

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Efecto del uso el suelo en la dinámica de las plántulas leñosas en el límite superior de la línea de bosque en el noroeste del Ecuador

Disertación previa a la obtención el título de Licenciado en Ciencias Biológicas

EDISON ANDRÉS SALAZAR SERRANO

Quito, 2017

Índice

Título	1
Autores	1
Instituciones	1
Resumen	1
Palabras clave	1
Introducción	2
Metodología	5
Área de estudio	5
Etiquetado y toma de datos (crecimiento, reclutamiento y mortalidad).....	6
Análisis de datos demográficos	6
Análisis estadísticos	7
Datos medioambientales.....	8
Resultados	9
Tasas demográficas	9
Análisis de ordenación.....	10
Datos ambientales	11
Discusión	12
Conclusiones	16
Agradecimientos	17
Notas de los Contribuyentes	17
Referencias	18
Tablas	27
Figuras	36

Efecto del uso del suelo en la dinámica de las plántulas leñosas en el límite superior de la línea de bosque en el noroeste de la Sierra ecuatoriana

Edison Salazar ^{ab}, Francisco Cuesta ^b, Sisimac Duchicela ^b, Katya Romoleroux

^a

^a *Herbario QCA de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador*; ^b *Consortio para el Desarrollo Sostenible de la Ecorregión Andina (CONDESAN)*

Antecedentes: Existen varios estudios de los factores bióticos y abióticos que afectan las tasas demográficas, ninguno de aquellos realizados en Ecuador ha comparado sitios de distinto régimen de uso del suelo (RUS), la posición con respecto a la línea de bosque (LB) y la composición de especies.

Objetivos: Comprobar tres hipótesis, las tasas demográficas, están definidas por: a) el régimen del uso del suelo, b) la posición con respecto al límite superior de la línea de bosque (LSLB), y c) la composición de especies.

Métodos: Se realizó un monitoreo de las tasas demográficas a diferentes distancias con respecto al LSLB y bajo RUS distinto. Además análisis de ordenación para encontrar las especies características de cada sitio y contrastarla con las tasas demográficas.

Resultados: Los resultados mostraron que la tasa de crecimiento es mayor dentro de la línea de bosque ($p=0,011$) mientras que la tasa de mortalidad es mayor en los sitios con un mayor RUS ($p=0,000$). Por último los sitios caracterizados por plantas de primeras etapas de sucesión poseen tasas demográficas mayores.

Conclusión: El régimen de uso del suelo influye significativamente la tasa de mortalidad, mientras que la distancia con respecto a la LB actúa sobre la tasa de crecimiento. Por otro lado, los cuadrantes compuestos por especies de primeras etapas de sucesión poseen un crecimiento, mortalidad y reclutamiento mayor.

Palabras clave: línea de bosque, régimen de uso del suelo, mortalidad, reclutamiento, recambio, microclimas, sucesión de especies, Andes.

Introducción

La línea de bosque (LB) se considera como el límite superior en el que se encuentran árboles mayores de 2 metros de manera continua o casi continua (Harsch *et al.* 2009). En otras palabras es el punto de transición de bosque montano a páramo y el punto más alto donde se puede encontrar grupos grandes de plantas leñosas.

La dinámica de la LB siempre ha sido un tema muy estudiado y encontrar qué es lo que define su forma y límite altitudinal, el principal objetivo. Tradicionalmente se considera a la baja temperatura como el factor principal que afecta el crecimiento de las plantas en la LB (Körner 1992). Según la teoría de crecimiento de Körner, las plantas leñosas no pueden crecer adecuadamente en temperaturas del suelo por debajo de los 5-6 °C (Körner y Paulsen 2004, Hoch y Körner 2005). Bajo los 5°C las plantas no pueden aprovechar el carbono fijado en la fotosíntesis para el crecimiento, por lo cual se acumula en los tejidos a manera de polisacáridos y lípidos inactivos (Hoch y Körner 2003, Wiley y Helliker 2012). Si esto fuera completamente cierto, se esperaría que, frente al reciente calentamiento global, la LB se encontrara en altitudes mayores a lo habitual; sin embargo, en un meta análisis global (Harsch *et al.* 2009), apenas el 48% de los estudios mostraron esta respuesta mientras que el 52% restante de los 166 estudios mostraron que la LB no se ubicaba en un mayor nivel altitudinal (Harsch *et al.* 2009). La ausencia de esta respuesta en la mayoría de estudios indica que existen otros factores; además de las bajas temperaturas, que están involucrados en la dinámica de la LB.

La dinámica de la línea de bosque posee cuatro indicadores principales: la tasa de crecimiento relativo, el porcentaje de crecimiento de la planta validado por el tiempo

transcurrido, como evidencia utiliza la variación en el diámetro del fuste, tomando en cuenta las medidas al ser reclutadas y el mes anterior antes de morir; la tasa de reclutamiento, el porcentaje de nuevos individuos encontrados luego de la línea base; la tasa de mortalidad, el porcentaje de individuos muertos a lo largo del monitoreo; y la tasa de recambio, la relación entre la tasa de mortalidad y la de reclutamiento, mientras menor sea el recambio mayor es la estabilidad, y mientras mayor sea el recambio mayor es la regeneración. La proporción de estos indicadores nos puede dar una idea del estado de la LB y su dinámica.

Existen varios factores que pueden disminuir el reclutamiento y el crecimiento mientras aumentan la mortalidad; como la alta radiación solar; la competencia con plantas herbáceas; la baja capacidad de dispersión, supervivencia y germinación de semillas; las heladas; la forma de la línea de bosque, la actividad humana, entre otros (Harsh y Bader 2011, Rehm y Feeley 2015). Sobre todos los factores, la actividad humana ha sido poco estudiada aunque señalada en varios estudios como la principal barrera en los procesos habituales de la dinámica de la LB (Feeley y Silman 2010, Llambí 2015, Rehm y Feeley 2013).

Se puede mencionar varias actividades humanas por sobre la línea de bosque que previenen el reclutamiento de semillas y aumentan la mortalidad de las plantas leñosas. La actividad principal es el pastoreo y la quema de los páramos para mantener los pastizales tiernos (Cierjacks *et al.* 2008, Laegaard 1992, Rehm y Feeley 2015, Sarmiento y Frolich 2002, Torres *et al.* 2008). Sarmiento y Llambí (2011) mencionan que en los sitios degradados las plantas más abundantes tienen una alta tasa de crecimiento pero no son

capaces de resistir altos niveles de estrés y disturbio por lo que su mortalidad es alta. Durante los procesos de regeneración la vegetación pasa de pastizales a pequeñas rosetas y arbustos esclerófitos hasta finalmente formarse un bosque. El tiempo más pequeño mencionado para una total regeneración es de 10 años (Sarmiento y Llambí 2011).

Una proyección realizada por Urrutia y Vuille (2009), señaló que en el año 2100 la temperatura en los Andes aumentaría entre unos 4,5–5°C, como se mencionó antes la temperatura limita el crecimiento de las plantas leñosas. Bajo este escenario la LB se movería a terrenos más elevados para estar bajo las mismas condiciones ambientales a las que las plantas estaban adaptadas. Las plantas que no posean esta capacidad de dispersarse a un mayor nivel altitudinal estarían en riesgo de extinción al restringirse considerablemente su hábitat, mucho más si la LB se encuentra afectada por cualquier tipo de actividad humana, ya sea reciente o no (Feeley y Silman 2010; Rehm y Feeley 2016).

Para revolver esta problemática nuestro estudio busca conocer cómo las diferencias en la historia del uso de suelo pueden afectar a la dinámica de la LB (crecimiento mortalidad y reclutamiento) y cómo puede estar determinando la composición de la flora nativa; además de la diferencia de la dinámica de las plántulas con respecto a la distancia con la LB. Esto nos permitirá saber el nivel de afección de la LB y del páramo debido a la historia de uso del suelo, y diseñar, a partir de este conocimiento, estrategias adecuadas de regeneración de la LB frente a la problemática actual donde el 50% de los páramos ecuatorianos tiene un bajo estado de conservación y apenas una décima parte están bien conservados (Hofstede *et al.* 2002). Además, nuestro estudio es el primer seguimiento de

18 meses consecutivos en el Ecuador a las plántulas leñosas en tres localidades con un régimen de uso del suelo distinto.

Metodología

Área de estudio

El estudio se realizó en tres localidades ubicadas alrededor de la cuenca alta del río Alambí al noreste del Volcán Pichincha, en la Reserva Yanacocha, Ecuador. La reserva posee un área estimada de 1240 hectáreas y está dominada por bosques mixtos de *Polylepis pauta*, *Escallonia myrtilloides*, *Gynoxys acostae* y *Baccharis padifolia* (Navarrete 2010; Calderón *et al.* 2013). Posee una pluviosidad media anual de 1500 mm, una temperatura promedio entre los 5-8°C, y una altitud de 3600-4350 msnm. La reserva fue adquirida por la Fundación Jocotoco hace aproximadamente 24 años, desde entonces las actividades como ganadería, agricultura y quemas se han detenido.

Se trabajó en tres sitios de régimen de uso del suelo (RUS) distinto a los que llamamos “Bosque”, “Regeneración” y “Degradación”. En la tabla 1 se detallan los metadatos de cada sitio.

En cada sitio se instalaron tres transectos y cuatro cuadrantes por transecto dispuestos como la Figura 1 lo muestra. Parte del diseño experimental fue adaptado por Duchicela *et al.* (2016) basado en Rehm y Feeley (2013).

Etiquetado y toma de datos (crecimiento, reclutamiento y mortalidad)

Se siguió el protocolo de Duchicela *et al.* (2016). En cada cuadrante se reclutó mensualmente las plántulas leñosas que tuvieron 5 cm de altura como mínimo, realizando una señal a dicha altura con marcador de pintura y etiquetándolas con un código único. A partir de la señal se monitoreo mensualmente el crecimiento de las plántulas mediante dos medidas de diámetro perpendiculares una de la otra, en forma de cruz. Cada mes se registró las nuevas plántulas encontradas con su respectiva identificación, para el reclutamiento, la toma de datos del diámetro para el crecimiento; y las que habían muerto para la mortalidad. Se realizó el monitoreo de todas las plantas reclutadas desde noviembre de 2015 hasta junio de 2017.

Análisis de datos demográficos

Para calcular las tasas demográficas se utilizaron las fórmulas de Báez *et al.* (2015).

Tasa de crecimiento relativo:

$$Tc = \frac{\frac{(BA_1 - BA_r) - (BA_0 - BA_d)}{(BA_0 - BA_r)}}{t} \times 100$$

Donde BA_1 es el diámetro del último censo, BA_r es el diámetro al ser reclutada y BA_d es el diámetro del último censo antes de morir y BA_0 el diámetro en el primer censo

Tasa de mortalidad:

$$Tm = 1 - \left[1 - \frac{(N_0 - N_1)}{N_0}\right]^{\frac{1}{t}} \times 100$$

Donde N_0 es el número plántulas en el primer censo y N_1 es el número de plántulas en el último censo.

Tasa de reclutamiento:

$$Tr = 1 - \left[1 - \frac{N_r}{N_1}\right]^t \times 100$$

Donde N_r es el número de plántulas reclutadas desde el principio.

Tasa de recambio:

$$Trc = \frac{Tm + Tr}{2}$$

Análisis estadísticos

Las tasa de crecimiento y recambio se analizaron mediante un diseño completamente al azar (DCA) factorial 3 x 2. Los diferentes regímenes de uso del suelo (Bosque, Regeneración e Intervención) se utilizaron como primer factor; el segundo factor fue si las plántulas se encuentran fuera de la línea de bosque (LB) o dentro de ella. En el sitio “Bosque” se excluyeron los cuadrantes de 10 m fuera de la LB y en el sitio “Degradación” a los 2 metros dentro de la línea de bosque, al no presentar casos.

Para la mortalidad y reclutamiento se realizó una prueba no paramétrica de Kruskal Wallis al no poseer una distribución normal. Debido a la poca cantidad de muestras no se realizaron los análisis estadísticos para cada una de las distancias dentro de cada sitio sino solamente su representación gráfica para ver una posible tendencia.

Se realizaron Análisis de Coordenadas Principales (PCoA), y Distance based Redundancy Analysis (dbRDA). Debido a que se hicieron conteos de individuos de cada especie por cuadrante se utilizó el índice de similitud Bray-Curtis hasta del 60% debido a la gran diferencia entre cuadrantes. Además se realizó un análisis de porcentaje de similaridad

(SIMPER) con un índice de similitud Bray-Curtis hasta del 90% para ser más estrictos al momento de escoger las especies. A partir de las especies determinadas por el análisis SIMPER se compararon sus tasas demográficas en cada uno de los tratamientos. De esta manera podemos saber si las tasas demográficas se deben a las características típicas de las plántulas nativas de cada sitio. Los datos de riqueza fueron transformados a su raíz cuadrada para compensar la gran cantidad de datos nulos.

Datos medioambientales

Los datos de temperatura del aire se obtuvieron mediante un sensor Ibutton®, el cual almacena el resultado de las mediciones en su memoria interna. Estos sensores, de resolución de 2°C se configuraron para tomar la temperatura del aire (C°), en intervalos de 30 minutos. Se instalaron 16 botones, 8 en el Sitio Regeneración y 8 en el Sitio Degradación, en cada sitio se colocaron 2 sensores a cada una de las distancias con respecto a la LB, justo al lado de un cuadrante de monitoreo (Figura 1). Cada sensor se colocó dentro de un tubo de pvc tapado y con agujeros en las paredes para que recorra el aire, amarrado a un tubo de pvc a 10 cm del suelo.

Se instalaron 5 sensores de temperatura y humedad Onset HOBO en los extremos de los transectos (Figura 1), dos en el sitio Bosque (fuera y dentro), dos en el sitio Regeneración (fuera y dentro) y uno en el sitio Degradación (solo dentro), éstos fueron calibrados para registrar estas variables en un intervalo de 30 min. Estos sensores fueron puestos dentro de cajas protectoras de radiación y agua amarradas a un tubo pvc a 1 m del suelo. Ambos sensores fueron instalados desde el 10 de julio de 2017 hasta el 19 de octubre de 2017.

Se midió la radiación fotosintética activa (RFA) mediante un Sensor Quantum, desde las 10:00 hasta las 13:50, con intervalos de 10 min, en cada uno de los sitios, a tres distancias diferentes, 10 m dentro de la línea, 10 m fuera y justo en el límite de la LB. Esas mediciones se hicieron a lo largo de tres días seguidos, uno por cada localidad, y en las tres distancias al mismo tiempo.

Resultados

Tasas demográficas

La prueba de Análisis de Varianza (ANOVA) (Tabla 2, Figura 2) muestra diferencias significativas en la Tasa de crecimiento relativo ($p=0,011$) entre los cuadrantes dentro y fuera de la línea de bosque. Existe una clara tendencia de decrecimiento mientras el muestreo se aleja de la LB hacia el páramo (Figura 3). Además, no existen diferencias significativas entre los sitios, lo que sugiere que el crecimiento relativo de las plántulas no está determinado por el uso histórico del suelo en cada sitio. El sitio "Degradación" reporta la tasa de crecimiento relativo más alta (58,43%).

Se observaron diferencias significativas ($p = 0, 000$) (Tabla 3) en la tasa de mortalidad (T_m) entre los sitios con régimen de uso del suelo (RUS) diferente, el sitio "Bosque" mostró la mayor T_m (0%), seguido por el sitio "Regeneración", mientras que el sitio "Degradación" tiene la mayor mortalidad (100%) (Figura 4). Existen diferencias significativas ($p = 0, 018$) dentro y fuera de la LB del sitio "Bosque". Fuera del sitio "Bosque" la mortalidad parece ser menor, pero puede deberse al pequeño número de casos registrados. No hay una clara tendencia en la mortalidad (Figura 5) pero parece que dentro

de la LB la mortalidad es menor que fuera. En el sitio "Degradación" la T_m es mayor dentro que fuera.

No se encontraron diferencias significativas en la tasa de reclutamiento entre los distintos RUS ($p = 0,95$) o la posición con respecto a la LB ($p = 0,32$) (Tabla 4; Figura 6). El reclutamiento parece ser mayor dentro de la LB excepto en el sitio "Regeneración" que presenta el mayor reclutamiento fuera ($r=200\%$) (Figura 7).

La tasa de recambio (Trc) presenta diferencias significativas entre las historias de uso del suelo ($p = 0,23$) pero no entre la distancia con respecto a la LB ($p = 0,57$) (Tabla 5, Figura 8). El sitio "Bosque" presenta la menor Trc ($rc=0\%$), y el sitio "Regeneración" la mayor Trc (138%). La tendencia, excepto por el sitio de "Degradación", es que la comunidad sea más estable dentro de la LB que fuera (Figura 9).

Análisis de ordinación

Con una similitud del 40%, el análisis de PCoA (Tabla 6) agrupó a las parcelas en dos grupos: 1) las parcelas del sitio "Bosque" se juntaron con la parcela ubicada 10 m fuera de la LB del sitio "Degradación"; y 2) el resto de las parcelas del sitio "Degradación" se agrupó con las parcelas del sitio "Regeneración" (Figura 10). El primer eje (constituido por 19 variables) explica el 37,79% de la variación y el segundo el 20,95% de la variación (Tabla 7). Los análisis dbRDA demostraron que las especies que definen el primer grupo son *Monnina obtusifolia* (dbRDA1 = 0,74, dbRDA2 = -0,02), *Fuchsia ampliata* (dbRDA1 = 0,18, dbRDA2 = -0,40) y *Solanum nutans* (dbRDA1 = 0,30, dbRDA2 = -0,06). Las especies que definen el segundo grupo son *Pernettya postrata* (dbRDA1 = -0,15, dbRDA2 = 0,61), *Valeriana microphylla* (dbRDA1 = -0,38, dbRDA2 = -0,32) y *Escallonia*

myrtilloides (dbRDA1 = 0 dbRDA2 = -0,33) (Tabla 8, Figura 11). Las parcelas del sitio "Bosque" a 10 m fuera de la LB no se incluyeron en este análisis por no presentar ninguna plántulas.

El análisis SIMPER (Tabla 9) demostró que *Monnina obtusifolia* (62,15%), *Escallonia myrtilloides* (11,09%), *Pernettya postrata* (11,09%) y *Fuchsia ampliata* (7,84%) son las especies que diferencian al sitio "Bosque" de los demás; para el sitio "Regeneración" *Pernettya postrata* (39,13%), *Valeriana microphylla* (14,99%), *Hypericum laricifolium* (13,25%), *Calceolaria crenata* (11,7%), *Ageratina altissima* (11,26%); y para el sitio "Intervención" *Pernettya postrata* (59,79%) , *Baccharis padifolia* (20,11%), *Escallonia myrtilloides* (20,11%).

A partir de las especies determinadas en el análisis SIMPER se analizaron las tasas demográficas de cada sitio para cada una de las especies características. El análisis mostró que especies como *Escallonia myrtilloides*, *Fuchsia ampliata*, *Ageratina altissima* y *Pernettya postrata* tienen el mayor número de individuos muertos y reclutados a la vez (Figura 12).

Datos ambientales

La menor temperatura se registró fuera del sitio "Regeneración" (-3,91°C), la mayor temperatura en el interior del sitio "Regeneración" (41,71°C). El interior del sitio "Bosque" presentó el menor rango de temperatura (14,53°C), mientras que la mayor variación se observó en el interior del sitio "Regeneración" (45,63°C). La mayor diferencia entre fuera de la LB y dentro de esta presenta el sitio "Intervención" (0,41°C). La media de

temperatura dentro de la LB para los tres RUS es de 7,59 °C mientras que fuera es de 7,66°C (Tabla 10).

La menor humedad se registró al exterior del sitio “Regeneración” (21,53%), la mayor humedad registrada fue el 100% en todos los sitios, el rango de humedad más estrecho se encontró en el interior del sitio “Bosque” (65,09%) mientras que la más variable se detectó el interior del sitio “Regeneración” (78,47%). La mayor diferencia entre fuera de la LB y dentro presenta el sitio “Intervención” (6,61%). El sitio con la media de mayor humedad es el interior del sitio “Bosque” (92,04%), y el la media menor es el interior de “Regeneración” (77,64%). La media de humedad dentro de la LB para los tres RUS es de 85,46% mientras que fuera es de 82,49% (Tabla 11).

La radiación fotosintética activa RFA aumenta en los tres sitios a medida que salimos del interior de la LB (promedio 113,67 $\text{umol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) pasamos por el ecotono (250,63 $\text{umol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y avanzamos hacia el páramo (474,64 $\text{umol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). La cantidad de radiación cambió dependiendo el RUS y la forma de la LB. Dentro de la LB en el sitio “Bosque” se registró un RFA promedio de 30,25 $\text{umol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, el sitio “Degradación” 128,13 $\text{umol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y el sitio “Regeneración” 152,63 $\text{umol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La mayor diferencia en promedio con respecto al interior y exterior de la LB se registró en el sitio “Bosque” (508,63 $\text{umol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). El rango más amplio de RFA se encontró en el ecotono del sitio “Regeneración” (550 $\text{umol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Tabla 12).

Discusión

El estudio demostró que las distancias con respecto al límite superior de la línea de bosque (LSLB) están significativamente relacionadas con el crecimiento de las plántulas. Existen

varios factores ambientales que afectan a las plántulas dentro y fuera de la LB que podrían estar limitando el crecimiento; tradicionalmente la temperatura es el principal factor (Batllori *et al.* 2012, Körner 1998, Körner y Paulsen 2004); además, existen microclimas que se forman dentro y fuera de la LB que podrían influenciar en la dinámica. Dentro del bosque existe una menor radiación solar, un rango de temperatura más estrecho, mayor humedad y vientos menos fuertes, mientras que fuera, las condiciones de estos factores se invierten, y en el límite de la LB se presentan condiciones intermedias (Bendix y Rafiqpoor 2001, Chen *et al.* 1995, Gehlhausen *et al.* 2000). La suma de todos estos factores llegan a afectar a todas las tasas demográficas (Cierjacks *et al.* 2007). Si tomamos en cuenta nuestros resultados podemos ver que no existe una gran diferencia de las medias de temperatura (0,07°C) y de humedad (3,03 %) con respecto a las distancias de la LB. Harsch y Bader (2011) y Rehm y Feeley (2015) mencionan que la media anual de la temperatura no es el principal limitante del crecimiento sino los abruptos cambios de temperatura. El bosque resulta ser un amortiguador para los cambios de temperatura (Rehm y Feeley 2013; Goldstein *et al.* 1994), mientras que en el páramo ocurren cambios abruptos de temperatura como las heladas (Rehm y Feeley 2015). Esto coincide con nuestros resultados, el rango en el bosque puede ir de 1,64 a 16,18 °C mientras que en el páramo de -3,91 a 38,73 °C.

La locación que presenta el mayor crecimiento es el sitio “Degradación”. La razón es la gran cantidad de estrés que tiene el sitio. Bajo condiciones de estrés y disturbio, la competencia interespecífica disminuye y se promueve la facilitación (Bueno y Llambí 2015, Callaway *et al.* 2002, Poorter y Garnier 1999).

El régimen de uso del suelo demostró una mayor influencia en la tasa de mortalidad de las plántulas. Los lugares más disturbados presentaron una cobertura más abierta y las

plántulas tuvieron una gran exposición al sol. Bader *et al.* (2007) mencionan que la radiación limita la supervivencia de las plántulas. Otros factores, como la alta escorrentía en el sitio “Degradación” (Wesche *et al.* 2008) o la densa cobertura arbustiva en el sitio “Regeneración” que produce una gran cantidad de sombra a las plántulas debajo de los arbustos (de Souza y Válio 2001), pueden contribuir a la mortalidad en estas localidades.

Existen algunas excepciones en el estudio que podrían ser explicadas por la forma de la línea de bosque Harsch (2009). En el sitio “Regeneración” la LB es difusa, esta forma de LB promueve que la temperatura influya el crecimiento por lo que el crecimiento y reclutamiento sea mayor fuera de la LB debido al calentamiento global que promueve el ascenso de la LB. (Harsh y Bader 2011); mientras que el sitio “Degradación” presenta una mayor mortalidad dentro de la LB debido a la forma de isla de su LB que mantiene a los cuadrantes exteriores cerca de parches de bosque superiores en vez del páramo de pastizales lo que promueve el reclutamiento mientras que los cuadrantes interiores están atravesados por el camino vehicular lo que provoca un efecto de borde, alta mortalidad y bajo reclutamiento en las especies de bosque (López *et al.* 2014).

No se pudo apreciar una clara tendencia en el reclutamiento, quizá existen otros factores más relacionados como la capacidad de dispersión y supervivencia de las semillas (Rehm y Feeley 2013, Torres *et al.* 2008). Otros estudios muestran un mayor reclutamiento dentro de la línea de bosque que disminuye a medida que sale al páramo hasta los 10-20 m que desaparece por completo (Cierjacks *et al.* 2007, Cuevas 2000). Esto coincide con lo observado en el sitio “Bosque”. El sitio “Regeneración” y el sitio “Degradación” presentan arbustos y arbolitos fuera la LB que pueden estar funcionando como refugios para facilitar

el reclutamiento de las nuevas plántulas (Batllori *et al.* 2009, Bueno y Llambí 2015, Smith 1978,).

El sitio “Bosque” está compuesto por árboles de *Polylepis pauta* sin un mayor disturbio durante 30 años; los bosques de *Polylepis* poseen una mayor resistencia a los cambios de temperatura, baja mortalidad y reproducción sexual (Goldstein 1994; Rada *et al.* 2001), esto explicaría el bajo recambio en este sitio. El sitio “Degradación” sufre el mayor estrés y disturbio por lo que presenta un alto recambio al igual que el sitio “Regeneración” que se encuentra en procesos de recuperación. Aunque en el presente ya no existen actividades humanas como la quema, las prácticas pasadas pudieron modificar la composición de especies dejando solo arbustos y árboles de rápido crecimiento que al cesar la barrera antrópica presentan un alto reclutamiento y mortalidad (Matson y Bart 2013).

El disturbio antrópico además de afectar a las tasas demográficas (Cierjarcks 2007; Cierjarcks *et al.* 2008; Sarmiento y Frolich 2002; Torres *et al.* 2008) puede afectar la composición de especies provocando que plantas leñosas típicas del páramo abierto se establezcan dentro de la LB (González *et al.* 2011), como es el caso de *Hesperomeles obtusifolia* y *Baccharis padifolia* que se encontraron en el sitio “Degradación”. El disturbio histórico y actual en el sitio “Regeneración” y “Degredación” propician el desarrollo de especies resistentes a la radiación, de sucesión temprana o media que presentan un alto crecimiento, mortalidad y reclutamiento (de Souza y Válio 2001; Kremsater y Bunnell 1999). Por lo tanto, en sitios de mayor disturbio antrópico y condiciones climáticas más fuertes encontramos especies pioneras y de sucesión secundaria inicial (Barbosa, 2001) como *Monnina crassifolia*, *Pernettya prostrata*, *Achyrocline alata*, *Hypericum laricifolium*, *Baccharis padifolia*, *Escallonia myrtilloides*, *Fuchsia ampliata* y *Solanum nutans* (Tabla

13), que debido a su rápido crecimiento y alta regeneración (mortalidad y reclutamiento) pueden establecerse en estos lugares. Esto en contraste con especies propias del interior del sitio “Bosque”, como *Oreopanax seemannianus* y *Gynoxys acostae* que presentan un recambio más bajo al estar en un sitio de factores climáticos más estables.

Como se puede ver no existe un factor principal que influya la dinámica de las plántulas en la LB, más bien depende de las interacciones bióticas y abióticas de cada sitio, esto coincide con el estudio de (Malanson *et al.* 2011) que menciona necesario el desarrollo de investigaciones más inclusivas de todos los factores pertenecientes a una LB en particular para desarrollar un análisis estadístico a manera de jerarquizarlos. A pesar de esto, no se puede negar el efecto negativo de la actividad humana y la lejanía a la línea de bosque, sobre la dinámica de las plántulas leñosas, disminuyendo el reclutamiento y crecimiento mientras aumenta la mortalidad, además de alterar la composición de especies, permitiendo que especies pioneras y de sucesión primaria propias del páramo abierto, se acentúen dentro de la línea de bosque volviéndose especie abundantes en él.

Conclusiones

Nuestro estudio demostró efectivamente que en lugares donde el régimen de uso del suelo es mayor, la mortalidad de las plántulas leñosas aumenta mientras que a medida que se alejan de la línea de bosque, hacia el páramo, el crecimiento de las plántulas disminuye. Esto a su vez, determina la composición de especies; las especies de primeras etapas de sucesión poseen una alta tasa de mortalidad, reclutamiento y crecimiento; y son estas plántulas las que encontramos bajo las condiciones antes mencionadas, mientras que en sitios sin disturbio dentro de la línea de bosque encontramos plantas de sucesión secundaria

que poseen tasas demográficas menores. Todo esto nos demuestra como la actividad humana y el avance de los pastizales puede afectar drásticamente la dinámica de plántulas leñosas y la composición de especies de la línea de bosque.

Agradecimientos

Se agradece a las dos instituciones principales que colaboraron para el desarrollo de este estudio. CONDESAN por el apoyo financiero y al Herbario QCA de la PUCE por el uso de las instalaciones. Del CONDESAN se le agradece especialmente a Manuel Peralvo y Esteban Pinto. Del Herbario QCA agradecemos principalmente a Daniela Cevallos y Álvaro Pérez. Además, un agradecimiento especial a todas las personas que ayudaron en el trabajo de campo: Nicolás Zapata, Andrea Fernández, Milena Castro, Manuela Ormaza, Camila García, Stefanía Tapia, Ignacio Pacheco y Melissa Herrera.

Notas de los Contribuyentes

Edison Salazar es un estudiante de último nivel de Ciencias Biológicas de la PUCE. Actualmente trabaja como Consultor externo para el CONDESAN y ha trabajado en la base de datos del HQCA. Sus áreas de interés son la ecología y diversidad de plantas de páramo y bosque alto andino.

Francisco Cuesta se graduó en Manejo de Recursos Naturales en la USFQ. Obtuvo su Maestría en Ecología Tropical en la Universidad de Ámsterdam y su doctorado en la misma universidad. Trabaja activamente como coordinador del área de biodiversidad de

CONDESAN. Sus áreas de interés son los patrones de diversidad y biogeográfica en los ecosistemas tropicales de montaña, y la ecología de las comunidades andinas.

Sisimac Duchicela estudió su licenciatura en Ciencias Biológicas en la PUCE y su maestría en Ciencias, Recursos Naturales y Medio Ambiente en la Universidad de Michigan. Ha sido pasante en la Asociación para la Conservación para la Amazonía, consultor para el Programa para la Preservación de Áreas Naturales y actualmente trabaja como consultora botánica en CONDESAN. Sus intereses están en la ecología y dinámica de los bosques andinos y páramo.

Katya Romoleroux es docente e investigadora de la Escuela de Ciencias Biológicas de la PUCE y directora del Herbario QCA, obtuvo su PhD. En la Universidad de Aarhus, Dinamarca y su Postdoctorado en la Universidad Ludwig Maximilian de Munich, Alemania. Su área de interés es la botánica sistemática de bosques alto-andinos.

Referencias

Bader, M. Y., van Geloof, I., & Rietkerk, M. (2007). High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant Ecology*, 191(1), 33-45.

Báez, S., Malizia, A., Carilla, J., Blundo, C., Aguilar, M., Aguirre, N. & Farfán-Ríos, W. (2015). Large-scale patterns of turnover and basal area change in Andean forests. *PloS one*, 10 (5), e0126594

Batllori, E., Camarero, J. J., Ninot, J. M., & Gutiérrez, E. (2009). Seedling recruitment, survival and facilitation in alpine *Pinus uncinata* tree line ecotones. Implications and potential responses to climate warming. *Global Ecology and Biogeography*, 18 (4), 460-472.

Batllori, E., Camarero, J. J., Ninot, & Gutiérrez, E. (2012). Climatic drivers of tree growth and recent recruitment at the Pyrenean alpine tree line ecotone. In *Ecotones Between Forest and Grassland* (pp. 247-269). Springer New York.

Bendix, J., & Rafiqpoor, M. D. (2001). Studies on the Thermal Conditions of Soils at the Upper Tree Line in the Páramo of Papallacta: (Eastern Cordillera of Ecuador)(Studien der thermischen Bedingungen der Böden an der oberen Waldgrenze des Páramo de Papallacta (Östkordillere Ecuador). *Erdkunde*, 257-276.

Bueno, A., & Llambí, L. D. (2015). Facilitation and edge effects influence vegetation regeneration in old-fields at the tropical Andean forest line. *Applied vegetation science*, 18(4), 613-623.

Calderón M. , Pinto E. , Cuesta F. , Romero H. & Pinto J. (2013) Línea base de contenidos de carbono en la reserva Yanacocha, Quito-Ecuador. Disponible online: <http://www.condesan.org/portal/sites/default/files/publicaciones/archivos/kbfqjtlrwl6gmfdy9ubpyvrplcxa18ptjd4xjumgrdsge94psktljlgon6mwc9dg.pdf>. Visitado en: Julio, 15, 2016

Callaway, R. M., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet, R., & Armas, C.

(2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417(6891), 844-848.

Chen, J., Franklin, J. F., & Spies, T. A. (1995). Growing-season microclimatic gradients from

clearcut edges into old-growth douglas-fir forests. *Ecological Applications*, 5(1), 74-86.

Cierjacks, A., Iglesias, J. E., Wesche, K., & Hensen, I. (2007). 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.

Cierjacks, A., Rühr, N. K., Wesche, K., & Hensen, I. (2008). Effects of altitude and livestock on the

regeneration of two tree line forming *Polylepis* species in Ecuador. *Plant Ecology*, 194(2), 207-221.

Cierjacks, A., Wesche, K., & Hensen, I. (2007). Potential lateral expansion of *Polylepis* forest

fragments in central Ecuador. *Forest Ecology and Management*, 242(2), 477-486.

Cuevas, J. G. (2000). Tree recruitment at the *Nothofagus pumilio* alpine timberline in Tierra del

Fuego, Chile. *Journal of Ecology*, 88(5), 840-855.

de Souza, R. P., & Válio, I. F. M. (2001). Seed size, seed germination, and seedling survival of

Brazilian tropical tree species differing in successional status. *Biotropica*, 33(3), 447-457.

Duchicela, S., Cuesta, F., Salazar, E., Pinto, E., & Peralvo, M. (2016). Reporte: Línea Base, Dinámica de la Línea Superior de Bosque en Tres Sitios de la Reserva Yanacocha, Ecuador. Consorcio para el Desarrollo Sostenible de la Ecoregión Andina (CONDESAN) & Herbario la Universidad Católica de Quito (HQCA).

Feeley, K. J., & Silman, M. R. (2010). Land-use and climate change effects on population size and extinction risk of Andean plants. *Global Change Biology*, *16*(12), 3215-3222.

Gehlhausen, S. M., Schwartz, M. W., & Augspurger, C. K. (2000). Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology*, *147*(1), 21-35.

Goldstein, G., Meinzer, F. C., & Rada, F. (1994). Environmental biology of a tropical treeline species, *Polylepis sericea*. *Tropical alpine environments*, 129-149.

González, W. Y., Llambí, L. D., Smith, J. K., & Gámez, L. E. (2011). Dinámica sucesional del componente arbóreo en la zona de transición bosque-Páramo en Los Andes Tropicales. *Ecotrópicos*, *24*(1), 60-79.

Harsch, M. A., & Bader, M. Y. (2011). Treeline form—a potential key to understanding treeline dynamics. *Global Ecology and Biogeography*, *20*(4), 582-596.

Harsch, M. A., Hulme, P. E., McGlone, M. S., & Duncan, R. P. (2009). Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology letters*, 12(10), 1040-1049.

Hoch, G., & Körner, C. (2003). The carbon charging of pines at the climatic treeline: a global comparison. *Oecologia*, 135(1), 10-21.

Hoch, G., & Körner, C. (2005). Growth, demography and carbon relations of *Polylepis* trees at the world's highest treeline. *Functional Ecology*, 19(6), 941-951.

Hofstede, R., Coppus, R., Vásconez, P. M., Segarra, P., Wolf, J., & Sevink, J. (2002). El estado de conservación de los páramos de pajonal en el Ecuador. *Ecotropicos*, 15(1), 3-18.

Körner, C. (1998). A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115(4), 445-459.

Körner, C., & Paulsen, J. (2004). A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of biogeography*, 31(5), 713-732.

Kremsater, L., & Bunnell, F. L. (1999). Edge effects: theory, evidence and implications to management of western North American forests. *Forest fragmentation: Wildlife and management implications*, 117-53.

Matson, E., & Bart, D. (2013). Interactions among fire legacies, grazing and topography predict shrub encroachment in post-agricultural páramo. *Landscape ecology*, 28(9), 1829-1840.

Malanson, G. P., Resler, L. M., Bader, M. Y., Holtmeier, F. K., Butler, D. R., Weiss, D. J., & Fagre, D. B. (2011). Mountain treelines: a roadmap for research orientation. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 43(2), 167-177.

Lægaard, S. (1992). Influence of fire in the grass páramo vegetation of Ecuador. *Páramo: an Andean ecosystem under human influence*, 151-170.

Llambí, L. D. (2015). Estructura, diversidad y dinámica de la vegetación en el ecotono bosque-páramo: revisión de la evidencia en la cordillera de Mérida. *Acta Biológica Colombiana*, 20(3), 5.

López, P. P., Barrera, F. L., Oliva, F. G., Reyes, P. C., & Rodríguez, A. G. (2014). Procesos de regeneración natural en bosques de encinos: factores facilitadores y limitantes. *Biológicas Revista de la DES Ciencias Biológico Agropecuarias Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo*, 18-24.

Navarrete, L. (2010). Where to find birds in Ecuador. Disponible online: <http://birdsinecuador.com/en/>. Visitado en: Julio, 15, 2016.

Poorter, H., & Garnier, E. (1999). Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. *Handbook of functional plant ecology*, 20, 81-120.

Rada, F., García-Núñez, C., Boero, C., Gallardo, M., Hilal, M., Gonzalez, J., & Azocar, A. (2001). Low-temperature resistance in *Polylepis tarapacana*, a tree growing at the highest altitudes in the world. *Plant, Cell & Environment*, 24(3), 377-381.

Rehm, E. M., & Feeley, K. J. (2013). Forest patches and the upward migration of timberline in the southern Peruvian Andes. *Forest Ecology and Management*, 305, 204-211.

Rehm, E. M., & Feeley, K. J. (2015). Freezing temperatures as a limit to forest recruitment above tropical Andean treelines. *Ecology*, 96(7), 1856-1865.

Rehm, E. M., & Feeley, K. J. (2015). The inability of tropical cloud forest species to invade grasslands above treeline during climate change: potential explanations and consequences. *Ecography*, 38(12), 1167-1175.

Rehm, E., & Feeley, K. J. (2016). Many species risk mountain top extinction long before they reach the top. *Frontiers of Biogeography*, 8(1).

Sarmiento, F. O., & Frolich, L. M. (2002). Andean cloud forest tree lines: naturalness, agriculture and the human dimension. *Mountain Research and Development*, 22(3), 278-287.

Sarmiento, L., & Llambí, L. D. (2011). Regeneración del páramo después de un disturbio agrícola: síntesis de dos décadas de investigaciones en sistemas con descansos largos de la Cordillera de Mérida. *La restauración ecológica en Venezuela: fundamentos y experiencias*. Caracas: Instituto Venezolano de Investigación Científica.

Smith, A. P. (1978). Establishment of seedlings of *Polylepis sericea* in the páramo (alpine) zone of the Venezuelan Andes. *Bartonia*, (45), 11-14.

Torres, R. C., Renison, D., Hensen, I., Suarez, R., & Enrico, L. (2008). *Polylepis australis*' regeneration niche in relation to seed dispersal, site characteristics and livestock density. *Forest Ecology and Management*, 254(2), 255-260.

Urrutia, R., & Vuille, M. (2009). Climate change projections for the tropical Andes using a regional climate model: Temperature and precipitation simulations for the end of the 21st century. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 114(D2).

Wiley, E., & Helliker, B. (2012). A re-evaluation of carbon storage in trees lends greater support for carbon limitation to growth. *New Phytologist*, 195(2), 285-289.

Wesche, K., Cierjacks, A., Assefa, Y., Wagner, S., Fetene, M., & Hensen, I. (2008). Recruitment of trees at tropical alpine treelines: *Erica* in Africa versus *Polylepis* in South America. *Plant Ecology & Diversity*, 1(1), 35-46.

Tablas

Tabla 1. Descripción de los sitios estudiados

Sitio	Historia de uso	Forma de la línea de bosque (Harsh & Bader, 2017)	Especies representativas	Long	Lat	Elevación (m)	Pendiente (°)
Bosque	Sin gran actividad humana	Abrupta	<i>Polylepis pauta</i> Hieron. <i>Gynoxys acostae</i> Cuatrec. <i>Baccharis padifolia</i> Hieron. <i>Monnina crassifolia</i> (Bonpl.) Kunth <i>Miconia latifolia</i> (D. Don) Naudin	-0.1347040	-78.58400	3888	30.4
Regeneración	Pastoreo y agricultura con 20 años de recuperación	Difusa	<i>Hypericum laricifolium</i> Juss. <i>Pernettya prostrata</i> (Cav.) DC. <i>Escallonia myrtilloides</i> L. f. <i>Lupinus pubescens</i> Benth. <i>Hesperomeles obtusifolia</i> (Pers.) Lindl.	-0.1208080	-78.57760	3827	26.2
Degradación	Quemas y pastoreo extensos y resientes con un camino vehicular actual	Islas parches y dedos de bosque	<i>Fuchsia ampliata</i> Benth. <i>Baccharis padifolia</i> Hieron. <i>Pernettya prostrata</i> (Cav.) DC. <i>Escallonia myrtilloides</i> L. f. <i>Hesperomeles obtusifolia</i> (Pers.) Lindl.	-0.1212320	-78.58340	3848	19.5

Tabla 2. *Prueba de Análisis de Varianza (ANOVA) de la tasa relativa de crecimiento.* Contraste de los cuadrantes fuera de la línea de bosque (LB) y dentro de la LB para cada uno de los sitios con diferentes régimen de uso del suelo (RUS). No existen diferencias significativas entre los diferentes RUS, sin embargo si hay diferencias significativas entre los cuadrantes fuera y dentro de la línea de bosque ($p < 0,05^*$; $p < 0,01^{**}$).

Fuente	Suma de cuadrados (IV)	g.l.	Sig.
RUS	202,405	2	0,721
Posición con respecto al LB	2286,324	1	,011**
Sitio * Posición	67,243	2	0,896
Error	7940,477	26	
Sitio Bosque	1621,314	1	0,039*
Error	2496,014	9	
Sitio Regeneración	580,252	1	0,011*
Error	348,498	7	
Sitio Degradación	8572,369	1	0,015*
Error	2795,793	6	

Tabla 3. *Prueba de Kruskal Wallis de la Tasa de mortalidad.* No hay diferencias significativas entre los cuadrantes fuera y dentro de la línea de bosque (LB) pero si en los diferentes regímenes de uso de suelo ($p < 0,05^*$; $p < 0,01^{**}$).

Fuente	Chi-Cuadrado	g.l.	Sig.
RUS	21,951	2	0,000**
Posición con respecto a LB	0,294	1	0,588
Sitio Bosque	5,581	1	0,018*
Sitio Regeneración	0,789	1	0,374
Sitio Degradación	0,337	1	0,561

Tabla 4 *Prueba de Kruskal Wallis de la Tasa de reclutamiento (Trc)*. No hay diferencias significativas entre los cuadrantes fuera y dentro de la línea de bosque (LB) ni entre los sitios con diferentes regímenes de uso del suelo.

Fuente	Chi-Cuadrado	g.l.	Sig.
RUS	0,085	2	0,959
Posición con respecto LB	0,978	1	0,323
Sitio Bosque	3,509	1	0,061
Sitio Regeneración	0,029	1	0,866
Sitio Degradación	0,034	1	0,853

Tabla 5 *Prueba de ANOVA de la Trc*. No hay diferencias significativas entre los cuadrantes fuera y dentro de la línea de bosque (LB) pero si en los diferentes regímenes de uso de suelo ($p < 0,05^*$; $p < 0,01^{**}$).

Fuente	Suma de cuadrados (IV)	gl	Sig.
RUS	8408,114	2	0,023*
Posición con respecto al LB	304,630	1	0,578
Sitio * Posición	1853,587	2	0,394
Error	24978,921	26	
Sitio Bosque	1086,169	1	0,327
Error	10229,745	10	
Sitio Regeneración	602,260	1	0,435
Error	9118,490	10	
Sitio Degradación	391,611	1	0,542
Error	5630,686	6	

Tabla 6 Análisis *PCoA* de los cuadrantes de distinto regímenes de uso del suelo y distancia con respecto a la línea de bosque Los resultados del *PCoA* está basado en la composición de especies. La letra B representa el sitio “Bosque”, R, “Regeneración” y D, “Degradación”. El número expresa la distancia con respecto a la LB. El número 2 está a 10 m dentro la LB, el número 1, 2 m dentro, el número 3, 2 m fuera de la LB y el número 4, 10 m fuera.

PCoA Score de Coordenadas		
Muestra	Eje 1	Eje 2
B2	39,408	-3,9886
B1	26,688	4,9036
B3	59,873	-14,211
B2	-29,177	10,535
R1	-28,13	13,372
R3	-24,206	-16,306
R4	-27,49	25,913
D2	1,9327	42,167
D1	-29,746	-47,138
D3	-13,579	-20,186
D4	24,424	4,9393

Tabla 7 Variación explicada por cada uno de los ejes (*PCoA*, *dbRDA*) Los dos ejes explican el 58,24 % de la variación entre los distintos grupos.

Eje	Individual % variación explicada	Acumulado % variación explicada
1	37,29	37,29
2	20,95	58,24
3	17,03	75,27
4	11,65	86,92
5	6,56	93,48

Tabla 8 *Relación entre las coordenadas de los ejes del dbRDA y las diferentes especies.*

Variable	dbRDA1	dbRDA2
<i>Acaena elongata</i> L.	-0,015	0,071
<i>Ageratina altissima</i> (L.) R.M. King & H. Rob.	-0,13	0,158
<i>Achyrocline alata</i> (Kunth) DC.	-0,06	0,072
<i>Baccharis padifolia</i> Hieron.	-0,179	-0,156
<i>Calceolaria crenata</i> Lam.	-0,146	0,081
<i>Calceolaria ericoides</i> Vahl	-0,177	0,214
<i>Escallonia myrtilloides</i> L. f.	0	-0,325
<i>Fuchsia ampliata</i> Benth.	0,184	0,406
<i>Gynoxys acostae</i> Cuatrec.	0,134	0,04
<i>Hesperomeles obtusifolia</i> (Pers.) Lindl.	-0,042	-0,128
<i>Hypericum laricifolium</i> Juss.	-0,13	0,249
<i>Miconia latifolia</i> (D. Don) Naudin	0,073	0,012
<i>Monnina crassifolia</i> (Bonpl.) Kunth	0,738	-0,023
<i>Oreopanax seemannianus</i> Marchal	0,104	-0,001
<i>Pernettya prostrata</i> (Cav.) DC.	-0,148	0,61
<i>Rubus coriaceous</i> Poir.	0,046	-0,103
<i>Solanum nutans</i> Ruiz & Pav.	0,302	-0,057
<i>Vaccinium floribundum</i> Kunth	0	0,221
<i>Valeriana microphylla</i> Kunth	-0,384	-0,319

Tabla 9 *Análisis SIMPER de la composición de especies en cada sitio de estudio*

Sitio "Bosque"					
Porcentaje de Similaridad 18,57					
Especies	Av.Abund	Av.Sim	Sim/SD	Contrib%	Acum.%
<i>Monnina crassifolia</i>	1,78	11,54	0,86	62,15	62,15
<i>Escallonia myrtilloides</i>	0,71	2,06	0,41	11,09	73,24
<i>Pernettya prostrata</i>	0,85	2,06	0,41	11,09	84,32
<i>Fuchsia ampliata</i>	0,75	1,46	0,41	7,84	92,16
Sitio "Regeneración"					
Porcentaje de Similaridad: 53,27					
Especies	Av.Abund	Av.Sim	Sim/SD	Contrib%	Cum.%
<i>Pernettya prostrata</i>	1,87	20,85	10,79	39,13	39,13
<i>Valeriana microphylla</i>	1,37	7,99	0,91	14,99	54,12
<i>Hypericum laricifolium</i>	1,04	7,06	0,89	13,25	67,37
<i>Calceolaria crenata</i>	0,75	6,23	0,91	11,7	79,07
<i>Ageratina altissima</i>	1,5	6	0,91	11,26	90,33
Sitio "Degradación"					
Porcentaje de Similaridad: 20,35					
Especies	Av.Abund	Av.Sim	Sim/SD	Contrib%	Cum.%
<i>Pernettya prostrata</i>	1,51	12,17	0,89	59,79	59,79
<i>Baccharis padifolia</i>	0,5	4,09	0,41	20,11	79,89
<i>Escallonia myrtilloides</i>	0,5	4,09	0,41	20,11	100

Tabla 10. *Estadísticos descriptivos de la temperatura y humedad.* Estadísticos descriptivos de datos ambientales, temperatura y humedad para cada tipo de uso del suelo y posición con respecto a la LB. Fuera del sitio “Degradación” no se pudo tomar datos de humedad por falta de equipos. Además se presume que los estadísticos serían muy parecidos al exterior del sitio “Regeneración”.

Lugar	Estadístico	Temperatura °C	Humedad (%)
Exterior “Bosque”	Media	6,2628	86,6572
	N	2422	2422
	Desviación estándar	4,08638	15,14578
	Mínimo	-1,27	22,33
	Máximo	23,69	100,00
	Rango	24,96	77,67
	Varianza	16,698	229,395
Interior “Bosque”	Media	6,0754	92,0429
	N	2422	2422
	Desviación estándar	2,33387	9,89313
	Mínimo	1,64	34,91
	Máximo	16,18	100,00
	Rango	14,53	65,09
	Varianza	5,447	97,874
Interior” Regeneración”	Media	9,1711	77,6446
	N	12120	2425
	Desviación estándar	7,57599	16,94805
	Mínimo	-3,91	21,53
	Máximo	41,71	100,00
	Rango	45,63	78,47
	Varianza	57,396	287,237
Exterior “Regeneración”	Media	8,8064	78,3738
	N	12123	2428
	Desviación estándar	7,0464	15,61327
	Mínimo	-3,91	24,17
	Máximo	38,73	100,00
	Rango	42,64	75,83

Tabla 10. *Estadísticos descriptivos de la temperatura y humedad.*

	Varianza	49,652	243,774
Interior "Degradación"	Media	7,5213	86,7077
	N	9693	2426
	Desviación estándar	5,82946	14,21451
	Mínimo	-1,95	24,47
	Máximo	33,70	100,00
	Rango	35,65	75,53
	Varianza	33,983	202,052
Exterior "Degradación"	Media	7,9340	
	N	9688	
	Desviación estándar	6,58544	
	Mínimo	-2,95	
	Máximo	34,88	
	Rango	37,83	
	Varianza	43,368	

Tabla 11. *Estadísticos descriptivos de la Radiación Fotosintética Activa para cada tipo de uso del suelo y posición con respecto a la LB.*

Posición	Media	N	Desviación std.	Mínimo	Máximo	Rango	Varianza
Dentro Sitio "Bosque"	30,2500	24	17,71084	9,00	99,00	90,00	313,674
Dentro Sitio "Degradación"	128,1250	24	78,82028	37,00	297,00	260,00	6212,636
Dentro Sitio "Regeneración"	152,6250	24	129,32326	25,00	575,00	550,00	16724,505
Ecotono Sitio "Bosque"	154,8333	24	149,92075	46,00	830,00	784,00	22476,232
Ecotono Sitio "Degradación"	386,1250	24	229,43149	124,00	959,00	835,00	52638,810
Ecotono Sitio "Regeneración"	210,9167	24	398,26623	26,00	1999,00	1973,00	158615,993
Fuera Sitio "Bosque"	583,5833	24	348,04072	178,00	1999,00	1821,00	121132,341
Fuera Sitio "Degradación"	492,3750	24	306,28089	151,00	1208,00	1057,00	93807,984
Fuera Sitio "Regeneración"	347,9583	24	392,07114	53,00	1999,00	1946,00	153719,781

Tabla 12 *Estados de sucesión de las especies identificadas en los cuadrantes de monitoreo según su estado de sucesión tomando en cuenta las características mencionadas por Barbosa, 2001.*

Especie	Ciclo de vida (años)	Necesidad de luz	Velocidad de crecimiento	Densidad de madera	Producción de semillas	Altura final (m)	Tipo de sucesión
<i>Acaena elongata</i>	Corto hasta 15	Pleno sol	Muy rápido	Muy liviana	Pequeñas en gran cantidad	<12	Pionera
<i>Ageratina altissima</i>	Corto hasta 15	Pleno sol	Muy rápido	Muy liviana	Pequeñas en gran cantidad	<12	Pionera
<i>Achyrocline alata</i>	Corto hasta 15	Pleno sol	Muy rápido	Muy liviana	Pequeñas en gran cantidad	< 12	Pionera
<i>Baccharis padifolia</i>	Medio largo (30-80)	Variable	Rápido	Leve	Pequeñas en gran cantidad	< 12	Secundaria inicial
<i>Calceolaria crenata</i>	Corto hasta 15 años	Pleno sol	Muy rápido	Muy liviana	Pequeñas en gran cantidad	<12	Pionera
<i>Calceolaria ericoides</i>	Corto hasta 15 años	Pleno sol	Muy rápido	Muy liviana	Pequeñas en gran cantidad	<12	Pionera
<i>Escallonia myrtilloides</i>	Medio largo (30-80)	Variable	Rápido	Leve	Pequeñas en gran cantidad	< 12	Secundaria inicial
<i>Fuchsia ampliata</i>	Medio largo (30-80)	Variable	Rápido	Leve	Pequeñas en gran cantidad	<12	Secundaria inicial
<i>Gynoxys acostae</i>	Medio largo (30-80)	Variable	Variable	Intermedia/variable	Pequeñas en gran cantidad	<12	Secundaria tardía
<i>Hesperomeles obtusifolia</i>	Medio largo (30-80)	Variable	Variable	Intermedia/variable	Grandes y en menor cantidad	<12	Secundaria inicial
<i>Hypericum laricifolium</i>	Corto (16-30)	Variable	Rápido	Leve	Pequeñas en gran cantidad	<12	Secundaria inicial
<i>Miconia latifolia</i>	Corto (16-30)	Variable	Rápido	Leve	Pequeñas en gran cantidad	<12	Secundaria inicial
<i>Monnina crassifolia</i>	Corto (16-30)	Variable	Rápido	Leve	Grandes y en menor cantidad	<12	Secundaria inicial
<i>Oreopanax seemannianus</i>	Medio largo (30-80)	Sombra en la fase inicial	Lento	Pesada	Grandes y en menor cantidad	13- 20	Clímax
<i>Pernettya prostrata</i>	Corto (16-30)	Variable	Rápido	Leve	Pequeñas en gran cantidad	<12	Secundaria inicial
<i>Rubus coriaceus</i>	Corto hasta (15 años)	Variable	Muy rápido	Muy liviana	Pequeñas en gran cantidad	<12	Pionera
<i>Solanum nutans</i>	Corto (16-30)	Variable	Rápido	Leve	Pequeñas en gran cantidad	<12	Secundaria inicial
<i>Vaccinium floribundum</i>	Corto (16-30)	Variable	Rápido	Leve	Pequeñas en gran cantidad	<12	Secundaria inicial
<i>Valeriana microphylla</i>	Corto hasta 15	Pleno sol	Muy rápido	Muy liviana	Pequeñas en gran cantidad	<12	Pionera

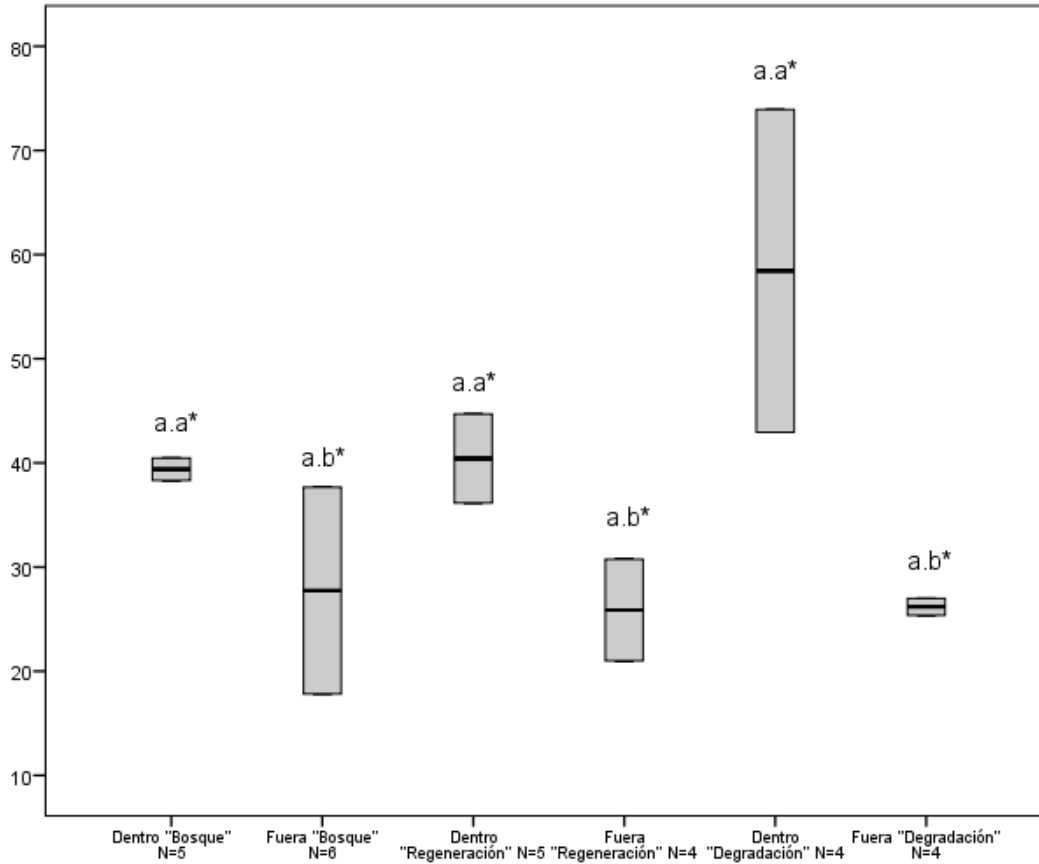


Figura 2. *Tasa de crecimiento relativo*. Tc relativo (%) durante 18 meses (Nov 2015 – Jun 2017) de continuo monitoreo. Las letras distintas indican diferencias significativas (* = $p < 0,05$) según la prueba de ANOVA. La primera letra representa la comparación entre los tres regímenes de uso del suelo y la segunda letra representa diferencias entre la posición con respecto a la línea de bosque dentro de cada grupo. N es el número de muestras.

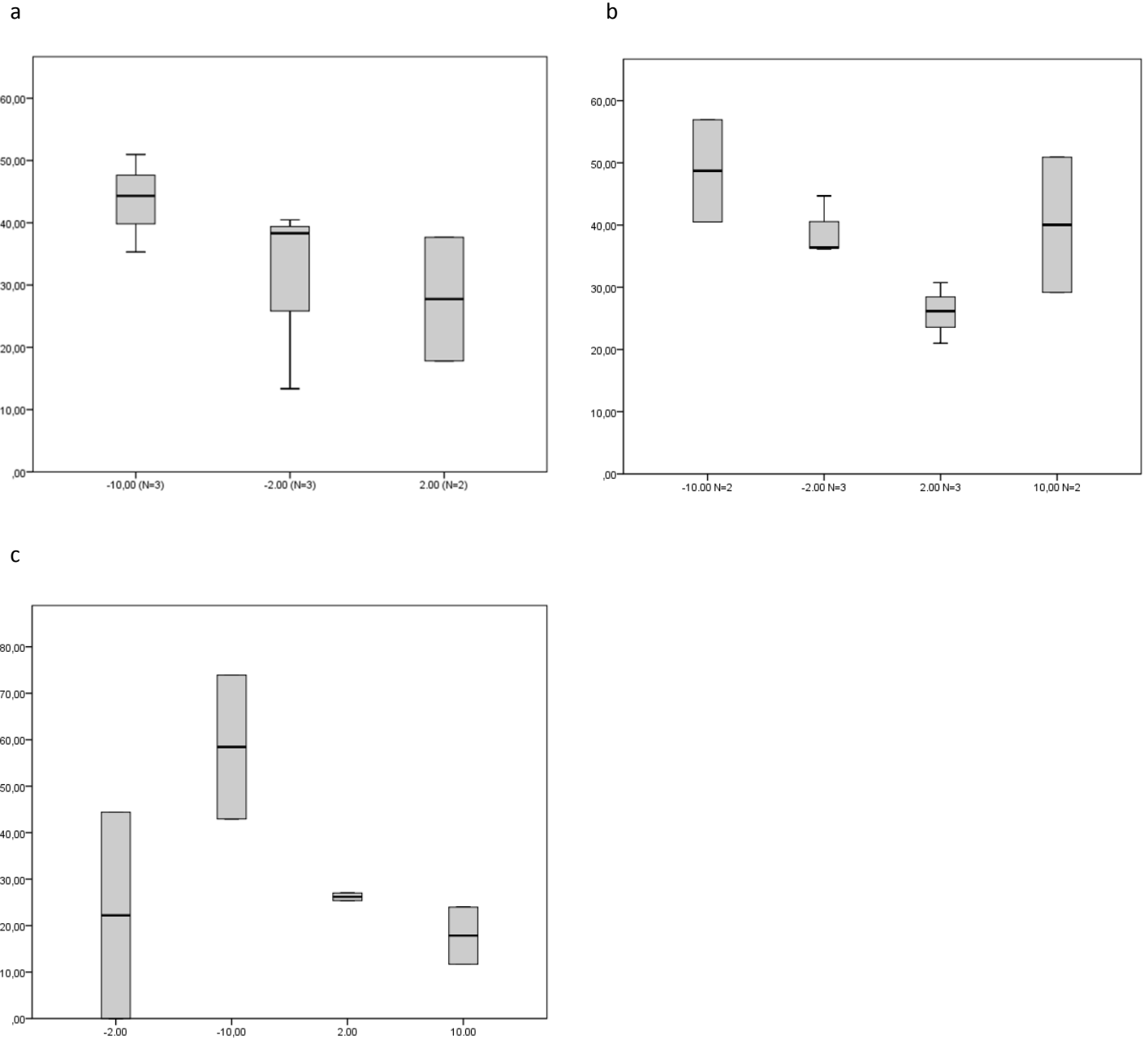


Figura 3. Tasa de crecimiento relativo para cada régimen de uso de suelo distinto y distancia con respecto a la LB. En el eje de las x están las diferentes distancias con respecto a la LB (m), los números negativos representan a los cuadrantes dentro de la LB y los positivos fuera. El eje y muestra la Tc relativo (%). a) son los cuadrantes en el sitio “Bosque”, b) “Regeneración” y c) “Degradación”.

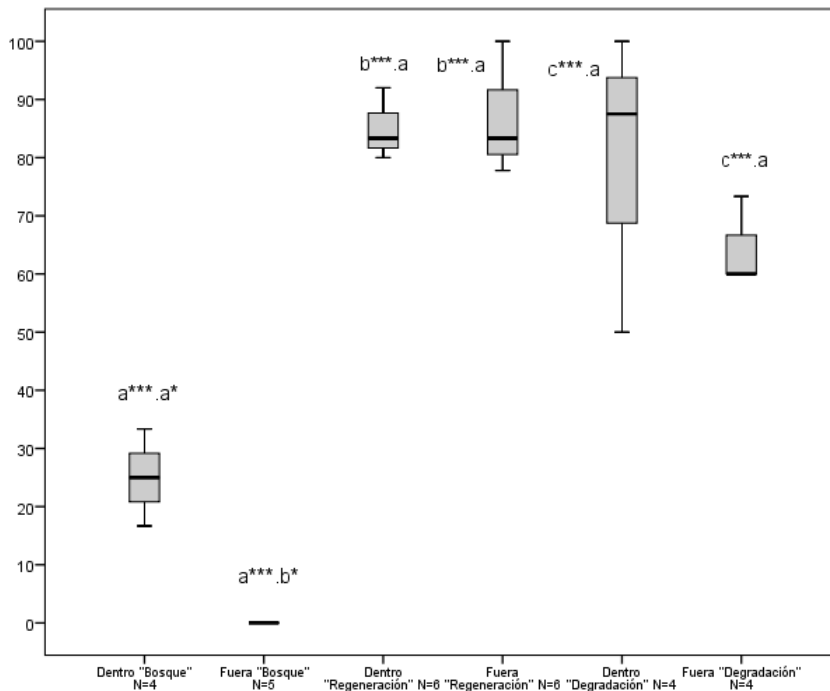


Figura 4. Tasa de mortalidad T_m (%) durante 18 meses (Nov 2015 – Jun 2017) de continuo monitoreo. Las letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba de Kruskal Wallis. La primera letra representa la comparación entre los tres regímenes de uso del suelo y la segunda letra representa diferencias entre la posición con respecto a la línea de bosque dentro de cada grupo. Un asterisco representa $p < 0,05$, dos asteriscos $p < 0,01$, tres asteriscos $p < 0,00$. N es el número de muestras.

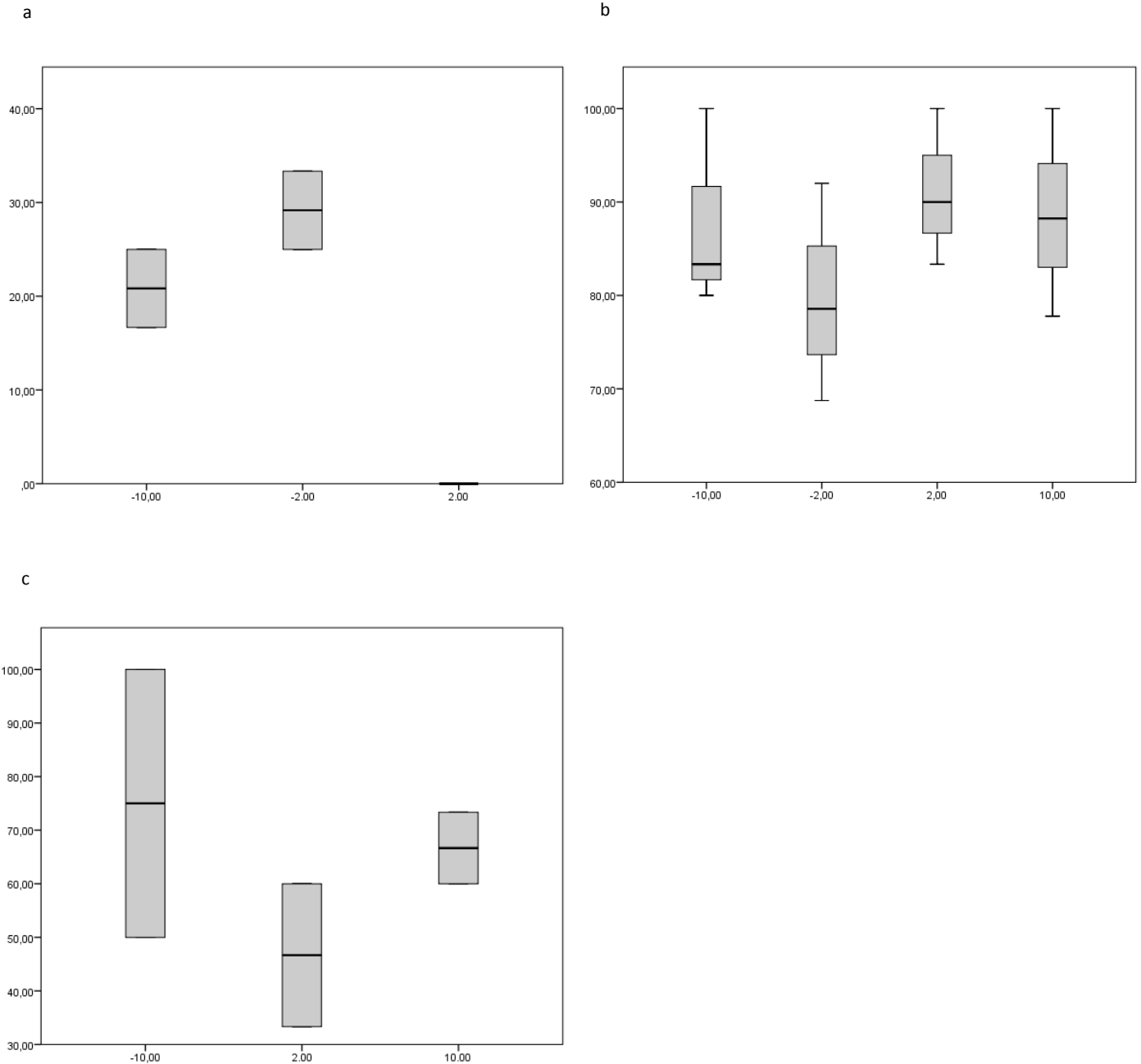


Figura 5. Tasa de mortalidad (T_m) para cada régimen de uso de suelo distinto y distancia con respecto a la línea de bosque (LB). En el eje de las x están las diferentes distancias con respecto a la LB (m), los números negativos representan a los cuadrantes dentro de la LB y los positivos fuera. El eje y muestra la T_m (%). a) son los cuadrantes en el sitio "Bosque", b) "Regeneración" y c) "Degradación".

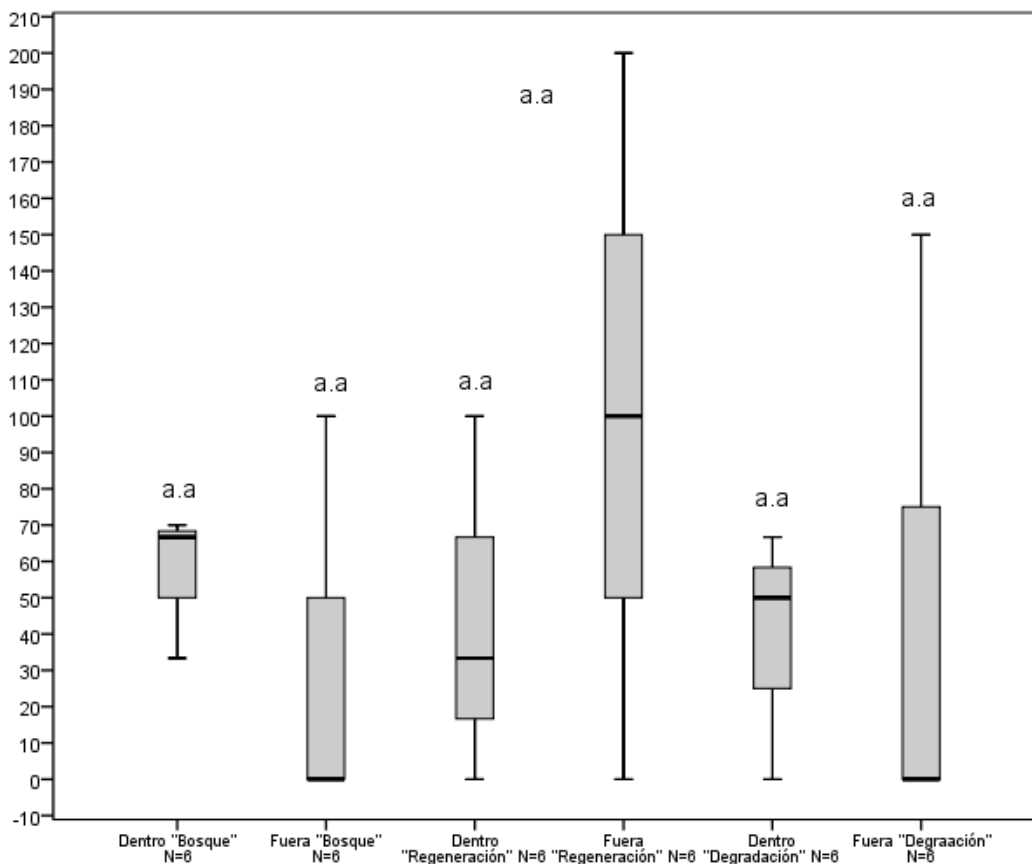


Figura 6. *Tasa de reclutamiento*. Tasa de reclutamiento (%) durante 18 meses (Nov 2015 – Jun 2017) de continuo monitoreo. Las letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba de Kruskal Wallis. La primera letra representa la comparación entre los tres RUS y la segunda letra representa diferencias entre la posición con respecto a la LB dentro de cada grupo. N es el número de muestras.

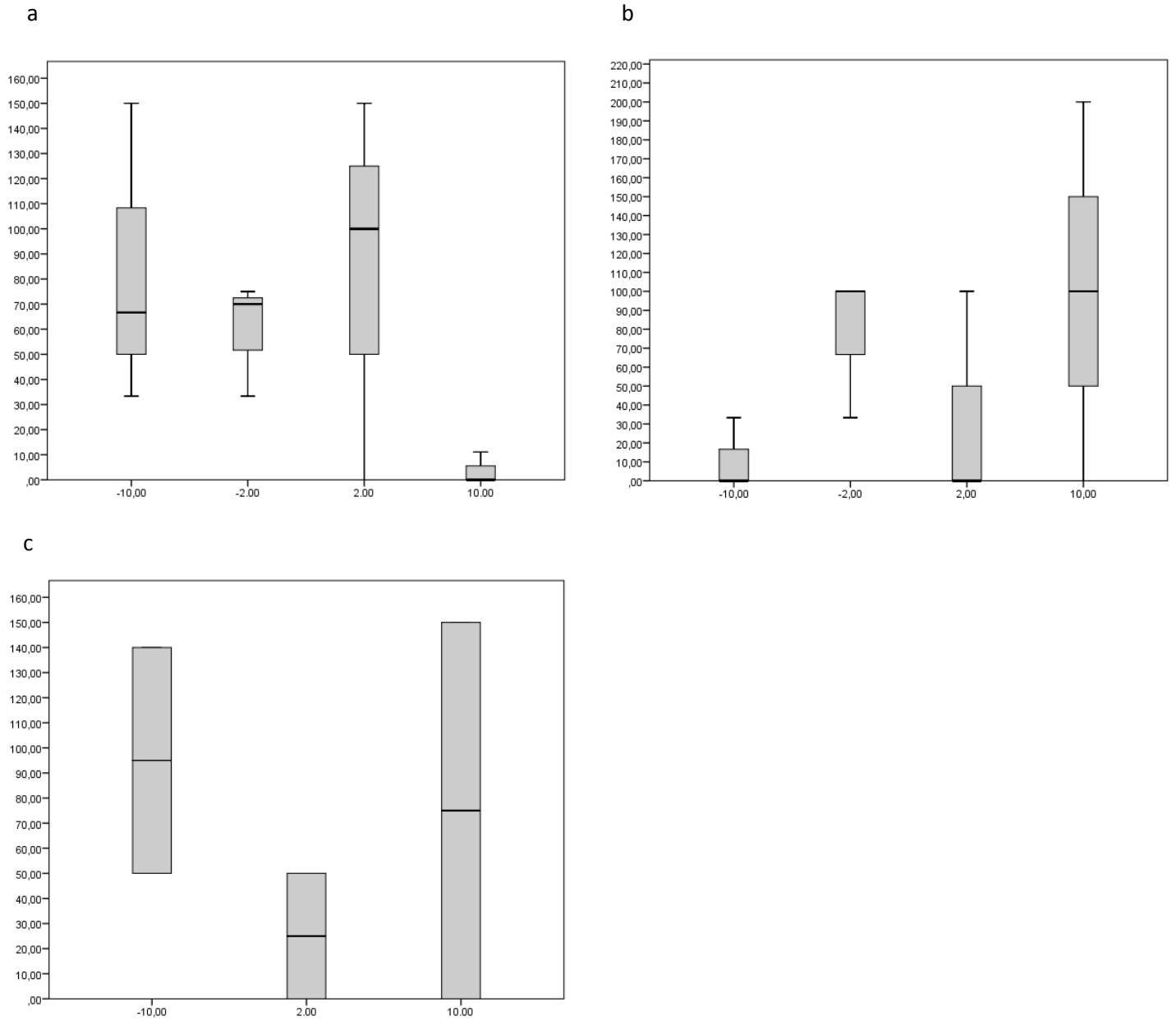
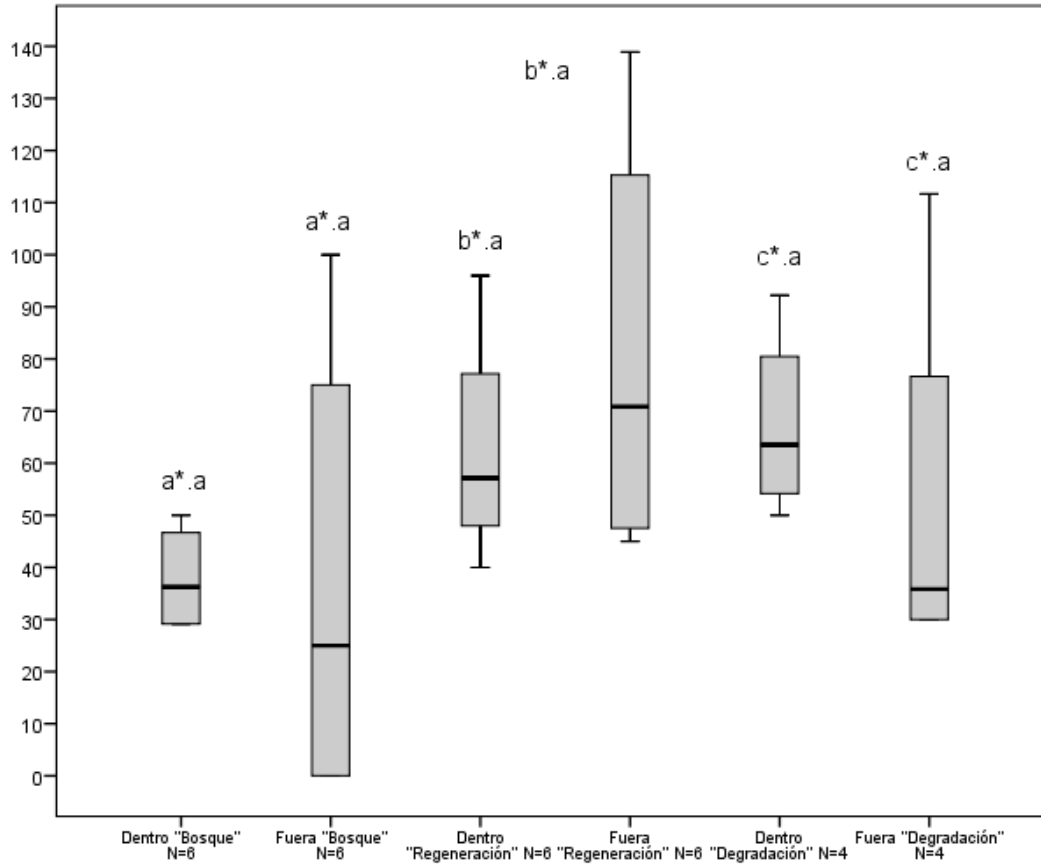


Figura 7. El eje x marca las diferentes distancias con respecto a la LB (m), los números negativos están dentro de la LB y los positivos fuera. El eje y muestra la tasa de reclutamiento (%). a) son los cuadrantes en el sitio “Bosque”, b) “Regeneración” y c) “Degradación”.



Figuras 8 *Tasa de recambio*. Trc (%) durante 18 meses (Nov 2015 – Jun 2017) de continuo monitoreo. Las letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según la prueba de ANOVA. La primera letra representa la comparación entre los tres regímenes de uso de suelo y la segunda letra representa diferencias entre la posición con respecto a la línea de bosque dentro de cada grupo. Un asterisco representa $p < 0,05$.

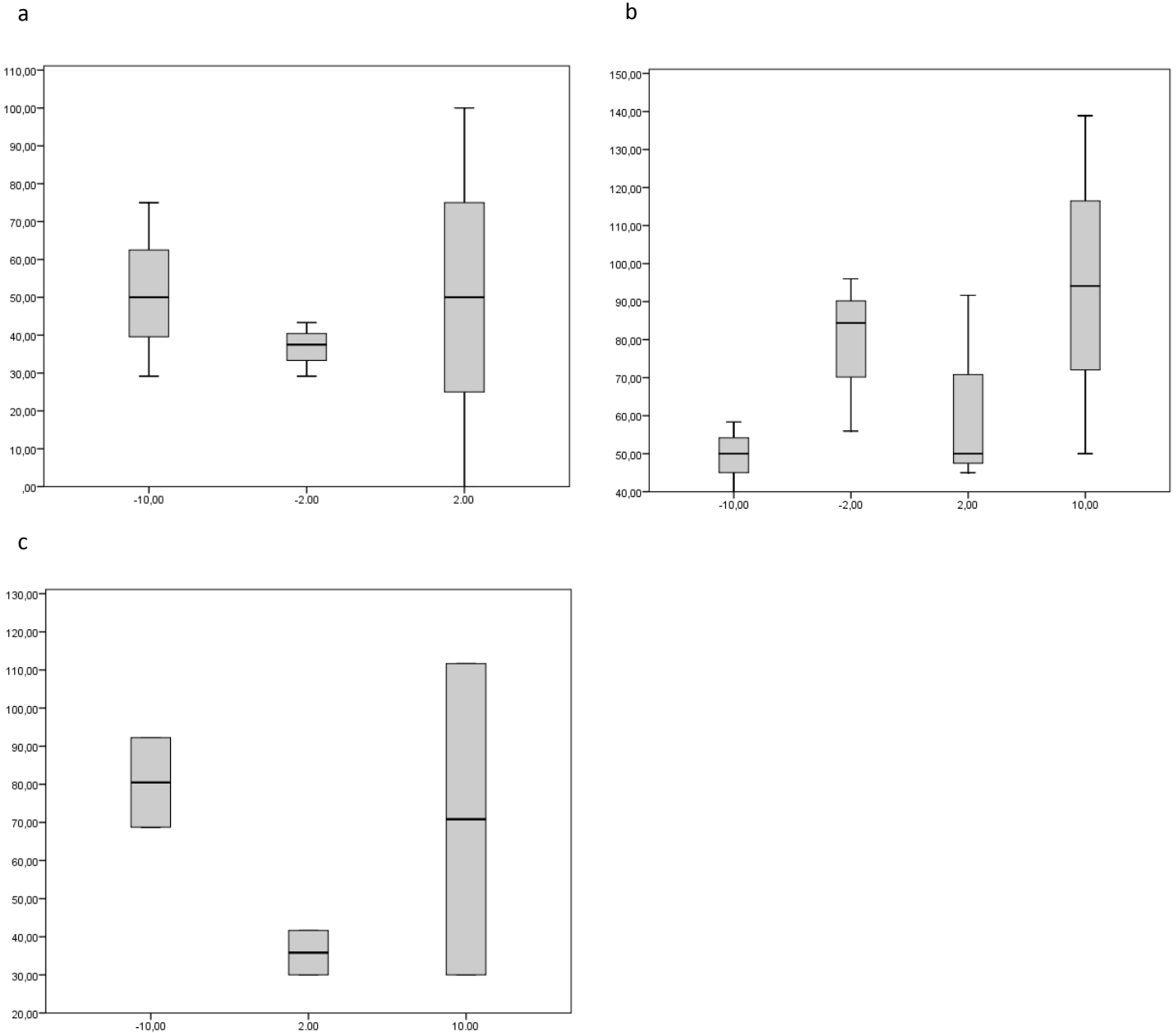


Figura 9 Tasa de recambio (Trc) para cada régimen de uso de suelo distinto y distancia con respecto a la línea de bosque (LB). El eje x marca las diferentes distancias con respecto a la LB (m), los números negativos representan a los cuadrantes dentro de la LB y los positivos fuera. El eje y muestra la Trc (%). a) son los cuadrantes en el sitio “Bosque”, b) “Regeneración” y c) “Degradación”.

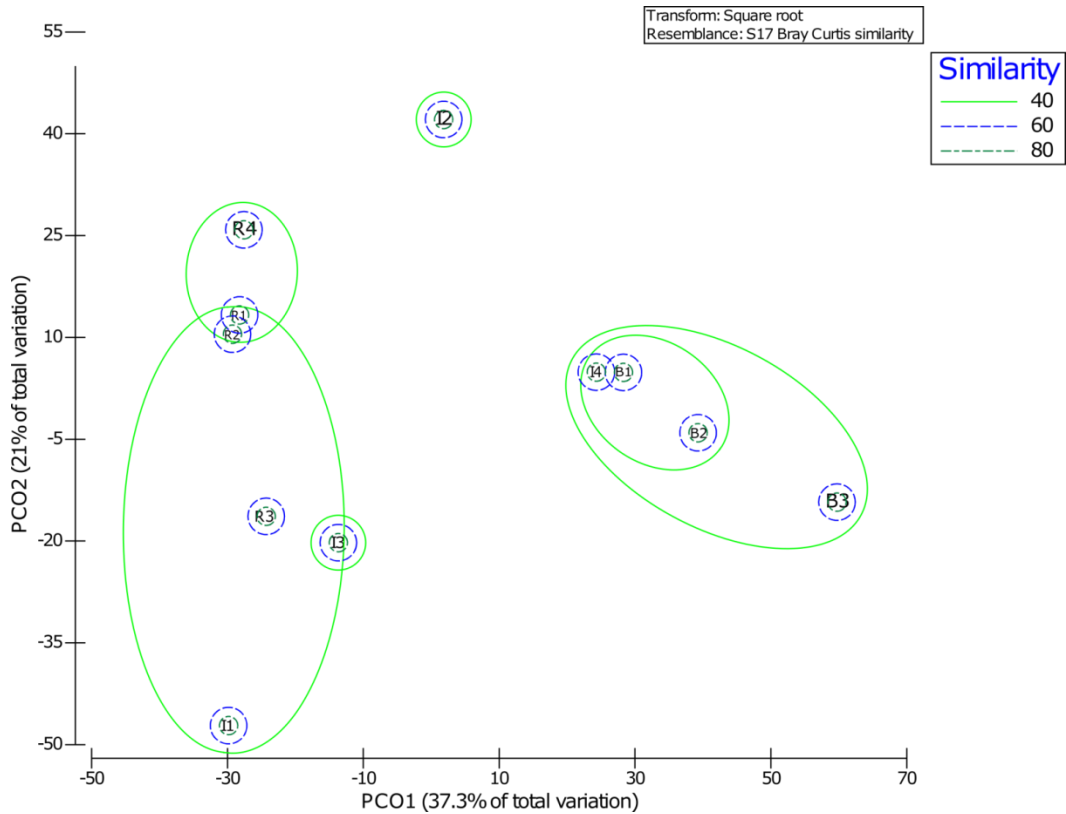


Figura 10. Análisis PCoA para cada régimen de uso del suelo distinto y distancia con respecto a la línea de bosque. PCoA de los diferentes cuadrantes basándonos en la composición de especies usando el índice de similitud Bray Curtis. La letra B representa el sitio “Bosque”, R el sitio “Regeneración” e I el sitio “Degradación”. Los círculos verdes claro tienen un índice de similitud mayor al 20% y menor al 40% , el círculo azul indica una similitud mayor 40 % y menor al 60% y el círculo verde oscuro agrupa a los cuadrantes que presentan una similitud mayor al 60%.

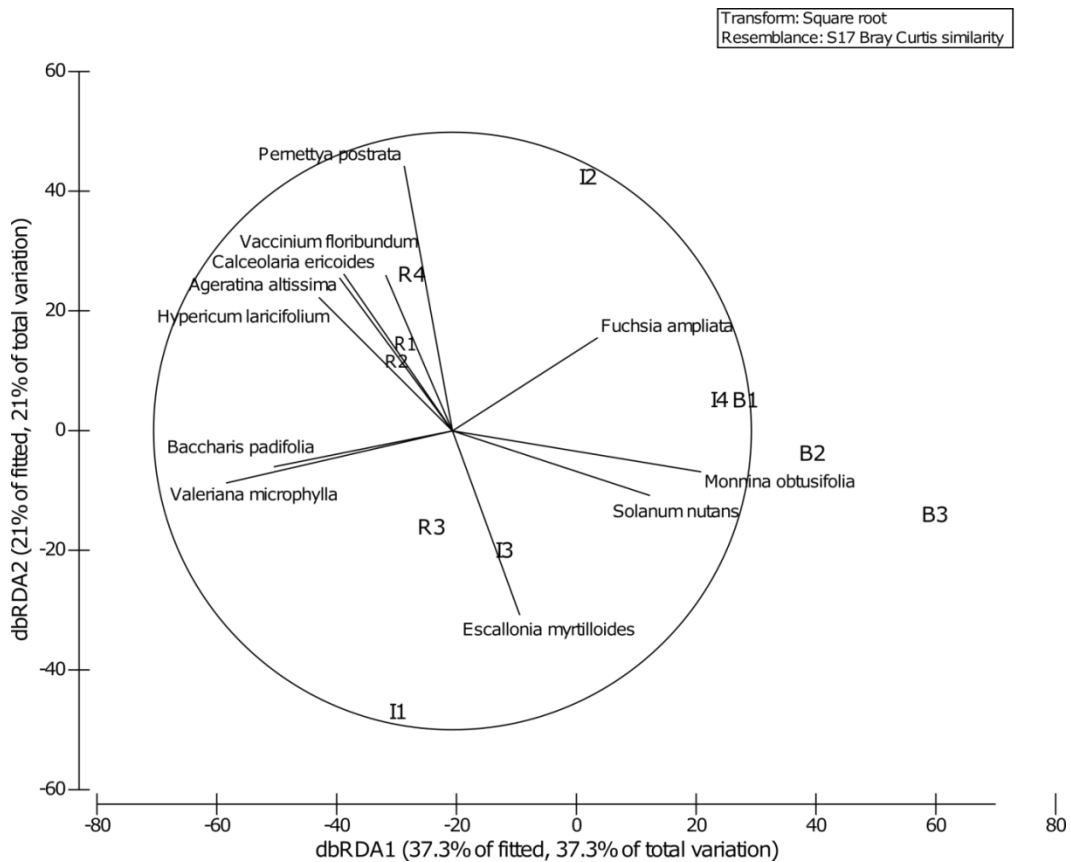


Figura 11. Análisis *dbRDA* para cada *RUS* distinto y distancia con respecto a la *LB*. *dbRDA* de los diferentes cuadrantes en base a la composición de especies usando el índice de similitud Bray Curtis. La letra B representa el sitio “Bosque”, R el sitio “Regeneración” e I el sitio “Degradación”. Cada uno de los vectores representa las especies que diferencian a cada cuadrante de los demás.

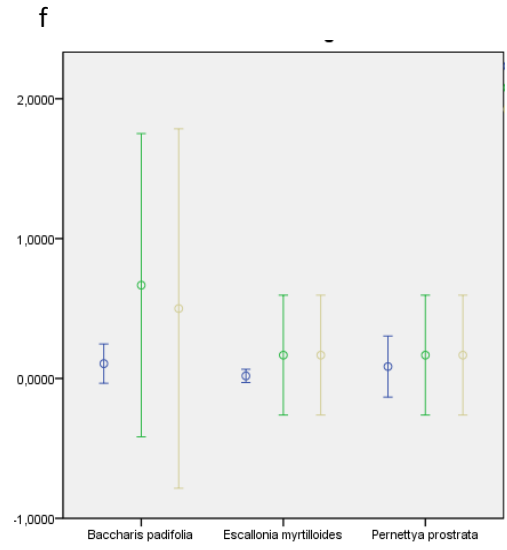
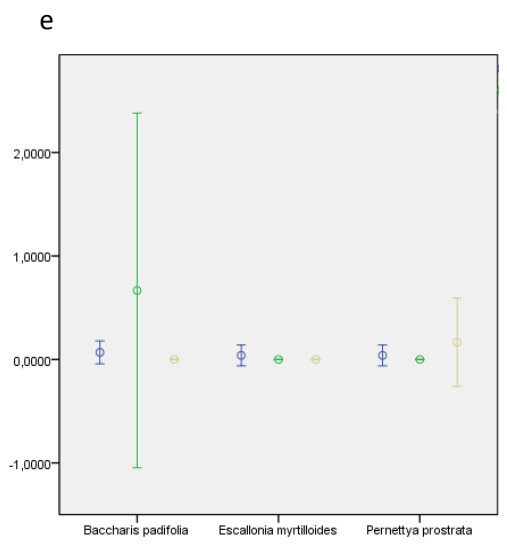
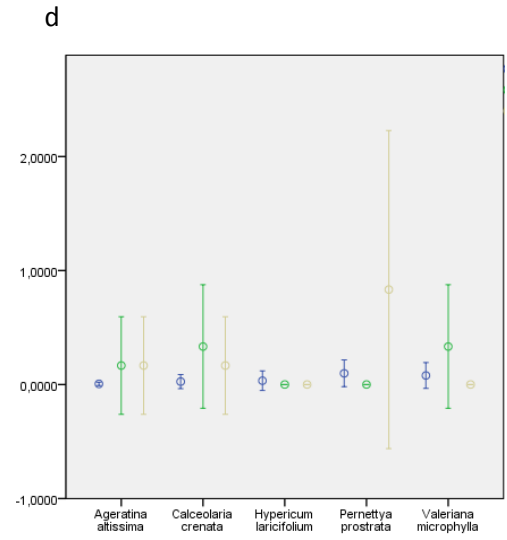
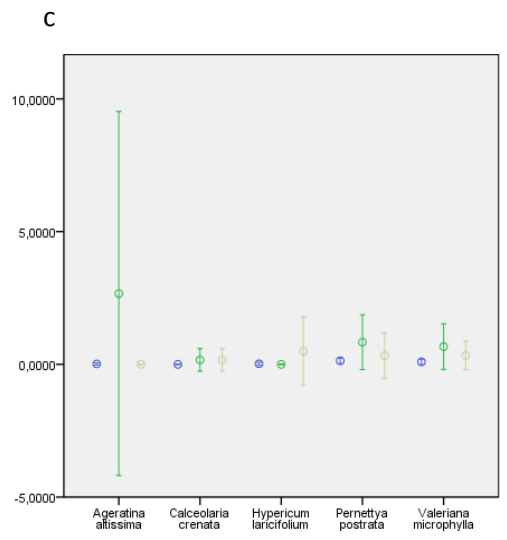
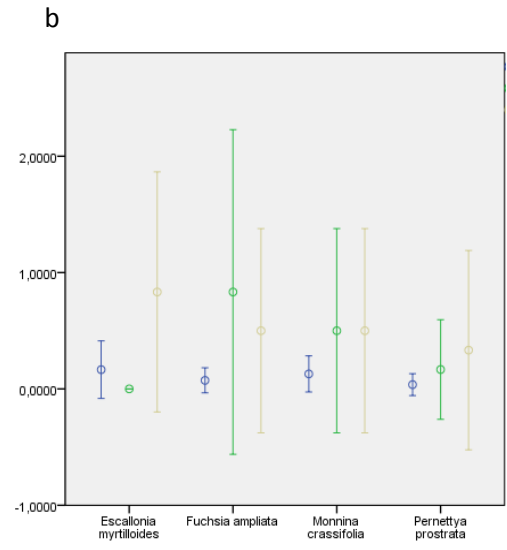
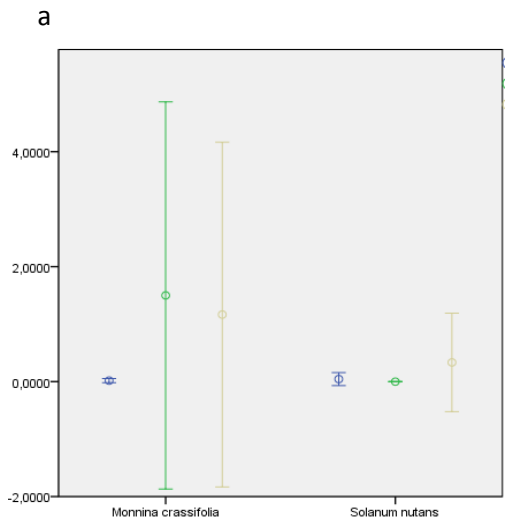


Figura 12 *Tasas demográficas de las especies representativas para cada régimen de uso de suelo distinto y distancia con respecto a la LB.* Barras de error de las tasas demográficas para las especies representativas caracterizadas por el análisis SIMPER. El color azul representa el crecimiento acumulado (cm) durante los 18 meses. El color verde indica el número de individuos muertos. El color marrón denota el número de individuos reclutados. a, representa los cuadrantes dentro del sitio “Bosque”; b, fuera del sitio “Bosque”; c, dentro del sitio “Regeneración”; d, fuera del sitio “Regeneración”; e, dentro del sitio “Degradación” y f, fuera del sitio “Degradación”. Fuera del sitio “Bosque” a pesar de no ser elegido por la prueba SIMPER, se incluyó a *Solanum nutans* por ser la única otra especie con la que se podría comparar a *Monnina crassifolia*.

Anexo 1 Prueba de Normalidad para todos los grupos de datos

	Kolmogorov-Smirnov ^a			Shapiro-Wilk		
	Estadístico	gl	Sig.	Estadístico	gl	Sig.
Todos los sitios						
Tasa de crecimiento relativo (%)	0,133	32	0,164	0,941	32	0,080
Tasa de mortalidad (%)	0,168	29	0,038*	0,913	29	0,020*
Tasa de reclutamiento (%)	0,194	31	0,004*	0,859	31	0,001*
Tasa de recambio (%)	0,139	36	0,075	0,940	36	0,490
Sitio "Bosque"						
Tasa de crecimiento relativo (%)	0,271	9	0,056	0,901	9	0,260
Tasa de mortalidad (%)	0,345	9	0,003	0,769	9	0,009
Tasa de reclutamiento (%)	0,171	12	0,200	0,884	12	0,098
Tasa de recambio (%)	0,222	9	0,200	0,954	9	0,732
Sitio "Regeneración"						
Tasa de crecimiento relativo (%)	0,131	10	0,200	0,975	10	0,935
Tasa de mortalidad (%)	0,155	12	0,200	0,936	12	0,450
Tasa de reclutamiento (%)	0,224	12	0,099	0,810	12	0,012
Tasa de recambio (%)	0,251	12	0,036	0,858	12	0,046
Sitio "Degradación"						
Tasa de crecimiento relativo (%)	0,224	9	0,200*	0,837	9	0,054
Tasa de mortalidad (%)	0,213	9	0,200	0,896	9	0,228
Tasa de reclutamiento (%)	0,323	9	0,007	0,750	9	0,005
Tasa de recambio (%)	0,154	9	0,200*	0,951	9	0,705

