



**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA**

DIVISIÓN DE EDUCACIÓN

ESCUELA DE POSGRADO

Regeneración natural arbórea en un páramo de la cordillera de Talamanca, Costa Rica

**Tesis sometida a consideración de la División de Educación y la Escuela de Posgrado
como requisito para optar al grado de**

MAGISTER SCIENTIAE

en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad

Deysi Tatiana Carmona Duque

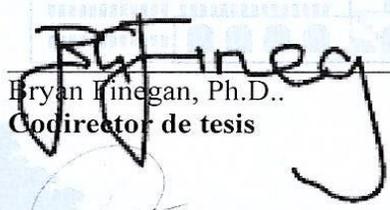
Turrialba, Costa Rica

2022

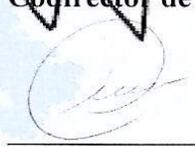
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero de la estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN DE
BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**

FIRMANTES:



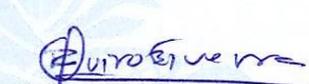
Bryan Finegan, Ph.D..
Codirector de tesis



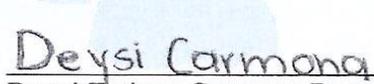
Diego Delgado Rodríguez, M.Sc.
Codirector de tesis



Nelson Zamora Villalobos, Lic.
Miembro Comité Consejero



Roberto Quiroz Guerra, Ph.D.
Decano, Escuela de Posgrado



Deysi Tatiana Carmona Duque
Candidata

AGRADECIMIENTOS

A la beca AGROSAVIA –CATIE A-872020 como alianza pactada entre la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA) y el CATIE, por seleccionarme y concederme la beca académica, que me ha permitido culminar mis estudios de formación académica como Magister Scientiae.

A mi comité académico conformado por Bryan Finegan, Diego Delgado y Nelson Zamora, por todos sus comentarios pertinentes y diligencia en el proceso investigativo, gracias a ellos pudimos darle buen nivel científico a esta investigación desde el diseño del proyecto hasta su culminación. De su apoyo y ejemplo he aprendido mucho. Le agradezco especialmente a Diego, por su diligencia y apoyo fundamental en el muestreo de campo.

A Sergio Vílchez, por todo su apoyo desde la unidad de bioestadística, por sus enseñanzas, cuestionamientos y rigurosidad científica. También le agradezco a Eduardo Corrales y Fernando Casanoves, por su aportes y enseñanzas en el proceso de análisis de datos.

A los diferentes miembros de la unidad de bosques y paisajes productivos (UBPP), profesores y administrativos, en especial, al profesor Roger Villalobos y a la profesora Alejandra Martínez por la gestión económica que fue fundamental durante el desarrollo de la fase de campo y la estadía en Costa Rica.

A Leonel Coto, por su gran apoyo en el desarrollo logístico inicial de la fase de campo.

A Esvin Salazar, por su incansable labor en campo, por enseñarme la sabiduría del bosque, los nombres y usos locales de las plantas, y, sobre todo, por la amistad y apoyo incondicional brindado durante toda la fase de campo. A toda la gente bonita de Villa Mills, en especial, a Norma Salazar y su familia por acogerme en su casa durante la fase de campo.

A mis compañeros de maestría 2021-2022 por todos los momentos compartidos. A mis amigos de “La mara VIP”: Paty Galvez, Cherly Loredó, Victoria Romero, Javier Barberena, Norman Lacayo, Deyvis Castillo, José Rosa, Denis Padilla y a Leonel Salas. Esta experiencia no hubiera sido la misma sin ustedes. A mis amigas colombianas del CATIE, María José Borda y Mabel Arcos, por ser esa familia en la distancia de nuestra tierrita y hacerlo todo más bello e interesante. A mis hermanitos de la vida, Norman Lacayo y Paty Galvez, mil gracias por las risas, las comidas, los paseos, las historias, los llantos, gracias por simplemente compartir. Y un agradecimiento especial para Denis Padilla, por todo el cariño y el apoyo incondicional.

A mis amigos colombianos por brindarme apoyo desde el inicio de esta experiencia y seguirlo haciendo en la distancia. Por último y no menos importante, a mi familia que han sido soporte y cariño incansable, es especial, a mi madre Ángela María Duque Flórez y a mi padre, León Humberto Carmona Bedoya.

Índice de contenidos

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN	3
METODOLOGÍA	6
RESULTADOS	12
DISCUSIÓN	24
CONCLUSIONES.....	30
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	31
ANEXOS.....	35

Índice de Tablas

Tabla 1. Número de parcelas por categoría de distancia evaluada	8
Tabla 2. Composición y abundancia de las especies, por categoría de tamaño de las plantas arbóreas de la regeneración natural en la línea de bosque y las categorías de distancias en el páramo del PNMM y reserva forestal Los Robles, en 24 parcelas de 25 x 25 m (0.0625 ha) para latizales y 100 parcelas de 5 x 5 m ² (0.0025 ha) para brinzales	12
Tabla 3. Análisis de la varianza (ANOVA) y prueba LSD Fisher para la abundancia y la riqueza de especies en las diferentes distancias	14
Tabla 4. Análisis de la varianza para abundancia de <i>M. dependens</i> en las categorías de distancias	14
Tabla 5. Tabla análisis de similitud para la composición de las comunidades de brinzales en las categorías distancias del cerro de la muerte.....	15
Tabla 6. Tabla análisis de similitud para la composición de las comunidades de latizales en las categorías de distancias del cerro de la muerte.....	17
Tabla 7. Medias de las variables de suelo y resultados del análisis de varianza	18
Tabla 8. Regresiones lineales simples entre las variables abundancia y riqueza.....	19
Tabla 9. Regresiones lineales simples entre las variables ambientales y los ejes NMS1 y NMS2 de la composición de latizales y brinzales	20
Tabla 10. Resultados de la partición de la varianza (VARPART) para las categorías de tamaño brinzales y latizales en el sitio de estudio. Se presentan los estadísticos el R ² ajustado (R ² aj) y el estadístico F, para las matrices en el modelo y las matrices en fracciones individuales	21

Índice de figuras

Figura 1. Mapa de ubicación y diseño de muestreo del área de estudio, Provincias de San José y Cartago, Costa Rica	7
Figura 2. Distribución de las parcelas de regeneración natural, numeración de cuadrantes y ubicación de las parcelas de brinzales en azul.....	8
Figura 3. Muestreo de suelos en las 5 subparcelas en azul, en 1 parcela central toma de coordenada geográfica y en cada subparcela estimación del porcentaje de <i>Chusquea</i>	10
Figura 4. Análisis de ordenación escalamiento dimensional no métrico (NMS) para los brinzales en las categorías de distancias	15
Figura 5. Análisis de ordenación escalamiento dimensional no métrico (NMS) para los latizales en las categorías de distancias	17
Figura 6. Partición de la varianza para explicar la composición de especies en las categorías de distancias.....	22
Figura 7. Partición de la varianza para explicar la abundancia de especies en las categorías de distancias.....	23
Figura 8. Partición de la varianza para explicar la riqueza de especies en las categorías de distancias	23

Índice de Anexos

Anexo 1. Aspecto general del Cerro de la muerte y la línea de árboles: vertiente Caribe (derecha) y vertiente pacífica (izquierda).	35
Anexo 2. Estadística descriptiva de las parcelas por categorías de tamaño de la regeneración arbórea, y por categorías de distancia, para las variables abundancia y riqueza	35
Anexo 3. Riqueza y abundancia de especies por las categorías de distancias según las categorías de tamaño.....	36
Anexo 4. Distribución de la abundancia en las categorías de distancia, según las categorías de tamaño, donde 0=BLA, 1= P100m, 2= P100m-200m, 3= P100m-200m. LA: Latizales altos, LB: Latizales bajos, Latizales= suma de latizales altos y bajos.....	37
Anexo 5. Distribución de la riqueza en las categorías según las categorías de tamaño, donde 0=BLA, 1= P100m, 2= P100m-200m, 3= P100m-200m. LA: Latizales altos, LB: Latizales bajos, Latizales: suma de latizales altos y bajos	38
Anexo 6. Composición y abundancia de especies las categorías de distancias por parcela de muestreo y categoría de tamaño	38
Anexo 7. Matriz de correlación y coeficientes de Pearson para las variables del suelo de las parcelas de regeneración natural. Las correlaciones significativas se indican con *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$. En texto se explican los nombres de las variables.....	42
Anexo 8. Autovectores de los tres primeros ejes del análisis de componentes principales, que explican un 72% de la variabilidad.....	43
Anexo 9. Análisis de componentes principales (ACP), componentes 1 y 2 (CP1_Suelo y CP2_Suelo) para las variables del suelo de las parcelas del bosque y de las categorías distancias en el páramo Cerro de la muerte.....	44

Anexo 10. Análisis de componentes principales (ACP), componentes 1 y 3 (CP1_Suelo y CP3_Suelo) para las variables del suelo de las parcelas del bosque y de las categorías de distancias en el páramo Cerro de la muerte 45

Anexo 11. Análisis de componentes principales (ACP), componentes 2 y 3 (CP2 y CP3) para las variables del suelo de las parcelas del bosque y de las categorías de distancias en el páramo..... 46

Anexo 12. Variables retenidas por el *Forward selection* con valor $p = 0.05$ para cada categoría de tamaño y regresora anexos..... 47

Anexo 13. VARPART para la composición de latizales usando la transformación de Hellinger, donde las matrices: Y= composición, X1= Cobertura (*Chusquea subtessellata*), X2= Suelo (C/N, Cu)..... 47

Anexo 14. VARPART para la abundancia para latizales, donde las matrices Y = Riqueza, X1 = Pendiente, X2= Cobertura (Cobertura de dosel, *Chusquea subtessellata*), X3 = Suelo (Mn y Fe), X4 = Espacio (PCNM 5)..... 48

Anexo 15. VARPART para la Riqueza de los latizales, donde, Y = Riqueza, X1 = Pendiente, X2= Cobertura (Cobertura de dosel, *Chusquea subtessellata*), X3 = Suelo (Mg, Mn y C/N), X4 = Espacio (PCNM 5)..... 49

Anexo 16. VARPART para la composición para brinzales utilizando la transformación de Hellinger, donde Y = Composición, X1 = Cobertura (*Chusquea subtessellata*), X2 = Suelo (Cu, pH, C/N), X3 = Espacio (PCNM 5, PCNM 13 y PCNM 14)..... 51

Anexo 17. VARPART para la abundancia de brinzales, donde Y = Abundancia, X1 = Cobertura (Cobertura de dosel, *Chusquea* total), X2 = Suelo (Mn y C/N), X3 = Espacio (PCNM 5, PCNM 13 y PCNM 14)..... 51

Anexo 18. Salidas VARPART para la riqueza de brinzales, donde Y= Riqueza, X1 = Cobertura (*Chusquea subtessellata*), X2 = Suelo, X3 = PCNM5 52

Lista de acrónimos

Sigla	Definición
CATIE	Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza
CC	Cambio climático
FAO	Food and Agriculture Organization
GEI	Gases de efecto invernadero
IPCC	Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático
bp-MA	Bosque pluvial Montano Alto
SINEFOR	Sistema de Información de Recursos Forestales de Costa Rica
MINAE	Ministerio de ambiente y energía de Costa Rica
BLA	Bosque de la línea de árboles
VARPART	Partición de la varianza

REGENERACIÓN NATURAL ARBÓREA EN UN PÁRAMO DE LA CORDILLERA DE TALAMANCA, COSTA RICA

Deysi Tatiana Carmona Duque¹, Bryan Finegan¹, Diego Delgado, Nelson Zamora²

¹Centro Agronómico Tropical de investigación y Enseñanza (CATIE), Unidad Bosques y Biodiversidad en Paisajes Productivos (UBBPP)

²Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago

RESUMEN

Introducción: Los bosques montanos y los páramos son ecosistemas fundamentales para el ciclo del agua y albergan muchas especies endémicas. El páramo está dominado por pastos y arbustos y está ubicado por encima de la línea de árboles y por debajo de los límites de la nieve. Como consecuencia del cambio climático, se prevé que algunas especies migren altitudinalmente en busca de condiciones ecológicas óptimas, en este caso del bosque montano hacia el páramo.

Objetivo: Contribuir al conocimiento de los factores que influyen en la composición, abundancia y riqueza de la regeneración de especies arbóreas entre la línea de árboles y el páramo del Cerro de la Muerte.

Métodos: En el páramo del Cerro de la Muerte (2022), se establecieron 24 parcelas de 25 x 25 m (0.0625 ha) para medir latizales (1.5m-9.9 DAP) y 96 subparcelas de 5 x 5 m (0.0025 ha) para medir brinzales (0.3m-1.5m), en cuatro categorías de distancia de 100 m de ancho, desde el bosque en la línea árboles (BLA) hacia el interior del páramo, así: BLA, P100m, P100-200m y P>200m. Para el análisis de datos se utilizaron ANOVAS para determinar si hay un efecto de la categoría de distancia en las variables respuesta. Exploramos la composición de especies en las categorías de distancia utilizando el NMS para latizales y brinzales por separado, probando la hipótesis de similitud de la composición con un ANOSIM. Finalmente, con el análisis de partición de la varianza (VARPART) determinamos la variación en la composición, la abundancia y la riqueza explicada por las variables ambientales y espaciales.

Resultados: registramos un total de 2 089 individuos, 640 brinzales y 1 723 latizales. Los cuales se distribuyeron en 15 familias y 18 especies. Las especies arbóreas registradas no son exclusivas del bosque, algunas de ellas se reportan como elementos ocasionales del páramo como *Myrsine dependens*, quien fue también la más abundante. El NMS para los latizales generó dos agrupaciones la primera entre las distancias BLA, P100m, y la segunda por P100-200m y P>200m. La prueba de ANOSIM permitió corroborar la hipótesis de diferencia entre categorías de distancia para los latizales. Mediante el análisis de VARPART, se encontró que la composición de especies no tuvo relación con el efecto espacial para la regeneración, el modelo explicó el 34% de la variabilidad para brinzales y el 32% para latizales, con las matrices suelo y cobertura. Para la abundancia se explicó el 71% con las matrices suelo, cobertura y espacio para brinzales, y un 57 % en latizales con un efecto adicional de la matriz pendiente. Finalmente, para la riqueza de brinzales fue explicado el 68% de la variabilidad por las matrices cobertura, suelo y espacio, mientras en los latizales se explicó un 85% de la variabilidad con las matrices pendiente, cobertura, suelo y espacio de brinzales y con adición de la pendiente, este fue el valor más alto del análisis de la varianza.

Conclusiones: El estudio confirma la importancia de la distancia a partir de la línea de árboles como factor determinante de las características de la regeneración arbórea en los páramos. El estudio demuestra, la importancia de medir un rango de factores ambientales que pueden afectar la regeneración natural arbórea, y el uso de la partición de la varianza para entender estadísticamente la importancia relativa de los mismos. El presente estudio sugiere que la adaptación de los ecosistemas a través de procesos de regeneración natural será afectada por la limitación de la dispersión, las características de la vegetación del páramo y las condiciones de suelo.

Palabras clave: Bosque montano, ecología vegetal, diversidad, línea de bosque, páramo, regeneración natural.

ABSTRACT

Introduction: Montane forests and paramos are essential ecosystems for the water cycle and are home to many endemic species. The páramo is dominated by grasses and shrubs and it is located above the tree line and below the snow limits. Due to climate change, some species are expected to migrate elevationally in search of optimal ecological conditions, in this case from the montane forest to the páramo.

Objective: To contribute to the knowledge of the factors that influence the composition, abundance and richness of the regeneration of tree species between the tree line and the “Cerro de la Muerte paramo”.

Methods: In the Cerro de la Muerte páramo (2022), 24 plots of 25 x 25 m (0.0625 ha) were established to measure poles (1.5m-9.9 DBH) and 96 subplots of 5 x 5 m (0.0025 ha) to measure seedlings (0.3m-1.5m), in four distance categories of 100 m width, from the forest in the tree line (BLA) towards the interior of the páramo, as follows: BLA, P100m, P100-200m and P>200m. For data analysis, ANOVAS were used to determine if there is an effect of the distance category on the response variables. We explored the species composition in the gradient using the NMS for saplings and seedlings separately, testing the compositional similarity hypothesis with an ANOSIM. Finally, with variance partition analysis (VARPART) we determined the variation in composition, abundance and richness explained by environmental and spatial variables.

Results: We recorded a total of 2,089 individuals, 640 seedlings and 1,723 poles. Which were distributed in 15 families and 18 species. The tree species recorded are not exclusive to the forest, some of them are reported as occasional elements of the páramo, such as *Myrsine dependes*, which was also the most abundant. The NMS for the saplings generated two groupings, the first between the BLA distances, P100m, and the second by P100-200m and P>200m. The ANOSIM test allowed us to corroborate the hypothesis of difference between distance categories for poles. Through the VARPART analysis, we found that the species composition was not related to the spatial effect for regeneration, the model explained 34% of the variability for seedlings and 32% for poles, with the soil and cover matrices. For abundance, 71% was explained with the soil, cover and space for seedlings matrices, and 57% in poles with an additional effect of the slope matrix. Finally, for the richness of saplings, 68% of the

variability was explained by the cover, soil and space matrices, while in the saplings 85% of the variability was explained by the slope, cover, soil and sapling space matrices and by addition of the slope, this was the highest value of the analysis of variance.

Conclusions: The study confirms the importance of the distance from the tree line as a determining factor of the characteristics of tree regeneration in the páramos. The study demonstrates the importance of measuring a range of environmental factors that can affect natural tree regeneration, and the use of variance partitioning to statistically understand their relative importance. The present study suggests that the adaptation of ecosystems through natural regeneration processes will be affected by the limitation of dispersal, the characteristics of the páramo vegetation, and soil conditions.

Keywords: montane forest, plant ecology, diversity, forest line, páramo, natural regeneration.

INTRODUCCIÓN

General

Los ecosistemas tropicales de montaña cubren aproximadamente el 25% de la superficie terrestre y contienen alrededor de un tercio de la diversidad de plantas del planeta (Barthlott et al., 1996). Hacia la sección superior de la montaña se encuentra el páramo, el cual es un ecosistema neotropical dominado por pastos, herbáceas y arbustos después de la línea de árboles del bosque y debajo del límite de la nieve (Hofstede et al., 2003; Kappelle & Horn, 2005; Luteyn et al., 1999). Sólo seis países en el mundo presentan este tipo de ecosistemas, en centro América Costa Rica y Panamá sobre la cordillera de Talamanca, y en el sur del continente en Colombia, Venezuela, Ecuador y Perú sobre la cordillera de los Andes. Durante el pleistoceno, una serie de glaciaciones consecutivas incentivaron el proceso de mezclas de especies de tierras templadas, y como consecuencia de ello, en la actualidad la abundancia de estas especies es extraordinaria (60% de la flora vascular paramuna) (Hammen & Cleef, 1986; Kappelle et al., 2016). Por la ubicación geográfica neotropical y su alto valor para la conservación mundial de especies, los páramos son considerados como un “hot spot” al interior de otro “hot spot”, por ser parte de Mesoamérica y a su vez, funcionar como islas en la cima de las montañas (Madriñán et al., 2013; Myers et al., 2000)

El neotrópico los páramo cubre un total de unos 35.000 km², de los cuales 152 km² (15.205 ha) ocurren en Costa Rica y representan solo el 0,04% del área paramuna en su totalidad (Kappelle et al., 2016). Estos ecosistemas sufrieron glaciaciones durante el cuaternario tardío (Hastenrath 1973; Orvis y Horn 2000), los procesos de acumulación, avance y posterior desaparición de los glaciares dieron origen al paisaje paramuno con valles de lagos en todo el neotrópico, y en Costa Rica puede observarse en el macizo de Chirripó (Horn et al., 1999). Una de las funciones hidrológicas más importantes de los páramos, es que estos lagos forman las cabeceras de los ríos de los que dependen las poblaciones humanas, y que en conjunto con el efecto la precipitación horizontal, el vapor de las nubes y neblina se transforman en el agua de los ríos (Luteyn et al., 1999; Stadtmüller, 1987).

Por otra parte, la vegetación de los páramos cuenta con características adaptativas únicas que las hace altamente sensibles al aumento de la temperatura, por ello algunos autores consideran

que serán los ecosistemas más afectados por el cambio climático (Ranasinghe et al., 2021). Otros han sugerido que las migraciones altitudinales de las plantas están dadas por diferentes factores ecológicos que podrían estar limitando su distribución hacia elevaciones superiores, como es el caso de los bosques montanos donde se espera que sucedan los procesos de mayor extinción por su incapacidad de migrar hacia las zonas de pastos y arbustales (Rehm & Feeley, 2015), estos autores proponen el término en inglés “grass ceiling” o techo de pasto para denominar este efecto, que funciona como una barrera que impide que el bosque ascienda a alturas superiores como el páramo.

La línea de árboles y la colonización del páramo por especies arbóreas

En todos los ecosistemas de alta montaña del mundo, existe un límite donde desaparece el bosque y comienza un ecosistema dominado por una vegetación arbustiva o herbácea; a esta última línea limítrofe boscosa se le denomina línea de árboles o *treeline* en inglés. Diversos autores han investigado sobre la ocurrencia de este límite generalmente abrupto, y qué factores podrían estar influyendo en su distribución. Lo han relacionado como una consecuencia de uno o varios factores ambientales como: clima, viento, fuego, tipos de suelo, agentes dispersores, ocupación por comunidades humanas en el pasado y en presente entre otros, coincidiendo en que ocurre como una respuesta ecológica multifactorial (Körner, 1998, 1998, 2012; Paulsen et al., 2000; Smith et al., 2009).

Anteriormente, se creía que la ubicación de la línea de árboles estaba determinada por la temperatura entre los 5-8 °C en el suelo, dado que es la temperatura mínima que permite a la planta formar tejidos leñosos, absorber nutrientes y activar la tasa de mineralización (Tanner et al., 1998), esto se ha conocido como la “hipótesis de crecimiento”, no obstante, aún no se ha conseguido demostrarlo experimentalmente (Körner, 1998). Hay diferencias climáticas entre las zonas templadas y las zonas tropicales, en las zonas templadas las condiciones de temperatura presentan grandes fluctuaciones intra-anales con inactividad para los meses más fríos (Körner, 2012), contrario en el trópico donde las plantas pueden mantener un crecimiento activo (Sakai & Larcher, 1987). Los eventos de fríos extremos, sin embargo, estarían impidiendo que las plántulas de las especies leñosas se establezcan en la zona de pastizales que ocurren después de la línea de árboles, como lo son los páramos (Harsch & Bader, 2011).

En el trópico, la radiación solar aumenta conforme la elevación aumenta, y disminuye con la latitud. Las noches heladas seguidas de las mañana de luz intensa pueden conducir a la fotoinhibición de la línea de árboles (Bader & Ruijten, 2008). Las plántulas de árboles trasplantadas a los pastizales abiertos en el Ecuador tenían mayor sobrevivencia y menor daño tisular fotooxidativo cuando se plantaba bajo sombra (Bader et al. 2007). Por lo cual otros investigadores sugieren que el pasto en los páramo puede desempeñar un papel como facilitador, más que como competencia en el proceso de establecimiento del bosque hacia las zonas más altas, dado que el pasto puede funcionar como facilitador en el proceso de colonización y reclutamiento gracias a su sombra (Bader et al., 2007; Bertness & Callaway, 1994; Smith et al., 2009). En contraste, la matriz de pastos también pueden promover el fuego y aumentar la presión de pastoreo, ambos con efectos negativos para las plántulas (Rehm & Feeley, 2015).

Basado en estudios de sitios templados, la limitación de semillas y el reclutamiento juegan un papel importante en la determinación de la formación de la línea de árboles, en el trópico se desconocen estos procesos (Körner, 2012). Algunas investigaciones sugieren que la dispersión

y la supervivencia de semillas de árboles pueden estar limitados por los cambios en las pendientes ascendentes en los bosques de niebla (Dullinger et al., 2004). La dispersión, supervivencia y germinación de semillas en áreas de pastizales adyacentes a la línea de árboles están poco explorados (Rehm & Feeley, 2015).

La distribución de la línea de árboles actual está influenciado por el uso de la tierra en el pasado, así como los cambios vinculados con el dominio de plantas leñosas (Young et al., 2017). Una de las actividades más prevalentes en los pastizales alrededor de la línea de árboles es el pastoreo, que pisotea las plántulas y aumentan la erosión del suelo (Young, 2009).

Por otra parte, los bosques nubosos o de niebla, están frecuentemente envueltos por nubes orográficas derivadas de los vientos alisios, en combinación con neblina y lluvia, características únicas que influyen en los procesos adaptativos de los organismos que lo componen y habitan. Estos bosques tienen también un alto grado de endemismo de flora y fauna, propiciado por el efecto biogeográfico de islas (Still et al., 1999). Algunos autores sugieren que los cambios climáticos están afectando el equilibrio dinámico de los bosques, de tal manera que estos cambios podrían traer consigo pérdida de diversidad, cambios en los rangos de distribución altitudinal de las especies y posiblemente la muerte de los bosques (Foster, 2001). Un estudio más reciente sugiere que como consecuencia de la emisión de los gases de efecto invernadero, en <25-45 años, 70 – 86% del páramo, se secará o estará sujeto a la invasión de árboles, y la disminución de la inmersión en la niebla y nubosidad, para el bosque de niebla montano tropical hará que se seque y que se reduzca entre el 57 a 80% en el neotrópico, y en un 100% para México, América Central y el Caribe (Helmer, 2019).

El calentamiento global ha provocado cambios en la distribución, abundancia y dinámica de especies y bosques (Fearnside, 2004; Parmesan, 1996; Pounds et al., 1999), aunque el alcance de los efectos todavía no está claro. Algunos autores han alertado sobre el aumento en las tasas de extinción de las especies, donde mencionan que para el Bosque Húmedo tropical las amenazas relacionadas con el uso del suelo y el calentamiento global podrían intervenir en el aumento de la extinción de especies entre 1990 y 2050 con un total del 6.3 % (Thomas et al., 2004).

Houghton et al. 2005, explican como el cambio en la temperatura atmosférica del planeta y el aumento los gases de efecto invernadero (emitidos por la actividad del ser humano), pueden alterar los diferentes ciclos fundamentales para la vida en el planeta. El aumento de temperatura en el antropoceno, ha traído como consecuencia que las especies tengan migraciones altitudinales y latitudinales, en búsqueda de temperatura constantes. Este proceso de migración lo explican como el equivalente a 0.42 Km por año en latitud, y es aproximadamente equivalente a desplazarse 1000 m hacia arriba que en grados es aproximadamente 6°C. (Loarie et al., 2009).

Las dificultades que están experimentando las especies de los bosques montanos para sobrevivir en las migraciones altitudinales inducidas por el cambio climático, son enormes, pues es posible que su capacidad adaptativa no pueda suceder a la misma velocidad que sucede el cambio del clima. Además las interacciones y competencia con nuevas especies, así como las condiciones ambientales nuevas, hacen que ocurra una contracción local de las áreas disponibles que en el tiempo pueden ocasionar una extinción local (Alexander et al., 2015; Foster, 2001).

La regeneración natural y el suelo

Las migraciones de las especies arbóreas y los cambios de las distribuciones de los ecosistemas que conforman, dependen del proceso de regeneración natural (Aus der Beek, 1992). Lo que hace que sea de suma importancia centrar esfuerzos de investigación en comprender los procesos asociados a la dinámica ecológica de la misma. La lluvia de semillas, definido como el flujo de frutos y/o semillas desde la planta parental hasta el sitio de llegada valiéndose de síndromes y agentes de dispersión, es un factor clave en los procesos de regeneración natural (Cano-Salgado et al., 2012). Las investigaciones sobre el conocimiento de la regeneración natural y la dinámica de las especies, permitirá estructurar mejores condiciones de manejo similares a las de los bosques nativos para mejorar los procesos de regeneración de las coberturas boscosas (Martínez-Orea et al., 2013). En relación con el clima, Middleton (2009) sugiere que el estudio de la regeneración natural en gradientes altitudinales podría ayudar a explicar la distribución futura del efecto del cambio climático.

El suelo es otro factor ambiental determinante en el establecimiento de la regeneración natural. Según Alvarado, 1985 y Bergoeing, 1998 en Costa Rica existe una extraordinaria diversidad de suelos en un área pequeña (51,180 km²), lo cual influye en la diversidad de la vegetación. Esto es explicado como consecuencia de la gran variedad en cuanto a su relieve heterogéneo, la acción del clima y la biota. Algunos autores sugieren que todavía es un reto la comprensión y la correlación de estos factores ambientales con el suelo y con la distribución y la ocurrencia de los bosques naturales de montaña (Chain-Guadarrama et al., 2012; Grubb, 1977).

Los suelos de la cordillera de Talamanca hacia la vertiente pacífica, están caracterizados por ser suelos que varían de ácidos a muy ácidos con material mineral que ha sido meteorizado y su origen es volcánico (Alvarado, 1985; Blaser et al., 1991). En cuanto a los suelos de los páramos, autores como Buol & Nicholaides, (1980) y Buringh, (1979) explican que la mayoría de los suelos se caracterizan por ser jóvenes y poco desarrollados, compuestos en general por Andosoles, Inceptisoles, Histosoles, Entisoles y Molisoles (Chaverri & Cleef, 2005).

En el presente estudio, se evaluó si la regeneración natural de especies arbóreas del bosque montano alto está llegando al páramo del Cerro de La Muerte, utilizando un gradiente de distancias desde el bosque en la línea de árboles hasta el interior del páramo y cuáles factores ambientales están más relacionados o mejor explican los patrones de riqueza, abundancia y composición. Esto con el fin de evidenciar la posible expansión o colonización de las especies arbóreas del bosque húmedo montano en la línea de árboles y hacia el interior del páramo, en la búsqueda de condiciones ecológicas óptimas para prosperar como consecuencia del cambio climático.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El sitio de estudio se encuentra ubicado en la cordillera de Talamanca, Costa Rica, a unos 50 Km al sur de la capital San José por la vía Interamericana Sur, en el páramo conocido como el Cerro Buenavista o Cerro de La Muerte, y los boques Montanos que lo circundan. Está ubicado

en el interior de las áreas de conservación Parque Nacional Tapantí – Macizo de la Muerte y la Reserva Forestal Los Santos, con coordenadas 09°34.784” N y 083° 45.115” W, y una elevación máxima en el Cerro Buenavista de 3 475 m (Chaverri & Cleef, 2005). Para este estudio, la elevación abarca desde los 3 050 m (límite inferior relacionado con la línea de árboles) hasta los 3 405 m (límite superior donde se estableció la parcela de páramo con mayor elevación). Se registran precipitaciones anuales de 2 667 mm y temperaturas anuales medias desde 6.5°C hasta 8,1°C (Chaverri & Cleef, 2005). Cerca del 90% de las lluvias se registran entre mayo y noviembre en la temporada humedad (Horn, 1989). El paisaje en el cerro se observa fragmentado por la vía principal (Carretera Interamericana Sur) y las vías rurales secundarias, además de la barrera cortafuegos hecha por el MINAE alrededor del año 1997 (Figura 1 y Anexo 1).

El área de estudio se encuentra en el bosque húmedo montano y el páramo, según las zonas de vida de Holdridge, caracterizados por bajas temperaturas, altos niveles de humedad y altas elevaciones. Según la clasificación de Unidades fitogeográficas propuesta por Zamora 2008 para Costa Rica, está ubicada dentro de dos Subunidades: Laderas del litoral Caribe de Talamanca (10a) y Páramos de Talamanca (11b).

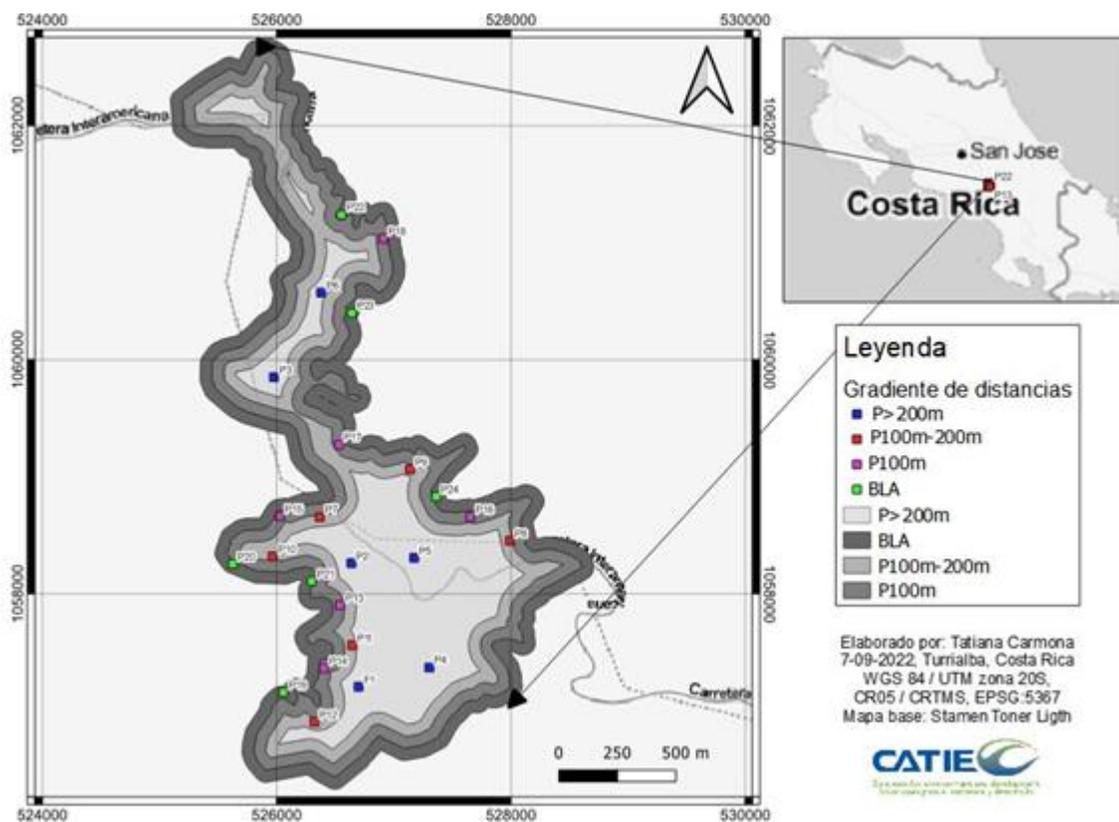


Figura 1. Mapa de ubicación y diseño de muestreo del área de estudio, Provincias de San José y Cartago, Costa Rica

Diseño de muestreo

En total se definieron cuatro categorías de distancia para la evaluación de la regeneración natural (Tabla 1). Se establecieron un total de 24 parcelas permanentes de 25 x 25 m (625 m² o 0,0625 ha) para la medición de latizales y 96 subparcelas de 5 x 5 m para la medición de brinzales. La

distancia entre las parcelas fue mayor a 300 m (Sesnie et al., 2009) para contribuir a la independencia del muestreo.

Tabla 1. Número de parcelas por categoría de distancia evaluada

N	Categoría de distancias	Abreviación	N. de parcelas para latizales	N. de subparcelas para brinzales
1	Bosque en la línea de árboles hacia el páramo	BLA	6	24
2	Páramo entre cero y 100 m de la línea de árboles	P100m	6	24
3	Páramo ≥ 100 m de la línea de árboles e inferior a 200 m	P100m-200m	6	24
4	Páramo ≥ 200 m de la línea de árboles	P>200m	6	24
Total			24	96

La regeneración natural se clasificó según las categorías de tamaño para bosques de altura propuesta por Aus der Beek, (1992): brinzal: ≥ 0.3 m – 1.50 m de altura total, latizal bajo: 1.5 m - 4.9 cm diámetro a la altura del pecho (DAP) y latizal alto: 5 – 9.9 cm DAP.

La medición a partir de 0,3 m permitió identificar brinzales en las primeras fases de su establecimiento. Los latizales con una altura igual o mayor de 1.5 m, se les midió su DAP. Para los brinzales se establecieron cuatro subparcelas en las cuatro esquinas al interior de las parcelas de 25 x 25 m, a los brinzales se le midió la altura total con una varilla graduada en cm. Todos los individuos de brinzales y latizales fueron censados, marcados con placas permanentes e identificados taxonómicamente en toda la parcela (Figura 2).

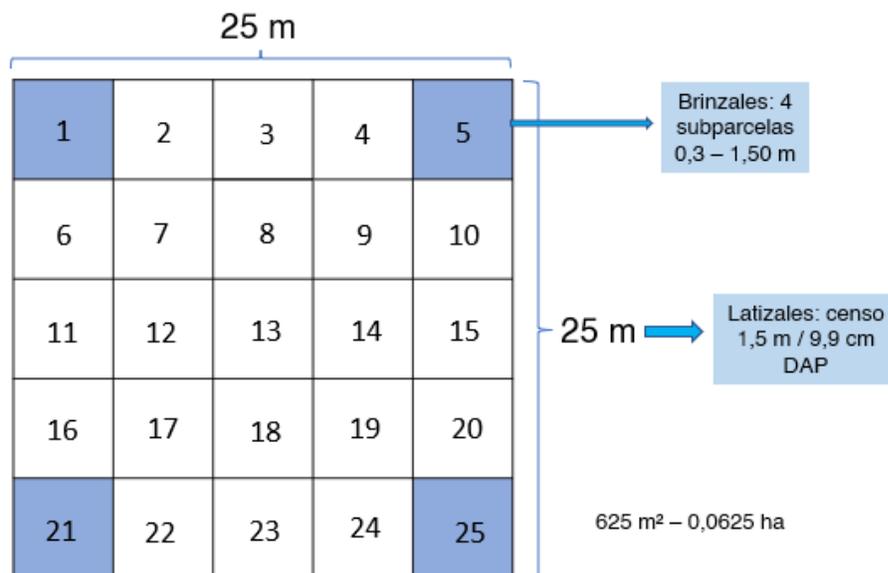


Figura 2. Distribución de las parcelas de regeneración natural, numeración de cuadrantes y ubicación de las parcelas de brinzales en azul

Para la distribución espacial de las parcelas se trazó un polígono que delimita la línea de árboles (*treeline*) con respecto al páramo, utilizando la capa de Tipos de bosque, disponible en el Sistema de Información de Recursos Forestales de Costa Rica - SIREFOR (2014) (SIREFOR, s. f.) y el programa QGIS 3.16, fue trazado evitando la inclusión de los tramos cercanos a las torres y tomando como mapa base la imagen satelital ESRI satélite (2021). Hacia el interior de este polígono, se realizó un buffer de distancias del borde hacia adentro teniendo en cuenta las distancias establecidas en los tratamientos para el bosque en la línea de árboles (BLA) y hacia el interior del páramo: P100m, P100-200 m y P>200 m. Una vez establecidos estos buffers de distancias se procedió a establecer la posición inicial de las seis (6) parcelas de cada las categorías de distancia (Figura 1).

Las parcelas se distribuyeron espacialmente siguiendo diferentes criterios relacionados con las condiciones presentes en el paisaje fragmentado, así: con distancias de al menos 100 m a las vías principales (carretera interamericana) y secundarias, al menos a 300 m de miradores, lugares turísticos o sitios de torres de comunicación. También se evitaron pendientes mayores a 45°, así como los claros de luz y el cruce o cercanía de cuerpos de agua (Veintimilla et al., 2019). En este paisaje las líneas de corte del bosque y el páramo hacia la sección noroccidental está dado por la carretera Interamericana.

Un criterio adicional para la ubicación de las parcelas fue la divisoria de aguas de las vertientes pacífico y Caribe, estableciendo así la mitad de las parcelas de cada tratamiento a cada lado de las vertientes. Dado que la línea de árboles es parte de una zona de transición al páramo, y no es un continuo y sus bordes son irregulares, la posición definitiva de la parcela se realizó en campo. Una vez se llegaba a la ubicación propuesta desde el diseño inicial, del mapa y no fuera posible su establecimiento por alguna razón topográfica o geológica, siempre el desplazamiento se realizó siguiendo la línea de árboles y hacia el norte del polígono, hasta donde fuera posible establecerla.

Línea de árboles y especies de interés

Para esta investigación, la línea de árboles se definió como un continuo de vegetación boscosa con especies de árboles y arbustos leñosos erguidos y con tallos dominantes, que alcanzan al menos tres metros de altura (Korner, 1998), adicionalmente, que tengan tamaños de fuste mayores a 10 cm de DAP en su etapa reproductiva. Las especies de interés fueron aquellas que reunieron los requisitos anteriormente descritos y que estuvieron presentes en las parcelas de muestreo de BLA, dado que son las especies que tienen mayor probabilidad de llegar hasta el páramo. El páramo estuvo marcado por la presencia de las especies *Chusquea subtessellata* e *Hipericum irazuense* (Kappelle & Horn, 2005), por ser especies abundantes y conspicuas localmente

Factores ambientales

Para la medición de la cobertura vegetal del dosel, se utilizó un densiómetro esférico (Lemmon, 1956). Las mediciones de la cobertura se tomaron en el centro de cada una de las cinco subparcelas seleccionadas (Figura 3), luego se hizo un promedio por subparcela y finalmente, otro por la parcela en general. Dado que estos bambúes nativos son elementos comunes de los bosques montanos y de los páramos, debe considerarse como una variable relacionada con la cobertura. Para la medición de la densidad de *Chusquea* spp. al interior de las parcelas, se realizó

una estimación visual del porcentaje de cobertura en las parcelas. En cada caso se determinó taxonómicamente la especie de *Chusquea* presente. En cada parcela se midió la pendiente con un clinómetro @Suunto, siguiendo la metodología de (García-Villacorta, 2009).

Con el fin de evaluar características químicas contenidas en el suelo de cada parcela, se siguió la metodología de (Sesnie et al., 2009) modificada por (Veintimilla et al., 2019), la cual consistió en tomar cinco muestras de suelo a 30 cm de profundidad, una por cada subcuadrante de 25 x 25 m y una más en el centro de la parcela. Las muestras se entremezclaron y se homogenizaron en una sola muestra de 200 g y se empacaron en una bolsa de plástico rotulada. La profundidad del suelo se midió con una varilla en las mismas 5 subparcelas (Figura 3).

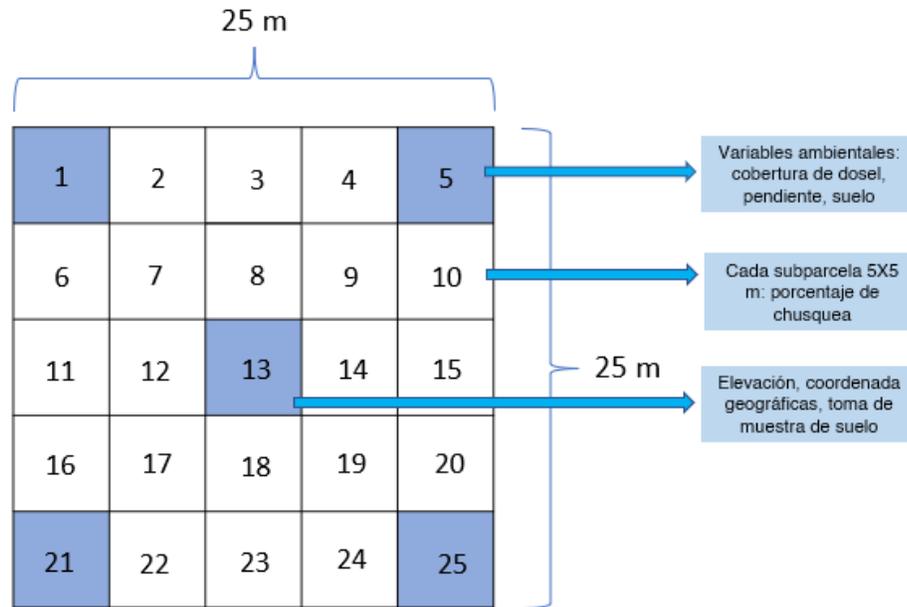


Figura 3. Muestreo de suelos en las 5 subparcelas en azul, en la parcela central toma de coordenada geográfica y en cada subparcela de 5 x 5m estimación del porcentaje de *Chusquea*.

Se realizaron análisis químicos en el laboratorio de suelos del Centro Agronómico de Investigación y Enseñanza (CATIE), estos incluyeron el contenido de Carbono (C) y Nitrógeno (N), los cuales se obtuvieron por el método de oxidación completa de la muestra en un reactor de alta temperatura, utilizando un equipo autoanalizador de C y N. Con el análisis de fertilidad de suelos se determinaron las cantidades de los elementos: Cu, Zn, Mn, K, P, Ca, Mg, acidez extraíble y el pH en agua. Para la extracción de los componentes se utilizaron dos soluciones extractoras: Olsen Modificado pH 8.5 para determinación de Cu, Zn, Mn, K, P y Cloruro de Potasio 1 N para la determinación de Ca, Mg y acidez extraíble. Adicionalmente, se midió la profundidad del suelo con una varilla metálica, la cual fue la única variable física del suelo considerada.

Para determinar las especies, se realizó una colecta botánica bajo la resolución de investigación científica N° SINAC-ACC-PI-re-081-2021 del Ministerio del ambiente y energía (MINAE), a través del Área de Conservación Central con fecha del ocho de diciembre de 2021, el material botánico fue determinado por el experto en flora de Costa Rica, Nelson Zamora. Las muestras botánicas de esta investigación quedaron como testigo en el herbario del CATIE.

Análisis estadístico de los datos

Las bases de datos fueron organizadas utilizando Microsoft Excel®, así como algunas tablas y figuras. Para probar la hipótesis de igualdad de las diferentes variables y covariables como la riqueza, la abundancia y las covariables del suelo, entre las categorías de distancias, se utilizaron Análisis de la Varianza (ANOVAS), con el enfoque de modelos generales y mixtos y generalizados y mixtos, según la naturaleza de la variable respuesta, mediante el uso del software InfoStat (Di Rienzo *et al* 2008). La riqueza fue tomada como riqueza absoluta para los análisis.

Con el fin de reducir la dimensionalidad de las variables químicas y una sola variable física del suelo, se realizó un análisis de componentes principales que dio origen a tres nuevas variables o componentes del suelo: CP1, CP2 y CP3, para relacionarlo con la composición, la abundancia, la riqueza (Almenara, 1998; Peña 2002).

Para describir la composición de la regeneración, visualizar y explorar la posición relativa de los individuos en un plano (Cox y Cox, 2001), hicimos un análisis de ordenación Non Metric Multidimensional Scaling (NMS), haciendo la transformación de la matriz de abundancias sumando a cada casilla más uno, a cada una de las especies; utilizamos la distancia de Bray-Curtis, y se desarrolló en el software QEco (Di Rienzo *et al* 2010). Con el fin de corroborar la hipótesis de igualdad de comunidades vegetales entre las categorías distancias, se realizó un análisis de similitud (ANOSIM), utilizando la distancia de Bray-Curtis en el programa QEco.

Se realizó una matriz de correlaciones de Pearson para las variables químicas del suelo, y la única variable física considerada en este estudio (profundidad del suelo). Se utilizó el software InfoStat. La cual consiste en una matriz de correlaciones parciales de cada par de variables (Conover, 1999; Balzarini *et al* 2008).

Se emplearon regresiones lineales simples para explicar la relación entre las variables ambientales y composición, la abundancia y riqueza de las especies. Para la abundancia y la riqueza se utilizaron modelos generalizados mixtos, para la composición (utilizando los ejes del NMDS) se emplearon regresiones lineales con modelos generales y mixtos. Este análisis se realizó con el programa InfoStat (Di Rienzo *et al* 2008).

Para visualizar y detectar patrones espaciales se efectuó un análisis de Coordenadas Principales de Matrices de Proximidad (Principal Coordinates of Neighbor Matrices - PCNM), el cual descompone las coordenadas geográficas en una matriz truncada de distancias euclidianas (Bocard y Legendre, 2002). Este análisis fue realizado utilizando la librería *vegan* en R, (R Development Core, 2009), invocando la librería PCNM (Legendre *et al*, 2013). Las coordenadas de las parcelas se transformaron con el uso del logaritmo en base 10.

Como parte del proceso previo de la definición de las matrices para ser ingresadas en el análisis de partición de la varianza, se hizo una selección de las variables (*Forward selection* en inglés), para seleccionar las que tienen una relación significativa con el comportamiento de la regresora.

Este procedimiento fue realizado en R utilizando el paquete “adespatial” (Dray et al., 2022), y la transformación de Hellinger para los datos de abundancia de las especies cuando fueron utilizadas como regresora. Las funciones utilizadas fueron “forward.sel” (composición), para regresora multivariadas, y “forward.sel.par” para regresoras univariadas (Riqueza, abundancia).

Finalmente, para entender si la distribución de la composición, la abundancia y la riqueza están más relacionadas con algún componente específico de las predictoras (pendiente, cobertura, suelo y espacial), o si alguno de ellos es más importante con su fracción individual, se realizó un análisis de la partición de la varianza o VARPART. Este análisis fue propuesto por (Borcard et al., 1992), y fue corrido en el programa QEco, el cual está basado en la información de la librería vegan de R. Con el uso del *Forward selection*, se seleccionaron diferentes variables que conformaron las matrices: pendiente, cobertura, suelo y espacio, que fueron diferentes para la abundancia, riqueza y composición, en cada categoría de tamaño (latizales y brinzales).

RESULTADOS

En las 24 parcelas de 25 x 25 m (625m²), se registró un total de 1 723 latizales, de los cuales 370 fueron latizales altos y 1 353 latizales bajos. Los brinzales fueron medidos en cuatro subparcelas de 5 x 5 m (25m²) al interior de las parcelas 25 x 25 m, en total se encontraron 640 individuos. En 23 de las 24 parcelas hubo presencia de regeneración, abarcando todas las categorías de distancias propuestas. Se registraron un total de 15 familias botánicas, 17 géneros y 18 especies arbóreas. La familia Araliaceae tuvo un total de tres especies, dos de ellas pertenecientes al género *Oreopanax* (*O. paramicola* y *O. echinops*), y la familia Lauraceae tuvo dos especies, una del género *Ocotea* y la otra del género *Persea* (Tabla 2). Las especies más abundantes fueron *Maytenus woodsonii* (B=29, L= 260), *Vaccinium consanguineum* (B=12, L=98), *Quercus costaricensis* (B=159, L=16) y *Myrsine dependens* (B= 345, L=744).

Tabla 2. Abundancia total de las especies arbóreas de regeneración natural por categoría de tamaño

Familia	Género	Especie	B	LA	LB	LT
PRIMULACEAE	<i>Myrsine</i>	<i>Myrsine dependens</i>	345	146	598	744
CELASTRACEAE	<i>Maytenus</i>	<i>Maytenus woodsonii</i>	34	19	241	260
FAGACEAE	<i>Quercus</i>	<i>Quercus costaricensis</i>	159	5	11	16
CLETHRACEAE	<i>Clethra</i>	<i>Clethra gelida</i>	37	9	77	86
ERICACEAE	<i>Vaccinium</i>	<i>Vaccinium consanguineum</i>	12	55	43	98
ESCALLONIACEAE	<i>Escallonia</i>	<i>Escallonia myrtilloides</i>	8	27	42	69
MELASTOMATAACEAE	<i>Miconia</i>	<i>Miconia schnellii</i>	11	19	40	59
WINTERACEAE	<i>Drimys</i>	<i>Drimys granadensis</i>	13	7	17	24
ARALIACEAE	<i>Schefflera</i>	<i>Schefflera rodrigueziana</i>	3	15	15	30
ARALIACEAE	<i>Oreopanax</i>	<i>Oreopanax paramicola</i>	8	5	10	15
CUNNONIACEAE	<i>Weinmannia</i>	<i>Weinmannia pinnata</i>	3	4	13	17
SYMPLOCACEAE	<i>Symplocos</i>	<i>Symplocos serrulata</i>	6	2	10	12
SCROPHULARIACEAE	<i>Buddleja</i>	<i>Buddleja nitida</i>	0	5	4	9
AQUIFOLIACEAE	<i>Ilex</i>	<i>Ilex pallida</i>	0	1	3	4
CORNACEAE	<i>Cornus</i>	<i>Cornus disciflora</i>	1	0	3	3

Familia	Género	Especie	B	LA	LB	LT
ARALIACEAE	<i>Oreopanax</i>	<i>Oreopanax echinops</i>	0	1	0	1
LAURACEAE	<i>Ocotea</i>	<i>Ocotea austinii</i>	0	0	1	1
LAURACEAE	<i>Persea</i>	<i>Persea sp</i>	0	0	1	1
Total			640	320	1129	1449

B: Brinzales, LA: Latizales altos, LB: Latizales bajos, LT: Latizales totales

Riqueza y abundancia

Los resultados obtenidos mediante el análisis de la varianza muestran diferencias entre las categorías de distancia para la abundancia y la riqueza de especies, en todas las categorías de tamaño, con valores de $p \leq 0,001$ (Tabla 3). La abundancia de brinzales no difiere entre BLA y P100 m y es estadísticamente mayor al resto de distancias. P100m-200m tiene una abundancia mayor que las categorías del páramo lejano ($P > 200$), la cual presenta la menor abundancia. La riqueza en brinzales obtuvo mayor valor medio en el BLA con diferencias con las demás distancias según la prueba LSD de Fisher, seguido de P100m que disminuye su valor medio y que también difiere de las demás distancias; por último, las categorías P100m-200m y $P > 200$ m no son estadísticamente diferentes entre sí. (Ver estadística descriptiva en Anexo 2, y distribución de la riqueza y la abundancia Anexo 4 y Anexo 5).

Para la suma de latizales (altos y bajos), la abundancia de árboles del bosque entre el bosque (BLA) y la primera distancia del bosque al páramo (P100m) no tiene diferencia en sus valores medios, las distancias más alejadas del bosque P100-200m y $P > 200$ m no son diferentes entre sí según la prueba LSD de Fisher, pero son diferentes con respecto a las demás categorías de distancias. Para la riqueza los valores medios son mayores en BLA y diferentes que para las demás categorías de distancias, el P100m es diferente del BLA y de las demás categorías del páramo, mientras p100m- P200m y $P > 200$ m no son estadísticamente diferentes.

Para la abundancia de latizales altos, se encontraron diferencias entre todas las categorías de distancias con respecto a la prueba LSD de Fisher, con mayores valores medios en el bosque y menores conforme se aumenta la distancia de él. Para la riqueza se observan diferencias de la media para BLA y las demás categorías de distancia del páramo, P100m y P100m-200m no son estadísticamente diferentes, al igual que P100m-200m y $P > 200$ m.

En los latizales bajos, la abundancia tuvo un comportamiento similar a las demás categorías de tamaño, donde los valores más altos se registraron para el BLA y el P100m, los cuales no difieren con la prueba LSD de Fisher, seguidamente, las categorías P100m-200m y P100m, fueron similares en cuanto sus abundancias, pero difieren de las categorías BLA y P100m. Para la riqueza, todas las categorías de distancia son diferentes estadísticamente, excepto P100m-200m y $P > 200$ m.

Tabla 3. Análisis de la varianza (ANOVA) y prueba LSD Fisher para la abundancia y la riqueza de especies en las diferentes distancias

Categoría	Var.	Categorías de distancia				F	P	Deviance
		BLA	P100m	P100m-200m	P>200m			
Brinzales	Ab.	69.5A	30.7A	5.8B	0.7C	19.71	0.0001	25.93
	Riq.	5.5A	2.7B	1.3BC	0.7C	8.71	0.0007	16.62
Latizales	Ab.	115.5A	109.3A	4.3B	3.3B	41.53	0.0001	27.99
	Riq.	8.7A	4.3B	1.8C	0.7C	14.21	0.0001	10.28
Latizales altos	Ab.	37.2A	12.3B	3.2C	0.7D	18.29	0.0001	24.77
	Riq.	6.0A	2.0 B	1.3BC	0.5 C	11	0.0002	10.97
Latizales bajos	Ab.	80.2A	97A	7.2B	2.7B	25.37	0.0001	29.01
	Riq.	7.0A	4B	1.3C	0.7C	11.64	0.001	12.75

Medias con una letra común no son significativamente diferentes. Var: Variables, Ab: Abundancia, Riq: Riqueza. BLA: Bosque en la línea de árboles, P100m: Páramo entre cero y 100 m de la línea de árboles, P100m-200m: Páramo ≥ 100 m de la línea de árboles e inferior a 200 m y P>200m: Páramo ≥ 200 m de la línea de árboles.

Para las especies *E. mytilloides* y *M. dependens* que estuvieron presentes en todas las categorías de distancias se realizó un análisis de la varianza para probar si tenían diferencias. *E. mytilloides* no presentó diferencias estadísticas en brinzales, ni en latizales, mientras *M. dependens* si tuvo diferencias estadísticas tanto para brinzales como para latizales. En los brinzales, la prueba LSD de Fisher no presentó diferencias para la abundancia entre el BLA y P100m, que fueron las distancias con valores medios más altos, a su vez, tampoco hubo diferencia entre P100m y P>200m. Para los latizales se conservó el mismo patrón de diferencias entre las distancias. (Tabla 4).

Tabla 4. Análisis de la varianza para abundancia de *M. dependens* en las categorías de distancias

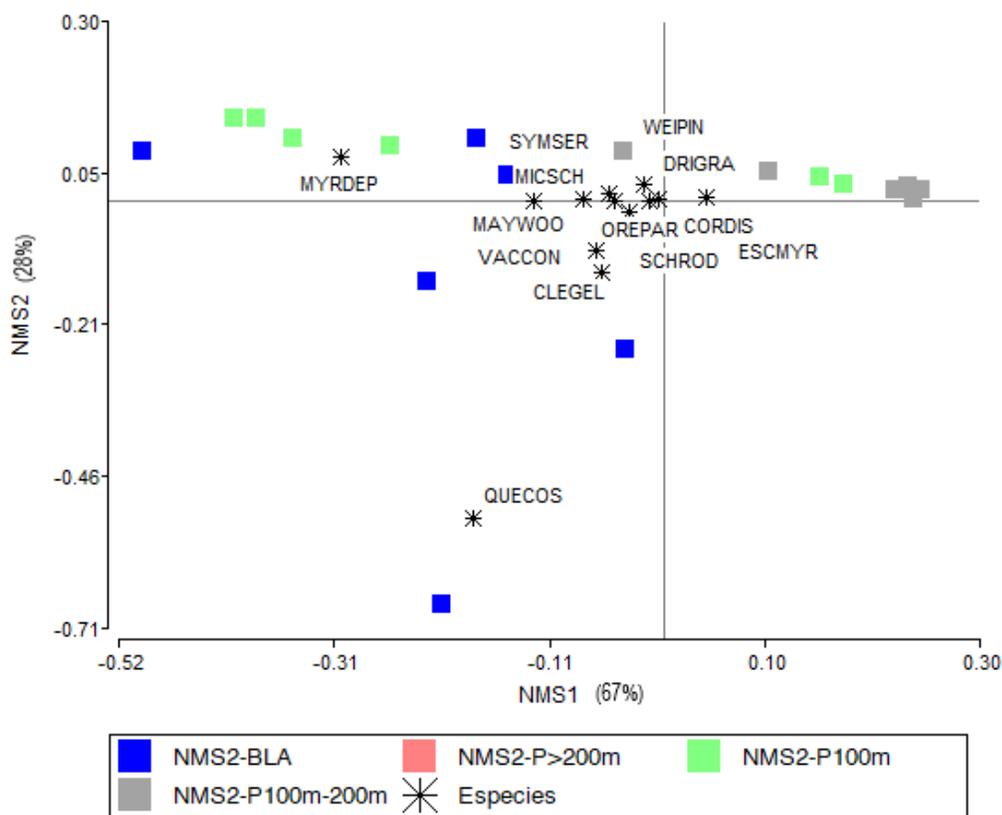
Categoría	Categorías de distancias				F-Valor	P-Valor
	BLA	P100m	P100m-200m	P>200m		
Brinzales	21.7 A	26.5 A	2.8 B	0.5 B	10.23	0.0003
Latizales	44.3 A	77.7 A	0.2 B	1.8 B	17.73	<0.0001

Composición de especies

Para los brinzales, el ordenamiento NMS explicó el 87% de la variación de los datos de composición en sus primeros dos ejes (Figura 4). El eje NMS1 explica un 67% de la variabilidad de los datos y el NMS2 explica un valor de 28%, el valor de stress fue de 13.82, lo que indica una ordenación razonable de explicar. La distribución del gradiente de especies varía de manera continua, no muestra agrupaciones claras. Se observa una tendencia de asociación de *M. dependens* con las parcelas del BLA y con P100m. La distancia P>200m tuvo la misma distribución del páramo P100m-200m, lo que hace que no se visualice en el gráfico.

Mediante el análisis de similitud (ANOSIM), se obtuvo un $R=0.30$ que sugiere una tendencia a la distribución uniforme y entre los grupos del gradiente, y un valor $p=0.0003$, lo cual indica

que existe diferencias de composición entre los brinzales arbóreos de las diferentes categorías de distancia (Tabla 5). Según la prueba de corrección del p valor (sidakSS), aunque existe una diferencia general de la composición de las especies entre las distancias, no se registran diferencias entre parejas de distancias, lo que sugiere una composición uniforme.



P1-P24: Parcelas de la uno a la 24, especies: CLEGEL: *Clethra gélida*, CORDIS: *Cornus disciflora*, DRIGRA: *Drimys granadensis*, ESCMYR: *Escallonia myrtilloides*, MAYWOO: *Maytenus woodsonii*, MICSCH: *Miconia schnellii*, MYRDEP: *Myrsine dependens*, OREPAR: *Oreopanax paramicola*, QUECOS: *Quercus costaricensis*, SCHROD: *Schefflera rodrigueziana*, SYMSER: *Symplocos serrulata*, VACCON: *Vaccinium consanguineum*, WEIPIN: *Weinmannia pinnata*. NMS2-BLA: Bosque en la línea de árboles, NMS2-P100m: Páramo entre cero y 100 m de la línea de árboles, NMS2-P100m-200m: Páramo ≥ 100 m de la línea de árboles e inferior a 200 m y NMS2-P>200m: Páramo ≥ 200 m de la línea de árboles.

Figura 4. Análisis de ordenación escalamiento dimensional no métrico (NMS) para los brinzales en las categorías de distancias

Tabla 5. Tabla análisis de similitud para la composición de las comunidades de brinzales en las categorías distancias del cerro de la muerte

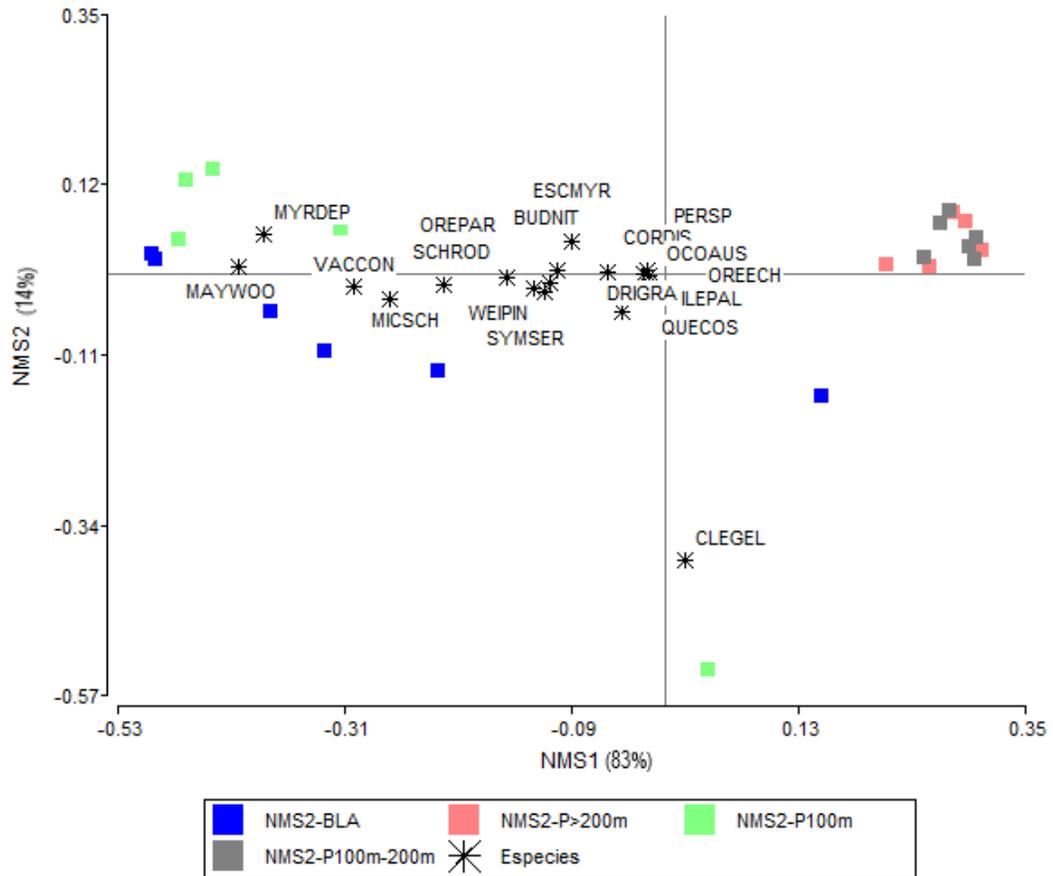
Categoría de distancia [i]	Categoría de distancia [j]	R	p-Valor	SidakSS
BLA	P>200m	0.80	0.01	0.09
BLA	P100m	0.19	0.02	0.09
BLA	P100m-200m	0.28	0.02	0.10
P>200m	P100m	0.27	0.03	0.15

Categoría de distancia [i]	Categoría de distancia [j]	R	p-Valor	SidakSS
P>200m	P100m-200m	-0.02	0.50	0.98
P100m	P100m-200m	0.06	0.25	0.83

BLA: Bosque en la línea de árboles, P100m: Páramo entre cero y 100 m de la línea de árboles, P100m-200m: Páramo ≥ 100 m de la línea de árboles e inferior a 200 m y P>200m: Páramo ≥ 200 m de distancia a la línea de árboles.

Para latizales, el valor de stress del análisis fue de 10.77, con una clasificación razonable. El eje NMS1 explicó el 83% de la variabilidad, mientras el eje NMS2 explicó el 14%, para un total de 97%. En la Figura 5 se observa que hay una separación de las parcelas según las categorías de distancias, el NMS1 separa dos grandes grupos, el primero con valores negativos en el eje, que asocia las especies de parcelas que corresponde al BLA con las parcelas de P100m. Las especies *Vaccinium consanguineum*, *Myrsine dependens* y *Maytenus woodsonii* están más asociadas al BLA.

En el segundo grupo, con valores positivos en el eje se observan las parcelas P100m – 200 m y P>200, este segundo grupo es muy compacto entre sí. La prueba Análisis de similitud (ANOSIM) corrobora la hipótesis de diferencia entre las categorías de distancias con un p-valor 0.001, R=0,41. Comparando la similitud dentro de las distancias utilizando el SidakSS, se obtuvo que casi todas las parejas de distancias son diferentes, excepto P100-200m y P>200 con valor SidakSS= 0.7 (Tabla 6).



P1-P24: Parcelas de la uno a la 24, especies: BUDNIT: *Buddleja nítida*, CLEGEL: *Clethra gélida*, CORDIS: *Cornus disciflora*, DRIGRA: *Drimys granadensis*, ESCMYR: *Escallonia myrtilloides*, ILEPAL: *Ilex pallida*, MAYWOO: *Maytenus woodsonii*, MICSCH: *Miconia schnellii*, MYRDEP: *Myrsine dependens*, OCOAUS: *Ocotea austinii*, OREECH: *Oreopanax echinops*, OREPAR: *Oreopanax paramicola*, PERSP: *Persea* sp., QUECOS: *Quercus costaricensis*, SCHROD: *Schefflera rodrigueziana*, SYMSER: *Symplocos serrulata*, VACCON: *Vaccinium consanguineum*, WEIPIN: *Weinmannia pinnata*. NMS2-BLA: Bosque en la línea de árboles, NMS2-P100m: Páramo entre cero y 100 m de la línea de árboles, NMS2-P100m-200m: Páramo ≥ 100 m de la línea de árboles e inferior a 200 m y NMS2-P>200m: Páramo ≥ 200 m de la línea de árboles.

Figura 5. Análisis de ordenación escalamiento dimensional no métrico (NMS) para los latizales en las categorías de distancias

Tabla 6. Tabla análisis de similitud para la composición de las comunidades de latizales en las categorías de distancias del cerro de la muerte

Categoría de distancia (i)	Categoría de distancia (j)	R	p-valor	SidakSS
BLA	P>200m	0.59	0.006	0.04
BLA	P100m	0.48	0.001	0.01
BLA	P100m-200m	0.78	0.002	0.01
P>200m	P100m	0.33	0.006	0.04
P>200m	P100m-200m	0.10	0.181	0.70
P100m	P100m-200m	0.55	0.001	0.01

BLA: Bosque en la línea de árboles, P100m: Páramo entre cero y 100 m de la línea de árboles, P100m-200m: Páramo ≥ 100 m de la línea de árboles e inferior a 200 m y P>200m: Páramo ≥ 200 m de la línea de árboles.

Variables del suelo

En la Tabla 7 se ven los valores del análisis químico del suelo, y la variable física profundidad del suelo. Las variables: potencial de hidrógeno (pH), acidez, calcio (Ca), magnesio (Mg), potasio (K), Porcentaje de saturación de acidez SA%, capacidad de intercambio Catiónico (CICE), fósforo (P) y cobre (Cu), la relación (C/N), no presentaron diferencias significativas entre las categorías de distancias del páramo ni en la línea de árboles del bosque. El pH fue bajo en todas las categorías (Tabla 7) (Anexo 7 a Anexo 11).

Por su parte, los elementos Zn, Mn, Fe, C y N, presentaron diferencias significativas entre las categorías de distancias. Para el Zn se crean dos grupos donde el único que difiere de los demás es la distancia de P100m y a su vez tiene el valor medio más alto. El Mn tuvo mayor valor y fue diferente en el BLA respecto a las distancias P100m-P200m y P>200m, pero no fue diferente para P100m. El Fe, se obtuvieron dos grupos donde BLA y P100m no tuvieron diferencias, y a su vez P100m-200m y de P>200m no fue diferentes entre sí. Los macronutrientes C y N, fueron diferentes en el BLA se separó del páramo. Los valores medios de C y N, fueron mayores en el páramo que en el bosque.

Tabla 7. Medias de las variables de suelo y resultados del análisis de varianza

Variables del suelo	Categorías de distancia				F-Valor	P-valor
	BLA	P100m	P100m-200m	P>200m		
Prof. Suelo (cm)	38.2±4.2	31.25±4.25	30.43±4.25	24.62±4.25	1.7	0.196
pH (H ₂ O)	4.1±0.1	4.1±0.1	4.1±0.1	4.2±0.1	0.4	0.787
Acidez (cmol+)/kg	5.6±1.2	6.6±1.2	5.5±1.2	6.5±1.2	0.3	0.858
Ca (cmol (+) / kg	4.3±1.6	1.4±1.6	3.0±1.6	0.7±1.6	1.0	0.407
Mg (cmol (+) / kg	1.2±0.3	0.9±0.3	1.0±0.3	0.6±0.3	0.6	0.605
K (cmol (+) / kg	0.3±0.1	0.6±0.1	0.6±0.1	0.5±0.1	2.9	0.058
SA%	61.6±9.7	69.6±9.7	58.4±9.7	76.5±9.7	0.7	0.556
CICE (cmol+/kg)	11.4±1.6	9.4±1.6	10.1±1.6	8.4±1.6	0.6	0.623
P (mg/kg)	20.6±6.7	43.2±6.7	25.2±6.7	25.8±6.7	2.2	0.122
Cu (mg/kg)	4.0±0.8	2.6±0.8	4.3±0.8	3.6±0.8	0.8	0.523
Zn (mg/kg)	2.1 ±0.3 A	3.6±0.3 B	2.2±0.3 A	2.0±0.3 A	4.5	0.015
Mn (mg/kg)	23.4±4.8 A	12.7±4.8 AB	7.6±4.8 B	2.7±4.8 B	3.4	0.037
Fe (mg/kg)	1703.5±202.3 A	1644±202.3 A	1032.5±202.3 B	792±202.3 B	5.0	0.01
C (%)	16.1±1.8 A	26.55±1.8 B	23.6±1.8 B	22.01±1.8 B	6.0	0.004
N (%)	1.0±0.1 A	1.8±0.1 B	1.6±0.1 B	1.6±0.1 B	5.8	0.005
C/N	16.2±0.6	15.0±0.6	14.3±0.6	14.0±0.6	2.8	0.064

Variables del suelo: Profundidad del suelo (Prof. Suelo), potencial de hidrógeno (pH), Acidez, Calcio (Ca), Magnesio (Mg), Potasio (K), Porcentaje de saturación de acidez SA%, Capacidad de intercambio catiónico (CICE), Fósforo (P), Cobre (Cu), relación Carbono Nitrógeno (C/N), Zinc (Zn), Manganeseo (Mn), Hierro (Fe), Carbono (C), Nitrógeno (N) y la relación Carbono/Nitrógeno (C/N).

Relación de la vegetación con las variables ambientales

Según los resultados de las regresiones lineales (Tabla 8), las variables: pendiente, cobertura de dosel y componente tres del suelo (CP3_Suelo), están relacionados con la abundancia y la riqueza de brinzales y latizales de manera significativa y positiva, lo cual sugiere que, un aumento en estas variables podría generar un aumento en la abundancia y riqueza de individuos arbóreos de la regeneración natural. El CP3_Suelo tiene valores altos de R² oscilando entre 0.35 al 0.50 de ajuste. El porcentaje de *Chusquea*, se relaciona de manera negativa con la abundancia y la riqueza para latizales y brinzales, disminuyendo sus valores a medida que aumenta el porcentaje de *Chusquea*. La riqueza de los latizales tuvo relación significativa con todas las regresoras, es así como tuvo también relación con CP1_Suelo y CP2_Suelo, con R² de 0.08 y 0.16, respectivamente.

Tabla 8. Regresiones lineales simples entre las variables abundancia y riqueza

Categoría	Variable	Regresora	Coefficiente	Valor-p	R ²
Brinzales	Abundancia	Pendiente	0.09±0.03	0.0018	0.10
		Cob. Dosel	0.06±0.01	<0.0001	0.24
		Chusquea (%)	-0.04±0.02	0.045	0.38
		CP1_ Suelo	0.09±0.14	0.5383	0.04
		CP2_ Suelo	-0.24±0.16	0.1619	0.13
		CP3_ Suelo	1.05±0.18	<0.0001	0.44
	Riqueza	Pendiente	0.03±0.01	0.0125	0.18
		Cob. Dosel	0.03±0.01	0.0012	0.36
		Chusquea (%)	-0.03±0.01	0.0003	0.45
		CP1_ Suelo	0.09±0.04	0.0662	0.09
		CP2_ Suelo	-0.14±0.07	0.0564	0.10
		CP3_ Suelo	0.45±0.10	0.0002	0.50
Latizales	Abundancia	Pendiente	0.10±0.02	0.0002	0.41
		Cob. Dosel	0.05±0.01	0.0001	0.21
		Chusquea (%)	-0.04±0.02	0.0299	0.27
		CP1_ Suelo	0.14±0.13	0.2949	0.09
		CP2_ Suelo	-0.07±0.16	0.6538	0.01
		CP3_ Suelo	1.11±0.19	<0.0001	0.35
	Riqueza	Pendiente	0.04±0.01	0.0003	0.24
		Cob. Dosel	0.04±0.01	<0.0001	0.71
		Chusquea (%)	-0.03±0.01	<0.0001	0.53
		CP1_ Suelo	0.08±0.04	0.0287	0.08
		CP2_ Suelo	-0.19±0.06	0.0038	0.16
		CP3_ Suelo	0.47±0.08	<0.0001	0.49

Pendiente: Pendiente máxima para cada parcela, Cob. Dosel: Cobertura de dosel, Chusquea (%): Porcentaje de *Chusquea* total (*Chusquea* sp. y *Chusquea subtessellata*), CP1_ Suelo, CP1_ Suelo y CP1_ Suelo: componentes uno, dos y tres del análisis de componentes principales del suelo.

En cuanto a la composición de especies, para los brinzales se encontró relación entre el NMS1 (separa el bosque del páramo) con la cobertura de dosel, con un R² de 0.34; el CP3_ Suelo se relacionó significativamente con la composición de especies de brinzales con un R² de 0.44 (Tabla 9). El NMS2, estuvo más relacionado con el porcentaje de *Chusquea* y el CP2_ Suelo. En el caso de los latizales, se encontraron más relaciones significativas entre las variables ambientales y el NMS1: la pendiente, la cobertura de dosel, el porcentaje de *Chusquea* y el CP3_ Suelo, siendo esta última variable la que mayor R² ajustado obtuvo con un valor de 0.45. El NMS2 fue significativo solo para la variable CP3_ Suelo.

Tabla 9. Regresiones lineales simples entre las variables ambientales y los ejes NMS1 y NMS2 de la composición de latizales y brinzales

Categoría	Variable	Regresora	Coefficiente	Valor-p	R ²	
Brinzales	NMS1	Pendiente	-18.61±9.20	0.0555	0.16	
		Cob. Dosel	-63.11±18.88	0.0030	0.34	
		Chusquea (%)	22.37±12.48	0.0868	0.13	
		CP1_ Suelo	-3.55±1.85	0.0686	0.14	
		CP2_ Suelo	0.51±1.62	0.7566	0.00	
		CP3_ Suelo	-3.54±0.85	0.0004	0.44	
	NMS2	Pendiente	-0.0009±0.0029	0.7671	0.00	
		Cob. Dosel	-0.0010±0.0012	0.4261	0.03	
		Chusquea (%)	0.0048±0.0019	0.0213	0.22	
		CP1_ Suelo	0.02±0.01	0.2967	0.05	
		CP2_ Suelo	0.04±0.02	0.0217	0.22	
		CP3_ Suelo	-0.05±0.02	0.0683	0.14	
	Latizales	NMS1	Pendiente	-0.016±0.005	0.0019	0.36
			Cob. Dosel	-0.006±0.002	0.0147	0.24
Chusquea (%)			0.012±0.003	0.0019	0.36	
CP1_ Suelo			-0.04±0.03	0.2030	0.07	
CP2_ Suelo			0.03±0.04	0.4059	0.03	
NMS2		CP3_ Suelo	-0.16±0.04	0.0004	0.45	
		Pendiente	0.001±0.002	0.7306	0.01	
		Cob. Dosel	-0.001±0.001	0.1981	0.07	
		Chusquea (%)	0.001±0.002	0.7490	0.01	
		CP1_ Suelo	-0.005±0.012	0.6870	0.01	
	CP2_ Suelo	-0.01±0.01	0.5000	0.02		
	CP3_ Suelo	-0.04±0.02	0.0288	0.20		

Pendiente: Pendiente máxima para cada parcela, Cob. Dosel: Cobertura de dosel, Chusquea (%): Porcentaje de *Chusquea* total (*Chusquea* sp. y *Chusquea subtessellata*), CP1_ Suelo, CP2_ Suelo y CP3_ Suelo: componentes uno, dos y tres del análisis de componentes principales del suelo.

Relación de la composición, la abundancia y la riqueza con las variables ambientales y espaciales

Como metodología previa al análisis de la partición de la varianza, el *Forward selection* permitió seleccionar las variables ambientales con una relación estadísticamente significativa con la abundancia, la riqueza y la composición de los brinzales y los latizales. En los anexos se presentan los resultados obtenidos para cada regresora y categoría de tamaño, los cuales tienen diferentes componentes para cada matriz del análisis de VARPART (Anexo 12).

En total se obtuvieron 14 variables espaciales (PCNM 1 – PCNM 14), sólo tres de ellos estuvieron relacionados con alguna de las regresoras de interés. El PCNM 5 fue el componente espacial que estuvo relacionado con la riqueza y la abundancia para brinzales y latizales. Para la abundancia de los brinzales, se registraron tres variables espaciales: PCNM 5, PCNM 13 y PCNM 14.

Después del proceso de *Forward selection*, se ingresaron las matrices de las variables ambientales: pendiente, cobertura, suelo y espacio, para cada una de las variables composición, abundancia y riqueza, las cuales no fueron iguales en términos de los componentes de cada una de ellas, en los próximos párrafos será detallado. La partición de la varianza permitió tener una visión holística de las relaciones entre vegetación, el ambiente y el espacio (Anexos 13 a Anexo 18).

Tabla 10. Resultados de la partición de la varianza (VARPART) para las categorías de tamaño brinzales y latizales en el sitio de estudio. Se presentan los estadísticos el R^2 ajustado (R^2_{aj}) y el estadístico F, para las matrices en el modelo y las matrices en fracciones individuales

Regresora	Mod.	Predictoras	Brinzales			Latizales		
			R2Adj	F	P	R2Adj	F	P
Composición	P	Cobertura	0.07	2.49	0.022	0.1	3.55	0.017
		Suelo	0.30	3.72	0.001	0.21	3.97	0.001
		Modelo completo	0.34	3.46	0.001	0.23	3.30	0.003
	FI	Cobertura Suelo	0.04	2.0	0.08	0.03	1.70	0.114
		Suelo Cobertura	0.27	3.45	0.001	0.13	2.88	0.01
Abundancia	P	Pendiente*	-	-	-	0.38	14.81	0.002
		Cobertura	0.47	9.58	0.003	0.3	10.70	0.005
		Suelo	0.44	8.59	0.006	0.48	11.56	0.001
		Espacio	0.53	8.08	0.003	0.14	4.83	0.034
		Modelo completo	0.71	7.66	0.003	0.57	7.01	0.002
	FI	Pendiente* Cobertura, Suelo, Espacio	-	-	-	0.1	5.24	0.026
		Cobertura Pendiente*, Suelo, Espacio	-0.04	0.06	0.932	-0.01	0.75	0.425
		Suelo Cobertura, Pendiente*, Espacio	0.03	1.81	0.194	0.09	3.11	0.064
		Espacio Cobertura, Pendiente*, Suelo	0.28	5.79	0.011	-0.02	0.29	0.601
Riqueza	P	Pendiente*	-	-	-	0.34	12.73	0.003
		Cobertura	0.5	20.04	0.001	0.79	44.92	0.001
		Suelo	0.7	16.03	0.001	0.75	24.43	0.001
		Espacio	0.16	4.69	0.051	0.32	11.85	0.002
		Modelo completo	0.68	9.13	0.002	0.85	19.81	0.001
	FI	Pendiente* Cobertura, Suelo, Espacio	-	-	-	0.02	3.18	0.093
		Cobertura Pendiente*, Suelo, Espacio	-0,002.5	0.88	0.358	0.03	2.97	0.091
		Suelo Cobertura, Pendiente*, Espacio	0.12	3.15	0.064	0.04	2.89	0.067
		Espacio Cobertura, Pendiente*, Suelo	-0.02	0.12	0.726	-0.0032	0.63	0.425

Mod: Modelo, P: Partición en el modelo completo, FI: Fracción individual. Pendiente* no fue significativa para los brinzales. Ver Tabla 15 para los detalles de lectura de cada regresora y componentes de cada matriz para cada categoría de tamaño.

Para la composición de los brinzales, con el análisis de VARPART se logró explicar un 34% de la variabilidad (R^2_{aj} = 0.34, F =2.49, p = 0.001) (Tabla 10), con el conjunto de las variables: Porcentaje de *Chusquea subtessellata* (cobertura) y Suelo (Cu, pH y C/N); las fracciones individuales tuvieron resultados significativos, únicamente para el suelo, que explicó la mayor parte de la variabilidad 27% (R^2_{aj} = 0.27, F =3.45, p = 0.001), la cobertura no tuvo un valor significativo como fracción individual. La varianza que no fue posible separar tuvo un R^2_{aj} =

0.03 y la varianza que no pudo ser explicada por este grupo de matrices fue de $R^2_{aj}=0.66$ (Anexo 16).

Para los latizales, el VARPATR explicó el 23% de la variabilidad ($R^2_{aj}=0.23$, $F=3.3$, $p=0.003$) de la composición, relacionando de manera significativa dos de las variables ambientales: Porcentaje de *Chusquea subtessellata* y Suelo (C/N y Cu); la fracción individual que explicó mayor cantidad de la variabilidad fue el suelo con un total del 13% ($R^2_{aj}=0.13$, $F=2.88$, $p=0.01$), la cobertura no tuvo un efecto significativo como fracción individual (Figura 6). Finalmente, la varianza que no se pudo separar tuvo un $R^2_{aj}=0.07$, y la varianza residual fue $R^2_{aj}=0.77$ (Anexo 13).

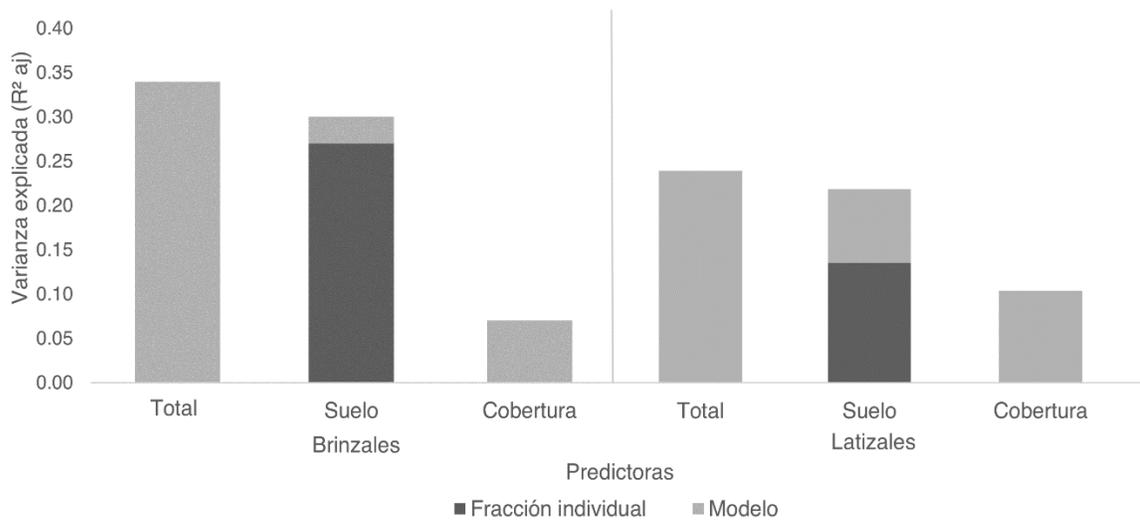


Figura 6. Partición de la varianza para explicar la composición de especies en las categorías de distancias

En relación con la abundancia de brinzales (Figura 7), se registraron un total de tres matrices explicativas significativas que permitieron explicar el 71% de la variabilidad ($R^2_{aj}=0.71$, $F=7.66$, $p=0.003$), para los brinzales: Suelo (C/N y Mn), Cobertura (Cobertura de dosel y *Chusquea* total) y el espacio (PCNM5, PCNM13 y PCNM14). Para las fracciones individuales el espacio fue la que más porcentaje explicó, siendo la única matriz con valor significativo para la abundancia, con un porcentaje de 28% de la variabilidad explicada ($R^2_{aj}=0.28$, $F=5.79$, $p=0.011$). La fracción de la variabilidad que no pudo ser separada tuvo un $R^2_{aj}=0.45$ y $R^2_{aj}=0.29$ (Anexo 14).

Las variables que fueron significativas para la abundancia de latizales fueron: pendiente, cobertura (porcentaje de *Chusquea subtessellata*), suelo (Mn, Fe) y Espacio (PCNM 5), la cuales explicaron un total de 57% de la variabilidad ($R^2_{aj}=0.57$, $F=7.01$, $p=0.002$). Particularmente, la matriz que tuvo un valor significativo como fracción individual para los latizales fue la pendiente la cual explicó el 10% de la variabilidad ($R^2_{aj}=0.10$, $F=5.24$, $p=0.026$). La varianza que no pudo ser separada tuvo un valor de $R^2_{aj}=0.40$ y los residuos o varianza que no pudo ser separada fue de $R^2_{aj}=0.43$ (Anexo 17).

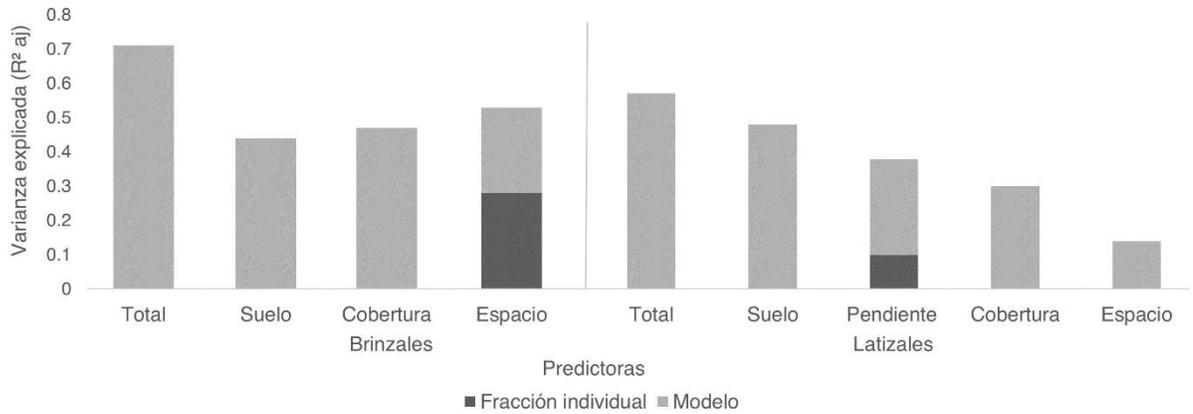


Figura 7. Partición de la varianza para explicar la abundancia de especies en las categorías de distancias

Las matrices relacionadas con la riqueza de brinzales y latizales fueron: Suelo, cobertura y espacio, y solo para latizales se sumó el efecto de la pendiente (Figura 8). Para los brinzales el VARPAN pudo explicar un 68% de la variabilidad ($R^2_{aj} = 0.68$, $F=9.13$, $p= 0.002$), en el modelo la matriz que más explicó fue el suelo, seguido de la cobertura y finalmente el espacio. Los efectos individuales fueron nulos para todas las variables. La porción de varianza que no pudo ser separada tuvo un $R^2_{aj} = 0.58$ y la parte que no se pudo explicar fue de $R^2_{aj} = 0.32$ (Anexo 15).

En los latizales, la cantidad de variabilidad explicada fue mayor que para los brinzales con un $R^2_{aj} = 0.85$; las variables suelo y cobertura tuvieron valores altos de R^2_{aj} con 0.75 y 0.79, respectivamente. Las fracciones individuales no fueron significativas para explicar la riqueza de especies. La porción de la varianza que no pudo ser separada por el análisis fue de $R^2_{aj} = 0.76$, mientras los residuos correspondieron a $R^2_{aj} = 0.15$ (Anexo 18).

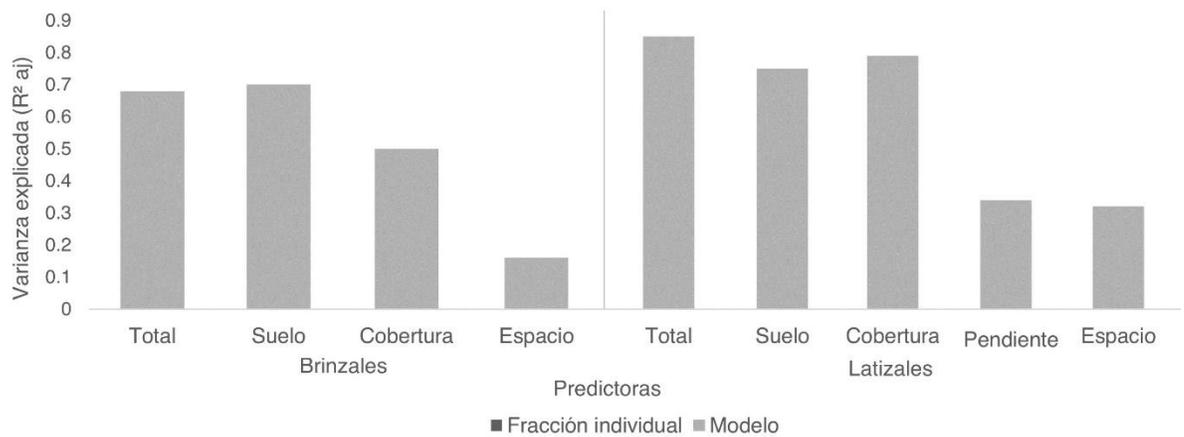


Figura 8. Partición de la varianza para explicar la riqueza de especies en las categorías de distancias

DISCUSIÓN

Abundancia, riqueza y composición de la regeneración natural arbórea

La regeneración natural de individuos arbóreos se registró en todas las categorías de distancias, hasta más de 200m de la línea de árboles, lo cual permite confirmar la pregunta sobre la presencia de especies arbóreas del bosque montano en el páramo del Cerro de la Muerte, según como fue definido el concepto de esta investigación. Esto incluye las distancias más lejanas de la línea de árboles hacia el interior del páramo, con distancias de hasta de 425 m donde se ubica la parcela más lejana del borde del bosque (P4). Tanto para la riqueza, como para la abundancia de latizales y brinzales hubo una disminución a medida que el muestreo se adentraba hacia el páramo. La abundancia y la riqueza de la regeneración, difirió desde el BLA y el P100m con P100m-200m y P>200m, sugiriendo una limitación de la distribución de la regeneración hasta el P100m.

Las dos especies que estuvieron en todas las categorías de distancias desde el BLA hasta P>200m, fueron *M. dependens* (Primulaceae) y *E. myrtilloides* (Escalloniaceae). *M. dependens* es un árbol de hasta 7 m de alto, que crece en Costa Rica en la cordillera central y de Talamanca desde los 2 300m – 3 500m (INBio - *Myrsine dependens*, 2022). *E. myrtilloides* es un árbol nativo de amplia distribución, habita desde Costa Rica hasta Argentina, alcanza alturas totales de hasta 12 m, su madera es dura y es dispersada por baricoria y anemocoria. En Costa Rica, se le puede ver en la cordillera de Talamanca desde los 2500 m hasta los 3300m (INBio - *Escallonia myrtilloides*, 2022; Rodamonte (*Escallonia myrtilloides*), 2022), esta especie estuvo presente en todas las distancias, y autores como Vargas & Sánchez, (1988) la define como un componente común del páramo. No todas las especies que se registraron como arbóreas son elementos exclusivos del bosque, por ejemplo, la especie *M. dependens* (también conocida como cucharo de páramo) puede ser un elemento común también en los páramos, creciendo como árboles dispersos (INBio - *Myrsine dependens*, 2022).

Maytenus woodsonii fue una especie con alta abundancia para los latizales en el BLA, y estuvo presente en P100m y P100m-200m. Otros autores la registran en bosque de roble, bosque enano, páramo, bosques primarios, bordes de bosque, matorrales y orillas de caminos, desde los 2 000 –3 500 m (Hammel et al, 2007). En un páramo en Mérida, Venezuela Ramírez et al., (2009) registraron tallos con un área basal superior a 2 cm, medido a 30 cm como parte del estrato alto que tomaron como árboles o elementos leñosos, que denominaron estrato alto, en el cual evidenciaron una tendencia a la disminución de estas especies leñosas con la altitud, tanto el bosque como en los páramos. Así mismo, se evidenció una tendencia a la disminución de la riqueza y la diversidad, factor que relacionaron con la disminución de especies capaces de establecerse en los páramos con el aumento de la altitud.

Por su parte, *Quercus costaricensis* (Encino), una de las especies características y dominantes del bosque montano alto, se registró en el BLA como un componente arbóreo abundante, pero con un sólo un individuo de categoría brinzal en la primera distancia del páramo (P100m) y sin ningún latizal. Esto es coherente con los que algunos autores reportan sobre los encinos, (Blaser et al., 1991). En el bosque de *Q. costaricensis* encontraron también que la regeneración natural de esta especie crece siempre cercana a los árboles parentales y productores de semillas, factor que podría estar influenciando en la poca dispersión de esta especie por fuera de la línea de árboles del bosque.

Un caso similar ocurrió con la especie *Vaccinium consaguineum*, la cual fue una de las especies con los mayores valores registrados en el BLA con 149 latizales y 11 brinzales, luego con un individuo de brinzal y un individuo de latizal en el P100m y alcanzó a registrarse hasta el P100m-P200m con tan solo tres individuos latizales y ningún brinzal.

Cornus disciflora, *Ilex pallida*, *Ocotea austinii* *Oreopanax echinops*, *Symplocos serrulata* fueron especies que solamente se registraron en BLA, y con pocos individuos que van desde uno hasta 12, lo que indica que estas especies tiene una asociación más fuerte con el bosque. Algunos estudios sobre la estructura y la composición de robledales en la cordillera de Talamanca encontraron que, las especies que ocurren en los estratos arbóreos de estos bosques rara vez registraron individuos en la regeneración natural, y cuando lo hacen eran plantas aisladas. En el caso de *Q. costaricensis* y especies de lauráceas registraron individuos agregados y cercanos a los parentales (Blaser et al., 1991; Cruz Burelo, 2013; Veintimilla et al., 2019).

Hablar de exclusividad de especies en un ecosistema de un bosque montano en transición al páramo puede ser confuso o quizás equivocado al tratar de catalogar especies exclusivas del ecotono, y cómo lo sugieren Vargas & Sánchez, (2005) es una tarea difícil. Sin embargo, la abundancia de estas especies si pudiese ser más informativo sobre la ocurrencia de las especies en un sitio. Esto también afecta los resultados que se pueden encontrar entre autores en estudios ecológicos cercanos al área de estudio, al definir estos límites.

Según el resultado del ANOSIM en cuanto a la composición de los latizales, las distancias fueron diferentes entre sí, con recambio entre las especies, excepto para las distancias P100m-200m y P>200m (Tabla 6), donde cae más fuertemente la riqueza y la abundancia de regeneración. En el caso de los brinzales el BLA fue diferente a todas las categorías del páramo, y el páramo lejano P>200m fue diferente al páramo cercano P100m (Tabla 5), esta diferencia se refleja en la llegada de más individuos asociados a sus parentales en el P100m y que a 200m de distancia o distancias superiores pueden ser un límite de la dispersión de las especies boscosas. En un estudio en zonas transicionales entre bosque y páramo de la cordillera de Mérida en Venezuela, los investigadores reportaron que la cercanía del borde de la línea de árboles tuvo un efecto positivo sobre la riqueza de especies (Bueno & Llambí, 2015). Como es sugerido por Nathan & Muller-Landau, (2000), las distancias, los agentes de dispersión disponibles y la limitación de semillas Körner (2012), son factores que pueden estar moldeando la dispersión de las semillas y el reclutamiento de las mismas.

En la actualidad, existe un vacío en la información relacionada con la historia de vida de las especies, sobre todo en aspectos relacionados con los síndromes y agentes de dispersión, la fenología y preferencias ecológicas particulares, por ejemplo, a nivel de requerimientos nutricionales del suelo. Esto limita el avance para llegar a un análisis más a profundo con explicaciones directamente relacionadas con las especies de interés y su potencial adaptación.

Relación de la regeneración natural con las variables ambientales y espaciales

El suelo del páramo cambia a partir de la línea de árboles. Los suelos del Cerro de la Muerte están categorizados como histosoles en el sistema de la Soil Survey Staff (1975) USDA, con más del 50% de sus componentes de tipo orgánico para los 80 cm superiores (el material parental consiste en vegetales preservados). Son descritos como poco profundos de origen volcánico y con una delgada capa de hierro (Kappelle & Horn, 2005). A manera de observación, a medida

que se ascendía desde el bosque hacia el páramo, donde la mayor cantidad de rocas y en la zona de línea de bosque algunos árboles de *Q. costaricensis* de grades tamaños estaban caídos desde la raíz, quizás por la relativa baja profundidad de los suelos en esta zona transicional.

Los valores de pH en el área fueron bajos, producto de la presencia de grandes cantidades de materia orgánica, que es común en suelos volcánicos (Bertsch, 1987). Sólo en condiciones extremas el pH desciende por debajo cuatro, y esto tiene implicaciones sobre el crecimiento vegetal, pudiendo ocasionar daño radicular directamente. Además, la actividad de los organismos del suelo es inhibida cuando son suelos muy ácidos, limitando las disponibilidad de nutrientes para las plantas (Bertsch, 1987). En el proceso de la potencial expansión del bosque montano hacia el páramo del Cerro de La Muerte, el pH no representa una barrera aparente para el establecimiento de la regeneración natural.

Respecto a la relación C/N, se registraron valores promedio entre 13.9 y 16.24 en todas las categorías de distancias, se sabe que valores por debajo de 30 son adecuados para que sucedan procesos descomponedores y el regreso de la mineralización al (Bertsch, 1987). Se registraron mayores cantidades de C y N en el suelo de los páramos que en BLA y este no fue significativamente diferente con respecto a las tres categorías del páramo. La relación C/N obtuvo valores más altos en BLA. El Fe, Mn y el Zn presentaron diferencias entre las distancias, tanto Mn, como Fe no presentaron diferencias entre BLA y P100m, y, por otra parte, P100m-200m y P>200m no fueron diferentes entre sí.

En áreas de altura en Brasil, suelo Gastauer et al., (2020) encontraron que la composición de la comunidad de especies varió entre los picos de montaña muestreados y esto estuvo influenciado por la altitud y las propiedades del suelo. También registraron suelos con pH ácidos. Lo anterior es congruente con los resultados del presente estudio obtenidos con el *forward selection*, donde diferentes componentes de la fertilidad del suelo afectan la composición, la abundancia y la riqueza de latizales y brinzales; encontramos que mientras el pH afecta la composición de brinzales, el Mg afecta la riqueza de latizales. Registramos una relación del Cu con la composición de latizales y brinzales, por su parte, el Fe tuvo una relación significativa con la abundancia de latizales. El Mn se relacionó de manera positiva con la riqueza y la abundancia tanto de brinzales como de latizales.

Con el *forward selection* se retuvieron diferentes tipos de cobertura para cada predictora (composición, abundancia y riqueza) y cada categoría de tamaño de la regeneración. El porcentaje de *C. subtessellata* fue la variable que se relacionó con todas las predictoras y categorías, excepto con la abundancia de brinzales. En las regresiones lineales simples se relaciona de manera negativa, a medida que aumenta la cantidad de cobertura de este bambú nativo, disminuye la riqueza de especies.

Con la variable que se encontró mayor relación de la cobertura de *C. subtessellata*, fue con la riqueza de especies tanto para brinzales con un $R^2_{aj}= 0.7$ de la variabilidad explicada para brinzales y un $R^2_{aj}= 0.75$ para los latizales. Para la abundancia, la cobertura también se relacionó con porcentajes de la variabilidad altos, por encima del 30% en brinzales y latizales. Algunos autores consideran que una de las razones por las cuales el bosque no aumenta su crecimiento ascendente es debido a la presencia de cubiertas de pastos llamados techos de hierba o en inglés *grass ceiling* (Rehm & Feeley, 2015). En el páramo del Cerro de la Muerte no existe una

cobertura importante de pastos, pero este efecto supresor de la regeneración podría ser inducido por la cobertura de *C. subtessellata*.

La dispersión, supervivencia y germinación de semillas en áreas de pastizales adyacentes a la línea de árboles está poco explorado (Rehm & Feeley, 2015). En contraste, algunos autores sugieren que el pasto puede ser un facilitador, en los procesos de colonización y reclutamiento de árboles, al proporcionar sombra a los juveniles (Bader et al., 2007; Bertness & Callaway, 1994; Smith et al., 2009). Aun así, la matriz de pastos también pueden promover el fuego y aumentar la presión de pastoreo, ambos con efectos negativos para las plántulas (Rehm & Feeley, 2015).

En un estudio en un gradiente altitudinal del pacífico sur de Costa Rica (Chain-Guadarrama et al., 2012), utilizaron la partición de la varianza para comprender si la composición de especies de árboles y de palmas de bosques maduros dependía más de variables edáficas, climáticas, de la elevación o se debía al espacio. Los resultados indicaron que la ubicación espacial de las parcelas era el factor más importante relacionado con la composición ($R^2_{aj} = 0,149$), aunque la heterogeneidad también fue importante. Los autores sugieren que este resultado es quizás una limitación de la dispersión

En el presente estudio no se encontró relación entre la composición y el espacio, sin embargo, sí se registró con la abundancia y la riqueza de brinzales y latizales. Para la abundancia de brinzales el efecto fue particularmente importante; lo cual podría sugerir que las variables espaciales son determinantes para la cantidad de brinzales que se registraron en las categorías de distancias, y con ello factores asociados con la organización ecológica de las comunidades como la competencia o la dispersión (Borcard et al., 1992), que es el primer componente del proceso de regeneración natural descrito por Nathan & Muller-Landau, (2000).

El hecho que a la composición de especies estuviera relacionada con las variables del suelo y la cobertura, donde a los brinzales los afectan los componentes del suelo relación C/N, el Cu y el pH y a los latizales C/N y el Cu, podría estar explicando que entre las distancias los cambios en los nutrientes, y las variables asociadas como el pH, son apropiadas para el crecimiento de ciertas comunidades de plantas, más que para otras; a los brinzales el pH los afectaría principalmente, en la fase de reclutamiento donde la plántula comienza el proceso de establecimiento (Bertsch, 1987; Nathan & Muller-Landau, 2000). Mientras en los latizales, las variables del suelo podrían estar afectando los procesos metabólicos en la transición a la vida adulta y sus procesos reproductivos.

La pendiente y la abundancia de latizales se relacionaron, de manera positiva, para los brinzales no hubo efecto de la pendiente. En el análisis de VARPART la pendiente explicó el 10% de la variabilidad como fracción individual ($R^2_{aj} = 0.10$, $F=5.24$, $p= 0.026$). Las distancias las mayores pendientes fueron registradas para el BLA y fueron disminuyendo conforme se ascendía en la montaña y el muestreo estaba más hacia el interior del páramo. Vasques Morera 1983 describe el Cerro de la muerte, cerro las vueltas y Chirripó con fuertes pendientes entre 30 y 80% y altamente disectadas. Algunas investigaciones sugieren que la dispersión y la supervivencia de semillas de árboles pueden estar limitados por los cambios en las pendientes ascendentes y fuertes en los bosques de niebla (Dullinger et al., 2004).

Investigaciones a futuro

Con base en la presencia tanto en el BLA como en las diferentes distancias del páramo, las siguientes especies son potencialmente informativas de los procesos de expansión ascendente del bosque en la cordillera de Talamanca: *Buddleja nitida*, *Clethra gelida*, *Drimys granadensis*, *Escallonia myrtilloides*, *Maytenus woodsonii*, *Miconia schnellii*, *Myrsine dependens*, *Oreopanax paramicola*, *Persea sp.*, *Quercus costaricensis*, *Schefflera rodrigueziana*, *Vaccinium consanguineum*, *Weinmannia pinnata*. Algunas especies registradas en el BLA no se encontraron en ninguna de las distancias del páramo, lo cual no niega la posibilidad de un encuentro ocasional de su regeneración natural en el páramo, probablemente con bajas densidades: *Cornus disciflora*, *Ilex pallida*, *Ocotea austinii*, *Oreopanax echinops* y *Symplocos serrulata*.

Uno de los factores que pueden explicar la distribución actual y podría tener aportes sobre la dinámica de la regeneración natural de especies arbóreas del bosque en el páramo, es la dispersión tanto a nivel de síndromes como de agentes. También los estudios relacionados con lluvia de semillas podrían ayudar a comprender las rutas potenciales de la llegada del germoplasma al páramo y los dispersores asociados.

Durante el muestreo en campo, se observó que existían microambientes con mayor presencia de regeneración natural relacionado con la topografía del terreno, por ejemplo, donde se presentaban pequeños cañones con más cantidad de agua, la vegetación aumentaba de tamaño. También se veía algunas islas de vegetación arbustiva o de árboles de páramo como la especie *Comarostaphylis arbutoides* (Ericaceae) con altura de hasta 4 y 5 m, que creaba un microambiente de sombra y materia orgánica que potencialmente estaría favoreciendo la llegada de nuevos reclutas.

Aunque la profundidad de suelo no presentó un resultado significativo entre las categorías de distancias (Tabla 8), sí se observó un descenso en la profundidad a medida que aumentaba la distancia desde el bosque hasta el páramo, tal vez por un efecto aleatorio. (van Uffelen, 1991) con base en los perfiles de la FAO 1977 estudiaron perfiles del suelo en el Parque Nacional Chirripó (también en un páramo de la cordillera de Talamanca), según esta la clasificación de la profundidad efectiva que se refiere a la máxima profundidad hasta donde las raíces de las plantas pueden establecerse fácilmente (Kappelle & Horn, 2005), los valores medios varían desde muy superficial para el P>200m (menor de 25 cm) y superficial para el BLA, P100m y P100m-200m (de 25 a 50 cm). Se considera pertinente investigar más al respecto y la relación con la capacidad de anclaje de las raíces en estos suelos.

La distribución de la línea de árboles actual, está influenciado por el uso de la tierra en el pasado, así como los cambios vinculados con el dominio de plantas leñosas (Young et al., 2017). Una de las actividades más prevalentes en los pastizales alrededor de la línea de árboles es el pastoreo, que pisotean la plántulas y aumentan la erosión del suelo (Young, 2009). En conversación personal con un habitante del caserío Villa Mills, mencionó que en el pasado y hasta los años 2 000 se registró actividad ganadera en algunas partes el cerro de la muerte, lo cual podría ser un factor que influye en la distribución actual de la regeneración natural y la compactación del suelo, que podría ser estudiado en el futuro. También sería pertinente seguir indagando las relaciones del fuego con la actual distribución de especies del bosque y del

páramo, así como el efecto antrópico de las vías, el establecimiento de torres de comunicación, la infraestructura de energía eléctrica y el turismo.

El área de estudio es un sitio de monitoreo e investigación presente y futura, para permitir comprender procesos de regeneración natural del bosque en el páramo y otros estudios ecológicos relacionados, dado que es un área relativamente pequeña (686 ha) y altura máxima de 3 475 m, si se compara con la extensión del Chirripó o con los páramos del sur del continente. Estas condiciones hacen que sea un paisaje apropiado para estudiar de manera local los cambios en las comunidades vegetales, que al ser relacionados con el cambio climático, y las mediciones temporales, podrían tenerse resultados más conspicuos que aumentan la probabilidad de detectar el ascenso del bosque con menor dificultad respecto a otras alturas (Hammen & Cleef, 1986). Autores como Helmer et al. (2019), sugieren que para comprender la vulnerabilidad de las especies de páramo, dados los patrones de diversidad y endemismo, se necesita información sobre los cambios climáticos proyectados a escalas espaciales mucho más finas que las escalas de los modelos climáticos globales. La mayoría de las áreas de páramo se pierden en las grandes celdas de cuadrícula de modelos climáticos globales, y este es uno de esos casos.

CONCLUSIONES

Este estudio demuestra la presencia de regeneración natural de especies arbóreas en un páramo. Las especies encontradas incluyen algunas que son características del bosque montano adyacente al páramo y otras reconocidas como componentes ocasionales del páramo mismo, sugiriendo que la capacidad de regenerarse y sobrevivir en el páramo existe en una gama amplia de tipos ecológicos de especies.

La disminución muy marcada de la abundancia y la riqueza de especies del ensamblaje de regeneración natural con la distancia a partir de la línea de árboles sugiere que la limitación de la dispersión de semillas representa un factor clave en el mantenimiento del páramo. A la vez, la limitación de la dispersión impediría el reemplazo del páramo por bosque en un escenario de aumento de temperatura.

El estudio demuestra, sin embargo, la gran importancia de medir un rango de factores ambientales que pueden afectar la regeneración natural arbórea, y el uso de la partición de la varianza para entender estadísticamente la importancia relativa de los mismos. Bajo este enfoque de análisis, la cobertura densa de *Chusquea* y la variación de las características químicas del suelo del páramo emergen como factores adicionales a la limitación de la dispersión, que pueden impedir fuertemente la regeneración natural arbórea.

Una de las consecuencias potenciales del cambio climático antropogénico es que el clima de la Cordillera de Talamanca, a elevaciones superiores a los 3 200 msnm, puede volverse favorable para bosque. El presente estudio sugiere, sin embargo, que la adaptación de los ecosistemas a través de procesos de regeneración natural será afectada por la limitación de la dispersión, las características de la vegetación del páramo y las condiciones de suelo. La continuación a largo plazo de la presente investigación, más intervenciones experimentales, generarán las bases científicas necesarias para la gestión de este paisaje de montaña en el contexto del cambio climático.

El sitio de estudio ha sido afectado históricamente por intervención humana, especialmente con la construcción de la vía Interamericana y los incendios inducidos, lo cual afectó la composición y estructura de la vegetación, estas condiciones aún están vigentes. Por lo cual se debe contar con gestión urgente y correcto manejo para garantizar su conservación en el tiempo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alexander, J. M., Diez, J. M., & Levine, J. M. (2015). Novel competitors shape species' responses to climate change. *Nature*, 525(7570), Art. 7570. <https://doi.org/10.1038/nature14952>
- Alvarado, A. (1985). *El origen de los suelos*. CATIE.
- Aus der Beek, R. (1992). *Manejo forestal basado en la regeneración natural del bosque: Estudio de caso en los robledales de altura del Cordillera de Talamanca, Costa Rica*. Bib. Orton IICA / CATIE.
- Bader, M. Y., & Ruijten, J. J. A. (2008). A topography-based model of forest cover at the alpine tree line in the tropical Andes. *Journal of Biogeography*, 35(4), 711-723. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01818.x>
- 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. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9212-6>
- Barthlott, W., Lauer, W., & work(s):, A. P. R. (1996). *Global Distribution of Species Diversity in Vascular Plants: Towards a World Map of Phytodiversity (Globale Verteilung der Artenvielfalt Höherer Pflanzen: Vorarbeiten zu einer Weltkarte der Phytodiversität)*. 317-327.
- Bergoeing, J. P. (1998). *Geomorfología de Costa Rica*. Instituto Geográfico Nacional.
- Bertness, M. D., & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(5), 191-193. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4)
- Bertsch, F. (1987). *Manual Para Interpretar la Fertilidad de Los Suelos de Costa Rica*. Editorial Universidad de Costa Rica.
- Blaser, J., Camacho, M., & CATIE - Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, T. (1991). *Estructura, composición y aspectos silviculturales de un bosque de roble (Quercus spp.) del piso montano en Costa Rica*. <https://repositorio.catie.ac.cr/handle/11554/1732>
- Borcard, D., Legendre, P., & Drapeau, P. (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73(3), 1045-1055.
- 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. <https://doi.org/10.1111/avsc.12186>
- Buol, S., & Nicholaides, J. J. (1980). *Priorities for Alleviating Soil-related Constraints to Food Production in the Tropics*. Int. Rice Res. Inst.
- Buringh, D. P. (1979). *Introduction to the study of soils in tropical and subtropical regions*. 105.
- Cano-Salgado, A., Zavala-Hurtado, J. A., Orozco-Segovia, A., Valverde- Valdés, M. T., & Pérez-Rodríguez, P. (2012). Composición y abundancia del banco de semillas en una región semiárida del trópico mexicano: Patrones de variación espacial y temporal. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(2). <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2012.2.938>
- Chain-Guadarrama, A., Finegan, B., Vilchez, S., & Casanoves, F. (2012). Determinants of rain-forest floristic variation on an altitudinal gradient in southern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 28(5), 463-481. <https://doi.org/10.1017/S0266467412000521>
- Chaverri, A., & Cleef, A. M. (2005). Comunidades vegetales de los páramos de los macizos de Chirripó y Buena Vista, Costa Rica. En *Páramos de Costa Rica*. Instituto Nacional de Biodiversidad.

- Cruz Burelo, F. de la. (2013). *Distribución espacial de la regeneración natural de especies arbóreas dentro del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills, Costa Rica y su relación con variables bioclimáticas*. <https://repositorio.catie.ac.cr/handle/11554/4808>
- Dray, S., Bauman, D., Blanchet, G., Borcard, D., Clappe, S., Guenard, G., Jombart, T., Larocque, G., Legendre, P., Madi, N., & Wagner, H. H. (2022). *adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis* (0.3-19). <https://CRAN.R-project.org/package=adespatial>
- Dullinger, S., Dirnböck, T., & Grabherr, G. (2004). Modelling climate change-driven treeline shifts: Relative effects of temperature increase, dispersal and invasibility. *Journal of Ecology*, 92(2), 241-252. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00872.x>
- Fearnside, P. M. (2004). Are climate change impacts already affecting tropical forest biomass? *Global Environmental Change*, 14(4), 299-302. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2004.02.001>
- Foster, P. (2001). The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews*, 55(1-2), 73-106. [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(01\)00056-3](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(01)00056-3)
- García-Villacorta, R. (2009). Diversidad, composición y estructura de un hábitat altamente amenazado: Los bosques estacionalmente secos de Tarapoto, Perú. *Revista Peruana de Biología*, 16(1), 81-92.
- Grubb, P. J. (1977). Control of Forest Growth and Distribution on Wet Tropical Mountains: With Special Reference to Mineral Nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8(1), 83-107. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.08.110177.000503>
- Hammen, T., & Cleef, A. M. (1986). Development of the high Andean páramo flora and vegetation. *High Altitude Tropical Biogeography*, 153-201.
- Harsch, M. A., & Bader, M. Y. (2011). Treeline form – a potential key to understanding treeline dynamics. *Global Ecology and Biogeography*, 20(4), 582-596. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00622.x>
- Hastenrath, S. (1973). On the pleistocene glaciation of the cordillera de Talamanca, Costa Rica. *ON THE PLEISTOCENE GLACIATION OF THE CORDILLERA DE TALAMANCA, COSTA RICA*.
- Helmer, E. H., Gerson, E. A., Baggett, L. S., Bird, B. J., Ruzycki, T. S., & Voggesser, S. M. (2019). Neotropical cloud forests and páramo to contract and dry from declines in cloud immersion and frost. *PLOS ONE*, 14(4), e0213155. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213155>
- Hofstede, R., Segarra, P., & Mena V., P. (2003). *Los páramos del mundo*. UICN : Global Peatland Initiative : EcoCiencia.
- Horn, S. P. (1989). Postfire vegetation development in the Costa Rican páramos. *Madroño*, 36(2), 93-114.
- Horn, S. P., Orvis, K. H., & Haberyan, K. A. (1999). *Investigación limnológica y geomorfológica de lagos glaciares del Parque Nacional Chirripó, Costa Rica* (pp. 99-106) [Informe semestral]. Instituto Geográfico Nacional.
- INBio—*Escallonia myrtilloides*. (2022). <http://www.crbio.cr:8080/neoportall-web/species/Escallonia%20myrtilloides>
- INBio—*Myrsine dependens*. (2022). <http://www.crbio.cr:8080/neoportall-web/species/Myrsine%20dependens>
- Kappelle, M., & Horn, S. P. (2005). *Páramos de Costa Rica*. Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Kappelle, M., Lovejoy, T. E., & Gámez Lobo, R. (2016). *Costa Rican Ecosystems*. University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226121642.001.0001>

- Körner, C. (1998). A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115(4), 445-459. <https://doi.org/10.1007/s004420050540>
- Körner, C. (2012). Treelines Will be Understood Once the Functional Difference Between a Tree and a Shrub Is. *AMBIO*, 41(3), 197-206. <https://doi.org/10.1007/s13280-012-0313-2>
- Loarie, S. R., Duffy, P. B., Hamilton, H., Asner, G. P., Field, C. B., & Ackerly, D. D. (2009). The velocity of climate change. *Nature*, 462(7276), 1052-1055. <https://doi.org/10.1038/nature08649>
- Luteyn, J. L., Churchill, S. P., Griffin, D., Gradstein, S. R., Sipman, H. J. M., & Gavilanes A., M. R. (1999). *Páramos: A checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature*. (Vol. 278). New York botanical Garden Press. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19990705283>
- Madriñán, S., Cortés, A., & Richardson, J. (2013). Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in Genetics*, 4. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fgene.2013.00192>
- Martínez-Orea, Y., Castillo-Argüero, S., Álvarez-Sánchez, J., & Collazo-Ortega, M. (2013). *Lluvia y banco de semillas como facilitadores de la regeneración natural en un bosque templado de la ciudad de México*. 38, 11.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), Art. 6772. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nathan, R., & Muller-Landau, H. C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(7), 278-285. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01874-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01874-7)
- Orvis, K. H., & Horn, S. P. (2000). Quaternary Glaciers and Climate on Cerro Chirripó, Costa Rica. *Quaternary Research*, 54(1), 24-37. <https://doi.org/10.1006/qres.2000.2142>
- Parmesan, C. (1996). Climate and species' range. *Nature*, 382(6594), 765-766. <https://doi.org/10.1038/382765a0>
- Paulsen, J., Weber, U. M., & Körner, Ch. (2000). Tree Growth near Treeline: Abrupt or Gradual Reduction with Altitude? *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 32(1), 14-20. <https://doi.org/10.1080/15230430.2000.12003334>
- Pounds, J. A., Fogden, M. P. L., & Campbell, J. H. (1999). Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, 398(6728), 611-615. <https://doi.org/10.1038/19297>
- Ranasinghe, R., Ruane, A. C., Vautard, R., Arnell, N., Coppola, E., Cruz, F. A., Dessai, S., Islam, A. S., Rahimi, M., Ruiz Carrascal, D., Sillmann, J., Sylla, M. B., Tebaldi, C., Wang, W., & Zaaboul, R. (2021). Climate change information for regional impact and for risk assessment—Supplementary Material. En V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J. B. R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, Ö. Yelekçi, R. Yu, & B. Zhou (Eds.), *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.
- 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. <https://doi.org/10.1111/ecog.01050>
- Rodamonte (*Escallonia myrtilloides*). (2022). <https://catalogofloravalleaburra.eia.edu.co/species/256>

- Sakai, A., & Larcher, W. (1987). Low Temperature and Frost as Environmental Factors. En A. Sakai & W. Larcher (Eds.), *Frost Survival of Plants: Responses and Adaptation to Freezing Stress* (pp. 1-20). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-71745-1_1
- Sesnie, S. E., Finegan, B., Gessler, P. E., & Ramos, Z. (2009). Landscape-Scale Environmental and Floristic Variation in Costa Rican Old-Growth Rain Forest Remnants. *Biotropica*, *41*(1), 16-26. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00451.x>
- SINAC. (2021). Sistema Nacional de Áreas de Conservación. <http://www.sinac.go.cr/ES/conozca/Paginas/default.aspx>
- SIREFOR. (s. f.). Recuperado 19 de noviembre de 2021, de <https://www.sirefor.go.cr/>
- Smith, W. K., Germino, M. J., Johnson, D. M., & Reinhardt, K. (2009). The Altitude of Alpine Treeline: A Bellwether of Climate Change Effects. *The Botanical Review*, *75*(2), 163-190. <https://doi.org/10.1007/s12229-009-9030-3>
- Stadtmüller, T. (1987). *Los bosques nublados en el trópico húmedo: Una revisión bibliográfica*. Bib. Orton IICA / CATIE.
- Still, C. J., Foster, P. N., & Schneider, S. H. (1999). Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. *Nature*, *398*(6728), 608-610. <https://doi.org/10.1038/19293>
- Tanner, C. C., Sukias, J. P. S., & Upsdell, M. P. (1998). Organic matter accumulation during maturation of gravel-bed constructed wetlands treating farm dairy wastewaters. *Water Research*, *32*(10), 3046-3054. [https://doi.org/10.1016/S0043-1354\(98\)00078-5](https://doi.org/10.1016/S0043-1354(98)00078-5)
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N., de Siqueira, M. F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A. S., Midgley, G. F., Miles, L., Ortega-Huerta, M. A., Townsend Peterson, A., Phillips, O. L., & Williams, S. E. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, *427*(6970), 145-148. <https://doi.org/10.1038/nature02121>
- van Uffelen, G. J. (1991). *A Geological Geomorphological and Soil Ttransect Study of the Chirripo Massif and Adjacent Areas, Cordillera de Talamanca, Ccosta Rica.(+ 5 maps)*. Wageningen Agricultural University [etc.].
- Vargas, G., & Sánchez, J. (1988). *Estudio de la vegetación del páramo del macizo Chirripó*. Universidad de Costa Rica.
- Vargas, G., & Sánchez, J. J. (2005). Plantas con flores de los páramos de Costa Rica y Panamá: El páramo ístmico. *Páramos de Costa Rica*, 397-435.
- Veintimilla, D., Ngo Bieng, M. A., Delgado, D., Vilchez-Mendoza, S., Zamora, N., & Finegan, B. (2019). Drivers of tropical rainforest composition and alpha diversity patterns over a 2,520 m altitudinal gradient. *Ecology and Evolution*, *9*(10), 5720-5730. <https://doi.org/10.1002/ece3.5155>
- Young, K. R. (2009). Andean land use and biodiversity: Humanized landscapes in a time of change. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *96*(3), 492-507. <https://doi.org/10.3417/2008035>
- Young, K. R., Ponette-González, A. G., Polk, M. H., & Lipton, J. K. (2017). Snowlines and Treelines in the Tropical Andes. *Annals of the American Association of Geographers*, *107*(2), 429-440. <https://doi.org/10.1080/24694452.2016.1235479>
- Zamora, N. (2008). *Unidades fitogeográficas para la clasificación de ecosistemas terrestres en Costa Rica*. *54*, 7.

ANEXOS

Anexo 1. Aspecto general del Cerro de la Muerte y la línea de árboles: vertiente Caribe (derecha) y vertiente pacífica (izquierda).



Anexo 2. Estadística descriptiva de las parcelas por categorías de tamaño de la regeneración arbórea, y por categorías de distancia, para las variables abundancia y riqueza

Categoría	Var.	Categoría de distancia	n	Media	D.E.	E.E.	CV	Mín.	Máx.
Brinzales	Ab.	BLA	6	69.50	56.75	23.17	81.66	22	176
		P>200m	6	0.67	0.82	0.33	122.47	0	2
		P100m	6	30.67	22.53	9.20	73.46	3	56
		P100m-200m	6	5.83	5.38	2.20	92.26	0	14
	Riq.	BLA	6	5.50	0.84	0.34	15.21	4	6
		P>200m	6	0.67	0.82	0.33	122.47	0	2
		P100m	6	2.67	1.63	0.67	61.24	1	5
		P100m-200m	6	1.33	1.03	0.42	77.46	0	3
Latizales	Ab.	BLA	6	115.50	70.06	28.60	60.66	23	200
		P>200m	6	3.33	2.94	1.20	88.32	0	7
		P100m	6	109.33	61.32	25.04	56.09	20	174
		P100m-200m	6	4.33	3.44	1.41	79.50	1	9
	Riq.	BLA	6	8.67	1.03	0.42	11.92	8	10
		P>200m	6	0.67	0.52	0.21	77.46	0	1
		P100m	6	4.33	1.63	0.67	37.68	2	7
		P100m-200m	6	1.83	1.17	0.48	63.77	1	4
Latizales altos	Ab.	BLA	6	37.17	37.09	15.14	99.78	8	111
		P>200m	6	0.67	0.82	0.33	122.47	0	2
		P100m	6	12.33	8.85	3.61	71.73	3	26
		P100m-200m	6	3.17	2.64	1.08	83.35	0	7
	Riq.	BLA	6	6.00	1.10	0.45	18.26	5	7
		P>200m	6	0.50	0.55	0.22	109.54	0	1

Categoría	Var.	Categoría de distancia	n	Media	D.E.	E.E.	CV	Mín.	Máx.
Latizales bajos		P100m	6	2.00	0.89	0.37	44.72	1	3
		P100m-200m	6	1.33	0.82	0.33	61.24	0	2
	Ab.	BLA	6	80.17	50.06	20.44	62.45	15	166
		P>200m	6	2.67	2.42	0.99	90.83	0	6
		P100m	6	97.00	53.71	21.93	55.38	17	148
		P100m-200m	6	7.17	8.61	3.52	120.17	0	22
	Riq.	BLA	6	7.00	1.10	0.45	15.65	5	8
		P>200m	6	0.67	0.52	0.21	77.46	0	1
		P100m	6	4.00	1.79	0.73	44.72	2	7
		P100m-200m	6	1.33	1.03	0.42	77.46	0	3

Var: Variable, n= Número de parcelas, D.E.=Desviación Estándar, E.E.= Error estándar, CV= Coeficiente de variación, Min= Valor mínimo de las parcelas para cada variable, Máx= Valor máximo de las parcelas para cada variable. Riq=Riqueza, Ab.=Abundancia.

Se indican las especies y su abundancia por categoría de tamaño y categorías de distancias. Para los brinzales se registró un total de 417 individuos en BLA, 184 en P100m, 35 en P100m-200m y sólo cuatro para P>200m. Para los latizales se registró un total de 836 individuos en BLA, 775 en P100m, 90 en P100m-200m y 22 para P>200m.

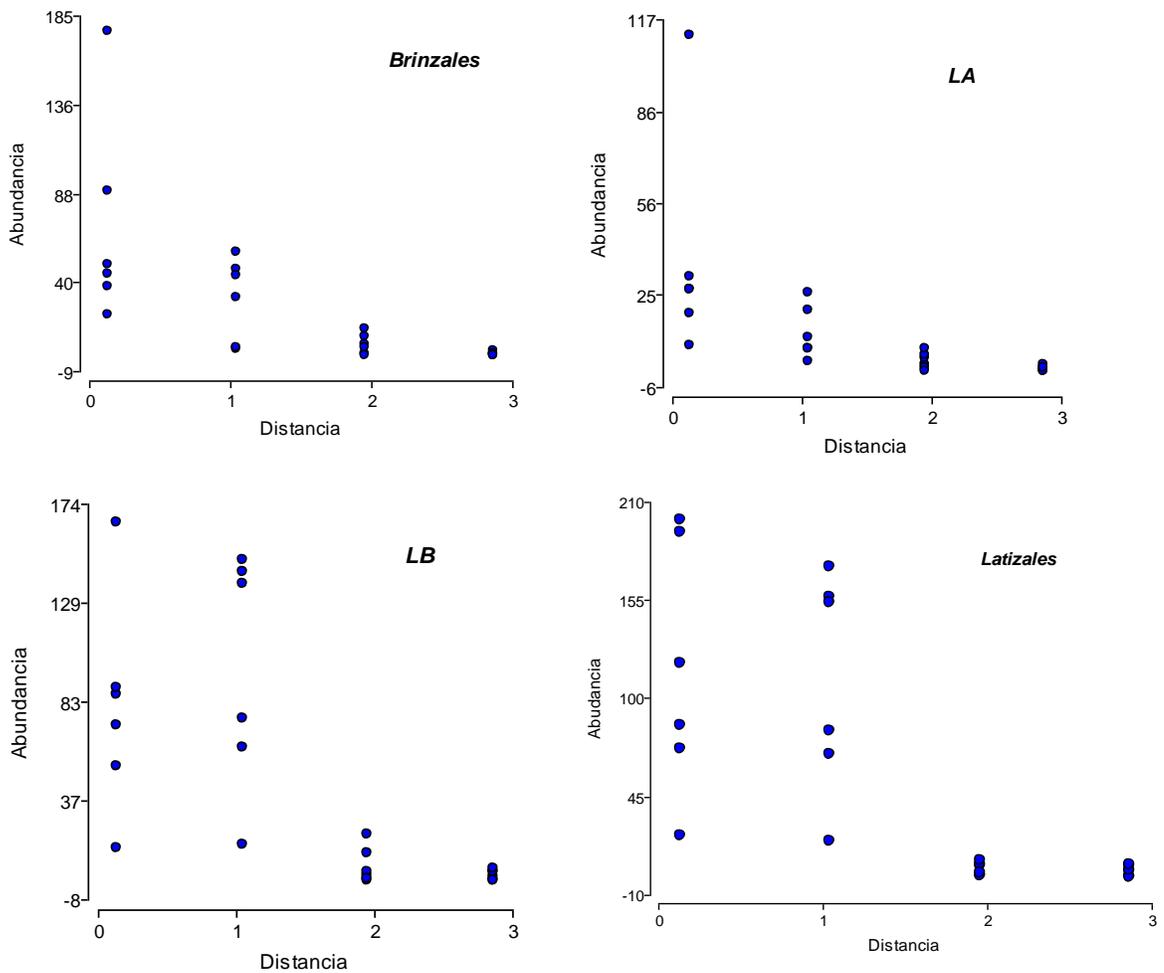
En el páramo se registraron un total de 12 especies para latizales y nueve especies para brinzales, incluyendo las especies *Q. costarricensis* y *Vaccinium consanguineum*. Las especies que estuvieron presentes en el bosque más no en el páramo en ninguna categoría fueron: *Cornus disciflora*, *Ilex pallida*, *Ocotea austini*, *Oreopanax echinops* y *Symplocos serrulata*

Anexo 3. Riqueza y abundancia de especies por las categorías de distancias según las categorías de tamaño

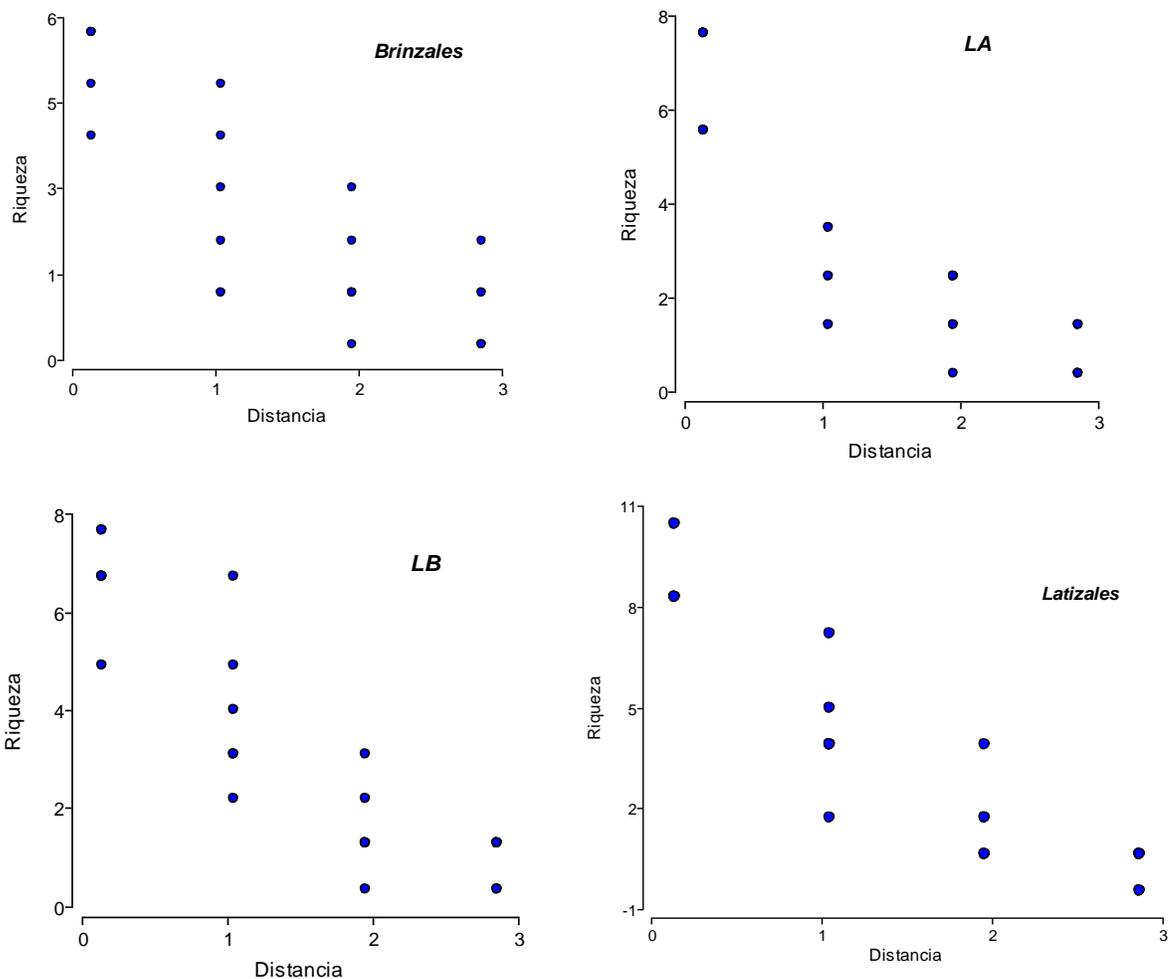
Especie	Brinzales				Latizales			
	BL A	P100 m	P100m- 200m	P>200 m	BL A	P100 m	P100m- 200m	P>200 m
<i>Myrsine dependens</i>	166	159	17	3	282	531	1	11
<i>Maytenus woodsonii</i>	26	5	3		215	78	31	
<i>Vaccinium consanguineum</i>	11	1			149	1	3	
<i>Miconia schnellii</i>	7	4			55	6		
<i>Schefflera rodrigueziana</i>	3				40	1		
<i>Oreopanax paramicola</i>	6	2			18	7		
<i>Quercus costaricensis</i>	158	1			16			
<i>Escallonia myrtilloides</i>		1	6	1	15	25	35	11
<i>Symplocos serrulata</i>	6				12			
<i>Clethra gelida</i>	32	5			8	98		
<i>Buddleja nitida</i>					7	4		
<i>Drimys granadensis</i>		5	8		7	6	19	
<i>Ilex pallida</i>					4			
<i>Cornus disciflora</i>	1				3			

Especie	Brinzales				Latizales			
	BL A	P100 m	P100m- 200m	P>200 m	BL A	P100 m	P100m- 200m	P>200 m
<i>Weinmannia pinnata</i>	1	1	1		3	17	1	
<i>Ocotea austinii</i>					1			
<i>Oreopanax echinops</i>					1			
<i>Persea sp</i>						1		
Total	417	184	35	4	836	775	90	22

Anexo 4. Distribución de la abundancia en las categorías de distancia, según las categorías de tamaño, donde 0=BLA, 1= P100m, 2= P100m-200m, 3= P100m-200m. LA: Latizales altos, LB: Latizales bajos, Latizales= suma de latizales altos y bajos



Anexo 5. Distribución de la riqueza en las categorías según las categorías de tamaño, donde 0=BLA, 1= P100m, 2= P100m-200m, 3= P100m-200m. LA: Latizales altos, LB: Latizales bajos, Latizales: suma de latizales altos y bajos



Anexo 6. Composición y abundancia de especies las categorías de distancias por parcela de muestreo y categoría de tamaño

Categoría de distancias	Parcela	Especie	B	LA	LB	Latizales	Total
BLA	P19	<i>Clethra gelida</i>	26		3	3	29
		<i>Maytenus woodsonii</i>	4	2	29	31	35
		<i>Myrsine dependens</i>	10	16	21	37	47
		<i>Oreopanax paramicola</i>	2		1	1	3
		<i>Quercus costaricensis</i>	4	3	1	4	8
		<i>Schefflera rodrigueziana</i>		1	5	6	6
		<i>Symplocos serrulata</i>			1	1	1
		<i>Vaccinium consanguineum</i>	3	9	11	20	23
	P20	<i>Cornus disciflora</i>	1		3	3	4

Categoría de distancias	Parcela	Especie	B	LA	LB	Latizales	Total
		<i>Drimys granadensis</i>		2		2	2
		<i>Escallonia myrtilloides</i>		1		1	1
		<i>Ilex pallida</i>			1	1	1
		<i>Maytenus woodsonii</i>	20	5	94	99	119
		<i>Myrsine dependens</i>	13	16	57	73	86
		<i>Ocotea austinii</i>			1	1	1
		<i>Oreopanax paramicola</i>	4	1	6	7	11
		<i>Schefflera rodrigueziana</i>		1	1	2	2
		<i>Symplocos serrulata</i>	4			0	4
		<i>Vaccinium consanguineum</i>	2	1	3	4	6
		<i>Drimys granadensis</i>		2	3	5	5
		<i>Maytenus woodsonii</i>	1		12	12	13
		<i>Miconia schnellii</i>	5	14	25	39	44
	P21	<i>Myrsine dependens</i>	79	8	40	48	127
		<i>Oreopanax echinops</i>		1		1	1
		<i>Schefflera rodrigueziana</i>	1		3	3	4
		<i>Symplocos serrulata</i>	2	2	9	11	13
		<i>Vaccinium consanguineum</i>	1		1	1	2
		<i>Buddleja nitida</i>		1		1	1
		<i>Clethra gelida</i>	5	1	2	3	8
		<i>Ilex pallida</i>			2	2	2
		<i>Miconia schnellii</i>	1			0	1
	P22	<i>Myrsine dependens</i>	15		4	4	19
		<i>Oreopanax paramicola</i>		1		1	1
		<i>Quercus costaricensis</i>	15	2	5	7	22
		<i>Schefflera rodrigueziana</i>		3		3	3
		<i>Weinmannia pinnata</i>	1		2	2	3
		<i>Buddleja nitida</i>		4		4	4
		<i>Escallonia myrtilloides</i>		8	4	12	12
		<i>Maytenus woodsonii</i>	1	12	29	41	42
		<i>Miconia schnellii</i>		2	3	5	5
	P23	<i>Myrsine dependens</i>	19	42	33	75	94
		<i>Quercus costaricensis</i>			1	1	1
		<i>Schefflera rodrigueziana</i>	1	9	6	15	16
		<i>Vaccinium consanguineum</i>	1	34	13	47	48
		<i>Buddleja nitida</i>			1	1	1
		<i>Clethra gelida</i>	1	1		1	2
	P24	<i>Ilex pallida</i>		1		1	1
		<i>Maytenus woodsonii</i>			1	1	1
		<i>Miconia schnellii</i>	1	3	6	9	10

Categoría de distancias	Parcela	Especie	B	LA	LB	Latizales	Total	
		<i>Myrsine dependens</i>	30	2	27	29	59	
		<i>Oreopanax paramicola</i>		1	1	2	2	
		<i>Quercus costaricensis</i>	139		4	4	143	
		<i>Schefflera rodrigueziana</i>	1			0	1	
		<i>Vaccinium consanguineum</i>	4	10	13	23	27	
		<i>Weinmannia pinnata</i>		1		1	1	
P100m	P13	<i>Buddleja nitida</i>			3	3	3	
		<i>Escallonia myrtilloides</i>			3	3	3	
		<i>Maytenus woodsonii</i>			12	12	12	
			<i>Myrsine dependens</i>	46	20	118	138	184
			<i>Vaccinium consanguineum</i>	1		1	1	2
	P14	<i>Escallonia myrtilloides</i>			1	1	1	
		<i>Myrsine dependens</i>	3	3	16	19	22	
	P15	<i>Escallonia myrtilloides</i>			3	3	3	
		<i>Myrsine dependens</i>	4	25	144	169	173	
		<i>Persea sp</i>			1	1	1	
		<i>Schefflera rodrigueziana</i>		1		1	1	
	P16	<i>Clethra gelida</i>			1	1	1	
<i>Drimys granadensis</i>		5	1	1	2	7		
<i>Escallonia myrtilloides</i>				1	1	1		
<i>Maytenus woodsonii</i>		1			0	1		
<i>Myrsine dependens</i>		48	5	60	65	113		
<i>Oreopanax paramicola</i>		2			0	2		
P17	<i>Drimys granadensis</i>			3	3	3		
	<i>Escallonia myrtilloides</i>	1		12	12	13		
	<i>Maytenus woodsonii</i>	4		44	44	48		
	<i>Miconia schnellii</i>	4		6	6	10		
	<i>Myrsine dependens</i>	33	8	66	74	107		
	<i>Oreopanax paramicola</i>		2	2	4	4		
	<i>Quercus costaricensis</i>	1			0	1		
	<i>Weinmannia pinnata</i>		1	10	11	11		
P18	<i>Clethra gelida</i>	5	6	72	78	83		
	<i>Drimys granadensis</i>			1	1	1		
	<i>Myrsine dependens</i>	25		1	1	26		
	<i>Weinmannia pinnata</i>	1	1	1	2	3		
P100m-200m	P10	<i>Escallonia myrtilloides</i>		1		1	1	
		<i>Maytenus woodsonii</i>	3		20	20	23	
		<i>Myrsine dependens</i>	11		1	1	12	
		<i>Vaccinium consanguineum</i>		1	1	2	2	
P11	<i>Escallonia myrtilloides</i>		4	3	7	7		

Categoría de distancias	Parcela	Especie	B	LA	LB	Latizales	Total
P < 200m	P12	<i>Myrsine dependens</i>	1			0	1
		<i>Escallonia myrtilloides</i>		4	4	8	8
		<i>Weinmannia pinnata</i>		1		1	1
	P7	<i>Escallonia myrtilloides</i>	6	1		1	7
		<i>Drimys granadensis</i>	4		1	1	5
	P8	<i>Myrsine dependens</i>	5			0	5
		<i>Weinmannia pinnata</i>	1			0	1
	P9	<i>Drimys granadensis</i>	4	2	8	10	14
		<i>Escallonia myrtilloides</i>		5	5	10	10
	P > 200m	P1	<i>Escallonia myrtilloides</i>	1	1	2	3
<i>Myrsine dependens</i>			1			0	1
P2		<i>Myrsine dependens</i>	1			0	1
P3		Sin individuos	0	0	0	0	0
P4		<i>Escallonia myrtilloides</i>		2	4	6	6
P5		<i>Myrsine dependens</i>	1		4	4	5
P6		<i>Myrsine dependens</i>		1	6	7	7
Total			640	320	1129	1449	2089

B: Brinzales, LA: Latizales altos LB: Latizales bajos

La matriz de coeficientes de Pearson confirma las relaciones lineales existentes entre las variables del suelo. La propiedad física Profundidad del suelo obtuvo valores altos de correlación con valores por encima de 0.6 y con significancias menores a 0.05, con variables como el pH, la acidez y los cationes Ca, Mg y Mn. Así mismo, con el porcentaje de saturación de acidez (SA%). Las correlaciones fueron positivas exceptuando la acidez y SA, que tuvieron un valor negativo.

El pH se relacionó de manera significativa y negativa con la acidez, y significativa y positiva con los cationes Ca y Mg. La acidez por su parte estuvo relacionada de manera negativa con los cationes Ca y Mg con un alpha de 0.05; también se correlacionó moderadamente con el anión Cu, con un valor de 0.46. Los iones Ca y Mg tuvieron una correlación muy alta y positiva entre sí (0.97). Mientras los iones K y Cu, se correlacionaron negativamente.

El carbono y el N se relacionaron de manera fuerte y positiva con el K (0.84 y 0.83, respectivamente), así también, se correlacionaron de manera negativa con Cu, en proporción baja (-0.22 en ambos casos). El Zn y C tuvieron una correlación baja y positiva. Así como Fe con la proporción de C/N. Las demás relaciones entre las variables no fueron significativas.

Anexo 7. Matriz de correlación y coeficientes de Pearson para las variables del suelo de las parcelas de regeneración natural. Las correlaciones significativas se indican con ***P<0.001, **P<0.01, *P<0.05. En texto se explican los nombres de las variables

	Prof_suelo	pH	Acidez	Ca	Mg	K	SA%	CICE	P	Cu	Zn	Mn	Fe	C	N
pH	0.63***														
Acidez	-0.66***	-0.77***													
Ca	0.64***	0.53**	-0.52**												
Mg	0.68***	0.55**	-0.57**	0.97**											
K	0.00	0.11	-0.35	-0.19	-0.06										
SA%	-0.70***	-0.71***	0.76***	-0.90***	-0.93***	-0.13***									
CICE	0.33	0.12	0.03	0.84***	0.80***	-0.39	-0.58**								
P	-0.11	-0.09	0.10	-0.26	-0.21	0.31	0.22	-0.22							
Cu	-0.34	-0.24	0.46*	-0.31	-0.38	-0.42*	0.41*	-0.09	-0.36						
Zn	-0.09	-0.21	0.05	-0.11	-0.01	0.40	-0.01	-0.06	0.19	-0.27					
Mn	0.62***	0.34	-0.40	0.77	0.78	-0.20	-0.72	0.65***	-0.23	-0.20	0.10				
Fe	0.23	-0.20	0.01	-0.24	-0.19	0.00	0.15	-0.27	0.06	0.12	0.38	0.15			
C	-0.03	0.08	-0.24	-0.35	-0.22	0.85***	0.02	-0.51**	0.28	-0.22	0.45*	-0.28	0.24		
N	-0.09	0.17	-0.21	-0.33	-0.20	0.83***	0.00	-0.47*	0.29	-0.22	0.35	-0.28	0.07	0.92	
C/N	0.18	-0.31	-0.03	0.05	0.00	-0.31	0.06	0.01	-0.16	0.10	0.08	0.07	0.47*	-0.19	-0.53**

Covariables físicas y químicas del suelo: Profundidad del suelo (Prof. Suelo), potencial de hidrógeno (pH), Acidez, Calcio (Ca), Magnesio (Mg), Potasio (K), Porcentaje de saturación de acidez SA%, Capacidad de intercambio catiónico (CICE), Fósforo (P), Cobre (Cu), relación Carbono Nitrógeno (C/N), Zinc (Zn), Manganeseo (Mn), Hierro (Fe), Carbono (C), Nitrógeno (N) y la relación Carbono/Nitrógeno (C/N).

Variabes químicas del suelo en el Cerro de La Muerte

Con el análisis de componentes principales, se logró explicar el 72% de la variabilidad a partir de tres componentes. El primero de ellos explica un 36.2% de la variabilidad, donde hacia izquierda y debajo del cero se asocian variables como SA%, acidez, Cobre (Cu) y también se asocian cuatro de las parcelas pertenecientes a la zona más lejana de las distancias en el páramo (P>200m), así como tres parcelas más de la distancia P100m -200m. En dirección opuesta y formando ángulos de 180° está %SA, acidez y Cu se encuentran versus pH, Prof_suelo y Mg, lo que significa que existe una correlación negativa. Hacia el lado derecho también en la parte baja, está un segundo grupo de covariables asociadas, que son la proporción de Carbono Nitrógeno (C/N), Manganeseo Mn y Ca. En la parte superior del plano en dirección positiva se encuentran el Mg, el pH y la profundidad del suelo (Prof. Suelo), las cuales están no correlacionadas con las covariables C, N y K, además del Fe, P y Zn, una combinación de macro y micronutrientes, donde la mayoría de las parcelas del bosque y de la línea de 100 m de distancia del bosque están asociadas y la mitad de las parcelas de la línea de distancia de páramo de 100- 200 m.

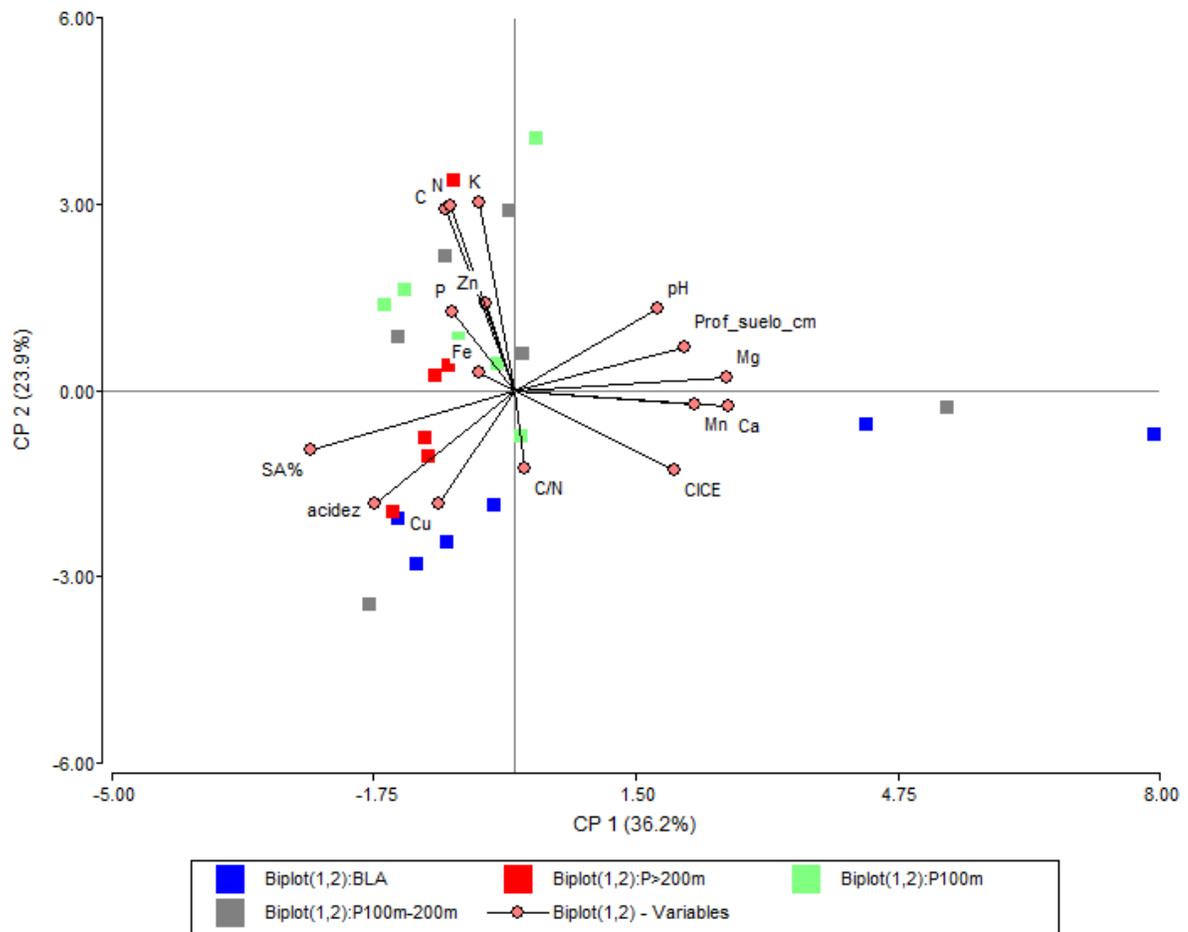
El segundo componente explica el 23.9% de la variabilidad, y está asociado a la separación entre %SA, acidez y Cu, respecto a C, N, K, Zn, P y Fe.

Anexo 8. Autovectores de los tres primeros ejes del análisis de componentes principales, que explican un 72% de la variabilidad

Variables	CP 1	CP 2	CP 3
Prof_suelo	0.32	0.11	0.21
pH	0.27	0.20	-0.22
acidez	-0.26	-0.28	-0.03
Ca	0.40	-0.04	-0.03
Mg	0.40	0.03	0.00
K	-0.07	0.46	-0.02
SA%	-0.39	-0.15	0.02
CICE	0.30	-0.20	-0.05
P	-0.12	0.19	0.01
Cu	-0.14	-0.28	-0.03
Zn	-0.05	0.21	0.39
Mn	0.34	-0.03	0.20
Fe	-0.07	0.04	0.63
C	-0.13	0.44	0.10
N	-0.12	0.45	-0.10
C/N	0.02	-0.19	0.53

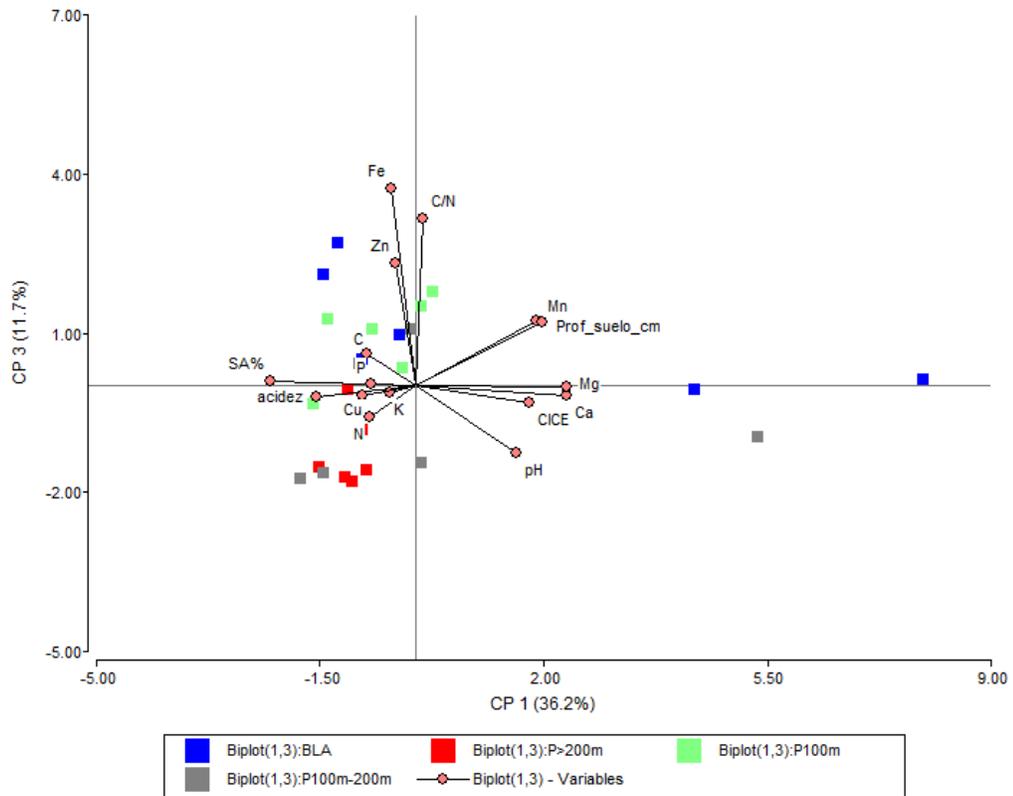
Covariables físicas y químicas del suelo: Profundidad del suelo (Prof. Suelo), potencial de hidrógeno (pH), Acidez, Calcio (Ca), Magnesio (Mg), Potasio (K), Porcentaje de saturación de acidez SA%, Capacidad de intercambio catiónico (CICE), Fósforo (P), Cobre (Cu), relación Carbono Nitrógeno (C/N), Zinc (Zn), Manganeseo (Mn), Hierro (Fe), Carbono (C), Nitrógeno (N) y la relación Carbono/Nitrógeno (C/N).

Anexo 9. Análisis de componentes principales (ACP), componentes 1 y 2 (CP1_Suelo y CP2_Suelo) para las variables del suelo de las parcelas del bosque y de las categorías distancias en el páramo Cerro de La Muerte

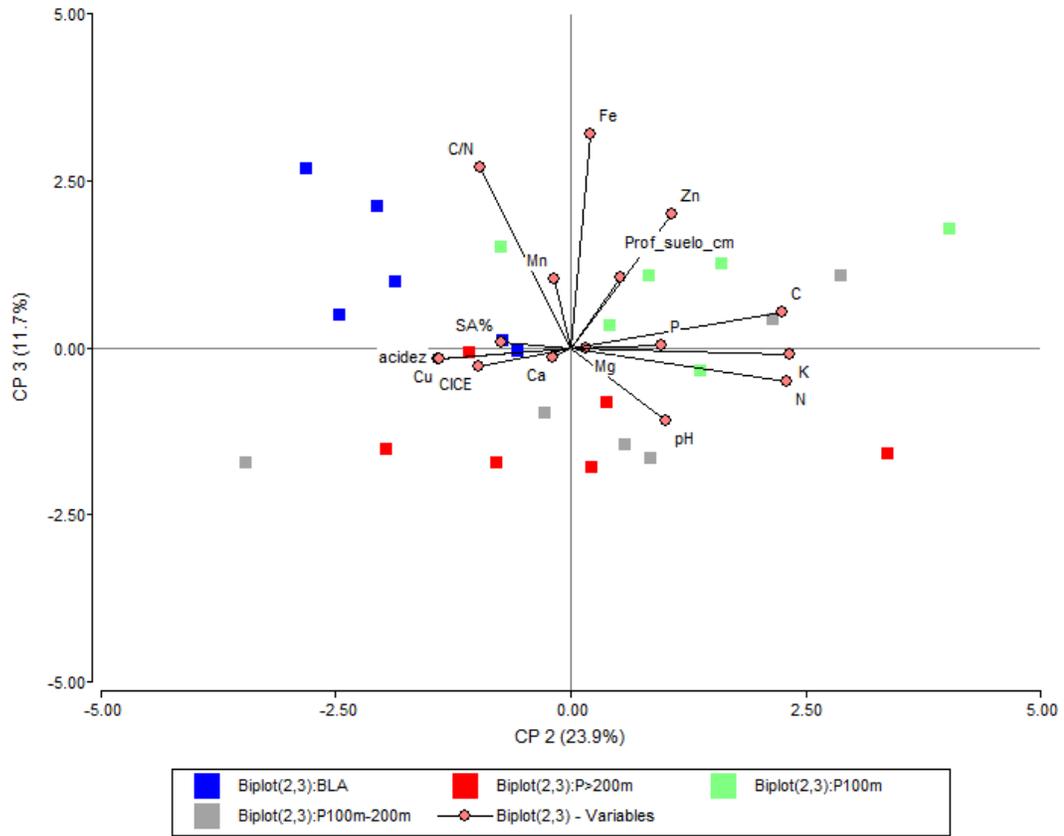


Por su parte, componente tres (CP3_Suelo), explica el 11.7% de la variabilidad y se relaciona con la separación del grupo Fe, Zn, C que incluye cinco parcelas del P100m y cuatro parcelas del borde en la línea de árboles del bosque, con respecto a SA%, K, P, Cu, N, acidez que están más relacionados con P100-200m y P>200m. Adicionalmente, este grupo conformado por Fe, Zn, C, está separado también del grupo Mg, Ca, CICE y pH.

Anexo 10. Análisis de componentes principales (ACP), componentes 1 y 3 (CP1_Suelo y CP3_Suelo) para las variables del suelo de las parcelas del bosque y de las categorías de distancias en el páramo Cerro de La Muerte



Anexo 11. Análisis de componentes principales (ACP), componentes 2 y 3 (CP2 y CP3) para las variables del suelo de las parcelas del bosque y de las categorías de distancias en el páramo Cerro de La Muerte



Anexo 12. Variables retenidas por el *Forward selection* con valor $p = 0.05$ para cada categoría de tamaño y regresora. Compo.: Composición, Abund.: Abundancia, Riq.: Riqueza

Categoría de tamaño		Brinzales			Latizales		
Variables		Compo.	Abund.	Riq.	Compo.	Abund.	Riq.
Pendiente						x	x
Cobertura	Cob. dosel		x				
	Chusq_sub	x		x	x	x	x
	Chusq_T		x				
Suelo	C/N	x	x	x	x		x
	Mn		x	x		x	x
	Cu	x			x		
	Fe					x	
	Mg						x
	pH	x					
	SA			x			
Espacio	PCNM 5		x	x		x	x
	PCNM 13		x				
	PCNM 14		x				

Pendiente: Pendiente máxima para cada parcela, Cob. Dosel: Cobertura de dosel, Chusquea (%): Porcentaje de chusquea total (*Chusquea* sp. y *Chusquea subtessellata*), CP1_Suelo, CP1_Suelo y CP1_Suelo: componentes uno, dos y tres del análisis de componentes principales del suelo.

Anexo 13. VARPART para la composición de latizales usando la transformación de Hellinger, donde las matrices: Y= composición, X1= Cobertura (*Chusquea subtessellata*), X2= Suelo (C/N, Cu)

Partición (Modelo)							
Tablas	Df	R ²	R ² Aj	Prueba	F	Pr(>F)	
[a+b] = X1	1	0.14	0.1	TRUE	3.55	0.017	
[b+c] = X2	2	0.27	0.21	TRUE	3.97	0.001	
[a+b+c] = X1+X2	3	0.33	0.23	TRUE	3.3	0.003	
Fracciones individuales							
Tablas	Df	R ²	R ² Aj	Prueba	F	Pr(>F)	
[a] = X1 X2	1		0.03	TRUE	1.7	0.114	
[b]	0		0.07	FALSE			
[c] = X2 X1	2		0.13	TRUE	2.88	0.01	
[d] = Residuos			0.77	FALSE			

Anexo 14. VARPART para la abundancia para latizales, donde las matrices Y = Riqueza, X1 = Pendiente, X2= Cobertura (Cobertura de dosel, *Chusquea subtessellata*), X3 = Suelo (Mn y Fe), X4 = Espacio (PCNM 5)

Partición (Modelo)						
Tablas	Df	R²	R² Aj	Prueba	F	Pr(>F)
[aeghklno] = X1	1	0.4	0.38	TRUE	14.81	0.002
[befiklmo] = X2	1	0.33	0.3	TRUE	10.7	0.005
[cfgjlmno] = X3	2	0.52	0.48	TRUE	11.56	0.001
[dhijkmno] = X4	1	0.18	0.14	TRUE	4.83	0.034
[abefghijklmno] = X1+X2	2	0.52	0.48	TRUE	11.52	0.001
[acefghijklmno] = X1+X3	3	0.64	0.59	TRUE	11.82	0.001
[adehijklmno] = X1+X4	2	0.45	0.4	TRUE	8.54	0.002
[bcefgijklmno] = X2+X3	3	0.56	0.49	TRUE	8.47	0.003
[bdefhijklmno] = X2+X4	2	0.39	0.33	TRUE	6.72	0.005
[cdfghijklmno] = X3+X4	3	0.53	0.46	TRUE	7.44	0.002
[abcefgijklmno] = X1+X2+X..	4	0.66	0.58	TRUE	9.02	0.001
[abdefghijklmno] = X1+X2+X..	3	0.54	0.47	TRUE	7.93	0.001
[acdefghijklmno] = X1+X3+X..	4	0.65	0.57	TRUE	8.68	0.001
[bcdefghijklmno] = X2+X3+X..	4	0.56	0.47	TRUE	6.09	0.004
[abcdefghijklmno] = All	5	0.66	0.57	TRUE	7.01	0.002
Fracciones individuales						
Tablas	Df	R²	R² Aj	Prueba	F	Pr(>F)
[a] = X1 X2+X3+X4	1		0.1	TRUE	5.24	0.026
[b] = X2 X1+X3+X4	1		-0.01	TRUE	0.75	0.425
[c] = X3 X1+X2+X4	2		0.09	TRUE	3.11	0.064
[d] = X4 X1+X2+X3	1		-0.02	TRUE	2.9E-01	0.601
[e]	0		0.02	FALSE		
[f]	0		0.08	FALSE		
[g]	0		0.05	FALSE		
[h]	0		-1.00E-02	FALSE		
[i]	0		2.90E-03	FALSE		
[j]	0		0.01	FALSE		
[k]	0		-9.80E-04	FALSE		
[l]	0		0.09	FALSE		
[m]	0		0.02	FALSE		
[n]	0		0.05	FALSE		
[o]	0		0.09	FALSE		
[p] = Residuos	0		0.43	FALSE		
Tabla de control 1						
Tablas	Df	R²	R² Aj	Prueba	F	Pr(>F)
[aghn] = X1 X2	1		0.18	TRUE	8.62	0.011
[aehk] = X1 X3	1		0.11	TRUE	6.39	0.019
[aegl] = X1 X4	1		0.25	TRUE	10.21	0.007

[bfim] = X2 X1	1	0.1	TRUE	5.32	0.029
[beik] = X2 X3	1	0.01	TRUE	1.61	0.23
[befl] = X2 X4	1	0.19	TRUE	7.23	0.017
[cfjm] = X3 X1	2	0.21	TRUE	6.57	0.006
[cgjn] = X3 X2	2	0.2	TRUE	5.27	0.016
[cagl] = X3 X4	2	0.31	TRUE	7.35	0.005
[dijm] = X4 X1	1	0.02	TRUE	1.75	0.21
[dhjn] = X4 X2	1	0.04	TRUE	2.16	0.168
[dhik] = X4 X3	1	-0.02	TRUE	0.14	0.709

Tabla de control 2

Tablas	Df	R ²	R ² Aj	Prueba	F	Pr(>F)
[aghn] = X1 X2	1	0.18	TRUE	8.62	0.011	
[aehk] = X1 X3	1	0.11	TRUE	6.39	0.019	
[aegl] = X1 X4	1	0.25	TRUE	10.21	0.007	
[bfim] = X2 X1	1	0.1	TRUE	5.32	0.029	
[beik] = X2 X3	1	0.01	TRUE	1.61	0.23	
[befl] = X2 X4	1	0.19	TRUE	7.23	0.017	
[cfjm] = X3 X1	2	0.21	TRUE	6.57	0.006	
[cgjn] = X3 X2	2	0.2	TRUE	5.27	0.016	
[cagl] = X3 X4	2	0.31	TRUE	7.35	0.005	
[dijm] = X4 X1	1	0.02	TRUE	1.75	0.21	
[dhjn] = X4 X2	1	0.04	TRUE	2.16	0.168	
[dhik] = X4 X3	1	-0.02	TRUE	0.14	0.709	

Anexo 15. VARPART para la Riqueza de los latizales, donde, Y = Riqueza, X1 = Pendiente, X2= Cobertura (Cobertura de dosel, *Chusquea subtessellata*), X3 = Suelo (Mg, Mn y C/N), X4 = Espacio (PCNM 5)

Partición (Modelo)

Tablas	Df	R ²	R ² Aj	Prueba	F	Pr(>F)
[aeghklno] = X1	1	0.37	0.34	TRUE	12.73	0.003
[befiklmo] = X2	2	0.81	0.79	TRUE	44.92	0.001
[cfgjlmno] = X3	3	0.79	0.75	TRUE	24.43	0.001
[dhijkmno] = X4	1	0.35	0.32	TRUE	11.85	0.002
[abefghijklmno] = X1+X2	3	0.83	0.81	TRUE	33.68	0.001
[acefghijklmno] = X1+X3	4	0.84	0.81	TRUE	25.11	0.001
[adefghijklmno] = X1+X4	2	0.53	0.49	TRUE	11.83	0.002
[bcefghijklmno] = X2+X3	5	0.87	0.84	TRUE	24.51	0.001
[bdefghijklmno] = X2+X4	3	0.82	0.79	TRUE	29.74	0.001
[cdfghijklmno] = X3+X4	4	0.81	0.77	TRUE	20.76	0.001
[abcefghijklmno] = X1+X2+X..	6	0.89	0.85	TRUE	23.52	0.001
[abdefghijklmno] = X1+X2+X..	4	0.84	0.81	TRUE	25.01	0.001
[acdefghijklmno] = X1+X3+X..	5	0.86	0.82	TRUE	21.79	0.001
[bcdefghijklmno] = X2+X3+X..	6	0.88	0.83	TRUE	20.01	0.001
[abcdefghijklmno] = All	7	0.9	0.85	TRUE	19.81	0.001

Fraciones individuales						
Tablas	Df	R²	R² Aj	Prueba	F	Pr(>F)
[a] = X1 X2+X3+X4	1		0.02	TRUE	3.18	0.093
[b] = X2 X1+X3+X4	2		0.03	TRUE	2.97	0.091
[c] = X3 X1+X2+X4	3		4.00E-02	TRUE	2.89	0.067
[d] = X4 X1+X2+X3	1		-3.20E-03	TRUE	0.63	0.425
[e]	0		0.03	FALSE		
[f]	0		2.90E-01	FALSE		
[g]	0		-1.70E-03	FALSE		
[h]	0		-9.40E-04	FALSE		
[i]	0		0.01	FALSE		
[j]	0		4.80E-05	FALSE		
[k]	0		0.01	FALSE		
[l]	0		0.12	FALSE		
[m]	0		0.14	FALSE		
[n]	0		1.10E-03	FALSE		
[o]	0		0.16	FALSE		
[p] = Residuals	0		1.50E-01	FALSE		

Tabla de control 1

Tablas	Df	R²	R² Aj	Prueba	F	Pr(>F)
[aghn] = X1 X2	1		0.02	TRUE	2.93	0.101
[aehk] = X1 X3	1		0.05	TRUE	6.61	0.016
[aegl] = X1 X4	1		0.16	TRUE	8.03	0.009
[bfim] = X2 X1	2		0.47	TRUE	28.34	0.001
[beik] = X2 X3	2		0.08	TRUE	6.07	0.014
[befl] = X2 X4	2		0.47	TRUE	25.5	0.001
[cfjm] = X3 X1	3		0.47	TRUE	18.89	0.001
[cgjn] = X3 X2	3		0.04	TRUE	2.88	0.063
[cagl] = X3 X4	3		0.45	TRUE	15.77	0.001
[dijm] = X4 X1	1		0.15	TRUE	7.29	0.016
[dhjn] = X4 X2	1		-3.10E-03	TRUE	0.69	0.405
[dhik] = X4 X3	1		0.02	TRUE	2.87	0.116

Tabla de control 2

Tablas	Df	R²	R² Aj	Prueba	F	Pr(>F)
[ae] = X1 X3+X4	1		0.04	TRUE	3.25	0.074
[ag] = X1 X2+X4	1		0.02	TRUE	2.8	0.116
[ah] = X1 X2+X3	1		0.02	TRUE	5.64	0.025
[be] = X2 X3+X4	2		0.06	TRUE	4.08	0.029
[bf] = X2 X1+X4	2		0.32	TRUE	18.49	0.001
[bi] = X2 X1+X3	2		0.05	TRUE	4.26	0.033
[cf] = X3 X1+X4	3		0.33	TRUE	3.04	0.058
[cg] = X3 X2+X4	3		0.04	TRUE	13.89	0.001
[cj] = X3 X1+X2	3		0.04	TRUE	2.7	0.076
[dh] = X4 X2+X3	1		-4.20E-03	TRUE	0.67	0.421

[di] = X4 X1+X3	1	0.01	TRUE	2.19	0.161
[dj] = X4 X1+X2	1	-3.20E-03	TRUE	0.55	0.448

Anexo 16. VARPART para la composición para brinzales utilizando la transformación de Hellinger, donde Y = Composición, X1 = Cobertura (*Chusquea subtessellata*), X2 = Suelo (Cu, pH, C/N), X3 = Espacio (PCNM 5, PCNM 13 y PCNM 14)

Partición (Modelo)						
Tablas	Df	R ²	R ² Aj	Prueba	F	Pr(>F)
[a+b] = X1	1	0.12	0.07	TRUE	2.49	0.022
[b+c] = X2	3	0.41	0.3	TRUE	3.72	0.001
[a+b+c] = X1+X2	4	0.48	0.34	TRUE	3.46	0.001
Fracciones individuales						
Tablas	Df	R ²	R ² Aj	Prueba	F	Pr(>F)
[a] = X1 X2	1		0.04	TRUE	2	0.08
[b]	0		0.03	FALSE		
[c] = X2 X1	3		0.27	TRUE	3.45	0.001
[d] = Residuos			0.66	FALSE		

Anexo 17. VARPART para la abundancia de brinzales, donde Y = Abundancia, X1 = Cobertura (Cobertura de dosel, *Chusquea* total), X2 = Suelo (Mn y C/N), X3 = Espacio (PCNM 5, PCNM 13 y PCNM 14)

Partición (Modelo)						
Tablas	Df	R ²	R ² Aj	Prueba	F	Pr(>F)
[a+d+f+g] = X1	2	0.53	0.47	TRUE	9.58	0.003
[b+d+e+g] = X2	2	0.5	0.44	TRUE	8.59	0.006
[c+e+f+g] = X3	3	0.6	0.53	TRUE	8.08	0.003
[a+b+d+e+f+g] = X1+X2	4	0.55	0.43	TRUE	4.63	0.011
[a+c+d+e+f+g] = X1+X3	5	0.76	0.68	TRUE	8.97	0.001
[b+c+d+e+f+g] = X2+X3	5	0.82	0.75	TRUE	12.36	0.001
[a+b+c+d+e+f+g] = All	7	0.82	0.71	TRUE	7.66	0.003
Fracciones individuales						
Tablas	Df	R ²	R ² Aj	Prueba	F	Pr(>F)
[a] = X1 X2+X3	2		-0.04	TRUE	0.06	0.932
[b] = X2 X1+X3	2		0.03	TRUE	1.81	0.194
[c] = X3 X1+X2	3		0.28	TRUE	5.79	0.011
[d]	0		0.19	FALSE		
[e]	0		-0.07	FALSE		
[f]	0		0.03	FALSE		
[g]	0		0.3	FALSE		
[h] = Residuos			0.29	FALSE		
Tabla de control 1						
Tablas	Df	R ²	R ² Aj	Prueba	F	Pr(>F)
[a+d] = X1 X3	2		0.15	TRUE	0.84	0.467

[a+f] = X1 X2	2	-0.01	TRUE	4.7	0.026
[b+d] = X2 X3	2	0.22	TRUE	0.38	0.681
[b+e] = X2 X1	2	-0.04	TRUE	8.07	0.004
[c+e] = X3 X1	3	0.2	TRUE	4.55	0.018
[c+f] = X3 X2	3	0.31	TRUE	7.9	0.006

Anexo 18. Salidas VARPART para la riqueza de brinzales, donde Y= Riqueza, X1 = Cobertura (*Chusquea subtessellata*), X2 = Suelo, X3 = PCNM5

Partición (Modelo)						
Tablas	Df	R²	R² Aj	Prueba	F	Pr(>F)
[a+d+f+g] = X1	1	0.53	0.5	TRUE	20.04	0.001
[b+d+e+g] = X2	3	0.75	0.7	TRUE	16.03	0.001
[c+e+f+g] = X3	1	0.21	0.16	TRUE	4.69	0.051
[a+b+d+e+f+g] = X1+X2	4	0.76	0.7	TRUE	12.09	0.001
[a+c+d+e+f+g] = X1+X3	2	0.61	0.56	TRUE	13.13	0.001
[b+c+d+e+f+g] = X2+X3	4	0.75	0.68	TRUE	11.28	0.001
[a+b+c+d+e+f+g] = All	5	0.77	0.68	TRUE	9.13	0.002
Fraciones individuales						
Tablas	Df	R²	R² Aj	Prueba	F	Pr(>F)
[a] = X1 X2+X3	1		-2.50E-03	TRUE	0.88	0.358
[b] = X2 X1+X3	3		0.12	TRUE	3.15	0.064
[c] = X3 X1+X2	1		-0.02	TRUE	0.12	0.726
[d]	0		0.4	FALSE		
[e]	0		0.08	FALSE		
[f]	0		-8.80E-04	FALSE		
[g]	0		0.1	FALSE		
[h] = Residuos			0.32	FALSE		
Tabla de control 1						
Tablas	Df	R²	R² Aj	Prueba	F	Pr(>F)
[a+d] = X1 X3	1		0.4	TRUE	0.82	0.358
[a+f] = X1 X2	1		-3.40E-03	TRUE	17.32	0.001
[b+d] = X2 X3	3		0.52	TRUE	4.99	0.008
[b+e] = X2 X1	3		0.2	TRUE	10.9	0.001
[c+e] = X3 X1	1		0.06	TRUE	3.47	0.081
[c+f] = X3 X2	1		-0.02	TRUE	0.01	0.922