



UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
LABORATORIO DE ECOLOGIA ANIMAL A



Composición de la lluvia de semillas en una selva nublada y en un sistema de reemplazo en La Mucuy (Mérida-Venezuela)

Trabajo Especial de Grado para optar al Título de Licenciada en Biología

www.bdigital.ula.ve

Tesista: María Tibisay Velásquez Acosta

Tutor: María Elena Naranjo

Cotutor: Luis Enrique Gámez

Mérida, 05 noviembre de 2013

A María de Jesús, Germán Enrique
y Héctor Germán.

www.bdigital.ula.ve



Agradecimientos

A mi mamá y a mi hermano por amarme, ser mis ejemplos de vida y estar en todo momento para mí.

A mis angelitos que día a día velan por mí, en especial a mi papá.

A Malena por ser tutora, amiga, cómplice y consentidora, por estar allí cada vez que te necesité, gracias por los invaluable consejos, dedicación y enseñanzas.

A Kicke Gámez por compartir sus conocimientos a través de conversaciones agradables, llenas de risas y buen humor; y por siempre tener paciencia y buen ánimo durante el trabajo.

A Johnny por su apoyo incondicional en campo, lleno de risas y alegría ¡Gracias por tu amistad!

A Pascual Soriano por siempre estar dispuesto a ayudar durante el proyecto, mediante conversaciones agradables.

Al Sr. Erasmo Rodríguez, por su hospitalidad y permitir la realización del proyecto en su propiedad.

A Carlos Pacheco, Jesús Molinari, Luis Daniel Llambi, Roxibell Pelayo por ser ejemplo de excelencia profesional, y por aportar valiosos comentarios y conocimientos a lo largo del proyecto.

A Sioly por su colaboración y eficiencia, siempre sonriente y amable.

A Eduardo Rivas, María Ortega, Rafael Pacheco, Rebeca Flores, Rosario Peñuela, Thalia Paparoni, Yon Reinoza y a todas mis amistades, por los lindos y divertidos momentos compartidos.

A los integrantes de los diversos laboratorios (Laboratorio de Ecología Animal A, Laboratorio de Ecología Animal B y Laboratorio de Dendrología) por las lecciones de vida aprendidas, a todos gracias.

A aquellos que pasaron y se fueron durante este proceso, de ustedes me quedan grandes enseñanzas.



Resumen

Las selvas nubladas albergan una considerable diversidad que se encuentra en peligro debido a su reemplazo por pastizales, cultivos y bosques secundarios. Este tipo de perturbaciones son capaces de alterar la cantidad y composición de semillas en movimiento, y la capacidad de las plantas para la recolonización. En este trabajo, se caracterizó la composición y estructura de la lluvia de semillas en una selva nublada y en un sistema de reemplazo del Parque Nacional Sierra Nevada, Mérida (Venezuela). En cada sitio se colocaron 30 trampas de semillas durante 24 semanas, dispuestas en grillas de 30 x 50 m. El número acumulado de especies no alcanzó estabilización para ninguno de los ecosistemas, aunque en el sistema de reemplazo la diferencia entre la riqueza observada y la esperada fue la menor. La mayor complejidad vegetal característica de las selvas nubladas, a la par de la dominancia de dos especies arbóreas pioneras en el sistema de reemplazo, produjeron una diversidad en la lluvia de semillas estadísticamente mayor en la selva nublada. Se encontraron 71 especies pertenecientes a 36 familias, siendo las más frecuentes las de las familias Asteraceae, Euphorbiaceae y Rubiaceae. Por su parte, en el sistema de reemplazo se registraron 30 especies pertenecientes a 20 familias, con mayor frecuencia de Asteraceae y Rubiaceae. Se observó una marcada estacionalidad en la lluvia de semillas, pues durante la época de mayor precipitación se obtuvo mayor riqueza y abundancia con respecto a la época de menor precipitación en cada una de las unidades muestreadas. La dispersión endozoocórica resultó dominante en ambos ambientes evaluados; sin embargo, la cantidad de semillas dispersadas mediante endozoocoría se ve disminuida en la selva nublada con respecto a la cantidad de semillas dispersadas por este mismo síndrome en el sistema de reemplazo, probablemente debido a la disponibilidad continua de frutos de las especies dominantes en el sistema de reemplazo (*Calycolpus moritzianus* y *Piper aduncum*), así como a su alta productividad de semillas. La regeneración de la selva nublada en el sistema de reemplazo podría estar limitada por una menor riqueza y diversidad de la lluvia de semillas, a pesar de estar localizado muy cerca de la selva nublada original, lo cual constituye un elemento importante que debe ser incorporado en los planes de conservación y restauración de estos ecosistemas.

Palabras clave: diversidad, ecología de comunidades, lluvia de semillas, restauración, selva nublada, síndrome de dispersión.



Índice de contenido

Introducción	9
Objetivos.....	15
General	15
Específicos.....	15
Hipótesis.....	15
Metodología.....	16
Área de estudio	16
Métodos	20
Análisis de datos	22
a. Composición de la lluvia de semillas.....	22
b. Variación estacional en la lluvia de semillas	24
c. Síndromes de dispersión	24
Resultados.....	25
a. Composición y estructura de la lluvia de semillas en la selva nublada y en el sistema de reemplazo.....	25
b. Variabilidad estacional en la lluvia de semillas.....	34
c. Síndromes de dispersión	37
Discusión de resultados.....	43
Conclusiones	53
Referencias bibliográficas.....	55



Índice de figuras

- Figura 1.** (A) Selva nublada en el Parque Nacional Sierra Nevada; (B) Sistema de reemplazo ubicado en la Agropecuaria La Isla..... 17
- Figura 2.** Climadiagrama de la estación La Mucuy para el periodo 1968–1971..... 18
- Figura 3.** Estructura dimétrica de los árboles con DAP \geq 2,5 cm en el sistema de reemplazo, Agropecuaria La Isla, La Mucuy, Estado Mérida, Venezuela. 21
- Figura 4.** (A) Esquema de trampa para la recolección de semillas, (B) Esquema de trampa de semillas con tela control..... 21
- Figura 5.** Curvas de acumulación de especies de semillas: (A) Selva nublada, Parque Nacional Sierra Nevada, Mérida, (B) Sistema de reemplazo, Agropecuaria La Isla, Mérida, para un periodo de 24 semanas..... 28
- Figura 6.** Frecuencia absoluta del número de semillas por unidad de área para las especies: (A) en la selva nublada, Parque Nacional Sierra Nevada y, (B) en el sistema de reemplazo, Agropecuaria La Isla. 33
- Figura 7.** Curvas de acumulación de especies para la selva nublada, Parque Nacional Sierra Nevada: (A) periodo de mayor precipitación (12 semanas en septiembre-noviembre y abril), (B) periodo de menor precipitación (12 semanas en enero-marzo); y para el sistema de reemplazo, Agropecuaria La Isla: (C) periodo de mayor precipitación (12 semanas en septiembre-noviembre y abril), (D) periodo de menor precipitación (12 semanas en enero-marzo).. 35
- Figura 8.** Riqueza y número de semillas por metro cuadrado promedio semanal en la selva nublada, Parque Nacional Sierra Nevada: (A) periodo de mayor precipitación (12 semanas en septiembre-noviembre y abril), (B) periodo de menor precipitación (12 semanas en enero-marzo); y en el sistema de reemplazo, Agropecuaria La Isla: (C) periodo de mayor precipitación (12 semanas en septiembre-noviembre y abril), (D) periodo de menor precipitación (12 semanas en enero-marzo)..... 39
- Figura 9.** Frecuencia absoluta de diferentes síndromes de dispersión de especies encontradas en la lluvia de semillas durante el muestreo (24 semanas en septiembre-noviembre 2012, enero-abril 2013) en la selva nublada, Parque Nacional Sierra Nevada y en el sistema de reemplazo, Agropecuaria La Isla..... 40
- Figura 10.** Frecuencia absoluta (A) y relativa (B) de los diferentes síndromes de dispersión por la abundancia de semillas por unidad de área encontradas en la lluvia



de semillas durante el muestreo (24 semanas en septiembre-noviembre 2012, enero-abril 2013) en la selva nublada, Parque Nacional Sierra Nevada y en el sistema de reemplazo, Agropecuaria La Isla..... 41

Figura 11. Frecuencia absoluta de diferentes síndromes de dispersión por abundancia de semillas por unidad de área encontradas en la lluvia de semillas durante el muestreo (24 semanas en septiembre-noviembre 2012, enero-abril 2013) en la selva nublada, Parque Nacional Sierra Nevada y en el sistema de reemplazo, Agropecuaria La Isla. 42

www.bdigital.ula.ve



Índice de tablas

Tabla 1. Principales síndromes de dispersión de frutos y semillas.	23
Tabla 2. Composición de la lluvia de semillas en la selva nublada y en el sistema de reemplazo de La Mucuy, Estado Mérida (24 semanas en septiembre - noviembre 2012, enero-abril 2013).....	29
Tabla 3. Atributos de la lluvia de semillas de la selva nublada, Parque Nacional Sierra Nevada y el sistema de reemplazo, Agropecuaria La Isla.	34
Tabla 4. Atributos de la lluvia de semillas durante las épocas de mayor y menor precipitación para la selva nublada, Parque Nacional Sierra Nevada y el sistema de reemplazo, Agropecuaria La Isla.....	36
Tabla 5. Índice de similaridad de Sørensen cuantitativo (S_c) y cualitativo (S_q) en la selva nublada, Parque Nacional Sierra Nevada y un sistema de reemplazo, Agropecuaria La Isla.....	39
Tabla 6. Comparación de la vegetación y la fauna de la selva nublada y la selva semicaducifolia andina venezolana.....	48



Introducción

La gran diversidad presente en las selvas nubladas venezolanas ha sido ampliamente reconocida no sólo por la presencia de un gran número y variedad de especies vegetales, sino también por albergar un importante valor en especies animales, incluyendo aquellas que son endémicas y que están en peligro de extinción (Soriano *et al.*, 1999; Ataroff, 2003; Llamozas *et al.*, 2003). Actualmente, estas selvas son el sistema mejor conservado en cuanto vegetación natural y calidad de hábitat (Ataroff, 2003). En Venezuela, las selvas nubladas ocupan una extensión estimada en 165.853 km² (15,5% del territorio nacional), lo que coloca a nuestro país en el cuarto lugar a nivel mundial por la cobertura de estos ecosistemas únicos ecológica e hidrológicamente (Mulligan, 2010). A pesar de que una porción importante de estas selvas están protegidas bajo alguna figura de conservación (Mulligan, 2010), los bosques montanos de Los Andes han sido clasificados bajo la categoría “en peligro” de acuerdo al libro rojo de la flora venezolana ya que, albergan una de las floras más ricas del país, con un alto porcentaje de endemismo, a la vez que grandes extensiones están siendo transformadas en tierras agrícolas y pecuarias (Llamozas *et al.*, 2003).

En las dos últimas décadas se ha reportado una deforestación para Venezuela de 288.000 ha año⁻¹, lo que equivale a una tasa media anual de 0,57%, 0,59% y 0,61%, para los periodos entre 1990 y 2010 respectivamente, y coloca a Venezuela en uno de los diez países con mayor porcentaje de deforestación a nivel mundial (FAO, 2010). Sin embargo, el Ministerio del Poder Popular para el Ambiente, MPPA (2013) en su proyecto Sistema de Indicadores y Estadísticas Nacionales para la Gestión del Ambiente (SIENAGA) indica que la tasa de deforestación promedio anual ha disminuido de manera sostenida a lo largo del período 1980-2010, al pasar de 1,20% a 0,23%. Harris y col. (2012) reportan cifras muy cercanas a las anteriores, los cuales indican una deforestación media anual para el periodo de 2000-2005 de 115.000 ha año⁻¹. Es importante destacar que entre 1981 y 1995, la deforestación en los bosques venezolanos alcanzó las mayores tasas de la región latinoamericana: entre 500 y 600 mil ha fueron eliminadas cada año, a una tasa anual aproximada del 1,2% (Rodríguez-Morales *et al.*, 2009). Para la selva nublada de Los Andes venezolanos, se practicó una importante tala para la fabricación de carbón, desde finales del siglo XIX hasta mediados del XX, dejando el terreno para la ganadería



extensiva (Ataroff, 2001). Esta práctica produjo una disminución en la cobertura de la vegetación, alterando la estructura y composición de las especies que forman parte de dicho ecosistema.

Las perturbaciones naturales en los bosques tropicales, tales como la caída de árboles (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990), así como las perturbaciones de origen antrópico, como el reemplazo por pastizales o sistemas agrícolas cuyas intensidades de uso puede crear un disturbio de mayor grado (Bedoya-Patiño *et al.*, 2010), alteran notablemente la cantidad y composición de semillas, por la influencia de factores externos, tales como composición y estructura de la vegetación del sitio, fenología de la fructificación, dispersión, impacto de los vientos que puede acelerar la caída de semillas y la cantidad de claros en el bosque (Rodríguez-Santamaría *et al.*, 2006), con lo cual tienen una profunda influencia en la dinámica biológica de las comunidades, en la evolución del ciclo vital y en la coexistencia de las especies (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990).

La capacidad de las plantas para establecer nuevas poblaciones o recolonizar áreas después de una perturbación, depende de la disponibilidad de propágulos, cuya evaluación requiere la estimación de la lluvia de semillas, un proceso que ha sido bien estudiado en bosques, pastizales, zonas fluviales y costeras de Norteamérica (Kettenring y Galatowitsch, 2011). Adicionalmente, la regeneración también depende de una serie de factores que limitan el desarrollo de la sucesión natural, como la dispersión, el establecimiento y la sobrevivencia, catalogados como barreras para la restauración ecológica (Velasco-Linares y Vargas, 2008; Bedoya-Patiño *et al.* 2010). Resultados de Zimmerman y col. (2000) muestran que el aporte de semillas podría llegar a ser el factor más limitante para la restauración natural de un área degradada como una pastura, de esta forma, el mantenimiento y la perpetuación de los bosques depende en gran medida del aporte de semillas generado por la lluvia de semillas, como consecuencia de la composición florística y de sus vecinos, de la variación espacial y temporal de propágulos y del comportamiento de los dispersores de semillas. Por tanto, evaluar la disponibilidad de semillas y los factores que la determinan, es fundamental para prever la necesidad de implementar medidas que contribuyan con el proceso de restauración.

En paisajes fragmentados, como es el caso de muchas cuencas andinas (Ataroff, 2001; Rodríguez-Morales *et al.*, 2009) la disponibilidad de propágulos está además



afectada por el número y tamaño de los fragmentos, así como por la distancia entre ellos. En estas zonas, los cambios climáticos y la reducción de las fuentes de alimento y semillas ocasionan una pérdida de riqueza y diversidad respecto al ecosistema original (Vargas *et al.*, 2008). Además, la disposición fragmentada de los ecosistemas influye sobre los patrones de movilización de los organismos, dada las modificaciones en el patrón de distribución de los recursos (Velasco-Linares y Vargas 2008).

La dispersión de las semillas ocurre en un proceso activo y dinámico de transporte que tiene el potencial de ubicarlas en sitios seguros desde el punto de vista físico y competitivo (Ruiz *et al.*, 2010). Por su parte, Alcántara y col. (2000) indican que la lluvia de semillas está compuesta por múltiples sombras de semillas, que corresponden al patrón de distribución espacial de dispersión desde una planta, es decir, desde la perspectiva individual caracterizada por una concentración de semillas en la cercanía del parental. Así mismo, Reiné (1998) se refiere a la lluvia de semillas como la dispersión desde las plantas madres dentro de una misma comunidad, influenciada por la fenología de las especies y por la producción estacional de las semillas (Rodríguez-Santamaría *et al.*, 2006), que constituye un componente importante en la capacidad de regeneración de la vegetación (Zhang, 1996) por su relación con la sucesión y con el desarrollo y la dinámica de las comunidades vegetales (Long y Yu, 2008).

Varias investigaciones han puesto en evidencia la importancia de la lluvia de semillas en la regeneración de las comunidades vegetales sometidas a perturbaciones antrópicas, así como que la lluvia de semillas responde a ciclos temporales y varía espacialmente en los diversos ecosistemas y regiones del mundo. Por ejemplo, estudios realizados en sistemas tropicales de África por Carrière y col. (2002) bajo árboles remanentes en un área agrícola de Camerún del Sur sometido a tala y quema, indican que la lluvia de semillas puede contribuir considerablemente a la regeneración, cuando estos sistemas están en barbecho, por la presencia de árboles remanentes. Estos autores también demostraron que la lluvia de semillas disminuye cuando la actividad humana es intensa y que aumenta durante el último período de crecimiento de las cosechas. Hardesty y Parker (2002) encontraron que la lluvia de semillas en un bosque tropical de tierras bajas en Camerún fue muy variable espacial y estacionalmente y que el 28% de ellas habían sido “manejadas” (mordidas, masticadas) por algún animal.



Dalling y col. (2002) encontraron que la dispersión de semillas de plantas pioneras en claros de bosques recientes en la Isla Barro Colorado (Panamá) está limitada, y afecta el reclutamiento de las plantas. Igualmente, Flores y Dezzeo (2005), al realizar un estudio sobre la variación estacional de semillas en el suelo y la lluvia de semillas a lo largo de un gradiente bosque-sabana conformado por bosque primario, sistema de reemplazo, matorral y sabana abierta, en la Gran Sabana, Venezuela, encontraron que el ritmo en la lluvia anual de semillas varía entre esos tipos de vegetación, lo cual pareciera estar relacionado con los arreglos de las especies dentro de cada comunidad y con las diferencias en sus periodos reproductivos. Estos autores concluyen que las perturbaciones aceleran los procesos de producción y germinación de semillas en los suelos de la Gran Sabana.

Para Los Andes venezolanos, se dispone de un estudio realizado por Larrea (2007) en el enclave semiárido de Lagunillas, donde evaluó varios procesos de postdispersión, encontrando una mayor lluvia de semillas en los ambientes xéricos respecto a los méxicos, probablemente como consecuencia de la alta proporción de cactus reproductivos en ese sitio. Sin embargo, las selvas nubladas andinas venezolanas no cuentan con estudios que evalúen la composición y la variabilidad de la lluvia de semillas, aún cuando se trata de un tema estrechamente relacionado con las estrategias de conservación de ecosistemas vulnerables. Por otra parte, estudios sobre la lluvia de semillas en localidades comparables han sido realizados en Colombia, en áreas de alta montaña tropical. Ellos han permitido evidenciar un proceso de regeneración que tiende a la formación de matorrales dominados por la vegetación de subpáramo y han revelado la necesidad de reintroducir especies del bosque altoandino, tanto del dosel como del sotobosque (Díaz-Martin, 2007). De igual forma, Trujillo y col. (2008) realizaron estudios de la vegetación nativa del bosque altoandino colombiano motivados por la escasez de propágulos, y evaluaron la lluvia de semillas como herramienta diagnóstica para determinar el grado de alteración del sitio y su potencial para restaurarse.

En las selvas tropicales, las interacciones entre frugívoros y plantas son frecuentes (Molinari, 1993), dado que las frutas y semillas de especies arbóreas ofrecen una amplia gama de tamaños, morfologías, y su dispersión depende de la interacción de la comunidad de frugívoros locales y los atributos de las plantas. Las semillas de las



diferentes especies poseen adaptaciones que facilitan o que dirigen su dispersión y que, en conjunto, conforman los síndromes de dispersión. Entre los más comunes están: anemocoría (dispersión por el viento), hidrocoría (dispersión por el agua), zoocoría (dispersión por animales), barocoría (dispersión por gravedad) y autocoría (dispersión por mecanismos propios de la planta, tal como la explosión de frutos). Algunas especies según el hábitat pueden llegar a ser policóricas, es decir, presentar más de un síndrome de dispersión (Muller-Landau *et al.*, 2008; Bedoya-Patiño *et al.*, 2010). Ya que los frugívoros son los principales dispersores de semillas en la mayoría de los hábitats terrestres, su pérdida y la de sus servicios de dispersión tienen un impacto negativo en los valores tanto ecológicos como evolutivos, así como sobre la dinámica de las comunidades tropicales y subtropicales (Fleming y Kress, 2011).

Bedoya-Patiño y col. (2010) indican que los síndromes de dispersión no son exclusivos de una familia taxonómica; es más frecuente que esta tendencia sea determinada por la forma de vida de las especies. Estos autores encontraron que en los bosques tropicales más del 50% y frecuentemente el 75% o más de las especies arbóreas, producen frutos carnosos adaptados al consumo por aves y mamíferos, de modo que la dispersión por animales es común en estos bosques y en particular en los montanos. En un estudio sobre sucesión en pastizales abandonados en la Amazonia brasileña, se encontró que cerca del 90% de las especies de árboles presentes en la zona poseen frutos dispersados por animales (Uhl *et al.*, 1988). Del mismo modo, Wenny (2000) encontró en bosques montanos de Costa Rica, que los frutos de *Ocotea endresiana* (Lauraceae), un árbol del dosel, son dispersados por 5 especies de aves. Por su parte, Castaño (2009) al realizar un estudio de relaciones mutualistas entre murciélagos frugívoros y plantas quiropterocoras, encontró que estas interacciones no ocurren al azar, sino que se estructuran de manera heterogénea, ya que murciélagos frugívoros y las plantas de las que se alimentan (y posiblemente dispersan) pueden incluir interacciones especialistas o generalistas. Lo anterior apoya la observación sobre el papel de la zoocoría como estrategia frecuente de dispersión de semillas en el trópico.

Por otro lado, los árboles emergentes y del dosel superior, al igual que las lianas, suelen tener dispersión de tipo anemócora (Bedoya-Patiño *et al.*, 2010). Sin embargo, la dispersión de semillas no sólo está condicionada por la variabilidad de los factores



bióticos en la fenología de la floración (polinizadores, depredadores y dispersores de semillas), sino también por la variabilidad de los factores abióticos, representados por las diversas condiciones climáticas (Sakai, 2001). Croat (1975) encontró que la fenología del bosque tropical (Panamá) no está sincronizada, dado que los patrones de floración y fructificación de las especies son variados y van desde floración y fructificación continua durante todo el año, hasta picos de estos estados en las estaciones de lluvia o sequía. Por su parte, Soriano (1983), al examinar los patrones generales de producción de frutos en plantas de selva nublada (Venezuela), observó que no existe sincronía entre los picos de producción de frutos para las diferentes especies; el mismo autor señaló que en la selva nublada durante los meses de menores precipitaciones (diciembre-marzo) ocurre una disminución significativa en la producción de frutos en muchas de las especies de producción continua.

Las selvas nubladas del Parque Nacional Sierra Nevada abarcan una superficie de 2.764,46 km² (Venezuela, 1952), una considerable extensión preservada debido a su condición de ABRAE. Sin embargo, en áreas aledañas, esta unidad ecológica ha sido reemplazada por pastizales, cultivos o ha sido transformada a bosques secundarios. Estos bosques secundarios con frecuencia muestran la dominancia de especies pioneras, que participan en los procesos de regeneración y conservación de la diversidad vegetal, tales como *Piper aduncum* (Piperaceae), la cual es conocida como una planta pionera que coloniza los alrededores de las lagunas, claros y bordes de bosque (Thies y Kalko, 2004), así como *Calycolpus moritzianus* (Myrtaceae) que se conoce por crecer en ecosistemas de montaña, como bosques húmedos pre y montanos, y es muy frecuente en potreros, terrenos abiertos o caminos perturbados, creciendo en sitios a plena luz (Sarabia, 2012).

Buscando conocer los mecanismos de regeneración de la selva nublada, nos preguntamos si en estos sistemas de reemplazo existen limitaciones dadas por cambios en la composición de la lluvia de semillas y si la participación de los vectores animales se ha alterado por el cambio de cobertura. Este cambio de cobertura vegetal producto de la intervención antrópica, hace interesante la comparación de la lluvia de semillas entre el sistema natural y el intervenido, así como la distribución en los síndromes de dispersión que muestran las plantas de cada ambiente.



Objetivos

General

- ✓ Evaluar y comparar la composición de la lluvia de semillas en una selva nublada de Los Andes venezolanos y en un sistema de reemplazo.

Específicos

- ✓ Caracterizar la composición y la estructura de la lluvia de semillas en una selva nublada y un sistema de reemplazo.
- ✓ Evaluar la variación estacional de la lluvia de semillas en una selva nublada y en un sistema de reemplazo.
- ✓ Identificar los síndromes de dispersión más frecuentes en cada ambiente.

Hipótesis

Dado que las selvas nubladas se caracterizan por su alta diversidad, que trabajos previos han demostrado que los sistemas forestales presentan composición y estructura más complejas que sus sistemas de reemplazo, y que la lluvia de semillas está severamente afectada por el tipo de cobertura y por otros factores como fenología de la fructificación, se esperaría que:

i) la lluvia de semillas en la selva nublada tenga una mayor diversidad de especies que la del sistema de reemplazo, como respuesta a su alta diversidad de especies vegetales, y debido a la dominancia de *Calycolpus moritzianus* y *Piper aduncum* en el dosel del sistema de reemplazo;

ii) la estacionalidad en la lluvia de semillas esté estrechamente relacionada con los periodos de fructificación de *Calycolpus moritzianus* y *Piper aduncum* en el caso del sistema de reemplazo, mientras que en la selva nublada la estacionalidad no limite la cantidad y variedad de semillas dispersadas;

iii) en el sistema de reemplazo, los síndromes de dispersión estén sesgados por la dispersión de las especies dominantes endozoocóricas *Calycolpus moritzianus* y *Piper aduncum*, mientras que en la selva nublada ocurran diferentes tipos de síndromes de dispersión.



Metodología

Área de estudio

Esta investigación se desarrolló en una selva nublada montano alta ubicada en La Mucuy, municipio Santos Marquina, estado Mérida (Venezuela) y en un sistema de reemplazo. La selva nublada se encuentra en el Parque Nacional Sierra Nevada, 4 km ENE La Mucuy, a 2384 msnm en las coordenadas X: 275655, Y: 954213 (Proyección UTM, Datum WGS84, Zona 19, Figura 1A). El sistema de reemplazo se ubica en la Agropecuaria La Isla, 3 km ENE La Mucuy, a 2205 msnm, en la propiedad del Sr. Erasmo Rodríguez, en las coordenadas X: 275283, Y: 954047 (Proyección UTM, Datum WGS84, Zona 19, Figura 1B).

Climáticamente, las selvas nubladas montano altas de Los Andes venezolanos presentan gran influencia de nubosidad, temperaturas medias anuales que varían entre 9-14°C y precipitaciones altas durante todo el año, que se distribuyen en un patrón bimodal, con mínimos entre enero y marzo, y máximos en los meses de abril y octubre (Figura 2) cuyo total varía entre 1000 y 3000 mm (Ataroff y Sarmiento, 2004). En particular, para la localidad de La Mucuy, específicamente en la Agropecuaria La Isla, se han obtenido medidas de lluvia total anual de 3124 mm entre los años de 1996 y 1998 (Ataroff y Rada, 2000).

La Selva nublada montano alta (2200-3000 msnm) muestra una vegetación con estructura compleja, dominada por árboles siempreverdes de dosel alto y con gran diversidad de epífitas, con unas 50 especies de árboles por hectárea que forman un dosel abierto e irregular de 10 a 25 m de altura (Ataroff y Rada, 2000; Ataroff, 2003; Ataroff y Sarmiento, 2004). Las especies de árboles más abundantes en la selva nublada de La Mucuy corresponden a *Inga oerstediana*, *Alchornea grandiflora*, *Miconia meridensis*, *Clusia multiflora*, *Hedyosmum racemosum*, *Billia columbiana*, *Myrcia fallax*, *Beilschmiedia sulcata*, *Axinaea grandiflora* y *Ruagea pubescens* (Schwarzkopf et al., 2011). El sotobosque es relativamente denso e incluye más de 100 especies, entre las que destacan *Palicourea demissa*, *Psychotria aubletiana*, *Solanum meridense*, *Monochaetum meridense*, *Fuchsia venusta* y *Begonia mariae* (Ataroff, 2003).





Figura 1. (A) Selva nublada en el Parque Nacional Sierra Nevada; (B) Sistema de reemplazo ubicado en la Agropecuaria La Isla.



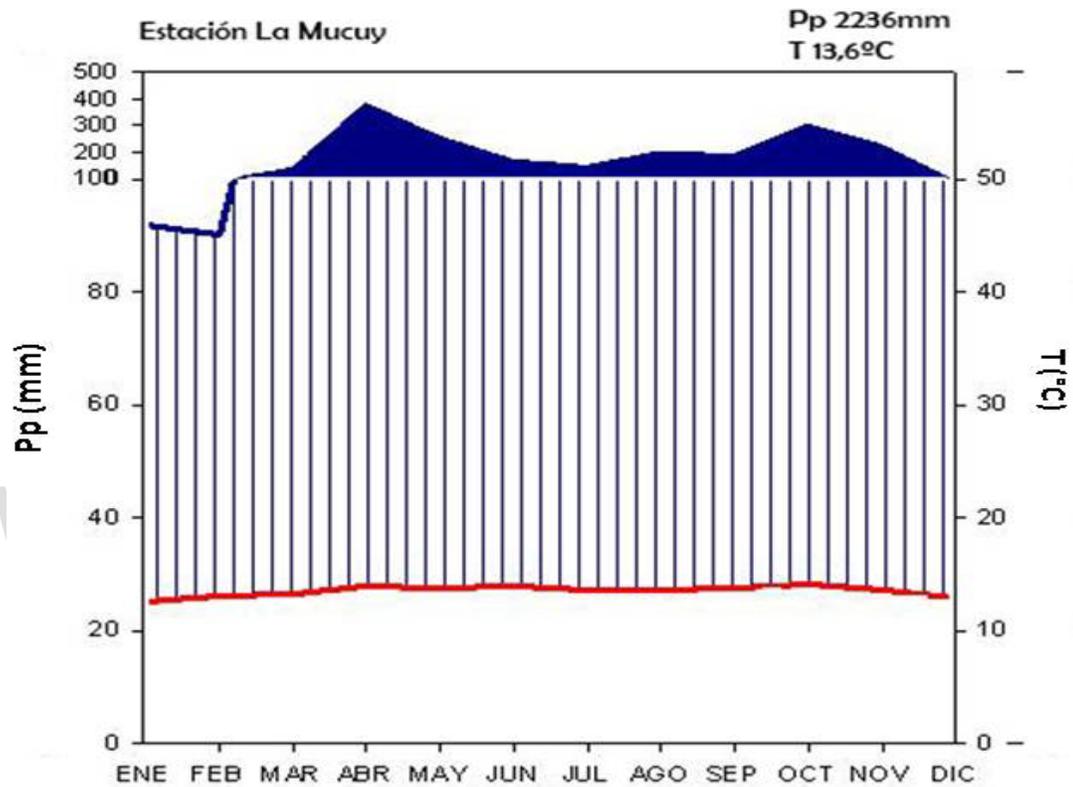


Figura 2. Climadiagrama de la estación La Mucuy para el periodo 1968–1971. Instituto de Geografía y Conservación de los Recursos Naturales (IGCRN-ULA, 1968–1971).



El sistema de reemplazo corresponde a un fragmento pequeño (< 5 ha), que en los últimos 35 años ha sido utilizado para la ganadería de altura. La historia de uso de la tierra, previa a estos 35 años, no puede ser confirmada debido a que ésta perteneció a otros dueños. El sistema de reemplazo limita en su porción más alta con una selva nublada no intervenida que forma parte del Parque Nacional y hacia su parte más baja con pastizales de *Axonopus* sp. para el pastoreo. Tiene dos estratos: el superior con 4 m de altura dominado por *Calycolpus moritzianus* (cínaro) y *Piper aduncum* (cordoncillo) que forman un dosel irregular, y el inferior incluye pastizales dominados por *Axonopus* sp. con presencia de *Pteridium aquilinum* (Helecho Macho) y *Rubus* sp. (Mora), los cuales son controlados anualmente mediante el uso de productos químicos, como lo es el herbicida Potrerón 101.

Para la descripción del sistema de reemplazo, se muestrearon tres décimos de hectárea, siguiendo el protocolo establecido por Gentry (1988); las parcelas estaban conformadas por franjas de 50 m de largo por 2 m de ancho y cada transecta separada por 10 m. Se identificaron y midieron todos los individuos con un diámetro a la altura del pecho (DAP) $\geq 2,5$ cm. En el caso de las plantas con tallos múltiples se midieron y sumaron todos los tallos que tenían un DAP $\geq 2,5$ cm. En el sistema de reemplazo dominan *Piper aduncum* (50%), *Calycolpus moritzianus* (35%) y *Miconia tinifolia* (15%). De igual manera *P. aduncum* presenta un dominio por área basal ($59,41 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$), con respecto a *M. tinifolia* ($31,23 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) y *C. moritzianus* ($9,34 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$), que constituyeron las tres únicas especies arbóreas del sistema de reemplazo. Aquellos individuos que presentaron tallos con un DAP < 10 cm se encontraron en mayor abundancia y correspondieron a *C. moritzianus* (Figura 3).

Estudios fenológicos en Monterrey y Monte Zerpa, selvas nubladas de Los Andes venezolanos, muestran que tanto *P. aduncum* como *C. moritzianus* producen frutos durante todo el año, con un pico de fructificación en octubre para el primero, y en abril y mayo para el segundo (Soriano, 1983). Sin embargo, los picos de producción de frutos de estas especies cambian con la localidad, tal como lo muestran estudios realizados en La Mucuy en los que *C. moritzianus* florece durante todo el año, con posibles picos entre diciembre-febrero y agosto-diciembre y fructifica comenzando junio, alcanzando la madurez de los frutos en agosto (Sarabia, 2012). Por su parte, en un estudio realizado en



Brasil encontraron que el patrón fenológico de *P. aduncum* es de tipo continuo (De Figueiredo y Sazima, 2000), y según Arteaga y Moya (2004) en un estudio realizado en Bolivia encontraron que *P. aduncum* presenta un periodo de fructificación entre los meses marzo-julio.

Métodos

Se emplearon trampas de semillas elaboradas en una armazón de metal con un área de captación de 50 x 50 cm, construida para soportar una malla de nylon con un tamaño de poro 2,4 x 1,2 mm, que se colocó en forma de pirámide invertida para evitar el rebote o la pérdida de las semillas fuera de la trampa (Figura 4A). Estas trampas se instalaron a 50 cm sobre el suelo. En cada ambiente escogido se colocaron 30 trampas de semillas dispuestas en una grilla con tres filas, separadas por una distancia interfilas de 10 m e intrafilas de 5 m. Las trampas de semillas funcionaron por un periodo de 12 semanas en la época más lluviosa del año (septiembre-noviembre 2012 y abril 2013) y 12 semanas en los meses de menor precipitación (enero-marzo 2012). La remoción de las trampas instaladas en el sistema de reemplazo por parte del ganado, condujo a que el muestreo correspondiente a la época de mayor precipitación se realizara fraccionado, durante nueve semanas entre septiembre y noviembre de 2012 y tres semanas en abril 2013.

Puesto que el tamaño del poro de la malla de nylon (2,4 x 1,2 mm) utilizada para este estudio podría dejar pasar las semillas más pequeñas y producir una subestimación en la lluvia, se realizó una prueba control que consistió en colocar una tela de algodón debajo de la malla (Figura 4B), en diez trampas de semillas de cada ambiente durante dos semanas. Se realizaron recolectas de los acumulados semanales de semillas para obtener la composición de la lluvia en cada sitio muestreado. Las semillas colectadas fueron etiquetadas, transportadas al laboratorio, secadas a temperatura ambiente y posteriormente identificadas en lo posible a nivel de especie, en el Laboratorio de Dendrología de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales (ULA-Mérida) y, a su vez se realizó una colección de referencia de las semillas presentes en los sitios muestreados. La colección de referencia se realizó a partir de las semillas encontradas durante el muestreo.



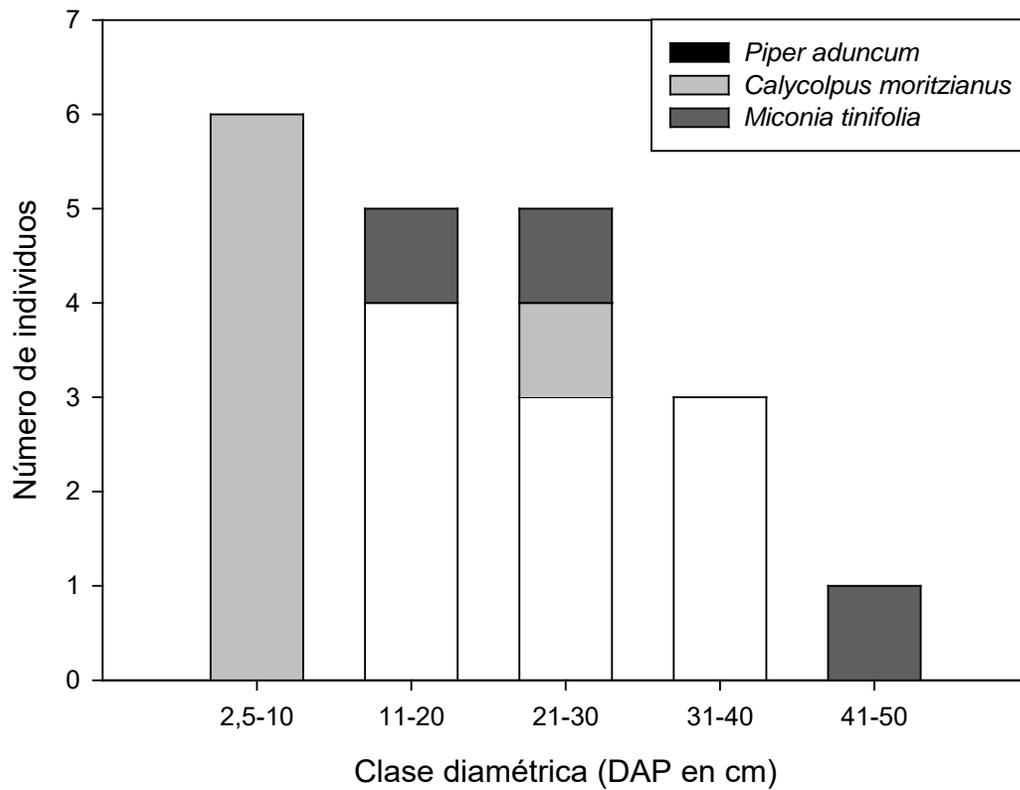


Figura 3. Estructura dimétrica de los árboles con DAP \geq 2,5 cm en el sistema de reemplazo, Agropecuaria La Isla, La Mucuy, Estado Mérida, Venezuela.

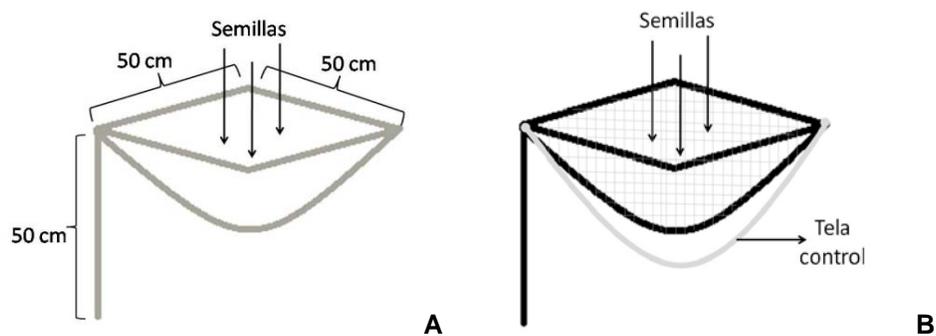


Figura 4. (A) Esquema de trampa para la recolección de semillas, (B) Esquema de trampa de semillas con tela control.



Se contabilizó el número total de semillas de los frutos presentes dentro de las muestras (Dalling *et al.*, 2002). En el caso de *P. aduncum* que produce una infrutescencia con numerosas semillas de pequeño tamaño, se estableció un promedio del número de semillas a partir del conteo de 30 infrutescencias; para ello se contó el número de semillas en tres secciones de la infrutescencia, en 1 cm de la base, 1 cm de la porción media y 1 cm del ápice, cuyo promedio fue luego extrapolado al largo total de la infrutescencia. Las medidas de longitud fueron realizadas con un calibrador de 0,01 mm de precisión. El 63% de las infrutescencias de *P. aduncum* presentó una alta productividad con 690 semillas por infrutescencia, con respecto a un 36% de baja productividad con 39 semillas por infrutescencia. Tomando en cuenta esta proporción, el promedio ponderado fue 451 ± 422 semillas de *P. aduncum* a cada infrutescencia presente en las trampas de semillas, el valor de desviación estándar, indica las variaciones en cuanto al número de semillas por infrutescencia.

Los síndromes de dispersión fueron descritos para cada especie colectada atendiendo a las adaptaciones relacionadas con forma, peso, tamaño, color y/o presencia de atrayentes químicos o sustancias viscosas (Tabla 1), teniendo en cuenta que entre los síndromes de dispersión más comunes están: anemocoría, hidrocoría, zoocoría, barocoría y autocoría (Bedoya-Patiño *et al.*, 2010).

Análisis de datos

a. Composición de la lluvia de semillas

Con el fin de evaluar la composición de la lluvia de semillas en la selva nublada y en el sistema de reemplazo, se realizaron curvas de saturación de especies para determinar la calidad del muestreo (Jiménez y Hortal, 2003) y se calculó la riqueza esperada por el estimador Chao 1, para incluir los datos de abundancia en el análisis, usando el programa EstimateS (Colwell, 2005).



Tabla 1. Principales síndromes de dispersión de frutos y semillas.

Síndrome de dispersión	Agente dispersor	Características
Anemocoría	Viento	Semillas con apéndices alados, plumas, pequeño tamaño, livianas (10^{-6} g).
Barocoría	Gravedad	Semillas grandes, que caen a causa de su propio peso.
Hidrocoría	Agua	Las semillas flotan o se hunden, se mantienen a flote mediante tensión superficial, hidrofóbicas, con estructuras de corcho o aceites.
Autocoría	Mecanismos propios de la planta	Dehiscencia, frutos explosivos.
Endozoocoría	Animales	Frutos con exocarpo semiduro o membranoso, mesocarpo carnoso acuoso, rico en azúcares y pobre en lípidos y proteínas, de sabor agradable, colores atractivos, pequeños, preferiblemente esféricos u ovales.
		Eleosoma, apéndices ricos en aceites nutritivos
Exozoocoría	Animales	Estructuras de soporte como ganchos o pelos rígidos que se adhieren al pelaje o plumas.
		Presencia de sustancias viscosas que se adhieren al pelaje o plumas.

Modificado de Howe y Smallwood (1982); Flores-Vindas (1999); Martínez-Orea *et al.*, (2009).



Se calculó la serie de medidas de diversidad de Hill N_1 y el índice de diversidad Shannon–Wiener H' (Magurran, 1988) para cada unidad ecológica. Se aplicó una prueba de t modificada para evaluar las diferencias para el índice de diversidad Shannon–Wiener (Zar 1999). Adicionalmente, se calculó la dominancia mediante el índice de Berger–Parker D y la similaridad entre las comunidades, usando el índice de Sørensen, tanto cualitativo S_c como cuantitativo S_q (Magurran, 1988), por ser índices de cálculo sencillo y debido a su uso en trabajos de ecología.

b. Variación estacional en la lluvia de semillas

Se calculó la serie de medidas de diversidad de Hill N_1 y el índice de diversidad Shannon–Wiener H' (Magurran, 1988) para cada época de muestreo. Se aplicó una prueba de t modificada para evaluar las diferencias para el índice de diversidad Shannon–Wiener (Zar 1999). Adicionalmente, se calculó la dominancia mediante el índice de Berger–Parker D y la similaridad entre las comunidades, usando el índice de Sørensen, tanto cualitativo S_c como cuantitativo S_q (Magurran, 1988) para cada época.

Se evaluaron las diferencias entre la abundancia absoluta y la riqueza absoluta de semillas mediante un PERMANOVA de dos vías, en el primer caso variable respuesta respondió a la abundancia absoluta de semillas, y como factor fijo: ambiente (selva nublada y sistema de reemplazo) y época de precipitación (mayor precipitación y menor precipitación); y en el segundo caso la variable respuesta respondió a la riqueza absoluta de semillas, y como factor fijo: ambiente (selva nublada y sistema de reemplazo) y época de precipitación (mayor precipitación y menor precipitación), usando el programa PERMANOVA + PRIMER 6.0 y se aplicó una prueba pareada *a posteriori* (Anderson *et al.*, 2008) para determinar las diferencias entre las variables de los ambientes y de las épocas de precipitación. Sin embargo, dada la limitación de las unidades experimentales, las 30 trampas de semillas fueron tomadas como pseudoréplicas, en cada uno de los ambientes.

c. Síndromes de dispersión

Se identificaron los síndromes de dispersión de cada especie identificada en la lluvia de semillas atendiendo las adaptaciones relacionadas con forma, peso, tamaño, color y/o



presencia de atractivos químicos o sustancias viscosas (Tabla 1) y también mediante el uso del recurso bibliográfico (Howe y Smallwood, 1982; Soriano, 1983; Flores-Vindas, 1999; Rios *et al.*, 2004; Riaño, 2005; Díaz-Martin, R. 2007).

Se calculó la frecuencia absoluta de cada síndrome de dispersión como el número total de semillas de cada síndrome por metro cuadrado y, la frecuencia relativa representada como la proporción del total de semillas que corresponde a cada síndrome de dispersión por metro cuadrado. Se aplicó una prueba para evaluar las diferencias en la frecuencia de los síndromes de dispersión de endozoocoría y anemocoría mediante un PERMANOVA de dos vías, en el primer caso variable respuesta respondió a la número semillas endozoocóricas por unidad de área, y como factor fijo: ambiente (selva nublada y sistema de reemplazo) y época de precipitación (mayor precipitación y menor precipitación); y en el segundo caso la variable respuesta respondió al número de semillas anemocóricas por unidad de área, y como factor fijo: ambiente (selva nublada y sistema de reemplazo) y época de precipitación (mayor precipitación y menor precipitación), usando el programa PERMANOVA + PRIMER 6.0 y se aplicó una prueba pareada *a posteriori* (Anderson *et al.*, 2008), para determinar las diferencias entre los ambientes y las épocas de precipitación. Debido a la limitación de las unidades experimentales, las 30 trampas de semillas fueron tomadas como pseudorélicas, en cada uno de los ambientes.

Resultados

a. Composición y estructura de la lluvia de semillas en la selva nublada y en el sistema de reemplazo

La lluvia de semillas en la selva nublada estuvo compuesta por 71 especies pertenecientes a 36 familias, entre las que destacaron las familias Euphorbiaceae, Asteraceae y Rubiaceae por poseer un número importante de especies (6, 10 y 15 especies respectivamente; Tabla 2). En el sistema de reemplazo se determinaron 30 especies pertenecientes a 20 familias, quedando las especies más representativas incluidas en las Familias Asteraceae y Rubiaceae (6 y 5 especies; Tabla 2).



Según el índice de Shannon-Wiener, la diversidad encontrada en la lluvia de semillas resultó ser mayor en la selva nublada que en el sistema de reemplazo, con valores de 1,13 vs. 0,30 decits ($t_{\text{cal}} = 3,855 > t_{\text{tab}, 45; 0,05} = 2,014$), esta tendencia también fue observada según la serie de números de Hill (N_1), con valores de 7,76 vs. 1,52 especies efectivas (Tabla 3). De igual forma se observó, una distribución de semillas por unidad de área con mayor equitabilidad y mayor riqueza en la selva nublada, respecto al sistema de reemplazo (Figura 6). Por su parte, las curvas de acumulación de especies no alcanzaron la saturación para los ambientes muestreados, ya que la riqueza esperada fue mucho mayor a la riqueza observada y esta quedó fuera de los intervalos de confianza del estimador Chao 1. También resultó que las especies con un sólo individuo no disminuyeron a lo largo del muestreo; sin embargo, en el sistema de reemplazo estas curvas se aproximaron más a la saturación posiblemente debido a la menor riqueza presente en este ambiente (Figura 5).

Según el Índice de Berger-Parker, con un valor de 0,87, la composición de la lluvia de semillas en esta selva nublada presentó una alta dominancia (Tabla 3). Del mismo modo, el sistema de reemplazo también estuvo fuertemente dominado por pocas especies, dado su alto índice de dominancia, de 0,98. Las especies de mayor importancia numérica en la selva nublada pertenecieron a las Familias Euphorbiaceae (813 semillas m^{-2}), Asteraceae (262 y 182) y Dioscoreaceae (177), mientras que en el sistema de reemplazo las más abundantes fueron Piperaceae (6825 semillas m^{-2}), Melastomataceae (259) y Myrtaceae (204; Figura 6), las cuales, en conjunto con el resto de las especies sumaron 2563 semillas m^{-2} y 7449 semillas m^{-2} unidades de dispersión por metro cuadrado para cada ambiente durante las 24 semanas de muestreo.

En la prueba control realizada para estimar la eficiencia del poro de la malla de nylon utilizada en este estudio, se obtuvo que en la selva nublada pasaron semillas de *Vismia baccifera* subsp. *dealbata*, *Miconia* sp., una especie de Asteraceae y otra de Bignoniaceae; sin embargo, la abundancia de semillas por trampa no superó las diez unidades de dispersión. En el sistema de reemplazo se encontraron semillas de *Calycolpus moritzianus* y de una especie de Asteraceae; sólo se encontró una o dos semillas en cinco de los controles y cero en el resto de los controles. Esta eventual pérdida de semillas corresponde a un valor porcentual muy bajo (< 0,01%) con respecto al total de las semillas encontradas durante el muestreo, por lo que se consideró que el



tamaño del poro de la malla fue suficiente para caracterizar la comunidad de semillas y que la pérdida de semillas fue despreciable para el conteo total.

El índice cualitativo de Sørensen mostró que los ambientes muestreados poseen similitud del 42%, como resultado de la comparación de las especies que componen la lista (Tabla 3). Sin embargo, el índice cuantitativo de Sørensen, con un valor menor al 1%, sugiere que la selva nublada y el sistema de reemplazo son unidades ecológicas totalmente diferentes en términos de la distribución de las abundancias de semillas entre esas especies. Es decir, estos ambientes se parecen en términos de su composición, pero no en cuanto a la cantidad de individuos por especie que cada una contiene. Las Familias comunes entre dichos ambientes fueron Anacardiaceae, Araceae, Asteraceae, Bignoniaceae, Boraginaceae, Bromeliaceae, Chloranthaceae, Cucurbitaceae, Euphorbiaceae, Melastomataceae, Myrcinaceae, Piperaceae, Primulaceae, Rhamnaceae y Rubiaceae; mientras que fueron 21 las Familias exclusivas para la selva nublada y 4 para el sistema de reemplazo (Tabla 2).

Para la riqueza de especies, la interacción entre ambientes y épocas de precipitación resultó significativa ($F_{\text{Ambiente} \times \text{Época de precipitación}} = 6,1809; p = 0,0125$). El análisis *a posteriori* confirmó que tanto durante la época húmeda ($t = 5,462; p < 0,001$) como durante la época seca ($t = 7,733; p < 0,001$) hay diferencias significativas entre los ambientes; así mismo confirmo que para la selva nublada hay diferencias significativas entre las épocas de precipitación ($t = 4,395; p < 0,001$), sin embargo para el bosque secundario no se observaron diferencias significativas durante las épocas de precipitación. La interacción entre ambientes y épocas de precipitación resultó significativa para la abundancia de semillas ($F_{\text{Ambiente} \times \text{Época de precipitación}} = 8,3682; p = 0,0027$). El análisis *a posteriori* confirmó que durante la época húmeda hay diferencias significativas entre los ambientes ($t = 3,498; p < 0,001$), sin embargo, durante la época de menor precipitación no se observaron diferencias significativas entre la selva nublada y el sistema de reemplazo; así mismo confirmó que para el sistema de reemplazo hay diferencias significativas entre las épocas de precipitación ($t = 4,005; p < 0,001$), sin embargo para la selva nublada no se observaron diferencias significativas durante las épocas de precipitación.



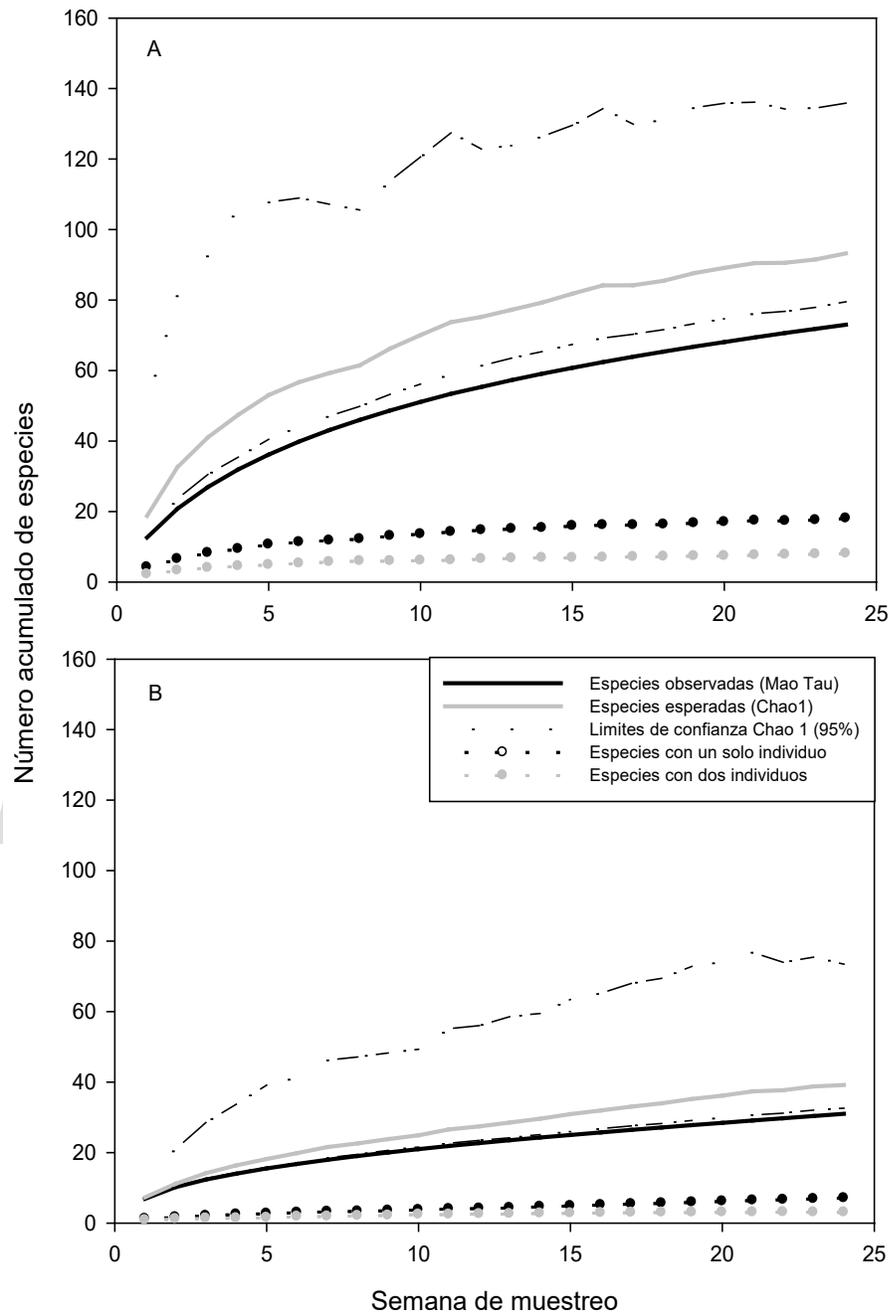


Figura 5. Curvas de acumulación de especies de semillas: (A) Selva nublada, Parque Nacional Sierra Nevada, Mérida, (B) Sistema de reemplazo, Agropecuaria La Isla, Mérida, para un periodo de 24 semanas. Cada semana de esfuerzo corresponde al funcionamiento de 30 trampas de semillas de 0,25 m² durante 7 días continuos.



Tabla 2. Composición de la lluvia de semillas en la selva nublada y en el sistema de reemplazo en La Mucuy, Estado Mérida (24 semanas en septiembre - noviembre 2012, enero-abril 2013).

Familia	Especie	Síndrome de dispersión	Forma de vida	Abundancia*	
				Selva nublada	Sistema de reemplazo
Araliaceae	<i>Oreopanax reticulatus</i> (Willd. ex Schult.) Decne. & Planch.	En	Árbol	2	0
Cannabaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	En-Ba	Árbol, arbusto	1	0
Fabaceae	<i>Crotalaria stipularia</i> Desv.	Au	Hierba	0	1
Actinidiaceae	<i>Saurauia excelsa</i> Willd.	En	Árbol	5	0
Anacardiaceae	<i>Mauria heterophylla</i> Kunth	En	Árbol	0	1
	<i>Rhus striata</i> Ruiz & Pav.	En		5	35
Araceae	<i>Anthurium</i> sp.	En	Hierba terrestre o epífita	7	0
		En		0	2
Arecaceae	<i>Chamaedorea pinnatifrons</i> (Jacq.) Oerst.	En	Arbusto	9	0
		Ba		8	0
Asteraceae	<i>Baccharis</i> sp.	An	Árbol pequeño, arbusto	1	0
	<i>Mikania</i> sp.	An	Hierba trepadora, Trepadora	1	0
		An	Árbol, arbusto, Sufrútice, Hierba	371	171
		An		1967	144
		An		20	6
		An		1312	121
		An		27	13
		An		184	31
	An	1	0		
Bignoniaceae		An	Árbol, arbusto, hierba, liana	559	1
Boraginaceae		En	Árbol, arbusto, hierba, trepadora	3	1
Bromeliaceae	<i>Tillandsia</i> sp.	An	Hierba terrestre o epífita	172	88
		An		181	0



Tabla 2. Continuación.

Familia	Especie	Síndrome de dispersión	Forma de vida	Abundancia*	
				Selva nublada	Sistema de reemplazo
Chloranthaceae	<i>Hedyosmum racemosum</i> (Ruiz & Pav.) G. Don	En	Árbol, arbusto	3	3
Clethraceae	<i>Clethra fagifolia</i> Kunth	En	Árbol, arbusto	2	0
Clusiaceae	<i>Vismia baccifera</i> subsp. <i>dealbata</i> (Kunth) Ewan	Au	Árbol	0	5
Commelinaceae		En	Hierba	13	0
Cucurbitaceae		An	Hierba trepadora o rastrera	11	17
Cunoniaceae	<i>Weinmannia</i> sp.	An	Árbol, arbusto	7	0
Dioscoreaceae		An	Hierba trepadora	1324	0
Ericaceae		En	Árbol, arbusto, sufrútice terrestre o epifito, liana	1	0
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i> sp.	En	Árbol, arbusto, sufrútice, hierba	1	0
	<i>Alchornea grandiflora</i> Müll. Arg.	En ²	Árbol	36	0
	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	En-Ba	Árbol	0	0
	<i>Euphorbia</i> sp.	En	Árbol, arbusto, hierba	36	0
	<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp.	En-Ba	Árbol, arbusto	53	0
			En	Árbol, arbusto, sufrútice, Hierba	6099
Lauraceae		En	Árbol, arbusto	1	0
Malpighiaceae	<i>Bunchosia argentea</i> (Jacq.) DC.	En	Árbol, arbusto	7	0
Malvaceae	<i>Heliocarpus americanus</i> L.	An ¹	Árbol	0	60



Tabla 2. Continuación.

Familia	Especie	Síndrome de dispersión	Forma de vida	Abundancia*	
				Selva nublada	Sistema de reemplazo
Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp.	En-Ba	Árbol, arbusto	5467	384
	<i>Miconia tinifolia</i> Naudin	En-Ba ²	Árbol, arbusto	0	1940
		Ba	Árbol, arbusto, hierba	19	0
Moraceae	<i>Ficus maitin</i> Pittier	En-Ba	Árbol	393	0
	<i>Ficus velutina</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	En-Ba		187	0
Myrtaceae	<i>Calycolpus moritzianus</i> (O.Berg) Burret	En ³	Árbol, arbusto	0	1532
	<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	En-Ba ³		344	1
Onagraceae	<i>Fuchsia</i> sp.	En	Arbusto, epífita Liana	4	0
Phyllantaceae	<i>Hieronyma fendleri</i> Briq.	En	Árbol, arbusto	9	2
Piperaceae	<i>Peperomia microphylla</i> Kunth	Ex	Hierba terrestre o saxícola	2	0
	<i>Piper aduncum</i> L.	En ^{2,3}	Árbol Arbusto	4	51189
Poaceae		Au	Hierba	16	0
Polygalaceae	<i>Monnina</i> sp.	En		1	0
Primulaceae	<i>Ardisia</i> sp.	En	Árbol Arbusto	4	8
	<i>Ardisia</i> sp.	En		2	0
Rhamnaceae	<i>Frangula sphaerosperma</i> (Sw.) Kartesz & Gandhi	En	Árbol Arbusto	0	50
Rhamnaceae		En	Árbol Arbusto	8	4
Rubiaceae	<i>Bertiera guianensis</i> Aubl.	En	Árbol Arbusto	1	54
	<i>Guettarda crispiflora</i> Vahl subsp. <i>discolor</i> (Rusby) Steyerem.	En	Árbol Arbusto	1	0
	<i>Hoffmannia pauciflora</i> Standl.	En	Arbusto	1	0
	<i>Palicourea demissa</i> Standl.	En-Ba	Árbol Arbusto	137	4
	<i>Psychotria aubletiana</i> Steyerem.	En	Arbusto Sufrútice	2	0
	<i>Psychotria</i> sp.	En ²	Árbol Arbusto	1	0
		En-Ba		3	0
	En	6		0	



Tabla 2. Continuación.

Familia	Especie	Síndrome de dispersión	Forma de vida	Abundancia*	
				Selva nublada	Sistema de reemplazo
Rubiaceae		En-Ba	Árbol Arbusto	14	0
		En		26	1
		En-Ba		1	0
		En		2	1
		En		1	0
		En		1	0
		Ba		1	0
		En		0	2
Sabiaceae	<i>Meliosma pittieriana</i> Steyerl.	En	Árbol	25	0
Santalaceae	<i>Phoradendron</i> sp.	En	Arbusto Hierba	2	0
Smilacaceae	<i>Smilax tomentosa</i> Kunth	En	Trepadora Hierba trepadora	10	0
Solanaceae		En	Árbol Arbusto Sufrutice Hierba Trepadora	2	0
Staphyleaceae	<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) G. Don	En	Árbol	7	0
	<i>Turpinia</i> sp.	En		7	0
		En		70	0
Urticaceae	<i>Cecropia</i> sp.	En	Árbol	1	0
Verbenaceae	<i>Lantana trifolia</i> L.	En	Sufrutice Hierba	1	0
Por determinar		En-Ba		10	0

(*) Número total de semillas recolectadas en 30 trampas de 0,25m² durante 24 semanas.

(An) Anemocoría; (Au) Autocoría; (Ba) Barocoría; (En) Endozoocoría; (Ex) Exozoocoría.

Fuentes: Riaño (2005)¹; Rios *et al.* (2004)²; Soriano (1983)³; Díaz-Martin (2007)⁴.



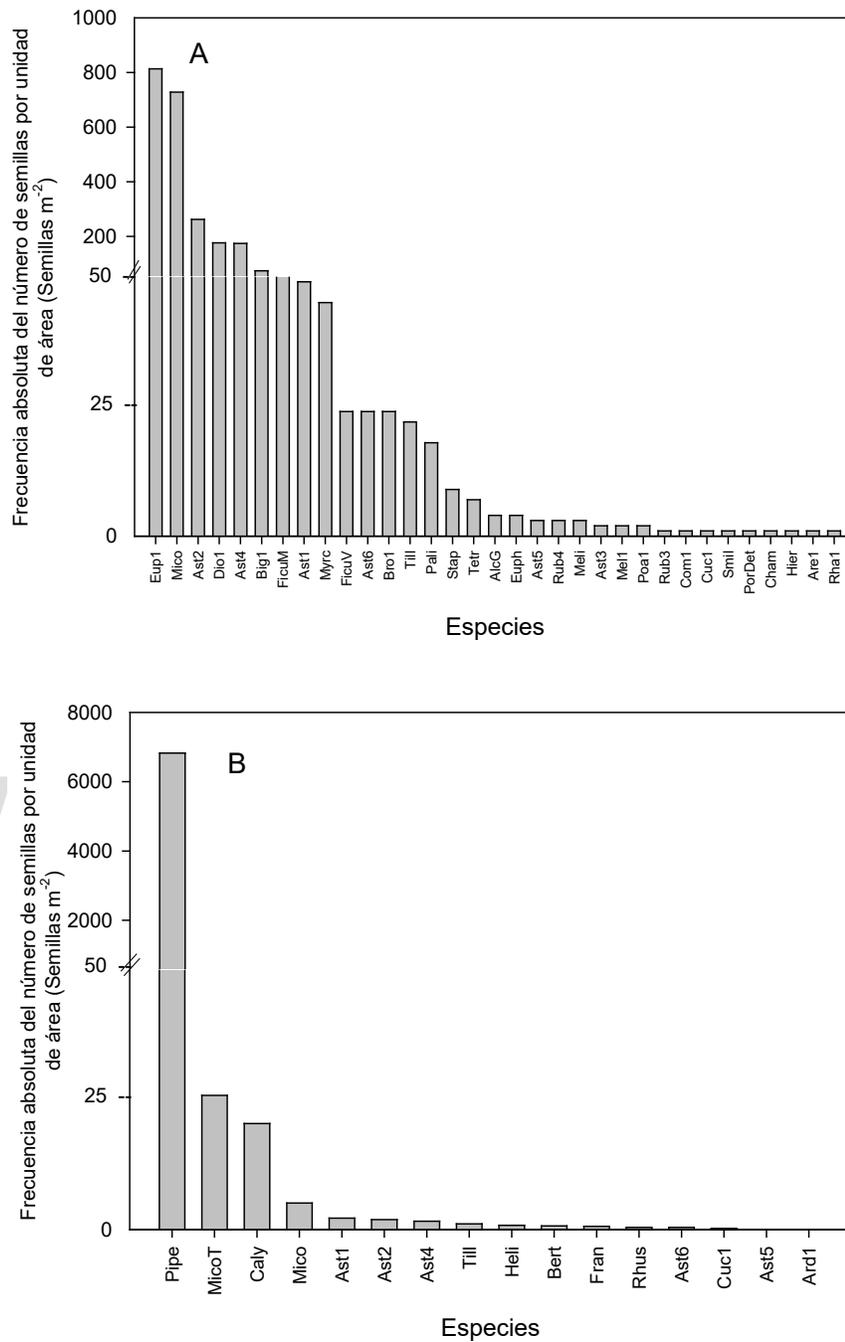


Figura 6. Frecuencia absoluta del número de semillas por unidad de área para las especies: (A) en la selva nublada, Parque Nacional Sierra Nevada y, (B) en el sistema de reemplazo, Agropecuaria La Isla. La codificación corresponde a las cuatro primeras letras del género, o a las tres primeras letras de la familia seguida de una numeración, según la tabla 2.



Tabla 3. Atributos de la lluvia de semillas de la selva nublada, Parque Nacional Sierra Nevada y el sistema de reemplazo, Agropecuaria La Isla.

Atributo		Ambiente	
		Selva nublada	Sistema de reemplazo
Riqueza (*)		$^{73}/_{93}$	$^{31}/_{39}$
Diversidad	H'	1,13	0,30
	N_1	7,76	1,52
Dominancia (D)		0,98	0,87
Número total de semillas		19223	55872
Número de semillas por metro cuadrado		2563	7449
Similaridad	S_q	0,42	
	S_c	0,004	

(*) Los valores de riqueza se expresan como los observados (Mao Tao) respecto a los esperados (Chao 1).

b. Variabilidad estacional en la lluvia de semillas

Las curvas de acumulación de especies se acercaron a la saturación para el sistema de reemplazo en ambas épocas de precipitación y para la selva nublada durante la época de menor precipitación (Figura 7). Durante la época de mayor precipitación la riqueza esperada en la selva nublada fue mucho mayor a la riqueza observada, por lo que ésta quedó fuera de los intervalos de confianza del estimador Chao 1.



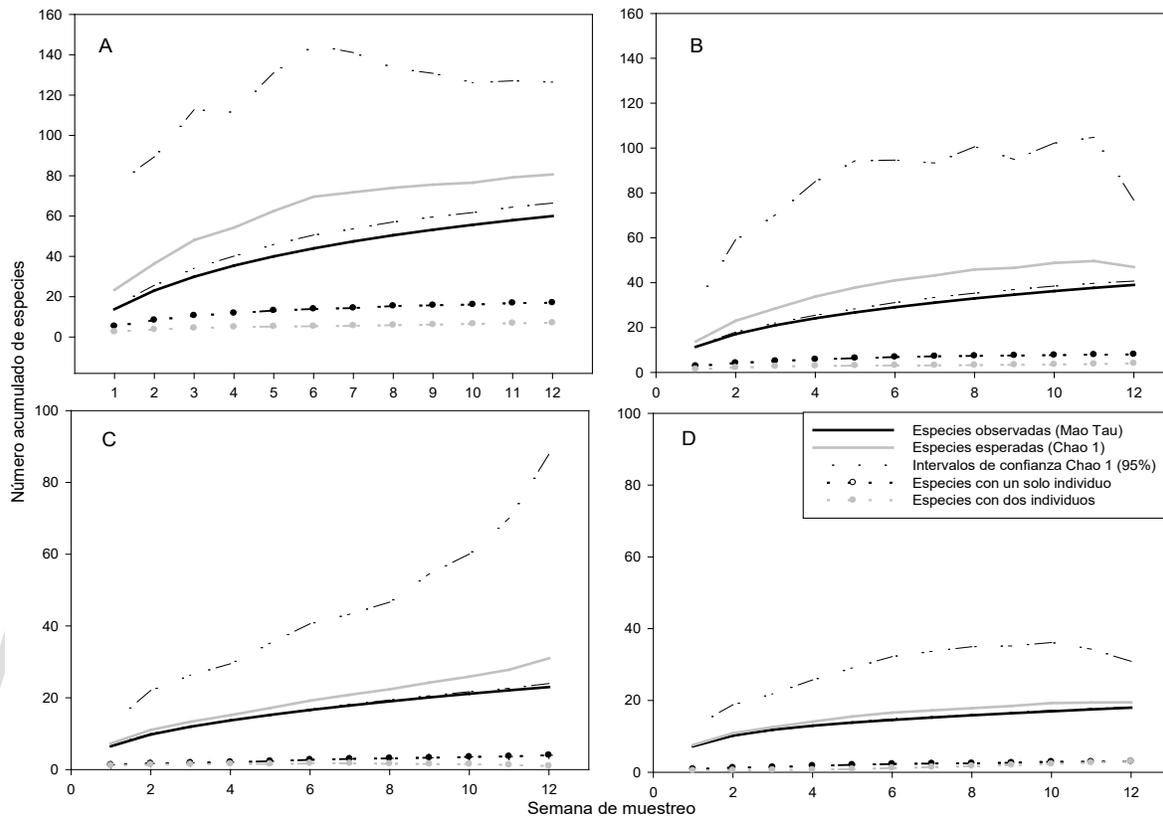


Figura 7. Curvas de acumulación de especies para la selva nublada, Parque Nacional Sierra Nevada: (A) periodo de mayor precipitación (12 semanas en septiembre-noviembre y abril), (B) periodo de menor precipitación (12 semanas en enero-marzo); y para el sistema de reemplazo, Agropecuaria La Isla: (C) periodo de mayor precipitación (12 semanas en septiembre-noviembre y abril), (D) periodo de menor precipitación (12 semanas en enero-marzo). Cada semana de esfuerzo corresponde al funcionamiento de 30 trampas de semillas de 0,25 m² durante 7 días continuos.



De esta forma, ambos ambientes mostraron mayor riqueza y abundancia de semillas durante época de mayor precipitación (Tabla 4), siendo la selva nublada notablemente más rica que el sistema de reemplazo (60 vs. 23 especies). Sin embargo, el sistema de reemplazo presentó mayor abundancia de semillas con respecto a la selva nublada en ambas épocas de precipitación (Tabla 4). Los valores de diversidad calculados por el índice de Shannon-Wiener resultaron ser diferentes para los ambientes evaluados, tendencia que se mantuvo durante los periodos de lluvia (Tabla 5): la selva nublada mostró mayor diversidad de especies durante la época menos lluviosa ($t_{\text{cal}} = 2,929 > t_{50; 0,05} = 2,009$), y durante la época de mayores precipitaciones respecto al sistema de reemplazo ($t_{\text{cal}} = 2,800 > t_{46; 0,05} = 2,013$). Sin embargo, no se observaron diferencias significativas para la diversidad en la selva nublada, durante las épocas de precipitación ($t_{\text{cal}} = 1,581 < t_{56; 0,05} = 2,003$), al igual que para el sistema de reemplazo ($t_{\text{cal}} = 1,481 < t_{52; 0,05} = 2,007$). En la selva nublada se registró un aumento en la dominancia de especies en la época de mayor precipitación respecto a la época de menor precipitación según el índice de Berger-Parker (0,98 vs. 0,69). Sin embargo, en el sistema de reemplazo no se observó cambio en la dominancia de especies durante estas dos épocas (Tabla 4).

Tabla 4. Atributos de la lluvia de semillas durante las épocas de mayor y menor precipitación para la selva nublada, Parque Nacional Sierra Nevada y el sistema de reemplazo, Agropecuaria La Isla.

Atributos	Selva nublada		Sistema de reemplazo	
	> Pp	< Pp	> Pp	< Pp
Riqueza (*)	60/81	39/47	23/31	18/20
Diversidad (H')	0,67	1,05	0,20	0,41
Dominancia (D)	0,98	0,69	0,98	0,93
Número total de semillas	12013	7210	44289	11583
Número de semillas por metro cuadrado	1601	961	5905	1544

(*) Los valores de riqueza se expresan como los observados (Mao Tao) respecto a los esperados (Chao 1).



La comparación de la lluvia de semillas entre épocas mostró una similaridad de alrededor del 50%, tanto en la selva nublada como en el sistema de reemplazo; sin embargo, cuantitativamente las distribuciones de esas semillas cambiaron sustancialmente (Tabla 5). En la época de mayor precipitación, la lluvia de semillas se parece más entre ambientes que durante la época de menores precipitaciones. La similaridad cuantitativa entre ambientes y/o épocas fue bastante baja, revelando que la distribución de semillas entre las especies es disímil. El mayor valor entre los S_q de 0,307 producido por la comparación entre la selva nublada (época más lluviosa) con el sistema de reemplazo (época menos lluviosa) podría deberse a que las abundancias que les corresponden fueron las más parecidas entre las obtenidas durante todo el muestreo (Tablas 4 y 5).

En promedio semanal, la selva nublada presentó mayor riqueza durante ambas épocas de precipitación, mientras que el mayor número de semillas por metro cuadrado fue observado en el sistema de reemplazo (Figura 8). El número de semillas promedio en movimiento para cada semana no superó las 80 unidades de dispersión por metro cuadrado, y se observó que, de forma general, el patrón semanal se mantiene estable para cada ambiente en cuanto a la densidad de semillas y riqueza promedios. La riqueza semanal promedio de semillas en la selva nublada varió entre una y dos especies por metro cuadrado, mientras que el número promedio de semillas se mantuvo entre una y 11 por metro cuadrado. En el sistema de reemplazo, la riqueza semanal promedio fue menor, llegando a ser nula o presentar una especie por metro cuadrado, aunque el número de semillas por metro cuadrado se ubicó dentro de rangos superiores a los de la selva, entre una y 70 semillas. Las variaciones fueron mayores durante los periodos de mayor precipitación, tal como lo muestran los valores de desviación estándar (Figura 8).

c. Síndromes de dispersión

En la selva nublada se observaron diferentes especies con síndromes de dispersión del tipo endozoocórico y anemocórico con una elevada frecuencia absoluta de aparición, con pocos casos de barocoría, autocoría y exozoocoría, mientras que en el sistema de reemplazo la frecuencia de aparición de los síndromes de dispersión disminuyó,



dominando en términos de número de especies la endozoocoría y anemocoría sobre la barocoría y autocoría, con ausencia del síndrome de dispersión exozoocórico en este sistema de reemplazo (Figura 9). Del mismo modo, se observaron síndromes de dispersión asociados a las formas de vida de las especies encontradas en la lluvia de semillas, tanto en la selva nublada como en el sistema de reemplazo (Tabla 2), predominando la endozoocoría en el 70% de las especies leñosas encontradas.

En cuanto al número de semillas en movimiento por unidad de superficie, se encontró que la mayoría fue dispersada por animales (Endozoocoría), tanto en la selva nublada como en el sistema de reemplazo. En la selva nublada se contaron 1734 semillas endozoocóricas m^{-2} (50%) durante el muestreo, mientras que en el sistema de reemplazo fueron 7361 semillas m^{-2} (95%). La cantidad de semillas por metro cuadrado dispersadas por barocoría y anemocoría disminuyeron en relación con las que presentaron síndrome de dispersión endozoocórico en la selva nublada (885 y 818, respectivamente) y en el sistema de reemplazo (311 y 87, respectivamente). Las semillas con síndrome de dispersión exozoocórico y autocórico no fueron muy abundantes durante el muestreo, encontrando sólo 16 semillas autocóricas en la selva nublada y 5 en el sistema de reemplazo y, finalmente, las semillas exozoocóricas (2 semillas) sólo fueron observadas en la selva nublada (Figura 10).

Tanto en la selva nublada como en el sistema de reemplazo durante la época de menor precipitación se observó una disminución en las semillas que presentaron síndrome de dispersión endozoocórico, mientras que aquellas que presentaron síndromes de dispersión anemocórico fueron más abundantes para la época de menor precipitación, respecto a la época más lluviosa. Por su parte, las semillas que presentaron síndrome de dispersión barocórico disminuyeron en la selva nublada para la época de menor precipitación y en el sistema de reemplazo se observó un aumento para la misma época. Autocoría y exozoocoría fueron los síndromes menos representados durante el muestreo y sólo fueron observadas durante la época de mayor precipitación en la selva nublada y en el sistema de reemplazo. Finalmente, las semillas exozoocóricas fueron observadas solamente en la selva nublada (Figura 11).



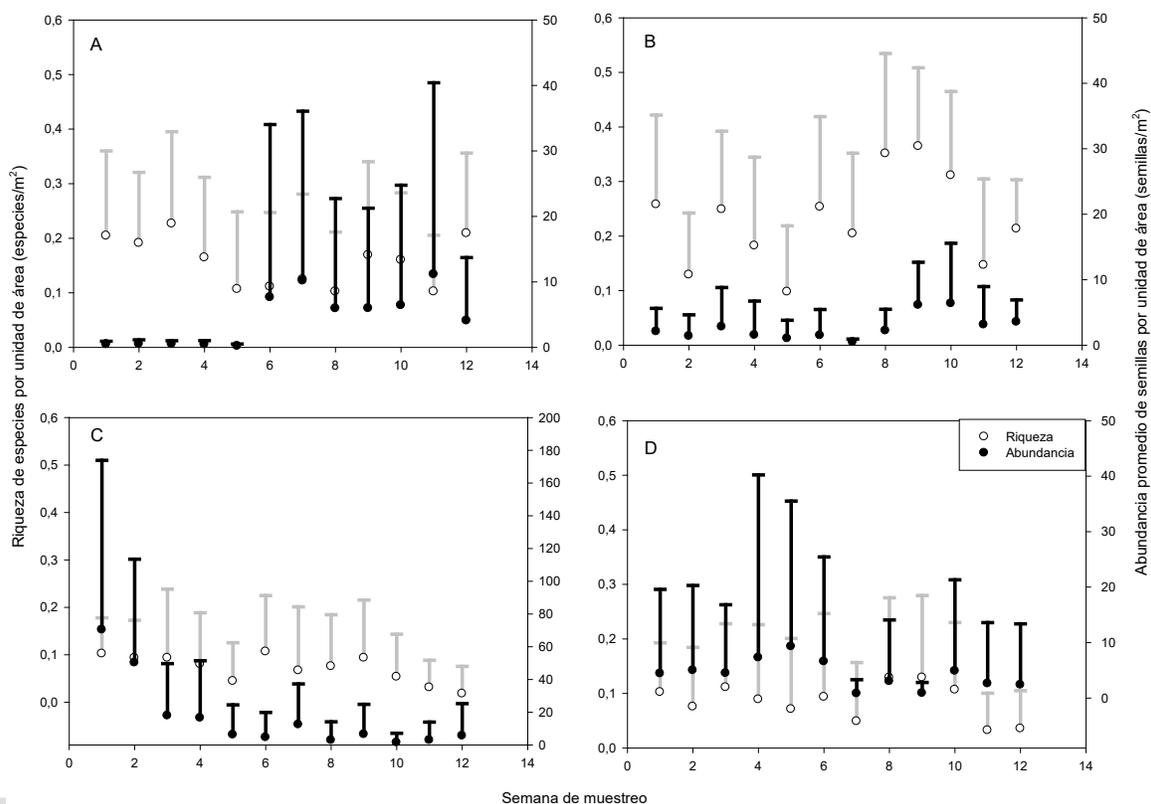


Figura 8. Riqueza y número de semillas por metro cuadrado promedio semanal en la selva nublada, Parque Nacional Sierra Nevada: (A) periodo de mayor precipitación (12 semanas en septiembre-noviembre y abril), (B) periodo de menor precipitación (12 semanas en enero-marzo); y en el sistema de reemplazo, Agropecuaria La Isla: (C) periodo de mayor precipitación (12 semanas en septiembre-noviembre y abril), (D) periodo de menor precipitación (12 semanas en enero-marzo). Las barras indican la porción positiva de la desviación estándar.

Tabla 5. Índice de similitud de Sørensen cuantitativo (S_c) y cualitativo (S_q) en la selva nublada, Parque Nacional Sierra Nevada y un sistema de reemplazo, Agropecuaria La Isla.

	SN > Pp	SN < Pp	SR > Pp	SR < Pp
SN > Pp	-	$S_q = 0,51$	$S_q = 0,43$	$S_q = 0,28$
SN < Pp	$S_c = 0,031$	-	$S_q = 0,39$	$S_q = 0,28$
SR > Pp	$S_c = 0,003$	$S_c = 0,001$	-	$S_q = 0,49$
SR < Pp	$S_c = 0,307$	$S_c = 0,022$	$S_c = 0,008$	-

SN: Selva nublada; SR: Sistema de reemplazo; >Pp: Época de mayor precipitación; <Pp: Época de menor precipitación.



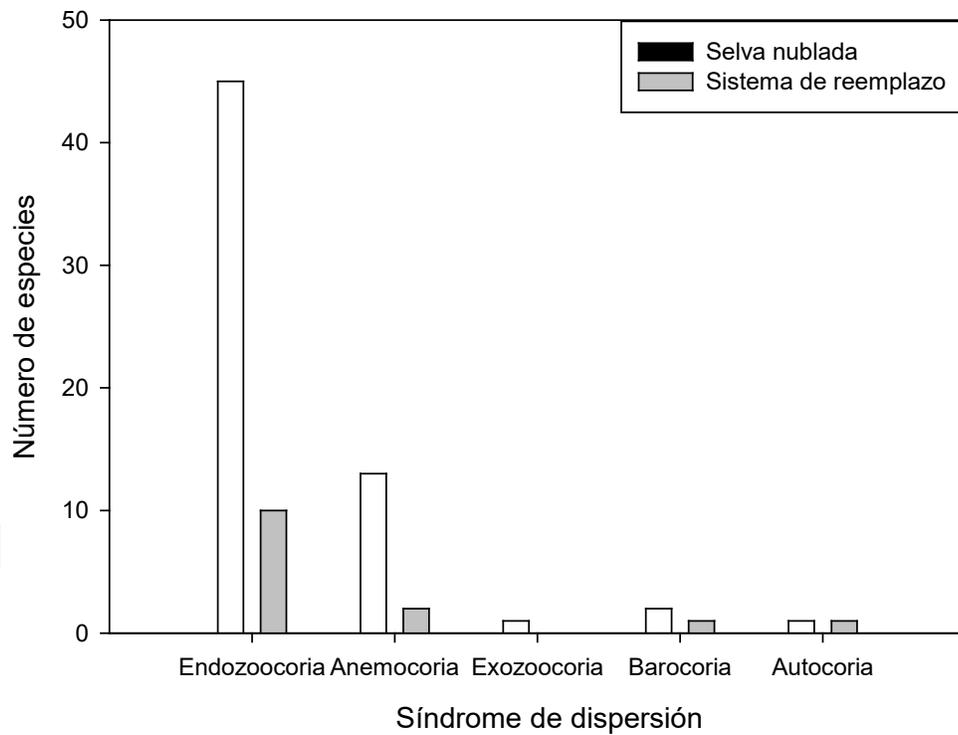


Figura 9. Frecuencia absoluta de diferentes síndromes de dispersión de especies encontradas en la lluvia de semillas durante el muestreo (24 semanas en septiembre-noviembre 2012, enero-abril 2013) en la selva nublada, Parque Nacional Sierra Nevada y en el sistema de reemplazo, Agropecuaria La Isla.



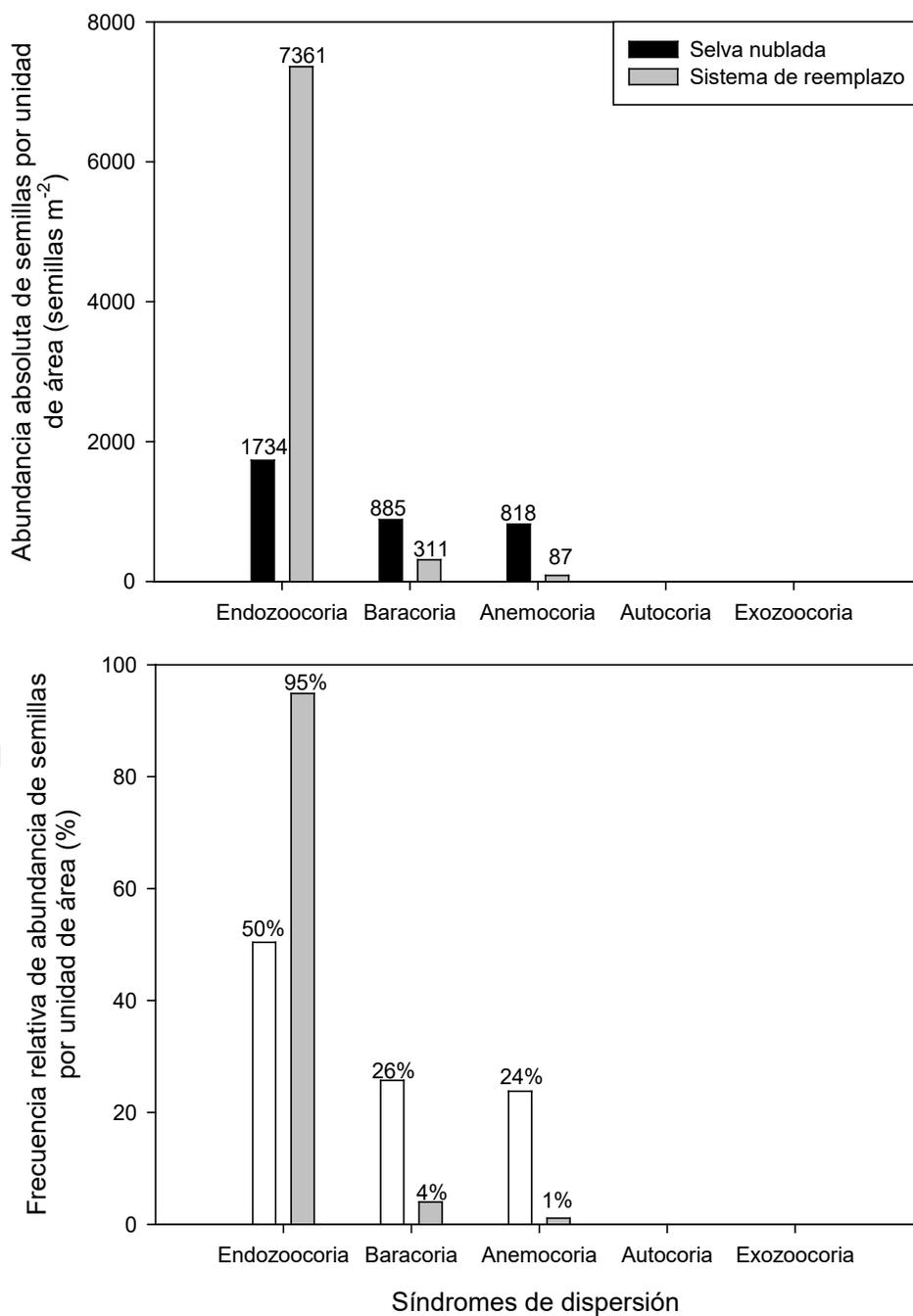


Figura 10. Frecuencia absoluta (A) y relativa (B) de los diferentes síndromes de dispersión por la abundancia de semillas por unidad de área encontradas en la lluvia de semillas durante el muestreo (24 semanas en septiembre-noviembre 2012, enero-abril 2013) en la selva nublada, Parque Nacional Sierra Nevada y en el sistema de reemplazo, Agropecuaria La Isla.



En la selva nublada se contabilizó un menor número de semillas dispersadas por endozoocoría respecto al sistema de reemplazo. Para la endozoocoría la interacción entre ambientes y épocas de precipitación resultó significativa ($F_{\text{Ambiente} \times \text{Época de precipitación}} = 10,957$; $p = 0,001$). El análisis *a posteriori* confirmó que tanto durante la época húmeda ($t = 4,806$; $p < 0,001$) como durante la época seca ($t = 3,577$; $p < 0,001$) hay diferencias significativas entre los ambientes; así mismo confirmó que para la selva nublada ($t = 3,838$; $p < 0,001$) y el sistema de reemplazo ($t = 4,822$; $p < 0,001$) hay diferencias estadísticamente significativas entre las épocas de precipitación. La interacción entre ambientes y épocas de precipitación también resultó significativa para las semillas dispersadas por anemocoría ($F_{\text{Ambiente} \times \text{Época de precipitación}} = 53,465$; $p = 0,001$). Análisis *a posteriori* confirmaron las diferencias significativas tanto durante la época húmeda ($t = 3,324$; $p < 0,001$) como durante la época seca ($t = 7,677$; $p < 0,001$) entre los ambientes; así mismo confirmó que para la selva nublada ($t = 8,01$; $p < 0,001$) y el sistema de reemplazo ($t = 2,533$; $p < 0,001$) hay diferencias estadísticamente significativas entre las épocas de precipitación.

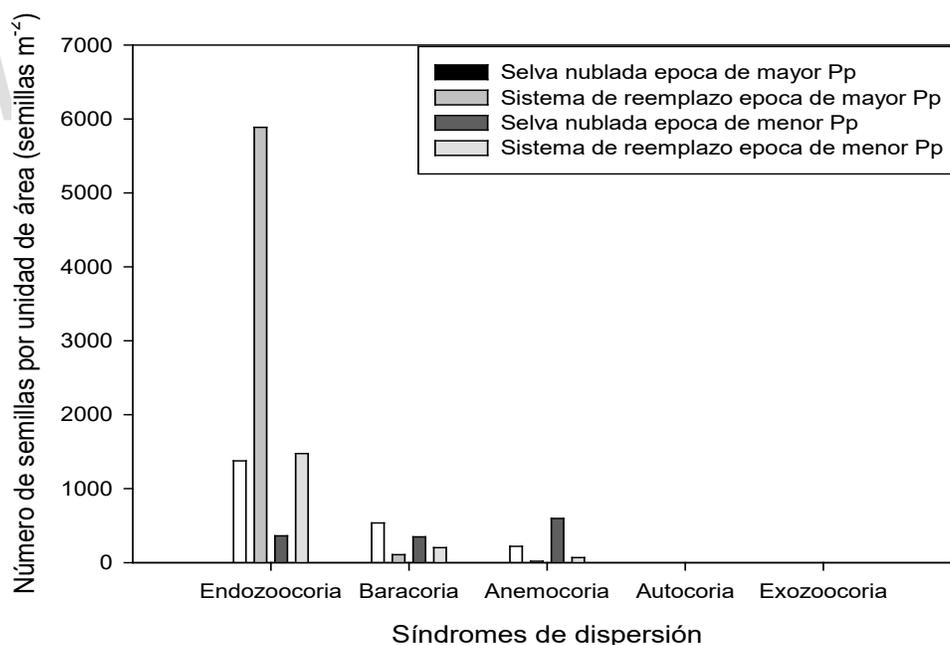


Figura 11. Frecuencia absoluta de diferentes síndromes de dispersión por abundancia de semillas por unidad de área encontradas en la lluvia de semillas durante el muestreo (24 semanas en septiembre-noviembre 2012, enero-abril 2013) en la selva nublada, Parque Nacional Sierra Nevada y en el sistema de reemplazo, Agropecuaria La Isla.



Discusión de resultados

Las curvas de acumulación de especies para los sitios estudiados no alcanzaron la saturación debido a que el esfuerzo (semanas) empleado no fue suficiente como para contabilizar las especies raras en más de una ocasión; el estimador Chao 1 está basado en la presencia de especies raras (Escalante-Espinosa, 2003) y está expresado por la relación entre el número de especies representadas por un individuo (“singletons”) y el número de especies representadas por dos individuos en las muestras (“doubletons”; Villarreal *et al.*, 2006). Aunque la cantidad de especies con un sólo individuo no disminuyó durante el muestreo y no fue posible alcanzar la saturación, la aplicación de esfuerzos equivalentes en las unidades ecológicas estudiadas hace comparables los resultados entre éstas. La alta diversidad vegetal conocida para la selva nublada hace que generar listados exhaustivos de la flora requiera muestrear superficies muy grandes (~7000 m²; Ataroff, 2001). En este sentido, Vareschi (1992) muestra que para realizar una curva especies-área se debe abarcar un mínimo de 2500 m², y Schwarzkopf (2003) encontró una curva de acumulación de especies saturada para la flora arbórea de la selva nublada de La Carbonera después de muestrear un área de 14.517 m², realizando muestreos en 40 parcelas de 625 m² cada una, encontrando 70 especies. Todo ello indica que en la selva nublada habría que realizar esfuerzos de muestreo muy grandes que complican la logística de los trabajos en ecología. Una alternativa para mejorar la calidad de los datos en curvas de acumulación de especies no saturadas es la aplicación de esfuerzos equivalentes que hagan comparables las variables estudiadas, tal como es el caso de este trabajo.

Las especies encontradas en las trampas fueron 71, pertenecientes a 36 familias en la selva nublada y 30 especies de 20 familias en el sistema de reemplazo. La selva nublada mostró una mayor riqueza y diversidad con respecto al sistema de reemplazo, según los valores de diversidad obtenidos mediante el índice de Shannon-Wiener y los obtenidos según a la serie de números de Hill, la diferencia entre estos índices de diversidad es que el primero enfatiza la riqueza mientras que el segundo enfatiza la abundancia. El índice H' mide el grado de incertidumbre en predecir la especie a la que pertenece un individuo escogido al azar en una muestra (Magurran, 1988) y dado que en la selva nublada se observó mayor riqueza que en el sistema de reemplazo (73 vs. 31 especies) este índice resultó mayor. Por su parte, N_1 mide el número de especies



ponderándolas por su abundancia relativa, por lo que, a medida que aumenta el número de especies, las raras se vuelven menos importantes (Molinari, 1989), obteniéndose valores más altos de especies efectivas para la selva nublada. Por otra parte, las diferencias en diversidad para estos ambientes podrían estar relacionadas con la distribución que presentan el número de semillas por unidad de área para cada especie, debido a que en la selva nublada esta se distribuyen de una forma más equitativa con respecto al sistema de reemplazo, el cual se encuentra fuertemente dominado por algunas especies. Estudios previos en la selva nublada de La Mucuy demostraron una diversidad similar de especies vegetales a las encontradas en el presente estudio (índice de Shannon-Wiener 1,035 decits; Linares-Morillo, 2008), aunque presentaron una riqueza superior a la obtenida en la composición de la lluvia de semillas (208 especies de plantas vasculares; Linares-Morillo, 2008). En otro estudio realizado por Vareschi (1992) en la selva nublada de La Carbonera, se encontró una riqueza de 202 especies de plantas vasculares, similar a la observada por Linares-Morillo (2008).

A pesar de que la selva nublada presentó una mayor riqueza y diversidad con respecto al sistema de reemplazo, se encontró que ambos ambientes poseen una similaridad cualitativa relativamente alta (42%), lo que podría atribuirse a la influencia de la producción de semillas de la selva nublada no intervenida ubicada en el límite superior del sistema de reemplazo, donde muchas especies de árboles, arbustos, epífitas y parásitas son utilizadas por los dispersores (aves y murciélagos, principalmente) como percha, refugio y alimento. La influencia positiva de árboles aislados en áreas disturbadas sobre la dispersión de semillas ha sido probada en varios estudios, destacando entre ellos el realizado por Harvey y Haber (1999) quienes encontraron que la lluvia de semillas bajo los árboles de pasturas es considerablemente mayor que en pasturas sin árboles, por lo cual la dispersión de especies nativas del bosque puede ocurrir en pasturas arboladas. Por su parte, Esquivel y Calle (2002) indican que árboles presentes en los potreros son una estrategia apropiada para acelerar el enriquecimiento de la vegetación en pasturas con baja carga animal, ya que la regeneración natural bajo estos árboles es cinco veces más abundante y tres veces más rica en especies que la detectada en potreros abiertos sin cobertura arbórea. Sin embargo, también es cierto que la similaridad resultó bastante baja en términos cuantitativos, lo que indica que la distribución de semillas por especies cambia sustancialmente entre las coberturas comparadas, lo cual debería estar afectando los mecanismos de regeneración en cada una.



Chequeos preliminares de campo a partir de observaciones semanales sobre el estatus reproductivo de *C. moritzianus* y *P. aduncum* en la localidad de La Mucuy, mostraron un pico de fructificación en los meses de octubre y noviembre para la primera especie y una fructificación continua durante la época de mayor precipitación, entre octubre y diciembre para la segunda especie. Durante la época menos lluviosa, entre enero y marzo, no se observaron frutos maduros de *C. moritzianus* y solo algunos frutos maduros para *P. aduncum*, lo que revela una producción continua de frutos en el sistema de reemplazo, aunque con picos de producción durante la época lluviosa. Estos datos fenológicos coinciden con lo reportado por Soriano (1983) dada la continuidad en la reproducción para ambas especies; sin embargo, en La Mucuy (este estudio) los picos de fructificación en octubre-noviembre de *C. moritzianus* aparecen desplazados respecto a los de Monterrey y Monte Zepa que ocurren en abril-mayo de acuerdo a datos de ese autor. El hecho de que el sistema de reemplazo presentó mayor número de semillas por metro cuadrado (7449) que la selva nublada (2563), podría deberse a la fenología y disponibilidad continua de frutos y semillas, así como a una alta productividad de estas especies en el sistema de reemplazo. Esto demuestra que en el sistema de reemplazo hay dispersión de semillas durante todo el año, que junto con el hecho de que la riqueza de semillas es mucho mayor a la riqueza de la comunidad arbórea *in situ* (ver descripción del área de estudio), constituyen elementos positivos para una eventual restauración de la selva nublada. Trabajos realizados en humedales han demostrado que es posible la recuperación de la lluvia de semillas en ambientes restaurados (Kettenring y Galatowitsch, 2011), aunque la gran variabilidad de semillas podría ser parte de la explicación para que los autores no encontraran diferencias estadísticamente significativas entre los humedales naturales y los restaurados.

Dado que el presente trabajo constituye un primer acercamiento para conocer la composición y estructura de la lluvia de semillas en la selva nublada andina, no se cuenta con trabajos previos para realizar comparaciones con otras localidades cercanas y/o equivalentes. Por su parte, existen estudios para la selva semicaducifolia, que sería el sistema forestal más cercano a la selva nublada, y que en el caso de las vertientes húmedas de Los Andes venezolanos, se ubica en su límite inferior (Ataroff y Sarmiento, 2004). Estudios en esas selvas muestran un número de semillas notablemente superior a



lo obtenido para esta selva nublada (Wright *et al.*, 2005) y en algunos casos inferior (Hardesty y Parker, 2002; Svenning y Wright, 2005), probablemente debido a la variación interanual en la lluvia de semillas y/o a diferencias metodológicas en esos estudios. Wright y colaboradores (2005) evaluaron la lluvia de semillas en la selva semicaducifolia de Panamá (9°10'N, 79°51'W) por un periodo de 15 años y encontraron 108 especies vegetales con una dispersión de alrededor de 1.813.744 semillas m⁻² durante ese periodo, lo que equivaldría a 55.808 semillas m⁻² para un periodo de 24 semanas como es el caso del presente trabajo. En otro estudio realizado en esa misma localidad, al evaluar la lluvia de semillas de 25 especies de árboles, encontraron una alta variación interanual, entre cero y 22,8 semillas m⁻² (Svenning y Wright, 2005), lo cual corresponde a un número de semillas notablemente inferior al contabilizado en nuestra selva nublada. Hardesty y Parker (2002) al evaluar la lluvia de semillas en una selva semicaducifolia africana, encontraron 297 semillas m⁻²; estos autores indicaron que sólo el 49% de las semillas eran propias de la selva semicaducifolia y que la mayoría de estas (52%) eran inmigrantes de largas distancias.

De esta forma, la cantidad de semillas dispersadas en la selva nublada de La Mucuy varía respecto a lo reportado por otros autores para la selva semicaducifolia (Hardesty y Parker, 2002; Svenning y Wright, 2005; Wright *et al.*, 2005). Sin embargo, dado que los resultados obtenidos por Wright y col. (2005), responden a una información más completa respecto a la variación anual y espacial de la lluvia de semillas, consideramos que la selva semicaducifolia tiene una producción mayor de semillas que la selva nublada.

Adicionalmente, en la selva nublada se observó que la endozoocoría juega un papel importante en la dispersión de las semillas y probablemente, la cantidad de semillas dispersadas está estrechamente ligada a la comunidad de frugívoros locales. Según una revisión realizada por Ataroff (2003) la fauna de la selva semicaducifolia de la región andina presenta mayor riqueza de especies (117 especies de mamíferos y 368 especies de aves), con respecto a la selva nublada (79 especies de mamíferos y 197 especies de aves; Tabla 6). Particularmente para selva nublada de La Mucuy se han registrado 173 especies de aves (Rengifo, 2005). Por otro lado, Soriano y col. (1999) reportaron 52 especies del orden Chiroptera para la selva semicaducifolia y 32 especies de este mismo orden para la selva nublada andina, encontrando una disminución del número de especies



en función de la altitud, desde la selva semicaducifolia hacia la selva nublada. Esta misma tendencia es observada en el caso particular de aves y murciélagos frugívoros, donde la riqueza de especies animales en la selva semicaducifolia es superior a la observada en la selva nublada (Soriano *et al.*, 1999; Soriano y Rengifo, 2003). Dada la alta riqueza en especies vegetales que presenta la selva nublada con respecto a la selva semicaducifolia (Ataroff, 2003; Tabla 6), la menor comunidad de frugívoros en la selva nublada respecto a la selva semicaducifolia, parece ser consecuencia de las distintas capacidades ecofisiológicas de respuesta de cada especie ante exigencias del ambiente, como la termorregulación (Soriano *et al.*, 1999; Soriano y Rengifo, 2003) y no debido a la disminución de recursos disponibles. Ello definiría una menor disponibilidad de dispersores que podría explicar un menor movimiento de semillas en la selva nublada respecto a la selva semicaducifolia.

En este estudio se observó una marcada estacionalidad en la lluvia de semillas, pues durante la época de mayor precipitación se obtuvo mayor riqueza y abundancia respecto a la época de menor precipitación en cada una de las unidades ecológicas muestreadas. Aunque en la selva nublada de La Mucuy la precipitación es continua a lo largo del año, ésta ocurre en un patrón bimodal con máximos en abril y octubre y mínimos entre enero-marzo, observándose así cierta estacionalidad. Soriano (1983) ha sugerido que los meses de menor precipitación en la selva nublada son lo suficientemente intensos como para detectar una disminución significativa en la producción de los frutos en muchas de las especies de producción continua.

Otros estudios realizados en bosques tropicales, tanto en un bosque altoandino colombiano (Rodríguez-Santamaría *et al.*, 2006), como en un bosque seco mexicano (Ceccon y Hernández, 2009) indican que la dispersión de semillas se encuentra fuertemente influenciada por la estacionalidad climática; sin embargo, en estos trabajos han obtenido mayor abundancia de semillas en la época seca respecto a la lluviosa, contrariamente a lo obtenido en el presente trabajo. En el caso de Ceccon y Hernández (2009), las semillas en movimiento durante la época seca llegan a ser del 96%, tanto en áreas con 12 años de exclusión de ganado y extracción de leña como en áreas intactas del bosque seco.



Tabla 6. Comparación de la vegetación y la fauna de la selva nublada y la selva semicaducifolia andina venezolana.

Unidad ecológica	Temperatura	Vegetación	Fauna	
			Mamíferos	Aves
Selva nublada montana alta (2200-3000 msnm)	9-14°C	<p>Dosel muy irregular (20-30 m) con más de 100 especies de árboles siempreverdes</p> <p>Sotobosque relativamente denso (> 100 especies)</p> <p>5 especies de Trepadoras</p> <p>109 especies de epífitas (en 1,5 ha)</p>	79 especies	197 especies
Selva semicaducifolia montana (800-1700 msnm)	17-22°C	<p>Dosel muy irregular (20-35 m) con aproximadamente 10 especies arbóreas.</p> <p>Estrato inferior (<12 m) con aproximadamente 5 especies.</p> <p>Lianas y epífitas son escasas en comparación con otras selvas andinas.</p>	117 especies	368 especies

Modificado de Ataroff (2003).



Hay una predominancia de la dispersión endozoocórica tanto en la selva nublada como en el sistema de reemplazo; sin embargo, la cantidad de semillas dispersadas mediante endozoocoría se ve disminuida en la selva nublada con respecto a la cantidad de semillas dispersadas por este mismo síndrome en el sistema de reemplazo, probablemente debido a la disponibilidad continua de frutos que presentan las especies dominantes del sistema de reemplazo (*C. moritzianus* y *P. aduncum*), así como a su alta productividad. Martínez-Orea y col. (2009) plantean que cuanto más húmeda sea una selva, mayor será la importancia de la endozoocoría y menor la de la exozoocoría; así también, este último síndrome de dispersión disminuye en lugares abiertos (sabanas y pasturas), aunque estos hechos no son atribuidos a una razón explícita por los autores.

Autores como Fleming y Kress (2011) indican que las aves y los murciélagos frugívoros son los principales vertebrados dispersores de semillas que logran promover el distanciamiento de los propágulos en la mayoría de los hábitats terrestres, mientras que otros autores como Au y col. (2006) opinan que la distribución de semillas estaría más ligada a las rutas de las aves, las cuales juegan un papel más importante que los murciélagos en el caso de los bosques secundarios. En todo caso, frente a la potencial pérdida de frugívoros y de sus servicios de dispersión, con el consecuente impacto negativo en los valores ecológicos y evolutivos en la dinámica de las comunidades (Fleming y Kress, 2011), es una ventaja el que no sea frecuente la especificidad en las relaciones frugívoro-dispersión, de modo que casi todos los frutos y semillas son utilizados y dispersados por varios o muchos vectores (Flores-Vindas, 1999). La dispersión por el viento (Anemocoría) también puede promover el distanciamiento de los propágulos, ya que la lluvia de semillas puede alcanzar suelos distantes a través de este medio (Malking, 1997).

En cuanto a la variación estacional de los síndromes de dispersión, se observó que durante la época de mayor precipitación predominó la dispersión por animales (Endozoocoría) en ambos ambientes; sin embargo, la endozoocoría disminuye durante la época de menor precipitación, mientras que la anemocoría tiende a aumentar durante la época de menos lluviosa. Esta distribución estacional podría favorecer la probabilidad de éxito en la dispersión de semillas. Durante la época lluviosa la producción de frutos carnosos, acuosos, nutritivos, ricos en aromas y de colores vistosos (Endozoocóricos) no



estaría afectada por el estrés hídrico, dada la mayor disponibilidad de agua en esta época. Por su parte, el transporte de las semillas dispersadas por el viento (Anemocóricas), que se caracterizan por ser pequeñas y secas, con estructuras que aumentan su superficie y su fricción con el aire, podría ser más favorable en la época de menor precipitación. Distintos autores (Soriano, 1983; Malking, 1997; Holl, 1999) indican que el pico de dispersión de semillas por animales se encuentra en la primera mitad de la temporada de lluvias, mientras que la mayoría de semillas dispersadas por el viento corresponden a la estación seca que es de corta duración, produciendo una gran cantidad de semillas que se diseminan simultáneamente en los días más secos, de modo que puedan germinar con la entrada de las lluvias. También indican que las semillas de síndrome endozoocórico no poseen un patrón marcado con la estacionalidad ya que estas especies fructifican continuamente (Soriano, 1983; Malking, 1997; Holl, 1999). Este comportamiento de liberar las semillas en diferentes épocas climáticas permitiría evitar la competencia intra e interespecífica y aumentar el éxito reproductivo de las plantas (Rodríguez-Santamaría *et al.*, 2006).

Las semillas de las especies dominantes en el sistema de reemplazo son dispersadas por murciélagos, de acuerdo a las características de sus frutos (ver Tabla 1) y a los hallazgos de Soriano (1983), quien encontró tanto a *C. moritzianus* como a *P. aduncum* como parte de la dieta de estos mamíferos en selvas nubladas andinas. La ventaja ganada por estas semillas al ser transportadas por vectores animales es que los murciélagos pueden actuar como dispersores direccionales, realizando el transporte desde la selva hacia los ambientes con estructuras más simples, tal como pueden ser árboles aislados en pasturas (Soriano, 1983; Galindo, 1998).

Alrededor del 70% de las semillas de especies leñosas, tanto en la selva como en el bosque de La Mucuy, fueron dispersadas por animales (Endozoocoría) y aproximadamente el 20% de las semillas de especies arbustivas fueron dispersadas por anemocoría. Se conoce que más del 50% y frecuentemente hasta el 75% de las especies leñosas y epífitas de bosques tropicales producen frutos carnosos que son consumidos por aves y mamíferos (propágulos zoocóricos), mientras que entre los arbustos y enredaderas la zoocoría tiende a disminuir incrementando la anemocoría y otros síndromes (Martínez-Orea *et al.*, 2009; Bedoya-Patiño *et al.*, 2010).



Existe gran variación en las estructuras de los frutos que se asocian a un tipo de dispersión, por lo que rara vez una familia vegetal exhibe un síndrome de dispersión único. Así, aunque los frutos de las Asteraceae encontrados en la lluvia de semillas son anemocóricos, la anemocoría no es un síndrome de dispersión exclusivo de una familia determinada, pues puede estar presente en cualquier fruto con apéndices alados (Bignoniaceae) o pilosos (Bromeliaceae y Malvaceae), los cuales se pueden considerar análogos. Esta diversidad en los síndromes de dispersión también se evidencia a nivel de especies, como ocurre dentro de la Familia Piperaceae: *P. aduncum* posee semillas con dispersión endozoocórica, mientras *Peperomia microphyla* es dispersada mediante exozoocoría. Por otro lado, las semillas de especies dispersadas por aves y mamíferos generalmente se caracterizan por presentar frutos succulentos y en ocasiones de colores llamativos (endozocoría), características presentes en las Euphorbiaceae, Moraceae, Myrtaceae y Rubiaceae. Por último, es preciso tener en cuenta que una misma especie puede tener dos o incluso tres mecanismos de dispersión, y que también se encuentra relacionada con la forma de vida que presentan las especies (Díaz-Martin y Velasco-Linares, 2007).

El flujo de semillas registrado en el sistema de reemplazo parece ser una limitante en la regeneración de la selva nublada, aún teniendo vecindad con una selva no intervenida que serviría como fuente de propágulos, dada la disminución en la riqueza y diversidad, así como los notables cambios en la estructura vertical de la vegetación. Sin embargo, considerando que las semillas son la mayor fuente de propagación para la regeneración de los bosques secundarios (Rodríguez-Santamaría *et al.*, 2006), la disponibilidad de propágulos de manera sostenida durante todo el muestreo en ambos ambientes, así como la similaridad cualitativa entre ambas comunidades, es un indicio de que todavía existe un importante flujo de semillas y de dispersores hacia el sistema de reemplazo. Por su parte, Vargas y col. (2008) encontraron un limitante en la regeneración del bosque altoandino colombiano, debido a la baja dispersión de semillas de especies del bosque hacia las pasturas.

Como una barrera adicional para la regeneración de la selva nublada, es interesante que no se observara establecimiento de plántulas durante el periodo de muestreo en el sistema de reemplazo (observación personal), a pesar de la presencia de semillas



provenientes de la selva nublada no intervenida ubicada hacia el límite superior. Por un lado, esto podría deberse a que las nuevas condiciones microclimáticas de mayor luminosidad y menor humedad resultan adversas para la germinación de las semillas de selva nublada que son con frecuencia especies tolerantes a la sombra (Guevara *et al.*, 2004). Por otra parte, la presencia del ganado y el constante pisoteo y ramoneo, así como el control de malezas por parte de los productores, podrían también impedir la sobrevivencia y el establecimiento (Harvey y Haber, 1999; Rodríguez-Santamaría *et al.*, 2006). De esta forma, la riqueza de especies en la comunidad, la estructura espacial de las poblaciones y la dinámica de la composición de especies a través del tiempo, están afectadas por barreras para la regeneración, en cuanto al destino de los propágulos en diferentes aspectos, como la dispersión, su longevidad, la formación del banco de semillas, y la germinación (Vargas *et al.*, 2008).

Dada la presencia de árboles en el sistema de reemplazo que, representan una influencia positiva de sobre la dispersión de semillas, y debido a que los principales vertebrados dispersores (aves y los murciélagos frugívoros) los usan como sitios de percha, existe un movimiento de los propágulos de la selva nublada hacia el sistema de reemplazo, por lo cual la pérdida estos dispersores podrían tener un impacto negativo en la dinámica de estas comunidades. Sin embargo, a pesar de la disponibilidad de propágulos, existe una limitación tanto en la disminución de la riqueza de especies en la lluvia de semillas, como en el establecimiento de plántulas para el sistema de reemplazo; por lo cual, sería recomendable reintroducir especies de la selva nublada tanto del dosel como del sotobosque, en este sistema de reemplazo, mediante un programa de restauración asistida, y así, recuperar la estructura y composición de la selva nublada en el sistema de reemplazo. Las acciones de restauración deben prever la creación de micro sitios que ofrezcan condiciones adecuadas para el establecimiento de especies arbustivas y arbóreas de la selva nublada en el sistema de reemplazo, las cuales con frecuencia son especies tolerantes a la sombra.

Finalmente, es importante destacar que en las selvas nubladas de Los Andes venezolanos no existen suficientes estudios que evalúen procesos en la dinámica y estructura de estos ecosistemas de alta montaña, a fin de conocer mejor su funcionamiento ya que están siendo afectados en gran medida por la expansión de la frontera agropecuaria. Aportes importantes para el conocimiento de la estructura y



dinámica de este ecosistema de alta montaña, serían evaluar la estructura y composición de la lluvia de semillas por un tiempo más prolongado y realizar muestreos en áreas mayores a las consideradas para el presente estudio, realizar estudios sobre la variabilidad de la composición y estructura de la lluvia de semillas en diferentes unidades ecológicas con distintos grados de intervención y contar con estudios equivalentes en localidades comparables, así como, realizar replicas en los muestreos para mejorar la calidad de los datos, a fin de evaluar el efecto de la variabilidad intrínseca en el sistema, y que estos sean comparables con unidades ecológicas equivalentes. Esto debido al uso de pseudoréplicas en el presente estudio, que permitió realizar comparaciones sólo entre los ambientes muestreados, observando diferencias entre la selva nublada y el sistema de reemplazo en cuanto a la composición y estructura de la lluvia de semillas y su historia de uso. Otros estudios recomendables incluyen evaluar las implicaciones del efecto de borde sobre la lluvia de semillas y evaluar la variación de composición y estructura de la lluvia de semillas a través de un gradiente altitudinal. También sería importante determinar los factores que impiden la germinación de las semillas en un ambiente intervenido, dado que aunque existe la disponibilidad de propágulos a través de la lluvia de semillas, no parece existir establecimiento, lo cual representa un obstáculo a largo plazo para la recuperación de estos ecosistemas. En este sentido, faltaría conocer la contribución de aves y murciélagos en la dispersión y cómo el cambio de cobertura afecta su papel como dispersores. Estos estudios serían de gran importancia para la gestión de políticas de restauración y para el mantenimiento de la diversidad arbórea en los bosques tropicales, especialmente en las selvas nubladas de Los Andes venezolanos.

Conclusiones

El presente estudio constituye la primera aproximación para conocer la composición de la lluvia de semillas en la selva nublada andina venezolana y su sistema de reemplazo, considerando su variación estacional y los síndromes de dispersión más frecuentes en estas unidades ecológicas.

La lluvia de semillas estuvo compuesta por 71 especies distribuidas en 36 familias en la selva nublada y por 30 especies distribuidas en 20 familias en el sistema de



reemplazo, resultando en una mayor riqueza y diversidad para la selva nublada respecto a su unidad ecológica de reemplazo, la cual se encontró dominada por *Calycolpus moritzianus* y *Piper aduncum*. Estos resultados permiten aceptar la primera hipótesis propuesta en relación a la composición de la lluvia de semillas de los ambientes evaluados.

Se evidenció una marcada estacionalidad en la lluvia de semillas, pues durante la época de mayor precipitación se obtuvo mayor riqueza y abundancia con respecto a la época de menor precipitación en cada uno de los ambientes muestreados. En el sistema de reemplazo la estacionalidad estuvo relacionada con la fenología de las especies dominantes, lo cual concuerda con la hipótesis planteada. Sin embargo, nuestros resultados también mostraron estacionalidad para la selva nublada, lo cual indica que la hipótesis del mantenimiento de las abundancias de semillas a lo largo del año en la selva nublada es errónea.

Los síndromes de dispersión endozoocórico, anemocórico, barocórico y autocórico estuvieron presentes tanto en la selva nublada como en el sistema de reemplazo; sin embargo, el síndrome de dispersión exozoocórico sólo fue observado en la selva nublada. Por otro lado, se observó la predominancia de la dispersión endozoocórica tanto en la selva nublada como en el sistema de reemplazo, aunque la cantidad de semillas dispersadas mediante endozoocoría disminuyó en la selva nublada con respecto al sistema de reemplazo. Esto permite apoyar la hipótesis planteada respecto a la preponderancia de la endozoocoría en el sistema de reemplazo, dada la dominancia de *Calycolpus moritzianus* y *Piper aduncum*. Sin embargo, dado que en el sistema de reemplazo también ocurrieron síndromes por anemocoría, barocoría y autocoría, y que solo la exozoocórico fue exclusiva de la selva nublada, junto al hecho de la falta de saturación en los muestreos, no se puede descartar que con un mayor esfuerzo se registre exozoocoría en el sistema de reemplazo, con lo cual la hipótesis planteada en este sentido no puede ser confirmada.



Referencias bibliográficas

- Alcántara, J., P. Rey, F. Valera y A. Sánchez-Lafuente. 2000. Factors shaping the seedfall pattern of a bird-dispersed plant. *Ecology* 81(7):1937-1950.
- Álvarez-Buylla, E. y M. Martínez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecología* 84: 314-325.
- Anderson, M., R. Grole y K. Clarke. 2008. PERMANOVA + for PRIMER: Guide to software and statistical methods. Massey University, New Zealand.
- Ataroff, M. 2001. Venezuela. Pp. 397-442, en: Kappelle, M. y A. Brown (Eds.). *Bosques Nublados del Neotropico*. IMBIO, Costa Rica.
- Ataroff, M. 2003. Selvas y bosques de montaña. Pp. 762-811, en: Aguilera, M., A. Azócar y E. González-Jiménez (Eds.). *Biodiversidad en Venezuela*. CONICIT-Fundación Polar, Caracas.
- Ataroff, M. y F. Rada. 2000. Deforestation impact on water dynamics in a Venezuelan Andean cloud forest. *Ambio* 29(7): 440-444.
- Ataroff, M. y L. Sarmiento. 2004. Las unidades ecológicas de los Andes de Venezuela. Pp. 10-26, en: La Marca, E. y P. Soriano (Eds). *Reptiles de Los Andes de Venezuela*. Fundación Polar, Mérida.
- Arteaga, L. e I. Moya. 2004. Concordancia entre la densidad de la lluvia de semillas y plantas de *Piper* y *Ficus* en fragmentos naturales al noreste de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 39(1): 85-89.
- Au, A., R. Corlett y B. Hau. 2006. Seed rain into upland plant communities in Hong Kong, China. *Plant Ecology* 18(6):13-22.
- Bedoya-Patiño, J., J. Estévez-Varón y G. Castaño-Villa. 2010. Banco de semillas del suelo y su papel en la recuperación de los bosques tropicales. *Boletín Científico Museo de Historia Natural* 14(2): 77-91.
- Carrière, S., A. Mathieu, P. Leutourmy, I. Olivier y D. McKey. 2002. Seed rain beneath remnant trees in a slash-and-burn agricultural system in southern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 18:353–374.
- Castaño, H. 2009. Murciélagos frugívoros y plantas quiropterocoras: Descubriendo la estructura de sus interacciones mutualistas en una selva semi-caducifolia. Tesis de Maestría, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Ceccon, E. y P. Hernandez. 2008. Seed rain dynamics following disturbance exclusion in a



- secondary tropical dry forest in Morelos, Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 57 (1-2):257-269.
- Colwell, R.K. 2005. EstimateS 7.5 user's guide. Department of Ecology & Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs. <http://purl.oclc.org/estimates>. (Consultado 15/11/12).
- Croat, T. 1975. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). *Biotropica* 7(4):270-277.
- Dalling, J., H. Muller-Landau, S. Wrigth y S. Hubbell. 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology* 90:714–727.
- De Figueiredo, R. y M. Sazima. 2000. Pollination Biology of Piperaceae Species in Southeastern Brazil. *Annals of Botany* 85: 455-460.
- Díaz-Martin, R. 2007. Lluvia de semillas en área de alta montaña tropical con diferentes tipos de transformación. Implicaciones para la restauración ecológica, Pp. 146-180, en: Vargas, O. (Ed.). Restauración ecológica del bosque altoandino. Estudios diagnósticos y experimentales en los alrededores del embalse de Chisacá (Localidad de Usme, Bogotá D.C.), Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Díaz-Martin, R. y P. Velasco-Linares. 2007. La dispersión de semillas, Pp. 60-64, en: Vargas, O. (Ed.). Guía metodológica para la restauración ecológica del bosque altoandino, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Escalante-Espinosa, T. 2003. ¿Cuántas especies hay? Los estimadores no paramétricos de Chao. *Elementos: ciencia y cultura*, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México.
- Esquivel, M. y Z. Calle. 2002. Árboles aislados en potreros como catalizadores de la sucesión en la Cordillera Occidental colombiana. *Agroforestería en las Américas* 9:33-34.
- FAO. 2010. La Evaluación de los Recursos Forestales Mundiales 2010. <http://www.fao.org/forestry/fra/fra2010/es/> (consultado 09/09/13).
- Fleming, T. y J. Kress. 2011. A Brief history of fruits and frugivores. *Acta Oecologica* 37: 521-630.
- Flores, S. y N. Dezzeo. 2005. Variaciones temporales en cantidad de semillas en el suelo y en lluvia de semillas en un gradiente bosque-sabana en La Gran Sabana, Venezuela. *Interciencia* 30(1): 39-43.
- Flores-Vindas, E. 1999. La planta: Estructura y función. Libro Universitario Regional, Costa Rica.



- Galindo, J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: Su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoologica Mexicana* 73:57-74.
- Gentry, A. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.
- Guevara, S., J. Laborde y G. Sanchez-Rios. 2004. Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra. Instituto de Ecología, AC, México.
- Hardesty, B. y V. Parker. 2002. Community seed rain patterns and a comparison to adult community structure in a West African tropical forest. *Plant Ecology* 164: 49–64.
- Harris, N., S. Brown, S. Hagen, S. Saatchi, S. Petrova, W. Salas, M. Hansen, P. Potapov y A. Lhotsky. 2012. Baseline map of carbon emissions from deforestation in tropical regions. *Science* 336:1573-1576.
- Harvey, C. y Haber, W. 1999. Remnant trees and the conservation of biodiversity in Costa Rica pastures. *Agroforestry System* 44:37-68.
- Holl, K. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture. *Biotropica* 31(2):229-242.
- Howe, H. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13:201-28.
- Jiménez, A. y J. Hortal. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios ecológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* 8: 151–161.
- Kettenring, K. y S. Galatowitsch. 2011. Seed rain of restored and natural prairie wetlands. *Wetlands* 31: 283–294.
- Lamprecht, H. 1954. Estudios silviculturales en los bosques del Valle de La Mucuy, cerca de Mérida. Facultad de Ingeniería Forestal, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Larrea, D. 2007. Síndrome nodriza y ecología de la regeneración de cactus columnares en un enclave semiárido andino. Tesis doctoral, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Linares-Morillo, A. 2008. Análisis florístico y estructural de la vegetación de una selva nublada en un gradiente altitudinal en La Mucuy, Estado Mérida. Tesis de Doctorado, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, ICAE, Universidad de



- Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Llamozas, S., R. Duno de Stefano, W. Meier, R. Riina, F. Stauffer, G. Aymard, O. Huber y R. Ortiz. 2003. Libro rojo de la flora venezolana. PROVITA, Fundación POLAR, Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. Tobías Lasser", Conservación Internacional, Caracas.
- Long, C. y S. Yu. 2008. Spatial variation of seed rain and seed banks in gaps of karst forest in the Maolan Nature Reserve, Guizhou Province. *Front For China* 3(3): 315–320.
- Magurran, A. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. University Press, Cambridge.
- Malking, S. 1997. Estudios del banco de semillas en tres sitios con vegetación contrastante de un bosque montano bajo de Los Andes de Mérida-Venezuela. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes, Venezuela.
- Martínez-Orea, Y., S. Castillo y P. Guadarrama. 2009. La dispersión de frutos y semillas. *Ciencias* 96: 38-41.
- Molinari, J. 1993. El mutualismo entre frugívoros y plantas en las selvas tropicales: Aspectos paleobiológicos, autoecologías, papel comunitario. *Acta Biológica Venezolana* 14(4):1-44.
- Molinari, J. 1989. La diversidad ecológica: Un enfoque unificado conceptual y metodológico, para su cuantificación. Tesis doctoral, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- MPPA. 2013. Sistema de indicadores y estadísticas nacionales para la gestión del ambiente. Disponible en: <http://www.minamb.gob.ve/files/planificacion-y-presupuesto/IndicadoresAmbientales.htm> (Consultado 06/09/13).
- Muller-Landau, H., S. Wright, O. Calderón, R. Condit y S. Hubbell. 2008. Dispersal special feature: interspecific variation in primary seed dispersal in a tropical forest. *Journal of Ecology* 96: 653 – 667.
- Mulligan, M. 2010. Modelling the tropics-wide extent and distribution of cloud forest and cloud forest loss, with implications for conservation priority. Pp. 14-38, en: Bruijnzeel, L., F. Scatena y L. Hamilton (eds.). *Tropical montane cloud forests: Science for conservation and management*. International Hydrology Series, Cambridge University Press, Cambridge.



- Reiné, R. 1998. El banco de semillas del suelo en comunidades pratenses de montaña, con distintos regímenes de gestión agrícola. Tesis doctoral, Universidad de Lérida, España.
- Rengifo, C., A. Nava y M. Zambrano. 2005. Lista de aves de La Mucuy y Mucubají, Parque Nacional Sierra Nevada, Mérida-Venezuela. Serie Aves de Mérida, Vol. 1. Estación Ornitológica La Mucuy, INPARQUES, Mérida.
- Riaño, K. 2005. Aspectos ecológicos de diez especies pioneras arbóreas en corredores de conexión Barbas-Bremen, Quindío Colombia. Tesis de Licenciatura, Universidad del Quindío, Colombia.
- Rios, M., P. Giraldo y D. Correa. 2004. Guía de frutos y semillas de la cuenca del río Otún. Fundación EcoAndina – Wildlife Conservation Society, Santiago de Cali, Colombia.
- Rodríguez-Morales, M.; E., Chacón-Moreno y M., Ataroff. 2009. Transformación del paisaje de las selvas de montaña en la cuenca del Rio Capaz, Andes venezolanos. *Ecotrópicos* 22 (2): 64-82.
- Rodríguez-Santamaría, M., J. Puentes-Aguilar y F. Cortés-Pérez. 2006. Caracterización temporal de la lluvia de semillas en un bosque nublado del Cerro de Mamapacha (Boyacá-Colombia). *Revista Académica Colombiana de Ciencias* 30(117): 619 – 624.
- Ruiz, S., M. Gómez y R. Lindig. 2010. Lluvia de semillas de *Lupinus elegans* Kunth. en un proyecto de restauración ecológica. *Biológicas* 12(2):72–74.
- Sakai, S. 2001. Phenological diversity in tropical forests. *Popul. Ecol.* 43:77-86.
- Sarabia, D. 2012. Variabilidad genética en cínaros (*Calycolpus motizianus* O. Berg, Myrtaceae) en distintas localidades de la cuenca del río Chama del estado Mérida, Venezuela. Tesis de Licenciatura, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Schwarzkopf, T. 2003. Biophysical characterization of cloud forest vegetation in the Venezuelan Andes. Tesis Doctoral, Cornell University.
- Schwarzkopf, T., S. Riha, T. Fahey y S. Degloria. 2011. Are cloud forest tree structure and environment related in the Venezuelan Andes? *Austral Ecology* 36:280-289.
- Soriano, P. 1983. La comunidad de quirópteros de las selvas nubladas en Los Andes de Mérida. Patrón reproductivo de los frugívoros y las estrategias fenológicas de las plantas. Tesis de Maestría, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Soriano, P., A. Díaz de Pascual, J. Ochoa y M. Aguilera. 1999. Biogeographic analysis of the mammal communities in the Venezuelan Andes. *Interciencia* 24(1):17-25.



- Soriano, P. y C. Rengifo. 2003. Juntos pero no revueltos: análisis del ensamblaje de comunidades de aves en algunos ecosistemas tropicales. Pp. 31-32 en: Machado-Allison, A. (Ed.). Libro de resúmenes del V congreso venezolano de ecología: ¿Qué hay de nuevo... sobre lo viejo? Nueva Esparta, Venezuela.
- Svenning, J. y S. Wright. 2005. Seed limitation in a Panamanian forest. *Journal of Ecology* 93:853–862.
- Uhl, C., R. Buschbacher y E. Serrao. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. Patterns of plant succession. *Journal Ecology* 73:663-681.
- Thies, W. y E. Kalko. 2004. Phenology of neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* (Phyllostomidae). *OIKOS* 104:362–376.
- Trujillo, L., A. López y O. Vargas. 2008. Lluvia de semillas en borde de bosque, Pp. 282-293, en: Vargas, O. (Ed.). Estrategias para la restauración ecológica del Bosque Altoandino (El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca). Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Bogotá.
- Vareschi, V. 1992. Ecología de la vegetación tropical. Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, Caracas, Venezuela.
- Vargas, O., A. Díaz-Espinosa, L. Trujillo, P. Velasco-Linares, R. Díaz-Martin, O. León y A. Montenegro. 2008. Barreras para la Restauración Ecológica, Pp. 52-82, en: Vargas, O. (Ed.). Estrategias para la restauración ecológica del Bosque Altoandino (El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca). Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Bogotá.
- Velasco-Linares, P. y O. Vargas. 2008. Problemática de los Bosques Altoandinos, Pp. 42-53, en: Vargas, O. (Ed.) Estrategias para la restauración ecológica del Bosque Altoandino (El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca). Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Bogotá.
- Venezuela. 1952. Decreto N° 398. Creación del Parque Nacional Sierra Nevada. Gaceta Oficial N° 23.821, 2 de mayo.
- Villarreal, H., M. Álvarez, S. Córdoba, F. Escobar, G. Fagua, F. Gast, H. Mendoza, M. Ospina y A. Umaña. 2006. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. 2^{da} ed. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Wenny, D. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecol. Mon.* 70 (2): 331-351.



- Wright, S., H. Muller-Landau, O. Caldero y A. Hernandez. 2005. Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a neotropical forest. *Ecology* 86(4): 848-860.
- Zar, J. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. USA.
- Zhang, Z. 1996. Soil seed bank. *Chinese Journal of Applied Ecology* 15 (6): 36–42.
- Zimmerman, J., J. Pascarella y T. Aide. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8(4):350-360.

www.bdigital.ula.ve

