

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Impacto del efecto de borde sobre la demografía y estructura genética
de las poblaciones de *Prestoea acuminata* (Wild.) H.E. Moore
(Arecaceae) en las estribaciones noroccidentales andinas del Ecuador.**

**Tesis previa a la obtención del título de Magister
en Biología de la Conservación**

SEBASTIÁN ANTONIO ESPINOZA ULLOA

Quito, 2016

CERTIFICACIÓN

Certifico que la tesis de Maestría en Biología de la Conservación del Lic. Sebastián Antonio Espinoza Ulloa ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Dr. Rommel Montúfar
Director de Tesis

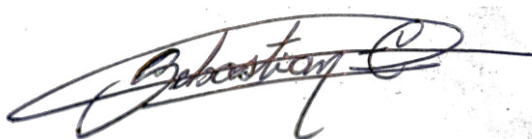
26 de abril del 2016

DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN

Yo, Sebastián Antonio Espinoza Ulloa, C. I. 171976201-3, autor del trabajo de graduación intitulado: “**Impacto del efecto de borde sobre la demografía y estructura genética de las poblaciones de *Prestoea acuminata* (Wild.) H.E. Moore (Arecaceae) en las estribaciones noroccidentales andinas del Ecuador.**”, previo a la obtención del grado académico de **MAGISTER EN BIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN** en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales:

1. Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior, de que sea integrado al Sistema Nacional de información de la Educación Superior del Ecuador para su difusión pública respetando los derechos de autor.
2. Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través de sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de Universidad.

Quito, 26 de abril del 2016



Sebastián Antonio Espinoza Ulloa

C. I. 171976201-3

A todos los que me apoyaron...

AGRADECIMIENTOS

Agradezco principalmente a las entidades que hicieron que esta investigación sea posible, siendo EcoCiencia por medio de su programa Ecobecas, la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (PUCE) y Bellavista Cloud Forest Reserve los pilares fundamentales para llevar a cabo el desarrollo del presente trabajo.

La Fundación EcoCiencia con su programa Ecobecas, fue específicamente la organización que brindó una parte importante del apoyo económico para esta investigación. Dentro de dicha organización, debo agradecer particularmente a Silvia Vallejo, Cecilia Tobar y Rossana Manosalvas quienes apoyaron mi trabajo y dieron seguimiento continuo a mis avances logrados hasta la conclusión del mismo.

Agradezco a la PUCE por el apoyo directo e indirecto que tuvo para esta investigación, y de la misma manera agradezco específicamente a mi director de tesis Dr. Rommel Montúfar por su guía, consejo y apoyo para que este trabajo madure siendo un robusto pilar científico para esta investigación.

Así también agradezco a Bellavista Cloud Forest Reserve, quienes apoyaron mi trabajo con la logística necesaria, y específicamente a Richard Parsons (dueño de la reserva) por su buen trato y apoyo incondicional, quien además me brindó todas las facilidades necesarias para cumplir mis objetivos.

Finalmente agradezco a todos que estuvieron involucrados directa o indirectamente con el desarrollo de este trabajo y de los cuales me gustaría destacar a Shandy Aguilar, quien fue un aporte invaluable para el levantamiento de información de campo y desarrollo de esta investigación. Agradezco el apoyo incondicional de mis seres queridos, hermanos, amigos, colegas y compañeros.

Gracias a todos...

TABLA DE CONTENIDOS

CERTIFICACIÓN.....	iii
DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN.....	iv
AGRADECIMIENTOS.....	vi
TABLA DE CONTENIDOS	vii
LISTA DE FIGURAS	ix
LISTA DE TABLAS.....	x
1. RESUMEN.....	1
2. ABSTRACT.....	2
3. INTRODUCCIÓN.....	3
4. OBJETIVOS.....	8
4.1. OBJETIVO GENERAL.....	8
4.2. OBJETIVOS ESECÍFICOS.....	8
5. MATERIALES Y MÉTODOS.....	9
5.1. AREA DE ESTUDIO.....	9
5.2. DISEÑO EXPERIMENTAL.....	10
5.3. MUESTREO Y RECOLECCIÓN DE DATOS.....	11
5.3.1. Conjunto de variables para el análisis de la estructura del bosque.....	11
5.3.2. Conjunto de variables para el análisis de la demografía de <i>P.</i> <i>acuminata</i>	12
5.3.3. Conjunto de variables para el análisis de la estructura genética de <i>P.</i> <i>acuminata</i>	12
5.4. ANÁLISIS DE DATOS.....	13
6. RESULTADOS.....	16
6.1. ANÁLISIS DE LA ESTRUCTURA DEL BOSQUE.....	16
6.2. ANÁLISIS DEMOGRÁFICO DE <i>P. acuminata</i>	16
6.3. ANÁLISIS MOLECULARES DE <i>P. acuminata</i>	17
6.4. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN POR TEST DE MANTEL.....	18

7. DISCUSIÓN.....	19
7.1. LAS ALTERACIONES DEL BOSQUE REFLEJAN LA MAGNITUD Y LA EDAD DEL DISTURBIO.....	19
7.2. <i>P. acuminata</i> COMO UN INDICADOR DEL IMPACTO DEL DISTURBIO.....	21
7.3. EL BOSQUE ES AFECTADO GRADUALMENTE (FRAGMENTACIÓN Y EFECTO DE BORDE).....	23
7.4. EL BOSQUE PUEDE REACCIONAR DE MANERA SIMILAR A UN BORDE, INDEPENDIENTEMENTE DE LAS CARACTERISTICAS DEL DISTURBIO.....	25
7.5. LA ENDOGAMIA PUEDE ESTAR VINCULADA AL EFECTO DE BORDE Y A LA EDAD DEL DISTURBIO.....	27
7.6. ¿CÓMO SE ENCUENTRAN RELACIONADOS LOS FACTORES ANALIZADOS?.....	28
7.7. IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN.....	30
7.8. RECOMENDACIONES.....	33
8. BIBLIOGRAFÍA.....	35
9. FIGURAS.....	45
10. TABLAS.....	49

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. LOCACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO.....	45
FIGURA 2. DISEÑO EXPERIMENTAL.....	46
FIGURA 3. MEDIAS ESTADÍSTICAS PARA CADA DISTANCIA DE LAS VARIABLES DE LA ESTRUCTURA DEL BOSQUE.....	47
FIGURA 4. VALORES DE ENDOGAMIA (F_{IS}) DE LAS ZONAS ESTUDIADAS PARA CADA DISTANCIA.....	48

LISTA DE TABLAS

TABLA 1. RESULTADOS DEL MODELO LINEAL GENERALIZADO (GLM) PARA LAS VARIABLES DE ESTRUCTURA DEL BOSQUE.....	49
TABLA 2. RESULTADOS DEL MODELO LINEAL GENERALIZADO (GLM) PARA LAS VARIABLES POBLACIONALES DE <i>P. acuminata</i>	50
TABLA 3. RESULTADOS MOLECULARES OBTENIDOS PARA CADA ZONA POR CADA DISTANCIA ANALIZADA Y RESULTADOS OBTENIDOS PARA EL GRUPO CONTROL (ADULTOS).....	51
TABLA 4. CORRELACIONES GENERALES ENTRE TODOS LOS COMPONENTES ANALIZADOS JUNTO A LA DISTANCIA.....	52
TABLA 5. CORRELACIONES PARA CADA ZONA ESPECÍFICA ENTRE TODOS LOS COMPONENTES ANALIZADOS JUNTO A LA DISTANCIA.....	52

1. RESUMEN

El efecto de borde da lugar a varios cambios en la estructura del bosque y altera la dinámica natural de las poblaciones silvestres. Los cambios que se producen en las poblaciones silvestres pueden verse reflejados en su demografía y su estructura genética. Sin embargo, los efectos de borde causados por eventos antropogénicos han sido poco estudiados en un contexto múltiple (hábitat, población y genética). La especie de palma *Prestoea acuminata* (Willd.) H.E. Moore (Arecaceae), es una especie clave de los bosques nublados andinos, que podría brindar indicios de cómo el bosque se ve alterado por el efecto de borde. Se ha tratado de determinar cómo el efecto de borde actúa sobre la estructura del bosque, así como sobre la demografía y la estructura genética de *P. acuminata* específicamente. El análisis se llevó a cabo en cuatro distancias de influencia con respecto al borde (0, 25, 50 y 100 metros) en dos zonas con dos disturbios diferentes (en términos de tiempo y extensión de la perturbación). Se encontró que la estructura del bosque y la estructura de la población de *P. acuminata* se comportan de manera similar en ambas zonas de disturbio. Existe una correlación entre la estructura del bosque, la demografía y la estructura genética con respecto a la distancia desde el borde. Esta investigación muestra que el efecto de borde modifica los tres componentes analizados (estructura del bosque, demografía y estructura genética de *P. acuminata*) de manera similar. La información analizada sugiere que estas alteraciones dependen del tiempo y la extensión de la perturbación, pero también de las condiciones intrínsecas de la especie analizada. Esta investigación busca contribuir al desarrollo de nuevas metodologías para el manejo forestal y la biología de la conservación con la integración de análisis moleculares y el estudio de ecología de borde.

PALABRAS CLAVE: Efecto de borde, *Prestoea acuminata*, microsátélites, Ecuador, ecología molecular, bosque nublado, análisis poblacional, demografía, ecosistema.

2. ABSTRACT

The edge effect leads to several changes in the forest structure and alter the natural dynamics of wild populations. The changes produced on wild populations would be reflected on its demography and its genetic structure. However, edge effects caused by anthropogenic events have been poorly studied in a multiple context (habitat, population and genetics). The palm tree *Prestoea acuminata* (Willd.) H.E. Moore (Arecaceae), is a key species of the Andean cloud forests, which could provide clues on how the forest is altered by the edge effect. We sought to determine how the edge effect acts on the forest structure, as well as on the population and genetic structure of *P. acuminata*. The analysis was carried out at four distances of influence from the edge (0, 25, 50 and 100 meters) in two zones with two different disturbances (in terms of their age and size). We found that the forest structure and the population structure of *P. acuminata* are behaving similarly in the both cases. There is a correlation between the forest structure, the population structure and the genetic structure with respect to the distance from the edge. This research shows that the edge effect modifies the forest and the population and genetic structure of *P. acuminata*. However the information analyzed suggests that these alterations depend on the age and extension of the disturbance and also on the intrinsic condition of the analyzed species. This research contribute to the development of new methodologies for forest management and conservation biology with the integration of molecular analysis and edge ecology study.

KEY WORDS: Edge effect, *Prestoea acuminata*, microsatellites, Ecuador, molecular ecology, population analysis, demography, cloud forest ecosystems.

3. INTRODUCCIÓN

El efecto de borde es uno de los principales fenómenos provocados por la fragmentación de los hábitats naturales (Laurance *et al.*, 1998; Laurance *et al.*, 2007). Este efecto se produce cuando dos hábitats adyacentes son bruscamente diferentes dentro de la misma zona (por ejemplo, bosque - pastizal) (Laurance *et al.*, 2007). Este cambio abrupto modifica las interacciones naturales específicas sobre los componentes bióticos y abióticos, a diferentes niveles de distancia desde el borde en cada hábitat en particular (Laurance & Cochrane, 2001; Laurance *et al.*, 1998). Estas interacciones pueden actuar directa e indirectamente en las condiciones ecológicas del hábitat dando lugar a modificaciones particulares en un gradiente de distancia desde el borde hacia el interior, las cuales dependerían de cómo son afectados los componentes bióticos y abióticos en función de la distancia desde el borde (Baez & Balslev, 2007; Laurance *et al.*, 1998; Laurance & Cochrane, 2001; Laurance *et al.*, 2007).

El efecto de borde es uno de los factores que actúan constantemente en un hábitat fragmentado, provocando cambios en la composición biótica en su área de influencia, como por ejemplo dando lugar a desequilibrios en la dinámica poblacional de las especies y en las interacciones presa-depredador (Kramer *et al.*, 2008; Laurance & Cochrane, 2001, Lawrence *et al.*, 2007). Este efecto puede ser beneficioso para algunas especies y perjudicial para otras, dependiendo de la biología y de las estrategias de supervivencia de cada especie (Baez & Balslev, 2007; Beatty *et al.*, 2008; Laurance & Cochrane, 2001; Laurance *et al.*, 2007). Por ejemplo, en un hábitat fragmentado entre pastizal y bosque tropical, las plantas pioneras se verían beneficiadas en el borde (sea por factores como más luz o ausencia de competencia), mientras que por otro lado, las especies de dosel no podrían crecer o sobrevivir bajo estas condiciones (sea por factores como el estrés hídrico o algunas características en su ontogenia que se volverían negativas en estas condiciones)

(Beatty *et al.*, 2008; Laurance *et al.*, 1998; Laurance *et al.*, 2007; Tabarelli *et al.*, 2004). De la misma manera, las comunidades de insectos que estarían interactuando como polinizadores y predadores de plantas, así como los agentes de dispersión (generalmente vertebrados), podrían verse afectados positiva o negativamente por el efecto de borde (Beatty *et al.*, 2008; Hadley & Betts, 2011; Kambach *et al.*, 2013; Laurance *et al.*, 2007; Sezen *et al.*, 2013). Esto llevaría hacia algunas formas de selección en varias especies de plantas, cambiando de este modo a lo largo del tiempo la composición y estructura del bosque cerca del borde (Baez & Balslev, 2007; Beatty *et al.*, 2008; Laurance *et al.*, 2007).

La deforestación dada por las actividades humanas es la principal causa para la fragmentación (y aislamiento) de hábitats, lo que está directamente relacionado con los asentamientos humanos y sus actividades económicas (Ezard & Travis, 2006; Farwig *et al.*, 2008; Laurance *et al.*, 2002; Tabarelli *et al.*, 2004). En Ecuador, los asentamientos humanos y su impacto en los ecosistemas andinos han tenido una larga historia de más de cinco siglos (Kambach *et al.*, 2013; Rhoades, 2001). Sin embargo, no fue hasta los últimos dos siglos (XX y XXI) que los humanos han producido efectos claramente destructivos y difícilmente reversibles (tales como, la deforestación a gran escala, el empobrecimiento de los suelos, la contaminación por sustancias persistentes, la desviación de cuencas hidrográficas, entre otros) (Borchsenius *et al.*, 1998; Kambach *et al.*, 2013; Laurance *et al.*, 2007; MAE, 2010; Rhoades, 2001). (Borchsenius *et al.*, 1998; Kambach *et al.*, 2013; Laurance *et al.*, 2007; MAE, 2010; Rhoades, 2001). Actualmente, los ecosistemas andinos son uno de los más afectados por la deforestación y la fragmentación del paisaje (Borchsenius *et al.*, 1998; MAE, 2013; Rodríguez – Paredes *et al.*, 2012). Para el año 2010 se estimó que la tasa de deforestación en los Andes ecuatorianos alcanzó 70.000 ha/año, siendo esta una de las tasas más altas de la última

década, y que además tiene una alta probabilidad de incrementos anuales que harían que los remanentes de bosque se encuentren aún más fragmentados (MAE, 2010).

Los Andes tropicales son un conjunto de ecoregiones de gran importancia biológica, dado por su diversidad y endemismo (Eiserhard *et al.*, 2011; Hughes & Eastwood, 2006; Mutke *et al.*, 2014; Swenson *et al.*, 2012). Las comunidades de especies de palmas, tanto por su diversidad y abundancia, revelan ecoregiones altitudinales y bioclimáticas específicas a lo largo de las estribaciones andinas (Borchsenius *et al.*, 1998; Eiserhardt *et al.*, 2011; Hughes & Eastwood, 2006). *Prestoea acuminata* var. *acuminata* (Wild.) H. E. Moore (Arecaceae), es una de las especies más representativas de los bosques nublados montanos andinos encontrándose ampliamente distribuida y diversificada en toda esta región (Borchsenius *et al.*, 1998; Rodríguez-Paredes *et al.*, 2012). Esta especie es conocida localmente como "palmito de monte" o "palmito de castilla" (Borchsenius *et al.*, 1998). *P. acuminata* es una especie silvestre, monoica, cespitosa, de sotobosque (6-15 metros); la cual se distribuye ampliamente en los bosques nublados de las estribaciones andinas desde Venezuela hasta Bolivia (Borchsenius *et al.*, 1998; Rodríguez-Paredes *et al.*, 2012). Esta especie de palma forma densas poblaciones dentro de un rango altitudinal específico entre 1.800–2.500 msnm (Borchsenius *et al.*, 1998; Escobar, 2011; Rodríguez-Paredes *et al.*, 2012). *P. acuminata* es reconocida como componente funcional importante en la dinámica de los bosques nublados andinos debido a: (1) su densidad local (Báez & Balslev, 200; Choo *et al.*, 2012; Eiserhardt *et al.*, 2011; Escobar, 2011; Gamba-Trimiño *et al.* 2011), (2) sus múltiples interacciones con polinizadores, dispersores y predadores (Báez & Balslev, 2007; Eiserhardt *et al.*, 2011; Escobar, 2011, Hadley & Betts, 2011), y (3) su gran importancia como productor de materia orgánica para los bosques nublados andinos (Borchsenius *et al.*, 1998; Eiserhardt *et al.*, 2011; Gamba-Trimiño *et al.* 2011; Leblanc *et al.*, 2006). Por todas estas características, *P. acuminata* es un componente

clave para el funcionamiento del ecosistema del bosque nublado, razón por la cual cualquier alteración en el bosque podría verse reflejada en su estructura poblacional y genética (Apaza *et al.*, 2013; Rodríguez-Paredes *et al.*, 2012). Por lo tanto esta especie podría proporcionar evidencia de los efectos de la fragmentación del hábitat en la integridad funcional de los bosques nublados andinos (Apaza *et al.*, 2013).

La deforestación y la fragmentación de los ecosistemas andinos tienen un fuerte impacto en la demografía de las poblaciones silvestres de *P. acuminata* y en su estructura genética (Apaza *et al.*, 2013; Escobar, 2011; Gamba-Triminiño *et al.* 2011; Kambach *et al.*, 2013; Rodríguez-Paredes *et al.*, 2012). Por ejemplo, poblaciones grandes y continuas se han dividido en pequeñas subpoblaciones aisladas, dando lugar a la reducción de su capacidad de resiliencia, limitando así sus oportunidades de supervivencia a largo plazo (Apaza *et al.*, 2013; Kramer *et al.*, 2008; Laurance *et al.*, 1998; Laurance *et al.*, 2007; Shi *et al.*, 2011). En hábitats degradados, el reclutamiento de *P. acuminata* es alterado, causando un desequilibrio en su demografía y alterando el número total de individuos, lo que además da lugar y es apoyado por el incremento de la mortalidad debido a las condiciones adversas generadas, como la incidencia de enfermedades o el aumento de la predación (Anthelme *et al.*, 2011; Laurance *et al.*, 1998; Laurance *et al.*, 2007; Rodríguez-Paredes *et al.*, 2012). Adicionalmente, estos efectos demográficos pueden ser reconocidos y medidos en la estructura genética de la población, ya que el aislamiento y el desequilibrio poblacional da lugar a la pérdida de la diversidad genética y al incremento de la endogamia (Apaza *et al.*, 2013; Asbjornsen, *et al.*, 2004; Ezard & Travis, 2006; Gonzales *et al.*, 2010).

El presente estudio evalúa los impactos del efecto de borde: (1) sobre la estructura del bosque y (2) la demografía de *P. acuminata* (datos de cuadrantes), y (3) sobre la estructura genética de *P. acuminata* (derivado de marcadores microsatélites). Se utilizaron dos

escenarios de fragmentación de hábitat: (a) el efecto de borde producido por la construcción de un oleoducto (*md*, disturbio menor), que se define como un disturbio pequeño (~10 m de ancho) y reciente (menos de 13 años), y (b) el efecto de borde producido por un pastizal (*MD*, disturbio mayor), el cual se define como un disturbio grande (~2 km de ancho) y más antiguo (más de 35 años). Específicamente, se ha querido responder: (i) cuáles son las variaciones que se presentan en la estructura del bosque, en la demografía y la estructura genética de *P. acuminata* bajo dos escenarios diferentes de efecto de borde (disturbio pequeño y grande), (ii) dichas variaciones son diferentes en un gradiente de distancia (0, 25, 50 y 100 metros) desde el borde para cada uno de estos componentes (estructura del bosque, demografía y estructura genética de *P. acuminata*), y (iii) cómo se relacionan estos tres componentes con el gradiente de distancia como una manera de entender el efecto de borde.

4. OBJETIVOS

4.1. OBJETIVO GENERAL

Evaluar el efecto de borde generado por dos escenarios de disturbio distintos (en edad y extensión) en los bosques nublados de las estribaciones noroccidentales andinas del Ecuador.

4.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Estimar las variaciones encontradas en los componentes de estructura del bosque, demografía y estructura genética de *P. acuminata* en dos zonas con diferentes disturbios antropogénicos.

Determinar las alteraciones provocadas sobre los componentes de estructura del bosque, demografía y estructura genética de *P. acuminata* en función de un gradiente de distancia desde el borde hacia el interior del bosque.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se encuentra en las estribaciones noroccidentales de los Andes del Ecuador, entre los 2.200 y 2.500 msnm. Específicamente el área de estudio se encuentra en el límite noroeste de la provincia de Pichincha, aproximadamente a 40 kilómetros de Quito, cerca de la comunidad de Bellavista (entre las localidades de Tandayapa y Míndo; S 0° 1' 36.34 ", O 78° 41' 21.65") (Figura 1).

El ecosistema forestal de la zona corresponde a un bosque nublado (bosque montano bajo) (Sierra, 1999; MAE, 2012). La cobertura del bosque nativo en el área de estudio ha sido ligeramente alterada por las actividades humanas, donde las actividades predominantes son los cultivos y la cría de ganado a baja escala. Adicionalmente, en esta zona, un oleoducto (OCP, Oleoducto de Crudos Pesados) atraviesa el paisaje fragmentando la matriz forestal debido a su derecho de paso (~ 10 m de ancho). En general, el área de estudio tiene un paisaje heterogéneo donde el bosque nativo aún sigue siendo dominante y los disturbios originados por las actividades humanas tradicionales son más evidentes que los disturbios originados por el oleoducto.

Para este estudio se eligieron dos modelos de efecto de borde producidos por diferentes disturbios antropogénicos: (1) la primera corresponde a una zona de disturbio mayor ("*MD*"), la cual es un área dedicada para el pastoreo de ganado y cultivos en donde la alteración es claramente reconocible como la transformación de bosques en tierras de pasto con una superficie aproximada de 20 hectáreas y con una edad de más de 35 años; (2) la segunda corresponde a una zona de disturbio menor ("*md*") que viene dada por el

derecho de vía del oleoducto (OCP) y esta alteración es más recientemente (alrededor de 13 años). Ambas zonas se encuentran separadas por aproximadamente 2 km en línea recta.

Los cultivos y los pastizales para el ganado (*MD*) crean perturbaciones puntuales aleatorias en la matriz de bosque con extensiones irregulares amplias y separaciones más distantes entre los bordes del bosque. Por otro lado, el oleoducto (*md*) crea una gran perturbación longitudinal pero el ancho de la fragmentación posiblemente es insignificante para la matriz de bosque en contraste con las actividades humanas tradicionales en esta área. En cuanto al área de estudio en general, aparentemente ambas zonas originalmente conformaban una sola matriz (Rhoades, 2001). Sin embargo, la zona de pastizal (*MD*) tiene un borde irregular debido posiblemente a las empinadas laderas montañosas cerca de la zona. Por otro lado el borde producido por el oleoducto (*md*), es en su mayoría regular y el terreno en el bosque es variable entre las pendientes positivas y negativas.

5.2. DISEÑO EXPERIMENTAL

Para cada zona (*MD* y *md*), cuatro distancias se establecieron desde el borde de la siguiente manera: (1) 0 m, el propio borde (interacción directa entre el bosque y el paisaje abierto); (2) 25 m, zona de gran influencia (áreas identificadas por varios gaps y muchos árboles jóvenes); (3) 50 m, el área de influencia intermedia (los gaps son menos comunes y se encuentran árboles viejos de dosel); y (4) 100 m, área de baja o sin influencia (el paisaje es reconocido por viejos árboles con diámetros >1m y el suelo del bosque es comúnmente abierto, identificado como un bosque sin alteraciones importantes influenciadas por el borde (Laurance *et al.*, 2002; Laurance *et al.*, 2007). En cada distancia ($n = 4$), diez parcelas de 10 x 10m fueron establecidas, con una distancia longitudinal

mínima entre parcelas de 50 m y una máxima de 120 m (Figura 2). Este procedimiento se estableció para cada zona con un número total de 40 parcelas para cada zona (80 parcelas para todo el diseño experimental).

5.3. MUESTREO Y RECOLECCIÓN DE DATOS

Para la presente investigación, el factor de estudio es la distancia desde el borde, que fue utilizado como proxy para medir el efecto de borde sobre las poblaciones silvestres. Se eligió tres componentes o grupos de variables de respuesta para analizar las alteraciones en el bosque generadas por el borde: (a) la estructura del bosque, (b) la demografía de *P. acuminata* y (c) la estructura genética de *P. acuminata*. Estas variables fueron obtenidas para cada uno de los cuadrantes establecidos.

5.3.1. Conjunto de variables para el análisis de la estructura del bosque:

Las variables específicas fueron las siguientes: **(1) La incidencia solar:** se utilizó la técnica de Brown *et al.* (2000) para una evaluación rápida de la incidencia de la luz, la medición se llevó a cabo en el punto central de cada parcela. **(2) Profundidad de la hojarasca:** el muestreo se hizo con una estaca de perforación para realizar la cuantificación de las hojas perforadas en el centro y en cada una de las esquinas del cuadrante (Rodríguez-Paredes *et al.*, 2012). **(3) Densidad de árboles (árboles establecidos):** se contaron todos los árboles de más de 7,5 cm de DAP dentro de la parcela. **(4) Número de árboles caídos:** se contaron todos los individuos caídos con un DAP de más de 10cm que se encontraban dentro del cuadrante (incluyendo los árboles caídos que, aunque están fuera del cuadrante, se encuentran influenciando con

sus ramas al mismo). **(5) La altura del dosel:** se midió usando un distanciómetro tomando como referencia el árbol más alto que estaba en el cuadrante.

5.3.2. Conjunto de variables para el análisis de la demografía de *P. acuminata*:

Todos los individuos de *P. acuminata* fueron contados en cada parcela y se clasificaron en siete categorías demográficas modificadas por Gamba-Triminiño *et al.* (2011). **(1) Plántulas (S):** Identificado por la primera hoja única bífida, esta etapa representa los primeros cinco años de vida. **(2) Juveniles 1 (J1):** Los individuos con las primeras hojas pinnadas (2-9 pinnas) y con una altura de alrededor de 1m. **(3) Juveniles 2 (J2):** Individuos con hojas de 10-17 pinnas y una altura entre 1 a 2 m. **(4) Juveniles 3 (J3):** Individuos con hojas de 10-17 pinnas y una altura de entre 2 a 3 m. **(5) Juveniles 4 (J4):** Individuos con hojas pinnadas claramente definidas (27-35 pinnas) y de altura de más de 3 m. **(6) Sub-Adultos (SA):** Individuos con hojas pinnadas claramente definidas, la primera etapa que presenta tallo (único o varios tallos reconocibles). **(7) Adultos (A):** Individuos con algunos tallos bien definidos y estructuras de florales visibles, para llegar a esta etapa final la palma tarda alrededor de 45 a 70 años.

5.3.3. Conjunto de variables para el análisis de la estructura genética de *P. acuminata*:

En cada distancia de influencia ($n = 4$) se tomaron 30 muestras de tejido de hojas de plántulas para el análisis molecular. En total se tomaron 240 muestras de tejido de hojas para todo el diseño (120 muestras por cada zona). Se seleccionaron a las plántulas ya que representan potencialmente las condiciones actuales de flujo génico

en el paisaje. Además, con el fin de evaluar la estructura genética ancestral, se tomó un grupo control de 30 muestras de tejido de adultos entre las dos zonas estudiadas, obteniendo un total de 270 muestras para el análisis molecular. Para la extracción de ADN, se tomó el tejido de hoja seco (~ 2 g) de cada muestra. El tejido se maceró y se extrajo el ADN presente por medio del protocolo de extracción manual de Doyle & Doyle (1987) con modificaciones. Los datos moleculares se obtuvieron mediante ocho marcadores microsatélites (Simple Sequence Repeats, SSRs) de especies evolutivamente relacionadas (*Oenocarpus bataua* y *O. bacaba*) (Lepsch-Cunha *et al.*, 2003; Montúfar *et al.*, 2007). La amplificación se realizó usando el protocolo de PCR estándar mediante una desnaturalización inicial de 96°C durante dos minutos, seguido por 32 ciclos de desnaturalización a 94°C durante 30 s, anillamiento de 50 a 52°C (dependiendo los primers) durante 30 s y una elongación de 72°C por 45 s; y finalmente una elongación final a 72°C durante 10 min. El genotipaje de los individuos analizados se realizó con geles denaturantes de poliacrilamida al 6%.

5.4. ANALISIS DE DATOS

Se realizó un modelo lineal general (GLM) con el fin de explorar diferencias significativas en contrastes multivariados entre cada distancia de influencia ($n = 4$ distancias) y por cada zona (*MD* y *md*). El análisis fue realizado por medio del software SPSS (IBM® SPSS® Statistics, ver. 20). Para la estructura del bosque, los contrastes multivariados incluyeron las siguientes variables: número de árboles establecidos, número de árboles caídos, altura del dosel, profundidad de la hojarasca, incidencia solar, y número total de individuos de *P. acuminata*. Un segundo análisis se llevó a cabo utilizando la abundancia de cada categoría demográfica de *P. acuminata* ($n = 7$ categorías demográficas).

Para el análisis genético, se construyó una matriz alélica usando los alelos obtenidos de cada individuo por cada locus utilizado ($n=8$ microsatélites). Los datos fueron analizados posteriormente para los parámetros de diversidad genética (diversidad de alelos, heterocigosidad observada H_o y heterocigosidad esperada H_e) y la estructura poblacional (la endogamia F_{is} y índice de fijación F_{st}) en FSTAT (Goudet, 2002). Los parámetros genéticos de diversidad y estructura se calcularon para cada una de las zonas (120 individuos por zona) y para cada una de las distancias de influencia (30 individuos por la distancia en cada zona).

Adicionalmente, se realizó una prueba de Mantel para evaluar la autocorrelación espacial entre los tres componentes o grupos de variables de respuesta (estructura del bosque, la demografía y la estructura genética de *P. acuminata*) y el factor de estudio (distancias desde el borde). De esta manera se crearon matrices para cada componente: (1) una matriz de similitud aplicando la distancia euclidiana se calculó con las variables de la estructura del bosque en SPSS, (2) una matriz de similitud utilizando el índice de Sorensen se realizó con la abundancia de cada categoría demográfica y el total de individuos por la distancia utilizando el software PAST (Hammer & Harper, 2011), y (3) una matriz obtenida a partir de los datos moleculares basados en el índice de fijación (F_{st}), utilizando a este índice como una distancia genética basada en la endogamia entre las distancias. La matriz de la distancia geográfica para correlacionar cada uno de los conjuntos de variables se obtuvo a partir de los puntos georreferenciados de cada cuadrante establecido utilizando un índice de distancia euclidiana. La prueba de Mantel se llevó a cabo con 10.000 permutaciones usando GenAlEx (Peakall & Smouse, 2012) y R software (Team, 2015) para estimar las correlaciones. Para el análisis de la prueba de Mantel se elaboró dos matrices calculadas de respuesta: (a) una matriz general incluyendo

ambas zonas ($n=1$), incluyendo todas las distancias ($n=4$); y (b) matrices individuales para cada zona ($n=2$), incluyendo sus distancias ($n=4$).

6. RESULTADOS

6.1. ANALISIS DE LA ESTRUCTURA DEL BOSQUE

Los resultados del GLM entre todas las variables de la estructura del bosque son reportados en la Tabla 1. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las zonas (*MD* vs. *md*) para el número de árboles establecidos ($p = 0,072$) y el número de árboles caídos ($p = 0,372$); mientras tanto, para el resto de variables se encontraron diferencias estadísticamente significativas (ver Tabla 1). De manera general, las comparaciones entre las distancias de influencia mostraron diferencias estadísticamente significativas para la altura del dosel ($p = 0,000$), la incidencia solar ($p = 0,006$) y el número de individuos de *P. acuminata* ($p = 0,006$). La Figura 3 muestra las medias de las variables de la estructura del bosque para cada una de las distancias de influencia. Para el contraste para cada zona por cada distancia los resultados mostraron que las variables varían de manera similar, excepto en la altura del dosel que demuestra una diferencia estadísticamente significativa ($p = 0,042$).

6.2. ANÁLISIS DEMOGRÁFICO DE *P. acuminata*

El GLM reveló que las dos zonas tienen diferencias estadísticamente significativas en el número de individuos ($p = 0,001$), sobre todo en los dos estadios más jóvenes (S y J1, $p = 0,005$ y $0,001$, respectivamente) y también una diferencia significativa en uno de los estadios más longevos (J4, $p = 0,008$). La comparación entre todas las distancias mostró que existen diferencias estadísticamente significativas en los mismos estadios que fueron reconocidos con diferencias en la comparación entre zonas (S, J1 y J4; $p = 0,018$, $0,025$ y $0,000$, respectivamente). Sin embargo, los resultados para el contraste entre cada zona

por cada distancia no mostraron diferencias estadísticamente significativas para ninguno de los estadios analizados. Estos resultados sugieren que la demografía de *P. acuminata* reacciona de manera similar a los diferentes disturbios a las mismas distancias desde el borde (Tabla 2), como se reportó igualmente para la estructura del bosque.

6.3. ANÁLISIS MOLECULARES DE *P. acuminata*

La zona *md* mostró una diversidad alélica superior a la encontrada para *MD*. La zona de pastizal (*MD*; n = 120) tiene un promedio de 6,25 alelos, el microsatélite más diverso fue el locus OB11 con diez alelos y los loci menos diversos fueron OB19 y AG5-5 # 1 con dos alelos cada uno. En la zona del oleoducto (*md*; n = 120) el promedio fue de 8 alelos; el microsatélite más diverso fue el locus OB11 con doce alelos y el locus menos diverso era OB19 con dos alelos. Para el grupo control conformado por 30 individuos adultos de *P. acuminata* se obtuvo una media de 6 alelos, siendo el más diverso el locus OB11 con nueve alelos y el menos diverso fue AG5-5 # 1 con dos alelos. Adicionalmente, los valores promedio de la diversidad genética (H_e) fueron 0,575 para *md*, 0,541 para *MD* y 0,584 para el grupo control de adultos.

En cuanto a la endogamia (F_{is}), los resultados muestran una alta homocigosis en todos los grupos analizados. La endogamia fue mayor para la zona *MD* que en *md*. La zona *md* mostró un índice de endogamia de $F_{is} = 0,462$, por otra parte *MD* tenía un valor de $F_{is} = 0,362$. Por otra parte, la endogamia para el grupo control (adultos) fue el más bajo con un $F_{is} = 0,272$. En particular, en la zona *md* los valores de endogamia muestran una tendencia a disminuir hacia el interior del bosque; mientras tanto para la zona *MD* los valores de endogamia no mostraron ninguna tendencia (Figura 4). Sin embargo, en ambas zonas, en

la distancia de 100 m, los valores de endogamia se encuentran muy cercanos ($MD_{(F_{is})} = 0.402$ vs. $md_{(F_{is})} = 0.431$).

6.4. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN POR TEST DE MANTEL

El análisis de correlación por test de Mantel utilizando las matrices generales, mostró: (1) una correlación baja pero estadísticamente significativa ($r = 0,020$; $p < 0,05$) entre la demografía de *P. acuminata* y la matriz de la distancia geográfica; (2) una correlación baja pero estadísticamente significativa ($r = 0,150$; $p < 0,05$) entre la estructura del bosque y la matriz de la distancia geográfica; (3) una correlación fuerte y estadísticamente significativa ($r = 0,427$; $p < 0,05$) entre la distancia genética (F_{st} de las poblaciones *P. acuminata*) y la distancia geográfica (Tabla 4).

Para la prueba de Mantel, utilizando las matrices por zonas individuales, no se encontraron resultados similares al análisis previo con las matrices generales. Para la zona *MD*, la prueba de Mantel mostró una correlación estadísticamente significativa ($r = 0,507$; $p < 0,05$) entre la estructura del bosque y la distancia geográfica; y para la zona *md* se encontró una correlación estadísticamente significativa ($r = 0,325$; $p < 0,05$) entre la demografía de *P. acuminata* y su estructura genética (F_{st}) (Tabla 5).

7. DISCUSIÓN

7.1. LAS ALTERACIONES DEL BOSQUE REFLEJAN LA MAGNITUD Y LA EDAD DEL DISTURBIO

El bosque puede ser alterado de diversas maneras, dependiendo de las características del disturbio con el cual está interactuando (Harper *et al.*, 2005; Laurance *et al.*, 2007; Norden *et al.*, 2009). De esta manera, las diferencias en la estructura del bosque reflejan las características de cada zona de disturbio en particular. Las diferencias encontradas en la estructura del bosque entre las dos zonas pueden explicarse por dos factores: (1) la edad del disturbio (Laurance & Cochrane, 2001; Laurance *et al.*, 2007; Kramer *et al.*, 2008) y (2) la extensión del disturbio (Asbjornsen *et al.*, 2004; Laurance *et al.*, 2000; Laurance & Cochrane, 2001).

En cuanto a la edad del disturbio, la zona *MD* fue creada hace más de 35 años, donde los impactos al bosque han sido constantes a lo largo de todo este tiempo con el pastoreo y el uso de la tierra. A lo largo de estos años, el bosque pudo generar nuevas estrategias adaptativas (ligadas a su resiliencia) para dar lugar a un nuevo equilibrio en su dinámica a pesar del disturbio (Anthelme *et al.*, 2011; Montúfar *et al.*, 2011; Norden *et al.*, 2009). Lo contrario sucede en un disturbio reciente como el encontrado en la zona *md* con alrededor de 13 años de edad sin otras actividades de presión más que la misma infraestructura del oleoducto; y donde existen temporadas de desbroce (limpiezas del derecho de vía) y de sucesión natural dando lugar a cambios contantes y recientes en la dinámica del bosque (Apaza *et al.*, 2013; Asbjornsen *et al.*, 2004; Laurance *et al.*, 2007; Norden *et al.*, 2009). Esta diferencia en la edad del disturbio entre las dos áreas es un factor importante que puede ser reflejado en las diferencias encontradas en las variables específicas de la estructura del bosque.

Por otra parte, para la extensión del disturbio, el oleoducto a pesar de ser una estructura que cubre una superficie grande a lo largo del país; en el área de estudio, en la zona (*md*) el oleoducto genera una fragmentación de 10 m de la matriz de bosque debido a su derecho de paso (OCP, 2001). Mientras tanto el pastizal (*MD*) tiene un borde de forma heterogénea donde existen espacios de hasta 200 m entre los bordes del bosque. En este contexto, el efecto del disturbio causado por el disturbio (*md*) es bajo o incluso insignificante para la dinámica del bosque en términos de estructura, mientras que en el caso del pastizal (*MD*) el efecto es mayor (Anderson *et al.*, 2010; Asbjornsen *et al.*, 2004; Harper *et al.*, 2005; Laurance *et al.*, 2002; Tabarelli *et al.*, 2004). De acuerdo con Baez y Balslev (2007) y Laurance *et al.* (2000), el efecto de borde crecería gradualmente dependiendo de la magnitud del disturbio, por lo tanto, la estructura del bosque tiene claras diferencias para las variables analizadas entre las dos áreas, las cuales apoyan la hipótesis sugerida.

Además, el efecto de borde también puede estar modificado o moldeado por la topografía, la cual estaría aportando a la diferenciación entre ambas zonas (Baez and Balslev, 2007; Dyer *et al.*, 2010; Mutke *et al.*, 2014; Vormisto *et al.*, 2004). Aunque no se realizó un análisis topográfico para el presente estudio, una diferencia claramente reconocible (de manera cualitativa) fue el ángulo de las pendientes presentes en cada zona. La zona *md* se caracterizó por un terreno irregular con pendientes ligeras a fuertes (con ángulos de inclinación de 5 – 30°). Por otro lado, en la zona *MD*, las personas utilizan las áreas con topografía más regular y plana para el pastoreo y la agricultura, dejando remanentes de bosque en lugares con fuertes pendientes (>30°). Por lo tanto, se podría sugerir que la topografía podría estar generando un efecto de borde distinto en la zona *MD* en contraste con la zona *md*, lo que estaría reflejado en las diferencias encontradas entre las dos zonas, sin embargo esto se debe manejar como una nueva hipótesis para ser

considerada y analizada en futuros estudios (Asbjornsen *et al.*, 2004; Baez and Balslev, 2007; Harper *et al.*, 2005; Laurance *et al.*, 2007).

7.2. *P. acuminata* COMO UN INDICADOR DEL IMPACTO DEL DISTURBIO

Fuertes diferencias demográficas se muestran para *P. acuminata* entre las zonas, particularmente para los primeros estadios (S y J1). Esta diferencia sugiere la existencia de cambios en el reclutamiento causados por cada disturbio en particular (Baez and Balslev, 2007; Harper *et al.*, 2005; Kramer *et al.*, 2008; Laurance *et al.*, 1998). Dichas diferencias podrían ser explicadas específicamente por: (1) el bajo número de adultos presentes en la zona *MD* en comparación con la zona *md*, (2) factores estructurales del bosque como la incidencia solar, la altura del dosel y la cantidad de materia orgánica (profundidad de la hojarasca), o (3) alteraciones a nivel de predación, polinización y dispersión. Para la primera explicación, los resultados obtenidos en el presente estudio parecerían ser contrarios a lo reportado por Rodríguez-Paredes *et al.* (2012), donde la presencia de plántulas está correlacionada negativamente con la presencia de adultos; y además el rechazo de esta idea puede ser apoyada también al encontrarse diferencias significativas en la abundancia de adultos entre las zonas (Anthelme *et al.*, 2011; Rodríguez-Paredes *et al.*, 2012).

Para la segunda explicación, este estudio muestra que hay una incidencia solar más alta en *MD* frente a *md*, lo que también está inversamente relacionado con los valores encontrados para la altura del dosel. Una mayor incidencia solar tiene un efecto negativo en la supervivencia de los primeros estadios (S y J1) (Rodríguez-Paredes *et al.*, 2012). Por lo tanto, al reportarse mayor incidencia solar en *MD* se espera un efecto negativo en las tasas de germinación y supervivencia de plántulas, dando lugar a una menor cantidad

de los primeros estadios en *MD* con respecto a *md* (Anthelme *et al.*, 2011; Laurance *et al.*, 1998). Por otro lado, los resultados generales encontrados para la profundidad de la hojarasca también podrían contradecir a lo reportado por Rodríguez-Paredes *et al.* (2012), donde el establecimiento de plántulas y juveniles 1 puede verse afectada negativamente por la cantidad hojarasca; sin embargo en el presente estudio se encontró un mayor número de individuos de los estadios P y J1 en la zona *md* donde a su vez se encontró una mayor cantidad de hojarasca, lo que podría reflejar que la germinación y establecimiento de plántulas de *P. acuminata* podría estar ligada a la productividad del bosque (Anthelme *et al.*, 2011; Rodríguez-Paredes *et al.*, 2012; Vasconcelos & Luizao, 2004).

Para la tercera explicación, se esperaría que un disturbio cause alteraciones en todos los organismos vivos del hábitat afectado, y en consecuencia las interacciones ecológicas entre ellos también serían afectadas (Karmaer *et al.*, 2008; Laurance *et al.*, 1998; Laurance *et al.*, 2007). De esta manera, entre más grande es un disturbio mayor sería su efecto sobre los organismos vivos (Laurance *et al.*, 1998; Steffan-Dewenter y Tschardtke, 1999). Las asociaciones animal-planta (sea como predadores, polinizadores o dispersores) jugarían un rol fundamental para el mantenimiento de la población de *P. acuminata*, y alteraciones o desequilibrios en dichas asociaciones causarían alteraciones en el reclutamiento y la densidad de individuos (Choo *et al.*, 2012; Kambach *et al.*, 2013; Karubian *et al.*, 2010; Laurance *et al.*, 1998). Por lo tanto, una alteración mayor como la encontrada *MD* podría verse reflejada en la baja densidad total de individuos en contraste a *md*, así como en el bajo reclutamiento (en los estadios más jóvenes) respectivamente.

En cuanto a la diversidad genética, se demostró que ambas zonas tienen un pool genético común, lo que es comprensible debido a que las distancias entre la zona *md* y la zona de *MD* son relativamente cercanas (Gonzales *et al.*, 2010; Hensen *et al.*, 2012). Por esta razón, también se puede asumir que tiempo atrás ambas zonas conformaban una sola

matriz de bosque, donde el tiempo no ha sido suficiente o la fragmentación actual en el área es aún pequeña como para dar lugar a una diferenciación de la diversidad genética entre ambas zonas (Balloux & Lugon-Moulin, 2002; Dyer *et al.*, 2010; Finkeldey, & Hatterer, 2010; Setsuko *et al.*, 2007). En consecuencia para la presente investigación se pudo demostrar que la demografía de *P. acuminata* es un indicador sensible de las alteraciones que suceden a nivel de reclutamiento y abundancia; mientras tanto, por el contrario, la diversidad genética puede no ser un indicador muy informativo, sea porque los disturbios son relativamente jóvenes o porque la fragmentación entre ambas zonas no es lo suficientemente grande como para dar lugar a una diferenciación en la diversidad genética (Kramer *et al.*, 2008; Laurance *et al.*, 2007; Leonardi *et al.*, 2012).

7.3. EL BOSQUE ES AFECTADO GRADUALMENTE (FRAGMENTACIÓN Y EFECTO DE BORDE)

En el análisis de las distancias de influencia, en general se reconoce que existen diferencias significativas en algunas de las variables de la estructura del bosque, explicando que la altura del dosel, la incidencia solar y el número total de individuos de *P. acuminata* (densidad) pueden ser afectados por el disturbio gradualmente en función de la distancia. Para la altura de dosel, la altura aumenta hacia el interior del bosque, mientras que ocurre lo contrario en términos de incidencia solar. Siendo esta una relación esperada entre estas variables autocorrelacionadas (Laurance *et al.*, 1998; Laurance *et al.*, 2007; Svenning, 2000; Tabarelli *et al.*, 2004).

Para *P. acuminata*, los resultados muestran diferencias significativas entre todas las distancias, donde la abundancia más baja para ambas zonas se encuentra a 0m del borde y la abundancia más alta de individuos se encuentra a 25m del borde. En el borde (0m), la

reducción de la densidad puede explicarse por una mayor incidencia solar y estrés hídrico (Baez & Balslev, 2007), dichos factores afectarían a la mortalidad de las palmas la cual adicionalmente se vería aumentada por problemas en el reclutamiento dados por las diferentes condiciones del hábitat disturbado (Anthelme *et al.*, 2011, Baez & Balslev, 2007; Laurance *et al.*, 2000). Mientras tanto, en la distancia más densamente poblada por la especie (25m), se podría estar evidenciando un posible comportamiento adaptativo de la especie para verse beneficiada en condiciones de disturbio intermedio (condiciones de sucesión) (Anthelme *et al.*, 2011; Bonilla & Feil, 1995; Clark *et al.*, 1995; Rodríguez-Paredes *et al.*, 2012). La densidad de palmas disminuye en condiciones de borde, pero la sensibilidad al efecto de borde difiere entre especies y su ontogenia (Baez & Balslev, 2007; Clark *et al.*, 1995; Montúfar *et al.*, 2011). *P. acuminata* en sus primeros estadios de vida, necesita sombra para germinar (esciófilo), pero luego cambia esta estrategia por el requerimiento de luz para continuar su crecimiento (heliófilo) (Bonilla & Feil, 1995; Rodríguez-Paredes *et al.*, 2012; Sezen *et al.*, 2009). Esto explica parcialmente el incremento de la población de plántulas en lugares donde hay procesos de sucesión en el bosque (por ejemplo, los claros (gaps) producidos por la caídas de árboles) (Laurance *et al.*, 1998; Laurance *et al.*, 2000; Laurance *et al.*, 2007; Rodríguez-Paredes *et al.*, 2012; Sveninng, 2000). Siendo esta una posible razón de porque se encontró una alta densidad de individuos a los 25 m de distancia desde el borde.

En la comparación general entre las distancias, los dos primeros estadios (S y J1) tienen diferencias significativas, lo que puede explicarse por la explosión demográfica de los estadios jóvenes en las zonas de disturbio intermedia, donde estas primeras etapas podrían ser beneficiadas por la disponibilidad de luz (Bonilla & Feil, 1995; Laurance *et al.*, 1998; Rodríguez-Paredes *et al.*, 2012). De hecho, la abundancia media más alta de estos estadios (S y J1) se produce a los 25m desde el borde, lo que sugiere que existe un

alto reclutamiento para esta distancia (Asbjornsen *et al.*, 2004; Clark *et al.*, 1995; Laurance *et al.*, 2007, Montúfar *et al.*, 2011; Rodríguez-Paredes *et al.*, 2012, Sezen *et al.*, 2009).

Consecuentemente la estructura de la población no es mayormente modificada por los disturbios analizados. Sin embargo, hay que señalar que las características de adaptación de *P. acuminata* dan lugar a variaciones importantes en áreas reconocidas principalmente como áreas de sucesión (Bonilla & Feil, 1995; Laurance *et al.*, 1998; Norden *et al.*, 2009; Rodríguez-Paredes *et al.*, 2012). Por lo tanto, nos encontramos con una alta densidad de individuos de los primeros estadios (S y J1) a 25 m, distancia a la cual se la puede reconocer como un área de sucesión o de disturbio intermedio (Laurance *et al.*, 2007).

7.4. EL BOSQUE PUEDE REACCIONAR DE MANERA SIMILAR ANTE UN BORDE

El análisis del efecto de borde sobre la estructura del bosque en función de la distancia, mostró que no existen diferencias significativas entre MD y md para la mayoría de las variables analizadas. De esta manera, se reconoce que las variables específicas del componente de la estructura del bosque presentan un patrón similar (a excepción de la variable “árboles caídos”) a pesar de diferir en magnitud, lo que sugiere que el bosque se comporta de manera similar ante un disturbio, independientemente de las características particulares de cada disturbio analizado (sea en edad o extensión) (Apaza *et al.*, 2013; Asbjornsen *et al.*, 2004; Laurance *et al.*, 2002; Laurance *et al.*, 2007; Leonardi, *et al.*, 2012). Tal comportamiento puede ser confirmado al comparar las medias para cada zona por cada distancia, donde es evidente, en general, que los valores más bajos se encuentran a la misma distancia entre las zonas, y es el mismo para los valores más altos y valores

intermedios (Figura 3). En otras palabras, estas variables que no tienen diferencias significativas, podrían interpretarse como que el bosque (en estos términos) responde de forma similar independientemente del tipo de disturbio (Anthelme *et al.*, 2011; Asbjornsen *et al.*, 2004; Laurance & Cochrane, 2001; Montúfar *et al.*, 2011). Sin embargo, en esta misma comparación entre zonas, la altura del dosel mostró una diferencia significativa; variable en la cual se pueden reconocer claras diferencias a los 50 m, donde en *MD* la altura del dosel fue menor a los 20 metros de altura mientras que en *md* la altura superaba los 35 metros. Esta diferencia en la altura del dosel podría ser dada por la extensión del disturbio, debido a que *MD* al ser más extenso que *md*, podría estar dando lugar a un área más amplia de efecto de borde (extendiendo el efecto de borde hacia el interior del bosque) (Asbjornsen *et al.*, 2004; Kramer *et al.*, 2008; Laurance *et al.*, 1998; Laurance *et al.*, 2007). Adicionalmente, otra explicación que pude apoyar la diferencia encontrada para la altura del dosel es la topografía, debido a que en *md* se encuentra una topografía más regular en comparación a lo encontrado en *MD*; de esta manera, el dosel en *md* tendría más estabilidad para crecer en altura en comparación a *MD* donde efectos como deslizamientos y caída de árboles pueden ser más frecuentes por las fuertes pendientes (Asbjornsen *et al.*, 2004; Laurance *et al.*, 2000; Laurance *et al.*, 2007; Vormisto *et al.*, 2004).

Por otro lado, el análisis del efecto de borde sobre la demografía de *P. acuminata* en función de la distancia, reveló que no existen diferencias significativas entre *MD* y *md* para ninguno de los estadios propuestos. Estos resultados apoyan la hipótesis de que el bosque y sus poblaciones naturales son alterados proporcionalmente de manera similar en un gradiente de distancia desde el borde, sin importar las características del disturbio que dio lugar al borde (Clark *et al.*, 1995; Laurance *et al.*, 1998; Laurance & Cochrane, 2001; Laurance *et al.*, 2007; Tabarelli *et al.*, 2004).

7.5. LA ENDOGAMIA PUEDE ESTAR VINCULADA AL EFECTO DE BORDE Y A LA EDAD DEL DISTURBIO

En general, se encontraron valores altos de endogamia (F_{is}) derivada de la información obtenida de las plántulas para ambas zonas de disturbio ($MD_{(F_{is})} = 0,362$ y $md_{(F_{is})} = 0,465$). Por otro lado, el valor de la muestra de control obtenida a partir del grupo de adultos, también demostró ser alta ($A_{(F_{is})} = 0,272$). Dichos valores podrían sugerir que la endogamia podría ser ancestral y que ha sido heredada y acentuada por las condiciones actuales de impacto humano (Anderson *et al.*, 2010; Apaza *et al.*, 2010; Del Castillo *et al.*, 2011; Finkeldey & Hattemer, 2010; Hou & Lou, 2011; Wray & Thompson, 1990). La hipótesis de la endogamia ancestral podría ser sustentada debido a que en el área de estudio, las poblaciones de la especie estudiada se encuentra en el límite superior de su rango de distribución altitudinal (entre los 2400 - 2500 metros), siendo estas poblaciones periféricas donde la diversidad genética puede ser reducida y la homocigosis (entendido como el factor de endogamia) llegaría a ser mayormente acentuada (Assis *et al.*, 2013; Beatty *et al.*, 2008; Bendix *et al.*, 2009; Eiserhardt *et al.*, 2011; Hou & Lou, 2011; Leonardi *et al.*, 2011; Medrano & Herrera, 2008).

De manera general, no se encontraron patrones concluyentes con respecto a la endogamia (F_{is}) y su relación con el borde (Figura 4). Sin embargo, la zona *md* tiende a reducir la endogamia hacia el interior del bosque, mientras que la zona *MD* no presenta una tendencia entre las distancias analizadas. A pesar de que el disturbio en *MD* es mayor en extensión que en *md*, la relación entre la endogamia y la extensión del disturbio se comporta de manera inversa (valores menores en *MD* y mayores en *md*). De esta manera, una de las ideas que podrían dar explicación a esta relación es la edad del disturbio, mas no la extensión del mismo (Anderson *et al.*, 2010; Apaza *et al.*, 2013; Assis *et al.*, 2013; Espinoza, 2010; Ezard & Travis, 2006; Hadley & Betts, 2011; Wray & Thompson, 1990).

En la zona *md*, la alteración es reciente para la dinámica genética de *P. acuminata* (13 años), donde los efectos de la creación del disturbio están actuando sobre las condiciones actuales del flujo génico (considerando que las plántulas potencialmente reflejan los eventos de flujo génico de los últimos 5 años (Anderson *et al.*, 2010; Apaza *et al.*, 2013; Espinoza, 2010; Ezard & Travis, 2006; Hadley & Betts, 2011; Wray & Thompson, 1990). Por otro lado, en *MD* tiene un disturbio que involucra a varias generaciones de individuos de la población de *P. acuminata* (35 años) lo que probablemente ha permitido un nivel de adaptación al disturbio (resiliencia en su genética), consecuentemente los valores de endogamia varían ligeramente entre las distancias analizadas (+/- 0.03) (Anderson *et al.*, 2010; Apaza *et al.*, 2013; Espinoza, 2010; Ezard & Travis, 2006; Wray & Thompson, 1990).

7.6. ¿CÓMO SE ENCUENTRAN RELACIONADOS LOS FACTORES ANALIZADOS?

Para todo el diseño (*MD + md*) la prueba de Mantel muestra que existen correlaciones significativas entre: (i) la estructura del bosque y la distancia geográfica, (ii) estructura de la población de *P. acuminata* y la distancia geográfica, y (iii) el índice de fijación (F_{st}) y la distancia geográfica, siendo estas correlaciones resultados esperados (Clark *et al.*, 1995; Ezard & Travis, 2006; Gonzales *et al.*, 2010; Harper *et al.*, 2005; Laurance *et al.*, 2007). Específicamente la correlación encontrada entre la estructura del bosque y la distancia geográfica, así como la correlación encontrada entre la demografía poblacional de *P. acuminata* y la distancia geográfica; sugieren que ambos componentes (estructura del bosque y población) son diferentes entre ambas zonas, lo que indicaría que posiblemente los disturbios de cada zona en particular han dado una diferenciación marcada entre estas a pesar de su cercanía (Apaza *et al.*, 2013; Asbjornsen *et al.*, 2004;

Baez & Balslev, 2007; Harper *et al.*, 2005; Norden *et al.*, 2009). La correlación más fuerte fue obtenida por el componente genético (F_{st}) y la distancia geográfica, lo que demostraría que el componente genético es mayormente alterado por los disturbios presentes en cada zona dando lugar a una estructuración genética diferente, y además esta diferenciación puede ser apoyada por el efectos que tenga cada disturbio en particular sobre los agentes de predación, polinización y dispersión (Banks & Peakall, 2012; Choo *et al.*, 2012; Ezard & Travis, 2006; Hadley and Betts, 2011; Kambach *et al.*, 2013; Karubian *et al.*, 2010; Setsuko *et al.*, 2007; Sezen *et al.*, 2009; Steffan-Dewenter and Tschardt, 1999).

En las correlaciones obtenidas por cada zona, la zona *md* presentó una correlación significativa entre el componente (F_{st}) y la demografía. Esta correlación sugiere que en *md* existe una importante interacción entre el número de individuos y la estructura genética. Según el modelo de Janzen y Connell (Schupp, 1992), el parentesco parental es menos probable donde hay un menor número de individuos por área, lo que lo que además estará relacionado positivamente con la supervivencia de los individuos presentes. Adicionalmente, la estructura genética de una población particular depende directamente del flujo génico, que en especies vegetales dependerá a su vez de los agentes de polinización y dispersión. Consecuentemente, la correlación significativa encontrada en *md* (demografía vs. F_{ST}), demostraría que donde existe una mayor cantidad de individuos de *P. acuminata*, la probabilidad de que estos individuos estén emparentados es mayor (Anderson *et al.*, 2010; Apaza *et al.*, 2013; Baez & Balslev, 2007; Laurance *et al.*, 1998; Laurance *et al.*, 2007; Legendre, 2012; Leonardi *et al.*, 2012). Por otro lado, la única correlación significativa encontrada en la zona *MD* fue entre la estructura del bosque y de la distancia geográfica, sugiriendo que la estructura del bosque es alterada gradualmente desde el borde hacia el interior. Esta correlación puede indicar que el bosque en la zona *MD* tiene una mayor influencia del efecto de borde debido a la magnitud

evidente del disturbio lo que estaría provocando un mayor rango de influencia en la matriz del mismo (Anderson *et al.*, 2010; Apaza *et al.*, 2013; Baez & Balslev, 2007; Gonzales *et al.*, 2010; Laurance *et al.*, 1998; Tawatao *et al.*, 2011).

7.7. IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN

El presente estudio propone como alternativa una nueva visión para abordar al efecto de borde, dando lugar a un enfoque más profundo sobre la dinámica del bosque y de cómo esta se ve alterada bajo estas condiciones. La fusión de una metodología clásica dentro de la ecología, la cual evalúa las variables edáficas y de estructura del bosque, junto a una metodología enfocada en el análisis demográfico y genético de una especie clave dentro del bosque analizado; puede dar lugar a un entendimiento más sustentado de las alteraciones provocadas por un disturbio y su efecto de borde (Apaza *et al.*, 2013; Ezard & Travis, 2006; Laurance *et al.*, 2011). Como lo reportado por Clark *et al.* (1995), así como lo reportado para el presente estudio para *P. acuminata*, las alteraciones edáficas y de estructura de bosque dan lugar a alteraciones demográficas en las especies que componen el bosque. Las alteraciones en la demografía (desequilibrios poblacionales) tienen un efecto directo sobre la resiliencia de las especies, y dicho efecto puede ser reflejado en la estructura genética de las poblaciones (Hou & Lou, 2011; Laurance *et al.*, 2011; Norden *et al.*, 2009; Rausher & Chang, 1999). De esta manera, se hace evidente la importancia de analizar un evento ecológico, como el efecto de borde, desde una perspectiva complementaria entre diferentes componentes funcionales dentro de un ecosistema (en este caso, estructura del bosque, demografía y estructura genética), lo que daría lugar a conclusiones más profundas sobre la condición y la dinámica del bosque (Karubian *et al.*, 2010; Norden *et al.*, 2009). Siendo esta la razón, por la cual se espera que la metodología propuesta para este estudio contribuya de alguna manera a las nuevas

tendencias en los estudios ecológicos aplicados a la biología de la conservación, evaluación de impactos ambientales y manejo de áreas naturales.

Las implicaciones del presente estudio en la conservación de hábitats fragmentados pueden ser diversas, sin embargo sus aportes más importantes pueden darse por la identificación del estado del bosque en un tiempo determinado y bajo un disturbio específico. En bosques que han sido poco alterados, es decir como lo encontrado en *md*, donde la separación en la matriz de bosque es mínima, procesos como alteraciones demográficas y de estructura genética (como productos de un efecto de borde) pueden darse en los primeros años, sin embargo la conectividad entre los fragmentos puede permitir que el bosque funcione como una sola entidad nuevamente (Harper *et al.*, 2005; Karubian *et al.*, 2010). Por otro lado, esto podría ser más complicado en lugares donde el disturbio y la separación entre los remanentes son mayores. Pese a estas condiciones, estos efectos podrían verse disminuidos significativamente si la resiliencia es alta (Harper *et al.*, 2005; Norden *et al.*, 2009). Los resultados de este estudio demuestran que existe un comportamiento adaptativo del bosque similar para los dos modelos de disturbio evaluados (*MD* y *md*), donde a pesar de las condiciones específicas de cada disturbio, el bosque parece reaccionar de la misma manera. De esta manera, se podría concluir que el bosque en esta área en particular tiene una resiliencia alta, aunque bajo otras condiciones y con un aislamiento mayor de los fragmentos los resultados podrían ser significativamente diferentes. Consecuentemente, información en este sentido podría ser muy útil para la evaluar de la viabilidad y recuperación de áreas naturales.

Adicionalmente, se identificó en esta investigación que tanto la edad como la extensión del disturbio tienen efectos diferentes sobre el bosque. En el caso de encontrarse un bosque extenso, la resiliencia permitirá que con el paso del tiempo el bosque pueda adaptarse ante un disturbio (Laurance *et al.*, 2011; Norden *et al.*, 2009). Particularmente

para el factor de tiempo, se pudo comprobar que, de manera general, la estructura genética de la zona *MD*, la cual es mucho mayor en edad en comparación a *md*, se mantiene con cierta estabilidad hacia el interior del bosque sin presentar ninguna tendencia ni correlación con la distancia. De esta manera, si el remanente del bosque es mucho mayor que el disturbio, se puede asumir que la resiliencia de dicho remanente permitirá a largo plazo que el efecto de borde disminuya sobre la estructura genética de las especies, lo cual puede ser aportado específicamente por dispersores y movimientos de semillas, así como por nuevas contribuciones genéticas y demográficas de inmigrantes (Kambach *et al.*, 2010; Karubian *et al.*, 2010; Laurance *et al.*, 2011). Para la biología de la conservación, esta información puede ser de utilidad práctica para el manejo y monitoreo a largo plazo de remanentes de bosque y su pool genético.

Especies claves pueden revelar situaciones particulares según sus características biológicas y adaptativas. De esta manera, en el presente estudio se presentó a *P. acuminata* como una especie clave debido a su importancia ecológica y densidad dentro del bosque, sin embargo sus características particulares dieron lugar a resultados particulares. *P. acuminata* demostró ser una especie que tiene cierta afinidad por los disturbios, lo que se evidenció en su densidad y explosión demográfica de los estadios más jóvenes en lugares de sucesión o de disturbio intermedio (Anthelme *et al.*, 2011; Rodríguez-Paredes *et al.*, 2012). Consecuentemente, esta especie puede ser un indicador adecuado para evidenciar sucesión en bosques secundarios, pero por otro lado puede no ser el mejor indicador para evidenciar efectos graduales hacia bosques maduros debido a sus características. Por lo tanto, especies como *P. acuminata* podrían ser utilizadas como “especies indicadoras” para la evaluación el estado afectación en hábitats alterados y monitorear la regeneración de los mismos.

7.8. RECOMENDACIONES

Si bien, los resultados de manera general no mostraron relaciones claramente reconocibles, cabe destacar que estos pueden revelar nuevas consideraciones que deben tomarse en cuenta para refinar el diseño experimental que se estableció originalmente para esta investigación. Dichas consideraciones podrían ser tomadas en cuanto a: (1) las variables que permitan estimar de mejor manera el efecto de borde, (2) la selección de especies clave, o (4) las particularidades de la zona de estudio.

Para el primer caso, por ejemplo, la inclusión de una variable como la topografía lograría dar un aporte mayor al entendimiento del efecto a borde, debido a que esta variable puede tener efectos importantes sobre la estructura del bosque, así como sobre la distribución y abundancia de especies (Mutke *et al.*, 2014; Vormisto *et al.*, 2004). Por otro lado, la especie clave utilizada tiene un comportamiento de sucesión y encuentra confort en el disturbio intermedio, lo que podría ser una gran ventaja para identificar bosques disturbados y la condición de los mismos, Sin embargo para la evaluación de bosques secundarios en vías de regeneración y maduros posiblemente sea necesario incluir otras especies clave que permitan sustentar mejor los resultados. Para las zonas de estudio, se sugeriría considerar zonas mucho más distantes entre sí y además reconocer zonas con disturbios mayores en extensión con fragmentos de bosque claramente aislados. De esta manera, la baja resiliencia que se podría encontrar en los fragmentos aislados bajo estas condiciones, daría lugar a una apreciación mucho más evidente del efecto de borde, en comparación a lo encontrado en esta investigación (Norden *et al.*, 2009).

En cuanto a la conservación, en esta investigación se apreció de manera general, que el bosque nublado tiene una rápida sucesión y crecimiento, además de ser muy dinámico; lo que podría representar que la mayoría de las especies que se encuentran conformándolo

están adaptadas a los disturbios. Este hecho puede ser reconocido por la alta producción y la sucesión de individuos de muchas especies de plantas. Los bosques tropicales andinos tienen una gran capacidad de regeneración y recuperación, sin embargo para que esta característica sea posible se debe tomar en cuenta la protección de los remanentes de bosque y la conectividad entre los mismos (Apaza *et al.*, 2013; Laurance *et al.*, 2011). Los bosques secundarios (disturbados) sirven de reservorios de especies, de esta manera la protección de los remanentes de bosque y de su fauna son herramientas críticas para promover la resiliencia y la restauración de las comunidades vegetales (Norden *et al.*, 2009). Con este fin, se recomienda aplicar (y mejorar) evaluaciones ambientales tomando en cuenta la metodología desarrollada en esta investigación, lo que permitiría tomar decisiones más sustentadas y acertadas para la conservación y el manejo de áreas naturales disturbadas en hábitats similares.

8. BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, C., Epperson, E., Fortin M. J., Holderegger, R., James, P., Rosenberg, M., Scribner, K. and Spear, S. 2010. **Considering spatial and temporal scale in landscape-genetic studies of gene flow.** *Molecular Ecology* 19:3565–3575.
- Anthelme, F., Lincango, J., Gully, C., Duarte, N. and Montúfar, R. 2011. **How anthropogenic disturbances affect the resilience of a keystone palm tree in the threatened Andean cloud forest.** *Biological Conservation* 144:1059–1067.
- Apaza, A., Schleuning, M., Hensen, I., Saavedra, F. and Durka, D. 2013. **Forest fragmentation and edge effects on the genetic structure of *Clusia sphaerocarpa* and *C. lechleri* (Clusiaceae) in tropical montane forests.** *Journal of Tropical Ecology* 29:321–329.
- Asbjornsen, H., Ashton, M., Vogt, D. and Palacios, S. 2004. **Effects of habitat fragmentation on the buffering capacity of edge environments in a seasonally dry tropical oak forest ecosystem in Oaxaca, Mexico.** *Agriculture, Ecosystems and Environment* 103:481–495.
- Assis, J., Castilho, N., Alberto, F., Valero, M., Raimondi, P., Reed, D., Alvarez, E. 2013. **High and Distinct Range-Edge Genetic Diversity despite Local Bottlenecks.** *PLOS ONE* 8(7):e68646.
- Baez, S. & Balslev, H. 2007. **Edge effects on palm diversity in rain forest fragments in western Ecuador.** *Biodiversity and Conservation* 16:2201–2211.
- Balloux, F. and Lugon-Moulin, N. 2002. **The estimate of population differentiation with microsatellite markers.** *Molecular Ecology* 11:155–4165.

- Banks, S. C. & Peakall, R. 2012. **Genetic spatial autocorrelation can readily detect sex-biased dispersal.** *Molecular Ecology* 21:2092–2105.
- Beatty, G., McEvoy, P., Sweeney, O. and Provan, J. 2008. **Range-edge effects promote clonal growth in peripheral populations of the one-sided wintergreen *Orthilia secunda*.** *Diversity and Distributions* 14(3):546–555.
- Bendix, J., Behling, H., Peters, T., Richter, M. and Beck, E. 2009. **Functional biodiversity and climate change along an altitudinal gradient in a tropical mountain rainforest.** *Tropical rainforests and agroforests under global change: Ecological and Socio-economic Valuations.* Springer Berlin Heidelberg. Berlin.
- Bonilla, D. and Feil, J. (1995) **Production of ramets and germination of *Prestoea trichoclada* (Arecaceae): A source of palm heart in Ecuador.** *Principes* 39:210–214.
- Borchsenius, F., Borgtoft, H. and Balsev, H. 1998. **Manual to the palms of Ecuador.** Aarhus University Press. Denmark.
- Brown, N., Jennings, S., Wheeler, P. and Nabe-Nielsen, J. 2000. **An improved method for the rapid assessment of forest understorey light environments.** *Journal of Applied Ecology* 37:1044–1053.
- Choo, J., Juenger, T. E. & Simpson, B. B. 2012. **Consequences of frugivore-mediated seed dispersal for the spatial and genetic structures of a neotropical palm.** *Molecular Ecology* 21:1019–1031.
- Clark, D., Clark, D., Sandoval, R. and Castro, M. 1995. **Edaphic and Human Effects on Landscape-Scale Distributions of Tropical Rain Forest Palms.** *Ecology* 76(8):2581–2594.

- Del Castillo, R., Trujillo-Argueta, S., Sánchez-Vargas, N. & Newton, A. 2011. **Genetic factors associated with population size may increase extinction risks and decrease colonization potential in a keystone tropical pine.** *Evolutionary Applications* 4:574–588.
- Doyle, J. & Doyle, J. 1987. **A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue.** *Phytochemical Bulletin* 19:11–15.
- Dyer, R., Nason, J. and Garrick, R. 2010. **Landscape modelling of gene flow: improved power using conditional genetic distance derived from the topology of population networks.** *Molecular Ecology* 19(17):3746–3759.
- Eiserhardt, W., Svenning, J. C., Kissling, D. and Balslev, H. 2011. **Geographical ecology of the palms (Arecaceae): determinants of diversity and distributions across spatial scales.** *Annals of Botany* 108:1391–1416.
- Escobar, S. 2011. **Estructura genética de poblaciones transandinas de *Prestoea acuminata* (Willd.) H.E. Moore en los Andes septentrionales de Ecuador.** Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Quito.
- Espinoza, S. 2010. **Variación histórica y espacial de la estructura genética de dos poblaciones de *Ceroxylon echinulatum* Galeano (palma de ramos, Arecaceae) bajo diferentes niveles de impacto humano.** Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Quito.
- Ezard, T. H. G. & Travis, J.M. J. 2006. **The impact of habitat loss and fragmentation on genetic drift and fixation time.** *Oikos* 114:367–375.

- Farwig, N., Braun, C. & Bohning-Gaese, K. 2008. **Human disturbance reduces genetic diversity of an endangered tropical tree, *Prunus africana* (Rosaceae).** Conservation Genetics 9:317–326.
- Finkeldey, R. and Hattermer, H. 2010. **Tropical Forest Genetics.** Springer – Verlag. Germany.
- Freeland, J. 2005. **Molecular Ecology.** John Wiley & Sons, Ltd. England.
- Gonzales, E., Hamrick, J. L., Smouse, P. E., Trapnell, D. W. & Peakall, R. 2010. **The impact of landscape disturbance on spatial genetic structure in the guanacaste tree, *Enterolobium cyclocarpum* (Fabaceae).** Journal of Heredity 101:133–143.
- Goudet J. 1995. **FSTAT Version 1.2: a computer program to calculate F-statistics.** Journal of Heredity 86(6):485–486.
- Hadley, A. and Betts, M. 2012. **The effects of landscape fragmentation on pollination dynamics: absence of evidence not evidence of absence.** Biological Reviews 87(3):526–544.
- Harper, K., Macdonald, S., Burton, P., Chen, J., Brososke, K., Saunders, S., Euskirchen, E., Roberts, D., Jaiteh, M. and Esseen, P. A. 2005. **Edge Influence on Forest Structure and Composition in Fragmented Landscapes.** Conservation Biology 19(3):768–782.
- Hensen, I., Cierjacks, A., Hirsch, H., Kessler, M., Romoleroux, K., Renison, D. and Wesche, K. 2012. **Historic and recent fragmentation coupled with altitude affect the genetic population structure of one of the world's highest tropical tree line species.** Global Ecology and Biogeography 21:455–464.

- Hou, Y. and Lou, A. 2011. **Population Genetic Diversity and Structure of a Naturally Isolated Plant Species, *Rhodiola dumulosa* (Crassulaceae).** PLOS ONE 6(9):e24497.
- Hughes, C. and Eastwood, R. 2006. **Island radiation on a continental scale: Exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes.** PNAS 103(27):10334–10339.
- Kambach, S., Guerra, F., Beck, S., Hensen, I. & Schleuning, M. 2013. **Human-induced disturbance alters pollinator communities in tropical montane forests.** Diversity 5:1–14.
- Karubian, J., Sork, V., Roorda, T., Duraes, R. and Smith, T. 2010. **Destination-based seed dispersal homogenizes genetic structure of a tropical palm.** Molecular Ecology 19:1745–1753.
- Kramer, A. T., Ison, J. L., Ashley, M. V. & Howe, H. F. 2008. **The paradox of forest fragmentation.** Conservation Biology 22:878–885.
- Laurance, W., Ferreira, L., Rankin-de Me'rona, J., Laurance, S., Hutchings, G. and Lovejoy, T. 1998. **Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities.** Conservation Biology 12:460–464.
- Laurance, W., Delamonica, P., Laurance, S., Vasconcelos, H. and Lovejoy, T. 2000. **Rainforest fragmentation kills big trees.** Nature 404:836.
- Laurance, W. and Cochrane, A. 2001. **Synergistic effects in fragmented landscapes.** Special section. Conservation Biology 15:1488–1535.
- Laurance, W., Lovejoy, T., Vasconcelos, H., Bruna, E., Didham, R., Stouffer, P., Gascon, C., Bierregaard, R., Laurance, S. and Sampaio, E. 2002. **Ecosystem Decay of**

- Amazonian Forest Fragments: a 22-Year Investigation.** Conservation Biology 16(3):605–618.
- Laurance, W., Nascimento, H., Laurance, S., Andrade, A., Ewers, R., Harms, K., Luizao, R. and Ribeiro, J. 2007. **Habitat Fragmentation, Variable Edge Effects, and the Landscape - Divergence Hypothesis.** PLOS ONE 2(10):e1017. doi:10.1371/journal.pone.0001017
- Leblanc, H., Russo, R., Cueva, J. and Subía, E. 2006. **Fijación de carbono en palma aceitera en la región tropical húmeda de Costa Rica.** Tierra Tropical 2(2):197–202.
- Legendre, P. 2012. **Numerical Ecology: Third English Edition.** Elsevier Science B. V. Amsterdam – Netherlands.
- Leonardi, S., Piovani, P., Scalfi, M., Piotti, A., Giannini, R. and Menozzi, P. 2012. **Effect of Habitat Fragmentation on the Genetic Diversity and Structure of Peripheral Populations of Beech in Central Italy.** Journal of Heredity 103(3):408–417.
- Medrano, M. and Herrera, C. 2008. **Geographical Structuring of Genetic Diversity Across the Whole Distribution Range of *Narcissus longispathus*, a Habitat-specialist, Mediterranean Narrow Endemic.** Annals of Botany 102:183–194.
- Ministerio del Ambiente del Ecuador (MAE). 2010. **Estimación de la Tasa de Deforestación del Ecuador continental.** [On-line]:<http://web.ambiente.gob.ec/sites/default/files/users/mponce/TasasDeforestacionEcuador.Ver_.03.05.11.pdf> Retrieved: 2015-02-02.

- Ministerio del Ambiente del Ecuador (MAE). 2012. **Sistema de clasificación de los ecosistemas del Ecuador continental. Subsecretaría de Patrimonio Natural.** Quito.
- Montúfar, R., Anthelme, F., Pintaud, J. and Balslev, H. 2011. **Disturbance and resilience in tropical American palm populations and communities.** *Botanical Review*, 77(4):426-461.
- Montufar, R. and Pintaud, J-C. 2006. **Variation in species composition, abundance and microhabitat preferences among western Amazonian *terra firme* palm communities.** *Botanical Journal of the Linnean Society* 151:127–140.
- Mutke, J., Jacob, R., Meyers, K., Henning, T. and Weigend, M. 2014. **Diversity patterns of selected Andean plant groups correspond to topography and habitat dynamics, not orogeny.** *Frontiers in Genetics* 5:351.
- Norden, N., Chazdon, R., Chao, A., Jiang Y. H. and Vilchez-Alvarado, A. 2009. **Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests.** *Ecology Letters* 12:385–394.
- Oleoducto De Crudos Pesados (OCP) Ecuador S.A. 2001. **Oleoducto De Crudos Pesados Estudios Ambientales: Metodología Constructiva a ser aplicada en el Bosque Protector Mindo-Nambillo y Cuenca Alta del Rio Guayllabamba.** ENTRIX Inc. Quito – Ecuador.
- Phillips S., Anderson R. and Schapire, R. 2006. **Maximum entropy modeling of species geographic distributions.** *Ecological Modelling* 190:231–259.

- Rausher, M. and Chang, S-M. 1999. **Stabilization of Mixed-Mating Systems by Differences in the Magnitude of Inbreeding Depression for Male and Female Fitness Components.** *The American Naturalist* 154(2):242–248.
- Rhoades, R. 2001. **Tendiendo puentes entre los paisajes humanos y naturales.** Ediciones Abya – Yala. Quito – Ecuador.
- Rodríguez-Paredes, D., Montúfar-Galárraga, R. and Meilby, H. 2012. **Effects of micro-environmental conditions and forest disturbance on the establishment of two Andean palms in Ecuador.** *Open Journal of Ecology* 2(4):233–243.
- Sadeghian, S., Rivera, J. and Gómez, M. 2009. **Impacto de sistemas de ganadería sobre las características físicas, químicas y biológicas de suelos en los Andes de Colombia.** Conferencia electrónica de la FAO sobre "Agroforestería para la producción animal en Latinoamérica". [On-line]:<<http://www.fao.org/waicent/FAOINFO/AGRICULT/AGA/AGAP/FRG/AGROFOR1/Siavosh6.htm>>
Retrieved: 2015-03-05.
- Setsuko, S., Ishida, K., Ueno, S., Tsumura, Y. and Tomaru, N. 2007. **Population Differentiation and Gene Flow within a Metapopulation of a Threatened Tree, *Magnolia stellata* (Magnoliaceae).** *American Journal of Botany* 94(1):128–136.
- Sezen, U., Chazdon, R. and Holsinger, K. 2009. **Proximity is not a proxy for parentage in an animal-dispersed Neotropical canopy palm.** *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276:2037–2044.
- Salomon, F. 1946. **Los Yumbos, Niguas y Tsáchilas o Colorados durante la colonia española: etnohistoria del Noroccidente de Pichincha – Ecuador.** Ediciones Abya-Yala. Quito, Ecuador.

- Schupp, E. 1992. **The Janzen-Connell model for tropical tree diversity: Population implications and the importance of spatial scale.** *The American Naturalist* 140:526–530.
- Shi, M., Michalski, S. G., Chen, X. Y. & Durka, W. 2011. **Isolation by elevation: genetic structure at neutral and putatively non-neutral loci in a dominant tree of subtropical forest, *Castanopsis eyrei*.** *PLOS ONE* 6:e21302.
- Sierra, R. 1999. **Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador continental. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia.** Quito, Ecuador.
- Steffan-Dewenter, I. and Tschardtke, T. 1999. **Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set.** *Oecologia*, 121:432–440.
- Svenning, J. 2000. **Small canopy gaps influence plant distributions in the rain forest understory.** *Biotropica* 32:252–261.
- Swenson, J., Young, B., Beck, S., Comer, P., Córdova, J., Dyson, J., Embert, D., Encarnación, F., Ferreira, W., Franke, I., Grossman, D., Hernandez, P., Herzog, S., Josse, C., Navarro, G., Pacheco, V., Stein, B., Timaná, M., Tovar, A., Tovar, C., Vargas, J. and Zambrana-Torrelío, C. 2012. **Plant and animal endemism in the eastern Andean slope: challenges to conservation.** *BMC Ecology* 12:1–18.
- Tabarelli, M., Cardoso, J. and Gascon, C. 2004. **Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests.** *Biodiversity and Conservation* 13:1419–1425.
- Tawatao, N., Harper, N., Mohamed, M., Khen, C., Searle, J. and Hill, J. 2011. **Impacts of forest fragmentation on the genetic diversity and population structure of**

***Pachycondyla obscurans* in Sabah, Malaysian Borneo.** Asian Myrmecology 4:59–68.

Vasconcelos, H. and Luizao, F. 2004. **Litter production and litter nutrient concentrations in a fragmented Amazonian landscape.** Ecological Applications 14:884–892.

Vormisto, J., Hanna, T. and Jari, O. 2004. **Palm distribution patterns in Amazonian rainforests: What is the role of topographic variation.** Journal of Vegetation Science 15:485–494.

Wray, N. and Thompson, R. 1990. **Prediction of rates of inbreeding in selected populations.** Genetical Research. 55: 41–54.

9. FIGURAS

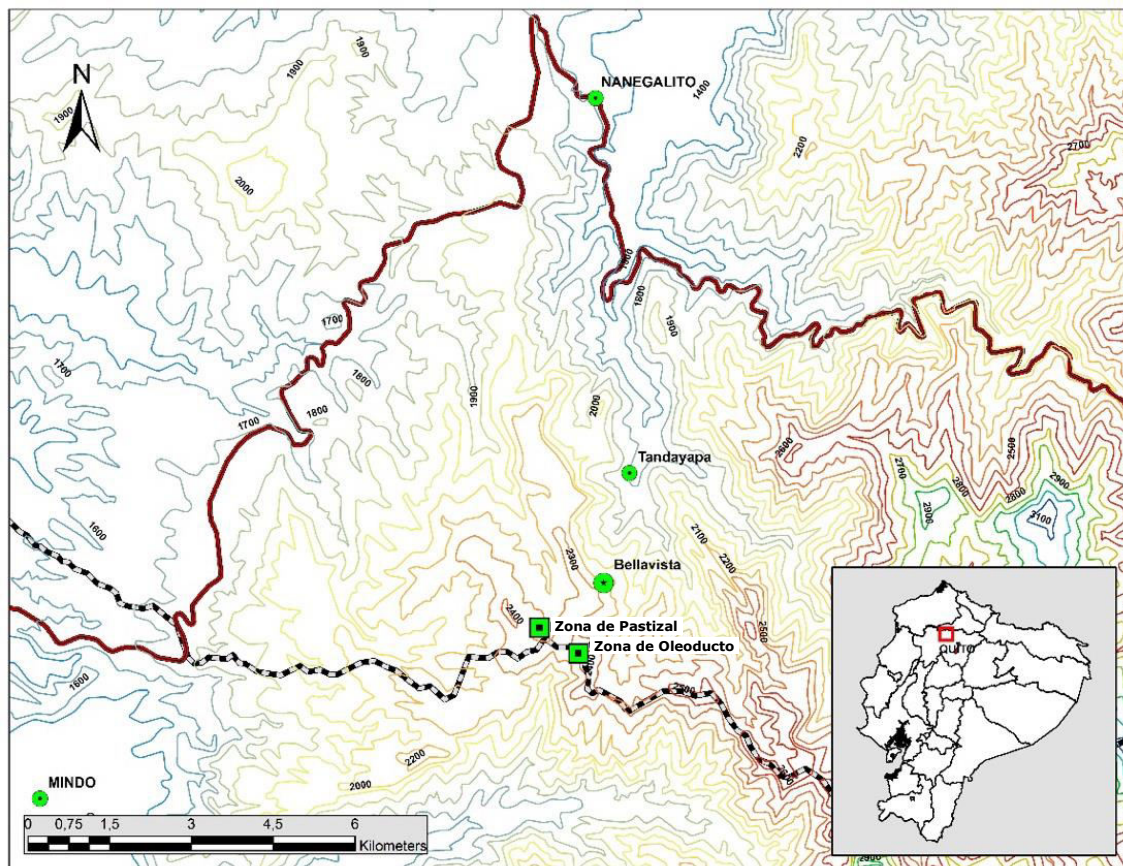


Figura 1. Localización del área de estudio en el noroeste de la provincia de Pichincha en las coordenadas: S $0^{\circ} 1' 36.34''$, O $78^{\circ} 41' 21.65''$. Los cuadrados verdes representa el centro aproximado de ambas zonas para el levantamiento de información (pastizal "MD" y oleoducto "md"). La línea roja representa la vía Calacalí - La Independencia y la línea blanca y negra representa la línea del oleoducto (OCP, Oleoducto de Crudos Pesados).

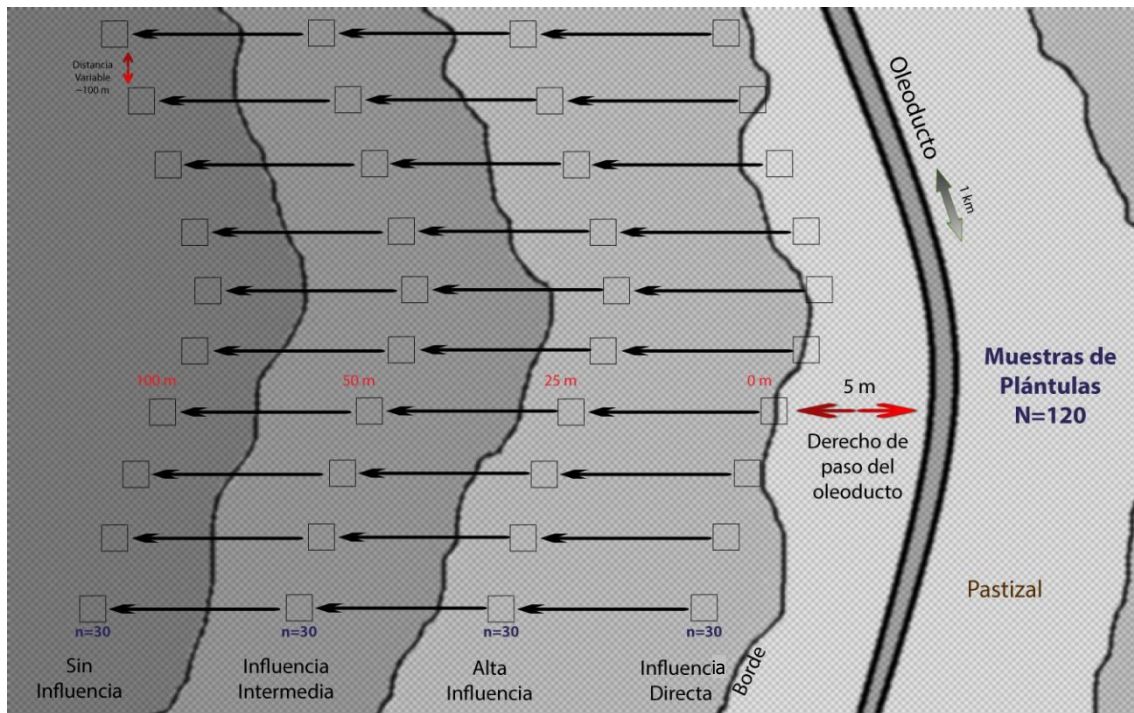


Figura 2. Diseño experimental aplicado a cada zona (*MD* y *md*). Para cada zona se identificaron cuatro distancias de influencia desde el borde: (a) 0 m (influencia directa), (b) 25 m (alta influencia), (c) 50 m (media influencia) y (d) 100 m (sin influencia). Para cada distancia fueron establecidos diez parcelas de 10 x 10 m, la distancia entre parcelas fue de aproximadamente 100 m, cubriendo una extensión longitudinal de 1 Km. En cada parcela establecida se realizó el levantamiento de información para los componentes de estructura de bosque y de demografía de *P. acuminata*; por otro lado, para las muestras para el componente de estructura genética de *P. acuminata*, 30 muestras de plántulas fueron tomadas a lo largo de cada distancia establecida entre la primera y última parcela, obteniendo un total de 120 muestras por cada zona.

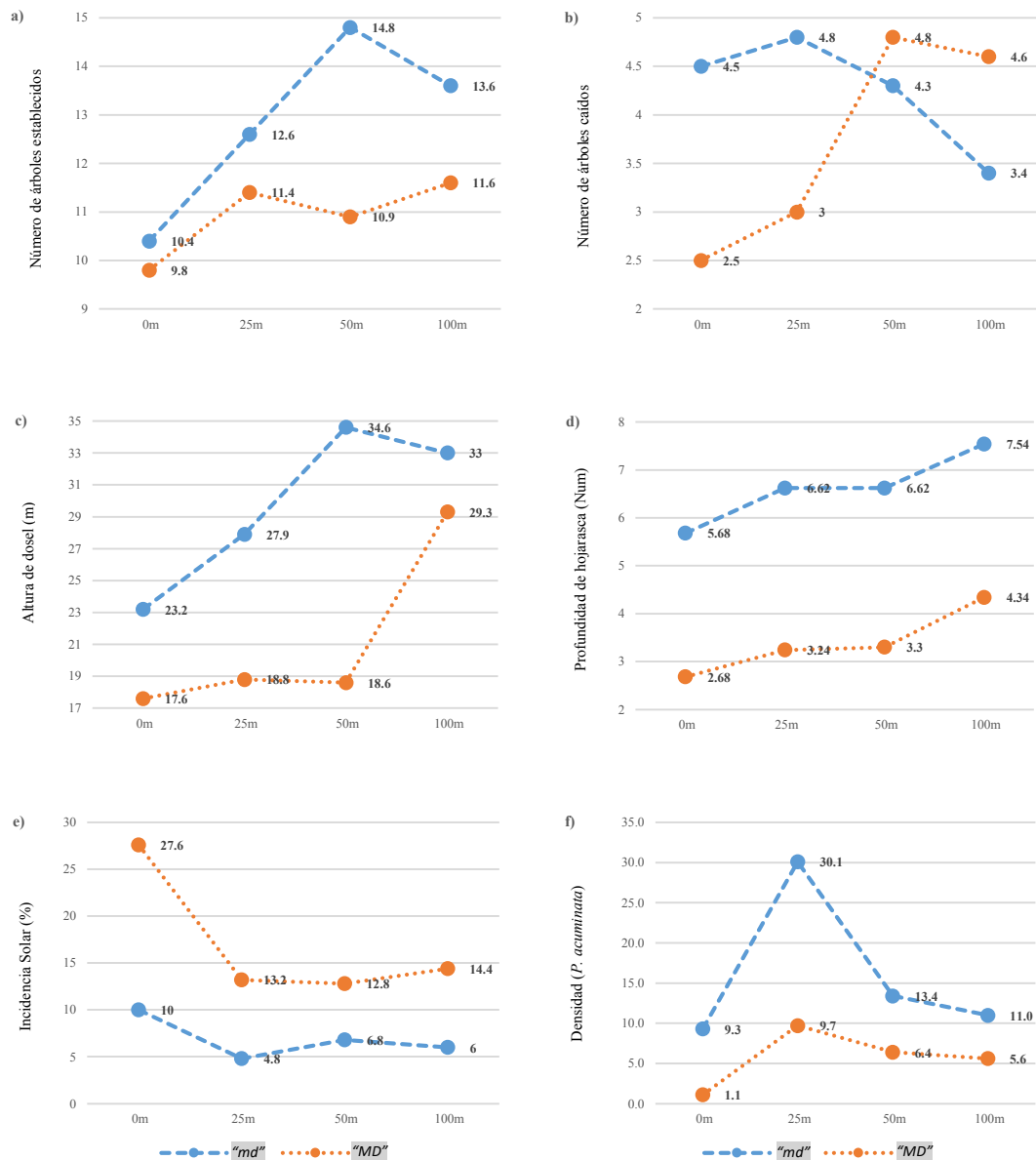


Figura 3. Ilustración de medias en función de la distancia desde el borde para cada variable analizada, con líneas independientes para cada zona (líneas: oleoducto "md", y puntos: Pastizal "MD"): (a) Número de árboles establecidos, (b) número de árboles caídos, (c) altura del dosel, (d) profundidad de la hojarasca, (e) incidencia solar y (f) total de individuos de *P. acuminata* (densidad). Se observa que para la mayoría de las variables analizadas, ambas zonas tienen una tendencia similar, a excepción de la variable de número de árboles caídos.

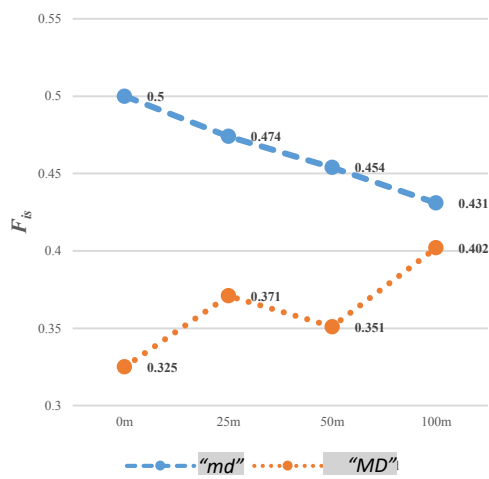


Figura 4. Los valores de endogamia (F_{is}) para ambas zonas por cada distancia (líneas: Oleoducto "md"; puntos: Pastizal "MD"). Donde se encuentra para md una tendencia a disminuir la endogamia hacia el interior del bosque, mientras que en el pastizal no se identifica una tendencia evidente.

10. TABLAS

Tabla 1. Resultados del modelo lineal generalizado (GLM) para las comparaciones entre los datos de la estructura del bosque y el número total de individuos de *P. acuminata*, contrastando entre zonas, distancia y zona por distancia. En la comparación entre zonas se obtuvieron diferencias significativas para casi todas las variables a excepción de árboles caídos. En la comparación entre distancias se obtuvieron diferencias significativas la altura dosel, incidencia solar y en el total de *P. acuminata*. Para la comparación entre zonas por distancia para la única variable que presentó una diferencia significativa es la altura del dosel, sin embargo la significación está en el límite de significación al 0.05.

Fuente		Suma de Cuadrados Tipo III	gl	Media Cuadrática	F	Sig. ^a
Zona	Árboles establecidos	74.113	1	74.113	3.335	0.072
	Árboles caídos	5.513	1	5.513	0.808	0.372
	Altura de dosel	1479.200	1	1479.200	29.056	0.000
	Profundidad hojarasca	208.013	1	208.013	41.469	0.000
	Incidencia solar	127.513	1	127.513	22.085	0.000
	<i>P. acuminata</i> Total	2101.250	1	2101.250	11.700	0.001
Distancia	Árboles establecidos	92.838	3	30.946	1.392	0.252
	Árboles caídos	11.238	3	3.746	.549	0.650
	Altura de dosel	1274.050	3	424.683	8.342	0.000
	Profundidad hojarasca	31.249	3	10.416	2.077	0.111
	Incidencia solar	79.138	3	26.379	4.569	0.006
	<i>P. acuminata</i> Total	2424.550	3	808.183	4.500	0.006
Zona por Distancia	Árboles establecidos	30.938	3	10.313	0.464	0.708
	Árboles caídos	39.138	3	13.046	1.913	0.135
	Altura de dosel	440.100	3	146.700	2.882	0.042
	Profundidad hojarasca	.421	3	.140	0.028	0.994
	Incidencia solar	24.638	3	8.213	1.422	0.243
	<i>P. acuminata</i> Total	706.550	3	235.517	1.311	0.277

(a) Alfa calculado = 0.05

Tabla 2. Resultados del modelo lineal generalizado (GLM) para las comparaciones entre la abundancia de cada categoría demográfica de *P. acuminata*, contrastando entre zonas, distancia y zona por distancia. Para la comparación entre zonas se obtuvieron diferencias significativas en los primeros estadios (S y J1) y además en juveniles 4. Para la comparación entre las distancias se encuentran diferencias significativas para los mismos estadios identificados para la comparación entre zonas. En la comparación entre zonas por distancias no se obtuvo diferencias significativas para ninguno de los estadios analizados.

Fuente		Suma de Cuadrados Tipo III	gl	Media Cuadrática	F	Sig. ^a
Zona	S	1288.013	1	1288.013	8.203	0.005
	J1	42.050	1	42.050	11.690	0.001
	J2	1.013	1	1.013	0.724	0.398
	J3	0.113	1	0.113	0.119	0.731
	J4	2.813	1	2.813	7.418	0.008
	SA	0.450	1	0.450	1.066	0.305
	A	0.200	1	0.200	0.818	0.369
Distancia	S	1682.738	3	560.913	3.572	0.018
	J1	35.800	3	11.933	3.317	0.025
	J2	4.638	3	1.546	1.105	0.353
	J3	6.338	3	2.113	2.233	0.092
	J4	8.238	3	2.746	7.242	0.000
	SA	1.450	3	0.483	1.145	0.337
	A	0.600	3	0.200	0.818	0.488
Zona por Distancia	S	774.838	3	258.279	1.645	0.187
	J1	0.950	3	0.317	0.088	0.966
	J2	1.038	3	0.346	0.247	0.863
	J3	2.838	3	0.946	1.000	0.398
	J4	0.638	3	0.213	0.560	0.643
	SA	1.650	3	0.550	1.303	0.280
	A	0.400	3	0.133	0.545	0.653

S = Plántulas, J1 = Juvenil 1, J2 = Juvenil 2, J3 = Juvenil 3, J4 = Juvenil 4, SA = Sub-Adultos, A= Adultos. (a) Alfa calculado = 0.05

Tabla 3. Diversidad genética (Número de alelos, heterocigotos esperados y heterocigotos observados) y endogamia (F_{is}) de *Prestoea acuminata* en ambas zonas (*MD* y *md*) por cada distancia desde el borde (0 m, 25 m, 50 m y 100 m). Además se incluyen los valores de diversidad genética y endogamia del grupo control (individuos adultos). Se reconoce en general una menor diversidad para *md* en contraste a *MD* y de la misma manera los valores de endogamia son mayores en *md* en comparación de *MD*. Para el grupo de adultos la diversidad tiene un valor intermedio a lo encontrado entre las dos zonas, mientras que para la endogamia, este grupo presenta el valor más bajo.

Zona	Distancia	N	No. Alelos	H_e	H_o	F_{is}
Oleoducto (<i>md</i>)	0 m	30	6.86	0.677	0.343	0.5
	25 m	30	6	0.575	0.305	0.474
	50 m	30	6	0.572	0.315	0.454
	100 m	30	5.88	0.538	0.309	0.431
	Total	120	6.185	0.591	0.318	0.465
Pastizal (<i>MD</i>)	0 m	30	4	0.565	0.388	0.325
	25 m	30	5.5	0.727	0.467	0.371
	50 m	30	5.83	0.681	0.450	0.351
	100 m	30	5.67	0.671	0.409	0.402
	Total	120	5.25	0.661	0.429	0.362
Control (Adultos)		32	6	0.589	0.422	0.272

Tabla 4. Correlaciones (R^2) obtenidas de la prueba de Mantel ($p < 0.05$; 10,000 permutaciones) entre los componentes generales de análisis del diseño experimental. Se obtuvo correlaciones significativas entre: (1) la estructura del bosque y la distancia geográfica, (2) la estructura poblacional (demografía) y la distancia geográfica, y (3) la estructura genética (F_{st}) y la distancia geográfica.

	<i>Estructura del bosque</i>	<i>Estructura poblacional</i>	<i>Distancia geográfica</i>	<i>Estructura genética</i>
<i>Estructura del bosque</i>				
<i>Estructura poblacional</i>	0.004			
<i>Distancia geográfica</i>	0.150*	0.020*		
<i>Estructura genética</i>	0.120	0.004	0.427*	

Tabla 5. Correlaciones (R^2) obtenidas de la prueba de Mantel ($p < 0.05$; 10,000 permutaciones) entre los componentes generales de análisis para cada zona. En gris oscuro (superior) resultados de las correlaciones entre componentes para la zona del oleoducto (*md*) y en color gris claro (inferior) los resultados para la zona de pastizal (*MD*). Para *md* solo se obtuvo una correlación significativa entre la estructura genética (F_{st}) y la estructura poblacional (demografía). Para *MD*, la única correlación significativa fue entre la estructura del bosque y la distancia geográfica.

	<i>Estructura del bosque</i>	<i>Estructura poblacional</i>	<i>Distancia geográfica</i>	<i>Estructura genética</i>
<i>Estructura del bosque</i>		0.156	0.153	0.123
<i>Estructura poblacional</i>	0.163		0.227	0.325*
<i>Distancia geográfica</i>	0.507*	0.026		0.140
<i>Estructura genética</i>	0.170	0.019	0.803	