	199,02	0,98
			<i>Sphaeropteris quindiuensis</i>	60,51	0,30
			<i>Thelypteris scalaris</i>	58,35	0,29

			<i>Thelypteris macrophylla</i>	53,53	0,26
			<i>Dryopteris patula</i>	42,83	0,21
BR	2200	26206,87	<i>Cyathea cf. brunnescens</i>	6036,94	23,04
			<i>Pteris podophylla</i>	5590,22	21,33
			<i>Thelypteris dentata</i>	4757,53	18,15
			<i>Blechnum occidentale</i>	3951,97	15,08
			<i>Thelypteris oligocarpa</i>	2455,19	9,37
			<i>Blechnum lima</i>	813,03	3,10
			<i>Dennstaedtia cornuta</i>	697,74	2,66
			<i>Diplazium costale</i>	639,36	2,44
			<i>Cyathea brunei</i>	455,01	1,74
			<i>Marattia laevis</i>	440,30	1,68
			<i>Dryopteridaceae sp1</i>	202,57	0,77
			<i>Hypolepis hostilis</i>	125,98	0,48
			<i>Dryopteris patula</i>	41,03	0,16