

Regeneración de árboles en ecosistemas naturales y plantaciones de *Pinus patula* (Pinaceae) dentro de un gradiente altitudinal andino (Azuay, Ecuador)

Oswaldo Jadán^{1*}, Hugo Cedillo¹, Priscila Pillacela¹, Darío Gualpa¹, Alexandra Gordillo¹, Pedro Zea¹, Lourdes Díaz¹, Fernando Bermúdez¹, Andrés Arciniegas¹, Wilson Quizhpe² & Carlos Vaca¹

1. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad de Cuenca, Cuenca Ecuador; oswaldo.jadan@ucuenca.edu.ec, hugo.cedillo@ucuenca.edu.ec, prisci_pillacela@hotmail.com, dario.gualpat24@ucuenca.edu.ec, nely.gordillo@ucuenca.edu.ec, pedro.zea@ucuenca.edu.ec, lourdes.diaz@ucuenca.edu.ec fernando.bermudez@ucuenca.edu.ec, andres.arciniegas@ucuenca.edu.ec, carlos.vaca@ucuenca.edu.ec
2. Universidad Estatal Amazónica, Puyo Ecuador; wr.quizhpec@uea.edu.ec

* Correspondencia.

Recibido 11-IV-2018. Corregido 04-IX-2018. Aceptado 30-XI-2018.

Abstract: Regeneration of trees in natural ecosystems and plantations of *Pinus patula* (Pinaceae), in an Andean altitudinal gradient (Azuay, Ecuador). Andean forests and paramo have high species richness, but constantly they are threatened by deforestation. Natural arboreal regeneration of these ecosystems will condition their structure and functionality in the future, but now it has been poorly evaluated. In the Andes of Southern Ecuador, there are also abandoned *Pinus patula* (pine) forest plantations, which could be scenarios to promote natural regeneration. In an Andean altitudinal gradient, we evaluated floristically parameters of tree regeneration between two study scenarios: natural ecosystems (herbaceous paramos and natural forests) and pine plantations. For this, the diversity of regeneration was described by species richness, Shannon index and floristic composition. Abundance with the number of individuals; these parameters were compared between two scenarios. We determined also that environmental variables or predictors of: canopy cover, soil, tree structure, horizontal distance and physiographic explained the variation in the parameters of regeneration with greater magnitude. For this, a partition analysis of the variation was carried out. Richness and diversity of species were greater in natural ecosystems, whereas floristic composition was different and its abundance was similar. In natural ecosystems, basal area and tree density explained mainly the variation in wealth, diversity and abundance. Not so in pine plantations where horizontal distance to the native forests was the predictor that mostly explained. The greatest diversity of regeneration in natural ecosystems (forests) is associated with the existence of arboreal, shrub and seed biotypes. It is adding to this, efficiency in dispersion processes at the micro-habitat level. These aspects are limiting in plantations of pine, in which the dispersion or availability of seeds depends on the proximity to natural ecosystems.

Key words: Andes; native forest; predictors; páramo; natural regeneration.

Jadán, O., Cedillo, H., Pillacela, P., Gualpa, D., Gordillo, A., Zea, ... & Vaca, C. (2019). Regeneración de *Pinus patula* (Pinaceae) en ecosistemas naturales y plantaciones, en un gradiente altitudinal andino, Azuay, Ecuador. *Revista de Biología Tropical*, 67(1), 182-195.

Los bosques naturales y páramos andinos son considerados ecosistemas naturales de alta diversidad florística a nivel mundial y regional. En estos ambientes, los distintos estudios que han evaluado la diversidad taxonómica y

funcional se han enfocado en evaluar biotipos de vegetación leñosa \geq a 5 cm de diámetro (Báez et al., 2015; Homeier, Breckle, Günter, Rollenbeck, & Leuschner, 2010; Jadán et al., 2017). Sobre las existencias y dinámica de la

regeneración natural en los dos ecosistemas el conocimiento es escaso, especialmente en la vegetación arbórea perenne ≤ 5 cm de diámetro. No se ha considerado que estas especies luego de un proceso de germinación, sobrevivencia y crecimiento natural perenne, marcarán el futuro florístico, estructural y funcional del ecosistema (Gardner, Barlow, Parry, & Peres, 2007; Pérez-Ramos, 2007). A la regeneración natural no se le ha considerado como la base fundamental para la renovación y continuidad de las especies, por tanto es uno de los procesos más importantes en el ciclo de vida de las plantas (Nathan & Muller, 2000; Wang & Smith, 2002).

En el paisaje andino del sur de Ecuador existen superficies indeterminadas de plantaciones forestales de *Pinus patula* (pino), implantadas hace algunas décadas para producir bienes y brindar servicios ecosistémicos (Pacheco, Díaz, Quizhpe, Asanza, & Jadán, 2017; Quichimbo et al., 2017). De estas plantaciones, varias están abandonadas, incluso desde su implantación y a las que no se les ha aplicado labores silviculturales, lo que ha implicado la existencia actual de superficies considerables de plantaciones abandonadas.

Del mismo modo, se reportan impactos negativos que han causado rupturas ecológicas inter-específicas y ha provocado la eliminación o desplazamiento de especies nativas (Bueno & Baruch, 2011; Calviño-Cancela, Rubido-Bará, & van Etten, 2012). Contrariamente, en otros contextos tropicales, se afirma que las plantaciones forestales implementadas con densidades adecuadas y especies bajas en alelopatía facilitan las condiciones del microhábitat lo que permite el crecimiento de la regeneración natural de leñosas perennes (Carnus et al., 2006; Feyera, Beck, & Lüttge, 2002; Hartley, 2002). La estructura arbórea tanto vertical como horizontal de las plantaciones ha permitido el desarrollo de especies pertenecientes a diferentes gremios ecológicos que contribuyen en mediano y largo plazo a la funcionalidad del ecosistema (Aguirre & Weber, 2007).

Investigaciones ecológicas han revelado que la abundancia de la regeneración natural

arbórea es similar en plantaciones de diferentes especies exóticas (Lee, Hau, & Corlett, 2005), pero la riqueza fluctúa en mayor o menor número, respecto a la existente en bosques naturales cercanos (Barreto, Prieto, Duarte de Moraes, & Pena, 2011). Se afirma, que la cobertura del dosel arbóreo y entrada de luz facilita la germinación de semillas y establecimiento de especies leñosas nativas, en plantaciones mono específicas (Yirdaw & Luukkanen, 2004), y también en ecosistemas naturales (Harrington & Ewel, 1997; Palomeque et al., 2017) para consecuentemente, incrementar la diversidad florística en la regeneración natural.

En ecosistemas de vegetación sometidos a restauración ecológica pasiva a través de la regeneración natural, la riqueza de especies aumenta su número conforme disminuye la distancia hacia los bosques naturales (Günter, Weber, Erreis, & Aguirre, 2007). Esto permite inferir que la diversidad florística de la regeneración natural está asociada con la capacidad y mecanismos de dispersión de semillas que tienen las especies leñosas nativas (Cramer, Hobbs, & Standish, 2008). Consecuente se afirma que el crecimiento inicial de plántulas está condicionado por las propiedades químicas y físicas del suelo (Günter et al., 2009).

La afirmación sobre la eliminación de especies vegetales nativas consecuencia de la implementación de plantaciones forestales no puede ser generalizada, sino corroborada responsablemente mediante estudios locales que permitan conocer el impacto real. Estas indagaciones permitirán evaluar y monitorear sinergias e interacciones ecológicas dentro y fuera de las plantaciones forestales. Bajo estos antecedentes se desarrolló la presente investigación, considerando las siguientes preguntas: 1) ¿La diversidad, abundancia de la vegetación y composición florística difiere en ecosistemas naturales frente a la existente en plantaciones de pino? y; 2) ¿Cuáles variables predictoras de fisiografía, cobertura, estructura de la vegetación arbórea, edáficas y distancia horizontal hacia bosques naturales explican mayormente la variación en la riqueza, diversidad y abundancia de la regeneración natural

arbórea en ecosistemas naturales y plantaciones forestales de pino?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: La investigación se realizó en dos escenarios de estudio: 1) ecosistemas naturales que corresponden a parches o fragmentos de bosques naturales y páramos; 2) plantaciones forestales de pino *P. patula*. Se consideró a los páramos, ya que dentro de ellos se establecieron plantaciones forestales hace más de 30 años; actualmente se hace pertinente evaluar y determinar cuál es la capacidad de las plantaciones de pino para promover la regeneración natural al ser comparadas con el bosque nativo.

Los ecosistemas naturales están distribuidos en un gradiente altitudinal que va desde los 3 000 hasta los 3 870 m de altitud; aquí se instalaron 27 parcelas de muestreo. Las plantaciones forestales desde 2 500 hasta 3 800 m de altitud, en donde se instalaron 45 parcelas; estas parcelas fueron distribuidas en todo el gradiente con al menos 10 parcelas cada 500 m de diferencia altitudinal y a 500 m de distancia horizontal, de manera aleatoria. Estos escenarios están ubicados en el sur del Ecuador, provincia del Azuay; fueron identificados y ubicados luego de la generación de un mapa de cobertura vegetal a partir de orto-fotos del 2012. Ecológicamente están dentro de las zonas de vida de Bosques Húmedo Montano y Páramo (Holdridge, 1967).

Muestreo y toma de datos: En los parches de bosques naturales y páramos se instalaron las parcelas de 500 m². En las plantaciones de pino parcelas 1 000 m² cuya superficie fue superior a los ecosistemas naturales, para equilibrar la densidad arbórea representada por el número de individuos (N), que es superior en los bosques naturales (1 200 N/ha), frente a las plantaciones de pino (830 N/ha, bajo densidad en plantación de 3 x 4 m). En el interior de estas parcelas se ubicaron cinco sub-parcelas de 2 x 2 m (una concéntrica y cuatro al azar) obteniendo un área efectiva de muestreo de 20 m²; para ello se adoptó metodologías de investigaciones

realizadas sobre la regeneración natural en bosques tropicales (Escobar et al., 1982; Muñoz & Muñoz, 2010). Aquí, todas las plantas arbóreas leñosas ≤ 5 cm de dap tomado sobre el nivel del suelo, fueron identificadas taxonómicamente *in situ* a nivel de especie; a las que no se la pudo identificar, fueron recolectadas y llevadas al herbario LOJA. Estas especies fueron diferenciadas en árboles según Jørgensen (1999); se las consideró como motivo del estudio por ser biotipos perennes que presentan mayor dificultad para germinar y desarrollarse frente a las plantas herbáceas. Además, estas especies luego de un proceso de crecimiento perenne forman parte de la estructura y funcionalidad del ecosistema. También se contabilizaron los individuos de cada especie.

En cada sub-parcela se midió indirectamente el Índice de Área Foliar (IAF) utilizando el equipo óptico CI-110 (Plant Canopy Imager, CID Bio-Science, Washington, EE. UU) a través de imágenes hemisféricas digitales (150 campos de visión) del dosel como una medida de la cubierta vegetal total por área de terreno. Aquí las imágenes fueron tomadas a 100 cm sobre el nivel del suelo para medir IAF de árboles y arbustos, excluyendo sus tallos (Paiva, Silva, & Haridasan, 2015). Se consideró condiciones de clima bajo cielo abierto (pocas nubes) pero con el lente sombreado para evitar la sub-estimación del IAF, la sobre-estimación de radiación del haz solar y la radiación difusa. Las medidas del IAF en las cinco sub-parcelas fueron promediadas para la parcela.

En cada parcela de 500 y 1 000 m², se tomaron datos ecológicos de altitud y ubicación geográfica (Apéndice digital). También se tomó una muestra homogenizada de suelos proveniente de cuatro sub-parcelas para realizar análisis físicos y químicos de: densidad aparente, pH, Materia orgánica (MO), Nitrógeno (N), Fosforo (P), Potasio (K), Calcio (Ca), Magnesio (Mg), Hierro (Fe) y Manganeso (Mn). Estas muestras fueron enviadas al laboratorio de suelos de la Agencia Ecuatoriana de Aseguramiento de Calidad del Agro - Agrocalidad, Ecuador.

Análisis de la información - Diversidad y Abundancia: La diversidad fue analizada mediante las diferencias métricas en la riqueza de especies y el índice alfa de Shannon, entre los dos escenarios de estudio, mediante curvas de rarefacción y extrapolación de especies. Para ello se utilizó el método de distribución de probabilidad, con datos por parcela (área efectiva de muestreo - 20 m²) (Colwell & Elsensohn, 2014). La abundancia de la regeneración natural arbórea fue determinada con base al número de individuos (Ind) por superficie efectiva de muestreo (20 m²) y por especies. Adicionalmente se determinó el índice de equidad mediante la relación entre el índice de Shannon y el logaritmo del número de especies, para medir la distribución homogénea o heterogénea del número de individuos sobre el número de especies (escala de 0 - 1). Los promedios de estos parámetros fueron comparados entre los dos escenarios de estudio mediante la prueba t ($P < 0.05$).

Composición florística: La variación en este parámetro entre ecosistemas naturales y plantaciones de pino, fue determinada mediante análisis de similitudes ANOSIM y escalamiento multidimensional no métrico - NMS (Bray Curtis, $P < 0.05$). Este último permitió evidenciar diferentes grupos de vegetación bajo un ordenamiento espacial. Para estos análisis se utilizaron la composición de especies y sus abundancias registradas en las parcelas de muestreo.

Asociado al NMS se realizó un análisis de especies indicadoras para identificar cuáles de estas son características de los diferentes grupos de vegetación articuladas con sus características ambientales, con base a su relación significativa ($P < 0.05$) entre frecuencia y abundancia. Los análisis fueron realizados con el programa estadístico Queco (Di Rienzo et al., 2010).

Relación entre variables predictoras y parámetros de la vegetación: Se describió estadísticamente la variación en los parámetros de la vegetación: riqueza, diversidad alfa de

Shannon y abundancia en el gradiente altitudinal. Luego se describieron las variables predictoras diferenciadas en: 1) cobertura del dosel: Índice de Área Foliar (IAF); 2) edáficas: físicas y químicas del suelo; 3) estructura arbórea: densidad o número de individuos arbóreos por hectárea (N/ha) y área basal (m²/ha) y 4) topográficas: altitud y pendiente. El área basal fue calculada a los biotipos leñosos adultos ≥ 5 cm de dap utilizando las ecuaciones propuestas en Prodan, Peters, Cox y Real (1997).

Posteriormente, se realizó un análisis de explicación a *priori* de partición de la varianza (Varpart), bajo procedimientos validados en bosques tropicales por Chain-Guadarrama, Finegan, Vilchez y Casanoves (2012) y Jadán et al. (2017). Este análisis permitió explicar la importancia relativa de las distintas variables predictoras sobre la variación en los parámetros de riqueza, diversidad y abundancia de la regeneración natural, comparada para los dos contextos de estudio. Previo este análisis se aplicó el procedimiento *Fordware selection* que permitió seleccionar las variables explicativas o predictoras ($P < 0.05$) sobre los parámetros de la regeneración natural. Se utilizó el programa estadístico Queco (Di Rienzo et al., 2010). En las plantaciones de pino se incorporó la distancia horizontal como variable predictora, que fue medida desde las parcelas hasta los remanentes de bosques naturales. Para ello se utilizaron orto-fotos a escala 1:30 000 y herramientas informáticas de gvSIG; cuando se verificó más de dos remanentes circundantes a las parcelas se calculó el promedio entre las diferentes distancias.

Finalmente, como un análisis a *posteriori*, se realizaron regresiones lineales entre las variables predictores (X) que mayormente explicaron los parámetros de la vegetación (Y) para conocer su relación positiva o negativa de interdependencia. Se utilizó el programa estadístico Infostat (Di Rienzo et al., 2017).

RESULTADOS

Diversidad y abundancia: Las curvas de acumulación mostraron valores estimados

similares (según los desvíos estándar; $\alpha < 0.05$) para riqueza de especies e índice de Shannon, entre los ecosistemas naturales y plantaciones de pino en seis parcelas, con tendencia al incremento (Fig. 1A, Fig. 1B).

No obstante, la riqueza de especies e índice de Shannon fueron superiores ($\alpha < 0.05$) en los ecosistemas naturales cuando se incrementaron las parcelas y su tendencia llegó a estabilizarse. Los promedios de abundancia en la regeneración natural fueron similares estadísticamente entre los dos contextos de estudio (t ; $P = 0.5932$).

La equidad no mostró diferencias estadísticas (t ; $P = 0.4629$), pero sus valores fueron bajos (en escala de 0 a 1) tanto para los ecosistemas naturales y plantaciones (0.7, 0.68, respectivamente). Por lo tanto, se demostró una distribución heterogénea de individuos sobre las especies. Así, *Miconia* sp., registró 91 individuos en los ecosistemas naturales frente a *Viburnum triphyllum*, *Morella interrupta*, *Myrsine andina*, *Prumnopitys montana* y *Lomatia hirsuta* que solo registraron un individuo (Cuadro 1). Lo mismo sucede en las plantaciones de pino; *Miconia* sp., registró 328 individuos frente a *Myrciantes discolor* que solo registró dos individuos.

Variación en la composición florística:

La composición de especies mostró diferencias estadísticas significativas (ANOSIM; $P = 0.001$) entre los dos escenarios de estudio. El NMS (Stress = 0.2) según la distribución de las parcelas, mostró similitud de especies de la regeneración natural entre los ecosistemas naturales y las plantaciones de pino, a lo largo del primer eje de ordenación, bajo un 33 % de explicación (Fig. 2). No obstante, con similar explicación (32 %) en el segundo eje, se separaron positivamente la mayor parte de parcelas de los ecosistemas naturales y negativamente las pertenecientes a las plantaciones de pino, lo que permitió observar disimilitud en la composición de especies. A esta disimilitud se adiciona las especies indicadoras que fueron diferentes en los dos escenarios de estudio (Cuadro 1, Fig. 2).

Variación entre parámetros de la vegetación con variables predictoras:

En los ecosistemas naturales la riqueza de especies, índice de diversidad de Shannon y abundancia presentaron coeficientes de variación \geq al 90% (Cuadro 2). En las plantaciones de pino, el coeficiente de variación mostró el mismo patrón que en los ecosistemas naturales, pero

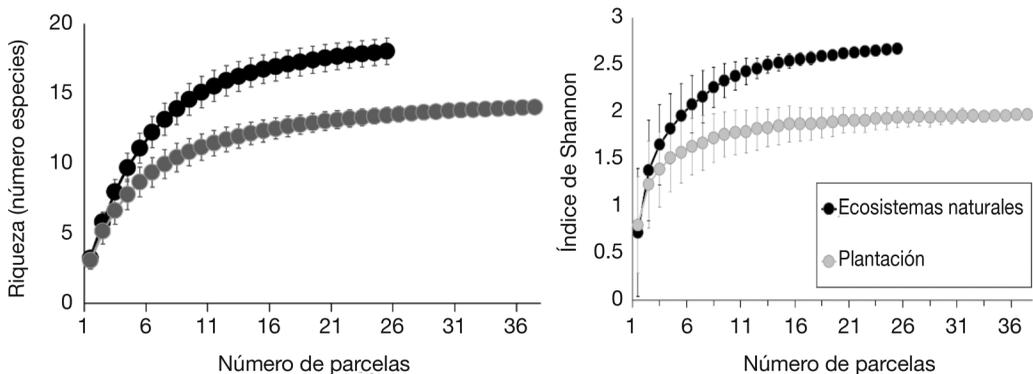


Fig. 1. Curvas de acumulación de especies (\pm Desviación Estándar) (A), índice de Shannon (B) en relación al área muestreada - número de parcelas, en ecosistemas naturales y plantaciones de pino, provincia del Azuay - Ecuador.

Fig. 1. Accumulation curves of species (\pm Standard Deviation) (A), the Shannon index (B) in relation to the sampled area - number of plots, in natural ecosystems and pine plantations, Azuay province, Ecuador.

CUADRO 1

Familias botánicas, especies y sus abundancias de la regeneración natural arbórea, registrada en los ecosistemas naturales y plantaciones de pino, provincia del Azuay, Ecuador

TABLE 1

Botanical families, species and abundances of natural tree regeneration, registered in natural ecosystems and pine plantations, Azuay province, Ecuador

Familia	Nombre científico	Ecosistemas naturales	Plantaciones de pino
ARALIACEAE	<i>Oreopanax rosei</i> **		109
ARALIACEAE	<i>Oreopanax avicennifolia</i> *	18	
ARALIACEAE	<i>Oreopanax andreanu</i> *	8	
ASTERACEAE	<i>Gynoxys buxifolia</i> **	2	54
CAPRIFOLIACEAE	<i>Viburnum pichinchense</i>	1	43
CAPRIFOLIACEAE	<i>Viburnum triphyllum</i> *	5	
CELASTRACEAE	<i>Maytenus andicola</i> *	35	9
CHLORANTHACEAE	<i>Hedyosmum cumbalensis</i> *	21	
CLETHRACEAE	<i>Clethra ferruginea</i>	2	
CLETHRACEAE	<i>Clethra fimbriata</i>	8	
CLETHRACEAE	<i>Clethra</i> sp.	30	15
CUNONIACEAE	<i>Weinmannia fagaroides</i> *	16	
CUNONIACEAE	<i>Weinmannia rollottii</i>	3	
ELAEOCARPACEAE	<i>Vallea stipularis</i> *	78	29
FABACEAE	<i>Acacia dealbata</i>		32
MELASTOMATACEAE	<i>Miconia</i> sp.	91	328
MELASTOMATACEAE	<i>Miconia theaezans</i>	9	
MYRICACEAE	<i>Morella interrupta</i>	1	16
MYRSINACEAE	<i>Geissanthus vanderwerffii</i> **		40
MYRSINACEAE	<i>Myrsine dependens</i> *	27	8
MYRSINACEAE	<i>Myrsine andina</i>	1	
MYRTACEAE	<i>Myrcianthes discolor</i>		2
MYRTACEAE	<i>Myrcianthes orthostemon</i>	11	
PODOCARPACEAE	<i>Podocarpus sprucei</i> **		52
PODOCARPACEAE	<i>Prumnopitys montana</i>	1	
PROTEACEAE	<i>Lomatia hirsuta</i>	1	22
PROTEACEAE	<i>Oreocallis grandiflora</i> *	10	
ROSACEAE	<i>Hesperomeles ferruginea</i>	3	
ROSACEAE	<i>Polylepis incana</i>	2	
ROSACEAE	<i>Prunus ovalis</i>	7	
TOTAL		386	759

Especies indicadoras de características ambientales en ecosistemas naturales* y en plantaciones de pino** (P < 0.05).

con menores valores mínimos \geq al 69 % (Cuadro 2).

Las variables predictoras dentro de los ecosistemas naturales registraron coeficientes de variación (CV) > 50 % (Cuadro 3); sin embargo, la altitud y densidad aparente registraron menores valores al 50 % en su CV. En las plantaciones de pino, los coeficientes de

variación < 50 % se registraron para la mayor cantidad de variables predictoras (10 variables), en comparación con los ecosistemas naturales (Cuadro 3).

Partición de la variación: Este análisis demostró que ciertas variables predictoras como la estructura de la vegetación,

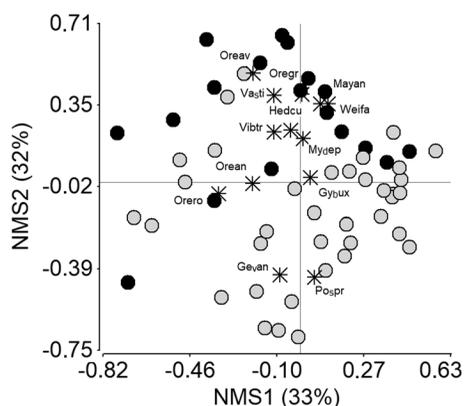


Fig. 2. Escalamiento multidimensional no métrico para medición de similitud en la composición florística de la regeneración natural en ecosistemas naturales y plantaciones de pino, provincia del Azuay, Ecuador. Especies indicadoras ecosistemas naturales (círculos negros): Hedcu - *Hedyosmum cumbalense*, Mayan - *Maytenus andicola*, Mydep- *Myrsine dependes*, Oreav - *Oreopanax avicennifolia*, Oregr - *Oreocallis grandiflora*, Orean - *Oreopanax andreas*, Vasti - *Vallea stipularis*, Vibtr - *Viburnum triphyllum*, Weifa - *Weinmannia fagaroides*. Plantaciones de pino (círculos gris claros): Pospr - *Podocarpus sprucei*, Orero - *Oreopanax rosei*, Gevan - *Geissanthus vanderwerffii*, Gybox - *Gynoxys buxifolia*.

Fig. 2. Non-metric multidimensional scaling analysis for measure similarity in the floristic composition of natural regeneration in natural ecosystems and pine plantations, Azuay province, Ecuador. Species indicating natural ecosystems (black circles): Hedcu - *Hedyosmum cumbalense*, Mayan - *Maytenus andicola*, Mydep- *Myrsine dependes*, Oreav - *Oreopanax avicennifolia*, Oregr - *Oreocallis grandiflora*, Orean - *Oreopanax andreas*, Vasti - *Vallea stipularis*, Vibtr - *Viburnum triphyllum*, Weifa - *Weinmannia fagaroides*. Pine plantations (light gray circles): Pospr - *Podocarpus sprucei*, Orero - *Oreopanax rosei*, Gevan - *Geissanthus vanderwerffii*, Gybox - *Gynoxys buxifolia*.

fisiográficas y distancia hacia los bosques naturales en las plantaciones de pino, explicaron significativamente proporciones > al 60 % los parámetros de la regeneración natural arbórea (Cuadro 4). En los ecosistemas naturales la estructura arbórea (área basal y abundancia) y la altitud explicaron mayormente la variación en los parámetros evaluados (riqueza, diversidad y densidad) > 70 % (Cuadro 4). En las plantaciones de pino la distancia horizontal hacia los bosques naturales explicó con > 60 % la riqueza, diversidad y abundancia (Cuadro 4).

Variables predictoras vs parámetros de la vegetación:

En los ecosistemas naturales, la riqueza se asoció significativa y positivamente con el área basal ($P = 0.0116$) y densidad arbórea ($P < 0.0001$) (Fig. 3A). Esta variable registró valores de cero en las parcelas dentro de los páramos herbáceos ubicadas a mayor altitud (según los tamaños de los círculos, en donde el mayor tamaño representa mayor altitud). Contrariamente, se distribuyó con mayores valores en las parcelas donde el área basal oscila entre 10 y 25 m²/ha, y que están ubicadas en medianas y bajas altitudes. La riqueza de especies se distribuyó positivamente en las parcelas con mayor densidad de individuos arbóreos que están ubicados en menores altitudes (Fig. 3B).

El índice de Shannon se asoció negativamente con la altitud ($P < 0.0001$); aquí se registraron los mayores valores en las parcelas ubicadas en los sitios de menor altitud (Fig. 3C). La densidad de la regeneración natural se asoció positivamente con la abundancia de la

CUADRO 2

Variaciones en los parámetros de riqueza, índice de Shannon y abundancia de la regeneración natural arbórea registrada en ecosistemas naturales y plantaciones de pino, provincia del Azuay, Ecuador

TABLE 2

Variations in richness parameters, Shannon index and abundance of natural tree regeneration recorded in tree natural ecosystems and pine plantations, Azuay province, Ecuador

Variable	Ecosistemas naturales				Plantación de pino			
	Media	CV	Mínimo	Máximo	Media	CV	Mínimo	Máximo
Abundancia Rn (Ind/ha)	14.5	106.2	0	51	16.9	117.2	0	97
Riqueza (número de especies)	3	95.2	0	9	2.5	69.2	0	6
Shannon H	0.7	99.9	0	2	0.7	83	0	1.6

CV: coeficiente de variación, Ind: individuos, Rn: regeneración natural.



CUADRO 3
Variaciones en las variables predictoras de la regeneración natural arbórea en ecosistemas naturales y plantaciones de pino, provincia del Azuay, Ecuador

TABLE 3
Variations in the predictors variables of natural tree regeneration in natural ecosystems and pine plantations, Azuay province, Ecuador

Variables predictoras		Ecosistemas naturales				Plantaciones de pino			
		Media	CV	Mínimo	Máximo	Media	CV	Mínimo	Máximo
Cobertura arbórea	IAF	27.2	76.5	0.8	59.2	2.7	42.9	0.2	5.5
Fisiográficas	Altitud (msnm)	3 422.3	8.3	3 011	3 865	3 108	12.5	2 531	3 766
	Pendiente (%)	17.7	104.4	2	70	30.8	42.9	4	60
Edáficas	Calcio (Ca)	5.8	90.3	0.2	21.9	8.9	75.2	0.2	22.7
	Densidad aparente (g/cm ³)	0.7	27.9	0.2	1	0.8	32.9	0.4	1.2
	Fosforo (P)	10.3	93.4	3.5	41	3.5	0	3.5	3.5
	Hierro (Fe)	939.1	82.8	15.4	3 113	750.9	48.5	194.2	1 761
	Magnesio (Mg)	1.1	83.1	0.1	3.9	2	69.4	0.1	4.6
	Manganeso (Mn)	28.7	93.5	2.7	110.2	21.7	57.7	3.9	55.8
	Materia Orgánica	16.6	52.1	8.6	35.5	11.3	69.4	1.5	30.7
	Nitrógeno (N)	0.8	52.1	0.4	1.8	0.6	69.2	0.1	1.5
	Potasio (K)	0.4	97.3	0.1	1.9	0.6	92	0	2.3
	PH	4.5	14.4	3.3	6.3	4.8	8.6	4.1	5.5
Estructura arbórea	Densidad (N/ha)	1 856.30	85.47	0	4 729	569.6	32.2	240	1 070
	Área basal (m ² /ha)	19.8	96.65	0	60.1	30.9	45.2	2.7	62

CV: coeficiente de variación.

CUADRO 4
Valores de partición de la varianza (F; P < 0.05) de variables predictoras y su explicación sobre la riqueza, diversidad de especies y abundancia de la regeneración natural, en ecosistemas naturales (A) y plantaciones de pino (B), provincia del Azuay, Ecuador

TABLE 4
Partition values of the variance (F; P < 0.05) of predictors variables, and their explanation in the richness, diversity of species and abundance of natural regeneration, in natural ecosystems (A) and pine plantations (B), Azuay province, Ecuador

Variables predictoras	Riqueza			Diversidad			Abundancia		
	%	F	P	%	F	P	%	F	P
A) Ecosistemas naturales									
Cobertura: IAF	0.65	49.96	0.001	0.56	33.83	0.001	0.65	49.96	0.001
Edáficas: Fosforo*, Calcio	0.34	7.72	0.001	0.41*	8.20	0.001	0.3	7.7	0.001
Estructura arbórea: área basal y densidad*	0.74	37.63	0.02	0.77*	85.92	0.001	0.70*	61.42	0.001
Topográficas: altitud	0.70	61.73	0.001	0.78	93.17	0.001	0.70	61.73	0.001
Todas	0.80	18.01	0.001	0.81	28.52	0.001	0.78	18.98	0.001
Residuos	0.20			0.19			0.22		
B) Plantaciones de pino									
Cobertura: IAF	0.45	36.9	0.001	0.37	27.3	0.001			
Distancia horizontal	0.6	67.2	0.001	0.88	324.7	0.001	0.6	67.2	0.001
Estructura arbórea: área basal*; densidad	0.33*	22.5	0.001	0.49	21.9	0.001	0.33*	22.5	0.001
Topográficas: altitud	0.33	22.9	0.001	0.52	48.3	0.001	0.33	22.9	0.001
Todas	0.65	18.8	0.001	0.9	66.6	0.001	0.6	22.5	0.001
Residuos	0.38			0.1			0.4		

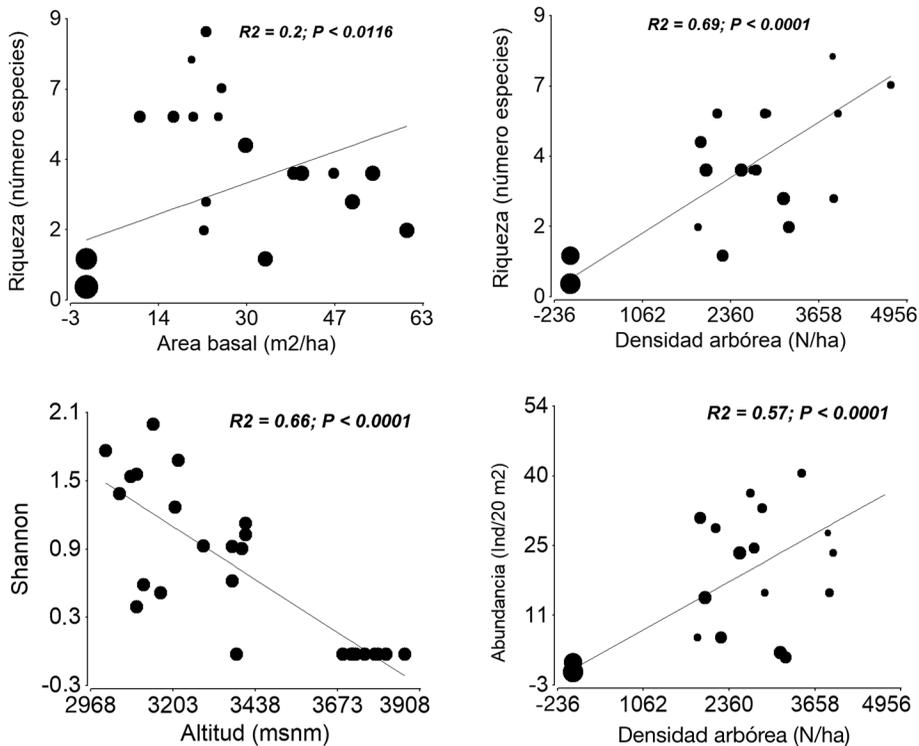


Fig. 3. Relaciones entre riqueza, diversidad y abundancia con variables predictoras que explicaron con mayor porcentaje relativo su variación, en ecosistemas naturales, provincia del Azuay, Ecuador. Círculos de mayor tamaño representan parcelas ubicadas a mayor altitud.

Fig. 3. Relationships among richness, diversity and abundance with predictors variables that explained their variation with greater relative percentage, in natural ecosystems, Azuay province, Ecuador. Larger circles represent plots located at higher altitude.

vegetación arbórea ($P < 0.0001$) (Fig. 3D); los mayores valores se registraron en las parcelas con mayor número de individuos arbóreos, que están ubicados a menores altitudes.

En las plantaciones de pino la riqueza de especies, índice de Shannon (Fig. 4A) y abundancia de la regeneración natural (Fig. 4B) se asociaron negativamente con la distancia horizontal hacia los bosques naturales ($P < 0.05$). El índice de área foliar que explicó relativamente en segundo lugar la riqueza de especies, se asoció positivamente ($P < 0.05$) (Fig. 4C); los mayores valores de riqueza se registraron en las parcelas que tuvieron entre 1.6 y 4 del IAF. De igual manera, la altitud que explicó en segundo lugar la diversidad registró una asociación negativa ($P < 0.05$) (Fig. 4D); aquí se

registraron los menores valores en las parcelas ubicadas en mayores altitudes.

DISCUSIÓN

Estudios sobre riqueza y abundancia de árboles en regeneración natural no han sido reportados para el área de estudio. En la presente investigación, los análisis de rarefacción con base a la intensidad de muestreo permitieron diferenciar mayor riqueza y diversidad florística de la regeneración natural arbórea en ecosistemas naturales. Estos mayores valores posiblemente estén asociados a la alta diversidad que poseen los bosques nativos andinos, lo cual ha sido registrado en árboles maduros (Barthlott, Mutke, Rafiqpoor, Kier,

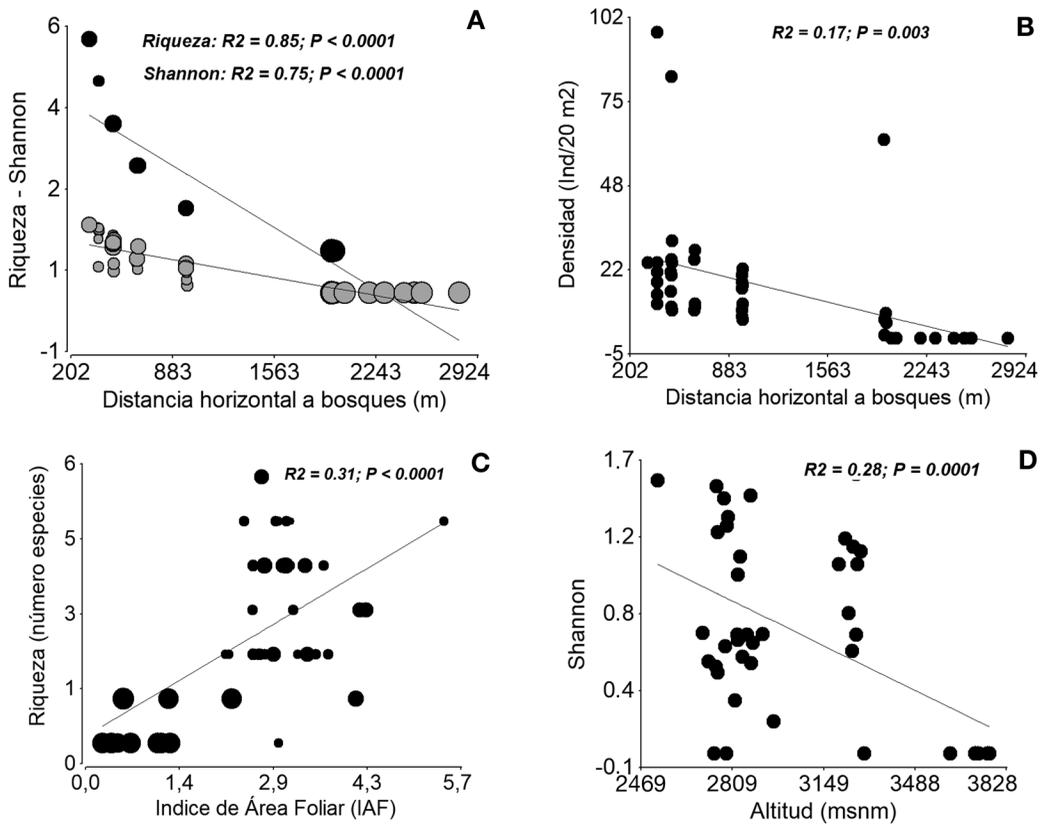


Fig. 4. Relaciones entre riqueza, diversidad y abundancia con distancia horizontal, cobertura de dosel y altitud como variables predictoras que explicaron con mayores porcentajes relativo su variación, en plantaciones de pino, provincia del Azuay, Ecuador.

Fig. 4. Relationships among richness, diversity and abundance with horizontal distance, canopy cover and altitude as predictors variables that explained their relative variation with greater percentages, in pine plantations, Azuay province, Ecuador.

& Kreft, 2005). La diversidad florística de árboles maduros se enlaza con la producción de semillas y consecuentemente con el origen de la regeneración natural a nivel de hábitat y en zonas contiguas, según la intervención de agentes y mecanismos de dispersión. Resultados similares se han reportado por Barreto et al. (2011) y Lal, Singh y Bhardwaj (2015) quienes han registrado un mayor número de especies arbóreas de regeneración natural en bosques naturales, frente a la existente en plantaciones forestales en ecosistemas tropicales.

En las plantaciones de pino, en donde se registraron valores más bajos en riqueza y diversidad, la no disponibilidad de semillas de especies nativas dentro de la población de

árboles de *P. patula*, se torna una fuerte limitante para dar origen a la regeneración natural. La presencia de árboles nativos y los procesos ecológicos de diseminación tanto anemófila y la realizada por animales silvestres resultan imprescindibles (Barreto et al., 2011; Telila, Hylander, & Nemomissa, 2015). La menor riqueza, también se debe posiblemente a factores de hábitat como: el porcentaje de luz, volumen de biomasa en el suelo y raíces que limitan los procesos de germinación y crecimiento inicial de las plántulas (Cavelier & Santos, 1999). Adicionalmente, la alta competencia intra-específica entre individuos arbóreos de la misma especie posiblemente restringe la disponibilidad de macro y micro-nutrientes,

especialmente Nitrógeno y Potasio, lo que incide negativamente en el crecimiento y desarrollo inicial de las plántulas (Vanclay, 2006).

Aunque la riqueza y diversidad de especies fue mayor en los ecosistemas naturales, la abundancia fue similar en los dos escenarios de estudio. Estos resultados son explicados por la baja equidad, demostrada con las altas variaciones de abundancia, por lo que se infiere una distribución heterogénea de individuos sobre las especies. Esto difiere con la vegetación arbórea (≥ 5 cm dap) de los bosques tropicales andinos, en donde se registró mayores valores más altos en la equidad con una distribución homogénea de individuos sobre las especies (Jadán et al., 2017).

La gráfica de escalamiento métrico multidimensional (NMS) mostró fuertes patrones de separación de composición de especies en el segundo eje de ordenación. Así se destaca disimilitud en la composición florística de la regeneración natural en los ecosistemas naturales frente a la registrada en las plantaciones de pino. Este resultado es validado mediante especies indicadoras, que fueron diferentes en los dos escenarios, cuya presencia permiten predecir la variación en la riqueza de especies (Lawton et al., 1998). Además, la variación o disimilitud florística de la regeneración natural puede especulativamente ser explicada por el bajo intercambio de especies (Chust et al., 2006); esto es demostrado en el presente estudio con la separación de la mayor parte de parcelas correspondientes a los diferentes escenarios de estudio.

La partición de la variación, muestra que la diversidad, riqueza y abundancia de la regeneración natural es influenciada principalmente por variables fisiográficas de altitud y estructurales de la vegetación arbórea como área basal y abundancia. Esta implicación es consistente con base a la relación positiva y significativa registrada en las regresiones lineales entre las variables predictoras frente a la riqueza y diversidad. La altitud ha sido un factor fisiográfico determinante en la variación de la riqueza y composición de especies, lo cual se ha registrado en varios estudios dentro de la

región andina a nivel local y regional (Girardin et al., 2014; Homeier et al., 2010; Jadán et al., 2017). La relación positiva entre el área basal y la riqueza de especies, permite deducir que la mayor riqueza de especies se asocia con los sitios donde existen árboles de mayor tamaño.

La mayor explicación relativa de la distancia horizontal, sobre las variables evaluadas en las plantaciones de pino, se debe posiblemente a la disponibilidad de germoplasma o semillas en coberturas naturales circundantes (Cramer et al., 2008). Estos resultados se asocian con los postulados de la teoría de ensamblaje de dispersión, en donde la composición y abundancia de especies depende de la composición de las comunidades circundantes y de la capacidad de dispersión, asociado con la distancia geográfica, independientemente de las condiciones intrínsecas del hábitat (Rosindell, Hubbell, & Etienne, 2011). Estos postulados son consistentes con los resultados obtenidos, puesto que la menor riqueza de especies y su abundancia, se dan cuando se incrementa la distancia horizontal desde los bosques naturales hacia las plantaciones.

En las mismas plantaciones de pino, la explicación en segundo plano del índice de área foliar (IAF) sobre la riqueza de especies en la regeneración natural y su relación negativa se torna algo atípico con lo registrado por Palomeque et al. (2017), pero explicable al mismo tiempo. Así, los valores más bajos en riqueza se registraron en las parcelas ubicadas a mayor altitud y que poseen los menores valores del IAF. A estas parcelas circundan los páramos en donde los biotipos más importantes y dominantes son herbáceos. Además, hacia estas parcelas los remanentes de bosques naturales se encuentran a considerables distancias, por lo que la disponibilidad de semillas de biotipos arbóreos se torna una limitante para promover la riqueza de especies. Al mismo tiempo consolida a la distancia horizontal como la variable que explica la riqueza de especies, lo cual es consistente con lo registrado por Günter et al. (2007) quienes manifiestan que la riqueza florística en escenarios antropogénicos está

asociada negativamente con la distancia hacia los bosques naturales.

Declaración de ética: los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de cualquier tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. El documento firmado se encuentra en los archivos de la revista.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Dirección de Investigación de la Universidad de Cuenca y Plataforma de investigación ecuatoriana - alemana, por el financiamiento económico para el proyecto de investigación “Propagación de especies nativas y enriquecimiento florístico en tres diferentes tipos de cobertura en plantaciones de pino (*Pinus patula*) en las granjas de Iruquis y Nero, provincia del Azuay”, escenario de investigación que permitió desarrollar el presente estudio. A Andrés Alvarado y Natalia Muñoz por su aporte en la toma de datos. A los directores académicos de las granjas experimentales de la Universidad de Cuenca y Jackson Fernández por facilitar el acceso a las plantaciones de pino, como también a los propietarios de los bosques nativos en los sectores de Pillachiquir, Iruquis y Gañadel.

RESUMEN

Los bosques y páramos andinos poseen alta riqueza de especies, pero están amenazados constantemente por deforestación. La regeneración natural arbórea de estos ecosistemas condiciona su estructura y funcionalidad en el futuro, pero ha sido escasamente evaluada. En Los Andes del sur del Ecuador, también existen plantaciones forestales de *Pinus patula* (pino) abandonadas, que podrían ser escenarios para promover la regeneración natural. En un gradiente altitudinal andino, se evaluó florísticamente parámetros de la regeneración arbórea en dos escenarios de estudio: ecosistemas naturales (páramos herbáceos y bosques naturales) y plantaciones de pino. Para ello la diversidad de la regeneración fue descrita mediante la riqueza de especies, índice de Shannon y composición florística. La abundancia a través del número de individuos;

estos parámetros fueron comparados en ambos escenarios. También se determinó qué variables ambientales o predictoras de: cobertura de dosel, edáficas, estructura arbórea, distancia horizontal y fisiográficas, explicaron con mayor magnitud la variación en los parámetros de la regeneración. Para ello se realizó un análisis de partición de la variación. La riqueza y diversidad de especies fueron mayores en los ecosistemas naturales, la composición florística fue diferente y su abundancia fue similar. En los ecosistemas naturales, el área basal y la densidad arbórea explicaron mayormente la variación en la riqueza, diversidad y abundancia. No así en las plantaciones de pino en donde la distancia horizontal hacia los bosques nativos fue la predictora que mayormente las explicó. La mayor diversidad de regeneración en los ecosistemas naturales (bosques) está asociada con la existencia de biotipos arbóreos, arbustivos y disponibilidad de semillas, adicionando a la eficiencia en los procesos de dispersión a nivel de micro-hábitat, aspectos que son limitantes en las plantaciones de pino, en los cuales la dispersión o disponibilidad de semillas depende de la cercanía a los ecosistemas naturales.

Palabras clave: Andes; bosque nativo; predictoras; páramo; regeneración natural.

REFERENCIAS

- Aguirre, N., & Weber, M. (2007). Enriquecimiento de plantaciones forestales como herramienta para la rehabilitación de ambientes degradados en la región sur Ecuatoriana. *Revista Universitaria, Universidad Nacional de Loja*, 2007, 1-17.
- Báez, S., Malizia, A., Carilla, J., Blundo, C., Aguilar, M., Aguirre, N., . . . Duque, Á. (2015). Large-scale patterns of turnover and basal area change in Andean forests. *PLoS ONE*, 10(5), e0126594.
- Barreto, J., Prieto, P. V., Duarte de Moraes, L., & Pena, P. (2011). Natural regeneration in plantations of native trees in lowland Brazilian Atlantic Forest: community structure, diversity, and dispersal syndromes. *Restoration Ecology*, 19(3), 379-389.
- Barthlott, W., Mutke, J., Rafiqpoor, D., Kier, G., & Kreft, H. (2005). Global centers of vascular plant diversity. *Nova Acta Leopoldina NF*, 92(342), 61-83.
- Bueno, A., & Baruch, Z. (2011). Soil seed bank and the effect of needle litter layer on seedling emergence in a tropical pine plantation. *Revista de Biología Tropical*, 59(3), 1071-1079.
- Calviño-Cancela, M., Rubido-Bará, M., & van Etten, E. J. (2012). Do eucalypt plantations provide habitat for native forest biodiversity? *Forest Ecology and Management*, 270, 153-162.
- Carnus, J. M., Parrotta, J., Brockerhoff, E., Arbez, M., Jactel, H., Kremer, A., . . . Walters, B. (2006). Planted

- forests and biodiversity. *Journal of Forestry*, 104(2), 65-77.
- Cavelier, J., & Santos, C. (1999). Efectos de plantaciones abandonadas de especies exóticas y nativas sobre la regeneración natural de un bosque montano en Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 47(4), 775-784.
- Colwell, R. K., & Elsensohn, J. E. (2014). EstimateS turns 20: statistical estimation of species richness and shared species from samples, with non-parametric extrapolation. *Ecography*, 37(6), 609-613.
- Cramer, V. A., Hobbs, R. J., & Standish, R. J. (2008). What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(2), 104-112.
- Chain-Guadarrama, A., Finegan, B., Vilchez, S., & Casanoves, F. (2012). Determinants of rain-forest floristic variation on an altitudinal gradient in southern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 28(5), 463-481.
- Chust, G., Chave, J., Condit, R., Aguilar, S., Lao, S., & Pérez, R. (2006). Determinants and spatial modeling of tree β -diversity in a tropical forest landscape in Panama. *Journal of Vegetation Science*, 17(1), 83-92.
- Di Rienzo, J., Casanoves, F., Balzarini, M., González, L., Tablada, M., & Robledo, C. (2017). *InfoStat* (version 2017e). Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Recuperado de <http://www.infostat.com.ar>
- Di Rienzo, J., Casanoves, F., Pla, L., Vilchez, S., & Di Rienzo, M. (2010). Qeco-Quantitative ecology software: A collaborative approach. *Latin American Journal of Conservation*, 1(1), 73-75.
- Escobar, D., Calderón, H., Dominguez, C., Orozco, R., Velasco, M., & Escobar, E. (1982). Análisis estructural y de la regeneración natural de la Reserva Forestal de Yotoco-Valle. *Acta Agronómica*, 32(1-4), 21-31.
- Feyera, S., Beck, E., & Lüttge, U. (2002). Exotic trees as nurse-trees for the regeneration of natural tropical forests. *Trees*, 16(4-5), 245-249.
- Gardner, T. A., Barlow, J., Parry, L. W., & Peres, C. A. (2007). Predicting the uncertain future of tropical forest species in a data vacuum. *Biotropica*, 39(1), 25-30.
- Girardin, C. A., Farfán-Rios, W., García, K., Feeley, K. J., Jørgensen, P. M., Murakami, A. A., . . . Fuentes Claros, A. F. (2014). Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transects. *Plant Ecology & Diversity*, 7(1-2), 161-171.
- Günter, S., Gonzalez, P., Álvarez, G., Aguirre, N., Palomeque, X., Haubrich, F., & Weber, M. (2009). Determinants for successful reforestation of abandoned pastures in the Andes: soil conditions and vegetation cover. *Forest Ecology and Management*, 258(2), 81-91.
- Günter, S., Weber, M., Erreis, R., & Aguirre, N. (2007). Influence of distance to forest edges on natural regeneration of abandoned pastures: a case study in the tropical mountain rain forest of Southern Ecuador. *European Journal of Forest Research*, 126(1), 67-75.
- Harrington, R. A., & Ewel, J. J. (1997). Invasibility of tree plantations by native and non-indigenous plant species in Hawaii. *Forest Ecology and Management*, 99(1), 153-162.
- Hartley, M. J. (2002). Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests. *Forest Ecology and Management*, 155(1), 81-95.
- Holdridge, L. R. (1967). *Life zone ecology*. San José, Costa Rica: Tropical Science Center.
- Homeier, J., Breckle, S. W., Günter, S., Rollenbeck, R. T., & Leuschner, C. (2010). Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species-rich Ecuadorian montane rain forest. *Biotropica*, 42(2), 140-148.
- Jadán, O., Toledo, C., Tepán, B., Cedillo, H., Peralta, Á., Zea, P., . . . Vaca, C. (2017). Forest communities in high Andean secondary forests (Azuay, Ecuador). *Bosque (Valdivia)*, 38(1), 141-154.
- Jørgensen, P. M. (1999). *Catálogo de las plantas vasculares del Ecuador* (Vol. 75). San Luis, Estados Unidos: Missouri Botanical Garden.
- Lal, C., Singh, L., & Bhardwaj, D. (2015). Regeneration Status and Floristic Composition of Natural and Plantation forest Ecosystems of Barnawapara Wildlife Sanctuary, Chhattisgarh, India. *Indian Forester*, 141(8), 848-853.
- Lawton, J. H., Bignell, D., Bolton, B., Bloemers, G., Eggleton, P., Hammond, P., . . . Mawdsley, N. (1998). Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature*, 391(6662), 72.
- Lee, E. W., Hau, B. C., & Corlett, R. T. (2005). Natural regeneration in exotic tree plantations in Hong Kong, China. *Forest Ecology and Management*, 212(1), 358-366.
- Muñoz, J., & Muñoz, L. (2010). Evaluacion de la Composicion Floristica de la Regeneracion Natural del Bosque Tropical de Montaña en la Estacion Cientifica San Francisco bajo diferentes intensidades de raleo selectivo. *Ecología Forestal*, 1(1), 88-99.
- Nathan, R., & Muller, H. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 278-285.

- Pacheco, E., Díaz, M. C., Quizhpe, W., Asanza, J. A., & Jadán, O. (2017). Valoración financiera de una plantación de *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. & Cham, en la microcuena Zamora Huayco-Loja, Ecuador. *Bosques Latitud Cero*, 7(1), 77-88.
- Paiva, A. O., Silva, L. C. R., & Haridasan, M. (2015). Productivity-efficiency tradeoffs in tropical gallery forest-savanna transitions: linking plant and soil processes through litter input and composition. *Plant Ecology*, 216(6), 775-787.
- Palomeque, X., Günter, S., Siddons, D., Hildebrandt, P., Stimm, B., Aguirre, N., . . . Weber, M. (2017). Natural or assisted succession as approach of forest recovery on abandoned lands with different land use history in the Andes of Southern Ecuador. *New Forests*, 48(5), 643-662.
- Pérez-Ramos, I. (2007). *Factores que condicionan la regeneración natural de especies leñosas en un bosque mediterráneo del sur de la Península Ibérica* (Doctoral dissertation). Universidad de Sevilla, Sevilla, España.
- Prodan, M., Peters, R., Cox, F., & Real, P. (1997). *Mensura Forestal*. San José, Costa Rica: GTZ/IICA.
- Quichimbo, P., Jiménez, L., Veintimilla, D., Tischer, A., Günter, S., Mosandl, R., & Hamer, U. (2017). Forest Site Classification in the Southern Andean Region of Ecuador: A Case Study of Pine Plantations to Collect a Base of Soil Attributes. *Forests*, 8(12), 473.
- Rosindell, J., Hubbell, S. P., & Etienne, R. S. (2011). The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(7), 340-348.
- Telila, H., Hylander, K., & Nemomissa, S. (2015). The potential of small Eucalyptus plantations in farmscapes to foster native woody plant diversity: local and landscape constraints. *Restoration Ecology*, 23(6), 918-926.
- Vanclay, J. K. (2006). Experiment designs to evaluate inter- and intra-specific interactions in mixed plantings of forest trees. *Forest Ecology and Management*, 233(2-3), 366-374.
- Wang, B., & Smith, T. (2002). Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effect. *American Naturalist*, 125, 769-787.
- Yirdaw, E., & Luukkanen, O. (2004). Photosynthetically active radiation transmittance of forest plantation canopies in the Ethiopian highlands. *Forest Ecology and Management*, 188(1), 17-24.