

## Especies arbóreas hiperdominantes en bosques de Yungas del Noroeste Argentino

ORIANA OSINAGA ACOSTA<sup>1,✉</sup>; H. RICARDO GRAU<sup>1,2</sup>; SERGIO J. CEBALLOS<sup>1,2</sup>; JULIETA CARILLA<sup>1</sup>; AGUSTINA MALIZIA<sup>1</sup>; YOHANA G. JIMENEZ<sup>1,3</sup>; LUCIO R. MALIZIA<sup>4,5</sup> & CECILIA BLUNDO<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Ecología Regional (IER), Universidad Nacional de Tucumán (UNT), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Tucumán, Argentina. <sup>2</sup>Facultad de Ciencias Naturales e IML, Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina. <sup>3</sup>Swiss Federal Research Institute WSL. Birmensdorf, Switzerland. <sup>4</sup>Facultad de Ciencias Agrarias e Instituto de Ecorregiones Andinas (INECOA, CONICET), Universidad Nacional de Jujuy. Jujuy, Argentina. <sup>5</sup>Fundación ProYungas.

### RESUMEN

1. La distribución de la abundancia de especies suele ser marcadamente asimétrica, con pocas especies muy comunes o hiperdominantes. En este estudio evaluamos la importancia relativa de las especies arbóreas de las Yungas mediante el valor de importancia de la biomasa (BIV) como medida directa de su contribución a la biomasa forestal y al funcionamiento del ecosistema.
2. Analizamos patrones de hiperdominancia integrando datos de parcelas permanentes del Segundo Inventario Nacional de Bosques Nativos (INBN2) y de la Red Subtropical de Parcelas Permanentes (RedSPP). Identificamos especies hiperdominantes a escala regional, evaluamos su variabilidad espacial en los gradientes latitudinal y altitudinal, y analizamos los cambios del BIV en los últimos treinta años.
3. Registramos 196 especies arbóreas, de las cuales 22 resultaron hiperdominantes regionalmente, representando  $\geq 50\%$  del BIV total. La identidad y el número de especies hiperdominantes variaron según la base de datos, con 11 especies en INBN2 y 20 en RedSPP.
4. Ocho especies fueron compartidas por ambas bases de datos, conformando el núcleo de hiperdominancia de las Yungas. La hiperdominancia mostró una marcada dependencia espacial, con mayor concentración de especies en el sector norte y en Selva Pedemontana y Selva Montana. La mayoría de las especies hiperdominantes con datos históricos de monitoreo presentó baja variabilidad temporal en su BIV, aunque algunas especies del sotobosque mostraron incrementos significativos en los últimos 30 años.
5. Implicancias. Este estudio proporciona una cuantificación detallada de la hiperdominancia arbórea en las Yungas argentinas y destaca el papel central de un conjunto reducido de especies en la acumulación de biomasa aérea y el secuestro de carbono. La estabilidad espacial y temporal de estas especies refuerza su importancia para la integridad estructural y funcional de los bosques, aportando información clave para el diseño de estrategias de manejo y conservación orientadas a sostener estos servicios ecosistémicos a escala regional.

[Palabras clave: biomasa aérea forestal, BIV, monitoreo forestal, dinámica ecológica, parcelas permanentes, RedSPP, Andes]

### ABSTRACT. Hyperdominant tree species in Yungas forests of Northwestern Argentina

1. Species abundance distribution is usually markedly skewed, with few very common or hyperdominant species. In this study, we evaluated the relative importance of tree species in the Yungas through the biomass importance value (BIV), as a direct measure of their contribution to forest biomass and ecosystem functioning.
2. We analyzed hyperdominance patterns by integrating data from permanent plots of the Second National Forest Inventory (INBN2) and the Subtropical Plot Network (RedSPP). We identified hyperdominant species at a regional scale, evaluated their spatial variability across latitudinal and altitudinal gradients, and analyzed BIV changes over the last thirty years.
3. We recorded 196 tree species, of which 22 were regionally hyperdominant, representing  $\geq 50\%$  of the total BIV. The identity and number of hyperdominant species varied according to the database, with 11 species in INBN2 and 20 in RedSPP.
4. Eight species were shared by both databases, forming the hyperdominance core of the Yungas. Hyperdominance showed a marked spatial dependence, with a higher concentration of species in the northern sector and in the Selva Pedemontana and Selva Montana. Most of the hyperdominant species with historical monitoring data showed low temporal variability in their BIV, although some understory species showed significant increases in the last 30 years.
5. Implications. This study provides a detailed quantification of tree hyperdominance in the Argentine Yungas and highlights the central role of a small set of species in aboveground biomass accumulation and carbon sequestration. The spatial and temporal stability of these species reinforces their importance for the structural and functional integrity of the forests, providing key information for the design of management and conservation strategies aimed at sustaining these ecosystem services at a regional scale.

[Keywords: forest aboveground biomass, BIV, forest monitoring, ecological dynamics, permanent plots, RedSPP, Andes]

## INTRODUCCIÓN

En la mayoría de las comunidades biológicas, la distribución de la abundancia de especies sigue un patrón muy asimétrico: mientras unas pocas especies son muy comunes, la mayoría es relativamente rara (McGill et al. 2007; Matthews and Whittaker 2014; Enquist et al. 2019). Dentro de este espectro, las especies dominantes son aquellas que poseen una alta abundancia o biomasa relativa y, en consecuencia, ejercen una influencia significativa en la estructura y el funcionamiento del ecosistema (Avolio et al. 2019). El concepto de hiperdominancia describe una situación aun más extrema, en la que un grupo reducido de especies concentra una alta proporción de individuos (i.e.,  $\geq 50\%$ ) en un ecosistema (ter Steege et al. 2013; Cooper et al. 2024; Álvarez et al. 2025).

Las especies hiperdominantes contribuyen en funciones ecológicas clave como el almacenamiento de carbono, el reciclaje de nutrientes, la regulación microclimática y el sostenimiento de redes tróficas (McGill et al. 2007; Fauset et al. 2015; ter Steege et al. 2013; Cooper et al. 2024; Antunes et al. 2025). Por ello, identificarlas brinda información clave para comprender la dinámica de los ecosistemas y para orientar acciones de manejo y conservación. Aplicar este concepto a sistemas forestales diversos, como las Yungas argentinas, ofrece un enfoque valioso para profundizar en la comprensión de su estructura y funcionamiento, por ejemplo, en respuesta a los cambios ambientales.

Las Yungas constituyen uno de los ecosistemas más biodiversos de la Argentina, y junto a la Selva Paranaense concentran más del 50% de la biodiversidad nacional en menos del 2% de la superficie total del país (Brown et al. 2002). Este sistema, regulado por un marcado gradiente altitudinal que afecta variables climáticas como la temperatura y la precipitación, alberga más de 200 especies arbóreas registradas (Digilio and Legname 1966; Legname 1982; Morales et al. 1995; Malizia et al. 2012) y cumple funciones ecológicas fundamentales: regula los flujos hídricos, provee hábitat para numerosos organismos, captura carbono y provee contribuciones esenciales de la naturaleza para las comunidades humanas locales (Brown et al. 2001; Malizia et al. 2012). Estos bosques experimentaron diversas presiones en una larga historia de uso del territorio; en particular, la ampliación de las fronteras

agropecuaria y urbana, que favorece el incremento de especies exóticas en la parte baja del gradiente altitudinal, así como la explotación forestal, la ganadería extensiva y la caza de subsistencia en los sectores más remotos (Izquierdo and Grau 2009; Nanni et al. 2020).

La necesidad de gestionar este ecosistema, ha impulsado estudios y relevamientos para describir los patrones generales de su estructura y composición arbórea. En este contexto, la identificación de especies comunes y dominantes en la ecorregión de Yungas se ha abordado considerando diversos enfoques. Cabrera (1976) propuso una clasificación basada en los pisos altitudinales. Morales et al. (1995) y Brown et al. (2001) consideraron tanto el gradiente altitudinal (Selva pedemontana, Selva montana y Bosque montano), como la distribución latitudinal, reconociendo tres sectores (Norte, Centro y Sur). Mientras que Grau (2005) se centró en identificar especies distintivas asociadas a los efectos del disturbio y de la sucesión ecológica. Contribuciones más recientes, como Blundo et al. (2012) y Malizia et al. (2012), consideraron relaciones entre la distribución de especies en el gradiente altitudinal y factores ambientales climáticos, topográficos y de historia de uso, sin embargo, estos trabajos se restringen al sector Norte de las Yungas.

En este estudio, nos propusimos identificar y evaluar la importancia relativa de las especies arbóreas de las Yungas mediante un enfoque cuantitativo basado en el valor de importancia de la biomasa (del inglés, BIV) (Torres et al. 2020), que ofrece una medida directa de la contribución de cada especie a la biomasa aérea del ecosistema. Para ello utilizamos dos bases de datos: el Segundo Inventario Nacional de Bosques Nativos (INBN2; Dirección Nacional de Bosques 2021) y la Red Subtropical de Parcelas Permanentes (RedSPP; Grau et al. 2024). A partir de los valores de BIV calculados para cada base de datos, nuestros objetivos fueron: a) identificar las especies hiperdominantes de las Yungas, definidas como aquellas que, en conjunto, concentran el  $\geq 50\%$  del valor total del BIV en cada base de datos; b) evaluar los patrones de hiperdominancia en los sectores latitudinales (Norte y Sur) y en los pisos altitudinales (Selva pedemontana, Selva montana y Bosque montano), y c) evaluar los cambios temporales en el BIV de las especies hiperdominantes que cuentan con datos históricos de monitoreo en los últimos 30 años.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Área de estudio*

En la Argentina, la ecorregión de las Yungas comprende una superficie estimada de 4397744 ha (MADS 2020). Es una franja boscosa relativamente angosta (~100 km de ancho) que se extiende longitudinalmente por más de 700 km. Se distribuye desde la frontera con Bolivia (22° S) hasta la provincia de Catamarca (29° S), atravesando las provincias de Salta, Jujuy y Tucumán. Presenta un marcado gradiente altitudinal entre 400 y 3000 m s. n. m. (Cabrera 1976; Brown et al. 2001; Brown et al. 2005; MADS 2020).

Desde una perspectiva latitudinal, las Yungas se subdividen en tres sectores principales: Norte, Centro y Sur, cuya diversidad disminuye progresivamente hacia el Sur. Estos sectores se vinculan entre sí mediante zonas de transición representadas por Chaco serrano (Brown et al. 2001; Brown et al. 2002). Altitudinalmente, se reconocen tres unidades ecológicas bien diferenciadas por su composición de especies: la Selva pedemontana (400-700 m s. n. m.), la Selva montana (700-1500 m s. n. m.) y el Bosque montano (1500-3000 m s. n. m.) (Brown et al. 2001; Brown et al. 2002; Malizia et al. 2012). En términos de cobertura vegetal, es posible distinguir dos grandes áreas dentro de esta ecorregión: 1) las Yungas en sentido estricto, que incluye sectores con vegetación estructural y florísticamente diversa, determinada por el gradiente altitudinal, y 2) las Yungas de transición, con bosques de Chaco serrano y Chaco occidental, que corresponden a zonas más secas, con menor diversidad y una estructura más simplificada (Brown et al. 2002; Brown et al. 2005).

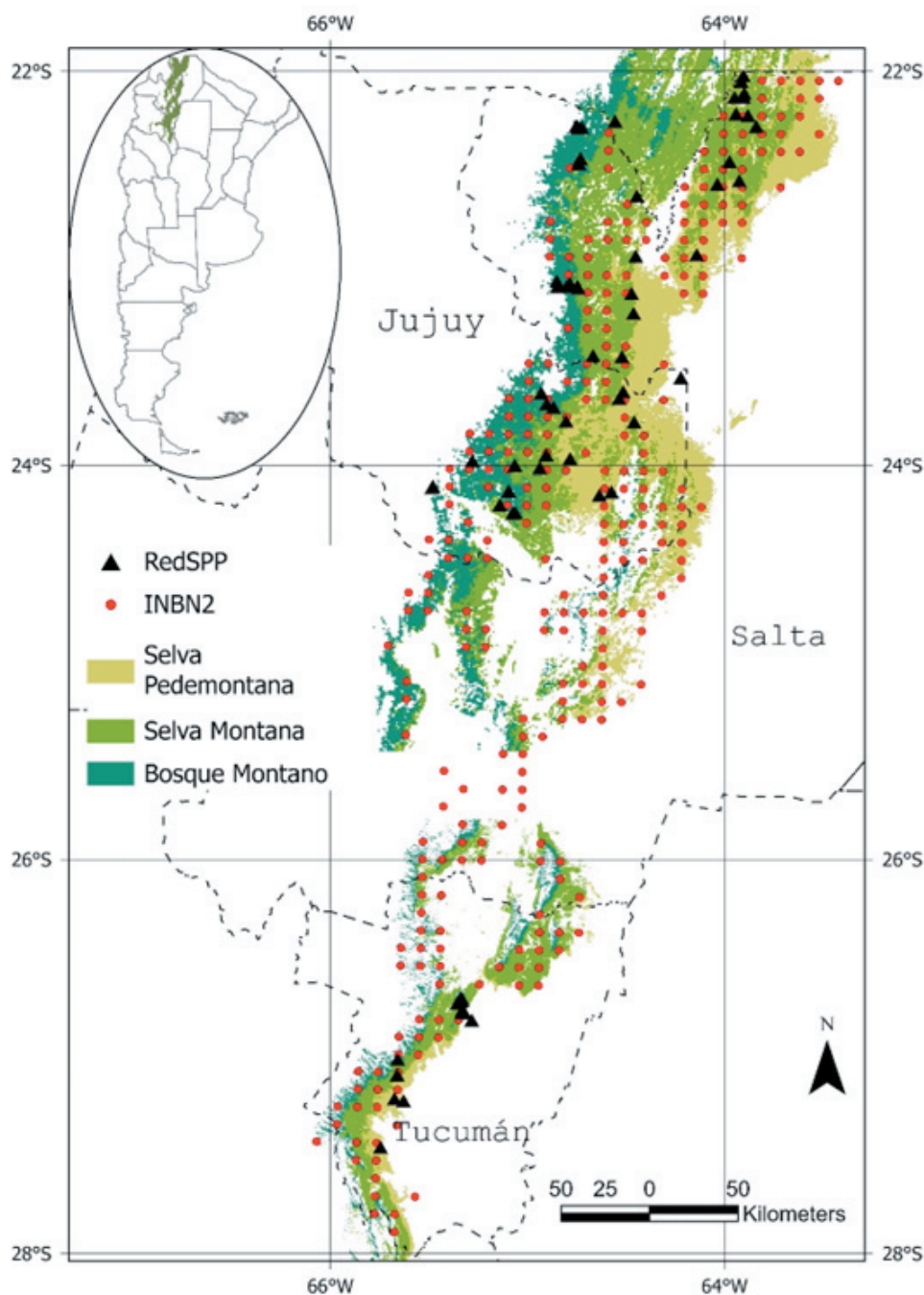
El clima es subtropical, con una estación seca bien definida que se extiende de abril a octubre. Las precipitaciones anuales oscilan entre 600 y >2000 mm, concentradas en un 80% durante la temporada de lluvias (Arias and Bianchi 1996). La captación de agua proveniente de las neblinas en contacto con el bosque —conocida como precipitación horizontal— también representa un aporte significativo que puede variar entre 300 y 900 mm (Hunzinger 1997). La región experimentó un aumento de las precipitaciones a lo largo del siglo XX, con una creciente alternancia entre años de abundantes lluvias y años relativamente secos en las últimas dos

décadas (Bazzano et al. 2019; Ferrero and Villalba 2019).

La temperatura media anual disminuye progresivamente a lo largo del gradiente altitudinal, variando de 21.5 °C en las zonas más bajas hasta 11.5 °C en las cotas superiores, donde las heladas invernales son frecuentes (Brown et al. 2001). Durante la segunda mitad del siglo XX, el Noroeste Argentino registró un aumento en las temperaturas máximas y mínimas durante la temporada de lluvias, así como en las mínimas invernales y las temperaturas nocturnas (Minetti and González 2006; González 2009). Las proyecciones para fines del siglo XXI en esta región indican un aumento térmico de entre 2.5 °C y 3.5 °C en verano, y de hasta 4.5 °C en invierno (Marengo et al. 2010).

### *Recopilación y procesamiento de datos*

Para este estudio integramos datos provenientes de dos sistemas de monitoreo de parcelas permanentes independientes: a) el Segundo Inventario Nacional de Bosques Nativos (INBN2: [tinyurl.com/3brf9kbd](http://tinyurl.com/3brf9kbd)), compuesto por 296 parcelas de 0.1 ha distribuidas en una grilla 10 km (Figura 1). Este diseño de muestreo permite una cobertura geográfica uniforme y representativa de la variabilidad ambiental del área de estudio, abarcando tanto las Yungas en sentido estricto como las zonas de transición e incluye distintos estados de conservación y usos del suelo. Cuenta con una única medición realizada entre 2018 y 2019, y b) la Red Subtropical de Parcelas Permanentes (RedSPP: [tinyurl.com/bdhpj3ed](http://tinyurl.com/bdhpj3ed)) compuesta por 71 parcelas de tamaño variable (de 0.16 a 6 ha) establecidas de manera selectiva, no sistemática, basándose en la disponibilidad de sitios y recursos. Estas parcelas se ubican a lo largo de un amplio gradiente latitudinal (22°-27° S) y altitudinal (400-2300 m s. n. m.) (Figura 1). Si bien la mayoría están establecidas en bosques en buen estado de conservación (~50 de ellas en áreas protegidas), la red cuenta con parcelas en bosques con distintos estadios sucesionales (18 parcelas establecidas en áreas previamente cultivadas o con historia de pastoreo o aprovechamiento forestal). Su principal fortaleza radica en la serie temporal de más de 30 años, obtenida a partir de las 18 parcelas más antiguas ubicadas en Tucumán, las cuales fueron establecidas en 1991. Este monitoreo ha permitido que cerca del 70% de las parcelas de la red cuenten hoy con



**Figura 1.** Distribución espacial de las 367 (296 del INBN2 y 71 de la RedSPP) parcelas permanentes muestreadas a lo largo de las Yungas argentinas.

**Figure 1.** Spatial distribution of the 367 (296 from INBN2 and 71 from RedSPP) permanent plots sampled throughout the Argentine Yungas.

entre tres y siete censos, realizados con una periodicidad de entre 5 y 10 años.

Los años de medición de las parcelas fueron variables entre las dos bases de datos. Las parcelas del INBN2 fueron establecidas y medidas entre 2018 y 2019. En la RedSPP, si

bien hay mediciones desde 1991, se utilizaron parcelas con mediciones entre 2000 y 2005. Se seleccionó este período específico porque corresponde al establecimiento de las parcelas del sector Norte y, al sumarse a las remediciones de las parcelas más antiguas, se logra un mayor número de parcelas

comparables temporalmente. Para ambas bases de datos, se incluyeron todos los fustes con un diámetro a la altura del pecho ( $DAP \geq 10$  cm). Se utilizó el término fuste como unidad de registro para contabilizar de forma individual cada tallo que alcanzó dicho umbral de diámetro, permitiendo la inclusión de individuos multifustales.

El conjunto de datos integrados incluyó un total de 38668 fustes, identificados a nivel de especie. La nomenclatura taxonómica fue verificada y estandarizada mediante el Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur ([darwin.edu.ar](http://darwin.edu.ar)), corrigiendo errores ortográficos y homogeneizando sinónimos. Asimismo, se excluyeron de los análisis los registros correspondientes a individuos no identificados a nivel de especie y aquellos cuya distribución conocida no concuerda con el área de estudio (siete especies). Esta limpieza de datos representó la eliminación de 1.13% del total de registros en la base de datos del INBN2 y de 0.54% en la base de la RedSPP.

Se calculó el BIV para cada base de datos de forma independiente. Este índice es una adaptación del índice de valor de importancia (del inglés, IVI) (Curtis and McIntosh 1951), que sustituye el área basal por la biomasa aérea, para reflejar mejor la importancia ecológica de cada especie en términos de su contribución real a la biomasa del ecosistema. El BIV (cuyo valor máximo es 300%) se define como suma de tres métricas: abundancia relativa (porcentaje de fustes de una especie respecto al total), frecuencia relativa (porcentaje de parcelas en las que la especie está presente respecto al número total) y dominancia relativa (porcentaje de biomasa aérea de la especie en relación con la biomasa aérea total). La biomasa aérea se calculó mediante la fórmula de Chave et al. (2014), que integra el DAP, la altura total y la densidad de la madera. Los valores de densidad de madera se asignaron siguiendo un criterio jerárquico: primero, se utilizaron registros locales específicos para las Yungas (Easdale et al. 2007), en su defecto, se consultó la base de datos de maderas subtropicales de la Argentina (INTI-CITEMA 2003). Para las especies restantes se recurrió a la base de datos global para bosques neotropicales, de Chave et al. (2006), priorizando el nivel taxonómico de especie, seguido por el promedio de género y, finalmente, el de familia (Material Suplementario 1-Tabla S1). Como índice relativo, el BIV no es sensible a las diferencias en el área de las parcelas entre las

bases de datos. Sin embargo, en la RedSPP, la frecuencia relativa se calculó en función de la superficie total muestreada, y no del número de parcelas, para compensar la variación en el tamaño entre parcelas.

#### *Análisis de patrones de hiperdominancia y dinámica temporal*

Las especies hiperdominantes se definieron como aquellas que, en conjunto, representan el  $\geq 50\%$  del valor total del BIV (ter Steege et al. 2013). El cálculo de este umbral, se realizó de manera independiente en cada conjunto de datos (INBN2 y RedSPP). Para evaluar la variación latitudinal de la hiperdominancia se definieron dos categorías espaciales: Norte (que incluye las provincias de Salta y Jujuy) y Sur (provincia de Tucumán). El sector Norte agrupa los sectores Norte y Centro propuestos por Brown et al. (2001). Esta fusión se realizó debido a la escasa cantidad de parcelas disponibles en el sector Centro (sobre todo, de la RedSPP), lo cual limitaba la posibilidad de llevar a cabo los análisis cuantitativos propuestos. Por otro lado, la asignación de las parcelas a los pisos altitudinales se realizó mediante su georreferenciación a campo, siguiendo los límites de la vegetación propuestos por Brown et al. (2001, 2005).

Para evaluar las tendencias de cambio en la hiperdominancia a lo largo del tiempo se utilizaron datos de remediciones de 18 parcelas permanentes de la RedSPP, establecidas en la provincia de Tucumán (sector Sur de las Yungas) entre 1991-1992 y monitoreadas cada cinco años hasta 2022 (7 censos).

Dado que esta sub-muestra representa la única fuente de datos de monitoreo continuo de largo plazo disponible, el análisis de la dinámica temporal se restringe a este contexto local y no representa una tendencia regional para todas las especies hiperdominantes de las Yungas. Para cada parcela se calculó el BIV correspondiente al primer (1991/92) y al último censo (2021/22) y se evaluó el cambio de BIV de las especies hiperdominantes. Las diferencias entre ambos censos fueron analizadas mediante el test no paramétrico de Wilcoxon para muestras pareadas.

## RESULTADOS

El INBN2, con un total de 296 parcelas de 0.1 ha y una superficie total muestreada de 29.6 ha, registró 5074 fustes pertenecientes a 159 especies. Por su parte, la RedSPP, integrada

por 71 parcelas con superficies variables entre 0.16 y 6 ha (76% de 1 ha), abarcó un total de 66.4 ha, en las que se registraron 33594 fustes y 161 especies (Tabla 1). La base de datos unificada alcanzó un total de 196 especies de árboles pertenecientes a 57 familias botánicas (Material Suplementario 2-Tabla S2). De este total, 124 especies (63%) y 49 familias (86%) fueron compartidas por ambos inventarios. Se registraron 35 especies y 2 familias exclusivas en el INBN2, mientras que 37 especies y 8 familias fueron exclusivas de la RedSPP.

#### Especies hiperdominantes a nivel regional

En ambas bases de datos se identificó un total de 22 especies hiperdominantes a nivel

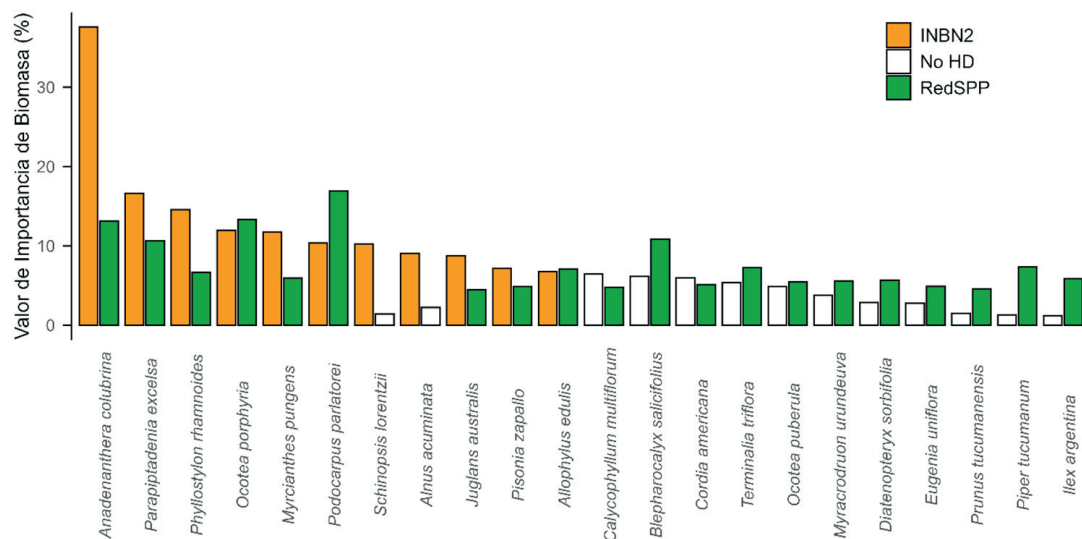
regional, lo que representó ~11.2% del total de especies arbóreas registradas (196 especies). El INBN2 identificó 11 especies hiperdominantes (6.9% de su riqueza específica) y la RedSPP identificó 20 especies hiperdominantes (11.8% de su riqueza específica) (Tabla 1, Material Suplementario 2-Tabla S2). Ocho especies fueron hiperdominantes en ambas bases de datos, conformando un núcleo de especies hiperdominantes a nivel regional: *Anadenanthera colubrina*, *Parapiptadenia excelsa*, *Phyllostylon rhamnoides*, *Ocotea porphyria*, *Myrcianthes pungens*, *Podocarpus parlatorei*, *Pisonia zapallo* y *Allophylus edulis* (Figura 2, Material Suplementario 2-Tabla S2). En tanto que se identificaron tres especies hiperdominantes exclusivas para el INBN2 —

**Tabla 1.** Resumen de las principales características de las bases de datos utilizadas para evaluar el valor de importancia de la biomasa (BIV) en las Yungas argentinas.

**Table 1.** Summary of the main characteristics of the databases used for the assessment of the biomass importance value (BIV) in the Argentine Yungas.

Características	INBN2	RedSPP
Número de parcelas	296	71
Tamaño parcela (ha)	0.1	0.16 - 6
Total superficie muestreada (ha)	29.6	66.44
Número total de fustes	5074	33594
Número total de especies	159	161
Número de especies exclusivas*	35	37
Número total de familias	51	57
Número de familias exclusivas*	2	8

\*Número de especies y familias exclusivas en cada base de datos



**Figura 2.** Valor de importancia de la biomasa (BIV) de las especies hiperdominantes en las Yungas, según datos del Inventario Nacional de Bosques Nativos (INBN2) y de la Red Subtropical de Parcelas Permanentes (RedSPP). Se muestran las 22 especies hiperdominantes presentes en al menos una de las dos bases de datos. La categoría No dominantes (No HD) indica que la especie no alcanza el umbral del  $\geq 50\%$  del valor total del BIV para ser considerada hiperdominante en una de las dos bases de datos.

**Figure 2.** Biomass importance value (BIV) of hyperdominant species in the Yungas, according to data from the National Native Forest Inventory (INBN2) and the Subtropical Permanent Plot Network (RedSPP). The 22 species identified as hyperdominant in at least one of the two databases are shown. The category Non-dominant (No HD) indicates that the species does not reach the  $\geq 50\%$  threshold of the total BIV to be considered hyperdominant in one of the two databases.

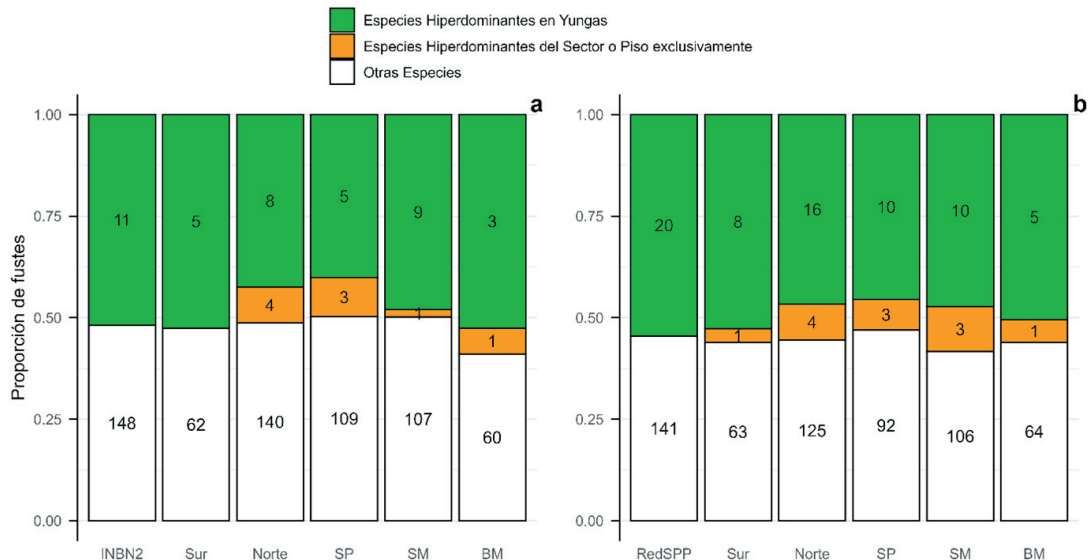
*Schinopsis lorentzii*, *Alnus acuminata* y *Juglans australis*— y 11 especies hiperdominantes exclusivas para la RedSPP —*Calycophyllum multiflorum*, *Blepharocalyx salicifolius*, *Cordia americana*, *Terminalia triflora*, *Ocotea puberula*, *Myracrodruon urundeuva*, *Diatenopteryx sorbifolia*, *Eugenia uniflora*, *Prunus tucumanensis*, *Piper tucumanum* e *Ilex argentina*— (Figura 2, Material Suplementario 2-Tabla S2).

#### Patrones espaciales latitudinales y altitudinales

Al reducir la escala del análisis geográfico a cada sector latitudinal, el número de especies hiperdominantes se redujo en el Sur (de 11 a 5 en el INBN2 y de 20 a 9 en la RedSPP) (Figura 3). La mayoría de las especies hiperdominantes en los sectores latitudinales también lo fueron a nivel regional, excepto algunas especies que aparecen como hiperdominantes exclusivas de un sector. Por ejemplo, en el INBN2, todas las hiperdominantes del sector Sur lo fueron a nivel regional —*A. acuminata*, *A. colubrina*, *J. australis*, *O. porphyria* y *P. excelsa*—; sin embargo, en el sector Norte, 4 de las 12 especies hiperdominantes fueron exclusivas del sector —*C. multiflorum*, *B. salicifolius*, *Cedrela balansae* y *C. americana* (Figura 3a, Material Suplementario 3-Tabla S3). En la RedSPP, el sector Sur presentó 9 especies hiperdominantes y solo *Crinodendron tucumanum* fue exclusiva del sector. El sector

Norte presentó 20 especies hiperdominantes, de las cuales 4 fueron exclusivas de este sector —*Chrysophyllum gonocarpum*, *Miconia molybdea*, *R. apetala* y *Trichilia clausenii*— (Figura 3b, Material Suplementario 3-Tabla S3).

Al desagregar por pisos altitudinales, el número de hiperdominantes disminuye con respecto al nivel regional; sin embargo, la Selva pedemontana y la Selva montana presentaron mayor número de especies hiperdominantes que el Bosque montano en ambas bases de datos (Figura 3). En los pisos altitudinales también aparecen especies hiperdominantes exclusivas de cada piso que no son hiperdominantes a nivel regional. Por ejemplo, en el INBN2, 3 de las 8 hiperdominantes en la Selva pedemontana fueron exclusivas del piso —*C. multiflorum*, *C. americana* y *Ruprechtia apetala*—, *Terminalia triflora* fue exclusiva de la Selva montana y *B. salicifolius* fue exclusiva del Bosque montano (Figura 3a, Material Suplementario 3-Tabla S3). En la RedSPP —*C. balansae*, *Handroanthus impetiginosus* y *R. apetala* fueron hiperdominantes exclusivas de la Selva pedemontana, —*C. gonocarpum*, *M. molybdea* y *Myrsine laetevirens*— de la Selva montana, y *C. tucumanum* fue hiperdominante en el Bosque montano y en el sector Sur, aunque no aparece como especie hiperdominante a nivel regional (Figura 3b, Material Suplementario 3-Tabla S3).



**Figura 3.** Número de especies hiperdominantes y proporción de fustes en los sectores latitudinales Sur y Norte, y en los tres pisos altitudinales de Yungas (SP: Selva pedemontana; SM: Selva montana; BM: Bosque montano), según (a) la base de datos del INBN2 y (b) la base de datos de la RedSPP. Los números de las barras indican la cantidad de especies.

**Figure 3.** Number of hyperdominant species and proportion of stems in the Southern and Northern latitudinal sectors and in the three altitudinal belts of the Yungas (SP: Pedemontane Forest; SM: Montane Forest; BM: Montane Woodland), according to (a) the INBN2 database and (b) the RedSPP database. The numbers on the bars indicate the count of species.

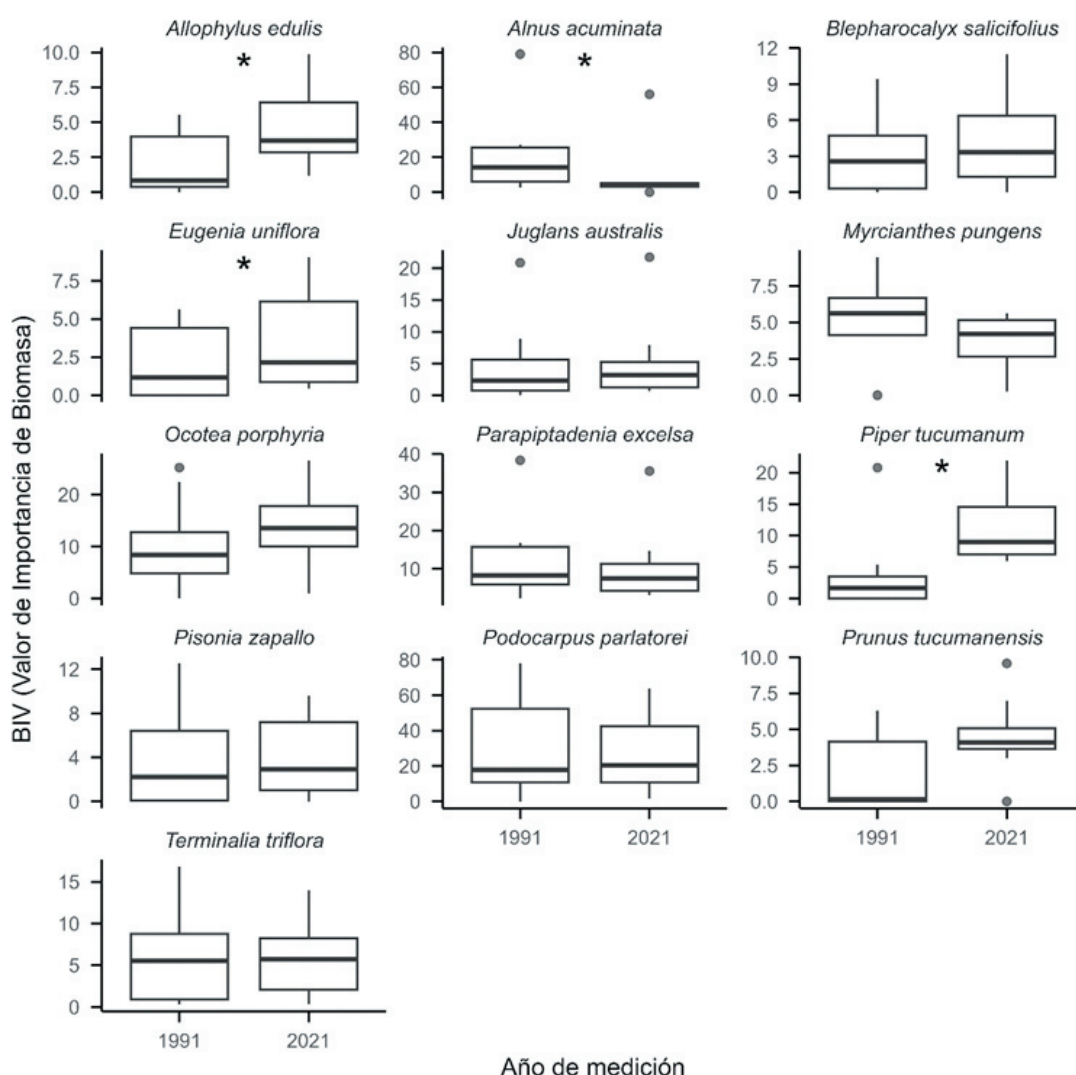
### Cambios temporales en el BIV

Para el análisis de la dinámica temporal a escala local (sector Sur), se evaluó el cambio en el BIV de las 13 especies que contaban con registros históricos en la RedSPP. De este conjunto, 4 especies mostraron cambios significativos ( $P \leq 0.05$ ) a lo largo de 30 años de monitoreo (7 censos entre 1991/92 y 2021/22). Las especies *A. edulis*, *P. tucumanum* y *E. uniflora* mostraron un aumento significativo en su BIV, y *A. acuminata* presentó una disminución significativa en su BIV. Además, *O. porphyria* y *B. salicifolius* mostraron un

aumento marginalmente significativo en su BIV (Figura 4, Tabla 2).

### DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio, obtenidos a partir del análisis de las bases de datos del Inventario Nacional de Bosques Nativos (INBN2) y de la Red Subtropical de Parcelas Permanentes (RedSPP), describen el patrón de hiperdominancia en las comunidades arbóreas de las Yungas argentinas. Nuestros resultados indican que un porcentaje reducido de especies entre 6.9% (INBN2) y 11.8% (RedSPP) del total



**Figura 4.** Gráfico de cajas del valor de importancia de la biomasa (BIV) en las 13 especies identificadas como hiperdominantes para las que se cuenta con mediciones periódicas en 18 parcelas permanentes de la RedSPP. Las especies marcadas con asterisco (\*) mostraron cambios significativos en su BIV.

**Figure 4.** Box plot of the Biomass importance value (BIV) for the 13 species identified as hyperdominant for which periodic measurements are available in 18 permanent plots of the RedSPP. Species marked with asterisk (\*) showed significant changes in their BIV.

**Tabla 2.** Valor de importancia de la biomasa (BIV) promedio para las 13 especies hiperdominantes en 1991 y 2021, para las que se cuenta con mediciones periódicas en 18 parcelas permanentes de la RedSPP. Se detalla el número de parcelas donde se registra cada especie y el valor de P corresponden a la prueba de Wilcoxon.

**Table 2.** Average biomass importance value (BIV) for the 13 hyperdominant species with periodic measurements available in 18 permanent plots of the RedSPP in 1991 and 2021. The number of plots where each species was recorded and the P-value corresponding to the Wilcoxon test are detailed.

Especie	BIV 1991	BIV 2021	Diferencia	P-value	Nº parcelas
<i>Allophylus edulis</i>	2.1	4.7	2.6	0.009	11
<i>Alnus acuminata</i>	23.8	12.1	-11.7	0.036	6
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	3.1	4.3	1.2	0.093	13
<i>Eugenia uniflora</i>	2.2	3.6	1.4	0.036	6
<i>Juglans australis</i>	4.5	4.8	0.3	0.756	11
<i>Myrcianthes pungens</i>	5.2	3.6	-1.6	0.201	4
<i>Ocotea porphyria</i>	10.2	14.0	3.8	0.080	8
<i>Parapiptadenia excelsa</i>	12.5	10.8	-1.7	0.234	8
<i>Piper tucumanum</i>	4.0	11.5	7.5	0.014	8
<i>Pisonia zapallo</i>	4.0	4.1	0.1	0.787	6
<i>Podocarpus parlatorei</i>	30.4	26.4	-3.9	0.308	10
<i>Prunus tucumanensis</i>	1.9	4.5	2.6	0.183	8
<i>Terminalia triflora</i>	6.1	5.9	-0.2	0.726	8

de la riqueza arbórea concentra  $\geq 50\%$  del total del BIV. Este patrón evidencia la presencia de especies clave por su rol estructural y funcional, como se observó en Amazonía y otros bosques tropicales (Cooper et al. 2024; ter Steege et al. 2013; Fauset et al. 2015), y también su importante contribución a la biomasa aérea y al almacenamiento y la dinámica del carbono en estos bosques.

Mediante la integración de las bases de datos del INBN2 y de la RedSPP se logró una caracterización florística robusta de la ecorregión, identificando 196 especies de árboles y 57 familias. Este número es comparable con la riqueza reportada para el sector de Yungas bolivianas (e.g., 143 especies de árboles y 51 familias botánicas en Gallegos et al. [2019]). En consecuencia, este trabajo actualiza cuantitativamente la composición florística de estos bosques en la Argentina.

Este resultado subraya la importancia de integrar fuentes de datos heterogéneas como el INBN2 y la RedSPP. Esto resulta clave para fortalecer los análisis ecológicos a gran escala y para facilitar la detección de patrones espaciales y temporales en la estructura forestal. Las diferencias observadas en la composición florística y en los patrones de hiperdominancia entre ambas bases de datos resaltan la influencia del diseño de muestreo y la escala espacial en la caracterización de la estructura de las comunidades. En particular, el diseño sistemático del INBN2 con parcelas de menor tamaño (0.1 ha) permite abarcar

una mayor heterogeneidad ambiental, incluyendo áreas de bosque con diferentes grados de perturbación y ecotonos (e.g., las transiciones entre el Chaco y las Yungas). Esto se refleja en el registro exclusivo de 35 especies y 2 familias, varias de estas típicamente chaqueñas (e.g., *Ceiba chodatii*, *Sarcomphalus mistol* y *Aspidosperma quebrachoblanco*). En contraste, la RedSPP, con parcelas de mayor superficie (76% de parcelas de una hectárea) y un predominio de bosques bien conservados, registró una mayor riqueza de especies hiperdominantes (20 especies, en comparación con las 11 identificadas en el INBN2). La mayor riqueza de especies hiperdominantes de la RedSPP probablemente está asociada al mayor esfuerzo de muestreo ( $>33000$  de fustes medidos en casi 67 ha de bosques) y a su sesgo hacia bosques en mejor estado de conservación. Sin embargo, la complementariedad entre los dos sistemas de monitoreo de bosques resalta la importancia de combinar diversos enfoques y escalas para comprender mejor la complejidad ecológica de las Yungas y de los bosques de montaña en general.

A nivel regional, la identificación de especies hiperdominantes provee fundamento para enfocar los esfuerzos de monitoreo y conservación, sugiriendo que la dinámica de estas especies clave podría tener una influencia central en la resiliencia y el funcionamiento del ecosistema (ter Steege et al. 2013; Fauset et al. 2015). Por otra parte, la presencia de especies hiperdominantes exclusivas dentro de los

sectores latitudinales y los pisos altitudinales reafirma la heterogeneidad de estas selvas de montaña y concuerda con resultados previos que encuentran que la hiperdominancia de especies es dependiente de la escala espacial de análisis y del contexto de muestreo (ter Steege et al., 2013). Esta variabilidad en la composición de las especies hiperdominantes exclusivas muestra la necesidad de integrar diversas perspectivas de monitoreo para una mejor comprensión de la complejidad estructural y funcional de estos bosques.

En cuanto a la dinámica temporal de la hiperdominancia, nuestros resultados indican una relativa estabilidad en el BIV de las 13 especies hiperdominantes evaluadas. Cabe resaltar que los datos que generan estos resultados provienen de parcelas permanentes del sector Sur de las Yungas, por lo que no necesariamente reflejan tendencias regionales. No obstante, se registraron variaciones poblacionales significativas en especies particulares. Por ejemplo, ciertas especies de sotobosque, como *P. tucumanum* y *E. uniflora*, mostraron un incremento en su BIV a lo largo del tiempo; esto sugiere que posiblemente alcanzaron la condición de hiperdominantes en las últimas décadas. Para entender este resultado es clave considerar el contexto del muestreo: las parcelas permanentes con datos de monitoreo desde 1991 están ubicadas en el área protegida Parque Sierra San Javier (sector Sur de Yungas). Estudios previos (Grau et al. 2010; Malizia et al. 2013) documentaron que el aumento de estas especies de sotobosque se podría vincular a la exclusión del ganado doméstico implementada desde la década de 1970, cuando se creó el área protegida. Según estos autores, la reducción de la herbivoría por parte del ganado vacuno sería el mecanismo principal que promueve el aumento en la densidad de dichas poblaciones. Si bien nuestros análisis no evalúan directamente el efecto del pastoreo, esta interpretación es consistente con estudios previos (e.g., Grau et al. 2005; Carilla and Grau 2011) que sugieren que la dinámica poblacional de estos bosques está fuertemente influenciada por la historia del uso del suelo y su posterior protección.

En contraste con las especies de sotobosque, *A. acuminata* mostró una disminución de su BIV a lo largo de las últimas tres décadas, a pesar de mantener su estatus de hiperdominante a nivel regional (según los datos del INBN2). Dicha disminución se asocia a que es una especie muy dependiente de disturbios (e.g., fuegos y pastoreo) para

su regeneración y que tiene una longevidad relativamente baja (Carilla and Grau 2011). En este contexto, es probable que la disminución de su BIV esté vinculada a la supresión de fuegos y al pastoreo dentro del área protegida, disturbios considerados históricamente como los principales factores que promueven la expansión de las poblaciones de alisos en la línea de bosque (i.e., el límite entre el bosque y el pastizal) (Aráoz and Grau 2010).

Nuestros análisis cuantitativos, si bien en muchos casos corroboran las categorizaciones cualitativas de especies previamente identificadas como dominantes (e.g., Cabrera 1976; Brown et al. 2001), también constituyen una herramienta para revisar y actualizar ese conocimiento. Un ejemplo relevante es el pino del cerro (*Podocarpus parlatorei*), actualmente categorizado como Vulnerable en la Lista Roja de la UICN (Quiroga and Premoli 2025), pero omitido en la Lista Roja Regional de Especies de Árboles Andinos (Tejedor Garavito et al. 2014). Nuestros resultados sugieren cierta estabilidad en las densidades poblacionales de esta especie en función a su carácter hiperdominante (posicionada en el puesto N° 1 en el INBN2 y N° 4 en la RedSPP), y la estabilidad de su BIV desde 1991 (al menos, en los bosques montanos del sector Sur). Esta evidencia aporta información que amerita ser considerada en futuras revisiones de su estado de conservación. Otro caso es el cedro (*Cedrela balansae*), una de las especies de mayor importancia comercial en el sector norte de las Yungas, que figura entre las hiperdominantes de la Selva Pedemontana (puesto Nro. 13 en la RedSPP). Este resultado puede ser un recurso para diseñar e implementar un sistema de manejo forestal, cuya sustentabilidad deberá ser controlada mediante estudios detallados de demografía y de crecimiento.

En síntesis, este estudio proporciona la primera cuantificación detallada de patrones de hiperdominancia para las especies arbóreas de las Yungas argentinas, identificando el conjunto de especies clave para la estructura y el funcionamiento del ecosistema. El análisis simultáneo de las dos bases de datos demostró que el efecto del diseño y la escala de muestreo son claves para capturar la heterogeneidad ambiental y detectar los patrones de distribución y abundancia de las especies. Respecto a la dinámica temporal, con estabilidad, en la mayoría de las especies para las que se tienen datos de monitoreos históricos, muestra un patrón esperable en bosques en buen estado de conservación. Por

último, la utilización del BIV como unidad de medida de la importancia de las especies, pone en evidencia a las especies relevantes en términos de acumulación de biomasa aérea y, en consecuencia, aquellas que desempeñan un papel clave como sumideros de carbono en la región.

**AGRADECIMIENTOS.** Los autores desean expresar su agradecimiento a la Dirección Nacional de Bosques por facilitar el acceso a

los datos del Segundo Inventario Nacional de Bosques Nativos (INBN2); al Parque Sierra San Javier (UNT), a la Administración de Parques Nacionales y a los numerosos propietarios privados que permitieron el establecimiento de parcelas en sus bosques; a Javier Foguet por su colaboración en la elaboración de la Figura 1; y a los revisores anónimos por sus valiosos comentarios y sugerencias, los cuales contribuyeron a mejorar la calidad de este manuscrito.

## REFERENCIAS

- Álvarez F., B. H. Marimon-Junior, B. S. Marimon, H. ter Steege, O.L. Phillips, et al. 2025. Tree species hyperdominance and rarity in the South American Cerrado. *Communications Biology* 8:695. <https://doi.org/10.1038/s42003-025-07623-w>.
- Antunes, K., P. M. Villa, N. Caldeira, J. H. Campos Ribeiro, L. Deziderio Santana, et al. 2025. Large-sized trees and altitude drive aboveground carbon stock in Brazilian Atlantic Cloud Forests: An approach based on carbon hyperdominant taxa. *Science of The Total Environment* 962:178448. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2025.178448>.
- Aráoz, E., and H. R. Grau. 2010. Fire-mediated forest encroachment in response to climatic and Land-Use Change in Subtropical Andean Treelines. *Ecosystems* 13:992-1005. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9369-7>.
- Arias, M., and A. R. Bianchi. 1996. Estadísticas climatológicas de la provincia de Salta. Dirección de Medio Ambiente y Recursos Naturales de la Provincia de Salta. Estación Experimental Agropecuaria Salta - INTA, Salta, Argentina.
- Avolio, M. L., E. J. Forrester, C. C. Chang, K. J. La Pierre, K. T. Burghardt, and M.D. Smith. 2019. Demystifying dominant species. *New Phytologist* 223:1106-1126. <https://doi.org/10.1111/nph.15789>.
- Bazzano, F., T. Heredia, A. G. Elías, C. Lamelas, and J. Forciniti. 2019. Tendencias en la precipitación en Tucumán bajo efecto del cambio climático. *Revista Meteorológica* 44:1-14.
- Blundo, C., L. R. Malizia, J. G. Blake, and A. D. Brown. 2012. Tree species distribution in Andean forests: influence of regional and local factors. *Journal of Tropical Ecology* 28:83-95. <https://doi.org/10.1017/S0266467411000617>.
- Brown, A. D., H. R. Grau, L. R. Malizia, and A. Grau. 2001. Argentina. Pp. 25-49 en M. Kappelle y A. D. Brown (eds.). *Bosques nublados del neotrópico*. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Costa Rica.
- Brown, A. D., A. Grau, T. Lomáscolo, and N. Gasparri. 2002. Una estrategia de conservación para las selvas subtropicales de montaña (yungas) de Argentina. *Ecotrópicos* 15:147-159.
- Brown, A. D., S. Pacheco, T. Lomáscolo, and L. R. Malizia. 2005. Situación ambiental en los bosques andinos yungueños. Pp. 53-61 en A. D. Brown, U. Martínez Ortiz, M. Acerbi y J. Corcuera (eds.). *La situación ambiental argentina 2005*. Fundación Vida Silvestre. Buenos Aires, Argentina.
- Cabrera, A. 1976. Regiones Fitogeográficas de la República Argentina. *Enciclopedia de Agricultura, Jardinería y Fruticultura*, volumen 2. Editorial ACME. Buenos Aires, Argentina.
- Carilla, J., and H. R. Grau. 2011. Successional patterns of subtropical montane forest from northwestern Argentina. *Bosque* 32:97-111. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002011000200001>.
- Chave, J., H. C. Muller-Landau, T. R. Baker, T. A. Easdale, H. T. Steege, and C. O. Webb. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16:2356-2367. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[2356:RAPVOW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[2356:RAPVOW]2.0.CO;2).
- Chave, J., M. Réjou-Méchain, A. Búrquez, E. Chidumayo, M. S. Colgan, W. B. Delitti, et al. 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology* 20:3177-3190. <https://doi.org/10.1111/gcb.12629>.
- Cooper, D. L. M., S. L. Lewis, M. J. P. Sullivan, P. I. Prado, H. ter Steege, et al. 2024. Consistent patterns of common species across tropical tree communities. *Nature* 625:728-734. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06820-z>.
- Curtis, J. T., and R. P. McIntosh. 1951. An Upland Forest Continuum in the Prairie-Forest Border Region of Wisconsin. *Ecology* 32:476-96. <https://doi.org/10.2307/1931725>.
- Digilio, A. P. L., and E. P. Legname. 1966. Los árboles indígenas de la Provincia de Tucumán. *Opera Lilloana*, volumen 15. Fundación Miguel Lillo. Tucumán, Argentina.
- Easdale, T. A., J. R. Healey, H. R. Grau, and A. Malizia. 2007. Tree life histories in a montane subtropical forest: species differ independently by shade-tolerance, turnover rate and substrate preference. *Journal of Ecology* 95:1234-1249. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01290.x>.
- Enquist, B. J., X. Feng, B. Boyle, B. Maitner, B. E. A. Newman, et al. 2019. The commonness of rarity: Global and future distribution of rarity across land plants. *Science Advances* 7:eaa20414. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaz0414>.
- Fauset, S., M. O. Johnson, M. Gloor, T. R. Baker, A. Monteagudo, et al. 2015. Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nature Communications* 6:6857. <https://doi.org/10.1038/ncomms7857>.
- Ferrero, M. E., and R. Villalba. 2019. Interannual and Long-Term Precipitation Variability Along the Subtropical Mountains and Adjacent Chaco (22-29 °S) in Argentina. *Frontiers in Earth Science* 7:148. <https://doi.org/10.3389/>

- feart.2019.00148.
- Gallegos, S. C., F. S. Zenteno-Ruiz, S. G. Beck, and R. P. López. 2019. Diversidad arbórea del bosque tucumano-boliviano en la alta cuenca del río Bermejo (Tarija, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 54:18-39.
- González, M. 2009. Climatic change and other anthropogenic activities are affecting environmental services on the Argentinean Northwest (ANW). IOP Conference Series: Earth and Environmental Science 6:302014. <https://doi.org/10.1088/1755-1307/6/30/302014>.
- Grau, H. R. 2005. Dinámica de bosques en el gradiente altitudinal de las Yungas Argentinas. Pp. 2-30 en M. F. Arturi, J. L. Frangi y J. F. Goya (eds.). *Ecología y manejo de los bosques de Argentina: Investigación en bosques nativos de Argentina*. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata (EDULP), La Plata, Argentina.
- Grau, H. R., L. Paolini, A. Malizia, and J. Carilla. 2010. Distribución, Estructura y Dinámica de los Bosques de la Sierra de San Javier. Pp. 33-50 en H. R. Grau (ed.). *Ecología de una interfase natural-urbana. La sierra de San Javier y el Gran San Miguel de Tucumán*. EDUNT, Tucumán, Argentina.
- Grau, H. R., L. R. Malizia, A. Malizia, C. M. Blundo, J. Carilla, et al. 2024. Red Subtropical de Parcelas Permanentes (RedSPP; 1991-2019) [dataset]. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. <http://hdl.handle.net/11336/242991>.
- Hunzinger, H. 1997. Hydrology of montane forests in the Sierra de San Javier, Tucumán, Argentina. *Mountain Research and Development* 17:299-308. <https://doi.org/10.2307/3674020>.
- INTI-CITEMA. 2003. Base de datos de densidad de madera. Instituto Nacional de Tecnología Industrial, Argentina. URL: [inti.gob.ar/publicaciones](http://inti.gob.ar/publicaciones).
- Izquierdo, A. E., and H. R. Grau. 2009. Agriculture adjustment, land-use transition and protected areas in Northwestern Argentina. *Journal of Environmental Management* 90:858-865. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2008.02.013>.
- Legname, P. 1982. Los árboles indígenas del NOA argentino. Opera Lilloana, volumen 34. Fundación Miguel Lillo. Tucumán, Argentina.
- Malizia, A., T. A. Easdale, and H. R. Grau. 2013. Rapid structural and compositional change in an old-growth subtropical forest: Using plant traits to identify probable drivers. *PLoS ONE* 8:e73546. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073546>.
- Malizia, L. R., C. Blundo, A. D. Brown, and H. R. Grau. 2012. Diversidad, estructura y dinámica de los bosques montanos de las Yungas argentinas. *Ecosistemas* 21:53-73.
- Marengo, J. A., B. Liebmann, A. M. Grimm, V. Misra, and P. L. Silva Dias. 2010. Recent developments on the South American monsoon system. *International Journal of Climatology* 32:1-21. <https://doi.org/10.1002/joc.2254>.
- Matthews, T., and R. J. Whittaker. 2014. REVIEW: On the species abundance distribution in applied ecology and biodiversity management. *Journal of Applied Ecology* 52:443-454. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12380>.
- McGill, B. J., R. S. Etienne, J. S. Gray, D. Alonso, M. J. Anderson, et al. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters* 10:995-1015. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01094.x>.
- Minetti, J. L., and J. A. González. 2006. El cambio climático en Tucumán. Sus impactos. Serie Conservación de la Naturaleza N° 17. Fundación Miguel Lillo. Tucumán, Argentina.
- Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible de la Nación (MADS). 2020. Segundo Inventario Nacional de Bosques Nativos: informe Yungas: primera revisión. Buenos Aires: Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible de la Nación.
- Morales, J. M., M. Sirombra, and A. D. Brown. 1995. Riqueza de árboles en las Yungas argentinas. Pp. 163-174 en A. D. Brown y H. R. Grau (eds.). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. Proyecto de Desarrollo Agroforestal /LIEY. Tucumán, Argentina.
- Nanni, A. S., M. Piquer Rodríguez, D. Rodríguez, M. Núñez Regueiro, M. E. Periago, et al. 2020. Presiones sobre la conservación asociadas al uso de la tierra en las ecorregiones terrestres de la Argentina. *Ecología Austral* 30:304-320. <https://doi.org/10.25260/EA.20.30.2.0.1056>.
- Quiroga, P., and A. Premoli. 2025. *Podocarpus parlatorei*. The IUCN Red List of Threatened Species 2025: e.T32019A150296054. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2025-2.RLTS.T32019A150296054.en>.
- ter Steege, H., N. C. A. Pitman, D. Sabatier, C. Baraloto, R. P. Salomão, et al. 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science* 342:1243092. <https://doi.org/10.1126/science.1243092>.
- Tejedor Garavito, N., E. Álvarez, S. Arango Caro, A. Araujo Murakami, C. Blundo, et al. 2014. A regional Red List of montane tree species of the tropical Andes: Trees at the top of the world. Botanic Gardens Conservation International. Richmond, UK.
- Torres, B., L. Vasseur, R. López, P. Lozano, Y. García, et al. 2020. Structure and above ground biomass along an elevation small-scale gradient: case study in an Evergreen Andean Amazon forest, Ecuador. *Agroforestry Systems* 94:1235-1245. <https://doi.org/10.1007/s10457-018-00342-8>.