

Características estructurales y preferencias topográficas de rodales de *Polylepis rugulosa* según la exposición de las laderas en la región más árida del suroeste de los Andes peruanos

Structural characteristics and topographic preferences of *Polylepis rugulosa* stands according to slope exposure in the most arid region of the southwestern Peruvian Andes

Ivon Gutierrez-Flores ^{**,} Marianela Sanga Franco ^{b,} Pedro Ticona Quispe ^b

*Autor de correspondencia: ^a Universidad Nacional del Altiplano Puno, Facultad de Ciencias Biológicas, Departamento Académico de Biología, Puno, Perú, tel.: 51 958926894. igutierrez@unap.edu.pe

^b Universidad Nacional Jorge Basadre Grohmann Tacna, Facultad de Agronomía, Departamento Académico de Ingeniería Ambiental, Tacna, Perú.

SUMMARY

Polylepis forests are among the least studied and most threatened in the neotropical realm, particularly *P. rugulosa* due to the high pressure it has historically suffered from high-altitude human Andean populations. Among the 45 species of the genus, there are many species-specific habitat preferences, as some species prefer certain levels of solar radiation, temperature and moisture, which are affected by topographic factors. We analyzed the structural differences and the effects of topographic factors in stands of *P. rugulosa* on east and west facing slopes and at two topographic positions in the most arid region of Peru. The evaluation was carried out in 58 plots of 20 x 30 m in three watersheds of the Tacna region, located between 3,800 and 4,200 m a.s.l. Density and basal area were found to be higher on the west facing slopes. Height and diameter changed between the two slope exposures, but were also affected by the topographic position. Density, basal area and cover increased with vertical flow distance (VFD) and overland flow distance (OFD) in both slope exposures, and were accentuated in the high topographic position. The effect of morphometric protection index (MPI) and slope changed with topographic position in both slope exposures. These results show a higher presence of *P. rugulosa* in west facing slopes and low dependence of *P. rugulosa* forests on water availability on both slope exposures, particularly in the high topographic positions.

Keywords: east facing slopes, west facing slopes, topographic factors, topographic position, Peruvian Andes.

RESUMEN

Los bosques de *Polylepis* son de los menos estudiados y más amenazados a nivel mundial, particularmente *Polylepis rugulosa*, debido a la alta presión que históricamente ha sufrido por las poblaciones humanas altoandinas. Entre las 45 especies del género, existen muchas preferencias específicas de hábitat, en las que algunas especies tienen preferencia a ciertos niveles de radiación solar, temperatura y humedad, los mismos que son afectados por factores topográficos. Se analizó las diferencias estructurales y los efectos de los factores topográficos en rodales de *P. rugulosa* en laderas de exposición este y oeste y en dos posiciones topográficas en la región más árida del Perú. La evaluación se realizó en 58 parcelas de 20 x 30 m en tres microcuencas de la región Tacna, ubicados entre los 3.800 a 4.200 m s.n.m. La densidad y área basal fue mayor en las laderas de exposición oeste. La altura y diámetro cambiaron entre ambas exposiciones de laderas, pero fue afectada por la posición topográfica. La densidad, área basal y cobertura aumentaron con la distancia de flujo vertical (DFV) y distancia de flujo terrestre (DFT) en ambas exposiciones de laderas, acentuándose en la posición topográfica alta. El efecto del índice de protección morfométrica (IPM) y de la pendiente cambió con la posición topográfica en ambas exposiciones de laderas. Estos resultados muestran una mayor presencia de *P. rugulosa* en laderas de exposición oeste y una baja dependencia de los bosques de *P. rugulosa* a la disponibilidad hídrica en ambas exposiciones de laderas, particularmente en las posiciones topográficas altas.

Palabras clave: laderas de exposición este, laderas de exposición oeste, factores topográficos, posición topográfica, Andes peruanos.

INTRODUCCIÓN

En las zonas altas de los Andes, el alto nivel de aridez representa una limitante para el desarrollo de las comunidades vegetales, caracterizadas por especies de porte herbáceo y arbustivo (Arzac *et al.* 2019). Los ecosistemas que se desarrollan constituyen elementos determinantes para la sobrevivencia de las poblaciones rurales; ya que, son fuente

de una serie de servicios ecosistémicos (Fastré *et al.* 2020). Particularmente, los bosques de *Polylepis* son elementos clave del paisaje característico de las zonas altoandinas; porque, regulan la infiltración del agua en el suelo, previenen la erosión de los suelos y es hábitat de diversas especies de flora y fauna (Pinos 2020). A pesar de su importancia, los bosques de *Polylepis* son los ecosistemas más amenazados en el neotrópico (Boza Espinoza y Kessler 2022),

tanto por causas naturales como por causas antrópicas. Por un lado, estos bosques son particularmente muy vulnerables frente al cambio climático, debido, sobre todo, a su reducida diversidad genética (Hensen *et al.* 2012), baja tasa de germinación (Salazar *et al.* 2020) y baja tasa de reclutamiento (Cierjacks *et al.* 2007a). Por otro lado, actividades como el pastoreo, la tala selectiva, la agricultura y la quema han conducido a una reducción sustancial de estos bosques (Toivonen *et al.* 2011, Argibay y Renison 2018) y a un proceso de hiperfragmentación (Valencia *et al.* 2018).

Los bosques de *Polylepis* se distribuyen a lo largo de la cordillera de los Andes, desde Venezuela hasta el norte de Chile y Argentina (Mendoza y Cano 2011, Boza Espinoza y Kessler 2022), en el que las condiciones de temperatura, radiación solar y disponibilidad hídrica, representan un verdadero desafío para el desarrollo de estos bosques. Para hacerle frente a estas condiciones, las especies de *Polylepis* han desarrollado ajustes morfológicos (*e.g.* área foliar, grosor de hoja, contenido de cera) y fisiológicos (*e.g.* cierre estomático, relación de clorofila *a/b*, concentración de pigmentos xantofílicos) (Macek *et al.* 2009, García-Plazaola *et al.* 2015), para mantener tasas fotosintéticas positivas aún en las condiciones más extremas (Rundel *et al.* 2003, García-Plazaola *et al.* 2015). Entre las 45 especies de *Polylepis* identificadas (Boza Espinoza y Kessler 2022), existe una alta variación de sus nichos, habiendo especies con ciertas preferencias de humedad, temperatura y de radiación solar, determinando una distribución espacial diferencial entre las especies. Por ejemplo, *P. albicans* Pil. prefiere lugares más cálidos y secos que *P. weberbaueri* Pil. (Boza Espinoza *et al.* 2019, Sevillano-Ríos y Morales 2021), *P. subsericans* Macbr. cambia su distribución desde lugares menos cálidos a más cálidos a lo largo de un gradiente altitudinal (Toivonen *et al.* 2018) y *P. tarapacana* Phil. se distribuye en lugares de mayor radiación solar (Franco *et al.* 2021). Identificar las preferencias ecológicas de todas las especies de *Polylepis* es clave para garantizar el éxito de las acciones de forestación, siendo está el mecanismo más importante de adaptación frente al cambio climático en las regiones altoandinas (Pinos 2020).

Factores locales como los topográficos modifican los patrones regionales de la radiación solar, humedad y temperatura (Crave y Gascuel-Odoux 1997, Kessler *et al.* 2007, Mattivi *et al.* 2019). La exposición de las laderas son factores que en mayor medida afecta estos parámetros ambientales; afectando en consecuencia, la distribución (Rundel *et al.* 2003, Toivonen *et al.* 2018), composición y estructura de las especies (Gallardo-Cruz *et al.* 2009). De este modo, las laderas de exposición este, están sujetas a altos niveles de radiación solar pero bajas temperaturas en horas de la mañana, conduciendo a procesos de fotoinhibición (Lambers *et al.* 2008). En cambio, en las laderas de exposición oeste, el problema de la fotoinhibición es menor debido a que la llegada de la radiación solar se da en horas más avanzadas de la mañana, cuando la temperatura ambiental ha aumentado. Además, en esta exposición

de ladera existe una mayor protección climática y mayor probabilidad de presencia de fuente de agua (Franco *et al.* 2021), conduciendo a mayores niveles de humedad relativa. Por ello, se ha visto que algunas especies de *Polylepis* se distribuyen preferentemente en laderas de exposición oeste (Rundel *et al.* 2003, Macek *et al.* 2009).

La mayor accesibilidad a los modelos digitales de elevación (*digital elevation model*, DEM) ha permitido el desarrollo de diversos índices topográficos capaces de caracterizar la morfología del terreno (Olaya y Conrad 2009). Estos índices derivados de los DEM son factores de importancia biológica debido a que ayudan en la identificación de sitios con mayores niveles de humedad del suelo, sitios que ofrecen protección contra el viento y temperaturas extremas (Toivonen *et al.* 2018, Mattivi *et al.* 2019). Algunos de los índices frecuentemente analizados son el índice de protección morfométrica (IPM), índice de humedad topográfica (IHT), distancia de flujo vertical (DFV), distancia de flujo terrestre (DFT) (Toivonen *et al.* 2018, Franco *et al.* 2021), siendo los estudios muy limitados en los Andes tropicales. Determinar cómo estos parámetros morfométricos influyen sobre atributos estructurales (*e.g.* densidad, diámetro, altura), ayudaría a identificar las condiciones más idóneas para un mejor crecimiento y desarrollo de los bosques de *Polylepis*.

Los rodales de queñua que se estudió corresponden a *Polylepis rugulosa* Bitter, una de las especies de *Polylepis* muy poco estudiadas y distribuida en la región más árida de la Puna Andina Central (Rau *et al.* 2017), entre los departamentos de Arequipa occidental, sur de Cusco, Moquegua y Tacna en Perú (Boza Espinoza y Kessler 2022). Esta especie es la que mayor disminución del rango de su distribución ha sufrido desde la última glaciación (Zutta y Rundel 2017). Debido a las condiciones ambientales contrastantes entre las laderas de exposición este y oeste, y a la adaptación de *P. rugulosa* a las condiciones xéricas, se espera encontrar una mayor presencia de *P. rugulosa* en las laderas de exposición oeste; y una relación negativa con factores topográficos vinculados a la disponibilidad hídrica (*e.g.* DFV, DFT, IHT), independiente de la exposición de las laderas. Los objetivos fueron: (1) Comparar las características estructurales de *P. rugulosa* en laderas de exposición este y oeste, en dos posiciones topográficas, (2) Determinar los factores topográficos que afectan en las características estructurales de *P. rugulosa* en laderas de exposición este y oeste, en dos posiciones topográficas.

MÉTODOS

Área de estudio. La investigación se desarrolló en tres microcuencas del distrito Ticaco – región Tacna, específicamente entre las coordenadas 17° 23' a 17° 24' S y 70° 03' a 70° 02' W y a una altitud entre los 3.800 a 4.200 m s.n.m. (figura 1). El criterio utilizado para la selección de las microcuencas fue que ambas laderas tuvieran presencia de *P. rugulosa* y que tuvieran una exposición este y oeste. El área de estudio forma parte del bioma matorral y pastizal

montano (Olson *et al.* 2001), caracterizado por 336 mm de precipitación, 16,3 y 1,6 °C de temperatura máxima y mínima respectivamente en el verano austral (diciembre, enero y febrero); mientras que, en el invierno (junio, julio, agosto) la precipitación es 11 mm, y la temperatura máxima y mínima es 15,3 y -6,6 °C respectivamente (Imfeld *et al.* 2021). En el área de estudio, las especies que frecuentemente acompañan a *P. rugulosa* son *Chuquiraga spinosa* Less., *Baccharis* sp., *Chersodoma* sp. Las tres microcuencas evaluadas estuvieron influenciadas por la ganadería y la tala, debido a la proximidad a la comunidad Ticaco (4,2 km). Aunque estas formas de perturbación afectan las características estructurales de los bosques, su efecto no fue considerado; debido a que, de haber algún efecto este sería similar entre ambas exposiciones. Esto se respalda por el hecho de que cuando calculamos la distancia geográfica de cada parcela a la comunidad Ticaco, como una medida indirecta de la perturbación antrópica sobre las características estructurales del bosque (Toivonen *et al.* 2011), no encontramos diferencias significativas entre las laderas de exposición este u oeste ($F = 0,007$, $P = 0,932$).

Diseño de muestreo. La selección de las parcelas de evaluación fue hecha a través de imágenes satelitales, considerando la exposición este y oeste de las laderas. La eva-

luación se realizó en parcelas de 20 x 30 m distanciadas por 50 m. Tanto en las laderas de exposición este como oeste se establecieron 10 parcelas, cinco de las cuales se ubicaron en la parte baja y las otras cinco en la parte alta de las laderas de cada cuenca. La distancia promedio entre las parcelas de la posición topográfica baja y alta fue ~ 150 m. En las laderas de exposición este, en dos de las microcuencas no fue posible establecer las cinco parcelas, debido a condiciones no adecuadas para la evaluación. Entonces, se tuvo 58 parcelas de evaluación, 30 de las cuáles se establecieron en las laderas de exposición oeste; mientras que, las otras 28 en las laderas de exposición este.

Colección de datos. Dentro de cada parcela se midió la altura y diámetro basal de todos los individuos adultos (altura > 1 m, con órganos florales) y juveniles (altura 0,15 a 1 m, sin órganos florales). A partir de los diámetros, se calculó el área basal (suma del área de los troncos de la parcela), tanto de los individuos adultos como de los juveniles, y fueron extrapolados a 1 ha. Además, se estimó la cobertura de *Polylepis* (única especie arbórea), en cinco subparcelas de 5 x 5 m ubicados en los ejes de las parcelas y en la parte central, siguiendo la metodología propuesta por Braun-Blanquet. Los análisis se realizaron con el promedio de las cinco subparcelas.

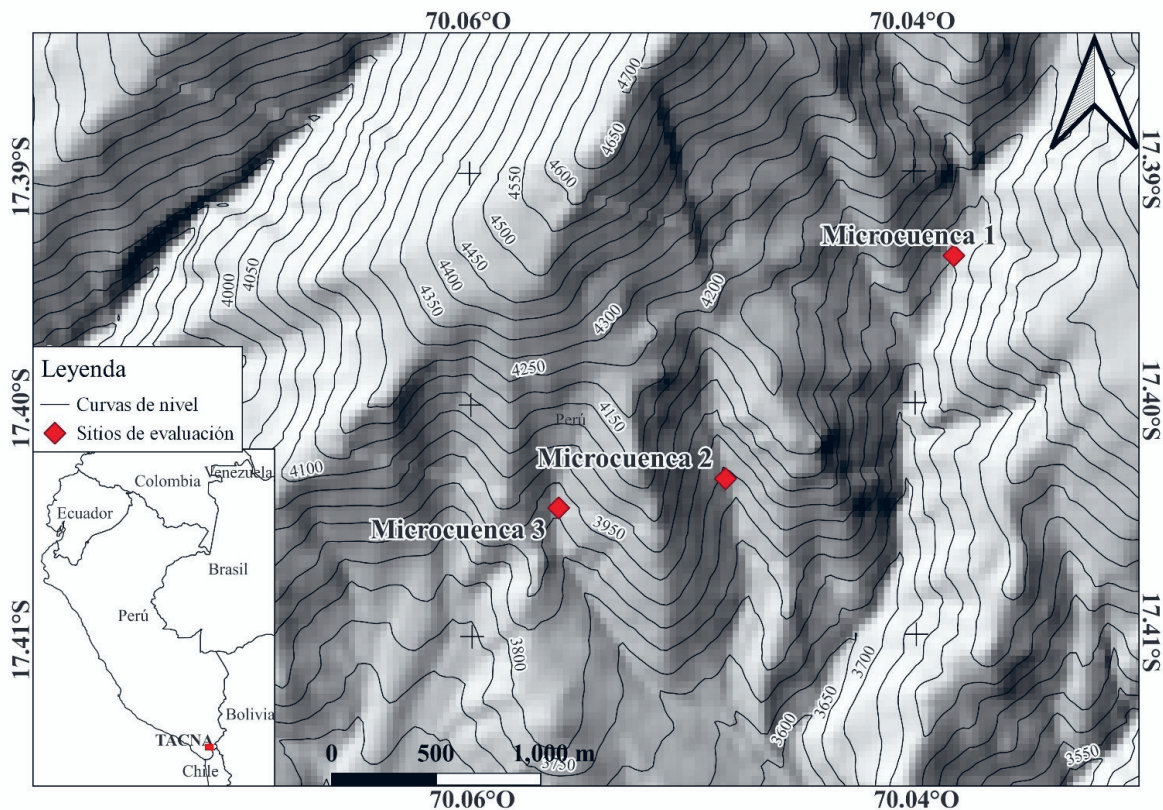


Figura 1. Mapa del área de estudio en el que se muestra las tres microcuencas de evaluación.

Map of the study area showing the three evaluated watersheds.

Por otra parte, las variables topográficas evaluadas fueron el índice de protección morfométrica (IPM) (Olaya y Conrad 2009), índice de humedad topográfica (IHT) (Mattivi *et al.* 2019), pendiente (P), distancia de flujo terrestre (DFT) y distancia de flujo vertical (DFV). Estas variables fueron calculadas sobre un ALOS PALSAR DEM de 30 m de resolución, descargado del repositorio del Instituto Geofísico de la Universidad de Alaska Fairbanks (ASF 2022), en el programa SAGA GIS 7.8.2.

Análisis de datos. Por un lado, para caracterizar los rodales evaluados según exposición (este y oeste) y posición topográfica (baja y alta) se aplicaron modelos lineales mixtos generalizados (*generalized linear mixed models*, GLMM), en el que se compararon las variables estructurales de *P. rugulosa* entre ambas exposiciones de laderas y según la posición topográfica, considerando a las microcuencas como la variable aleatoria. Por otro lado, para determinar la relación de los índices topográficos sobre las variables estructurales por cada exposición de ladera (este y oeste); también se aplicaron GLMM, en el que por cada variable estructural se corrieron diversos modelos, considerando a la posición topográfica como el factor fijo y la microcuenca como la variable aleatoria; mientras que, los índices topográficos fueron considerados como las variables continuas explicatorias. Para la selección del mejor modelo, se aplicó el criterio AICc (apéndice). A partir del modelo final, la significancia de los términos del modelo se evaluó con la prueba Wald- X^2 . En ambos análisis, para las variables densidad de juveniles y adultos se utilizó la distribución binomial negativa, para las demás variables se utilizó la distribución gaussiana. Para cumplir con el supuesto de normalidad, la altura y diámetro de adultos, y el área basal de juveni-

les fueron transformados a logaritmo. En todos los casos se utilizó la función link por defecto. Para la construcción de los modelos se utilizó el paquete “glmmADMB” (V 0.8.5) (Skaug *et al.* 2018) y para la prueba Wald- X^2 se usó el paquete “car” (V 2.5) en el programa R (V 4.2.0.).

RESULTADOS

En las laderas de exposición oeste se registró una mayor densidad de individuos adultos ($X^2 = 6,31$; $P = 0,012$) y juveniles ($X^2 = 5,12$; $P = 0,024$), en ambas posiciones topográficas; por cuanto que, la interacción entre la exposición de las laderas y la posición topográfica no fue significativa ($P > 0,05$). Del mismo modo, el área basal de adultos fue mayor en las laderas de exposición oeste ($X^2 = 13,89$, $P < 0,001$), en ambas posiciones topográficas (interacción: $X^2 = 1,95$, $P < 0,163$); mientras que, el área basal de juveniles no fue diferente entre las laderas de exposición este u oeste ($X^2 = 1,21$, $P = 0,206$). Contrario a las otras variables estructurales evaluadas, la altura y el diámetro de los individuos de *P. rugulosa* fue diferente entre las laderas de exposición este y oeste, pero su efecto cambió con la posición topográfica; ya que, la interacción resultó significativa ($X^2 = 8,12$; $P = 0,004$ y $X^2 = 6,76$; $P = 0,009$, respectivamente). De este modo, en la posición topográfica baja, la altura y diámetro de los individuos fue mayor en las laderas de exposición este (1,72 vs 1,54 m; 11,06 vs 9,14 cm, respectivamente); en cambio, en la posición topográfica alta, fue en las laderas de exposición oeste donde se registró una mayor altura y diámetro de los individuos (2,71 vs 1,58 m; 11,45 vs 10,77 cm, respectivamente). Respecto a la cobertura de *P. rugulosa*, no fue diferente entre ambas exposiciones y posición topográfica evaluadas (cuadro 2).

Cuadro 1. Importancia ecológica de las variables topográficas derivadas de un modelo digital de elevación de 30 m de resolución.
 Ecological significance of topographic variables derived from a 30 m resolution digital elevation model.

Variable	Acrónimo	Descriptor	Importancia ecológica
Índice de protección morfométrica	IPM	Protección topográfica	Protección contra radiación solar y temperaturas extremas (Toivonen <i>et al.</i> 2018). Valores altos está asociado a sitios de mayor protección solar y temperatura extrema.
Índice de humedad topográfica	IHT	Índice topográfico basado en procesos hidrológicos, que describe la tendencia de acumulación del agua (Mattivi <i>et al.</i> 2019).	Humedad del suelo, encharcamiento, acumulación de aire frío (Toivonen <i>et al.</i> 2018). Áreas propensas a la acumulación de agua y caracterizados por una baja pendiente tendrán altos valores de IHT (Mattivi <i>et al.</i> 2019).
Pendiente	P	Pendiente en grados o porcentaje	Radiación solar, estabilidad del terreno, humedad del suelo (Toivonen <i>et al.</i> 2018). Valores altos está asociado a sitios de menor estabilidad del suelo, menor incidencia solar y mayor humedad.
Distancia de flujo terrestre	DFT	Distancia terrestre al río más cercano	Condición hidrológica del suelo, protección topográfica.
Distancia de flujo vertical	DFV	Distancia vertical al río más cercano.	Condición hidrológica del suelo.

En las laderas de exposición este, fueron cuatro las variables estructurales afectadas por las variables topográficas; mientras que, en las laderas de exposición oeste, fueron tres variables estructurales afectadas. Por un lado, en las laderas de exposición este, la densidad de adultos, área basal de adultos y juveniles, junto con la cobertura fueron afectadas. Por otro lado, en las laderas de exposición oeste, la densidad de adultos y juveniles junto con la cobertura fueron afectadas. La dirección del efecto de las variables topográficas no cambió con la posición topográfica (baja y alta), excepto del IPM sobre el área basal de adultos (exposición este), de la pendiente e IPM sobre la densidad de juveniles (exposición oeste) y de la DFV sobre la cobertura de *P. rugulosa* (exposición oeste). Exceptuando a la densidad de juveniles en las laderas de exposición oeste, todas las demás variables estructurales fueron afectadas por la DFV (cuadro 3).

En las laderas de exposición este, la DFV se relacionó de manera positiva ($P = 0,023$, cuadro 3) con la densidad de adultos, en ambas posiciones topográficas (figura 2A). Del mismo modo, la DFV afectó positivamente el área basal de adultos en la posición topográfica alta ($P = 0,044$, cuadro 3), pero su efecto fue muy poco importante en la posición topográfica baja (figura 2B). En cambio, el IPM tuvo un efecto contrario sobre el área basal de adultos ($P = 0,042$,

cuadro 3); puesto que, mientras que su efecto fue positivo en la posición topográfica alta, su efecto fue negativo en la posición topográfica baja (figura 2C). El área basal de juveniles estuvo afectada de manera positiva por la DFT ($P = 0,048$, cuadro 3) y DFV ($P = 0,013$, cuadro 3), y su efecto no cambió con la posición topográfica (figura 2D y 2E, respectivamente). Finalmente, la cobertura de *P. rugulosa*, se relacionó de manera positiva con la DFV en la posición topográfica alta ($P = 0,016$, cuadro 3), pero su efecto fue muy poco importante en la posición topográfica baja (figura 2F).

En las laderas de exposición oeste, la DFT ($P < 0,001$, cuadro 3) y DFV ($P < 0,001$, cuadro 3) tuvieron un efecto positivo en la densidad de adultos, y su efecto no cambió con la posición topográfica (figura 3A y 3B, respectivamente), aunque el efecto de la DFV en la posición topográfica baja fue muy bajo. La densidad de juveniles estuvo afectada por la pendiente ($P = 0,021$, cuadro 3) y por el IPM ($P = 0,053$, cuadro 3), pero su efecto cambió con la posición topográfica. Por un lado, la pendiente tuvo un efecto positivo sobre la densidad de juveniles en la posición topográfica baja, pero negativo en la posición topográfica alta (figura 3D). Por otro lado, el efecto del IPM sobre la densidad de juveniles fue positivo en la posición topográfica alta, pero muy poco importante en la posición topográfica baja (figura 3E). Del mismo modo, el efecto de

Cuadro 2. Características estructurales (media \pm EE) de rodales de *P. rugulosa* y resultados estadísticos (X^2 Wald y P-valor) de los “glmm”, en el que la exposición de las laderas (este y oeste) y posición topográfica (baja y alta) fueron considerados como los factores fijos; mientras que, las microcuencas como el factor aleatorio. Efectos significativos están en negrita ($P < 0,05$) ($n = 28_{\text{exposición este}}$ y $30_{\text{exposición oeste}}$). A = Adultos, J = Juveniles.

Structural characteristics (mean \pm ES) of *P. rugulosa* stands and statistical results (Wald X^2 and P-value) of “glmm”, in which slope exposures (east and west) and topographic position (low and high) were considered as fixed factors, and the watersheds as random factors. Significant effects are in bold ($P < 0.05$) ($n = 28_{\text{east exposure}}$ and $30_{\text{west exposure}}$). A = Adults, J = Juveniles.

Variable	Exposición de laderas	Posición topográfica		Exposición de laderas	Posición topográfica	Interacción	
		Baja	Alta				
Densidad (ind. ha ⁻¹) _A	Este	677,38 \pm 68,58	689,29 \pm 184,22	645,48 \pm 117,86	6,31 (0,012)	0,21 (0,640)	0,05 (0,815)
	Oeste	969,44 \pm 55,95	1.005,95 \pm 259,74	912,22 \pm 235,53			
Densidad (ind. ha ⁻¹) _J	Este	450,59 \pm 63,97	445,24 \pm 118,99	455,95 \pm 121,86	5,12 (0,024)	0,02 (0,880)	0,66 (0,417)
	Oeste	1.043,33 \pm 129,48	1.234,52 \pm 318,75	890 \pm 229,80			
Área basal (m ² ha ⁻¹) _A	Este	7,02 \pm 0,79	8,61 \pm 2,30	7,90 \pm 2,11	13,89 (< 0,001)	0,39 (0,533)	1,95 (0,163)
	Oeste	9,72 \pm 0,63	10,61 \pm 2,74	12,63 \pm 3,26			
Área basal (m ² ha ⁻¹) _J	Este	1,17 \pm 0,19	1,04 \pm 0,28	1,29 \pm 0,35	1,21 (0,206)	1,66 (0,203)	1,21 (0,271)
	Oeste	2,06 \pm 0,32	2,46 \pm 0,74	1,76 \pm 0,45			
Altura (m) _A	Este	1,65 \pm 0,04	1,72 \pm 0,46	1,58 \pm 0,42	4,15 (0,041)	2,65 (0,103)	8,12 (0,004)
	Oeste	2,13 \pm 0,48	1,54 \pm 0,39	2,71 \pm 0,70			
Diámetro (cm) _A	Este	10,92 \pm 0,54	11,06 \pm 2,96	10,77 \pm 2,88	1,38 (0,239)	0,24 (0,627)	6,76 (0,009)
	Oeste	10,35 \pm 0,34	9,14 \pm 2,36	11,45 \pm 2,96			
Cobertura total (%)	Este	39,28 \pm 2,74	40,12 \pm 10,72	38,45 \pm 10,28	0,81 (0,369)	0,25 (0,615)	0,15 (0,699)
	Oeste	44,49 \pm 2,03	45,75 \pm 11,81	42,19 \pm 10,89			

Cuadro 3. Resultados estadísticos (X^2 Wald y P -valor) de los mejores “glmm” por cada variable estructural de *P. rugulosa*, en las laderas de exposición este y oeste; y según la posición topográfica (baja y alta). Efectos significativos se muestran en negrita ($P < 0,05$).

Statistical results (Wald X^2 and P -value) of the best “glmm” for each structural variable of *P. rugulosa* on east and west facing slopes, according to topographic position (low and high). Significant effects are in bold ($P < 0.05$).

Factor	Coefficiente del modelo	Error estándar	X^2	P
Exposición este (n = 28)				
Densidad de adultos (AICc = 411,89)				
PT	0,2860	0,4100	0,489	0,484
DFV	0,0004	0,0002	5,142	0,023
PT x DFV	-0,00005	0,0002	0,055	0,814
Área basal de adultos (AICc = 161,89)				
PT	-1,3019	0,9653	2,263	0,132
DFV	0,0061	0,0026	4,068	0,044
IPM	-9,6706	4,8676	4,146	0,042
PT x DFV	-0,0027	0,0022	1,456	0,228
PT x IPM	13,7150	6,0108	5,206	0,023
Área basal de juveniles (AICc = 77,73)				
PT	2,3181	1,1221	4,504	0,034
DFT	-0,0016	0,0009	3,892	0,048
DFV	0,0144	0,0059	6,117	0,013
PT * DFT	0,0015	0,0010	1,979	0,159
PT * DFV	-0,0126	0,0068	3,442	0,063
Cobertura de <i>P. rugulosa</i> (AICc = 221,71)				
PT	3,0364	12,0020	0,0337	0,854
DFV	0,0753	0,0375	6,4763	0,011
PT x DFV	0,0397	0,0283	1,9672	0,161
Exposición oeste (n = 30)				
Densidad de adultos (AICc = 433,09)				
PT	-0.8199	0,3513	5,453	0,019
DFT	0,0009	0,0002	14,335	<0,001
DFV	-0,0062	0,0017	9,486	<0,001
PT x DFT	-0.0002	0,0008	0,044	0,834
PT x DFV	0,0023	0,0048	0,224	0,636
Densidad de juveniles (AICc = 474,62)				
PT	2,9772	1,1607	6,5774	0,010
P	0,0964	0,0406	5,322	0,021
IPM	-9,9931	4,6027	3,755	0,053
PT x P	-0,1784	0,0526	11,499	<0,001
PT x IPM	13,0218	5,0512	6,646	0,009
Cobertura de <i>P. rugulosa</i> (AICc = 235,66)				
PT	-20,9563	10,6990	3,837	0,050
DFV	-0,0450	0,0241	3,495	0,061
PT x DFV	0,0791	0,0287	7,581	0,006

PT: posición topográfica; DFV: distancia de flujo vertical; IPM: índice de protección morfométrica; DFT: distancia de flujo terrestre; P: pendiente.

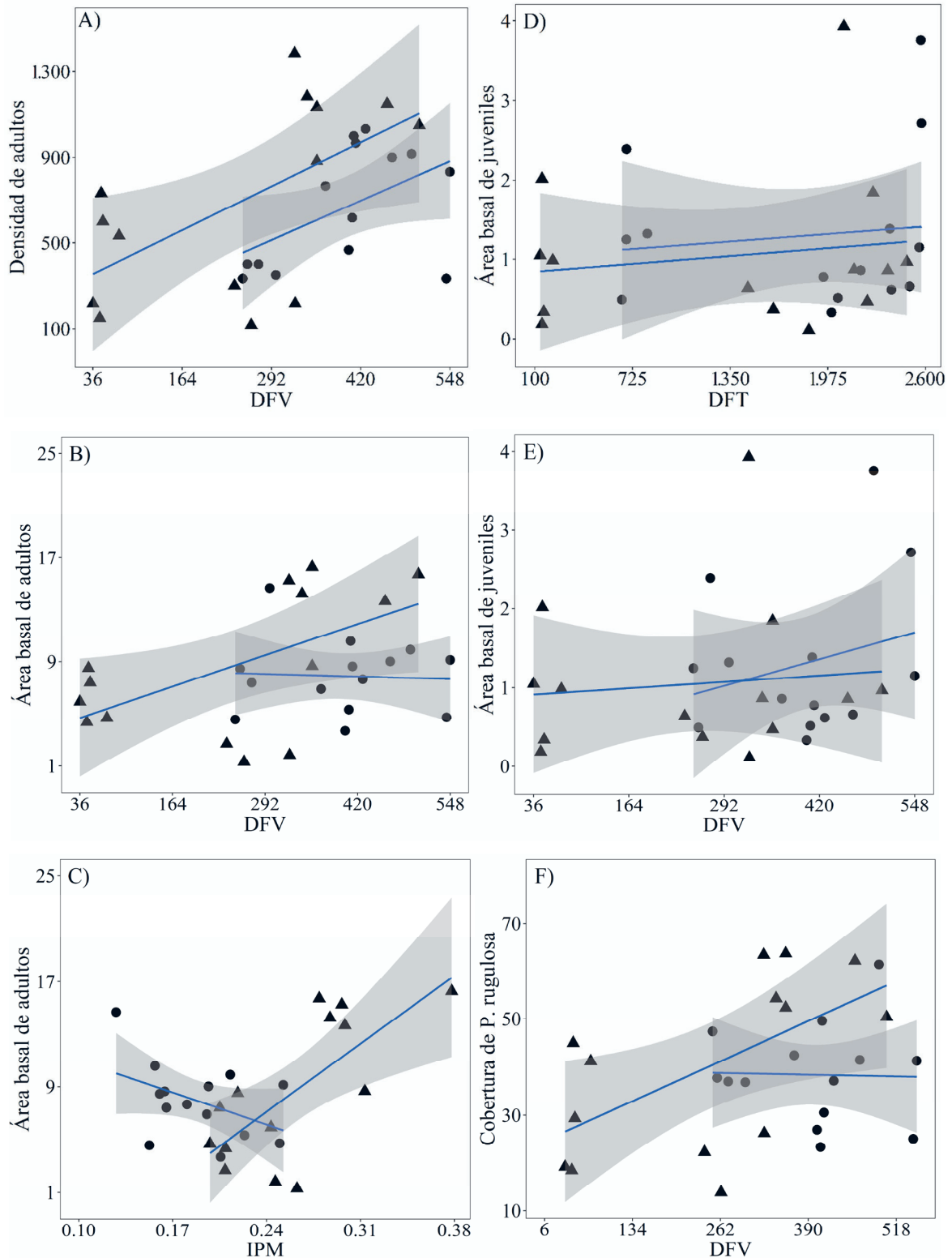


Figura 2. Relación de variables topográficas incluidas en el modelo ajustado en laderas de exposición este y en dos posiciones topográficas (baja: representada por círculos; alta: representada por triángulos), sobre la densidad de adultos (individuos ha^{-1}) (A), área basal de adultos ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) (B, C), área basal de juveniles ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) (D, E) y cobertura (%) (F). DFV: distancia de flujo vertical; IPM: índice de protección morfométrica; DFT: distancia de flujo terrestre. $n = 14$.

Influence of topographic variables included in the fitted model on east facing slopes and at two topographic positions (low: represented by circles, high: represented by triangles), on density of adults (individuals ha^{-1}) (A), basal area of adults ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) (B, C), basal area of juveniles ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) (D, E) and cover of *Polylepis* (%) (F). DFV: vertical flow distance; IPM: morphometric protection index; DFT: overland flow distance. $n = 14$.

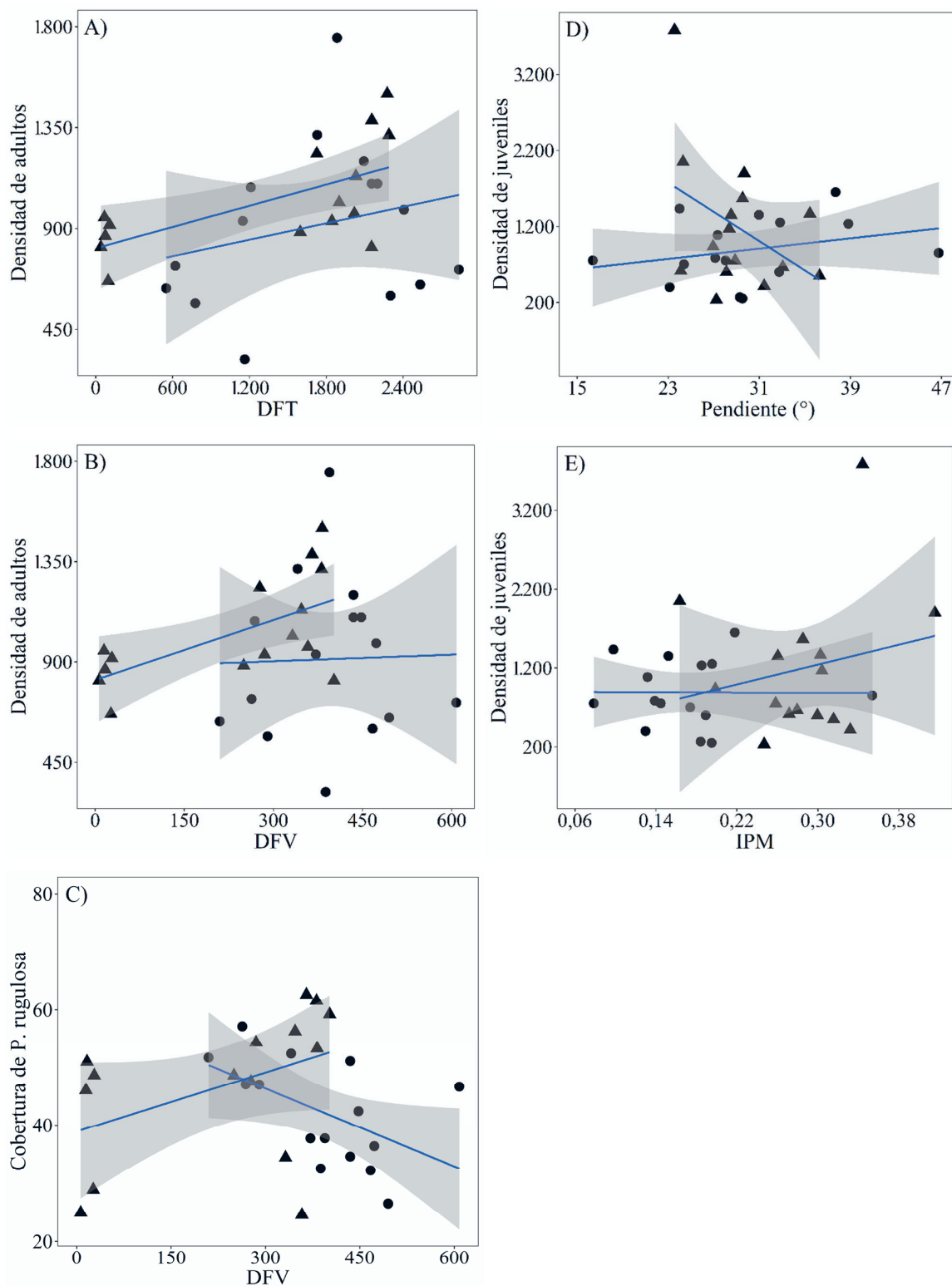


Figura 3. Relación de variables topográficas incluidas en el modelo ajustado en laderas de exposición oeste y en dos posiciones topográficas (baja: representada por círculos, alta: representada por triángulos), sobre la densidad de individuos adultos (individuos ha⁻¹) (A, B), cobertura de *Polylepis* (C) y densidad de juveniles (individuos ha⁻¹) (D, E). DFT: distancia de flujo terrestre; DFV: distancia de flujo vertical; IPM: índice de protección morfométrica. n = 15.

Influence of topographic variables included in the fitted model on west facing slopes and at two topographic positions (low: represented by circles, high: represented by triangles), on the density of adults (individuals ha⁻¹) (A, B), cover of *Polylepis* (%) (C) and density of juveniles (m² ha⁻¹) (D, E). DFT: overland flow distance, DFV: vertical flow distance, IPM: morphometric protection index. n = 15.

la DFV sobre la cobertura de *P. rugulosa*, cambió con la posición topográfica ($P = 0,006$). Mientras que, en la posición topográfica baja el efecto fue negativo, en la posición topográfica alta, el efecto fue positivo (figura 3C).

DISCUSIÓN

Los bosques de *Polylepis* son poco estudiados en comparación a otros bosques dominados por los géneros *Quercus*, *Nothofagus*, *Eucalyptus* y *Pinus* (Renison *et al.* 2018). Aunque son varios los estudios que describen las condiciones ambientales características de su rango de distribución (e.g. Zutta *et al.* 2012, Cuyckens *et al.* 2016, Zutta y Rundel 2017, Franco *et al.* 2021, Sevillano-Ríos y Morales 2021), junto con su efecto en las características estructurales de estos bosques (e.g. Jameson y Ramsay 2007, Castro y Flores 2015, Camel *et al.* 2019), pocos estudios han considerado los efectos de factores más locales (e.g. Toivonen *et al.* 2018). Las características topográficas son factores de gran importancia biológica (Crave y Gascuel-Odoux 1997); ya que, modifican los niveles de humedad, radiación solar, ofreciendo protección frente a condiciones extremas (Toivonen *et al.* 2018, Mattivi *et al.* 2019, Franco *et al.* 2021). El reconocimiento de la influencia de estos factores en las variables estructurales es de gran importancia para la recuperación de estos bosques altamente amenazados, aislados y fragmentados (Valencia *et al.* 2018, Pinos 2020). Particularmente, para la especie *P. rugulosa*, pues es una de las especie que menos se ha estudiado en comparación a *P. australis* y *P. tarapacana*, con apenas cuatro trabajos de investigación (Renison *et al.* 2018). En este trabajo se hace una contribución en el estudio de *P. rugulosa*, cuyos resultados sugieren una mayor presencia en laderas de exposición oeste. Así mismo, la dependencia de las variables estructurales sobre variables topográficas vinculadas a la humedad fue baja, acentuándose en una mayor elevación, resaltando la adaptación de la especie a las condiciones xéricas en las que se desarrolla.

Conforme a lo esperado, *P. rugulosa* mostró una mayor presencia en las laderas de exposición oeste, debido a que la densidad y área basal de adultos y juveniles fue mayor en esta exposición de ladera y en ambas posiciones topográficas. Esto estaría relacionado a un mayor éxito de reclutamiento de plántulas o de regeneración vegetativa en las laderas de exposición oeste. Las variaciones estacionales y diarias de la radiación solar y temperatura, serían los factores que en mayor medida podrían ayudar a explicar estos resultados (Kessler *et al.* 2007). En las laderas de exposición este, los altos niveles de radiación solar pero bajas temperaturas durante las primeras horas de la mañana, estaría desencadenando un proceso de fotoinhibición, implicando daños a nivel del complejo fotosintético (Lambers *et al.* 2008). Esto se acentuaría en los meses de invierno, en el que las temperaturas llegan hasta $-6,6$ °C (Imfeld *et al.* 2021), conduciendo a una alta mortalidad de plántulas (etapa más vulnerable a la fotoinhibición por el

frío) (Ball *et al.* 1991); y con ello, a una menor densidad de juveniles y adultos. Respecto de la regeneración vegetativa, diversos estudios han encontrado que su importancia aumenta con la altitud (e.g. Cierjacks *et al.* 2007b, Hertel y Wesche 2008), debido a que las condiciones ambientales más extremas disminuyen el nivel de inflorescencia (Cierjacks *et al.* 2007b). En las exposiciones de laderas evaluadas, la contribución de la regeneración vegetativa sería similar; puesto que, ambas exposiciones de laderas se encontraban en una similar elevación. Por lo anterior, la mayor densidad de adultos y juveniles en las laderas de exposición oeste, se debería más a una mayor contribución de la regeneración por plántulas, que a una mayor contribución de regeneración vegetativa. No obstante, futuros estudios debieran estar orientados a la determinación de la contribución relativa de ambas formas de regeneración en ambas exposiciones de laderas.

Respecto a la altura y diámetro de *P. rugulosa*, se encontró diferencias significativas entre las laderas de exposición este y oeste, pero cambió con la posición topográfica. Mientras que, en las laderas de exposición este, la altura y diámetro fue mayor en la posición topográfica baja; en las laderas de exposición oeste, la altura fue mayor en la posición topográfica alta. Lo encontrado en las laderas de exposición este, va acorde a lo reportado por otros estudios (e.g. Kessler *et al.* 2007, Hertel y Wesche 2008), en el que la altura de *Polylepis* disminuye con la elevación, debido a la disminución de la temperatura principalmente. Por el contrario, lo encontrado en las laderas de exposición oeste no está acorde a lo que se podría esperar en un gradiente de elevación, a pesar de que la diferencia de elevación no fue muy alta (~ 150 m entre la posición topográfica baja y alta). Sin embargo, esto podría ser explicado por cómo cambia los niveles de radiación, temperatura y déficit de presión de vapor de aire durante el día. *Polylepis rugulosa* es capaz de mantener una tasa fotosintética constante incluso en las condiciones más extremas (Rundel *et al.* 2003, Macek *et al.* 2009), pudiendo realizar la fotosíntesis a temperaturas próximas a 0 °C (temperatura al amanecer), aumentando progresivamente hasta las 13 horas, para posteriormente disminuir entre las 14 a 17 horas (García-Plazaola *et al.* 2015). Entonces, en ambas exposiciones de laderas este y oeste, la fijación de carbono aumentaría hasta las 13 horas, luego del cual disminuiría, en primera instancia en las laderas de exposición este, debido a la disminución de la radiación solar. En cambio, en la posición topográfica alta de las laderas de exposición oeste, el proceso de fotosíntesis continuaría, aunque en bajos niveles; debido a que, en las laderas de exposición oeste la humedad relativa es mayor y a que *P. rugulosa* es capaz de mantener una adecuada disponibilidad de agua durante todo el año y un ajuste en el intercambio de gases (Rundel *et al.* 2003).

Los factores topográficos que afectaron a las variables estructurales fueron diferentes en ambas exposiciones de laderas, aunque para algunas variables estructurales, la magnitud y la dirección del efecto cambió con la posición

topográfica. Las variables estructurales que fueron afectadas por los factores topográficos fueron similares en ambas exposiciones de ladera. De este modo, en las laderas de exposición este, la densidad de adultos, el área basal de adultos y de juveniles; y la cobertura de *P. rugulosa* fueron afectados. En las laderas de exposición oeste, la densidad de adultos y juveniles, junto con la cobertura de *P. rugulosa* fueron afectados por los factores topográficos evaluados. La DFV fue la variable topográfica que más frecuentemente afectó en las variables estructurales, en el que la densidad de adultos, área basal de adultos y juveniles y la cobertura de *P. rugulosa* aumentaron con la DFV, en ambas exposiciones de ladera, acentuándose en la posición topográfica alta. Del mismo modo, con el aumento de la DFT, aumentó el área basal de juveniles en las laderas de exposición este y la densidad de adultos en las laderas de exposición oeste. Esta relación indica una aparente baja dependencia con los niveles de humedad inherentes a la presencia de un curso de agua (Crave y Gascuel-Odoux 1997), resaltando la capacidad de *P. rugulosa* a realizar fotosíntesis en condiciones xéricas (Macek *et al.* 2009). En una condición más mélica (zona sureste de los Andes), Toivonen *et al.* (2018), también encontraron una relación positiva de la DFT con la presencia de *P. subsericans*, acentuándose en mayores altitudes (> 4.600 m s.n.m.). Esto indicaría una baja dependencia de *P. rugulosa* a los fondos de valle y cauces de agua potencial. Así mismo, las bajas temperaturas que caracteriza a los fondos de valle, particularmente durante las noches, también podría influir en la relación negativa de la DFV y DFT con las variables estructurales de *P. rugulosa*.

En las laderas de exposición este, el IPM afectó en el área basal de adultos, pero su efecto fue negativo en la posición topográfica baja y positivo en la posición topográfica alta. En la posición topográfica baja, la presencia de *P. rugulosa* se limitó a lugares con IPM entre 0,12 a 0,25; mientras que, en la posición topográfica alta, la presencia de *P. rugulosa* estuvo en lugares con IPM entre 0,20 a 0,38. Este índice está relacionado a la protección contra la radiación solar y temperaturas extremas (Toivonen *et al.* 2018). Entonces, en las laderas de exposición este y en bajas elevaciones, *P. rugulosa* se desarrolla principalmente en zonas con poca protección contra la radiación solar o temperaturas extremas, en comparación a mayores elevaciones. Este resultado es similar a lo reportado para *P. tarapacana*, que se distribuye preferentemente en laderas de exposición noreste y en zonas con bajos valores de IPM (Franco *et al.* 2021). Por el contrario, la relación positiva entre el IPM y el área basal de adultos en la posición topográfica alta, resaltaría la importancia de la protección contra la radiación solar. Esto debido a que los rodales de *P. rugulosa* ubicados en la posición topográfica alta de las laderas de exposición este, son los primeros en recibir los rayos solares, cuando la temperatura ambiental aún es baja. En las laderas de exposición oeste, el IPM tuvo un efecto positivo en la densidad de juveniles, siendo

mayor el efecto en la posición topográfica alta, pero menor al de las laderas de exposición este en la misma posición topográfica. El menor efecto del IPM sobre la densidad de juveniles en la posición topográfica alta de las laderas de exposición oeste, en comparación a las laderas de exposición este, estaría resaltando la importancia de la protección contra la radiación solar en las laderas de exposición este.

Por otra parte, la pendiente también afectó en la densidad de juveniles en las laderas de exposición oeste, siendo su relación positiva en la posición topográfica baja, pero negativa en la posición topográfica alta. La mayor densidad de juveniles en zonas de mayor pendiente en la posición topográfica baja, denotaría un mayor desarrollo de *P. rugulosa* en zonas de menor incidencia solar y mayor humedad (Toivonen *et al.* 2018); mientras que, en la posición topográfica alta, la relación negativa entre densidad de juveniles con la pendiente, indicaría mayor desarrollo de *P. rugulosa* en zonas con mayor incidencia solar y menor nivel de humedad. Aunque, la relación de la densidad de juveniles con la pendiente podría parecer contradictorio a lo reportado con el IPM, los resultados se complementan. La determinación del IPM está en función de un radio de búsqueda sobre un DEM (en este caso fue 300 m); de modo que, el IPM denota concavidad de un terreno, dando abrigo contra la radiación solar y temperaturas extremas. En cambio, la pendiente únicamente denota el ángulo de inclinación del terreno, en el que terrenos más inclinados tienen menor incidencia solar y mayor humedad. Entonces, en la posición topográfica alta de las laderas de exposición oeste, la densidad de juveniles se ve favorecido por sitios con baja pendiente y alto IPM, que indican sitios con menor humedad, pero protegidos de la radiación solar y temperaturas extremas. Este resultado indica la poca importancia de la humedad del suelo en el desarrollo de *P. rugulosa*, siendo consistente con lo encontrado respecto al efecto de la DFV y DTV, cuyo efecto también fue más acentuado en la posición topográfica alta. Por lo anterior, además de los ajustes fisiológicos que *P. rugulosa* ha desarrollado para hacerle frente al alto nivel de radiación solar, pero baja temperatura y disponibilidad hídrica (Macek *et al.* 2009, García-Plazaola *et al.* 2015), los factores topográficos también juegan un rol importante en el desarrollo de *P. rugulosa*, cuyos efectos cambian con la exposición de las laderas y la posición topográfica.

Además de las características ambientales, históricamente los humanos jugaron un rol determinante en la modificación de la estructura y distribución de los bosques de *Polylepis* (Toivonen *et al.* 2011, Hensen *et al.* 2012, Valencia *et al.* 2018), debido a la ganadería y tala para la obtención de combustible (leña, carbón) (Toivonen *et al.* 2011). Las diversas acciones tomadas por parte de los diferentes niveles de gobierno han conducido a una reducción de la deforestación de estos bosques. No obstante, la presión pudo haberse acentuado durante la cuarentena por la pandemia por el COVID-19 como ha ocurrido en diversos

bosques del mundo (Vale *et al.* 2021). Esto en la medida en que, debido a la cuarentena, hubo restricción al acceso a combustibles (gas y keroseno); de modo que, la población recurrió a los bosques de *Polylepis* para la obtención de leña (poblador local, comunicación personal). En el área de estudio, en todas las parcelas de evaluación se observaron tocones de diferente antigüedad, siendo necesario un estudio que evidencie el efecto que habría generado la inamovilidad por el COVID-19 en los bosques de *Polylepis*. Para ello, se podría recurrir al uso de imágenes satelitales de alta resolución espacial y espectral. Así mismo, lo aquí determinado a partir de imágenes DEM, es solo una fracción de los diversos usos que se les puede dar para identificar factores ambientales locales que determinan la distribución y estructura de estos bosques, para luego aplicarlos en programas de reforestación y forestación.

CONCLUSIONES

La densidad de juveniles y adultos de *P. rugulosa* fue mayor en las laderas de exposición oeste y en ambas posiciones topográficas evaluadas, estando relacionado a un mayor nivel de regeneración por semillas o vegetativa en esta exposición. La altura y diámetro de *P. rugulosa* fue diferente entre ambas exposiciones de laderas, pero cambió con la posición topográfica. Las variables topográficas que afectaron a las variables estructurales de rodales de *P. rugulosa* cambiaron en dirección y magnitud con la exposición de las laderas; así como, con la posición topográfica. En ambas exposiciones de laderas, la densidad de adultos, área basal de adultos y juveniles y cobertura de *P. rugulosa* aumentaron con la DFV (factor topográfico que más frecuentemente afectó a las variables estructurales), siendo mayor el aumento en la posición topográfica alta. Del mismo modo, el IPM afectó en el área basal de adultos en las laderas de exposición este y en la densidad de juveniles en las laderas de exposición oeste, teniendo un efecto positivo en la posición topográfica alta. En general, los resultados indican que *P. rugulosa* muestra poca dependencia a lugares de mayor humedad, pero mayor presencia en sitios con mayor protección solar, particularmente en mayores elevaciones. Así mismo, debido a los cambios diarios de la radiación solar y temperatura que se dan entre las laderas de exposición este y oeste, los resultados muestran una mayor presencia de *P. rugulosa* en laderas de exposición oeste. En ese sentido, los programas de forestación y reforestación debieran centrarse en las laderas de exposición oeste para tener un mayor nivel de éxito.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Dariella Quintana, José Chambe y Edgar Chaparro por el apoyo durante la evaluación de campo. Así mismo, a los tres revisores anónimos que contribuyeron con comentarios valiosos para la mejora del manuscrito.

CONTRIBUCIÓN DE AUTORES

IRGF diseñó el estudio y análisis de datos, junto con la escritura de la versión preliminar del manuscrito, MSF realizó la toma de datos en campo y análisis de los resultados, PTQ realizó la toma de datos en campo y análisis de los resultados. Los tres autores participaron en la versión final del manuscrito.

FINANCIAMIENTO

La investigación no contó con financiamiento externo o interno.

REFERENCIAS

- Allaska Satellite Facility [ASF]. 2022. Geophysical Institute of the University of Alaska Fairbanks. Consultado el 19 Abr. 2023. Disponible en <https://asf.alaska.edu/>
- Argibay DS, D Renison. 2018. Efecto del fuego y la ganadería en bosques de *Polylepis australis* (Rosaceae) a lo largo de un gradiente altitudinal en las montañas del centro de la Argentina. *Bosque* 39(1): 145-150. DOI: <https://doi.org/10.4067/s0717-92002018000100145>
- Arzac A, LD Llambi, R Dulhoste, JM Olano, E Chacón-Moreno. 2019. Modelling the effect of temperature changes on plant life-form distribution across a treeline ecotone in the tropical Andes. *Plant Ecology and Diversity* 12(6): 619-631. DOI: <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1655108>
- Ball MC, VS Hodges, GP Laughlin. 1991. Cold-induced photoinhibition limits regeneration of snow gum at tree-line. *Functional Ecology* 5(5): 663-668. DOI: <https://doi.org/10.2307/2389486>
- Boza Espinoza TEB, M Kessler. 2022. A monograph of the genus *Polylepis* (Rosaceae). *PhytoKeys* 203: 1-274. DOI: <https://doi.org/10.3897/phytokeys.203.83529>
- Boza Espinoza TEB, HR Quispe-Melgar, M Kessler. 2019. Taxonomic reevaluation of the *Polylepis sericea* Complex (Rosaceae), with the description of a new species. *Systematic Botany* 44(2): 324-334. DOI: <https://doi.org/10.1600/036364419X15562052252225>
- Camel V, HR Quispe-Melgar, FN Ames-Martínez, WC Navarro Romo, MC Segovia-Salcedo, M Kessler. 2019. Forest structure of three endemic species of the genus *Polylepis* (Rosaceae) in central Perú. *Ecología Austral* 29(3): 285-295. DOI: <https://doi.org/10.25260/ea.19.29.3.0.812>
- Castro A, M Flores. 2015. Caracterización de un bosque de queñual (*Polylepis* spp.) ubicado en el distrito de Huasta, provincia de Bolognesi (Ancash, Perú). *Ecología Aplicada* 14(1): 1-9. DOI: <https://doi.org/10.21704/rea.v14i1-2.77>
- Cierjacks A, JE Iglesias, K Wesche, I Hensen. 2007a. Impact of sowing, canopy cover and litter on seedling dynamics of two *Polylepis* species at upper tree lines in central Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 23(3): 309-318. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467407004051>
- Cierjacks A, N Ruhr, K Wesche, I Hensen. 2007b. Effects of altitude and livestock on the regeneration of two tree line forming *Polylepis* species in Ecuador. *Plant Ecology* 194: 207-221. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9285-x>

- Crave A, C Gascuel-Oudou. 1997. The influence of topography on time and space distribution of soil surface water content. *Hydrological Processes* 11(2): 203-210. DOI: [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-1085\(199702\)11:2%3C203::AID-HYP432%3E3.0.CO;2-K](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1085(199702)11:2%3C203::AID-HYP432%3E3.0.CO;2-K)
- Cuyckens GAE, DA Christie, AI Domic, LR Malizia, D Renison. 2016. Climate change and the distribution and conservation of the world's highest elevation woodlands in the South American Altiplano. *Global and Planetary Change* 137: 79-87. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2015.12.010>
- Fastré C, HP Possingham, D Strubbe, E Matthysen. 2020. Identifying trade-offs between biodiversity conservation and ecosystem services delivery for land-use decisions. *Scientific Reports* 10: 7971. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64668-z>
- Franco P, C Cáceres, M Navarro, C Jove, J Ignacio, E Oyague. 2021. Bosques de *Polylepis tarapacana* en la cuenca Maure, extremo sur del Perú. Oportunidades para su conservación. *Estudios Geográficos* 82(290): e059. DOI: <https://doi.org/10.3989/ESTGEOGR.202071.071>
- Gallardo-Cruz JA, EA Pérez-García, JA Meave. 2009. β -Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology* 24: 473-482. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9332-1>
- García-Plazaola JI, R Rojas, DA Christie, RE Coopman. 2015. Photosynthetic responses of trees in high-elevation forests: Comparing evergreen species along an elevation gradient in the Central Andes. *AoB Plants* 7: plv058. DOI: <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv058>
- Hensen I, A Cierjacks, H Hirsch, M Kessler, K Romoleroux, D Renison, K Wesche. 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 Biogeography* 21(4): 455-464. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00691.x>
- Hertel D, K Wesche. 2008. Tropical moist *Polylepis* stands at the treeline in East Bolivia: The effect of elevation on stand microclimate, above- and below-ground structure, and regeneration. *Trees - Structure and Function* 22: 303-315. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-007-0185-4>
- Imfeld N, K Sedlmeier, S Gubler, K Correa Marrou, CP Davila, A Huerta, W Lavado-Casimiro, M Rohrer, SC Scherrer, C Schwierz. 2021. A combined view on precipitation and temperature climatology and trends in the southern Andes of Peru. *International Journal of Climatology* 41(1): 679-698. DOI: <https://doi.org/10.1002/joc.6645>
- Jameson JS, PM Ramsay. 2007. Changes in high-altitude *Polylepis* forest cover and quality in the Cordillera de Vilcanota, Peru 1956 - 2005. *Biological Conservation* 138(1-2): 38-46. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.04.008>
- Kessler M, J Böhner, J Kluge. 2007. Modelling tree height to assess climatic conditions at tree lines in the Bolivian Andes. *Ecological Modelling* 207(2-4): 223-233. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.05.001>
- Lambers H, S Chapin, T Pons. 2008. Plant physiological ecology. New Yor, USA. Springer. 605 p.
- Macek P, J Macková, F de Bello. 2009. Morphological and eco-physiological traits shaping altitudinal distribution of three *Polylepis* treeline species in the dry tropical Andes. *Acta Oecologica* 35(6): 778-785. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2009.08.013>
- Mattivi P, F Franci, A Lambertini, G Bitelli. 2019. TWI computation: a comparison of different open source GISs. *Open Geospatial Data, Software and Standards* 4: 6. DOI: <https://doi.org/10.1186/s40965-019-0066-y>
- Mendoza W, A Cano. 2011. Diversidad del género *Polylepis* (Rosaceae, Sanguisorbeae) en los Andes peruanos. *Revista Peruana de Biología* 18(2): 197-200. DOI: <https://doi.org/10.15381/rpb.v18i2.228>
- Olaya V, O Conrad. 2009. Geomorphometry in SAGA. *Developments in Soil Science* 33: 293-308. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0166-2481\(08\)00012-3](https://doi.org/10.1016/S0166-2481(08)00012-3)
- Olson DM, E Dinerstein, ED Wikramanayake, ND Burgess, GVN Powell, EC Underwood, JA D'Amico, I Itoua, HE Strand, JC Morrison, CJ Loucks, TF Allnutt, TH Ricketts, Y Kura, JF Lamoreux, WW Wettengel, P Hedao, KR Kassem. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on Earth. *Bioscience* 51(11): 933-938. DOI: [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)
- Pinos J. 2020. Challenges and conservation implications of *Polylepis* woodlands in the Andean region: Defining actions for sustainable management. *Hacquetia* 19(2): 143-153. DOI: <https://doi.org/10.2478/hacq-2020-0001>
- Rau P, L Bourrel, D Labat, P Melo, B Dewitte, F Frappart, W Lavado, O Felipe. 2017. Regionalization of rainfall over the Peruvian Pacific slope and coast. *International Journal of Climatology* 37(1): 143-158. DOI: <https://doi.org/10.1002/joc.4693>
- Renison D, L Morales, GAE Cuyckens, CS Sevillano, DM Cabrera. 2018. Ecology and conservation of *Polylepis* forests: What do we know and what do we ignore? *Ecología Austral* 28(1-bis): 163-174. DOI: <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.1.522>
- Rundel PW, AC Gibson, GS Midgley, SJE Want, B Palma, C Kleier, J Lambrinos. 2002. Ecological and ecophysiological patterns in a pre-altiplano shrubland of the Andean Cordillera in northern Chile. *Plant Ecology* 169: 179-193. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1026075721045>
- Salazar H, GAE Cuyckens, G Guzmán. 2020. Reproducción sexual y agámica de queñua (*Polylepis tomentella*) in situ y ex situ. *Revista Científica la Facultad de Ciencias Agrarias* 13(2): 23-32.
- Sevillano-Ríos CS, LV Morales. 2021. La temperatura y radiación solar explican diferencias en la distribución de dos árboles altoandinos (*Polylepis* spp.) localmente simpátricos en la Cordillera Blanca, Perú. *Neotropical Biodiversity* 7(1): 327-340. DOI: <https://doi.org/10.1080/23766808.2021.1938887>
- Skaug AH, D Fournier, A Nielsen, A Magnusson, B Bolker. 2018. glmmADMB: generalized linear mixed models using AD Model Builder. R Packag version 0834 21
- Toivonen JM, M Kessler, K Ruokolainen, D Hertel. 2011. Accessibility predicts structural variation of Andean *Polylepis* forests. *Biodiversity and Conservation* 20: 1789-1802. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0061-9>
- Toivonen JM, CA Gonzales-Inca, MY Bader, K Ruokolainen, M Kessler. 2018. Elevational shifts in the topographic position of *Polylepis* forest stands in the Andes of Southern Peru. *Forests* 9(1): 7. DOI: <https://doi.org/10.3390/f9010007>
- Vale MM, E Berenguer, M Argollo de Menezes, EB Viveiros de Castro, L Pugliese de Siqueira, R Cássia. 2021. The COVID-19 as an opportunity to weaken environmental protection in Brazil. *Biological Conservation*

- Journal* 255: 108994. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.108994>
- Valencia BG, MB Bush, AL Coe, E Orren, WD Gosling. 2018. *Polylepis* woodland dynamics during the last 20,000 years. *Journal of Biogeography* 45(5): 1019-1030. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.13209>
- Zutta BR, PW Rundel. 2017. Modeled shifts in *Polylepis* species ranges in the Andes from the last glacial maximum to the present. *Forests* 8(7):232. DOI: <https://doi.org/10.3390/f8070232>
- Zutta BR, PW Rundel, S Saatchi, JD Casana, P Gau, A Soto, Y Velazco, W Buermann, P Gauthier, A Soto, Y Velazco, W Buermann. 2012. Prediciendo la distribución de *Polylepis*: bosques Andinos vulnerables y cada vez más importantes. *Revista Peruana de Biología* 19(2): 205-212. DOI: <https://doi.org/10.15381/rpb.v19i2.849>

Recibido: 21.12.22

Aceptado: 19.04.23

Apéndice. Resultados de los “glmm” contruidos para determinar el efecto de variables topográficas en variables estructurales de bosques de *P. rugulosa* en laderas de exposición este y oeste y según la posición topográfica.

Results of the “glmm” built to determine the effect of topographic variables on structural variables of *P. rugulosa* forests on east and west exposure slopes and according to topographic position.

Modelo	gl	Log-Likelihood	AICc
Exposición este			
Densidad de adultos (D_A)			
D _A ~ PT * (DFT + IHT + P + IPM + DFV) + (1 Microcuena)	14	-191,93	444,16
D _A ~ PT * (DFT + IHT + P + IPM) + (1 Microcuena)	12	-195,39	435,59
D _A ~ PT * (DFT + IHT + IPM) + (1 Microcuena)	10	-196,02	424,97
D _A ~ PT * (DFT + IPM) + (1 Microcuena)	8	-196,67	416,91
D _A ~ PT * DFT + (1 Microcuena)	6	-197,95	411,89
Área basal de adultos (AB_A)			
AB _A ~ PT * (DFV + IHT + P + IPM + DFT) + (1 Microcuena)	14	-60,13	180,57
AB _A ~ PT * (DFV + P + IPM + DFT) + (1 Microcuena)	12	-65,27	175,35
AB _A ~ PT * (DFV + IPM + DFT) + (1 Microcuena)	10	-66,17	165,28
AB _A ~ PT * (DFV + IPM) + (1 Microcuena)	8	-69,16	161,89
Área basal juveniles (AB_J)			
AB _J ~ PT * (DFT + IHT + P + IPM + DFV) + (1 Microcuena)	14	-22,22	104,75
AB _J ~ PT * (DFT + IHT + IPM + DFV) + (1 Microcuena)	12	-23,32	91,43
AB _J ~ PT * (DFT + IHT + DFV) + (1 Microcuena)	10	-23,78	80,49
AB _J ~ PT * (DFT + DFV) + (1 Microcuena)	8	-27,08	77,73
Cobertura de <i>P. rugulosa</i> (C)			
C ~ PT * (DFT + IHT + P + IPM + DFV) + (1 Microcuena)	14	-100,04	260,39
C ~ PT * (IHT + P + IPM + DFV) + (1 Microcuena)	12	-101,49	247,79
C ~ PT * (IHT + IPM + DFV) + (1 Microcuena)	10	-102,13	237,19
C ~ PT * (IPM + DFV) + (1 Microcuena)	8	-102,60	228,78
C ~ PT * DFV + (1 Microcuena)	6	-102,86	221,71
Exposición oeste			
Densidad de adultos (DA)			
DA ~ PT * (IHT + DFT + P + IPM + DFV) + (1 Microcuena)	14	-202,52	461,03
DA ~ PT * (DFT + P + IPM + DFV) + (1 Microcuena)	12	-208,87	450,09
DA ~ PT * (DFT + P + DFV) + (1 Microcuena)	10	-204,14	439,85
DA ~ PT * (DFT + DFV) + (1 Microcuena)	8	-205,12	433,09
Densidad de juveniles (AB_J)			
AB _J ~ PT * (DFT + IHT + P + IPM + DFV) + (1 Microcuena)	14	-233,79	503,54
AB _J ~ PT * (IHT + P + IPM + DFV) + (1 Microcuena)	12	-223,78	489,91
AB _J ~ PT * (P + IPM + DFV) + (1 Microcuena)	10	-224,62	480,81
AB _J ~ PT * (P + IPM) + (1 Microcuena)	8	-225,88	474,62
Cobertura de <i>P. rugulosa</i> (C)			
C ~ PT * (DFT + IHT + P + IPM + DFV) + (1 Microcuena)	14	-105,74	267,47
C ~ PT * (DFT + IHT + IPM + DFV) + (1 Microcuena)	12	-106,00	254,35
C ~ PT * (IHT + IPM + DFV) + (1 Microcuena)	10	-106,33	244,23
C ~ PT * (IHT + DFV) + (1 Microcuena)	8	-108,67	240,19
C ~ PT * DFV + (1 Microcuena)	6	-110,01	235,66

PT: posición topográfica, IHT: índice de humedad topográfica, DFT: distancia Terrestre al río más cercano, P: pendiente, IPM: índice de protección morfométrica, DFV: distancia vertical al río más cercano.