

Universidad de los Andes
Facultad de Ciencias
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas ICAE
Postgrado en Ecología Tropical

**ESTRUCTURA POBLACIONAL Y NICHOS DE ESTABLECIMIENTO DE ESPECIES LEÑOSAS DEL
ARBUSTAL PARAMERO EN ÁREAS EN SUCESIÓN SECUNDARIA**

**Trabajo presentado ante la Universidad de los Andes como requisito parcial para optar al grado
de *Magister Scientiae* en Ecología Tropical**

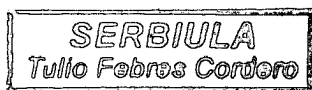
www.bdigital.ula.ve

DIANA ISABEL JIMÉNEZ RESTREPO



TUTOR

LUIS DANIEL LLAMBÍ C.



MÉRIDA, VENEZUELA

2012

AGRADECIMIENTOS

A la Madre Naturaleza, por la Vida, el Amor que me brinda cada día. Gracias infinitas por abrirme un camino hacia sus montañas en esta hermosa Cordillera de Mérida y disfrutar de los días maravillosos trabajando dentro de los bosques mágicos de Gavidia.

A mi papá Arnulfo Jiménez, mi madre Amparo Restrepo, gracias porque siempre me alentaron para perseverar en este proyecto y me brindaron el amor para hacerlo realidad. Gracias por ser los mejores compañeros de viaje y aventuras.

A mi hermano Camilo Jiménez, porque ha sido mi mejor amigo siempre y me ha acompañado en los momentos felices y en los difíciles, desde nuestra infancia.

A mi amigo y maestro Robert Hofstede porque ha sido un guía en mi trabajo en los páramos andinos y me ha apoyado en mi pasión por continuar al servicio de su conservación a partir del conocimiento de la ecología de la alta montaña y el trabajo con sus comunidades.

Al profesor Orlando Vargas porque desde mis primeros trabajos en el Páramo de Chingaza me ha alentado a seguir investigando y me ha enseñado la importancia de perseverar y de hacer práctico el conocimiento en favor de la protección y recuperación de los páramos.

A mi maestra Lina Sarmiento por brindarme su colaboración amable y apropiada desde el principio de esta Maestría.

A mi amigo y tutor Luis Daniel Llambí por su participación en este trabajo de tesis, por su compromiso y orientación profesional y diligente. Gracias por su apoyo en momentos en que necesité mayor fuerza en este recorrido académico y personal.

A todos mis maestros y maestras durante la Maestría por sus valiosas enseñanzas y aportes sobre las ramas de la Ecología Tropical en mi formación profesional como Bióloga.

A Mayanín Rodríguez, “Cheito” Monsalve y Arturito, las personas y familia más cálida y amable que me acogió siempre en su hogar en Mérida y especialmente en momentos en que se necesita el

amor maravilloso de la familia.

A la familia Torres Torres, Doña Alicia, Don Bernavé, Doña Julia, Yuly, Mariela, Berni, Franklin, Yurexi, Albeiro, otra familia cálida que me adoptó durante mi trabajo en el Páramo de Gavidia y me brindó abrigo y todos los días, el sosiego de compartir animadas conversaciones con un café caliente cerca del fogón y esa arepa de trigo antes de la jornada diaria, recién hecha por las manos trabajadoras de esas mujeres tejedoras que llenan con su sonrisa y su mirada compasiva los espacios. Gracias porque me enseñaron el valor de la paciencia, la sabiduría del camino lento y seguro y de escuchar y sentir la montaña que habla todos los días.

A toda mi familia, mi abuelita Sobeida, mis tías, tíos, primas, primos, que siempre me animaron a seguir adelante y me inspiran para seguir aprendiendo y transmitiendo lo que poco a poco he conocido en este viaje por las montañas andinas.

A mis queridos amigos y amigas, que estuvieron colaborándome en el trabajo en campo, Williams Dugarte, Jhony Márquez, Roman Meyer, Aurelie Seurat, Rafael Gámez, Rocio Manobanda, Yolanda Cáceres, Jorge Posada y a los que me acompañaron desde su corazón y a la distancia, Manuela Ruiz, Irina Mendoza, Francesca Davoli, Itzamaná Núñez, Adriana Morales, Yohana Orjuela, Leonardo Rodríguez, Alejandro Dimas, Pablo Neira.

A mis queridos compañeros de la Maestría, con los que vivimos cotidianidades, noches en vela, aprendizajes, trabajos y sonrisas. Gracias por su amistad a Elizabeth Roig, Weimar Pérez, William R. Tovar, Rocio Manobanda, Yolanda Cáceres, Antonio Navarro, Efrén Muñoz.

A Silvia y Nuny, por ser maestras de vida y brindarme un rinconcito apacible en su hogar y en su cotidianidad y donde he vivido momentos importantes en este paso por Mérida.

A Michimo, mi compañerito felino que me acompañó en esas horas de escritura, un amigo que merece mi respeto y reconocimiento y que siempre recordaré con amor.

RESUMEN

Las formaciones arbóreas de la alta montaña tropical han sido reportadas como las más diversas y ricas en especies florísticas con respecto a los demás ecosistemas altoandinos. En los Andes Venezolanos se encuentran importantes remanentes de esta vegetación arbórea y arbustiva formando el Bosque Preparamero, ubicado en la zona del subpáramo, entre el bosque altoandino y el páramo de rosetal-arbustal. El ecosistema de Bosque Preparamero Venezolano está siendo transformado debido a la tala de su cobertura vegetal para la apertura de terrenos para el cultivo y el pastoreo, siendo objeto continuamente de presiones antrópicas. Estos disturbios han producido un cambio en las dinámicas de regeneración del ecosistema, generando sucesiones desviadas, como aquellas en las que las especies del páramo colonizan las áreas en descansos largos después de un disturbio agrícola, en lugar de las especies leñosas propias del ecosistema de referencia. Este fenómeno de "paramización" también se observó en el Bosque Preparamero del Páramo de Gavidia, en la Cordillera de Mérida, donde las especies leñosas no recolonizan las áreas en sucesión secundaria, siendo sustituidas por rosetas de *Espeletia schultzei* y arbustos de *Hypericum laricifolium*, especies dominantes de formaciones vegetales del rosetal-arbustal bajo propio de zonas de mayor altitud. Debido a esto, se llevó a cabo el presente estudio en el Valle de Las Piñuelas, ubicado en el Páramo de Gavidia, con el objetivo de estudiar las posibles barreras que están limitando el establecimiento y persistencia de las especies leñosas, representativas del Bosque Preparamero en esta área. Se caracterizaron los patrones de establecimiento de tres especies leñosas del bosque (*Berberis discolor*, *Vallea stipularis* y *Chaetolepis lindeniana*), a partir de la evaluación de la estructura demográfica que presentaron en tres ambientes con diferente grado de disturbio (dentro del bosque, en el borde y en el área en descanso) ubicando 4 parcelas de 20m² en cada uno de ellos. Se contabilizaron los individuos dentro de cada parcela y se midió la altura y el diámetro basal de cada uno de ellos, identificando 6 categorías de tamaño para las tres especies: plántulas, juveniles, juveniles leñosos, adultos, rebrotes y rebrotes leñosos. Con ello, se logró identificar el éxito diferencial de colonización de estas tres especies y sus diferentes categorías de tamaño dentro de las zonas en sucesión secundaria. De acuerdo con estos resultados, se encontró que *Berberis discolor* fue la especie leñosa propia del bosque preparamero con mayor éxito en la colonización de las áreas en sucesión, con mayores densidades de juveniles en este ambiente. A partir de esto, se analizaron los nichos de establecimiento de dichos

juveniles en los tres ambientes estudiados (bosque, borde, sucesión), identificando los componentes bióticos y abióticos presentes en cada nicho, delimitando microparcelas circulares o radiales de 30 cm de diámetro alrededor de 10 juveniles de *Berberis discolor* y registrando el biovolumen de las especies (conespecíficos y heteroespecíficos) y la cobertura del suelo (presencia de rocas, hojarasca, suelo desnudo) en su vecindad inmediata, comparándolos con 10 sitios ubicados aleatoriamente en cada ambiente. Se encontró que al interior del bosque preparamero no hubo diferencias entre los sitios de establecimiento de los juveniles de *B. discolor* y el ambiente promedio, siendo un ambiente en el que no hubo elementos específicos de la vecindad de los juveniles, sugiriendo que la regeneración de esta especie leñosa podría ocurrir en cualquier sitio bajo el dosel. En cambio, en las áreas en sucesión, hubo diferencias significativas entre la vecindad inmediata de los juveniles de *B. discolor* y las microparcelas aleatorias, presentándose un mayor biovolumen del arbusto de páramo *Hypericum laricifolium* en la vecindad de los juveniles, sirviendo probablemente como especie nodriza y también una mayor cobertura de rocas superficiales y hojarasca en el suelo alrededor. Estos elementos podrían ser componentes clave del nicho de regeneración de *Berberis discolor* en zonas perturbadas. Además, se tomaron muestras del suelo alrededor de 5 juveniles de *B. discolor* y de 5 sitios aleatorios bajo el dosel del bosque, en el borde y en la sucesión, midiendo las bases intercambiables, la capacidad de intercambio catiónico, el porcentaje de saturación de bases y el porcentaje de materia orgánica, encontrando una marcada disminución en los contenidos de bases intercambiables y de materia orgánica en las zonas en sucesión, más no hubo diferencias significativas entre la vecindad inmediata de los juveniles y los ambientes promedio. Asimismo, con el fin de dilucidar los factores microclimáticos que determinan las condiciones para el establecimiento de las especies leñosas al interior del bosque preparamero y en el área en sucesión secundaria, se identificaron los patrones de variación de la radiación incidente y la humedad y temperatura del suelo a 5 cm de profundidad en cinco situaciones específicas, así: bajo el dosel del bosque, en un claro del bosque, a plena exposición en el área en sucesión, bajo un arbusto en pie de *Baccharis prunifolia* en el área de sucesión y bajo un adulto del frailejón *Espeletia schultzii* en la sucesión, presentándose una gran variación de las variables microclimáticas en las áreas a plena exposición en la sucesión con respecto al ambiente bajo el dosel, registrándose los menores valores en el contenido de agua en el suelo y los mayores valores de radiación incidente y temperatura del suelo en la exposición.

Así, este trabajo permitió analizar el potencial de recuperación del Bosque Preparamero del Páramo de Gavidia, a partir de la identificación de los patrones actuales de establecimiento de las especies leñosas propias de este ecosistema y de la caracterización del nicho de regeneración de una de ellas (*Berberis discolor*), evaluando con estos resultados el impacto del manejo actual sobre la diversidad de la vegetación arbórea y arbustiva del bosque preparamero y las diferentes alternativas posibles para la recuperación de este ecosistema de la alta montaña Andina Venezolana.

Palabras clave: Bosque Preparamero, paramización, especies leñosas de alta montaña, estructura demográfica, colonización, nicho de regeneración, restauración ecológica.

www.bdigital.ula.ve

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN.....	
Agradecimientos	
Tabla de Figuras	
Tabla de Tablas	
Prólogo	1
CAPÍTULO 1. MARCO CONCEPTUAL GENERAL.....	3
1.1. DISTURBIOS EN LOS ECOSISTEMAS.....	3
1.2. RESPUESTAS DE LAS ESPECIES AL DISTURBIO	6
1.2.1. RASGOS DE HISTORIA DE VIDA EN LA SOBREVIVENCIA.....	6
1.2.2. PATRONES SUCESIONALES DE LA VEGETACIÓN	8
1.2.3. FACTORES QUE LIMITAN LA SUCESIÓN DESPUÉS DEL DISTURBIO.....	9
1.3. SITIOS SEGUROS PARA EL ESTABLECIMIENTO DE ESPECIES NATIVAS.....	10
1.3.1. EL ESTUDIO DE LOS SITIOS SEGUROS EN LA RESTAURACIÓN DE ECOSISTEMAS PERTURBADOS	14
1.4. EL ESCENARIO: LA ALTA MONTAÑA TROPICAL.....	15
1.4.1. LA ALTA MONTAÑA DE LOS ANDES DEL NORTE: EL PÁRAMO.....	16
1.4.1.1. LOS DISTURBIOS EN EL PÁRAMO	18
1.4.1.2. ESTUDIOS SOBRE SUCESIÓN EN SISTEMAS CON DESCANSOS LARGOS EN LOS PÁRAMOS VENEZOLANOS	20
1.5. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACIÓN DE LA INVESTIGACIÓN.....	23
1.6. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO	24
1.6.1. UBICACIÓN.....	24
1.6.2. ESTADO ACTUAL DE LA VEGETACIÓN	25
1.6.3. HIDROGRAFÍA.....	27
1.6.4. CLIMA.....	27
1.6.5. SUELOS.....	27
1.6.6. POBLACIÓN HUMANA.....	28

1.6.7. SELECCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO	28
1.7. HIPÓTESIS.....	29
1.8. OBJETIVOS.....	30
1.8.1. GENERAL	30
1.8.2. ESPECÍFICOS	31
CAPÍTULO 2. ESTRUCTURA DEMOGRÁFICA DE TRES ESPECIES LEÑOSAS DEL BOSQUE PREPARAMERO EN ÁREAS CON DIFERENTES GRADOS DE INTERVENCIÓN	32
2.1. INTRODUCCIÓN.....	32
2.1.1. EFECTO DE LOS DISTURBIOS EN LA ESTRUCTURA POBLACIONAL DE LA VEGETACIÓN ARBÓREA DE LOS BOSQUES DE ALTA MONTAÑA.....	32
2.1.2. ANTECEDENTES DE ESTUDIOS DE ABUNDANCIA DE LEÑOSAS EN LA ALTA MONTAÑA VENEZOLANA	33
2.2. METODOLOGÍA	34
2.2.1. ESPECIES DE ESTUDIO Y SUS RASGOS DE HISTORIA DE VIDA.....	34
2.2.1.1. Categorías de tamaño.....	35
2.2.1.2. <i>Vallea stipularis</i> L.f.....	37
2.2.1.3. <i>Berberis discolor</i> Turcz.....	40
2.2.1.4. <i>Chaetolepis lindeniana</i> (Naudin) Triana	41
2.2.2. DENSIDAD Y ESTRUCTURA DE TAMAÑOS.....	42
2.2.3. SITIOS DE ESTUDIO.....	45
2.3. RESULTADOS	46
2.3.1. ESTRUCTURA DE TAMAÑOS.....	46
2.3.1.1. Densidades de <i>Berberis discolor</i> Turcz.	48
2.3.1.2. Densidades de <i>Vallea stipularis</i> L.f	51
2.3.1.3. Densidades de <i>Chaetolepis lindeniana</i> (Naudin) Triana	53
2.4. DISCUSIÓN DE RESULTADOS	54
CAPÍTULO 3. CARACTERÍSTICAS MICROCLIMÁTICAS EN EL BOSQUE PREPARAMERO Y EN ÁREAS ADYACENTES EN SUCESIÓN SECUNDARIA.....	61
3.1. INTRODUCCIÓN.....	61

3.2.	EL CLIMA Y LAS PLANTAS EN LA ALTA MONTAÑA TROPICAL	61
3.3.	LA VEGETACIÓN Y EL CLIMA EN EL ECOSISTEMA ANDINO VENEZOLANO.....	62
3.4.	METODOLOGÍA.....	63
3.5.	RESULTADOS	66
3.5.1.	RADIACIÓN SOLAR	66
3.5.1.1.	Radiación solar diaria	66
3.5.1.2.	Radiación solar máxima.....	67
3.5.2.	TEMPERATURA DEL SUELO (5CM DE PROFUNDIDAD)	68
3.5.2.1.	Temperatura máxima	68
3.5.2.2.	Temperatura mínima.....	70
3.5.2.3.	Temperatura promedio	71
3.5.3.	CONTENIDO DE HUMEDAD DEL SUELO (-5CM)	73
3.5.3.1.	Contenido de humedad máxima	73
3.5.3.2.	Contenido de humedad mínima.....	74
3.5.3.3.	Contenido de humedad promedio.....	76
3.6.	DISCUSIÓN DE RESULTADOS	77
CAPÍTULO 4. CARACTERIZACION DEL NICHLO LOCAL DE REGENERACION DE <i>Berberis discolor</i>, UN ARBUSTO PARAMERO QUE COLONIZA AREAS EN SUCESION-REGENERACION.....		84
4.1.	INTRODUCCIÓN.....	84
4.2.	INFLUENCIA DE LA VECINDAD INMEDIATA EN LAS RELACIONES ENTRE ESPECIES VEGETALES Y EN EL ECOSISTEMA.....	85
4.3.	LAS INTERACCIONES VEGETALES Y EL NICHLO DE REGENERACIÓN O SITIO SEGURO EN LA REGENERACIÓN DE UN ECOSISTEMA	86
4.3.1.	EL NODRICISMO COMO EFECTO FACILITADOR PARA EL ESTABLECIMIENTO.....	88
4.3.2.	LA COMPETENCIA EN LA DINÁMICA DE SUCESIÓN SECUNDARIA.....	89
4.4.	ANTECEDENTES SOBRE INTERACCIONES BIOLÓGICAS EN LA ALTA MONTAÑA TROPICAL	90
4.5.	EL SUELO COMO ELEMENTO INDISPENSABLE EN EL ESTABLECIMIENTO DE LAS PLANTAS	91
4.6.	METODOLOGÍA	93
4.6.1.	ANÁLISIS DE LA VECINDAD INMEDIATA.....	94

4.6.2.	ANÁLISIS DE SUELOS	96
4.6.3.	ANÁLISIS ESTADÍSTICO	96
4.6.3.1.	Vecindades Inmediatas.....	96
4.6.3.2.	Análisis de suelos.....	97
4.7.	RESULTADOS	98
4.7.1.	VECINDADES INMEDIATAS.....	98
4.7.1.1.	Cobertura biótica.....	98
4.7.1.1.	Cobertura abiótica.....	107
4.7.2.	CONDICIONES EDÁFICAS.....	108
4.7.2.1.	Bases Intercambiables	108
4.7.2.2.	Capacidad de Intercambio Catiónico.....	110
4.7.2.3.	Porcentaje de saturación de bases intercambiables	110
4.7.2.4.	Porcentaje de materia orgánica.....	111
4.8.	DISCUSIÓN DE RESULTADOS	111
4.8.1.	ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN EN LA VECINDAD DE LOS JUVENILES DE <i>Berberis discolor</i> 111	
4.8.2.	ABUNDANCIA DE CONESPECÍFICOS.....	115
4.8.3.	CONDICIONES ABIÓTICAS ALREDEDOR DE LOS JUVENILES DE <i>Berberis discolor</i>	116
CAPÍTULO 5.	DISCUSIÓN GENERAL.....	120
5.1.	BARRERAS EN LA REGENERACIÓN DE LOS BOSQUES PREPARAMEROS DEL PÁRAMO DE GAVIDIA.....	120
5.2.	POTENCIAL DE REGENERACIÓN DE LOS BOSQUES PREPARAMEROS EN GAVIDIA.....	123
5.3.	¿CÓMO SUPERAR LAS BARRERAS QUE IMPIDEN EL DESARROLLO DE LA SUCESIÓN NATURAL DEL BOSQUE PREPARAMERO?.....	125
5.4.	LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN SUGERIDAS PARA PROFUNDIZAR EN EL CONOCIMIENTO DE LOS BOSQUES PREPARAMEROS Y SU REGENERACIÓN.....	131
BIBLIOGRAFÍA		136
ANEXOS.....		156
ESTRUCTURA DEMOGRÁFICA DE LAS TRES ESPECIES LEÑOSAS DEL BOSQUE PREPARAMERO DEL		

PÁRAMO DE GAVIDIA.....	156
Densidades de <i>Berberis discolor</i> Turcz.	156
Densidades de <i>Vallea stipularis</i> L.f.....	157
Densidades de <i>Chaetolepis lindeniana</i> Naudin (Triana)	157
CARACTERÍSTICAS MICROCLIMÁTICAS EN EL BOSQUE PREPARAMERO EN ÁREAS ADYACENTES EN SUCESIÓN SECUNDARIA	158
Radiación solar máxima	158
Radiación solar diaria	159
Temperatura máxima del suelo (5 cm de profundidad)	160
Temperatura mínima del suelo (5 cm de profundidad).....	161
Temperatura promedio del suelo (5 cm de profundidad)	162
Contenido máximo de agua en el suelo (5 cm de profundidad)	163
Contenido mínimo de agua en el suelo (5 cm de profundidad)	164
Contenido promedio de agua en el suelo (5 cm de profundidad).....	165
CARACTERIZACIÓN DEL NICHU LOCAL DE ESTABLECIMIENTO DE <i>Berberis discolor</i>, UN ARBUSTO PARAMERO QUE COLONIZA ÁREAS EN SUCESIÓN-REGENERACIÓN	166
VECINDADES INMEDIATAS	166
COBERTURA BIÓTICA	166
Heteroespecíficos	166
Conespecíficos.....	170
COBERTURA ABIÓTICA	171
ANÁLISIS DEL SUELO	171

TABLA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa del Páramo de Gavidia indicando la zona de estudio, hidrografía, las zonas de actividad agrícola y la distribución de las viviendas.	25
Figura 2. Mapa del relieve del Páramo de Gavidia indicando la distribución de la vegetación de rosetal-pajonal, rosetal-arbustal alto, rosetal-arbustal bajo, arbustal, humedal y sistema agrícola.....	26
Figura 3. Sitios de muestreo en los Bosques Preparameros del Valle de Las Piñuelas, Páramo de Gavidia, Mérida, Venezuela.....	29
Figura 4. Metodología para la cuantificación de la densidad y estructura de tamaño de las leñosas del Bosque preparamero del Páramo de Gavidia.....	44
Figura 5. Densidades promedio totales de <i>Berberis discolor</i> (ind/m ²) por categoría de tamaño en cada ambiente evaluado (Bosque preparamero, borde y sucesión) Análisis Global..	48
Figura 6. Densidades (ind/m ²) de <i>B. discolor</i> en los 3 ambientes evaluados. Análisis Parcial.....	50
Figura 7. Densidades promedio totales de <i>Vallea stipularis</i> (ind/m ²) por categoría de tamaño en cada ambiente evaluado (bosque preparamero, borde y sucesión) Análisis Global	51
Figura 8. Densidades (ind/m ²) de juveniles de <i>Vallea stipularis</i> en los 3 ambientes evaluados. Análisis Parcial.....	52
Figura 9. Densidades promedio totales de <i>Chaetolepis lindeniana</i> (ind/m ²) por categoría de tamaño en cada ambiente evaluado (bosque preparamero, borde y sucesión). Análisis Global.	53
Figura 10. Radiación solar diaria acumulada (MJ*m ⁻² *día ⁻¹) de julio a septiembre de 2010 en los 5 ambientes evaluados.....	66
Figura 11. Radiación solar máxima (W/m ²) diaria y mensual en el período de julio a septiembre de 2010 para los 5 ambientes evaluados.	67
Figura 12. Temperatura máxima del suelo (°C) a 5 cm de profundidad. Curvas diaria y mensual en el período de julio a septiembre de 2010 para los 5 ambientes evaluados.....	69
Figura 13. Temperatura mínima del suelo (°C) a 5 cm de profundidad. Curvas diaria y mensual en el período de julio a septiembre de 2010 para los 5 ambientes evaluados.....	70
Figura 14. Temperatura promedio del suelo (°C) a 5 cm de profundidad. Curvas diaria y mensual en el período de julio a septiembre de 2010 para los 5 ambientes evaluados.....	72
Figura 15. Humedad máxima del suelo (m ³ /m ³) a 5 cm de profundidad. Curvas diaria y mensual en el período de julio a septiembre de 2010 para los 5 ambientes evaluados.....	73
Figura 16. Humedad mínima del suelo (m ³ /m ³) a 5 cm de profundidad. Curvas diaria y mensual en el período de julio a septiembre de 2010 para los 5 ambientes evaluados.....	75
Figura 17. Humedad promedio del suelo (m ³ /m ³) a 5 cm de profundidad. Curvas diaria y mensual en el período de julio a septiembre de 2010 para los 5 ambientes evaluados.....	76

Figura 18. Biovolumen promedio de la especies vegetales encontradas en la vecindad de los juveniles de <i>B. discolor</i> vs. las áreas aleatorias en el interior del Bosque Preparamero.	98
Figura 19. Biovolumen promedio de la especies vegetales encontradas en la vecindad inmediata de los juveniles de <i>B. discolor</i> vs. las áreas seleccionadas al azar en el ambiente del borde... ..	100
Figura 20. Biovolumen promedio de la especies vegetales encontradas en la vecindad inmediata de los juveniles de <i>B. discolor</i> vs. las áreas seleccionadas al azar en el ambiente de sucesión	101
Figura 21. Análisis de escalamiento Multidimensional no métrico (MDS) para la ordenación de la estructura de las comunidades vegetales en las microparcels alrededor de los juveniles de <i>Berberis discolor</i> de las comunidades presentes en las condiciones promedio en el bosque preparamero, el borde y la sucesión.. ..	102
Figura 22. Análisis de Componentes Principales. Se presentan las especies de las microparcels centradas en los juveniles de <i>Berberis discolor</i> y las presentes en los ambientes aleatorios del bosque preparamero, borde y sucesión.....	103
Figura 23. Densidades promedio de conespecíficos en las parcelas alrededor de los juveniles de <i>Berberis discolor</i> vs. conespecíficos existentes en las condiciones promedio del interior del bosque preparamero, el borde y la sucesión.	106
Figura 24. Cobertura abiótica alrededor de los juveniles <i>Berberis discolor</i> vs. condiciones promedio en el bosque preparamero, el borde y la sucesión.....	107
Figura 25. Contenido de bases intercambiables (Ca, K, Mg y Na) en miliequivalentes/100g, en los suelos alrededor del juvenil de <i>Berberis discolor</i> y en los suelos de las parcelas seleccionadas al azar en los ambientes del interior del bosque preparamero, el borde y la sucesión.. ..	109
Figura 26. Capacidad de intercambio catiónico en el suelo en la vecindad inmediata de los juveniles vs. suelos de las parcelas del ambiente promedio en el bosque preparamero, borde y sucesión.. ..	110
Figura 27. Porcentaje de saturación de bases cambiables en los suelos alrededor del juvenil de <i>B. discolor</i> y los suelos en las parcelas del ambiente promedio del bosque preparamero, borde y sucesión.....	110
Figura 28. Porcentaje de materia orgánica en los suelos alrededor del juvenil de <i>B. discolor</i> y los suelos en las parcelas del ambiente promedio del arbustal, borde y sucesión.....	111

TABLA DE TABLAS

Tabla 1. Categorías de desarrollo definidas para las poblaciones de <i>Berberis discolor</i> , <i>Vallea stipularis</i> y <i>Chaetolepis lindeniana</i> con sus respectivos rangos de tamaño y morfología característica de cada una.	37
Tabla 2. Descripción de los 4 sitios de estudio, con sus particularidades en cuanto a su posición dentro del Valle de Las Piñuelas, considerando el período de mayor exposición a la radiación solar (matutina o vespertina)	46
Tabla 3. Tabla resumen de los valores de p (Permanova) con $\alpha=0.05$ del análisis de varianza con permutaciones	47

www.bdigital.ula.ve

PRÓLOGO

Este estudio se llevó a cabo con el fin de investigar la estructura demográfica de tres especies leñosas del bosque preparamero de Gavidia y de su nicho de establecimiento en las zonas en sucesión secundaria, para responder preguntas como: ¿hay alguna(s) especie(s) leñosa(s) dominantes en el bosque preparamero con la capacidad de colonizar las zonas en barbecho después de 12 o más años de descanso?, ¿cómo varían los nichos de establecimiento de las especies arbóreas y arbustivas del bosque preparamero al interior del mismo, con respecto a los barbechos?, ¿qué posibles barreras pueden estar limitando la restauración de las especies leñosas del bosque preparamero en estas áreas que han sufrido un disturbio agrícola?

La información presentada en este manuscrito lleva un orden basado en las tres etapas de investigación en el campo. Cada temática de estudio se tratará en los próximos capítulos así:

El capítulo 1, es una introducción al marco conceptual acerca de los disturbios y su relación con la sucesión ecológica y específicamente en la alta montaña tropical. Se resaltan los puntos de vista que permiten distinguir la conexión entre la ocurrencia del disturbio y los diferentes cambios que éste genera sobre la estructura de las comunidades vegetales. Se anotan algunos elementos que permiten a las especies dar respuesta a los disturbios, como son los rasgos de historia de vida de cada una de ellas, que a su vez determinan los patrones de respuesta sucesional de la vegetación en un área perturbada. Posteriormente se señala la importancia de la fase de establecimiento dentro del proceso de la sucesión ecológica y del análisis de las condiciones del nicho local en el cual se establecen preferencialmente las especies durante el proceso de colonización, abriendo espacio para profundizar en el tema de los llamados sitios seguros y su estudio para la restauración ecológica de zonas degradadas en donde se busque recuperar su cobertura vegetal original. Seguido de esto, se incluye una breve descripción del escenario geográfico en donde se desarrolló este estudio, la Alta Montaña Tropical, realizando una breve reseña de las características físicas y ecológicas de estos ecosistemas, desde la escala global hasta la escala regional, así como de la situación actual dentro del régimen de disturbios que sufren estos ambientes debido al impacto antrópico al que están expuestos. Luego, se enfoca la atención a los ecosistemas objeto de este estudio, los bosques preparameros del Valle de Las Piñuelas, en el Páramo de Gavidia, ubicados en el piso andino. Se plantea la problemática que pone en riesgo su conservación debido a la destrucción de su cobertura, por la expansión de las prácticas agrícolas y

ganaderas. Finalmente, se presentan las hipótesis que proporcionaron el punto de partida para desarrollar las diferentes metodologías a lo largo de esta tesis y los objetivos que orientaron la evaluación de dichas hipótesis.

En el capítulo 2 se evalúa la estructura de tamaños de las especies arbóreas y arbustivas estudiadas (*Berberis discolor*, *Vallea stipularis* y *Chaetolepis lindeniana*), en los tres ambientes comparados: dentro del bosque preparamero, en los barbechos o áreas en sucesión secundaria tardía y en los bordes entre estos dos sistemas. Se presentan los resultados del análisis de los patrones de cambio en las densidades de los individuos en diferentes etapas de desarrollo sexual (adultos, juveniles, juveniles leñosos, plántulas) y vegetativa (rebrotos y rebrotos leñosos). Además, se comparan en cada ambiente las principales condiciones microclimáticas que pudieran influir o actuar como barreras para el establecimiento y crecimiento de dichos individuos (radiación solar incidente, humedad y temperatura del suelo).

En el capítulo 3 se describe el nicho de establecimiento de *Berberis discolor*, uno de los pocos arbustos parameros que logra colonizar las áreas en sucesión secundaria del bosque preparamero de Gavidia. Se comparan las condiciones bióticas (abundancia de conoespecíficos y heteroespecíficos y necromasa en pie) y abióticas (hojarasca, rocas, suelo desnudo, materia orgánica del suelo, contenido de bases cambiables y capacidad de intercambio catiónico) presentes en la vecindad inmediata de los juveniles de esta especie con sitios control ubicados al azar dentro de cada ambiente.

El capítulo 4 es, finalmente, un esfuerzo por integrar los resultados obtenidos en las diferentes fases del estudio buscando establecer un diagnóstico más preciso del potencial de regeneración de las especies leñosas de los Bosques Preparameros del Páramo de Gavidia. Se proponen algunas acciones de restauración asistida que se podrían llevar a cabo en una fase experimental, basadas en el uso y la replicación de los sitios seguros o nichos que favorecen el establecimiento de las especies estudiadas y que busquen contribuir a la regeneración de los Bosques preparameros en la Alta Montaña Andina.

CAPÍTULO 1. MARCO CONCEPTUAL GENERAL

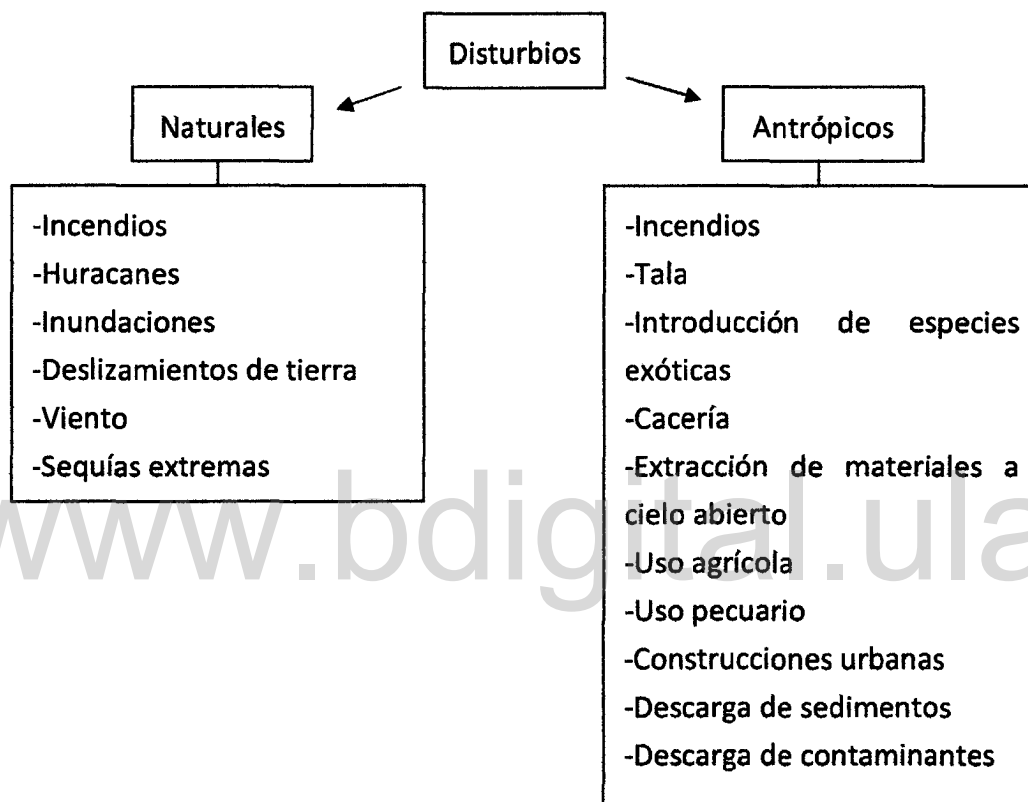
1.1. DISTURBIOS EN LOS ECOSISTEMAS

El carácter dinámico de los ecosistemas está relacionado con el régimen de disturbios naturales y antrópicos que operan en un amplio rango de escalas espacio-temporales, que se reflejan a su vez, como patrones espacio-temporales en un paisaje debido a la interacción de patrones climáticos, topográficos y geomorfológicos y de la estructura y dinámica de la vegetación (Vargas 2007). En tal sentido, los procesos que suceden a esta escala de paisaje, como son el movimiento de especies, el flujo de energía, el flujo de agua, el flujo de nutrientes y el régimen de disturbios, entre otros, se relacionan con la configuración o estructura del paisaje (Etter & Wyngaarden 2000).

Muchos autores que han trabajado en el tema de los disturbios y sus consecuencias sobre poblaciones, comunidades, ecosistemas y paisaje, han ido consolidando, a lo largo del tiempo, un marco conceptual en este campo. Grime (1979) define el disturbio como el evento que disminuye la biomasa de las plantas debido a que causa su destrucción parcial o total; Forman y Godron (1986) lo definen como un evento que causa un cambio significativo del patrón normal de un sistema ecológico; Tilman (1985) y Denslow (1987) coinciden en que es un proceso que conduce a un incremento en la disponibilidad de recursos a la que responden los sobrevivientes o los nuevos colonizadores; Beeby (1993) planteó una diferenciación entre disturbios y perturbaciones, de acuerdo a la existencia de control o no del estímulo aplicado sobre el sistema afectado y los incluyó como dos tipos de tensiones, definiendo los disturbios como eventos no planeados que afectan la estructura y función de los ecosistemas y las perturbaciones como manipulaciones antrópicas planeadas que son producto de un proceso de experimentación (Barrera & Valdés 2007). McCook (1994) indica, por su parte, que los disturbios son eventos físicos como el fuego y el clima, o bióticos como la depredación y el pastoreo, entre otros, que alteran el curso de las dinámicas de las interacciones, muchas veces influenciando selectivamente a algunos miembros de la comunidad más que a otros. Vargas (2007) señala que, en general, se consideran como disturbios los eventos destructivos de origen natural o antrópico y las fluctuaciones ambientales que éstos puedan generar en espacio y tiempo.

La interpretación y manejo de estos términos ha dependido, en muchas ocasiones, de cada autor y de cada época en el estudio de la ecología, sin embargo todos concuerdan en la existencia de eventos o estímulos externos que pueden alterar los componentes del ecosistema en su proceso

de desarrollo y que generan dinámicas de cambio de la vegetación a diferentes escalas. En el presente trabajo se manejan los términos disturbio y perturbación como sinónimos y se toman como base los conceptos anteriormente citados, confluyendo en una definición general como eventos de origen antrópico o natural que alteran la estructura y función de los ecosistemas, así como su dinámica sucesional y que pueden generar fluctuaciones ambientales en el tiempo y en el espacio.



Esquema de clasificación de los disturbios de acuerdo a su origen, en naturales y antrópicos. Modificado de Barrera (2007)

Algunos ecosistemas presentan un régimen de disturbios complejo que incluye agricultura, pastoreo, deforestación y fuego, entre otros; cada uno difiere en escala, frecuencia e intensidad. La escala espacial se refiere a la extensión del disturbio, en términos de las dimensiones físicas de la zona afectada, expresadas en unidades de área o de volumen. La magnitud se relaciona con la fuerza, intensidad o severidad del disturbio (Gleeson-Lewin & Van der Maarel 1992, citado en Vargas *et al.* 2007). La dimensión temporal incluye la frecuencia y predecibilidad del disturbio. Esta última se relaciona con una cierta periodicidad en la ocurrencia del disturbio o en la conjunción de

los factores que lo generan (Vargas *et al.* 2007).

En este sentido, los patrones espacio-temporales y la magnitud de un disturbio o de un conjunto de disturbios que ocurren en un ecosistema, constituyen lo que se denomina el régimen de disturbio sobre dicho sistema biológico (Pickett & White 1985, Vargas, 2007).

De manera global, los regímenes de disturbios pueden afectar todos los niveles de organización (población, comunidad, ecosistema, paisaje) de forma diferencial, lo que hace muy importante saber la historia de disturbios, naturales y antrópicos, a los que ha estado expuesta un área determinada y definir a la escala en que se quiere observar el efecto (Pickett *et al.* 1989). En los niveles más bajos de organización biológica (especie), se generan pequeños parches que son expresiones de lo que está sucediendo a esa escala espacial detallada (Vargas & Mora 2007).

En general, el impacto generado por el hombre sobre el medio ambiente es un proceso multidimensional y multidireccional y depende del paisaje natural involucrado, los recursos utilizados, los fines a los cuales se destinan, la forma de utilización de estos recursos y las características sociales y económicas del grupo humano (Moreno *et al.* 1994).

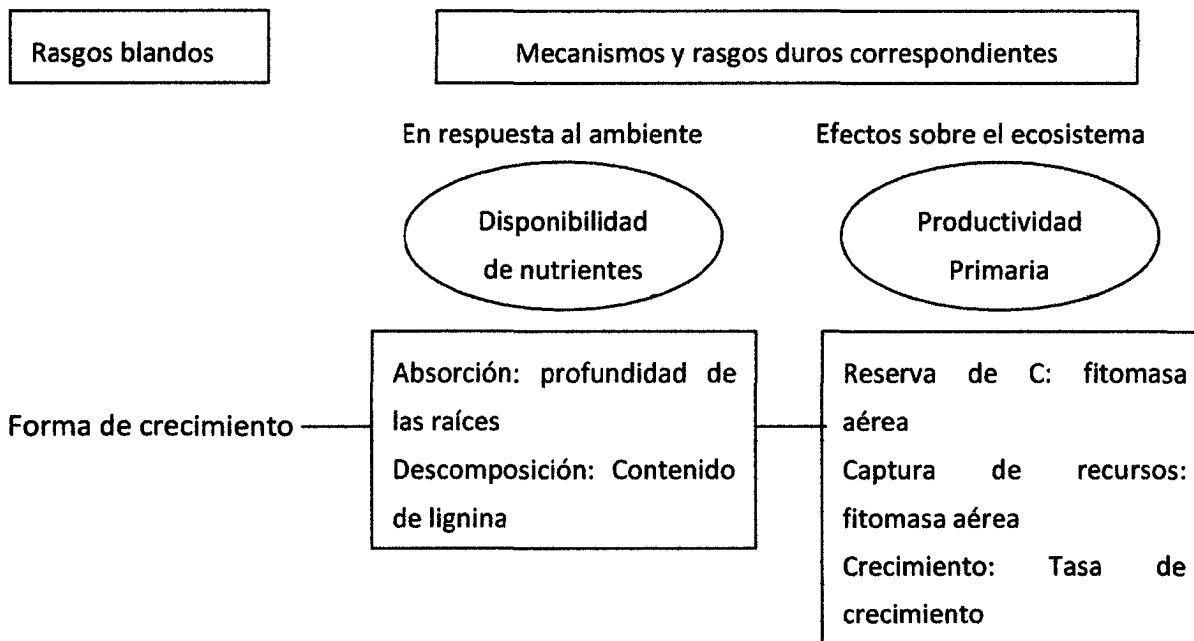
Grime (1979) subraya que la vegetación que cubre la superficie terrestre no es inmune a los cambios debidos a las actividades humanas y una tarea para los ecólogos vegetales es determinar hasta qué punto las poblaciones y comunidades de plantas están adaptadas a responder al cambio y así poder predecir el curso futuro del desarrollo de la vegetación. En ambientes alterados es fácil observar comunidades de especies nativas y no nativas que coexisten, así como especies que son dominantes en diferentes estados de la sucesión (Cortés 2003 citado en Vargas *et al.* 2007). Si el disturbio cesa, estos ambientes entran en un proceso de regeneración natural que presenta diferentes características dependiendo de la magnitud del disturbio (Pickett *et al.* 1989). Esto a su vez dependerá de la manera en que una especie responda frente a dicho disturbio o régimen de disturbios, lo cual está determinado en gran medida por las características propias de la especie o sus rasgos de historia de vida (Vargas & Mora 2007).

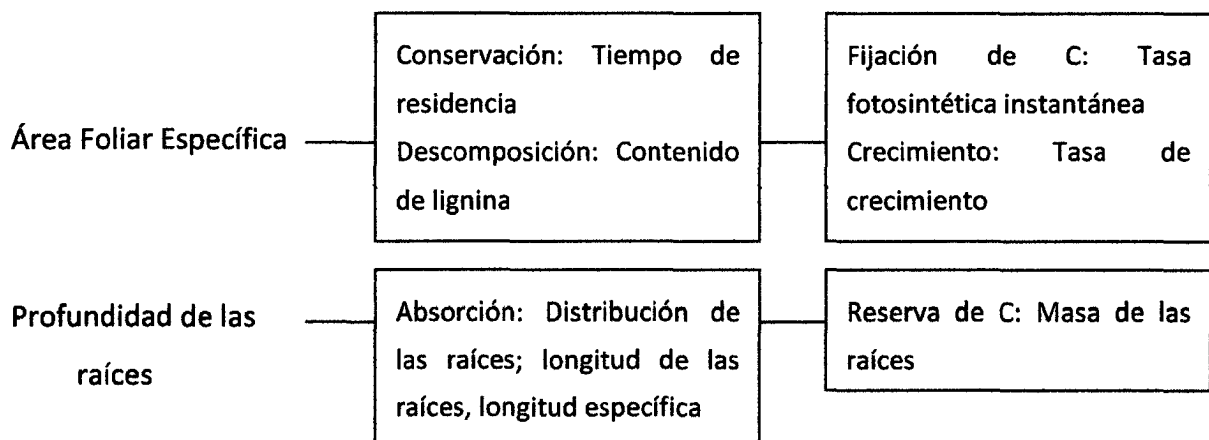
1.2. RESPUESTAS DE LAS ESPECIES AL DISTURBIO

1.2.1. RASGOS DE HISTORIA DE VIDA EN LA SOBREVIVENCIA

Tanto la composición como la estructura de cada una de las comunidades están determinadas en gran medida por la relación clima-suelo-historia de disturbio (natural o humano) y rasgos de historia de vida de las especies. Son múltiples los aspectos considerados como rasgos de historia de vida, aunque básicamente consisten en características propias de cada especie que son producto de su proceso evolutivo y que la hacen apta para desarrollarse bien bajo ciertas condiciones. Estos rasgos pueden ser características fisiológicas y ecológicas, como la capacidad para colonizar o llegar a un sitio, la velocidad de crecimiento, la forma de crecimiento, la altura, las relaciones que establece con otras especies, su capacidad fotosintética, los mecanismos de reproducción sexual y asexual, la asociación con especies fijadoras de nitrógeno, etc. (Weiner *et al.* 1997).

Los rasgos de historia de vida de las plantas, como respuesta a los factores ambientales y como generadores de efectos sobre el ecosistema (Lavorel & Garnier 2002) se han clasificado en “blandos” (“soft traits”), que son aquellos fáciles de medir para un gran número de especies y sitios, pero no necesariamente están relacionados con un solo mecanismo funcional específico; y los rasgos “duros” (“hard traits”) usualmente más estrictos en su medición y están relacionados a un mecanismo funcional específico (Hodgson *et al.* 1999, citado en Lavorel & Garnier 2002).





Esquema parcial basado en el ejemplo de Lavorel & Garnier (2002) en donde seleccionaron la disponibilidad de nutrientes como el factor ambiental referente al recurso y la producción primaria neta como una función ecosistémica. La columna izquierda enlista los rasgos “blandos” que son relevantes a la planta para responder al factor ambiental o que genera un efecto sobre la función del ecosistema. La tabla presenta el mecanismo involucrado y el rasgo “duro” correspondiente al rasgo blando dado. Este cuadro fue elaborado por los autores basados en la literatura (Chapin 1980, 1993; Grime 1979; Poorter & Garnier 1999; Reich, Walters & Ellsworth 1992; Monteith 1977; Roy & Mooney 2001).

Si los recursos ambientales o los niveles de estrés cambian, bien sea en el espacio o en el tiempo, la composición de especies probablemente también cambiará. Además, este cambio también depende de la frecuencia del disturbio, ya que posterior a éste, muchas especies requieren un intervalo largo para alcanzar la madurez reproductiva, lo que puede tener efectos significativos en la respuesta de la comunidad a dichos gradientes ambientales (Jaimes & Sarmiento 2002).

De esta forma, los disturbios a nivel poblacional o de especie, tienen efectos directos como la mortalidad de individuos que ocasionan cambios en abundancias y por ende en la estructura poblacional (Pickett *et al.* 1989).

Estos patrones de abundancia de especies dependen en parte de la “asignación estratégica de recursos” que incluye las estrategias adaptativas particulares de la planta y una serie de condiciones ambientales en las cuales es más exitosa competitivamente, gracias al balance particular en la asignación de recursos a diferentes funciones. Sin embargo, las estrategias o estructuras que benefician una función, pueden ser generalmente costosas para otra función, por ejemplo, un tamaño mayor puede incrementar la captura de luz, pero también puede incrementar el daño por viento. De esta forma, hay restricciones y también compensaciones entre las

estrategias adaptativas que resultan de los rasgos de historia de vida de las especies y a su vez, dichos rasgos de historia de vida, adaptados a diferentes condiciones, están probablemente correlacionados inversamente (McCook 1994). Por ejemplo, en algunas especies de alta montaña tropical, se reporta la posible existencia de un compromiso adaptativo entre el mantenimiento de una mayor capacidad fotosintética y área foliar específica en las especies tempranas y una menor resistencia al estrés hídrico, que lleva a una menor capacidad de mantenimiento de la biomasa foliar durante la época seca, mientras que las especies tardías son capaces de mantener potenciales hídricos más favorables a lo largo de todo el año, a pesar de presentar menores tasas máximas de asimilación de CO₂ con respecto a las especies tempranas (Llambí *et al.* 2003).

1.2.2. PATRONES SUCESIONALES DE LA VEGETACIÓN

La existencia de estas correlaciones en los rasgos de historias de vida de las especies y las habilidades para establecerse en un micrositio en determinada etapa después del disturbio se ha considerado como una explicación a los cambios en los patrones sucesionales (Crawley 1987; McCook 1994).

Una escuela de pensamiento sobre las sucesiones ecológicas (Individualista) sustenta que las sucesiones secundarias no son más que la expresión de las historias de vida de las especies ya presentes desde el principio. Noble y Slatyer (1980) consideran que ciertos “atributos vitales” de las especies determinan su lugar en la sucesión. Esto incluye su modo de llegada al sitio, su persistencia y su habilidad para establecerse en diferentes etapas de la sucesión. Esto, por su parte, puede estar relacionado con la duración de la dormancia en el banco de semillas, la edad de su primera fructificación y la longevidad de los adultos (Crawley 1987).

El estudio de la sucesión es inseparable del estudio del disturbio, ya que éste último es el que inicia la sucesión e influye en las condiciones bajo las cuales ésta ocurre (Jaimes & Sarmiento 2002). El término sucesión, se reservó desde Grubb (1977) a series no cíclicas de tipos de vegetación, tanto en seres o etapas sucesionales primarias (morrenas dejadas por los glaciares, lagos o dunas de arena) como en seres secundarios (en tierras de cultivo abandonadas). Sin embargo, en la actualidad, es usado comúnmente en dos sentidos diferentes: generalmente como cualquier cambio en los componentes bióticos y abióticos en respuesta a un disturbio; o como una secuencia

de reemplazos en la abundancia de las especies. La última definición es etimológicamente más correcta, involucrando reemplazos sucesivos, pero en ecología, la palabra sucesión ha empezado claramente a referirse a respuestas más generales a disturbios, aún si estos cambios son graduales o no involucran reemplazos de especies (McCook 1994).

La sucesión suele ser interpretada de acuerdo con la intensidad del disturbio y con los procesos de colonización y regeneración natural que se producen en la comunidad con diferentes tipos de dinámica, como la existente en los claros (árboles o arbustos caídos), en los parches, sucesiones secundarias y sucesiones primarias (Vargas 2007).

Como una respuesta a los disturbios particulares, la sucesión muchas veces involucrará cambios direccionales como un incremento total de la biomasa o cambios en las formas de vida. Los cambios direccionales son específicos para una sucesión particular y no asumen un clímax único para un sitio (McCook 1994).

Aunque en las sucesiones secundarias el disturbio ha eliminado la mayoría de la cobertura vegetal y ha alterado la estructura del suelo (campos de cultivo o pastizales de ganadería manejados o que han sido abandonados), es posible que el proceso de regeneración natural de la vegetación se inicie a partir de una importante fuente de recursos bióticos que logran persistir al disturbio, como bancos de retoños y algunos tipos de bancos de semillas que fueron movilizadas a la superficie o que son transportadas desde otros sitios (Vargas 2007).

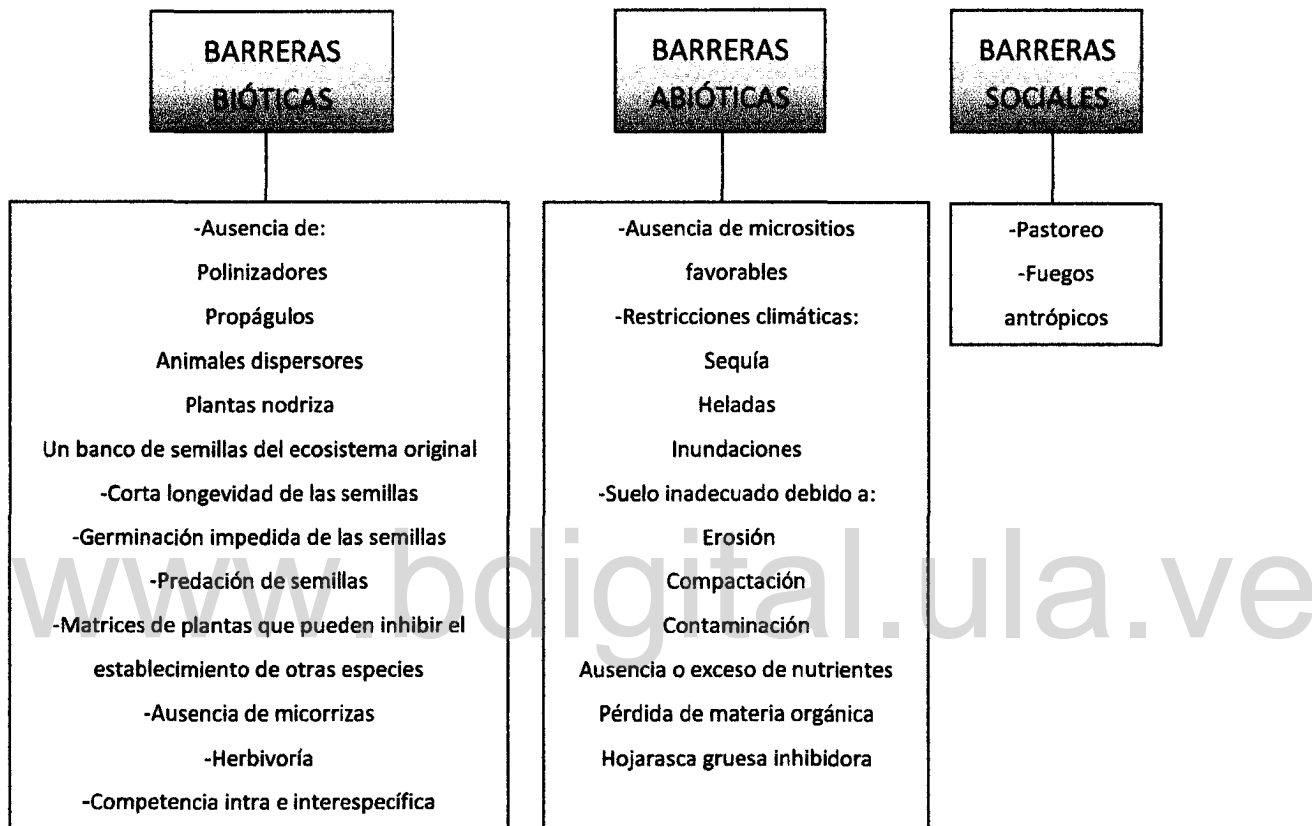
1.2.3. FACTORES QUE LIMITAN LA SUCESIÓN DESPUÉS DEL DISTURBIO

La recuperación natural de la vegetación en un sitio disturbado en el cual la cobertura vegetal ha sido removida es determinada por dos grupos de factores: 1) la habilidad de las diásporas para alcanzar el sitio y permanecer allí y 2) la habilidad de las diásporas para establecer nuevas poblaciones. Esta recuperación natural es particularmente difícil en ecosistemas extremos, influenciados por factores como las bajas temperaturas y el viento (Urbanska 1997).

Todos aquellos factores que impiden, limitan o desvían la sucesión natural en áreas alteradas por disturbios naturales y antrópicos, bien sean de tipo ecológico o socioeconómico, se conocen como barreras a la restauración y recuperación ecológica. Estas barreras ecológicas se relacionan con los procesos necesarios para que ocurra la dispersión de propágulos, el establecimiento de las

plántulas y la persistencia de los individuos y las poblaciones (Vargas *et al.* 2007).

Las barreras sucesionales son causadas generalmente por la fragmentación de los ecosistemas naturales, ausencia de fuentes de propágulos, extensión de matrices de áreas perturbadas o la aparición de especies exóticas. Algunos de los procesos ecológicos que podemos considerar barreras son:



(Tomado de Vargas *et al.* 2007)

1.3. SITIOS SEGUROS PARA EL ESTABLECIMIENTO DE ESPECIES NATIVAS

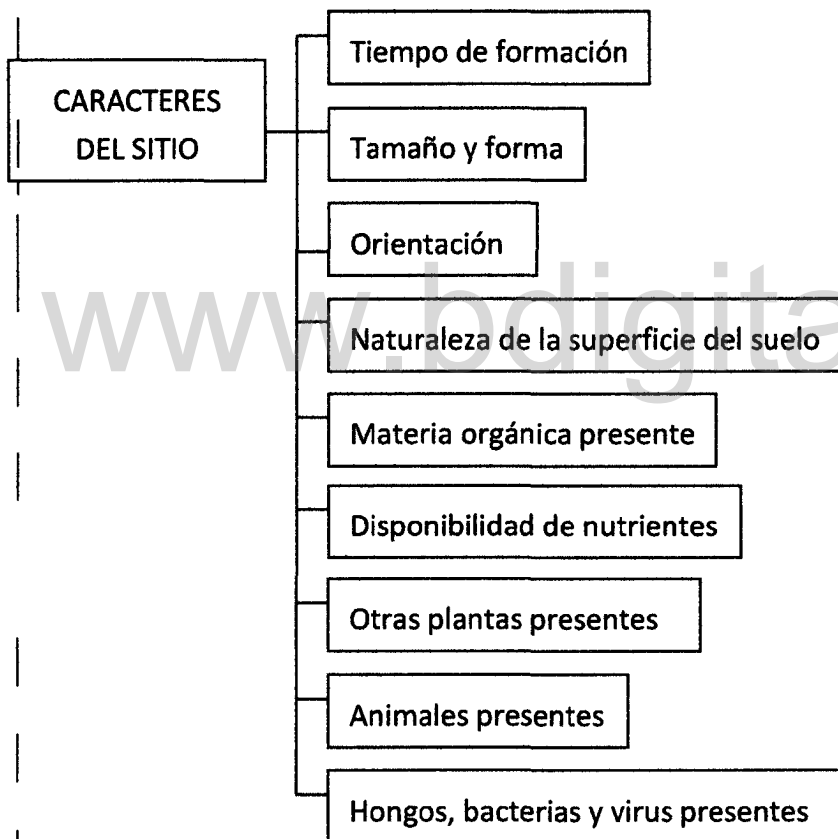
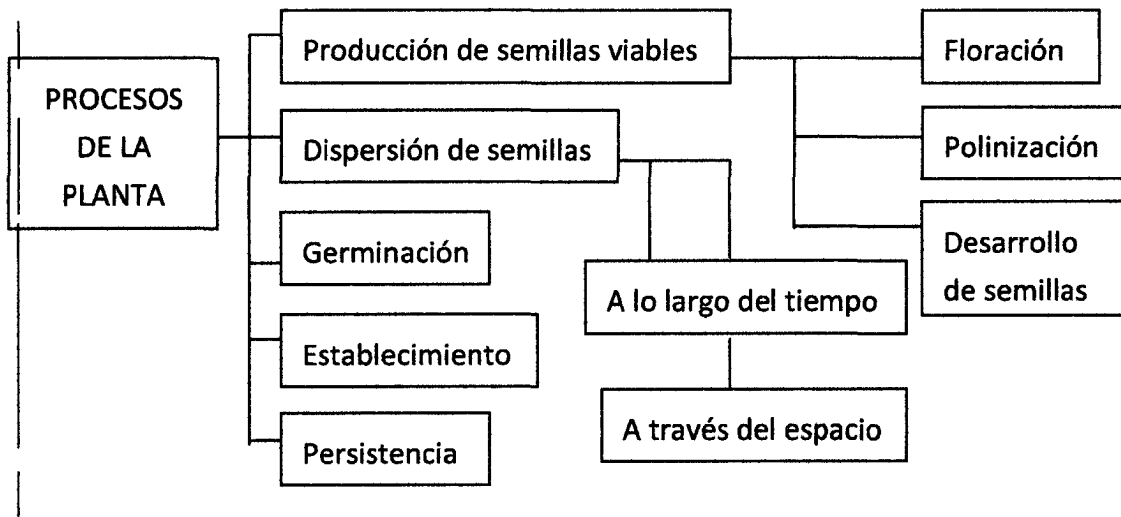
El disturbio es considerado también como un proceso que crea superficies desnudas, suelos sueltos o zonas de claros de luz, que constituyen micrositios en los cuales el establecimiento puede ocurrir (Crawley 1987).

Como se anotaba anteriormente, los atributos morfológicos, fenológicos y fisiológicos pueden incrementar el establecimiento, gracias a las morfologías específicas de semillas y frutos, sus mecanismos de dispersión y algunos rasgos de las plántulas y juveniles como los rangos de

tolerancia a la sombra, resistencia al ataque de hongos y baja palatabilidad. Asimismo, son importantes las habilidades de una planta de excluir a otras, a partir de la tolerancia al fuego, al pastoreo, al pisoteo y a la sequía en casos de disturbios severos y de otras como proyectar sombras densas, generar efectos alelopáticos, la acumulación de hojarasca o actuar como refugio de algunos herbívoros invertebrados que disminuyan las plántulas bajo el dosel, entre otras. Estas habilidades pueden aumentar la probabilidad de ocupar un micrositio (Crawley 1987).

En este sentido, es vital la existencia de estos micrositios favorables para la implantación, ya que su ausencia tiene como consecuencia la disminución de la regeneración de las especies nativas en áreas perturbadas (Peterson & Haines 2000). Con la pérdida de la cobertura vegetal en un disturbio, disminuye la alta heterogeneidad espacial, física y biológica asociada a una alta diversidad de especies y que genera las condiciones cambiantes dentro del ecosistema. Esta reducción de la microheterogeneidad del suelo puede estar relacionada a una disminución en la disponibilidad de nutrientes, con lo cual se reduce la viabilidad de las semillas que permanecen largos períodos de tiempo sin germinar, al no encontrar las condiciones adecuadas para ello (Posada & Cavellier 2000).

Para el establecimiento de las especies y su mantenimiento en la comunidad el nicho de regeneración juega un papel importante en la dinámica de las comunidades (Vargas 2007). El concepto de nicho de una planta fue tomado por Grubb (1977) como la relación total con su ambiente, tanto físico-químico como biótico y su tolerancia a dicho ambiente. Relaciona el término "nicho sucesional" al hábitat de las especies de las sucesiones primarias y "nicho de regeneración" en el caso de especies en seres secundarias. Anota como un componente importante del nicho de la planta, el nicho de regeneración, visto éste como, una expresión de los requerimientos para el éxito en el reemplazo de un individuo maduro por otro de la siguiente generación (Grubb 1977).



Procesos implicados en la colonización exitosa de un claro por una especie de planta y los caracteres del claro que pueden ser importantes. (Elaborado con base en Grubb, 1977)

Harper (1977), por su parte, definió estos microsítios como sitios seguros con condiciones específicas en la superficie, tanto espaciales como temporales, que conducen al reclutamiento exitoso de las especies vegetales. Estos sitios seguros se encuentran disponibles bien sea, a partir

de la presencia de elementos bióticos y abióticos, como plantas nodriza o formaciones rocosas, que promueven el establecimiento exitoso de plántulas e individuos jóvenes, protegiéndolos contra factores como altas radiaciones, depredación y vientos o porque aún dichos sitios no han sufrido daños fuertes en su estructura edáfica por la ocurrencia de un disturbio sobre ellos y poseen características del sustrato favorables para las demandas requeridas en una etapa dada de desarrollo de la vegetación (Urbanska 1997).

En este sentido, el éxito en el establecimiento de las plántulas después de un disturbio depende en gran medida del lugar en el que crezcan. Si no crecen en lugares favorables y seguros, la supervivencia dependerá en gran medida de su habilidad para adaptarse y/o resistir los factores limitantes (Padilla & Pugnaire 2008).

La identificación de los tipos de micrositios que favorezcan la colonización de especies nativas puede mejorar la recuperación de áreas degradadas, orientándola hacia la reproducción de los componentes y atributos de estos micrositios, buscando generar su mayor disponibilidad dentro de las zonas a recuperar, favoreciendo el restablecimiento de las especies nativas allí (Elmarsdottir *et al.* 2003). Para ello, es necesario analizar el ambiente de las especies a una escala espacial pequeña, lo suficiente para detectar los entornos locales en los cuales las plantas individuales viven e interactúan, esto es, el llamado "punto de vista de la planta" (Hubbell 1979, Turkington & Harper 1979, citado por Llambí *et al.* 2004).

Debido a que la estructura espacial y las relaciones planta-planta puede tener efectos profundos sobre la dinámica de la comunidad, es importante el análisis de los cambios en la estructura espacial local para tener información relevante acerca de las interacciones intra e interespecíficas durante la sucesión (Llambí *et al.* 2004). Igualmente, Urbanska (1994) resalta que para evaluar la abundancia y diversidad de sitios seguros, se debe partir de analizar la estructura espacial local de las comunidades vegetales, teniendo en cuenta que las condiciones ventajosas para el establecimiento exitoso son reconocibles principalmente en el desempeño de la población de juveniles más que de la comunidad entera. Es por esto que recomienda que el mapeo debiera enfocarse en las primeras clases de tamaño.

Todos estos elementos se relacionan con el concepto original de sitio seguro, introducido por Harper y colaboradores (1961, citado en Urbanska 1997), quienes lo definieron como el ambiente inmediatamente circundante a una semilla, el cual es favorable para la germinación y el

establecimiento, afirmando que la disponibilidad y diversidad de dichos sitios representan una condición necesaria para el desarrollo de una vegetación con una alta riqueza de especies.

La escala de los sitios seguros enfocada desde lo local, los identifica con los términos de micrositios o microhábitats (Grime 1979, Chambers 1997).

En este sentido, el estudio de la dinámica de los sitios seguros, particularmente compleja en ecosistemas perturbados es necesario, ya que ésta depende de los disturbios existentes y sus patrones. Los disturbios locales menores pueden ser benéficos, como por ejemplo con el "autoclareo" (apertura de espacios para dar lugar a un nuevo crecimiento) debido a la muerte de los rebrotes jóvenes por daño total o parcial en el caso de estructuras clonales pequeñas o cojines que permite la aparición de sitios seguros secundarios que son generalmente colonizados por otras especies. Pero los disturbios fuertes y recurrentes que ocurren a una escala mayor pueden alterar dramáticamente la abundancia y diversidad de los sitios seguros en un área determinada (Urbanska 1992 citado en Urbanska 1997).

1.3.1. EL ESTUDIO DE LOS SITIOS SEGUROS EN LA RESTAURACIÓN DE ECOSISTEMAS PERTURBADOS

El reconocimiento de la importancia del manejo de las escalas, dentro de la búsqueda de patrones y mecanismos de establecimiento de las especies a diferentes niveles de análisis, así como el direccionamiento de los esfuerzos de conocimiento sobre los patrones de disturbio, son primordiales para encontrar claves para el manejo de ecosistemas perturbados (Nakamura *et al.* 2005, citado en Barrera-Cataño & Valdés-López 2007).

La evaluación de los umbrales del disturbio pueden incluir las escalas del disturbio, ya que permite que las áreas a ser restauradas sean ubicadas en el contexto del paisaje con el cual se espera que interactúen ecológicamente. La evaluación de la escala del disturbio también permite una evaluación más realista de los riesgos que operan dentro del área y así una mejor evaluación del estatus de los sitios seguros. En ello, la distancia a los hábitats naturales remanentes o a las áreas tempranamente restauradas que representan fuentes de propágulos es de gran importancia (Crowe 1979, Urbanska 1994b).

Las contribuciones de la ecología de la restauración son urgentemente necesarias para crear una base científica sólida en las labores de reconstrucción del paisaje y de aproximación hacia las

poblaciones originales en un ecosistema que ha sido perturbado (Bradshaw 1997a, Parker & Pickett 1997).

La restauración ecológica es el proceso de llevar un área fuertemente alterada hacia un ecosistema lo más similar posible al original. Esto se denomina sucesión asistida, manejo de vegetación o manejo de la sucesión y básicamente modifica la velocidad y dirección de la sucesión hacia lo que el restaurador quiere (Luken 1990, citado en Parker & Pickett 1997). Esta selección del ecosistema de referencia o punto sucesional al que se quiere llegar, debe ser crucial en el enfoque orientado a la replicación de los sitios seguros como estrategia de restauración, debido a que la información sobre las condiciones predisturbio pueden ser vagas o insuficientes (Parker & Pickett 1997).

La identificación de los sitios seguros incluye la evaluación de (i) los riesgos específicos en el ecosistema y (ii) los atributos del sitio seguro. La jerarquía de los riesgos y los posibles atributos de los sitios seguros pueden estar basados en información que incluye tanto factores generales como el clima y la hidrología, como en datos actuales tomados en el área a ser restaurada (Urbanska 1997). Los datos de suelo, especialmente la superficie, el estatus del banco de semillas y sus características físicas y químicas son sumamente importantes (Bradshaw 1997b, Urbanska 1997).

El valor de usar la palabra restauración desde el punto de vista ecosistémico es que nos ayuda a pensar en todos los procesos fundamentales de funcionamiento de un ecosistema, especialmente en los procesos ligados a las sucesiones naturales, sus interacciones y las consecuencias de las actividades humanas sobre estos procesos. Muchas áreas en el mundo están tan alteradas que ya es difícil hablar de restauración y se pueden emprender otras acciones como la rehabilitación (cualquier acto de mejoramiento desde un estado degradado), la reclamación o reemplazo (reemplazo de un ecosistema degradado por otro productivo) y la revegetación (proceso por el cual las plantas colonizan un área a la que se le ha removido su cobertura vegetal original). En general el concepto de restauración abarca o incluye actividades como la rehabilitación o reemplazo (Vargas *et al.* 2007).

1.4. EL ESCENARIO: LA ALTA MONTAÑA TROPICAL

La alta montaña tropical se ubica en las áreas entre el Trópico de Cáncer y el Trópico de Capricornio por encima del límite natural de elevación de la línea de bosques continuos (Smith & Young 1987). Estos ambientes de alta montaña tropical presentan características climáticas y

ecológicas similares en distintas regiones del planeta: Andes tropicales, África tropical, Hawái y Nueva Guinea, entre otros.

Entre las características climáticas comunes se encuentran: alta radiación solar, disminución de la presión de saturación de vapor de agua y grandes oscilaciones diarias de la temperatura del aire y del suelo en sus capas superiores, encontrándose que la intensidad de estos factores incrementa a medida que aumenta la altitud, con una tasa de disminución de la temperatura de alrededor de 0.6°C/100 m. Además, las diferencias entre las temperaturas del día y de la noche son más marcadas que la diferencia anual (Azócar & Rada 2006). Aquí, el fenómeno de congelamiento, juega un papel central en la formación de los suelos de alta montaña (Smith & Young 1987).

La precipitación aumenta desde bajas a medias elevaciones, correspondiéndose con bosques montanos o nublados y luego disminuye de forma más o menos constante hasta las mayores elevaciones (Sarmiento 1986).

La fracción ultravioleta incrementa en altas elevaciones y además disminuye la radiación difusa, por lo que aumenta el contraste entre superficies soleadas y sombreadas (Azócar & Rada 2006).

Localmente, el sistema montañoso es denominado con diferentes nombres: zona afroalpina (Este de África), zona tropical alpina (Malasia), puna y jalca (Andes centrales), zacatonal (volcanes de México y Guatemala) y páramo (Andes del Norte) (Verweij 1995).

1.4.1. LA ALTA MONTAÑA DE LOS ANDES DEL NORTE: EL PÁRAMO

El páramo presenta semejanzas en cuanto a su función de región recolectora y distribuidora de la humedad y como un centro de biodiversidad, con las formaciones de la alta montaña seca de América, la puna en Sudamérica y el piso altitudinal superior de vegetación en el altiplano mexicano. También mantiene relaciones florísticas y afinidades ecológicas con las extensas formaciones de la Tundra ártica y alpina y con quien más presenta caracteres fisionómicos y estructurales similares, es con los ecosistemas de las altas cumbres de África ecuatorial y con la vegetación de las altas cumbres de los volcanes en el archipiélago de Hawái (Azócar & Rada 2006).

El ecosistema de páramo se encuentra en los Andes del Norte, en Venezuela, Colombia y Ecuador, con algunas extensiones en Costa Rica, Panamá y el norte del Perú entre los 3000 y los 4800 msnm (Verweij 1995), aunque sus límites altitudinales varían en función de las condiciones ambientales locales (Sarmiento 1986).

Sus límites latitudinales alcanzan desde los 11° de latitud N en la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia, hasta 8° de latitud S en el norte del Perú (Monasterio & Reyes 1980).

Desde el punto de vista tectónico, el ambiente de alta montaña, donde se desarrolla el páramo, es de origen reciente y surge con las fases pleistocénicas tardías de la orogenia andina, cuando esta Cordillera alcanza sus altitudes máximas, hace más de 2 millones de años (Van der Hammen & Cleef 1986). El levantamiento de la cordillera condicionó el surgimiento de un ambiente con rasgos climáticos nuevos, en el cual se combinan el ritmo anual isotérmico tropical, por un lado, con la ocurrencia de heladas y nevadas (Monasterio & Reyes 1980).

Su clima, como ecosistema tropical frío, se caracteriza por bajas temperaturas y suelos poco desarrollados, lo que determina que las plantas que habitan estas áreas estén sometidas a cuatro tipos de estreses principales: mecánico (soliflucción o movimiento del suelo, particularmente en el piso altoandino, por encima de los 4000 m), nutricional, térmico (por altas o bajas temperaturas) e hídrico.

Las plantas deben adaptarse a la baja presión atmosférica lo cual implica bajas concentraciones de CO₂, a la intensa radiación ultravioleta, rápidos cambios en insolación y los cambios diarios de temperatura (Azócar & Rada 2006). Los rangos de temperatura pueden presentar variaciones amplias durante el día, especialmente en los períodos secos (Verweij 1995).

Con base en la zonación altitudinal y la estructura de la vegetación, el cinturón de páramos puede subdividirse en tres zonas generales: el subpáramo o bosque preparamero, páramo andino y el páramo altiandino (Monasterio 1980). El subpáramo, es la transición de la zona de arbustales desde el bosque montano al páramo, conformado por elementos del bosque y del páramo. El páramo andino que en muchas áreas, es continuo y xeromórfico, está formado por pajonales y pastos en macolla y arbustos enanos entre los que emergen rosetas caulescentes. Su color es típicamente amarillo y marrón por el gran componente de materia muerta (Hofstede 1995). Y el páramo altiandino, la zona que limita con la nieve, en donde se encuentran pocas plantas de diferentes formas de crecimiento adaptadas a las condiciones más extremas de temperatura y radiación (Cleef 1981).

Desde el punto de vista florístico, el páramo presenta una amalgama de elementos de origen neotropical, holártico y subantártico (Cleef 1981). La vegetación se ha adaptado de muchas formas

a las condiciones extremas y así ha desarrollado un alto grado de endemismo, con más del 60% (Luteyn 1999).

Dentro del rango de precipitación promedio anual de 600 a más de 2500 mm, diferentes tipos de vegetación se han desarrollado (Hofstede 1995). Las comunidades vegetales en los páramos de pajonal se caracterizan por pastos en macolla de *Calamagrostis* y *Festuca*, arbustos de hoja pequeña, pastos cortos, especies de rosetas acaulescentes, briófitos y líquenes terrestres y ciperáceas o juncos. Las plantas de roseta gigante *Espeletia* (Asteraceae) y *Puya* (Bromeliaceae) aparecen frecuentemente. En las zonas de humedal se encuentran formaciones de cojines, mientras que la vegetación bambusoide del género *Chusquea* es común en las regiones más húmedas del páramo, especialmente en los páramos de Colombia (Cleef 1981, Tol & Cleef 1994).

Además, el ecosistema de páramo tiene una importante función en la regulación de la hidrología local, regional y continental. La mayoría de la población de Ecuador y Colombia depende directamente del agua potable del páramo, así como para la generación de energía usada en las zonas rurales y urbanas (Hofstede 1995, Monasterio *et al.* 2003).

1.4.1.1. LOS DISTURBIOS EN EL PÁRAMO

La influencia del hombre sobre los ecosistemas montañosos en los Andes tiene una historia de más de 10.000 años (Correal & Van der Hammen 1978, citados en Verweij 1995) y desde hace al menos 300 años, los ecosistemas de alta montaña han sido usados para actividades agropecuarias desde la llegada de los españoles, con quienes arribaron también nuevos cultivos y animales domésticos como vacas y ovejas, además del incremento en la utilización de plantas para combustible y material de construcción, lo que resultó en un primer ciclo de degradación en algunas zonas de los hábitats boscosos y parameros en los Andes (Hofstede *et al.* 1998).

Desde las últimas décadas se le ha dado un mayor valor económico al páramo, para la producción de carne, leche, queso y productos agrícolas. Esta función se afirmó debido al incremento de los asentamientos humanos en los valles interandinos, iniciando la colonización de nuevas áreas para suplir sus necesidades de leña y alimentación (Monasterio 1980, Ferwerda 1987, Hofstede 1995).

La frontera agrícola ha ido ascendiendo en los páramos, debido a la alta presión por la demanda de los productos agrícolas desde las poblaciones humanas de tierras bajas (Ferwerda 1987, Verweij

1995). Los cultivos más generalizados son el de papa y en una menor extensión, de hortalizas y ajo (Verweij 1995; Sarmiento & Llambí 2011).

Tanto en los sistemas tradicionales de uso de la tierra como en los modernos, se observa una intensificación en el tiempo de rotación de las siembras. Esto se ve reflejado en períodos más cortos de descanso después del cultivo, mayores proporciones de suelo cultivado y un uso mayor de fertilizantes, herbicidas y pesticidas (Monasterio 1980, Hess 1990, Sarmiento & Monasterio 1993, Verweij 1995).

Este incremento de la intervención humana, ha introducido en algunos casos más ganado por unidad de área de páramo y ha ocasionando el descenso artificial de la línea de bosque debido al corte de leña para combustible y cercas, usando subsecuentemente estas zonas para el pastoreo. Aparte de algunas áreas cercanas a las viviendas, el sistema ganadero aún tiene un carácter extensivo en el páramo (Kok *et al.* 1995, citado en Verweij 1995, Hofstede 1995).

El fuego causado por el hombre también representa otra forma de disturbio, usado en los páramos de Colombia, Ecuador y Costa Rica para remover la necromasa y estimular la regeneración de pastos jóvenes más palatables para el ganado (Verweij 1992 citado en Verweij 1995, Ramsay & Oxley 1996, Van Groen 1987). Aún cuando el uso del fuego no es común en el manejo de los páramos en Venezuela, en el Páramo de Tuñame está generalmente asociado a la quema de los residuos vegetales luego del arado, cuando se incorpora una nueva zona de páramo o una parcela abandonada al cultivo. Ocasionalmente, el fuego puede extenderse más allá de las parcelas y afectar áreas extensas del páramo (Llambí *et al.* en prensa).

Otros problemas generados por la ocupación de los páramos son el cultivo de árboles exóticos (plantaciones de *Pinus*, *Cupressus* y *Eucalyptus*) y el uso minero que se le está dando al suelo y al subsuelo en países como Colombia (Hofstede 2003, Jaimes *etal.* 1991, citada en Vargas *et al.* 2007).

Este fuerte impacto ha causado un acelerado proceso de fragmentación de estos ecosistemas y como resultado el páramo ha desarrollado un mosaico temporal y espacial de vegetación en diferentes etapas sucesionales, en donde se alternan áreas sin disturbio con áreas moderada o altamente pastoreadas, quemadas alguna vez o en donde la cobertura vegetal ha sido reemplazada por otras especies (exóticas) o destruida totalmente por la remoción del suelo (minería).

Se piensa que debido al impacto humano sobre el páramo, la cobertura vegetal seguirá disminuyendo y la composición de especies seguirá cambiando. Adicionalmente, el suelo se compactará y erosionará, resultando en una reducida capacidad de retención del agua por lo cual, la función regulativa hídrica del páramo se verá negativamente afectada (Guhl 1968, Luteyn 1999). El régimen de disturbios naturales y antrópicos que actúan sobre los ecosistemas de alta montaña de los Andes ha generado dinámicas sucesionales que han sido objeto de investigaciones, enfocadas hacia la caracterización de los factores bióticos y abióticos resultantes. Este conocimiento es relevante, ya que dichos regímenes influyen en los diferentes mecanismos de regeneración y colonización de las especies (Vargas *et al.* 2007).

Esta tesis se enfoca en el estudio del establecimiento de la vegetación arbustiva y arbórea de las zonas preparameras en Venezuela, donde se desarrolla el sistema de uso agrícola con descansos largos. La investigación se llevó a cabo en el Páramo de Gavidia en la Cordillera de Mérida, zona que se ha constituido en un laboratorio ecológico y experimental a gran escala, con investigaciones realizadas desde hace más de 20 años, generando una base rica en información sobre el impacto de este tipo de agricultura tradicional sobre el suelo y la vegetación (Sarmiento & Llambí 2011).

A continuación se hace una descripción más detallada de la dinámica agrícola de los descansos largos en los Altos Andes Venezolanos, lo que será de utilidad para definir el escenario de disturbio que está afectando la regeneración de las formaciones vegetales del páramo objeto de este estudio.

1.4.1.2. ESTUDIOS SOBRE SUCESIÓN EN SISTEMAS CON DESCANSOS LARGOS EN LOS PÁRAMOS VENEZOLANOS

El descanso prolongado es una práctica muy difundida en la agricultura tropical, que es al parecer una práctica condicionada por la pobreza en nutrientes de muchos suelos tropicales, sumada a la facilidad con que éstos se pierden una vez alterado el funcionamiento normal del ecosistema. La sucesión natural, a través de un proceso de descanso que dura varios años, permitiría restituir la fertilidad al suelo (Llambí & Sarmiento 1997). Durante el periodo de descanso, la sucesión secundaria genera cambios en la estructura y composición de la vegetación, a medida que distintas especies colonizan los terrenos abandonados y van cambiando su abundancia y/o reemplazándose unas a otras (Jaimes & Sarmiento 2002, Sarmiento *et al.* 2003).

Sin embargo, como se anotaba anteriormente, en la actualidad la agricultura tradicional con descansos largos practicada en la alta montaña de los Andes, ha perdido importancia frente a los actuales sistemas intensivos de producción, donde las funciones del descanso son reemplazadas por el uso de agroquímicos y por grandes aportes de enmiendas orgánicas (Sarmiento & Llambí 2011).

En algunas zonas donde se utiliza el sistema agrícola con descansos en el cinturón bajo de páramos en Venezuela (3000-3600m), para la producción de papa y cereales, el sistema consiste en dos fases complementarias sucediendo una después de otra en una forma cíclica. La primera fase inicia cuando el suelo, bien sea bajo cobertura natural o vegetación restablecida, es arado y termina cuando el suelo pierde su fertilidad (generalmente unos 2-4 años). Entonces, inicia la segunda fase, de sucesión-restauración, en que ocurre una restauración parcial de la vegetación natural y la recuperación de la aptitud de los suelos para nuevos ciclos de cultivos dejando descansar del uso agrícola a algunos suelos hasta por doce años (Sarmiento *et al.* 1991). Durante este período de descanso, la sucesión secundaria relativamente rápida, toma lugar, con cambios en la vegetación desde etapas tempranas fuertemente dominadas por hierbas exóticas, hacia etapas intermedias dominadas por hierbas nativas y finalmente a etapas de sucesión tardía dominadas por rosetas gigantes caulescentes y arbustos, formas de vida características del páramo (Sarmiento *et al.* 2003).

La agricultura se practica hasta aproximadamente los 3800 m, en diferentes parcelas de cultivo ubicadas dentro de una matriz con diferentes tipos de vegetación natural de páramo. Se siembra tanto en fondos de valle, pequeñas terrazas y conos de deyección como sobre las abruptas pendientes de las laderas (Sarmiento & Monasterio 1993), por lo cual se ha sugerido que la historia de uso previo de la tierra, las características del suelo, la disponibilidad de propágulos de las plantas colonizadoras y la distribución de las precipitaciones a través del tiempo y el espacio influyen en la dinámica del proceso sucesional generando patrones divergentes o múltiples rutas sucesionales en las diferentes parcelas estudiadas (Sarmiento *et al.* 2003).

Sin embargo, se ha observado que con la agricultura de descanso, extensas áreas aún se mantienen en estados sucesionales menos diversos que el ecosistema maduro y no se observan cambios significativos en los contenidos de nitrógeno y carbono total del suelo, ni en los nutrientes disponibles u otras propiedades que pueden relacionarse con la restauración de la fertilidad

(Aranguren & Monasterio 1997, Llambí & Sarmiento 1998, Sarmiento *et al.* 2003). Se encontró también, un grupo de “especies exclusivas del páramo no cultivado” (24%) que no colonizan las parcelas en sucesión debido a barreras que deben estudiarse (Sarmiento *et al.* 2003).

Estas observaciones y resultados, se han centrado en la comparación de las áreas en sucesión secundaria con áreas no cultivadas de páramo de rosetal-arbustal en las zonas más altas del valle. Sin embargo, es muy posible que en las zonas más bajas del valle, la vegetación de referencia esté constituida por los relictos del bosque preparamero, el cual presenta una alta diversidad vegetal (Llambí *et al.* en prensa). Un estudio realizado en las partes más bajas del páramo, en parcelas en sucesión secundaria en bosques preparameros en la Sierra Nevada de Mérida (en el Sector La Arenosa de la vertiente llanera), indica que muchas de las especies leñosas características de estos ecosistemas, muestran una capacidad muy limitada de recolonizar las áreas perturbadas, por lo que tienden a ser sustituidas por especies dominantes de los páramos más altos (González *et al.* 2011, Llambí *et al.* en prensa). Este reemplazo de la vegetación arbórea del prepáramo por especies de las zonas altas de páramo, debido a los intensos disturbios antrópicos, como la tala y la pérdida del hábitat por actividades agropecuarias, han modificado la dinámica de regeneración de las comunidades arbóreas y arbustivas (Velasco-Linares & Vargas 2007). Este fenómeno denominado *paramización*, se ha registrado también en Colombia y Ecuador, donde el fenómeno de deforestación y cultivos va acompañado por quemadas repetidas, creando cambios en las características microclimáticas por la ausencia de dosel, como el aumento en la radiación, la disminución en la humedad y fluctuaciones extremas de temperatura, que dan una ventaja competitiva a las especies de páramo, que tienen una gran capacidad de dispersión y encuentran un hábitat probablemente más estable al de las zonas más altas (Hernández-C. 1997, Luteyn 1999, León 2002, Bader *et al.* 2007).

Las formaciones vegetales del bosque preparamero no han sido estudiadas a profundidad en cuanto a su dinámica sucesional y de regeneración. Debido a su alta diversidad de especies y formas de vida, reportada en Venezuela (Oyola 2009 & Morillo 2011, citados en Llambí *et al.* en prensa) y en Colombia (Luteyn 1999, Rangel 2000) y su baja capacidad de regeneración natural y el rápido proceso de degradación al que están siendo expuestas, consideramos prioritario analizar las posibles barreras para su regeneración y con ello, proponer algunas acciones para su restauración.

1.5. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACIÓN DE LA INVESTIGACIÓN

Muchas montañas tropicales han estado habitadas por mucho tiempo por poblaciones humanas, las cuales han afectado la distribución de las formaciones arbóreas de la alta montaña debido a la tala y en ocasiones, a la quema de su vegetación, evitando su expansión (Bader & Ruijten 2008). Donde la transición entre el dosel arbóreo y el páramo es abrupta, o donde se encuentran remanentes de formaciones arbóreas y arbustivas dentro de una matriz de páramo, usualmente han actuado presiones antrópicas. Por esto, es posible que esta zona baja del páramo, donde se presenta la mayor diversidad y riqueza florística, esté siendo transformada en gran parte con coberturas de vegetación que no son propias de esta franja altitudinal (Luteyn 1999). En este sentido, las sucesiones desviadas que pueden darse debido a los cambios microambientales por la ausencia de dosel, como la paramización, a partir de la colonización de especies del páramo en lugar de las especies arbóreas, pueden retardar o impedir la regeneración de la vegetación original como señala León (2002) con *Espeletia argentea* en el bosque altoandino de la Cordillera Oriental Colombiana.

De igual manera, se ha observado que muchas de las especies arbóreas y arbustivas del bosque preparamero de nuestro sitio de estudio, en el Páramo de Gavidía, Venezuela, no recolonizan las áreas de sucesión secundaria con descansos largos después de un disturbio agrícola, siendo sustituidas por especies dominantes de formaciones vegetales del rosetal-arbustal bajo propio de zonas de mayor altitud, como las rosetas de *Espeletia schultzii* y arbustos de *Hypericum laricifolium* (Foto 1) (Sarmento & Llambí 2011, González et al. 2011).

Por lo tanto, se hace necesario el estudio de las posibles barreras que están limitando el establecimiento y persistencia de las especies leñosas representativas del bosque preparamero. Es fundamental caracterizar sus patrones de establecimiento, a partir de la evaluación de la estructura demográfica y así, identificar el éxito diferencial de colonización en las zonas en sucesión ubicadas dentro de la matriz de vegetación arbustiva. Así mismo, es clave analizar los sitios seguros donde ocurre este proceso y las condiciones bióticas y abióticas existentes en ellos, con el fin de dilucidar los factores que conforman estos nichos de regeneración.

Así, este trabajo busca analizar el potencial de recuperación del bosque preparamero, a partir de la evaluación de los patrones actuales de establecimiento de las especies arbóreas y arbustivas y con

ello determinar el impacto del manejo sobre la diversidad de la vegetación y las diferentes alternativas posibles para la recuperación de este ecosistema de la alta montaña Andina.



Foto 1. Proceso de paramización en los Bosques Preparameros. Se observan las poblaciones del frailejón *Espeletia schultzei* colonizando las áreas en sucesión secundaria, adyacentes al bosque no cultivado. Páramo de Gavidia, Mérida, Venezuela.

1.6. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

1.6.1. UBICACIÓN

La zona de estudio está localizada en el Páramo de Gavidia (Figura 1), que se encuentra dentro del Parque Nacional Sierra Nevada, en la Cordillera de Mérida (8°35′-8°45′Norte, 70°52′-70°57′Oeste). Forma parte del Municipio Rangel del Estado Mérida, en su capital, Mucuchíes. Tiene un total de 6030 ha de superficie, de las cuales 1242 ha corresponden al área de intervención directa de la agricultura (Llambí *et al.* en prensa). Este estudio se realizó en la franja de vegetación que se desarrolla entre los 3350 y los 3600 msnm en el límite inferior del Páramo Andino, denominada Arbustales Altos de Páramo (Llambí *et al.* en prensa).

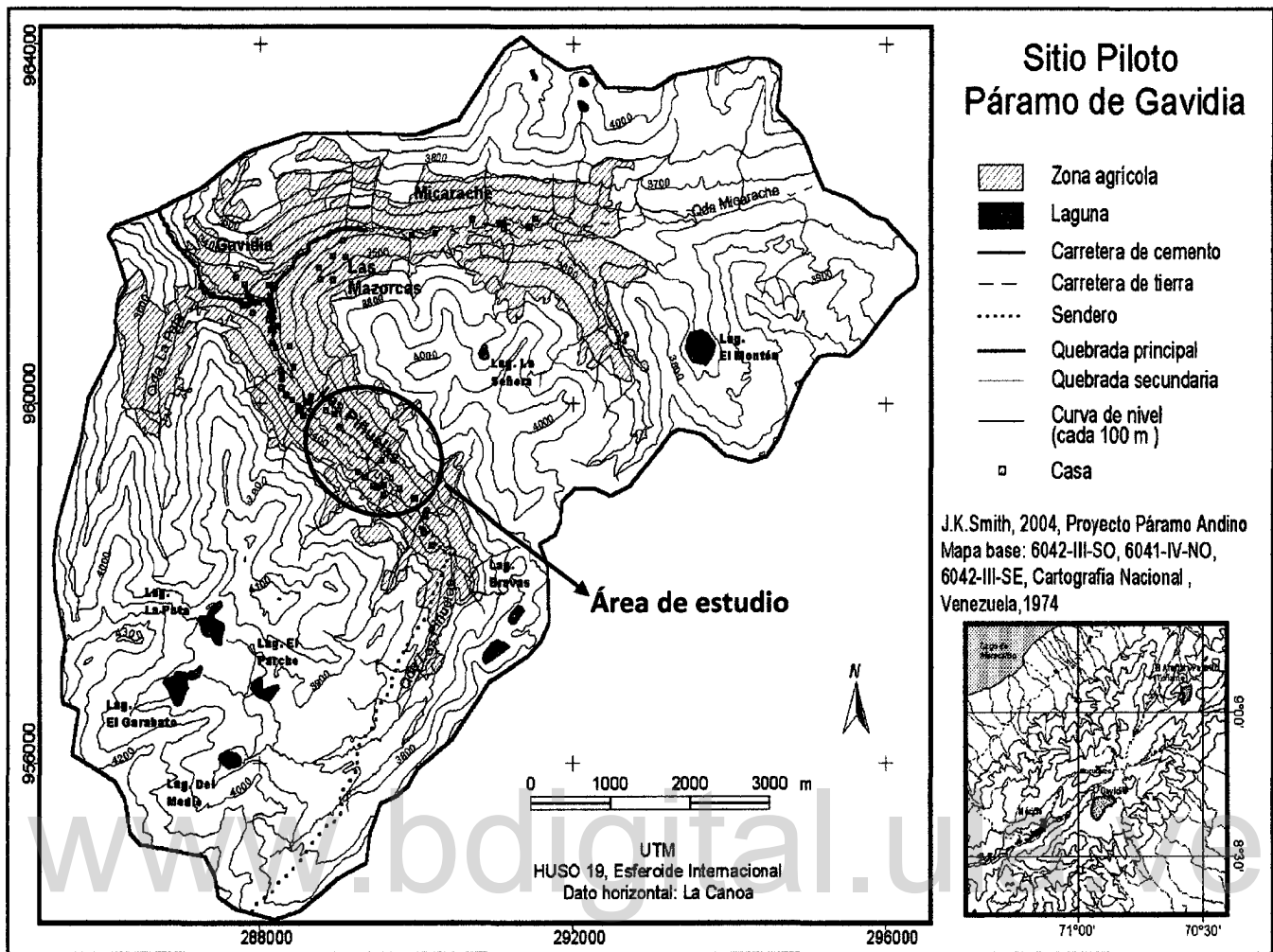


Figura 1. Mapa del Páramo de Gavidia indicando la zona de estudio, hidrografía, las zonas de actividad agrícola y la distribución de las viviendas. Fuente: Smith, J.K. 2004. Proyecto Páramo Andino, Venezuela.

1.6.2. ESTADO ACTUAL DE LA VEGETACIÓN

Al observar las diferentes unidades de cobertura vegetal identificadas en el área, se encuentran fragmentos muy pequeños de Bosque Preparamero, con una superficie estimada en un 3% de las 4777 ha de cobertura de la vegetación no cultivada (Llambí *et al.* en prensa) y en su mayoría, colindando con la zona agrícola, lo que muestra su alta vulnerabilidad a ser transformados con el aumento de la frontera agrícola (Figura 2). Es así como en la actualidad, estas formaciones ecológicas de doseles densos y ambientes boscosos, logran permanecer principalmente como fragmentos remanentes en los bordes de las parcelas y en áreas protegidas en los bordes de cañada por pendientes pronunciadas donde es más difícil el acceso para la siembra (Llambí *et al.* en prensa).

El bosque preparamero en Gavidia es la formación vegetal con mayor proporción y cobertura de especies que no están presentes en ninguna otra formación vegetal presente en el área, correspondiendo éstas principalmente a arbustos altos y arbolitos (ej. *Myrsine dependens* (Ruiz & Pav.) Spreng., *Berberis discolor* Turcz., *Vallea stipularis* L.f.). Asimismo, presenta la mayor diversidad y riqueza de especies, con un claro aumento en la cobertura de arbustos, en la abundancia de los subfrútices y la presencia de una especie endémica de distribución restringida (*Lathyrus meridensis*) que muy posiblemente esté en peligro de extinción, pues desde 1938 no se había realizado un nuevo registro (Llambí *et al.* en prensa).

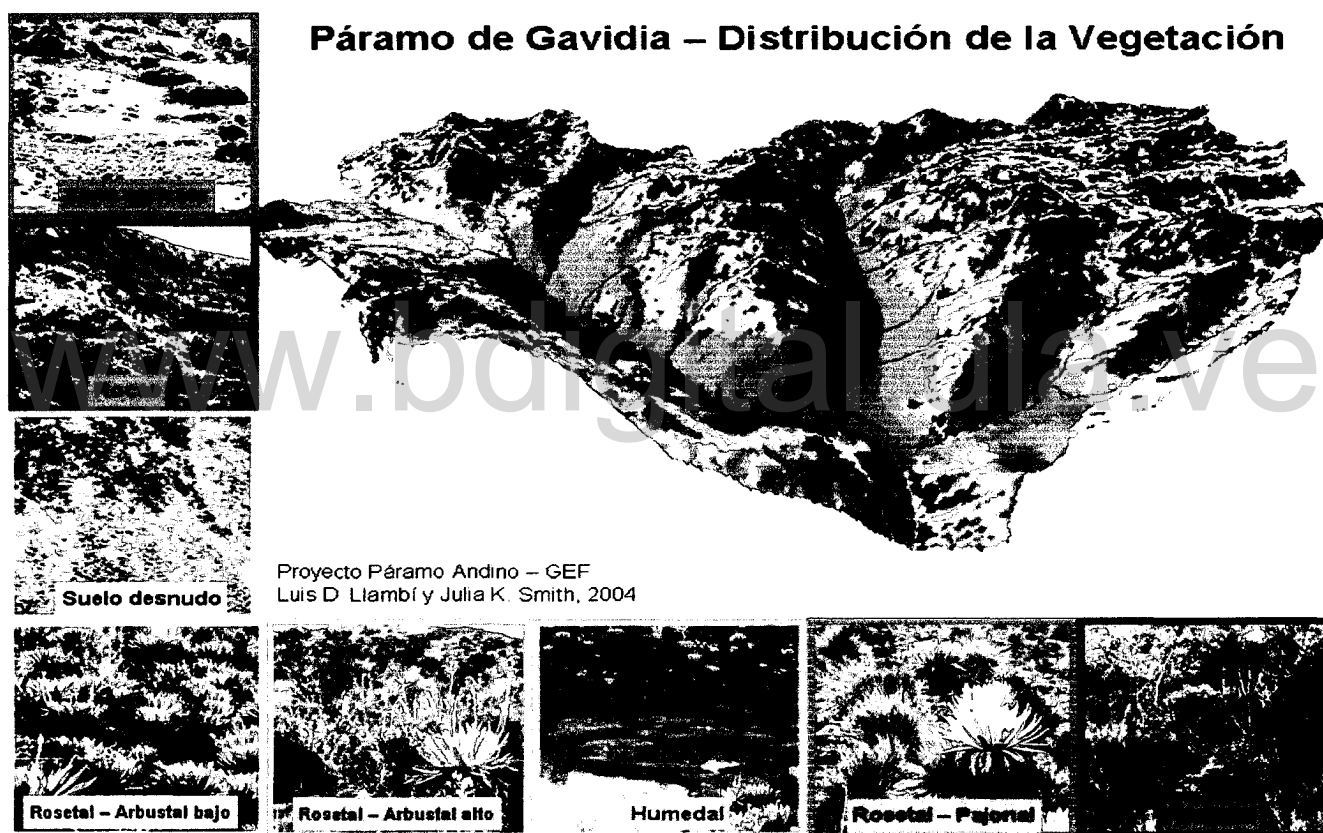


Figura 2. Mapa del relieve del Páramo de Gavidia indicando la distribución de la vegetación de rosetal-pajonal, rosetal-arbustal alto, rosetal-arbustal bajo, arbustal, humedal y sistema agrícola. Fuente: Llambí *et al.* (En prensa).

Los árboles y arbustos del área de estudio tienen alturas de aproximadamente 3 a 5 m, observándose una dominancia de especies como *Chaetolepis lindeniana*, *Vallea stipularis*, *Myrsine dependens* y *Berberis discolor*. Otras especies importantes en este tipo de cobertura son *Morella pubescens*, *Hesperomeles goudoutiana*, *Vaccinium floribundum*, *Baccharis prunifolia* y *Ageratina* sp.,

entre otras (Llambí *et al.* en prensa).

En las zonas en sucesión secundaria se encuentran, en ocasiones, pequeñas islas de vegetación arbustiva o pequeños núcleos de árboles y arbustos aislados, que no fueron cortados en el momento de la preparación y arado para la siembra quedando como parches relictuales. Estos remanentes de vegetación están conformados por elementos del bosque preparamero como *Berberis discolor*, *Morella pubescens*, *Hesperomeles sp.*, *Ageratina sp.* y *Baccharisprunifolia* (observación personal).

Además, como se anotaba anteriormente, al interior de estas parcelas en descanso se encuentran especies propias del Rosetal-Arbustal que han encontrado en estas nuevas condiciones ambientales, un ambiente propicio para su establecimiento y persistencia, como *Espeletia schultzi* e *Hypericum laricifolium* (Llambí *et al.* en prensa).

1.6.3. HIDROGRAFÍA

Hidrográficamente existen tres quebradas principales, La Pata, Las Piñuelas y Micarache, que confluyen en una planicie fluvial en el fondo del valle formando la Quebrada de Gavidia que forma la microcuenca principal. Ésta drena hacia el valle interandino del Río Chama, que forma parte de la Cuenca del Lago de Maracaibo (Llambí *et al.* en prensa). La zona de estudio se ubicó en el Valle de las Piñuelas, que recibe los aportes de pequeños riachuelos que bajan desde las partes más altas, para alimentar la Quebrada Las Piñuelas.

1.6.4. CLIMA

Las temperaturas medias anuales oscilan entre 10°C y 6°C y las precipitaciones alcanzan los 1320 mm, siguiendo un patrón unimodal con un pico de lluvia en agosto y una estación seca entre los meses de diciembre y febrero, en la que la frecuencia de heladas se hace mayor (Sarmiento & Monasterio 1993).

1.6.5. SUELOS

Los suelos son Inceptisoles (*Ustic Humitropepts*) de textura franco-arenosa, pedregosos y con buen drenaje. Presentan altos contenidos de materia orgánica en el horizonte A que alcanza los 50 cm de

profundidad, con contenidos de carbono que pueden superar el 10%. A pesar de la gran cantidad de materia orgánica, la disponibilidad de nutrientes es baja debido a que las bajas temperaturas limitan el proceso de descomposición, obteniéndose bajas tasas de mineralización de nitrógeno. El pH es ácido (4.3 a 5.5) y los suelos presentan altos niveles de saturación de aluminio en el complejo de intercambio catiónico. Así, se pueden considerar suelos pobres en nutrientes (Llambí & Sarmiento 1998, Abadín *et al.* 2002).

1.6.6. POBLACIÓN HUMANA

La comunidad de Gavidia se caracteriza por ser de baja densidad poblacional con un total de 360 habitantes, lo que representa un porcentaje muy pequeño respecto a la población del Municipio (15.206 habitantes). De los tres sectores que conforman el área (Plano de Gavidia, Micarache y Las Piñuelas), el primero es el más poblado (51,7%) presentando una mayor concentración de viviendas y equipamiento de servicios. En total existen 75 familias de las cuales 39 (52%) se asientan en el plano de Gavidia, 22 (29,4%) en las Piñuelas y 14 (18,6%) en Micarache (Llambí *et al.* 2004).

Para el año 2004 se registraron 69 viviendas, con un sistema de tuberías que toma las aguas de tres lagunas para consumo humano de las quebradas y administra el uso del recurso hídrico para los cultivos a partir del sistema de riego instalado en el año 2003 en el Valle de Las Piñuelas mediante el Comité de Riego formado por los usuarios.

Existe un centro educativo con 180 estudiantes entre las edades de 4 a 15 años, recibiendo formación hasta el quinto grado de educación primaria (Llambí *et al.* 2004).

1.6.7. SELECCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

Las 4 áreas de estudio seleccionadas para este trabajo (Figura 3), se ubicaron en zonas en descanso agrícola o en etapas de sucesión tardía, colindantes con unidades de bosque preparamerono perturbado. Aunque cada sitio de estudio tiene características propias que los diferencia entre ellos, todas las unidades de bosque preparamerono presentaron dominancia de especies arbóreas y arbustivas con alturas máximas entre 3 y 4 metros y suelos con coberturas continuas de vegetación.

Dos sitios, El Oso y el Ratón se encuentran en la vertiente izquierda del Valle de Las Piñuelas con orientación Noreste y dos en la vertiente derecha, Los Yaques 1 y 2, con orientación Suroeste. Para definir su selección, se delimitó el área a partir de dos fuentes de información, una primaria, basada en entrevistas a los propietarios de los terrenos acerca de la historia de uso de esos suelos y una secundaria, constituida por la base de datos espacial de la zona, desarrollada por Julia K. Smith (1995), actualizada anualmente hasta el 2008. Esta base de datos contiene información sobre la edad sucesional, años de cultivo de cada parcela y productos cultivados.

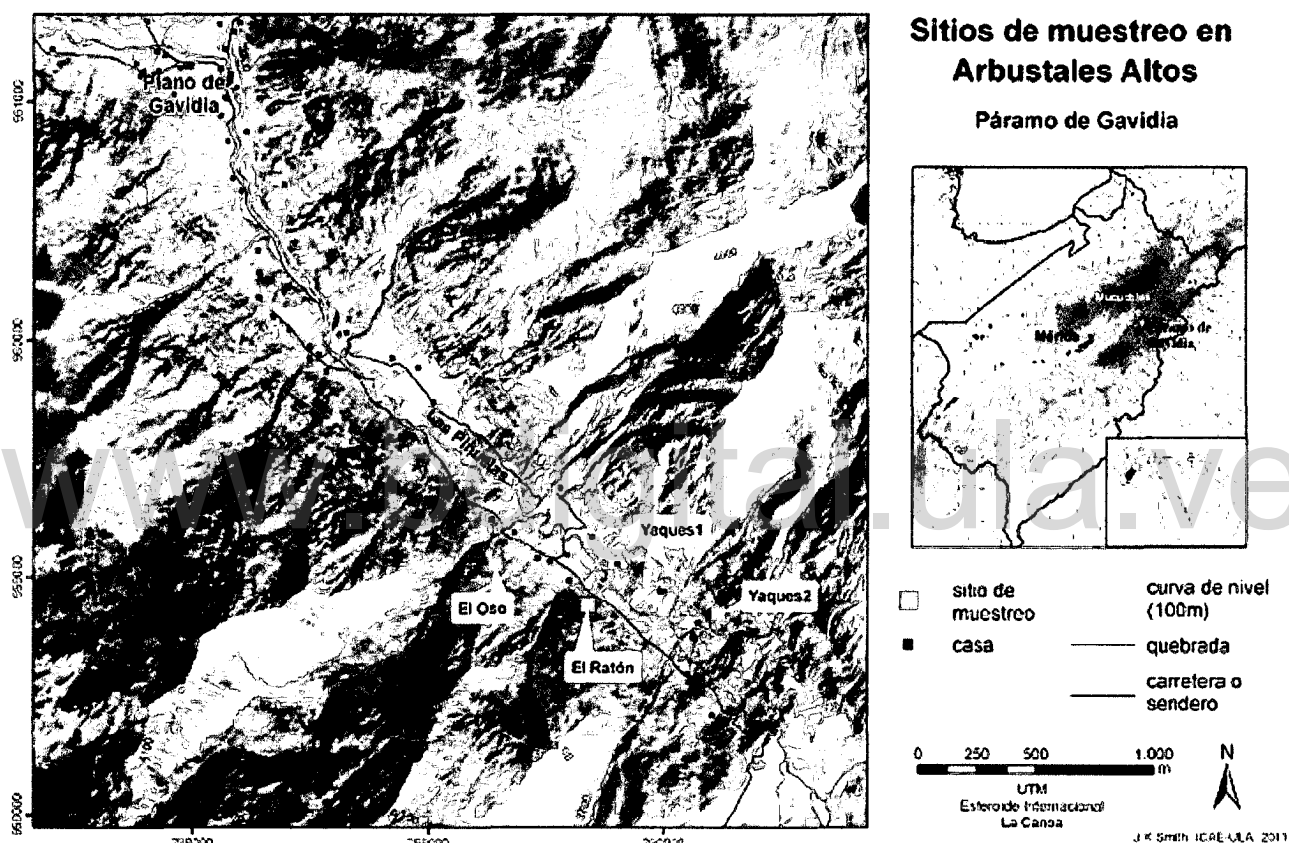


Figura 3. Sitios de muestreo en los Bosques Preparameros del Valle de Las Piñuelas, Páramo de Gavidia, Mérida, Venezuela, entre la franja de 3376 a 3504 msnm. Se muestrearon 4 sitios: El Oso y El Ratón en la vertiente con orientación NE y Los Yaques 1 y 2 en la vertiente con orientación SO del Valle. Fuente: Smith, J.K. 2010.

1.7. HIPÓTESIS

HIPÓTESIS 1: Existe una capacidad limitada de regeneración del componente leñoso característico del Bosque preparamero frente al disturbio agrícola, por lo tanto, si se comparan áreas en sucesión secundaria avanzada con zonas adyacentes de Bosque preparamero, se espera encontrar

densidades muy bajas de las especies leñosas propias de este ecosistema dentro de las parcelas en sucesión.

HIPÓTESIS 2: Las barreras para el establecimiento de especies leñosas propias del Bosque Preparamero en áreas en sucesión secundaria pueden incluir barreras abióticas asociadas con cambios en las condiciones microclimáticas inducidas por la remoción de la cobertura generada por el dosel denso del arbustal. Por lo tanto, al comparar la radiación incidente y la temperatura y humedad del suelo entre el interior del bosque preparameroy el borde, donde la cobertura es parcial y zonas abiertas en las parcelas en sucesión, se observará una variación en las condiciones que intervienen en el establecimiento de juveniles leñosos en cada ambiente.

HIPÓTESIS 3: La colonización y establecimiento de leñosas características del Bosque Preparamero en áreas en sucesión secundaria pudiera estar asociado a la existencia de sitios seguros dentro de las parcelas en sucesión, por lo tanto, se espera encontrar diferencias significativas en las condiciones bióticas (abundancia de otras especies de plantas, necromasa en pie) y abióticas (cobertura de rocas, hojarasca, contenidos de materia orgánica y nutrientes) al comparar la vecindad inmediata de juveniles de las especies arbóreas y arbustivas que logran establecerse en las áreas en sucesión con las condiciones espaciales promedio en estas áreas perturbadas. Si es posible identificar condiciones abióticas y bióticas características de la vecindad inmediata de los juveniles de las leñosas propias del Bosque Preparamero en las áreas en sucesión, éstas pudieran ser consideradas como ejes claves del nicho de regeneración de estas especies.

1.8. OBJETIVOS

1.8.1. GENERAL

Estudiar los patrones de establecimiento de especies leñosas del Bosque Preparamero, tanto en la matriz de vegetación no perturbada como en parcelas en sucesión secundaria y analizar algunos de los factores que pudieran ser barreras para su establecimiento, con el fin de formular recomendaciones que contribuyan al diseño de estrategias de restauración asistida de estos ecosistemas.

1.8.2. ESPECÍFICOS

- 1) Evaluar la presencia y abundancia de tres especies arbóreas y arbustivas (*Berberis discolor*, *Vallea stipularis*, *Chaetolepis lindeniana*) representativas del Bosque Preparamero, tanto en este ecosistema matriz o de referencia como en áreas en etapas avanzadas de la sucesión, caracterizando su estructura demográfica a partir de la cuantificación de la densidad de individuos en categorías de tamaño.
- 2) Comparar algunos factores ambientales que pudieran constituir limitantes para el establecimiento, como la intensidad de la radiación incidente, el contenido de agua en el suelo y la temperatura del suelo (a 5cm de profundidad) tanto dentro del Bosque Preparamero como en las zonas en sucesión secundaria.
- 3) Caracterizar el nicho local de regeneración de los juveniles de una leñosa dominante del bosque preparamero (*Berberis discolor*) en los 3 diferentes ambientes desde el interior del bosque, el borde y la sucesión, a partir del análisis de su vecindad inmediata, considerando factores bióticos como la abundancia de conoespecíficos y heteroespecíficos y necromasa en pie y algunos factores abióticos como la presencia de rocas, hojarasca y suelo desnudo. Además, evaluar algunas características de los suelos de estos sitios de establecimiento de los juveniles, como el contenido de materia orgánica, la capacidad de intercambio catiónico y la disponibilidad de nutrientes en forma de bases intercambiables presentes, tanto dentro del bosque preparamero como en las áreas en sucesión.
- 4) A partir de estos resultados, analizar las posibles causas de la limitación en el establecimiento de estas especies arbóreas y arbustivas en zonas en sucesión secundaria y proponer posibles estrategias de restauración asistida que pudieran mejorar las condiciones ecológicas para la regeneración de estas especies.

CAPÍTULO 2. ESTRUCTURA DEMOGRÁFICA DE TRES ESPECIES LEÑOSAS DEL BOSQUE PREPARAMERO EN ÁREAS CON DIFERENTES GRADOS DE INTERVENCIÓN

2.1. INTRODUCCIÓN

El presente capítulo parte de un estudio a nivel de especie, iniciando con la evaluación de la estructura de tamaño de tres especies leñosas del Bosque Paramero de Gavidia (*Berberis discolor*, *Vallea stipularis* y *Chaetolepis lindeniana*) en tres áreas con diferentes grados de intervención: el Bosque paramero, ecosistema de referencia; el área en descanso agrícola y en procesos de sucesión tardía y el borde entre estas dos áreas. Este análisis demográfico permite evaluar el efecto del disturbio sobre las densidades de los individuos en cada categoría de desarrollo y así, conocer el estado actual de estas poblaciones en el área de estudio. Busca además, dilucidar sobre los rasgos de historia de vida de estas especies, que pueden estar desempeñando un papel importante en la dinámica actual de establecimiento en las zonas en sucesión, en donde se observa una considerable limitación en la colonización de las leñosas del bosque paramero, a pesar de un período de descansos largos.

2.1.1. EFECTO DE LOS DISTURBIOS EN LA ESTRUCTURA POBLACIONAL DE LA VEGETACIÓN ARBÓREA DE LOS BOSQUES DE ALTA MONTAÑA

Después de un período de tiempo en el cual se producen disturbios frecuentes sobre las formaciones arbóreas y arbustivas, se disminuyen las fuentes de propágulos y el banco de semillas de especies arbóreas puede disminuir en su abundancia y riqueza y los bancos de plántulas y de retoños pueden ser eliminados, convirtiéndose de esta manera en una fuerte limitante para el proceso de regeneración (Holl *et al.* 2000, Vargas *et al.* 2007). Esta condición es producto de diferentes tipos de disturbios dentro de los que se destacan: i) la modificación de las condiciones del suelo a causa de la remoción de la capa vegetal, ii) la acción del arado, iii) el pastoreo del ganado y iv) los fuegos recurrentes (Holl 1999).

En zonas alteradas de bosques altoandinos, se ha encontrado que la dominancia de unas pocas especies del ecosistema original en la lluvia de semillas y en el banco de semillas podría afectar la recuperación de la vegetación y la dinámica del ecosistema a largo plazo. Muchas veces las semillas que llegan por dispersión pierden la viabilidad rápidamente impidiendo la existencia de un

banco de semillas persistente y afectando el surgimiento de plántulas de especies leñosas del bosque (Aide & Cavelier 2000, Holl *et al.* 2000, Zimmerman *et al.* 2000). Esto puede hacer que la estructura de edades de una población, presente una distribución asimétrica de tamaños, generando una jerarquía de edades, en la cual un relativo bajo número de individuos de mayor talla puede estar contribuyendo a una gran parte de la biomasa de la población (Weiner & Solbrig 1984). Sin embargo, la vegetación alta y leñosa que forma el dosel y el subdosel es la más susceptible de ser eliminada por los procesos extractivos y de tala, que genera el uso de madera y leña y las actividades agropecuarias (Nason *et al.* 1997).

La fragmentación de los hábitats naturales, hace necesario conocer la distribución de tamaños dentro de una población, para entender las respuestas de las especies a los cambios causados por esta fragmentación (Saunders *et al.* 1991). Se ha considerado que el tamaño de los individuos es el mejor indicador del nivel de desarrollo de una población (Harper & White 1974). El tamaño puede ser definido como cualquier variable que representa la masa de la planta, como el volumen, altura, peso seco, diámetro u otra medida que tenga relación con el desempeño de un individuo (Weiner & Solbrig 1984).

Se recomienda evaluar el desarrollo de especies leñosas arbóreas o arbustivas por temporadas más largas, para entender y explicar los patrones observados en las dinámicas de la población, aunque los estudios relacionados con la estructura instantánea de edades pueden ser hechos en un período de tiempo corto y puede también proveer de datos aptos para identificar patrones generales de la población (Henriques & Souza 1989).

2.1.2. ANTECEDENTES DE ESTUDIOS DE ABUNDANCIA DE LEÑOSAS EN LA ALTA MONTAÑA VENEZOLANA

Existen estudios previos realizados también en la Sierra Nevada de Mérida, en los páramos de La Aguada (vertiente noroeste) y La Arenosa (vertiente sureste) que evalúan los cambios en las densidades y en la composición de especies arbóreas en diferentes gradientes altitudinales entre los ambientes de páramo y de bosque de páramo (Ramírez 2009, González *et al.* 2011, Rodríguez *et al.* 2011). Estos estudios reportaron una disminución marcada de la abundancia de las leñosas con la altitud en los páramos abiertos por encima del bosque paramero continuo. González *et al.* (2011) muestran que en las partes bajas del gradiente entre el bosque paramero y el páramo, la

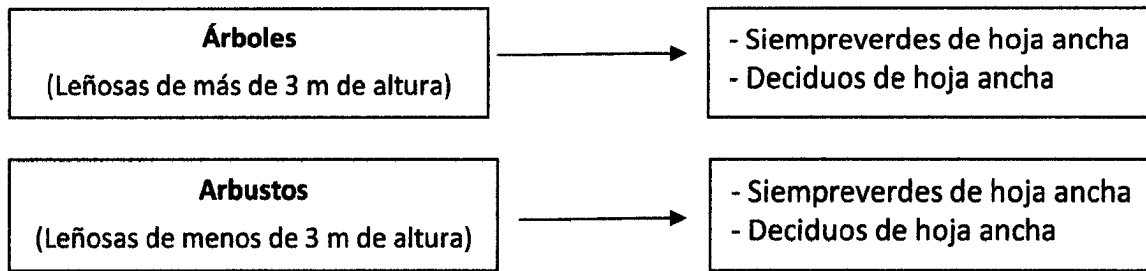
eliminación de la cobertura del dosel del bosque debido al disturbio agrícola limita el establecimiento de árboles durante la sucesión (incluso después de 50 años). Asimismo, Puentes (2010) determinó los patrones de distribución y establecimiento de dos especies leñosas presentes en la zona de transición bosque-páramo (*Diplostephium venezuelense* Cuatrec. y *Cybianthus marginatus* Benth) en el Páramo La Aguada, a lo largo del gradiente altitudinal y a una misma altura en los ambientes de bosque, borde y páramo, encontrando variación en la densidad de las diferentes categorías de tamaño de acuerdo a la altitud y unos óptimos de distribución de *D. venezuelense* en el páramo y su borde de contacto con islas de bosque y de *C. marginatus* en el interior y borde de bosques.

Sin embargo, no existen estudios previos al presente trabajo en donde se evalúe la estructura demográfica de especies leñosas características del bosque preparamero del Páramo de Gavidia entre los ambientes al interior de esta formación vegetal y las áreas adyacentes en sucesión secundaria. Debido a esto, vimos la necesidad de desarrollar este estudio, con el fin de establecer una línea base en la investigación sobre las dinámicas de regeneración de las especies leñosas de los bosques preparameros del Páramo de Gavidia, en donde también se observa una limitación importante en la colonización de las especies arbóreas y arbustivas en las áreas que han sido usadas para actividades agrícolas y que se encuentra en un período de descanso largo. El objetivo de este capítulo es exponer los resultados obtenidos acerca de la estructura demográfica de las especies leñosas, *Berberis discolor*, *Vallea stipularis* y *Chaetolepis lindeniana*, propias del bosque preparamero pero que se encuentran en muy bajas densidades o ausentes en las áreas en sucesión secundaria. A partir de estos análisis se busca conocer los patrones de establecimiento de cada categoría de tamaño en el interior del bosque, en el borde y en el área en sucesión, identificando las curvas de abundancia de los individuos de cada población.

2.2. METODOLOGÍA

2.2.1. ESPECIES DE ESTUDIO Y SUS RASGOS DE HISTORIA DE VIDA

El sistema de clasificación que se tomó en este trabajo para la definición de las formas de vida leñosas es el de Whittaker (1970 citado en Mateucci & Colma 1982), así:


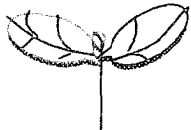
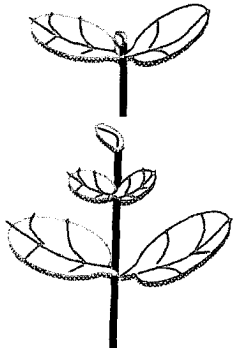
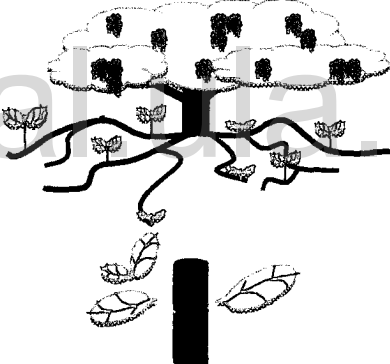
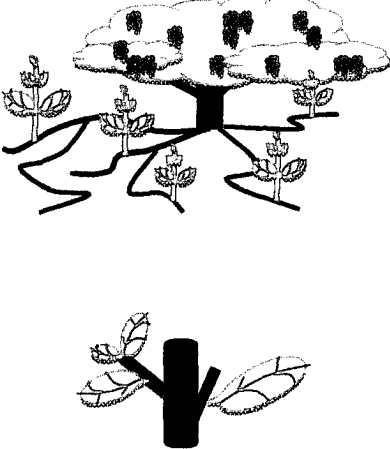


complementado con las definiciones en el Diccionario de Botánica de Font Quer (1953) de “árbol: vegetal leñoso, por lo menos de 5 metros de altura, con el tallo simple (en este caso denominado tronco) hasta la llamada cruz, en que se ramifica y forma la copa de considerable crecimiento en espesor. Se diferencia del arbusto en que se cría más alto y no se ramifica hasta cierta altura” y de “arbusto: vegetal leñoso de menos de 5 metros de altura sin un tronco preponderante porque se ramifica a partir de la base”.

De acuerdo con estos atributos de formas de vida, se consideraron las tres especies estudiadas así: *Berberis discolor*: Arbusto (dada su ramificación basal); *Vallea stipularis*: Árbol; *Chaetolepis lindeniana*: Árbol.

2.2.1.1. Categorías de tamaño

La definición de las diferentes categorías de tamaño en los individuos de *Berberis discolor*, *Vallea stipularis* y *Chaetolepis lindeniana* se realizó de acuerdo a dos aspectos morfológicos: altura y diámetro basal, dando prioridad a éste último para subcategorizar plantas del mismo rango de altura, que se diferenciaban entre ellas, algunas presentando tallos leñosos mientras que otras aún presentaban estructuras blandas. La lignificación sugiere mayor edad del individuo y a su vez un mayor avance en el tiempo de establecimiento en el sitio. Estas estructuras rígidas también pueden representar una mayor resistencia de la planta al momento del disturbio, por lo cual se decidió subcategorizar los individuos en juveniles y juveniles leñosos. La subcategorización también se aplicó para las estructuras vegetativas como rebrotes y rebrotes leñosos, ya que son formas de vida dentro de la población que pueden alcanzar una madurez reproductiva que produzca descendencia (Tabla 1).

CATEGORÍA DE DESARROLLO	RANGO DE TAMAÑO (Altura)	MORFOLOGÍA	ILUSTRACIÓN
Plántula	1-7 cm	Presencia de cotiledones	
Juvenil	2-15 cm	Ausencia de cotiledones, primordios foliares desarrollados o en formación, no presenta lignificación	
Juvenil leñoso	7-75 cm	Primordios foliares desarrollados, hojas secundarias desarrolladas o en formación, tallo lignificado o en proceso de lignificación (se observó que desde los 0.19 cm de diámetro basal los juveniles empiezan a formar una estructura leñosa)	
Rebrote	1-15 cm	Estructura conectada con su parental o retoño de un individuo cortado aún en pie, que surge como brote adventicio pero que aún no presenta lignificación en sus estructuras.	
Rebrote leñoso	16-75 (Aunque pueden ser de menor tamaño)	Estructura conectada con su parental o retoño de un individuo en pie, que surge como brote adventicio y que presenta un tallo leñoso (se observó que desde los 0.15 cm de diámetro basal los rebrotes empiezan a formar una estructura leñosa, exceptuando los de <i>C. lindeniana</i> que empieza la lignificación desde los 0.08cm de diámetro)	

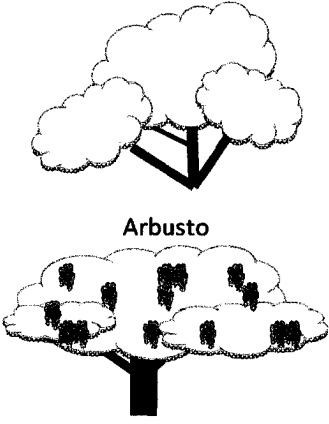
Adulto	>75 cm	Individuos reproductivamente activos; también se incluyeron los que no tuvieran flores o frutos pero que entraran en el rango de altura establecido para esta categoría. Para los arbustos, se contabilizaron individualmente los tallos principal y secundarios	 <p data-bbox="1079 372 1177 404">Arbusto</p> <p data-bbox="1096 606 1161 638">Árbol</p>
--------	--------	--	--

Tabla 1. Categorías de desarrollo definidas para las poblaciones de *Berberis discolor*, *Vallea stipularis* y *Chaetolepis lindeniana* con sus respectivos rangos de tamaño y morfología característica de cada una.

A continuación, se presenta una descripción de las tres especies estudiadas en la primera fase de este trabajo, seleccionadas por ser características del ecosistema del bosque preparamero de Gavidia. Se indican los principales rasgos de historia de vida que reflejan sus estrategias de adaptación y que definen su función en los procesos sucesionales de los ecosistemas altoandinos en los que se desarrollan. También se incluyen algunos rasgos que las potencializan como especies dinamizadoras en la restauración de estos ecosistemas.

2.2.1.2. *Vallea stipularis* L.f



Foto 2. Flores de *Vallea stipularis* L.f en racimos axilares. Vistosas y atractivas para los polinizadores.

Familia: *Elaeocarpaceae*

Nombres comunes: Achiotico (Gavidia, Venezuela); Campano, chaque, gaque, raque, sanjuanito (Colombia); Peralillo, Sacha-capulí (Ecuador)

Descripción: Árbol de hasta 10m de alto, con el tallo muy ramificado. Aunque también puede llegar a medir 15 metros (Vargas *et al.* 2007, Dulhoste *et al.* 2011). La corteza es grisácea y

escamosa. Hojas simples, alternas, cordadas, de margen entero y con un par de estípulas reniformes en la base del pecíolo. El envés es blanquecino. Los pecíolos son largos y rojizos. Flores grandes, vistosas y de color fucsia, dispuestas en racimos terminales o axilares. Fruto en cápsula, globosa, carnosa, de color verde-amarillento que al madurar se torna de color café y adquiere una textura lignificada, sin perder su carácter dehiscente y dejando totalmente expuestos los carpelos. Cada fruto contiene entre 3 y 8 semillas, acompañadas de algunas semillas abortadas, en las cuales solo se aprecia el crecimiento del arilo de color rojo o rosado pálido (Vargas *et al.* 2007, Aguilar *et al.* 2009, Dulhoste *et al.* 2011).

Distribución y hábitat: La especie se distribuye desde Venezuela hasta Argentina, entre los 2700 y 3700 metros, aún cuando en zonas protegidas puede alcanzar hasta los 4000 metros de altitud. En Venezuela, abunda en los valles altos de los Andes y es característica de las zonas de bosques preparameros y de los páramos bajos. Dulhoste *et al.* (2011) observaron esta especie creciendo en poblaciones pequeñas en manchas o como individuos aislados entre zonas de producción agrícola, en los valles de los ríos Santo Domingo y Motatán, así como en las zonas de Gavidia y La Culata en la Cordillera de Mérida, Venezuela. En Colombia se reporta en altitudes similares, entre 2600 y 3600 msnm (Vargas *et al.* 2007), creciendo en bosques secundarios, bordes de carretera y quebradas, en zonas alteradas de potrero, en plantaciones forestales de *Pinus patula*, *Eucaliptus globulus*, *Eucaliptus grandis*, *Acacia decurrens* y *Acacia melanoxylon* y en matorrales de *Ulex europeus* (DAMA 2003).

Usos e importancia: Por su capacidad de rebrote y la calidad de la madera para combustible, la especie es utilizada ampliamente como leña por los pobladores locales del páramo. La capacidad de rebrote permite la utilización periódica de los mismos individuos, manteniendo una fuente de madera de fácil accesibilidad, así como para cercas vivas. Desde el punto de vista ornamental, debido a su abundante y colorida floración, presenta gran potencial de uso en la floricultura y en paisajismo en la zona altoandina (Dulhoste *et al.* 2011). En Colombia, su madera es usada en ebanistería o para postes en cercados o aprovechada como leña y también es una especie ornamental y melífera (Vargas *et al.* 2007). En Ecuador, las hojas y flores sirven para preparar aguas aromáticas. También sirve como forraje de animales. Del tronco se fabrica carbón. Con la madera se elaboran instrumentos de labranza, cucharas, bateas, muebles y además postes para alambrado y viviendas. Las flores se utilizan en arreglos navideños. Medicinalmente la flor se usa

para tratar afecciones nerviosas y también como desinflamante. Las hojas se usan para aliviar el dolor de cabeza (Aguilar *et al.* 2009).

Rasgos de Historia de Vida: La polinización es zoófila, principalmente por abejorros y abejas. El fruto es una cápsula dehiscente de dispersión barócora o zoócora (probablemente ornitocoria), ya que posee un arilo amarillo atrayente para las aves. En Colombia se ha identificado como una especie tolerante a un rango amplio de incidencia de luz, creciendo bajo luz directa o sombra, mientras que en los arbustales de Gavidia no se observaron individuos juveniles creciendo bajo luz directa. Posee una copa amplia aparasolada y aunque su follaje es poco denso, se observan plantas creciendo bajo su sombra. La producción de hojarasca es de escasa a moderada dependiendo de las condiciones en las que crezca. Es una especie capaz de asociarse con micorrizas (Vargas *et al.* 2007). En Venezuela, tiene una abundante y persistente floración en los meses de marzo a junio. En los meses más secos, diciembre y febrero, la especie pierde su follaje, apareciendo de nuevo a principios de marzo. El período de floración varía según el gradiente altitudinal, siendo más lentos los procesos de crecimiento y desarrollo de los frutos en las zonas extremas dentro de su rango de distribución. Tanto la floración como la fructificación disminuyen notablemente a partir de los 3400 m, llegando a producir muy pocos frutos viables y con muchas semillas vanas (Dulhoste *et al.* 2011).

Su forma de crecimiento y su alta capacidad para emitir rebrotes aéreos y subterráneos le facilita una adecuada respuesta a una lesión o corte y le permite buscar sitios para emerger a través del matorral, favoreciendo una buena reproducción asexual (Vargas *et al.* 2007, Dulhoste *et al.* 2011).

2.2.1.3. **Berberis discolor Turcz.**



Foto 3. Flores de *Berberis discolor* Turcz. en racimos axilares. Vistasas y aromáticas, atrayentes para los polinizadores.

Familia: Berberidaceae

Nombres comunes: Uña de gato (Venezuela y Colombia), Espuelo, Tachuelo, Guilache, Doncel (Colombia); Carrasquillo, Chinia, Chivo, Espino amarillo, Tishu Kashua (Ecuador).

Descripción: Arbusto de hasta 2 m de alto, con madera amarilla. Tallos con espinas. Hojas simples, alternas, agregadas, elípticas a oblongas, con algunas espinas en el ápice, se encuentran en grupos de tres o más que nacen directamente del tallo. Numerosas flores aromáticas, hermafroditas, amarillas y dispuestas en racimos de 2 a 6 cm de largo, axilares y péndulos. Son características las anteras valvares y tigmolépticas, es decir, excitables por contacto a la polinización. Fruto en baya, elíptico y con el estigma persistente, rojizos cuando jóvenes y luego de color negro al madurar (Pérez-Arbeláez 1955, Vareschi 1970, Aguilar *et al.* 2009, Vargas *et al.* 2007).

Distribución y hábitat: En Venezuela se reporta entre los 3000 y 3200, pero se ha encontrado a mayores alturas, como se encontró en el presente estudio, entre los 3400 y 3500 msnm. Se reporta como dominante en el Bosque preparamero del Páramo de Gavidia (Llambí *et al.* en prensa). En Colombia se reporta entre los 2500 y 3400 m de altitud, creciendo aislada o en parches más o menos pequeños en matorrales bajos, en borde de caminos y potreros y a veces en los cercados. Esto también se observó en las partes bajas del Páramo de Gavidia. Vargas *et al.* (2007) encontraron que puede crecer junto con otros individuos de la misma especie y asociada con individuos de *Baccharis prunifolia*, *Cestrum buxifolia*, *Hesperomeles goudotiana* y *Vaccinium floribundum*, especies que también se encontraron tanto al interior como en los bordes de los arbustales de Gavidia.

Usos e importancia: En Colombia la pomada a base de esta especie ha sido utilizada para el tratamiento de la leishmaniasis cutánea. Las sustancias de raíces y tallos son usadas como

febrífugo (para la fiebre), purgante y especialmente el extracto de la raíz como hemostático (detiene la hemorragia) y cicatrizante. En los páramos de Colombia y Venezuela el tinte que se extrae de su corteza, de color amarillo se utiliza para teñir algodón y lana. Se puede usar como ornamental (Pérez-Arbeláez 1955). En Ecuador, el tallo se usa para elaborar telares, instrumentos de labranza, como el “tipidor” para la cosecha de maíz. También para la construcción de postes de alumbrado. Medicinalmente la usan para curar la fiebre amarilla (Aguilar *et al.* 2009).

Rasgos de Historia de Vida: Demuestra amplia tolerancia a la luz ya que crece bajo luz directa o bajo sombra; es una especie de polinización zoófila (abejorros y aves) y de dispersión zoócora. Posee hojas pequeñas y duras lo que la hace resistente a la herbivoría. Presenta una copa mediana, de follaje tupido que mejora las condiciones de luz y temperatura bajo ella. La producción de hojarasca es moderada. Tiene la capacidad de rebrotar (Vargas *et al.* 2007)

Importancia para la restauración ecológica: Reportada como especie pionera en Colombia, ayudando en el proceso de dispersión en potreros al servir de refugio para la fauna. Por sus espinas puede usarse para implantar cercas vivas. En Ecuador, también la usan de esta forma en las huertas agroforestales (Aguilar *et al.* 2009).

2.2.1.4. *Chaetolepis lindeniana* (Naudin) Triana



Foto 4. Adulto florecido de *Chaetolepis lindeniana* (Naudin) Triana. Es el árbol que logra mayor altitud en el Valle de Las Piñuelas en Gavidia, Mérida, Venezuela

Familia: Melastomataceae

En Venezuela es llamado “Chispedor de los Andes”. Es un árbol ubicado entre 3000 y 3900 msnm. Vareschi (1970) anota que este nombre puede deberse al colorido que aporta en las pendientes andinas o también por las chispas que aparecen al quemarse la leña. Anota también que *C.alpestris* y *C.lindeniana* son sinónimos pero que para determinar si las diferencias son constantes serían necesarios estudios más detallados.

Chaetolepis lindeniana es una de las especies de Melastomatáceas que crece a mayores elevaciones en Venezuela y ocupa un amplio rango de distribución altitudinal. En la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela, se encuentra entre 2.900-4.100 m. Exhibe caracteres de marcada esclerofilia que le permiten adaptarse al amplio rango de condiciones ambientales extremas propias del páramo. De las especies de Melastomatáceas de alta montaña, comparte su hábitat con *Miconia chionophylla* Naud., pero solo *C.lindeniana* alcanza el superpáramo. Se asocia a diferentes formaciones vegetales como al bosque paramero (Tirado 1997) donde es menos abundante y se limita a los claros del bosque donde se pierde la continuidad del dosel arbóreo y a las laderas de la montaña en las zonas del páramo, donde forma densos arbustales, asociados a *Espeletia schultzii* (Monasterio 1980, Vareschi 1970). También se ha reportado en los bosques de *Polylepis* (León 1991) y asciende hasta el límite inferior del superpáramo (Ely 1996 citada en Ely & Torres 2003).

Esta especie presenta pequeñas hojas opuestas, ovadas y de suave pubescencia al tacto, al igual que sus ramas jóvenes. Produce numerosas flores pequeñas de color fucsia y anteras de un color amarillo intenso, que podrían ser muy atractivos para los polinizadores. Sus frutos son secos y producen una gran cantidad de semillas muy pequeñas, de dispersión posiblemente anemócora. Su tallo es de textura escamosa y tiene una ramificación dicotómica con ramas curvas y grosor medio. Su copa es de amplitud media. Tiene una alta capacidad de reproducirse asexualmente por medio de numerosos brotes subterráneos que emergen a la superficie muy cerca del árbol parental. Se observaron densidades bajas de juveniles y ausencia de plántulas e individuos leñosos generados por reproducción sexual. Se encuentra siempre muy cerca de fuentes de agua y alberga bajo su dosel plántulas y juveniles de otras leñosas y de muchas especies herbáceas y briófitos incluyendo el musgo *Sphagnum* que forma un tapete húmedo al interior de estos arbustales, donde el microclima es similar al de un bosque enano de alta montaña (obs.pers.).

2.2.2. DENSIDAD Y ESTRUCTURA DE TAMAÑOS

Para la cuantificación de la abundancia de las tres especies leñosas del bosque preparamero ya señaladas, se seleccionaron cuatro sitios de estudio del Valle de Las Piñuelas en el Páramo de Gavidia, 2 ubicados en la ladera oeste (El Oso y El Ratón) y 2 en la ladera este (Los Yaques 1 y Los Yaques 2). En estos sitios se encuentran formaciones de bosque preparamero con algunas zonas

que han sido intervenidas con prácticas agrícolas y de pastoreo, originando parches en procesos de sucesión secundaria tardía con un descanso igual o mayor a 10 años (con una excepción en el sitio 2 con un descanso de 5 años, pero de composición florística similar a la de las áreas de una década o más en descanso).



Foto 5. Formación de Bosque Preparamero (al fondo).

Valle de La Piñuelas, Ladera Este de la microcuenca de la Quebrada Gavidia.

En cada sitio se definieron tres ambientes a evaluar, el interior del bosque preparamero, la sucesión o zona en descanso agrícola y el borde entre estos dos ambientes. A partir de las zonas de borde, se buscó observar la dinámica de transición de una zona menos perturbada a otra más expuesta y perturbada, a partir de la demarcación de un área que delimitara los ambientes del bosque preparamero y la sucesión. Esto se realizó proyectando las parcelas en el borde, de 2 metros de ancho, de las cuales se tomó 1 metro cerca del bosque y 1 metro cerca de la sucesión.

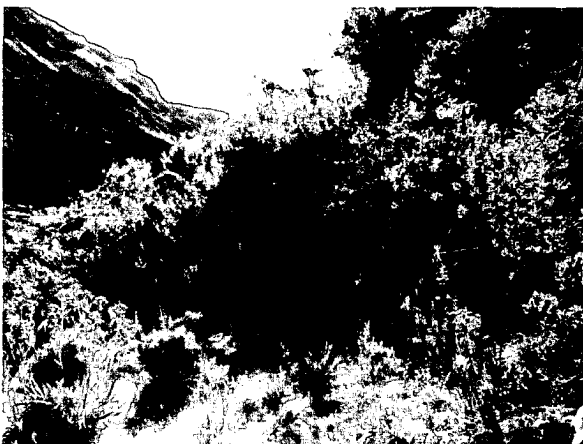


Foto 6. Bosque preparamero no perturbado limitando con áreas en sucesión secundaria con descansos de 12 años después de un disturbio agrícola. Se observan los tres ambientes evaluados: Bosque Preparamero, Borde y Sucesión.

En cada ambiente se delimitaron 4 parcelas de 2m x 10 m (20m²) con un total de 12 parcelas por sitio y de 48 parcelas para todo el Valle de Las Piñuelas.

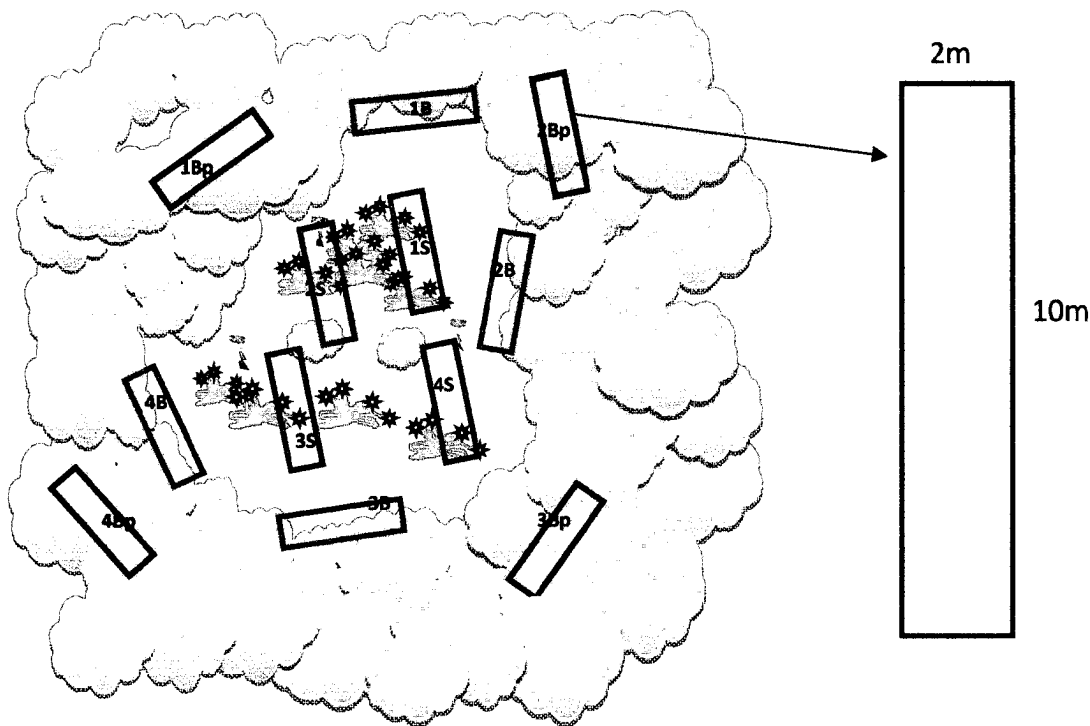


Figura 4. Metodología para la cuantificación de la densidad y estructura de tamaño de las leñosas del Bosque preparamero del Páramo de Gavidia. En cada sitio se ubicaron 4 parcelas de 2m x 10m (20m²) en cada ambiente: Bosque preparamero (Bp), Borde (B) y zona en descanso agrícola o Sucesión (S), para un total de 12 parcelas por sitio.

En cada parcela se caracterizó la densidad y estructura de tamaños de las poblaciones de *Berberis discolor* Turcz., *Vallea stipularis* L.f. y *Chaetolepis lindeniana* (Naudin) Triana. contabilizando cada individuo presente en 20m². Se midieron la altura y diámetro basal de cada ejemplar. El diámetro basal se escogió como la medida más representativa del crecimiento y desarrollo de las plantas. Con base en estas medidas, se diferenciaron seis categorías de tamaño: plántula, juvenil, juvenil leñoso, rebrote, rebrote leñoso y adulto (Tabla 1).

Estadística

Se usó el análisis estadístico PERMANOVA+ del programa PRIMER v6 (Anderson *et al.* 2008). Este análisis permite probar la respuesta de una variable a uno o más factores con un análisis de varianza basado en métodos de permutación (o aleatorización) para obtener valores de *p*. Este método utiliza un enfoque no paramétrico particularmente aplicable al análisis de datos que no cumplen con los supuestos de las aproximaciones estadísticas tradicionales, debido a que muchas variables de interés en ecología no están distribuidas normalmente. Sin embargo, es un método

más potente que los análisis no paramétricos de rangos, ya que se utilizan los valores observados de la variable respuesta sin reducirlos a categorizaciones por rango (Anderson *et al.* 2008).

En primer lugar, en un análisis global, se determinó si existían diferencias significativas de la variable respuesta (número de individuos de cada categoría/m²) entre los tres ambientes (bosque preparamero, borde, sucesión) teniendo en cuenta la posible interacción entre el factor ambiente (factor fijo) y el efecto del sitio de estudio (factor aleatorio). Posteriormente, se realizó el análisis post-hoc o parcial que discriminó los ambientes en los que las densidades fueron diferentes significativamente. En los casos en los que las permutaciones posibles fueron muy pocas para una prueba de significancia utilizando el procedimiento estándar de Permanova se utilizó la opción de la prueba de Monte Carlo que ofrece el Permanova.

La estructura de tamaño se graficó para las tres especies, señalando las densidades promedio de las siete categorías de desarrollo en cada ambiente para todas las réplicas en los cuatro sitios. En los casos en que hubo un efecto del factor sitio o una interacción entre el factor sitio y el ambiente se presentan las gráficas por separado para cada sitio.

2.2.3. SITIOS DE ESTUDIO

En los 4 sitios estudiados, se evaluaron las diferencias en las densidades de cada categoría de tamaño de las tres especies. En cada uno se diferenciaron las tres situaciones (bosque preparamero, borde, sucesión).

Sitio	Nombre	Orientación	Exposición	Altura	Historia de uso	Observaciones
1	El Ratón	Noreste	Matutina	3376-3421 msnm	1999: Cultivo de papa 2000: Cultivo de papa 2001: Cultivo de papa 2002-2010: En descanso	Cerca de la carretera. Bosque preparamerodenso y con leñosas de mayor porte. Durante el muestreo se encontraba en descanso pero en octubre de ese año fue arado. Pastoreo ocasional.
2	El Oso	Noreste	Matutina	3420-	2004: Cultivo de papa	Más distante de la

				3444 msnm	2005-2010: En descanso	carretera pero aún de fácil acceso. No posee mucha área de bosque. También colinda con sucesiones tempranas. Pastoreo ocasional.
3	Los Yaques 1	Suroeste	Vespertina	3457-3472 msnm	1997: Cultivo de papa 1998: Cultivo de cereales 1999-2010: En descanso	Pastoreo ocasional. Cerca de una vivienda. Área de estudio parcialmente cercada. Bosque preparamerodenso y con cañadas pequeñas.
4	Los Yaques 2	Suroeste	Vespertina	3484-3504 msnm	1998-2010: En descanso	Dosel poco denso en el bosque preparamero. Con presencia de una pequeña cañada.

Tabla 2. Descripción de los 4 sitios de estudio, con sus particularidades en cuanto a su posición dentro del Valle de Las Piñuelas, considerando el período de mayor exposición a la radiación solar (matutina o vespertina). También se incluye la historia de uso de cada uno, teniendo como base la información de la base de datos de Julia Smith (1998) actualizada a 2010.

2.3. RESULTADOS

2.3.1. ESTRUCTURA DE TAMAÑOS

En la Tabla 3 se presenta una síntesis de los resultados de la comparación de las densidades entre las situaciones de muestreo (bosque preparamero, borde, sucesión), considerando el efecto del sitio como un factor aleatorio.

P<0.05 (perm)	Berberis		Chaetolepis		Vallea	
	Global	Parcial	Global	Parcial	Global	Parcial
Adultos	0.031 (amb x sitio)	0.0166 (1)(a,b) 0.0135 (1)(a,c) 0.0349 (2)(a, b) 0.0266 (2)(a,c) 0.0137 (3)(a,ab,b)	0.013 (sitio)		No es significativo ningún factor	

Juveniles leñosos	0.0022 (amb)	0.0326 (a,ab,b)	No es significativo		0.0312(amb)	
Juveniles	0.0005 (amb x sitio)	0.0007 (1)(a,_b)	No es significativo		0.0196 (amb x sitio)	0.0416(1)(a,_b)
		0.0214 (1)(_a,b)				0.041 (1) (_a,b)
		0.0412(3)(a,b)				
		0.0371(3)(a,c)				
		0.0337(3)(b,c)				
		0.0381 (4)(a,b)				
		0.0401 (4)(a,_b)				
Plántulas	0.0001 (amb x sitio)	0.0487(1)(a,ab,b)	No es significativo		0.02 (sitio)	
		Ninguno (2)				
		0.001 (3)(a,b,_)				
		0.0008 (3)(a,_b)				
		0.041 (4)(a,b,_)				
		0.0305 (4) (a,_b)				
Rebrotes leñosos	0.0004 (amb x sitio)	0.0108 (1)(a,b,_)	0.0185(amb)		0.031 (sitio)	
		0.0057 (1)(a,_c)				
		0.0187 (1) (_b,c)				
Rebrotes	Ninguno es significativo		Ninguno es significativo		Ninguno es significativo	

Tabla 3. Tabla resumen de los valores de p (Permanova) con $\alpha=0.05$ del análisis de varianza con permutaciones. El análisis "global" evalúa el efecto de los dos factores (ambiente, amb; sitio) sobre las densidades para cada categoría de desarrollo y para cada especie y la existencia de interacciones entre los sitios y los ambientes. El análisis "parcial" presenta los resultados de la prueba post-hoc para diferenciar entre ambientes (en los casos en que es posible). En algunos casos no fue posible la prueba parcial entre niveles del factor ambiente debido a observarse muy bajas densidades para efectuar el análisis. En la columna del resultado global figura el valor de p y la existencia de interacción (amb x sitio). En la columna del resultado parcial figura el valor de p, seguido por el sitio (1,2,3 ó 4) y el ambiente para el cual ese valor de p sugiere la existencia de diferencias estadísticamente significativas.

2.3.1.1. Densidades de *Berberis discolor* Turcz.

Análisis global

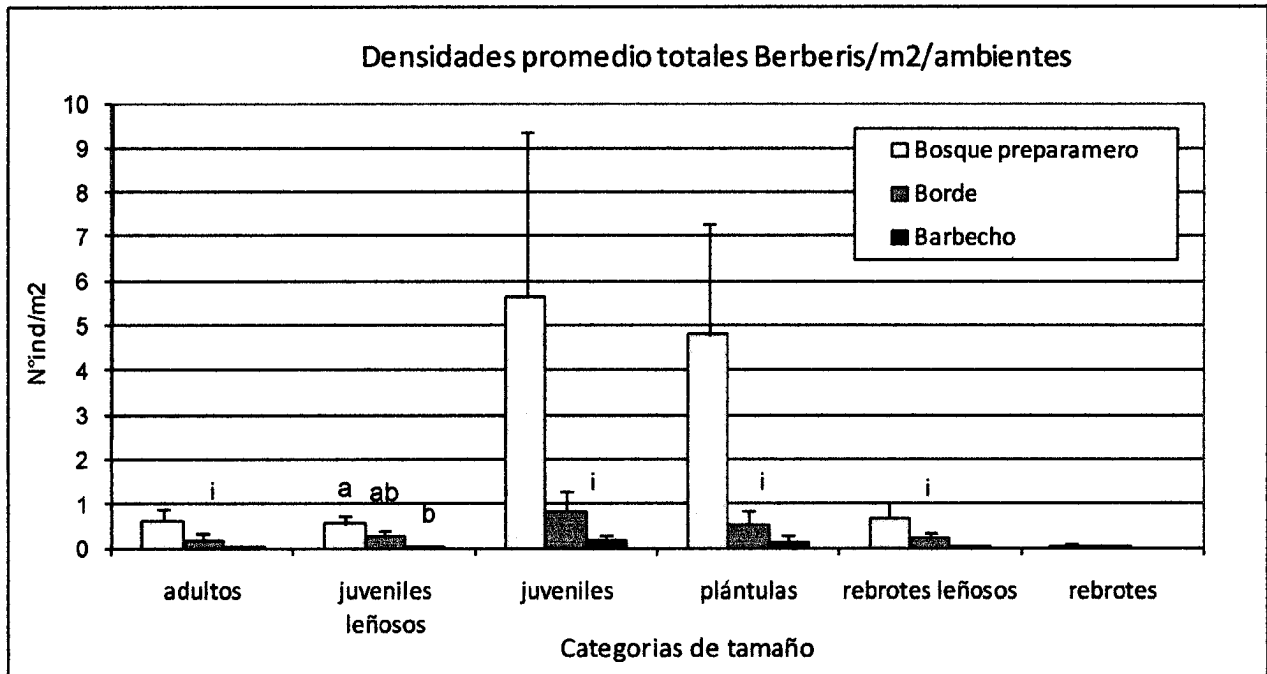


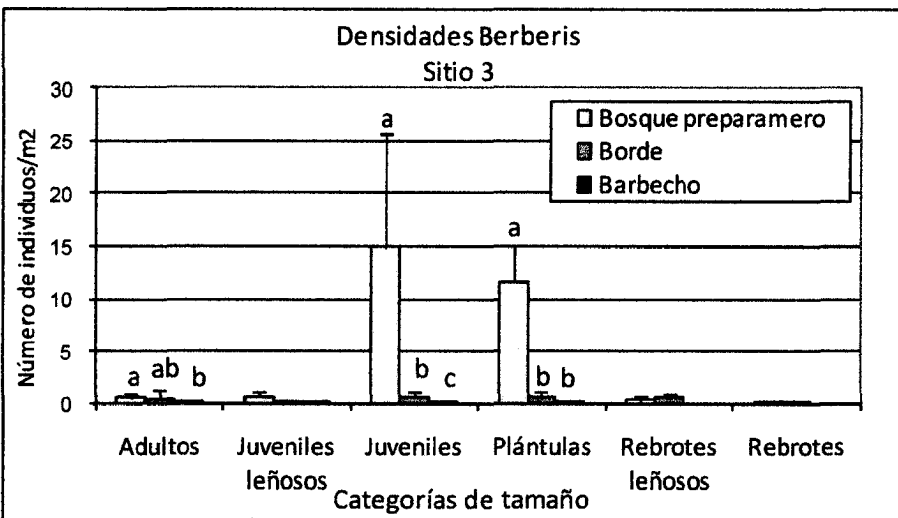
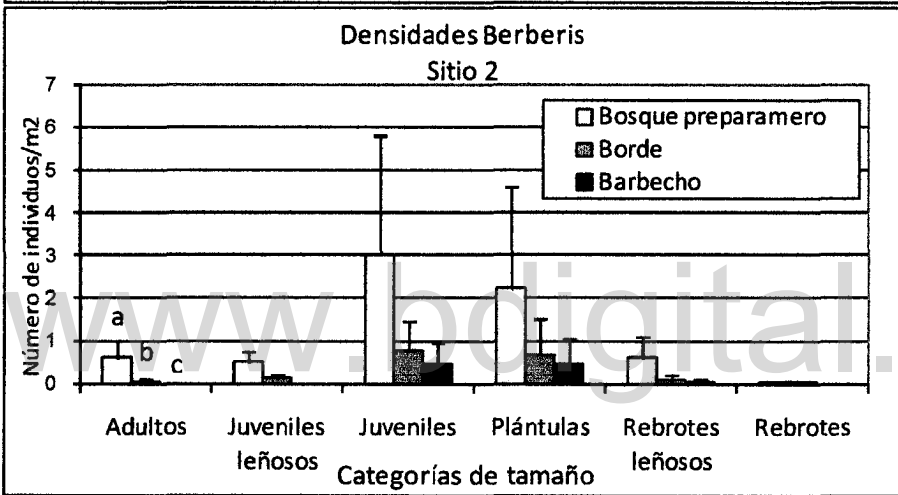
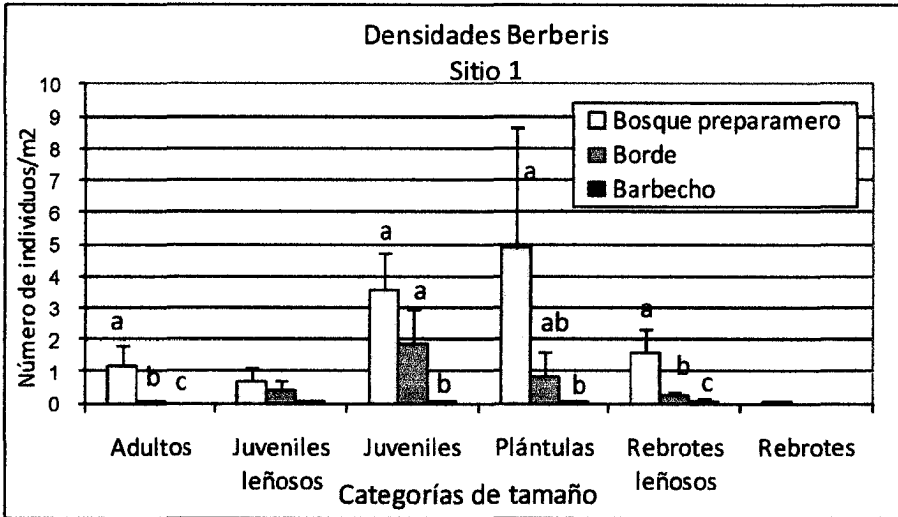
Figura 5. Densidades promedio totales de *Berberis discolor* (ind/m²) por categoría de tamaño en cada ambiente evaluado (Bosque preparamero, borde y sucesión o zona en descanso agrícola). Diferencias encontradas con el análisis de varianza con permutaciones, Permanova y la prueba post hoc. La letra i indica la existencia de interacción entre el factor ambiente y el sitio para dicha categoría. $\alpha=0.05$.

En general se observa que las densidades de *B. discolor* para todas las clases de tamaño (excepto los rebrotos) tienden a ser más altas en el bosque paramero, luego en los bordes y menores en las parcelas en sucesión. Las densidades de adultos, juveniles, plántulas y rebrotos leñosos mostraron una interacción significativa entre el ambiente y los sitios, es decir que los patrones de variación de las densidades fueron diferentes entre el bosque preparamero, el borde y la sucesión dependiendo del sitio en el que se muestrearon.

Las densidades de juveniles leñosos de *B. discolor* presentaron diferencias significativas entre ambientes ($p(\text{Perm})=0,002$) pero sin interacción con los sitios, registrando mayores densidades en el bosque preparamero que en la sucesión ($p(\text{Perm})=0,032$).

Las densidades de rebrotos no presentaron diferencias significativas entre ambientes ni sitios.

Análisis parcial



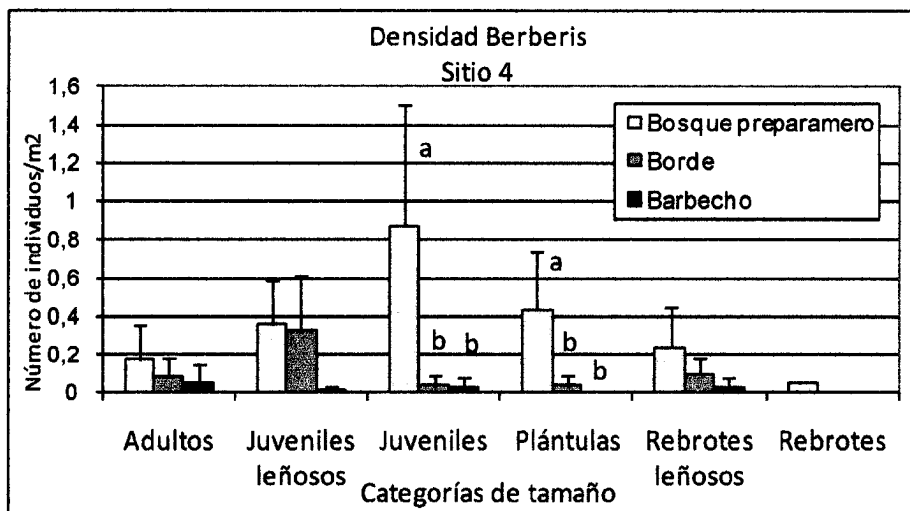


Figura 6. Densidades (ind/m²) de *B. discolor* en los 3 ambientes evaluados para cada sitio. Análisis post-hoc (parcial) de Permanova con $\alpha=0,05$. Las letras indican las diferencias estadísticamente significativas.

Los gráficos muestran que en todos los sitios los adultos de *B. discolor* presentaron mayores densidades en el bosque preparamero, disminuyendo hacia los bordes y registrando el menor número de individuos en la sucesión. En cuanto a las plántulas y juveniles, fueron las categorías de desarrollo con mayores densidades y en el sitio 1 no se presentaron diferencias significativas entre el bosque preparamero y el borde, mientras que en los sitios 3 y 4 las densidades fueron mayores en el bosque preparamero frente al borde y la sucesión. Con respecto a la categoría de rebrotos leñosos, se registraron mayores densidades en el bosque preparamero, luego en el borde y las menores en la sucesión en el sitio 1, en los demás sitios el análisis parcial no indicó diferencias, debido a la alta variabilidad entre replicas.

2.3.1.2. Densidades de *Vallea stipularis* L.f

Análisis global

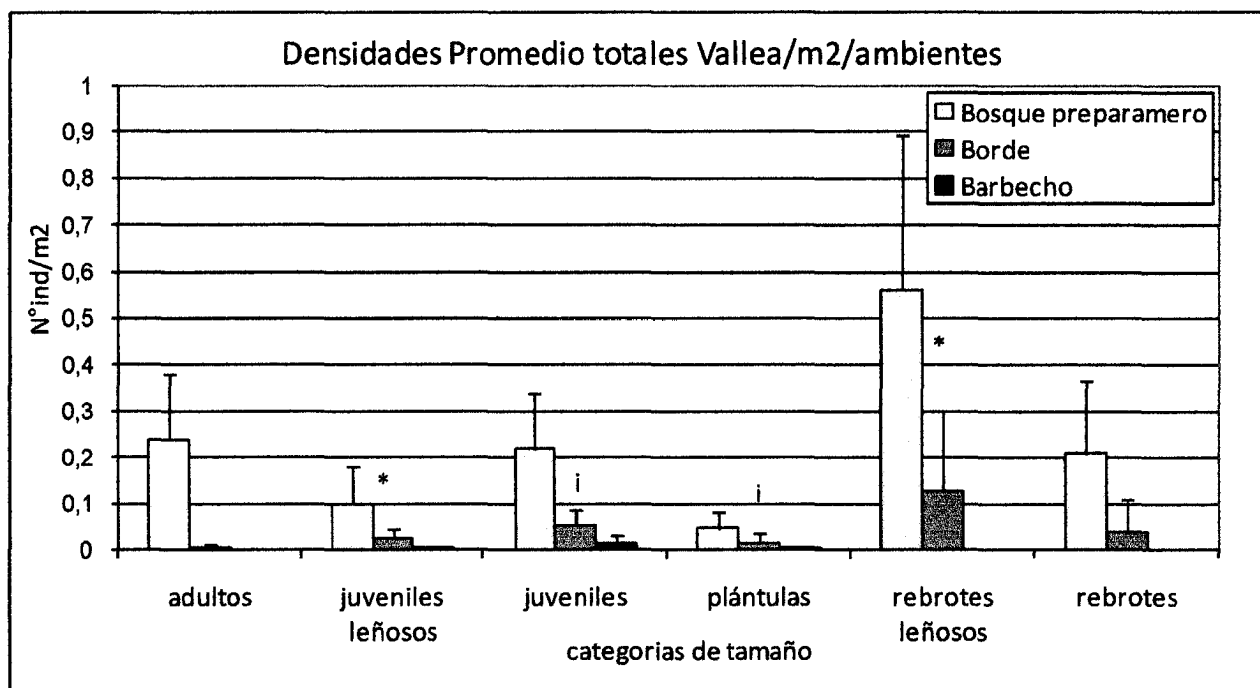


Figura 7. Densidades promedio totales de *Vallea stipularis*(ind/m²) por categoría de tamaño en cada ambiente evaluado (bosque preparamero, borde y sucesión). (*) Diferencias encontradas con el Permanova global. (i) Interacción entre ambientes y sitios. Significancia para $\alpha=0.05$.

Las densidades de adultos de *Vallea stipularis* no presentaron diferencias estadísticamente significativas ni entre ambientes ni entre sitios, debido a la alta variabilidad observada entre réplicas. En cuanto a los juveniles leñosos, éstos presentaron diferencias significativas para los ambientes ($P(\text{Perm})=0,031$) pero las bajas densidades muestrales no permitieron realizar la prueba parcial para diferenciar entre ambientes. Las categorías más tempranas de desarrollo (plántulas y juveniles) registraron una interacción entre ambientes y sitios, sin embargo en el caso de las plántulas, las bajas densidades muestrales no permitieron discriminar entre ambientes en el análisis estadístico parcial. Con respecto a las categorías vegetativas, las densidades de rebotes leñosos fueron diferentes significativamente para los sitios ($P(\text{Perm})=0,031$) pero no entre situaciones y los rebotes no presentaron diferencias significativas en sus densidades entre ambientes ni entre sitios.

Análisis parcial

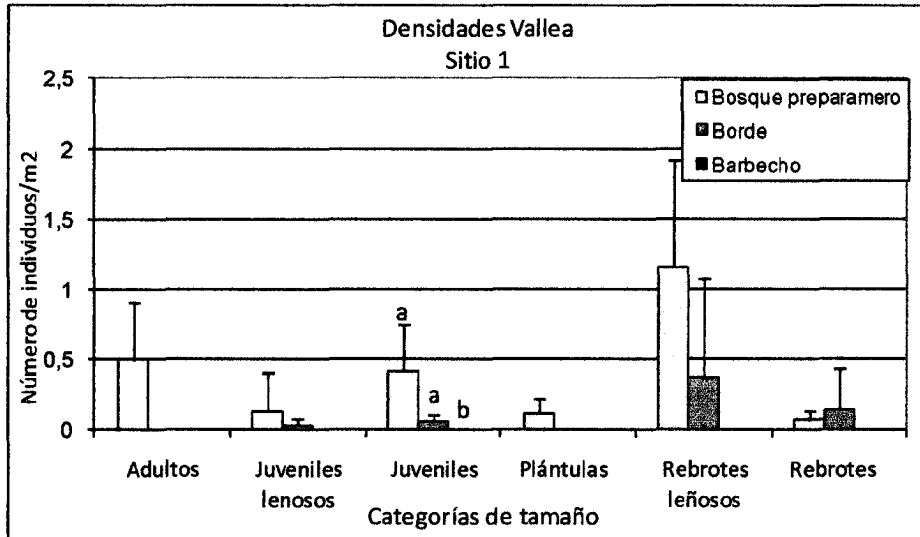


Figura 8. Densidades (ind/m²) de juveniles de *Vallea stipularis* en los 3 ambientes evaluados para el sitio 1. Análisis post-hoc (parcial) de Permanova con $\alpha=0,05$. Las letras indican las diferencias estadísticamente significativas.

En el sitio 1 las densidades de juveniles de *Valleastipularis* en el bosque preparamero y el borde fueron mayores que en la sucesión. En los sitios 2, 3 y 4 no se encontraron diferencias significativas en las densidades de juveniles entre ambientes.

2.3.1.3. Densidades de *Chaetolepis lindeniana* (Naudin) Triana

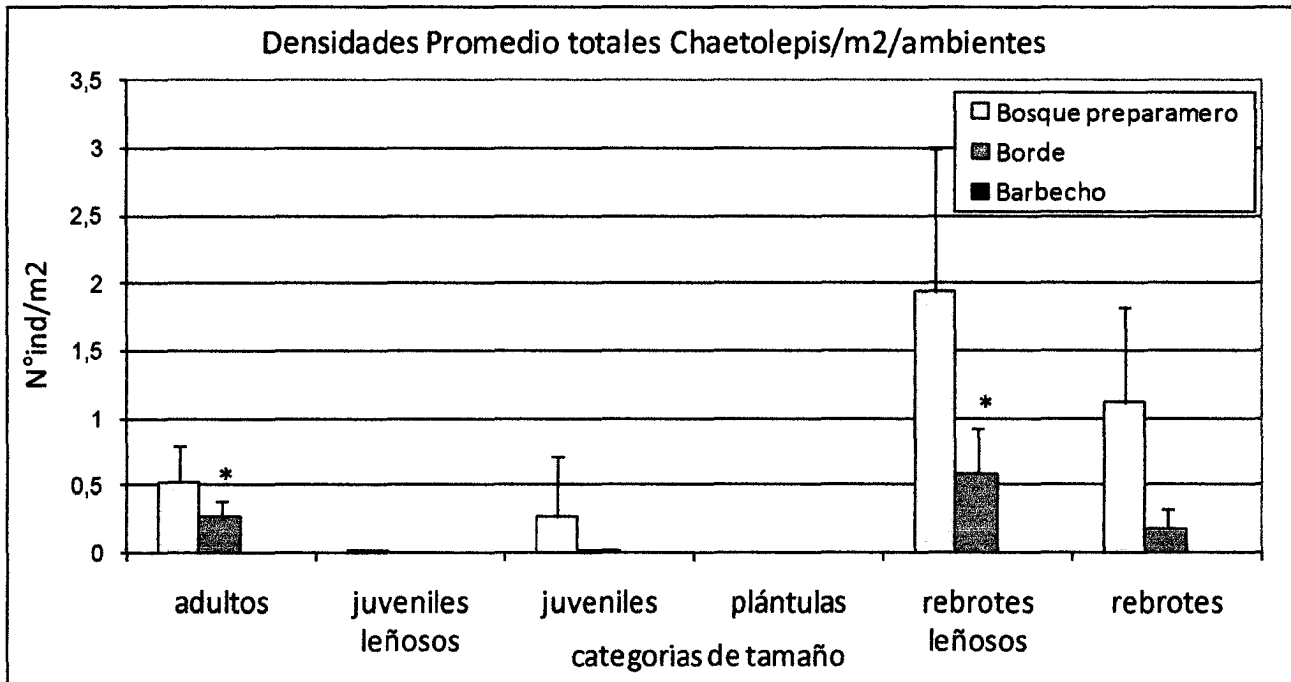


Figura 9. Densidades promedio totales de *Chaetolepis lindeniana* (ind/m²) por categoría de tamaño en cada ambiente evaluado (bosque preparamero, borde y sucesión). (*) Diferencias encontradas con el Permanova global. Significancia para $\alpha=0.05$.

Para las poblaciones de *C.lindeniana* se presentaron diferencias significativas en el número de adultos en los sitios ($P(\text{Perm})=0,013$) pero no entre las situaciones. Las categorías de tamaños menores de juveniles leñosos y juveniles fueron muy bajas en el bosque preparamero y ausentes en el borde y en la sucesión por lo que no fue posible realizar el análisis estadístico. No se encontraron plántulas en ninguno de los sitios.

En cuanto a las categorías vegetativas, fueron las de mayores densidades frente a las demás categorías, indicando valores más altos en el bosque preparamero y presentando diferencias significativas en las densidades de rebrotos leñosos entre ambientes ($P(\text{Perm})=0,018$), pero por la alta variabilidad entre muestras no fue posible realizar el análisis parcial, mientras que las densidades de los rebrotos no presentaron diferencias significativas entre ambientes ni entre sitios.

Ninguna de las categorías de desarrollo de *C.lindeniana* se encontró en la zona en descanso agrícola o sucesión.

2.4. DISCUSIÓN DE RESULTADOS

Casi todos los análisis demográficos asumen desde el comienzo que una gran parte de la variabilidad individual en la sobrevivencia y fecundidad se debe a la edad. De esta manera, los individuos son divididos en categorías de edad o tamaño y los valores específicos de sobrevivencia y fecundidad son estimados de acuerdo a la misma (Vandermeer, 1978).

Para la categorización de las 3 especies leñosas estudiadas en el presente trabajo, se tuvieron en cuenta la altura y el diámetro basal de cada individuo, determinando con ello diferentes clases de tamaños. En este estudio no se desarrolló una evaluación de la dinámica de la población a lo largo del tiempo, sino un muestreo puntual que reflejó una estructura de la densidad de cada población en ese momento. Para definir la condición de desarrollo de cada individuo, se seleccionó el grado de lignificación como el principal rasgo de la edad infiriendo un mayor tiempo de desarrollo de la planta para la formación de estructuras más gruesas y firmes.

Los resultados sobre las densidades y estructuras de tamaño de las poblaciones de *Berberis discolor* Turcz., *Vallea stipularis* L.f. y *Chaetolepis lindeniana* (Naudin) Triana, indicaron que las tres especies se presentan en mayores densidades al interior del bosque preparamero, mostrando también, algunas variaciones entre los patrones de abundancia de las diferentes categorías de tamaño en cada ambiente. Así, las categorías tempranas (plántulas, juveniles y juveniles leñosos) de *B. discolor* registraron las mayores densidades en los tres ambientes, seguidas por las de *V. stipularis* (con excepción de las plántulas que fueron menos abundantes frente a las demás categorías) y una ausencia total de plántulas y juveniles leñosos en *C. lindeniana*. Cabe anotar, que a pesar de esta ausencia, el número de juveniles de *C. lindeniana* en el bosque preparamero fue mayor que de *V. stipularis*, sin embargo la ausencia de plántulas y bajas densidades de juveniles leñosos podrían estar reflejando una fuerte barrera bien sea, previa a la dispersión de sus semillas o posterior a ella. Este aspecto es importante de estudiar, ya que los individuos maduros de *C. lindeniana* tienen una producción masiva de flores, frutos y semillas (Vareschi 1970), lo cual genera un gran esfuerzo para la planta, que al parecer no esta siendo reflejado en el crecimiento de la población gracias a una mayor producción de plántulas. Esta relación entre la enorme producción de semillas y la escasez de plántulas y árboles jóvenes, es sugerida por Crawley (1992) como una evidencia de la intensa mortalidad de semillas, siendo la depredación de semillas una de las causas más estudiada para dicha mortalidad. Holl & Lulow (1997) anotan que la depredación

por parte de insectos se da sobre las semillas más pequeñas. Esto no ha sido comprobado para *C.lindeniana*, pero puede ser un punto de partida para evaluar las posibles barreras que están limitando los procesos de germinación y persistencia de los propágulos en esta especie. La identificación de estas categorías tempranas de desarrollo de *C.lindeniana* fue un trabajo que requirió de mucho detalle en la observación, debido a que los individuos jóvenes son similares a los propágulos vegetativos jóvenes o ramets, que provienen de la planta madre, por lo cual para diferenciar un individuo de propagación sexual de uno de propagación vegetativa debía hacerse todo el seguimiento del tallo, que puede alcanzar longitudes extensas, lo que en ocasiones dificulta la ubicación de su origen. Además, al no observar ejemplares con cotiledones, se presume que de existir, deben caerse muy rápidamente o ser extremadamente pequeños, teniendo en cuenta que *C.lindeniana* es un arbusto micrófilo (Vareschi 1970, Ely & Torres 2003). *C.lindeniana* registró altas densidades de adultos similares a las de *B.discolor* en el bosque preparamero y un poco mayores en los bordes. Sin embargo, las plantas adultas de *V.stipularis* disminuyen con respecto a las de *B.discolor*, lo cual podría estar explicando la poca presencia de plántulas y juveniles leñosos de *V.stipularis*, debido posiblemente a la disminución de suficientes fuentes de propágulos al interior del bosque preparamero y a su ausencia en los bordes. De manera similar, las poblaciones de *Chaetolepis lindeniana*, registraron una estructura poblacional con edades tempranas poco representativas, presentando una ausencia de plántulas y juveniles leñosos tanto al interior del bosque preparamero, como en los bordes y en la sucesión y bajas densidades de juveniles en el bosque, único ambiente en donde se registraron. Este patrón demográfico en las poblaciones de *V.stipularis* y *C.lindeniana* motivan, como se anotaba en párrafos anteriores, a un estudio más detallado sobre las barreras que pueden estar limitando la germinación y establecimiento de sus etapas tempranas. Se hace necesario definir si existen barreras en la fase de predispersión, como la ausencia de fuentes de propágulos, de polinizadores, de animales dispersores o muerte de semillas, como lo reporta Dulhoste *et al.* (2011) en poblaciones de *V.stipularis* ubicadas a partir de los 3400 msnm, en las que tanto la floración como la fructificación disminuyen notablemente llegando a producir muy pocos frutos viables y con muchas semillas vanas, o barreras postdispersión como predación de semillas, matrices de vegetación competitiva, remoción del banco de semillas por disturbios o corta longevidad de las semillas y germinación impedida, entre otras (Vargas *et al.* 2007). Asimismo, es posible que una variable ambiental pueda estar ejerciendo

efectos estresantes en todas o sólo en una etapa del ciclo de vida de las especies (Azócar & Rada 2006), como lo encontraron Rada *et al.* (2011) para *Polylepis sericea*, especie leñosa del bosque paramero en Venezuela, donde las bajas radiaciones incidentes que alcanzan el sustrato bajo el dosel, pueden estar limitando los procesos fotosintéticos y el consecuente crecimiento de las plántulas y juveniles de la especie en ese ambiente, mientras que los rebrotes son favorecidos por el dosel interno, donde presentaron mayores abundancias. Cabe anotar que esto puede variar de acuerdo a la especie, por lo cual debería evaluarse la respuesta de las leñosas del bosque paramero a diferentes rangos de radiación incidente, manteniendo condiciones favorables de humedad y temperatura. Por su parte, las altas densidades de juveniles leñosos y adultos de *B. discolor* en el ambiente de bosque paramero, con proporciones similares entre las dos categorías, podría estar reflejando una activa dinámica del crecimiento de los juveniles leñosos hacia la etapa de madurez reproductiva y de una persistencia favorable de los adultos en este ambiente.

En cuanto a las categorías vegetativas, las mayores densidades de rebrotes y rebrotes leñosos al interior del bosque paramero y en el borde, las registró *C. lindeniana*, lo que puede estar indicando un mayor éxito reproductivo de esta especie a partir de la propagación vegetativa, aunque solamente en estos ambientes donde existe un dosel más o menos denso. Las categorías vegetativas de *C. lindeniana*, provienen de organismos clonales, en los que un individuo parental o genet, se ramifica y despliega sus partes alrededor suyo a medida que va creciendo; de esta forma explora el ambiente alrededor (Begon *et al.* 1995). Gracias al soporte de la planta madre, los ramets jóvenes tienen menos mortalidad que las plántulas y juveniles (Alpandino 2011). Este tipo de reproducción no genera tanto costo como la reproducción sexual (Alpandino 2011) y es altamente adaptativa ya que las plantas integradas estructuralmente en unidades clonales son capaces de transportar recursos para mantener la parte clonal que sufre de estrés, pocos recursos o pérdidas debido a la herbivoría o a patógenos. Se observa, además, que este compromiso también es efectivo para colonizar ambientes más extremos, ya que *C. lindeniana* es la especie que logra más altitud entre *B. discolor* y *V. stipularis*, creciendo por encima de los 3500msnm y la única representante de la familia botánica Melastomataceae que alcanza el superpáramo (Ely & Torres 2003). De manera similar, los rebrotes leñosos, son las formas de crecimiento que presentaron mayores densidades en *V. stipularis*, superando ampliamente a las demás categorías en el interior

del bosque preparamero y también en el borde, aún cuando los rebrotes jóvenes presentaron densidades similares a los juveniles, lo que estaría permitiendo que los árboles que han sido cortados generen de nuevo brotes adventicios al sufrir daño. Vargas *et al.* (2007) y Dulhoste *et al.* (2011) coinciden en que la forma de crecimiento de *V.stipularis* y su alta capacidad para emitir rebrotes aéreos y subterráneos le facilita una adecuada respuesta a una lesión o corte y le permite buscar sitios para emerger a través del bosque preparamero, favoreciendo una buena reproducción asexual. Esto mantendría a la población en menor riesgo de detener su incremento a partir de la madurez reproductiva que estos rebrotes leñosos logren alcanzar. La propagación vegetativa ha sido reportada para otras leñosas del páramo y del bosque paramero en Venezuela, como el arbusto *Vaccinium meridionale* (Ericaceae) (Cáceres & Rada 2011) y el árbol *Polylepis sericea* (Rosaceae) (Rada *et al.* 2011), como una posible estrategia para sobrevivir largos períodos en condiciones extremas, cuando el reclutamiento es limitado, especialmente, en áreas bajo dosel para *P.sericea*, en donde la baja radiación solar no parece ser limitante para los propágulos vegetativos, posiblemente debido a la conexión con el adulto, que le suministra los asimilados necesarios para su desarrollo. Así, la regeneración vegetativa pareciera formar parte importante en la dinámica de reproducción de estas poblaciones de leñosas del bosque preparamero, frente a las demás categorías.

En las zonas de borde se pudieron observar tendencias regenerativas de algunas categorías de tamaño desde el bosque preparamero hacia las áreas abiertas. Así, las densidades de los juveniles leñosos de *B.discolor* en las áreas de borde de todos los sitios y de las plántulas y juveniles en los bordes del sitio 1 no presentaron diferencias significativas con las densidades presentes en el bosque preparamero, así como los juveniles de *V.stipularis* en el mismo sitio. Además, aunque no fue posible establecer las diferencias entre ambientes con la prueba estadística, individuos juveniles leñosos de *V.stipularis*, fueron registrados en los bordes, tanto bajo adultos conespecíficos, como bajo adultos de *C.lindeniana*, entre otras especies (obs.pers). Estos resultados podrían estar evidenciando potenciales cualidades presentes en los bordes de los bosque preparamero, que los identificarían como sitios aptos para el establecimiento de las etapas tempranas de *B.discolor* y *V.stipularis*, así como la formación de un borde de avance hacia la regeneración de la matriz de referencia en las áreas perturbadas, siendo común encontrar, en el caso de *C.lindeniana*, varios individuos jóvenes de diferentes especies bajo su dosel, lo cual sugiere

un valor agregado de los adultos de esta especie como árboles nodriza, desplegando este borde de avance, gracias a la diversificación de especies.

En cuanto a las especies arbóreas y arbustivas del bosque preparamero presentes en las zonas en sucesión, los únicos registros de las etapas tempranas, pertenecen a juveniles y plántulas de *B.discolor* en bajas densidades ($0,15\pm 0,144$ ind/m² y $0,137\pm 0,164$ ind/m² respectivamente) y muy pocos juveniles de *V.stipularis* ($0,015\pm 0,014$ ind/m²). En cuanto a las categorías de mayor desarrollo, se encontraron adultos de *B.discolor* en muy bajas densidades ($0,018\pm 0,026$ ind/m²), mientras que los juveniles leñosos, adultos y rebrotes leñosos de *V.stipularis* y *C.lindeniana* estuvieron ausentes en este ambiente. Estos resultados contrastan con lo encontrado por Dulhoste *et al.* (2011) en los valles de los ríos Santo Domingo y Motatán, así como en las zonas de Gavidia y La Culata en la Cordillera de Mérida, Venezuela, en donde los adultos de *V.stipularis* se encontraron como individuos aislados entre zonas de producción agrícola y por Vargas *et al.* (2007) en Colombia, en donde *V.stipularis* sobresalió como uno de los pocos árboles que cumplen el paso de matorral al bosque joven en los ambientes más secos. También, González *et al.* (2011) encontraron la especie tanto en las áreas control del páramo, como en las zonas límite bosque-páramo en Venezuela. Esto estaría indicando la alta probabilidad que tienen los adultos de *V.stipularis* para desarrollarse en condiciones de alta radiación, altas temperaturas y bajas humedades presentes en áreas abiertas, gracias a algunos rasgos de vida de esta especie, como por ejemplo, los propios de árboles caducifolios (obs.pers.), reportado también por Dulhoste *et al.* (2011), para los meses más secos, diciembre y febrero, en los que la especie pierde su follaje, apareciendo de nuevo a principios de marzo. Esta estrategia en la que varias especies dejan caer sus hojas es una respuesta al estrés hídrico durante la estación seca (Swift & Anderson 1989). Esta defoliación disminuye las demandas de recursos en época seca, en contraste con otros árboles y arbustos de alta montaña, que tienen menores áreas foliares para este mismo fin, pero no las pierden. *V.stipularis* también posee estípulas que pueden prestar protección a las yemas axilares en desarrollo o realizar el proceso de fotosíntesis en estos períodos de estrés hídrico. En general, *V.stipularis* pareciera un árbol bastante adaptado a las condiciones extremas de las áreas perturbadas, sin embargo, su ausencia en las áreas en sucesión, adyacentes al bosque preparamero, podría estar evidenciando la deficiencia en la colonización y persistencia de los propágulos en estos ambientes o la baja resiliencia de la especie al disturbio. Por lo anterior, se

haría necesario un estudio experimental que permita determinar la sobrevivencia tanto de las semillas y juveniles de *V.stipularis* en estas áreas, como de los rebrotes y rebrotes leñosos, evaluando su posible potencialidad de alcanzar la madurez reproductiva, así como una valoración más detallada de la presión antrópica sobre esta especie que se ejerce en la actualidad sobre esta especie. En cambio, hubo una mayoría de plántulas, juveniles y adultos del frailejón *Espeletia schultzei*, especie propia del páramo, así como de juveniles leñosos y adultos del arbusto *Hypericum laricifolium*, también dominante en zonas de mayor altitud. Estos resultados son similares a los de González *et al.* (2011) en los bosques preparameros del sector La Arenosa en Venezuela, en donde se encontró una ausencia total de juveniles de la especie leñosa propia del bosque *Myrcianthes myrsinoides* en las áreas perturbadas, así como de la mayoría de especies del bosque. En contraste, encontraron una alta abundancia de juveniles y adultos de las especies leñosas de páramo y del límite con el bosque, como *Hesperomeles ferruginea*, *Hesperomeles obtusifolia* y *Myrsine dependens* en las parcelas en sucesión. De esta forma, los bosques de páramo también presentan un cambio muy marcado en la estructura de abundancias de las especies leñosas debido a la intervención agrícola, especialmente en la categoría de juveniles en la zona del límite, al ser reemplazados por las especies de páramo. Este fenómeno de “paramización” también ha sido reportado para los bosques altoandinos de la Cordillera Oriental Colombiana, donde algunos parches de bosque tuvieron extracción intensiva de madera y leña, evidenciada en la ausencia de árboles altos en el interior (con más de 10 m) y en el borde (con más de 8 m) (Montenegro & Vargas 2008), alterando el patrón de regeneración del bosque y generando doseles de bajo porte, que los autores señalan, con una baja capacidad de amortiguar los gradientes de humedad y temperatura generados por la acción del sol y el viento, que se hizo evidente además de, en las condiciones ambientales, en la presencia de individuos propios de páramo, especialmente en los bordes de estos parches, lo cual puede limitar la colonización de las especies del bosque. Igualmente, Cortés-S *et al.* (2004) en su estudio sobre la transformación del paisaje en varios páramos de la misma Cordillera, encontraron que la paramización ha generado una transformación del 3% de bosques andinos a la condición de subpáramo, después de la tala y extracción de los árboles de mayor porte, ya sea para leña, madera, carbón o para la obtención de cortezas tánicas destinadas a la curtiembre (como ocurre con el género *Weinmannia* o encenillo). Al eliminar, posteriormente, el resto de arbustos, propiciar quemas para iniciar los cultivos de papa y

finalmente abandonar el terreno para pastoreo o recuperación, estos terrenos son colonizados por hierbas y gramíneas y luego pueden ser invadidos por especies de páramo como gramíneas del género *Calamagrostis* o arbustos del género *Hypericum*, así como rosetas de *Espeletiopsis corymbosa* (Bonpl.) Cuatrec. y *Espeletia argentea* Bonpl. En los bosques preparameros del Páramo de Gavidia, se observó que varios individuos jóvenes lograron establecerse bajo la cobertura de las especies de páramo *Espeletia schultzii* y *Baccharis prunifolia*, remanentes en la sucesión (obs.pers.), a pesar de que su cobertura no es densa, como la que se encuentra al interior del bosque. En este sentido, las plantas adultas aisladas presentes en las áreas perturbadas, podría ser utilizadas como niñeras para las etapas tempranas de las especies leñosas del bosque preparamero, ya que podrían mejorar el microclima bajo su dosel y por ende estimular la regeneración y sobrevivencia de las especies nativas, como se ha reportado para los árboles aislados presentes en pastizales de alta montaña (Castro *et al.* 2004, Holl *et al.* 2000).

En cuanto a los adultos de *B. discolor* encontrados en la sucesión (sitios 3 y 4), fueron arbustos que quedaron en pie después de que la vegetación del bosque preparamero fuera removida, mientras que los rebrotes leñosos de esta especie, encontrados en la sucesión (sitios 1, 2 y 4), provenientes probablemente de árboles que fueron cortados durante el arado del terreno y que fueron capaces de rebrotar adventiciamente, podrían estar confirmando la importante resiliencia de esta especie ante el disturbio y su capacidad de reproducirse tanto sexual como asexualmente en condiciones a plena exposición, reportado también por Vargas *et al.* (2007) al señalar su alta capacidad de rebrotar y una amplia tolerancia a la luz, ya que fue encontrado tanto bajo luz directa como bajo sombra. Tanto las plantas adultas, como los rebrotes leñosos que alcancen mayores alturas, podrían ser parte de núcleos de regeneración en este ambiente, como lo registraron Vargas *et al.* (2007) a 3300 msnm en la Cordillera Oriental Colombiana, en donde los individuos de esta especie crecieron aislados o en parches más o menos pequeños junto con otros individuos de la misma especie y asociados con individuos de *Baccharis prunifolia*, *Cestrum buxifolia* y *Vaccinium floribundum*, especies que también se encuentran en los bosques preparameros del Páramo de Gavidia.

CAPÍTULO 3. CARACTERÍSTICAS MICROCLIMÁTICAS EN EL BOSQUE PREPARAMERO Y EN ÁREAS ADYACENTES EN SUCESIÓN SECUNDARIA

3.1. INTRODUCCIÓN

En este capítulo se presenta una caracterización microclimática de algunas zonas con diferente grado de cobertura tanto al interior del bosque preparamero del Páramo de Gavidia, como en el área en sucesión tardía adyacente a este ecosistema. Esta caracterización fue generada a partir de los registros de la radiación incidente y la humedad y la temperatura del suelo a 5cm de profundidad, buscando con ello, establecer una posible relación entre el microambiente y la dinámica de regeneración de las especies arbóreas y arbustivas características del bosque preparamero en cada zona estudiada.

Con esta caracterización general se busca cumplir también, con el objetivo de reconstruir una imagen de algunas de las condiciones abióticas que deberían ser restauradas para acelerar el proceso de establecimiento de estas poblaciones según lo propuesto desde la restauración ecológica.

3.2. EL CLIMA Y LAS PLANTAS EN LA ALTA MONTAÑA TROPICAL

El clima de la alta montaña tropical muestra variaciones estacionales en las precipitaciones y en la cobertura de nubes, así como en la temperatura diaria promedio, registrándose temperaturas máximas más altas en el día y temperaturas mínimas más bajas en la noche, especialmente durante los períodos secos (Sarmiento 1986, Smith & Young 1987). Paralelamente, Sarmiento (1986) anota que para muchas áreas de la alta montaña tropical, se ha encontrado que los patrones de orientación influyen en que las laderas situadas hacia el este generalmente tengan un mesoclima diferente al de las laderas adyacentes orientadas hacia el oeste, resultado de la gran cobertura de nubes y niebla en la tarde, influenciada por las condiciones particulares de la circulación del aire en las montañas tropicales, por lo cual las laderas orientadas al este reciben más insolación (Smith & Young 1987, Azócar & Rada 2006). Estas diferencias en la orientación de las laderas son importantes factores ecológicos en estos ecosistemas, debido a que las subsecuentes diferencias en la temperatura y en la humedad son generalmente reflejadas en la estructura y composición de las comunidades bióticas así como en el uso de la tierra (Azócar

&Monasterio 1980, Sarmiento 1986). Asimismo, los vientos, aunque generalmente moderados, también pueden tener efectos importantes sobre el crecimiento y la forma de las plantas, como por ejemplo, los vientos alisios que, con constante direccionalidad, pueden crear distintos microclimas sobre las laderas de barlovento y sotavento (Smith 1981 citado en Smith & Young 1987), favoreciendo el desarrollo de poblaciones vegetales adaptadas a las condiciones de cada vertiente.

Se observa entonces, que los factores ambientales y climáticos considerados como filtros altamente significativos para el mantenimiento y la sobrevivencia de la vida en la alta montaña tropical, son la radiación y la temperatura y humedad del suelo a lo largo del día (Sarmiento 1986).

3.3. LA VEGETACIÓN Y EL CLIMA EN EL ECOSISTEMA ANDINO VENEZOLANO

En el cinturón de la alta montaña Venezolana, los factores ambientales son los característicos de los hábitats de la alta montaña tropical, con bajas temperaturas promedio que prevalecen todo el año y amplias oscilaciones diarias (Monasterio 1980).

Sin embargo en las áreas abiertas, con ausencia de un dosel arbóreo, las temperaturas máximas y las radiaciones incidentes son mayores y presentan mayores fluctuaciones que dentro de los bosques de páramo (Sarmiento 1986, Puentes 2010, Rada *et al.* 2011). Para el Páramo de Gavidia se han reportado máximos de radiación durante la época seca de $28\text{MJ}\cdot\text{m}^2\cdot\text{día}^{-1}$, con máximos instantáneos de $1200\text{W}\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$, similares a los de otras zonas de la alta montaña tropical en Venezuela (Sarmiento & Llambí 2011). Durante esta estación, los períodos de insolación son más prolongados debido a la baja nubosidad durante el día, por lo cual, la disponibilidad de agua en el suelo disminuye, pudiéndose detectar períodos de déficit hídrico en los meses de enero, febrero y marzo (Azócar 1974, citada en Azócar & Rada 2006).

Así, la sequía estacional y los altos niveles de radiación se han anotado entre los limitantes ambientales o presiones adaptativas más importantes para las plantas de la alta montaña Venezolana (Sarmiento & Llambí 2011).

Sin embargo, estas condiciones ambientales limitantes pueden ser modificadas por la formación de doseles que reducen la temperatura, la luz y la evapotranspiración bajo su cobertura, generando también un aumento en la humedad del suelo (Gómez-Aparicio *et al.* 2004, Vargas *et al.* 2007, Rada

et al. 2011). Debido a ello, muchas especies leñosas se regeneran naturalmente solo bajo la sombra del dosel arbóreo. Esta dependencia de la sombra para su establecimiento puede crear una retroalimentación positiva, ya que las formaciones arbóreas y arbustivas proveen sombra, con lo cual se favorece el crecimiento de la vegetación leñosa manteniendo de esta forma el bosque (Bader *et al.* 2007, Puentes 2010).

En los bosques preparameros del Páramo de Gavidia, no se han realizado estudios previos en donde se evalúen las condiciones microclimáticas entre los ambientes al interior de esta formación vegetal y las áreas adyacentes en sucesión secundaria. Con el presente trabajo, se presenta una comparación de las condiciones microclimáticas entre los tres ambientes contrastantes, incluyendo el borde entre el bosque y la sucesión, en la que los registros de radiación solar incidente y humedad y temperatura del suelo (a 5 cm de profundidad) pueden permitir la identificación de los cambios que ocurren bajo el dosel del bosque preparamero y las áreas expuestas, generando información relevante para la definición de las posibles barreras que están influyendo sobre el establecimiento de las especies arbóreas y arbustivas en las áreas perturbadas.

3.4. METODOLOGÍA

Se midieron algunas características microclimáticas que pudieran ser importantes para el establecimiento de las plantas, como son la radiación incidente, la humedad y la temperatura del suelo. Para ello se ubicaron 5 estaciones microclimáticas con dataloggers HOBO® (Estación 4 canales H21-002) en uno de los sitios de estudio (Los Yaques 2, con orientación suroeste) distribuidas así: (1) bajo el dosel del bosque preparamero, (2) en un claro dentro del bosque preparamero, (3) en el área en sucesión con exposición total, (4) bajo un arbusto (*Baccharis prunifolia*) en la sucesión y (5) bajo un individuo adulto (con inflorescencia) del frailejón *Espeletia schultzii*. Este último se seleccionó por formar un pequeño refugio potencial dentro del área en sucesión bajo el cual se encontraron establecidas algunas plántulas y juveniles de varias especies como *Berberis discolor*, *Vallea stipularis*, *Cestrum buxifolium* y algunas herbáceas, en especial, de la familia Asteraceae.



Foto 7. Estaciones microclimáticas ubicadas en el sitio 4 (Los Yaques 2) para medir la radiación incidente (W/m^2), la humedad (m^3/m^3) y temperatura del suelo ($^{\circ}C$) entre 5 ambientes con diferente grado de perturbación: (1) Bajo dosel del bosque preparamero, (2) En un claro del bosque preparamero, (3) En el área en sucesión secundaria con exposición total; (4) Bajo un arbusto que en pie (*Baccharis prunifolia*), (5) Bajo el dosel de un adulto de *Espeletia schultzei*.

Los datos microclimáticos fueron evaluados durante los meses de julio a septiembre del año 2010, período que pertenece a la época húmeda, ya que debido a razones logísticas no fue posible realizar la evaluación durante la época seca cuando las condiciones son más extremas.

Para la medición de la radiación incidente (W/m^2 y $MJ \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$) se usaron radiómetros S-LIB-M003 Solar Radiation Sensor (Silicon Pyranometer) que se colocaron a nivel del suelo en todos los ambientes.

Para medir la humedad del suelo (m^3/m^3) se insertaron sensores de humedad o TDR's S-SMC-M005 SMC Soil Moisture Smart Sensor/ -0.401 to $2.574 m^3/m^3$ (full scale) a 5 centímetros de profundidad, ubicados verticalmente quedando totalmente cubierta la sonda longitudinal. El sensor de humedad del suelo mide la constante dieléctrica del suelo con la que se puede determinar su contenido volumétrico de agua. La constante dieléctrica del agua es mucho más alta

que la del aire y los minerales del suelo, lo que la hace una medida sensible del contenido de agua (Manual Onset Computer Corporation, co N°11426-C).

Para medir la temperatura del suelo (°C) se introdujo verticalmente a 5 centímetros de profundidad del suelo un sensor L-TMA-M002 LCD Ext. Temp Probe.

El datalogger fue programado para registrar las mediciones de los sensores cada 10 minutos.

Se graficaron los máximos, mínimos y promedios diarios de cada variable microclimática (con excepción de la radiación en donde el valor mínimo no varía) en una curva a lo largo de julio, agosto y septiembre de 2010, así como los promedios mensuales de este período de medición.

Para la radiación solar acumulada se multiplicó cada medida puntual de potencia (W/m^2) por 600 segundos obteniendo una medida de energía ($J/s \cdot m^2$) para los intervalos de 10 minutos, completando cada período de 1 hora con la sumatoria de estas 6 medidas puntuales. Para tener la medida de la radiación total del día, tomada desde las 7:00 de la mañana a las 6:00 de la tarde se acumularon las sumatorias por hora. Finalmente se dividió el resultado de $J \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$ entre 1000000 para transformarlo a $MJ \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$.



Foto 8. Datalogger HOBO® ubicado bajo el dosel del bosque preparamero. El radiómetro fue ubicado en la superficie, perpendicular a los rayos solares incidentes y los sensores de humedad y temperatura del suelo se introdujeron verticalmente 5cm bajo el sustrato. Estas medidas se registraron en cada uno de los 5 ambientes.

3.5. RESULTADOS

3.5.1. RADIACIÓN SOLAR

3.5.1.1. Radiación solar diaria

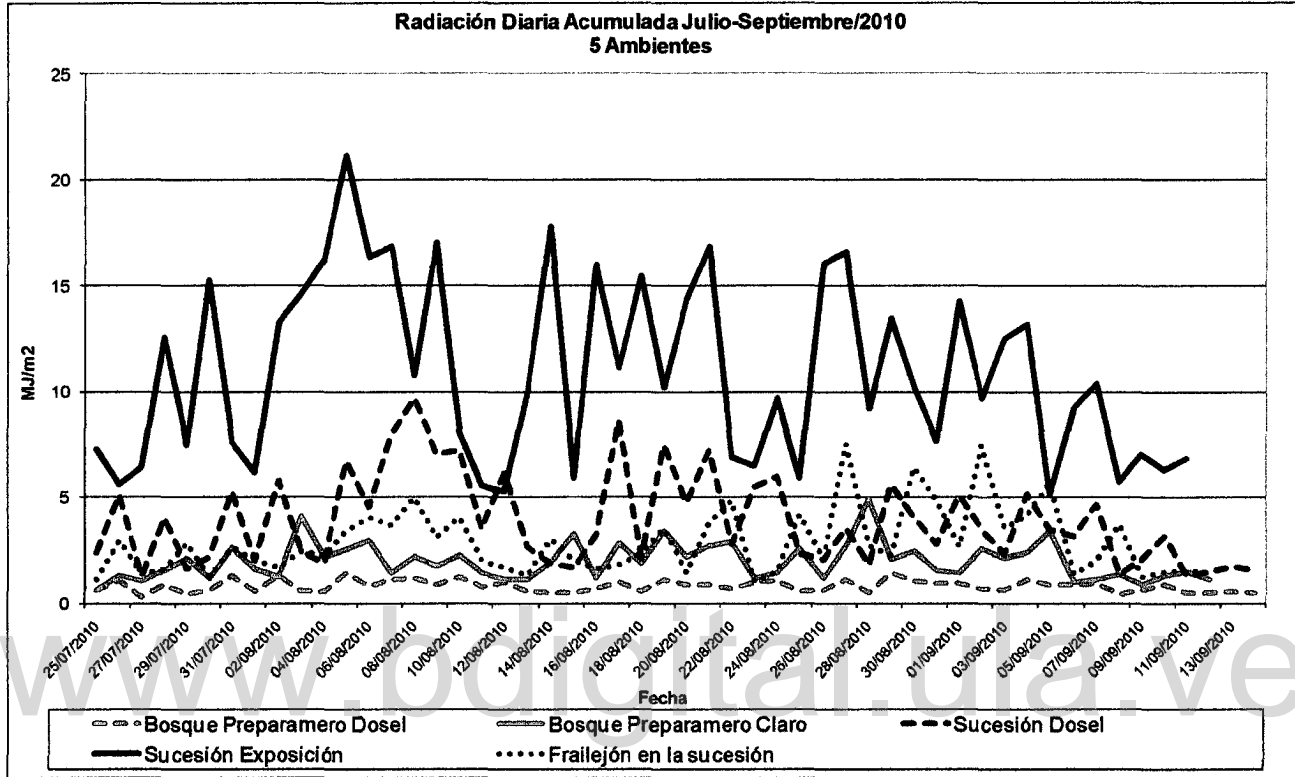


Figura 10. Radiación solar diaria acumulada ($\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$) de julio a septiembre de 2010 en los 5 ambientes evaluados: (1) bajo el dosel del bosque preparamero, (2) en un claro del bosque preparamero, (3) bajo el dosel de un arbusto en pie en la sucesión, (4) a plena exposición en la sucesión y (5) bajo un frailejón establecido en la sucesión. La medida de potencia de 1W equivale a 1J/s de energía.

Las mayores radiaciones diarias acumuladas se registraron en el área en sucesión secundaria con un máximo puntual de $21,13 \text{ MJ/m}^2\cdot\text{día}$, seguidas por valores intermedios en las radiaciones registradas bajo el arbusto remanente en el mismo ambiente de la sucesión y bajo el frailejón con máximos de $9,70 \text{ MJ/m}^2\cdot\text{día}$ y $7,53 \text{ MJ/m}^2\cdot\text{día}$, respectivamente. Los valores en el interior del bosque preparamero son los más bajos frente a los otros 3 ambientes, con máximos puntuales de $4,91 \text{ MJ/m}^2\cdot\text{día}$ en el claro y de $1,46 \text{ MJ/m}^2\cdot\text{día}$ bajo el dosel. Es notable la amplia diferencia entre la radiación bajo el dosel del bosque preparamero y a plena exposición con un valor de aproximadamente $20 \text{ MJ/m}^2\cdot\text{día}$. Asimismo, se observa menos oscilación entre los valores diarios bajo el dosel del bosque preparamero que en los demás ambientes donde la variación a lo largo

del período evaluado es evidente (Figura 10).

3.5.1.2. Radiación solar máxima

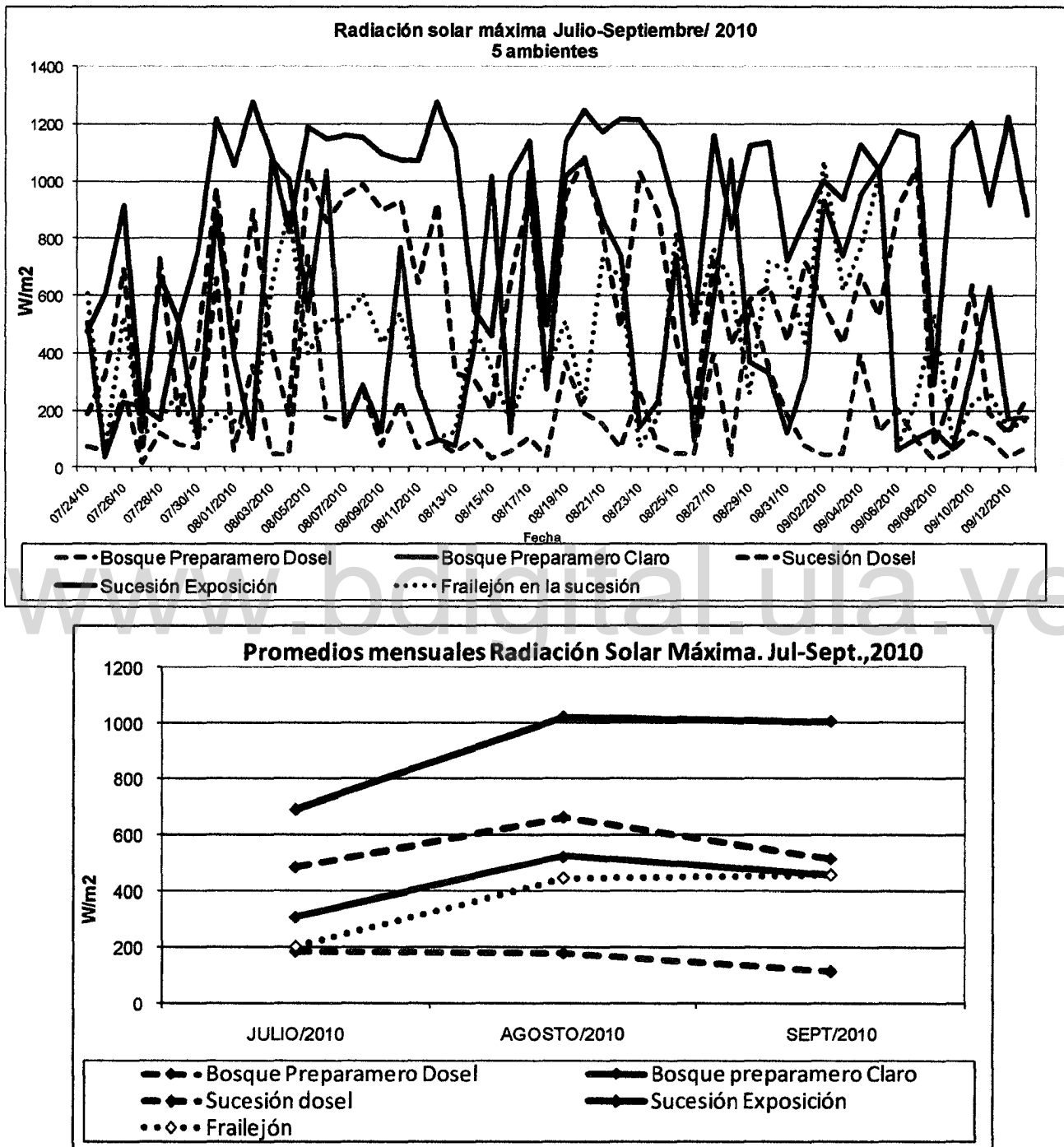
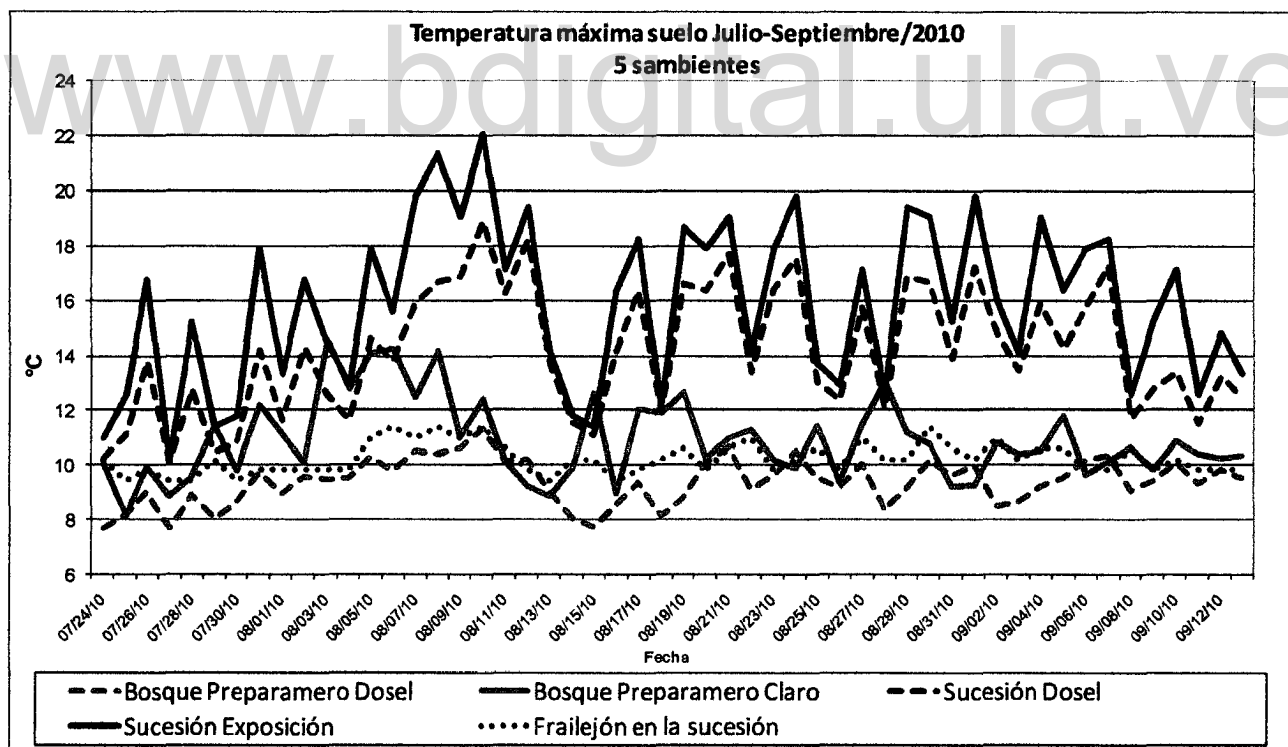


Figura 11. Radiación solar máxima (W/m^2) diaria y mensual en el período de julio a septiembre de 2010 para los 5 ambientes evaluados: (1) bajo el dosel del bosque preparamero, (2) en un claro del bosque preparamero, (3) bajo el dosel de un arbusto en pie en la sucesión, (4) a plena exposición en la sucesión y (5) bajo un frailejón establecido en la sucesión.

Las mayores radiaciones solares máximas diarias se registraron en la sucesión a plena exposición y bajo el arbusto en la sucesión con máximos puntuales de 1276,9 W/m² y de 1228,1 W/m² respectivamente. Sin embargo la radiación máxima promedio mensual en la exposición total sobrepasa considerablemente los valores bajo el arbusto en la sucesión, con un valor máximo de 1022,0 W/m² (±239,72) en el mes de agosto, mientras bajo el arbusto el valor fue de 664,2 W/m² (±290,49) en el mismo mes. Asimismo es notable la amplia diferencia con la radiación bajo el dosel del bosque preparamero, donde se registran los menores valores de radiación máxima con máximas promedio mensuales que apenas llegan a 176,6 W/m² (±169,60) en agosto. Los valores intermedios de radiación máxima se registraron en el claro del bosque preparamero con 523,4 W/m² (±378,72) y bajo el frailejón con 444,8 W/m² (±236,54) (Figura 11).

3.5.2. TEMPERATURA DEL SUELO (5CM DE PROFUNDIDAD)

3.5.2.1. Temperatura máxima



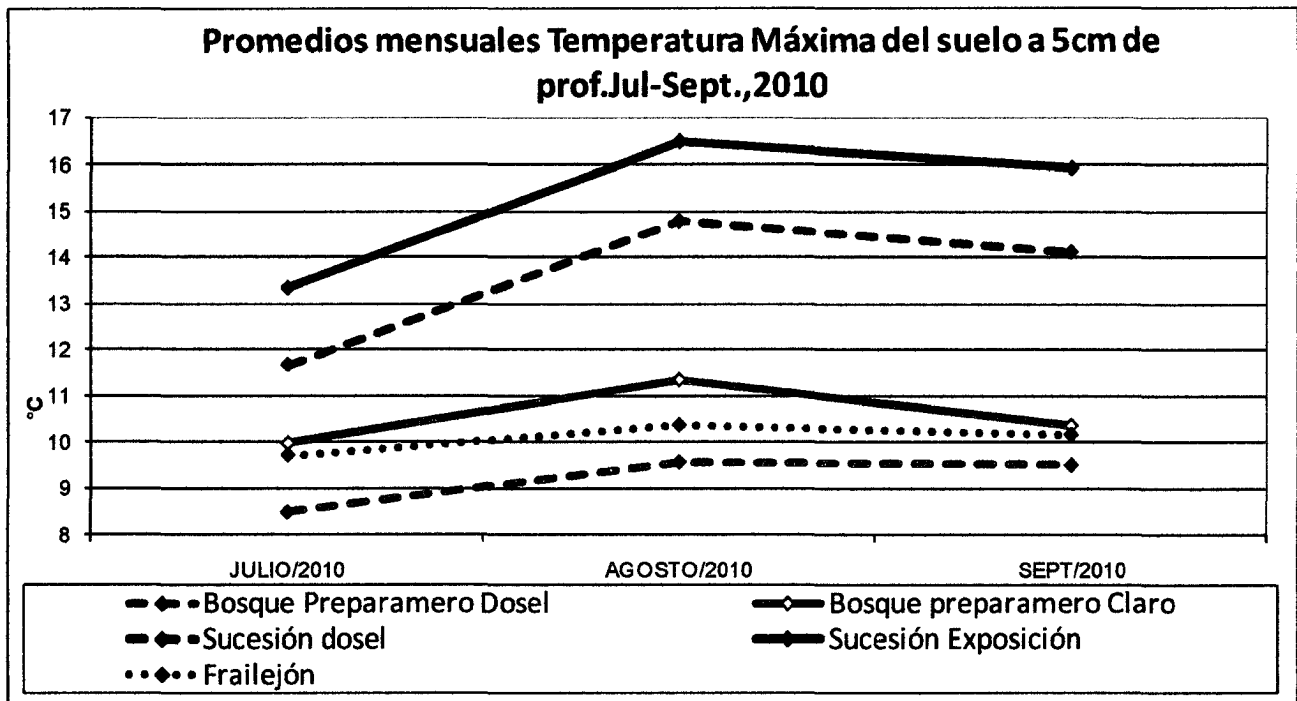


Figura 12. Temperatura máxima del suelo (°C) a 5 cm de profundidad. Curvas diaria y mensual en el período de julio a septiembre de 2010 para los 5 ambientes evaluados: (1) bajo el dosel del bosque preparamero, (2) en un claro del bosque preparamero, (3) bajo el dosel de un arbusto en pie en la sucesión, (4) a plena exposición en la sucesión y (5) bajo un frailejón establecido en la sucesión. Registrada a 5 cm de profundidad (-5cm)

Las mayores temperaturas máximas del suelo diarias y mensuales entre julio y septiembre de 2010 (Figura 12) se registraron en la sucesión a la exposición y bajo el arbusto remanente en la sucesión con 16,4°C ($\pm 3,01$) y 14,8°C ($\pm 2,27$) respectivamente en el mes de agosto. Valores intermedios se presentaron en el claro del bosque preparamero con un máximo de 11,3°C ($\pm 1,64$) también en agosto, disminuyendo a 10,3°C ($\pm 0,60$) bajo el frailejón y 9,5°C ($\pm 1,27$) bajo el dosel del bosque preparamero donde se registró el menor valor de temperatura máxima bajo la superficie.

3.5.2.2. Temperatura mínima

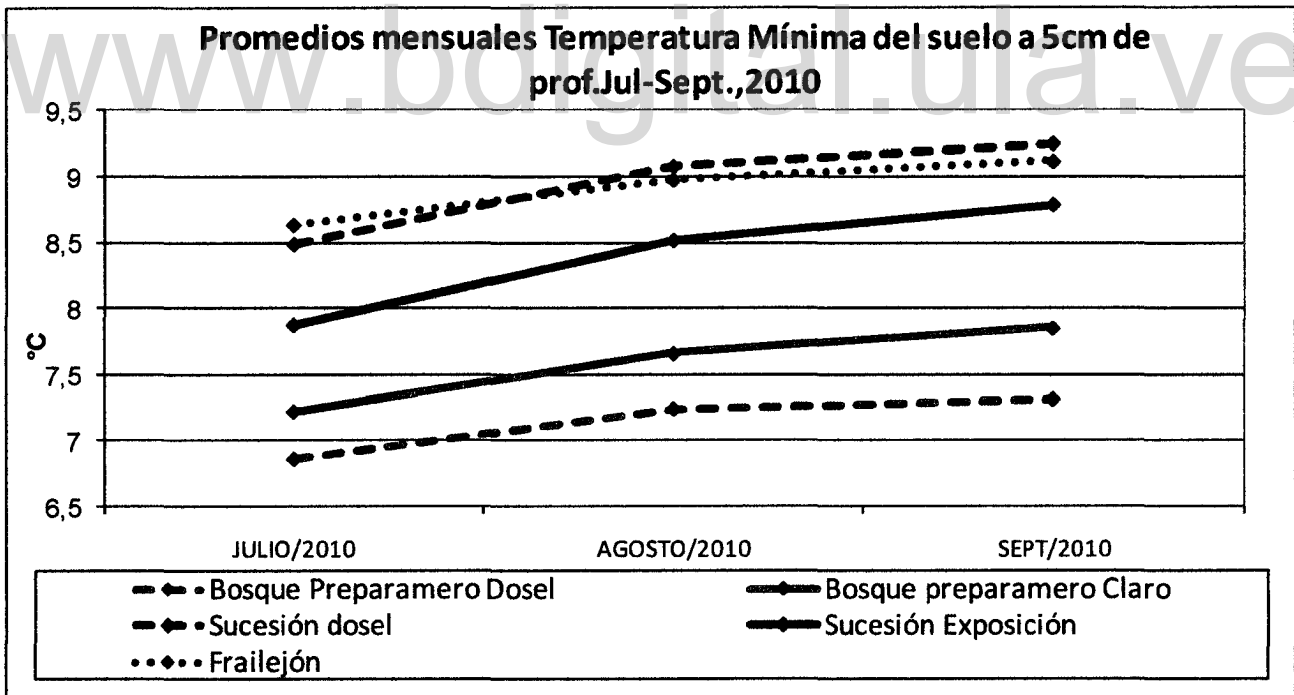
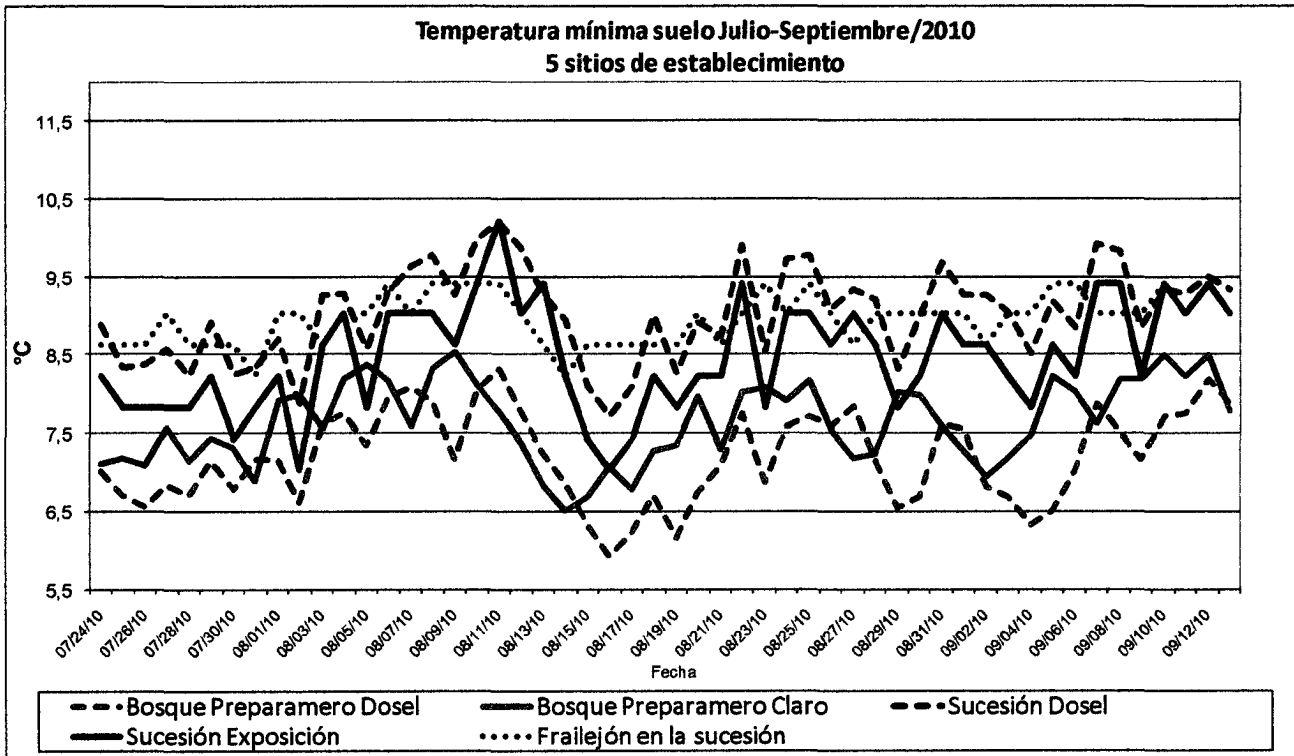
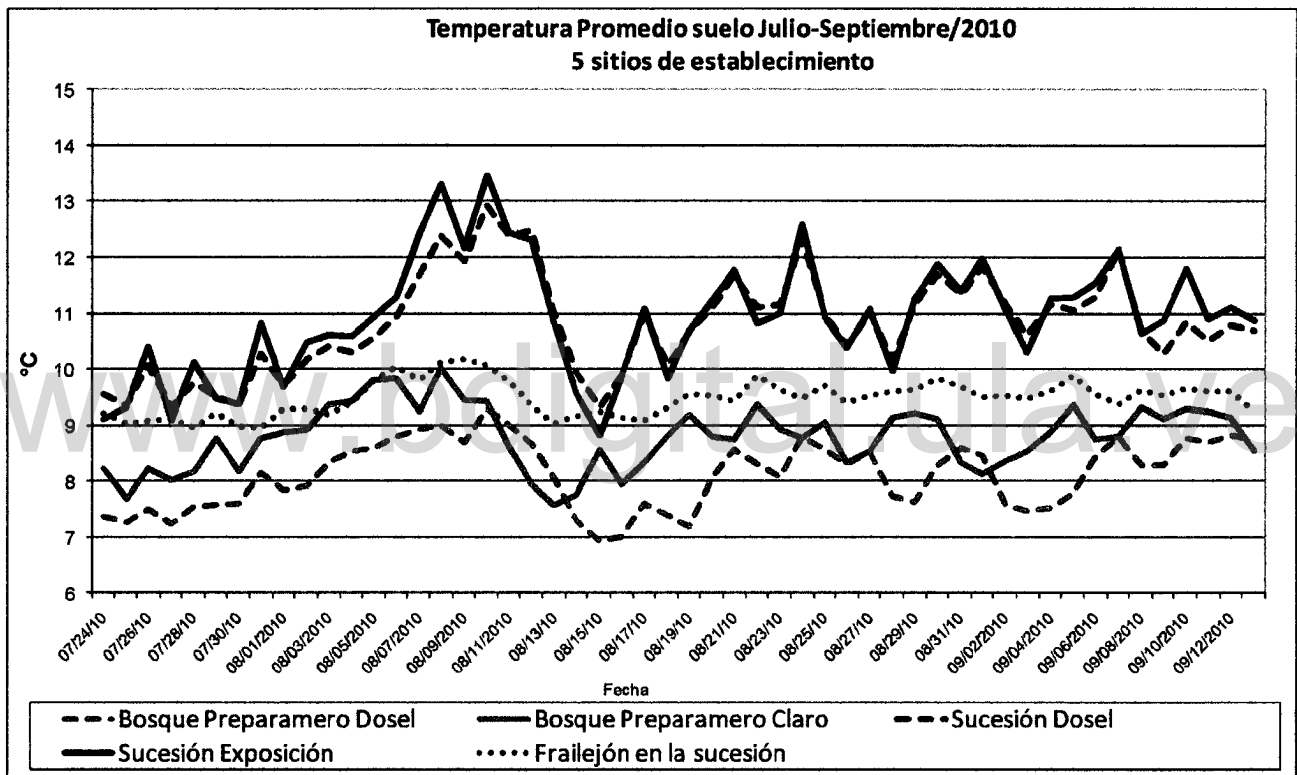


Figura 13. Temperatura mínima del suelo (°C) a 5 cm de profundidad. Curvas diaria y mensual en el período de julio a septiembre de 2010 para los 5 ambientes evaluados: (1) bajo el dosel del bosque preparamero, (2) en un claro del bosque preparamero, (3) bajo el dosel de un arbusto en pie en la sucesión, (4) a plena exposición en la sucesión y (5) bajo un frailejón establecido en la sucesión. Registrada a 5 cm de profundidad (-5cm)

Las mayores temperaturas mínimas del suelo a 5 cm de profundidad se registraron bajo los pequeños doseles del arbusto y el frailejón situados en la sucesión con un valor de 9,0°C ($\pm 0,66$) y 8,9°C ($\pm 0,31$) respectivamente, en el mes de agosto. En la sucesión en exposición total se registraron valores intermedios con 8,5°C ($\pm 0,75$) en el mismo mes. Los menores valores de temperatura mínima se observaron al interior del bosque preparamero con 7,6°C ($\pm 0,53$) en el claro y 7,2°C ($\pm 0,63$) bajo el dosel en el mes de agosto (Figura 13).

3.5.2.3. Temperatura promedio



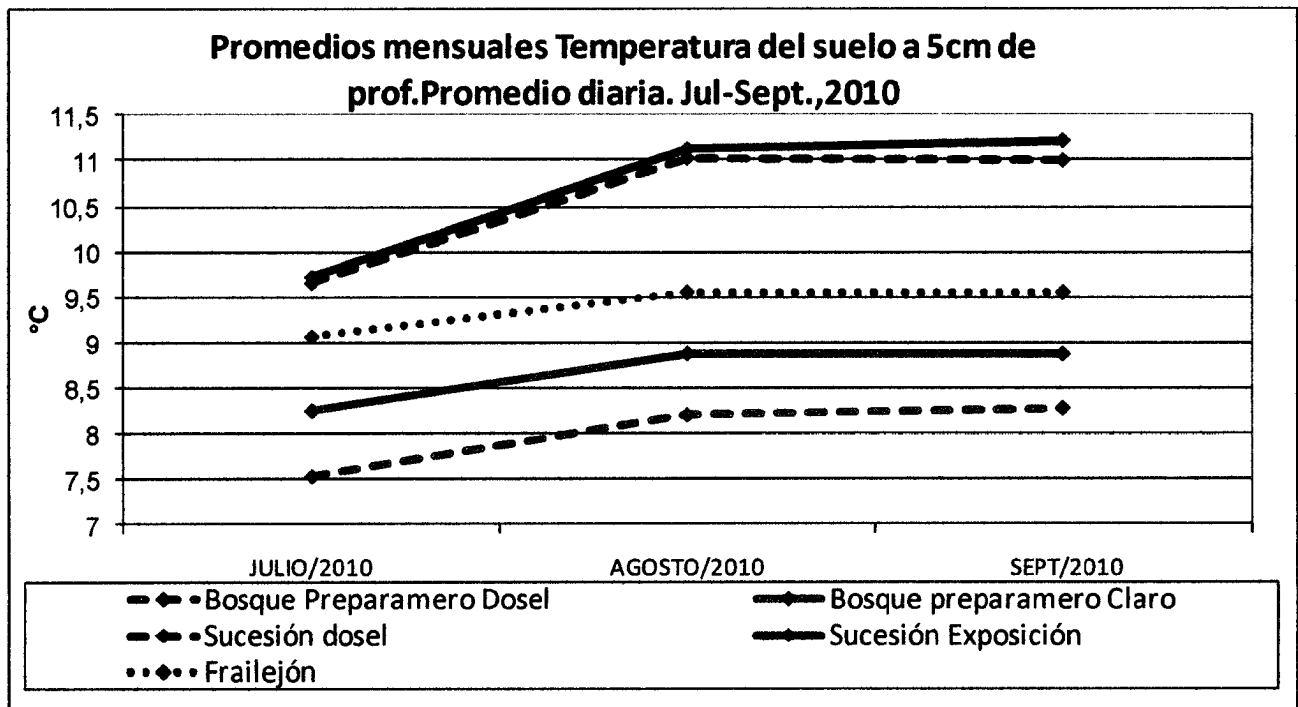


Figura 14. Temperatura promedio del suelo (°C) a 5 cm de profundidad. Curvas diaria y mensual en el período de julio a septiembre de 2010 para los 5 ambientes evaluados: (1) bajo el doseled del bosque preparamero, (2) en un claro del bosque preparamero, (3) bajo el doseled de un arbusto en pie en la sucesión, (4) a plena exposición en la sucesión y (5) bajo un frailejón establecido en la sucesión. Registrada a 5 cm de profundidad (-5cm)

Los mayores valores de la temperatura promedio del suelo a 5 cm de profundidad fueron registrados en el ambiente de la sucesión con 11,1°C ($\pm 1,09$) en la exposición y 11,0°C ($\pm 0,90$) bajo el arbusto. Los valores intermedios se registraron bajo el frailejón con 9,5°C ($\pm 0,31$). Finalmente las menores temperaturas promedio se encontraron en los suelos del claro del bosque preparamero con 8,8°C ($\pm 0,60$) y bajo el doseled del bosque preparamero con 8,2°C ($\pm 0,62$). Todos estos registros son del mes de agosto (Figura 14).

3.5.3. CONTENIDO DE HUMEDAD DEL SUELO (-5CM)

3.5.3.1. Contenido de humedad máxima

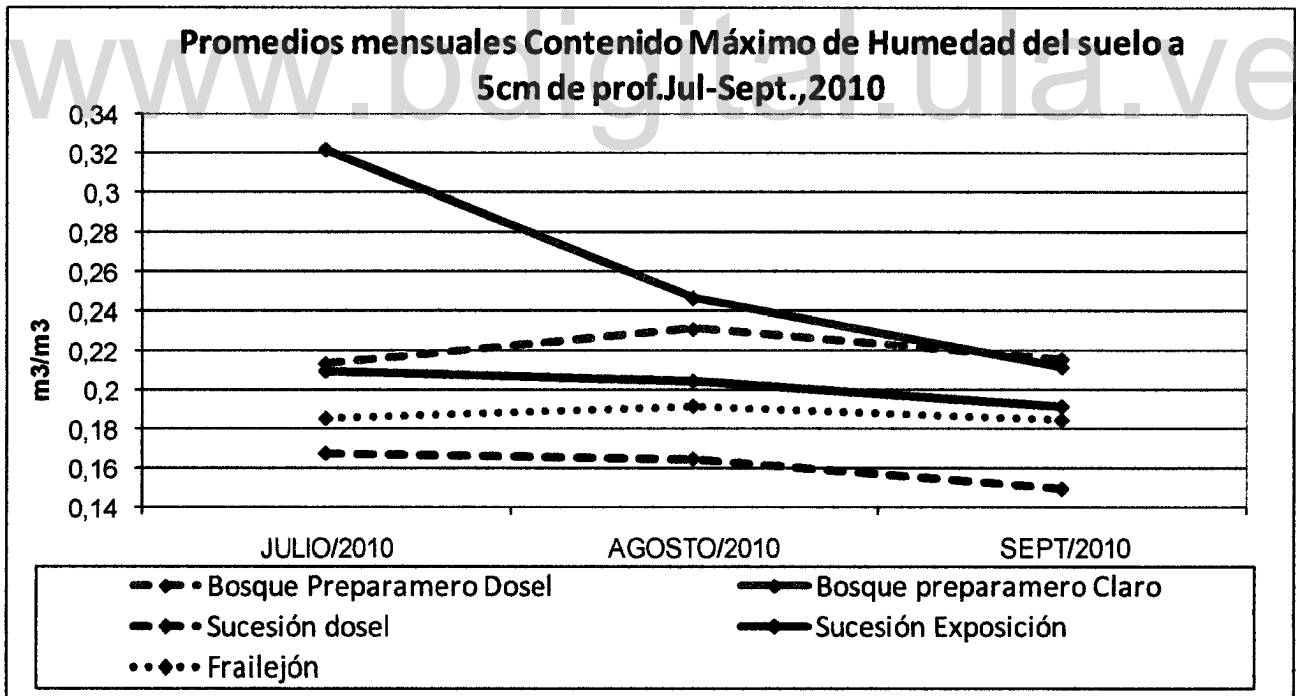
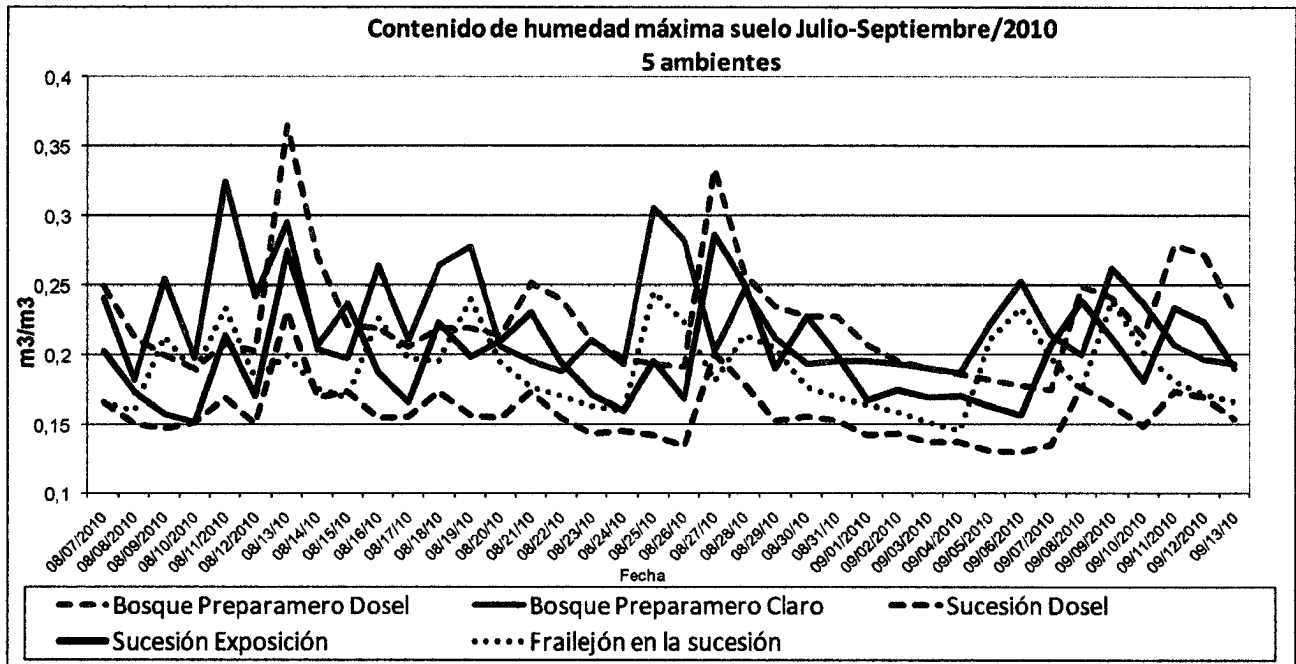
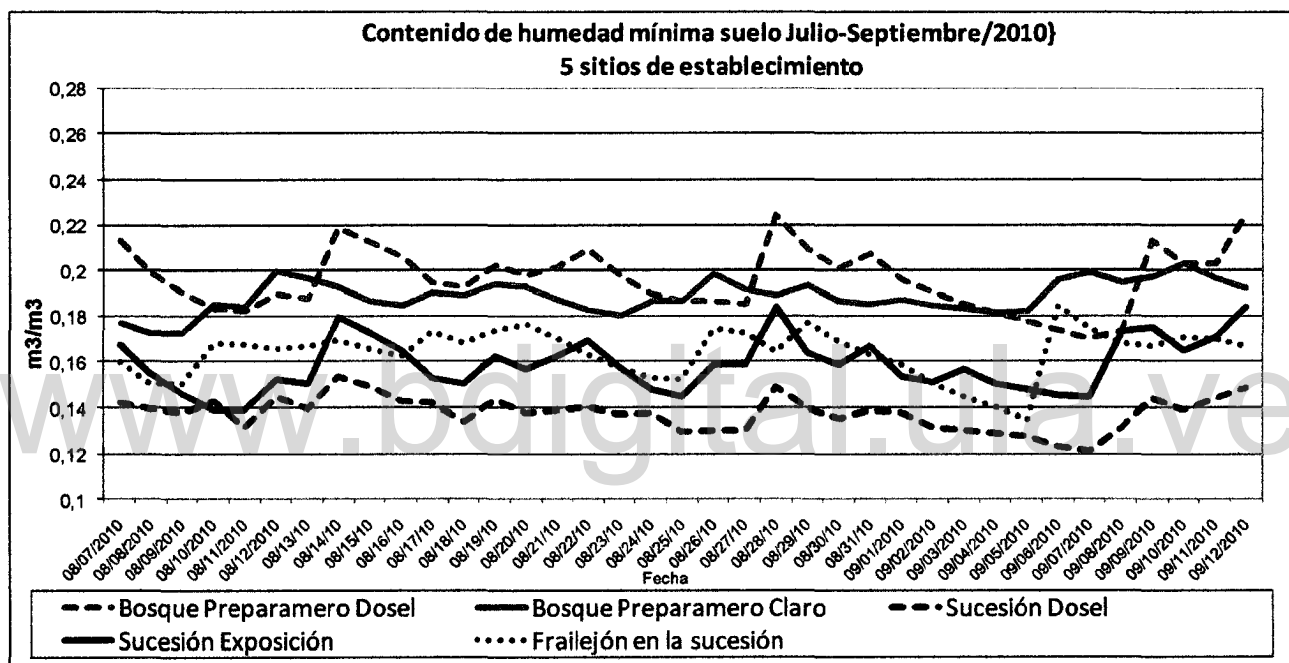


Figura 15. Humedad máxima del suelo (m^3/m^3) a 5 cm de profundidad. Curvas diaria y mensual en el período de julio a septiembre de 2010 para los 5 ambientes evaluados: (1) bajo el dosel del bosque preparamero, (2) en un claro del bosque preparamero, (3) bajo el dosel de un arbusto en pie en la sucesión, (4) a plena exposición en la sucesión y (5) bajo un frailejón establecido en la sucesión. Registrada a 5 cm de profundidad (-5cm)

Los mayores valores de humedad máxima del suelo a 5 cm de profundidad se registraron al interior del bosque preparamero con un valor de $0,24 \text{ m}^3/\text{m}^3 (\pm 0,05)$ en el claro y de $0,23 \text{ m}^3/\text{m}^3 (\pm 0,03)$ bajo el dosel en el mes de agosto. Los valores intermedios se registraron en la exposición de la sucesión con un promedio de $0,20 \text{ m}^3/\text{m}^3 (\pm 0,03)$ y en el suelo bajo el frailejón con $0,19 \text{ m}^3/\text{m}^3 (\pm 0,02)$. El menor valor de humedad máxima se registró bajo el arbusto en la sucesión con $0,16 \text{ m}^3/\text{m}^3 (\pm 0,02)$ en el mismo mes (Figura 15).

3.5.3.2. Contenido de humedad mínima



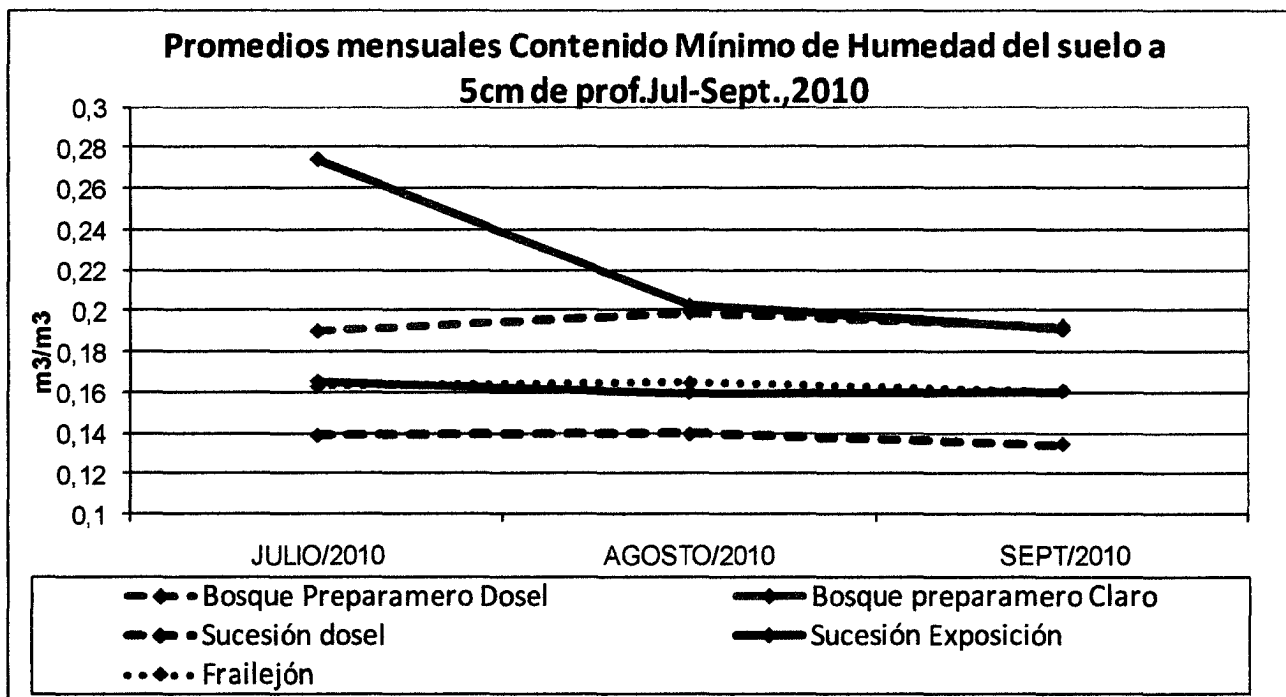


Figura 16. Humedad mínima del suelo (m^3/m^3) a 5 cm de profundidad. Curvas diaria y mensual en el período de julio a septiembre de 2010 para los 5 ambientes evaluados: (1)bajo el dosel del bosque preparamero, (2)en un claro del bosque preparamero, (3)bajo el dosel de un arbusto en pie en la sucesión, (4)a plena exposición en la sucesión y (5)bajo un frailejón establecido en la sucesión. Registrada a 5 cm de profundidad (-5cm)

Los menores contenidos mínimos de humedad del suelo a 5 cm de profundidad fueron registrados bajo el arbusto en la sucesión con $0,13 m^3/m^3 (\pm 0,005)$ para el mes de agosto, aumentando en la exposición a $0,15 m^3/m^3 (\pm 0,01)$ y bajo el frailejón a $0,16 m^3/m^3 (\pm 0,007)$ en el mismo mes. Los mayores valores de contenido mínimo de humedad del suelo se registraron en los ambientes al interior del bosque preparamero con $0,19 m^3/m^3 (\pm 0,01)$ bajo el dosel y $0,20$ en el claro ($\pm 0,03$) (Figura 16).

3.5.3.3. Contenido de humedad promedio

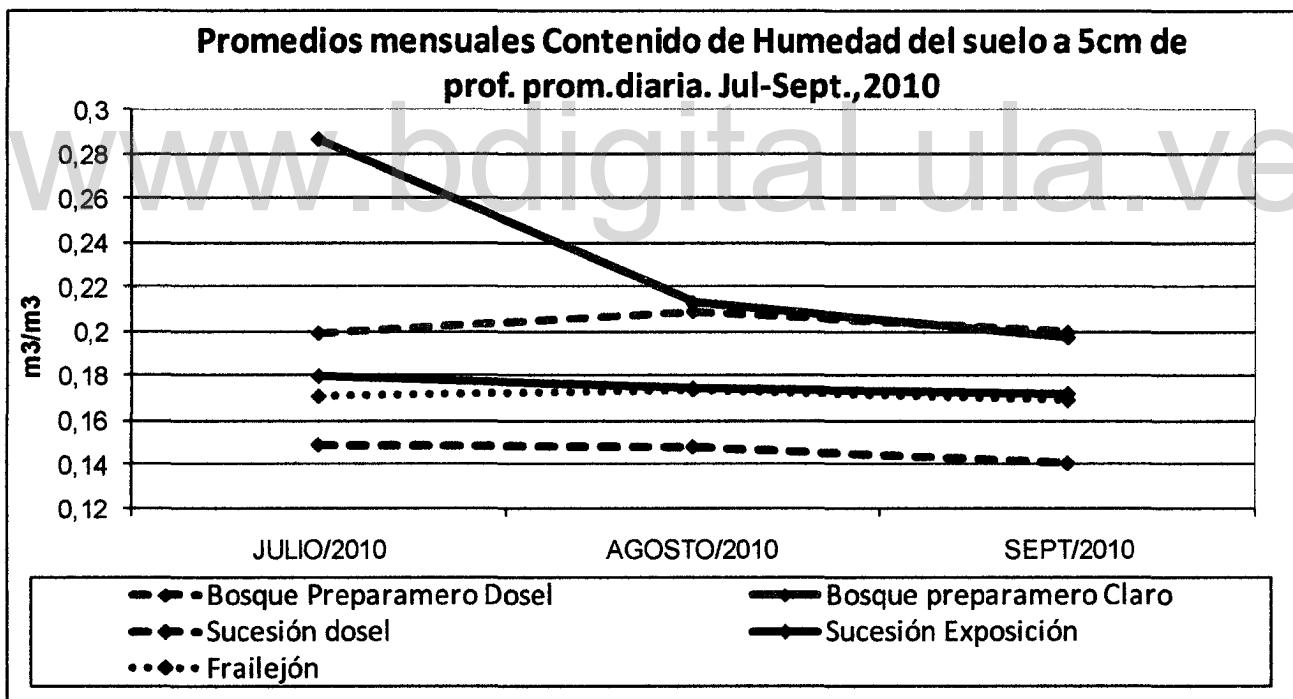
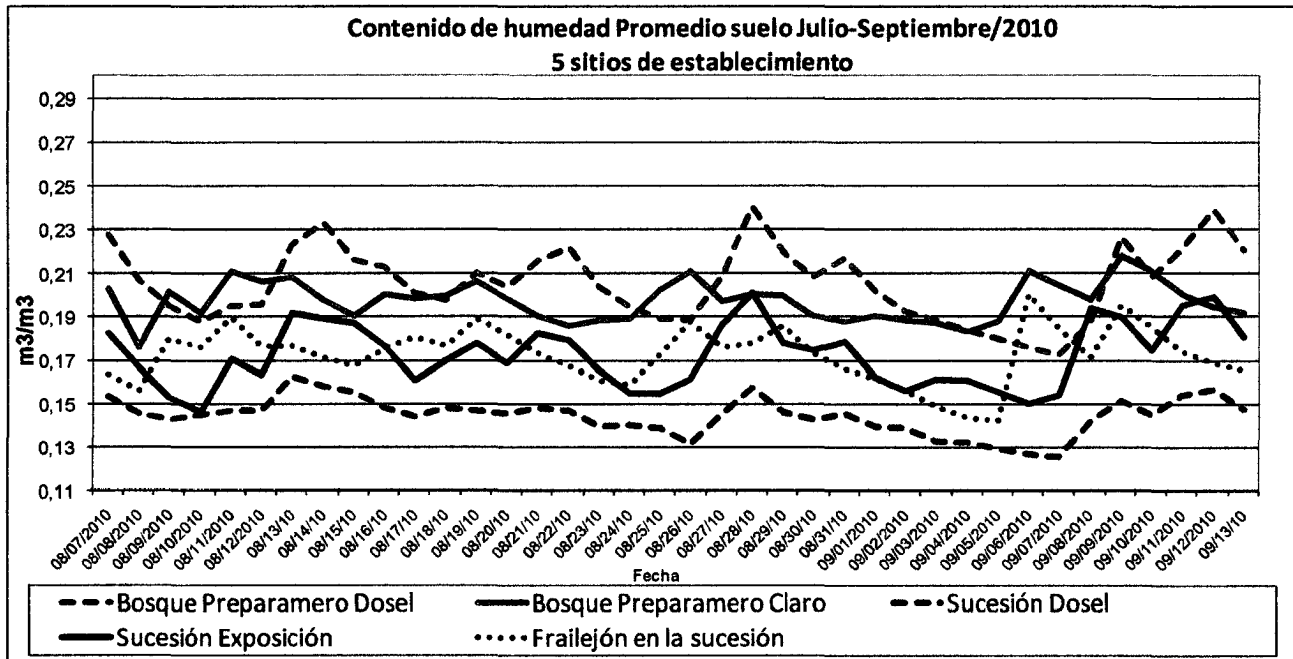


Figura 17. Humedad promedio del suelo (m^3/m^3) a 5 cm de profundidad. Curvas diaria y mensual en el período de julio a septiembre de 2010 para los 5 ambientes evaluados: (1) bajo el dosel del bosque preparamero, (2) en un claro del bosque preparamero, (3) bajo el dosel de un arbusto en pie en la sucesión, (4) a plena exposición en la sucesión y (5) bajo un frailejón establecido en la sucesión. Registrada a 5 cm de profundidad (-5cm)

Los mayores valores de humedad promedio del suelo a 5 cm de profundidad se registraron al interior del bosque preparamero con $0,21 m^3/m^3 (\pm 0,03)$ en el claro y $0,20 m^3/m^3 (\pm 0,01)$ bajo el

dosel en el mes de agosto. Los valores intermedios se registraron bajo el frailejón y en la exposición en la sucesión con $0,17 \text{ m}^3/\text{m}^3$ ($\pm 0,009$ y $\pm 0,01$ respectivamente) en el mismo mes. Los valores más bajos de humedad promedio fueron bajo el arbusto situado en la sucesión con $0,14 \text{ m}^3/\text{m}^3$ ($\pm 0,007$) (Figura 17).

3.6. DISCUSIÓN DE RESULTADOS

Las gráficas que presentan el comportamiento de los tres componentes microclimáticos medidos (radiación incidente, temperatura y humedad del suelo a 5 cm de profundidad) en los cinco ambientes distribuidos desde el interior del bosque preparamero a la zona en sucesión secundaria, permitieron identificar las condiciones que caracterizan a cada uno. Estos ambientes fueron: bajo el dosel arbóreo y arbustivo propio de los bosques preparameros, un claro en su interior, el dosel menos denso de un arbusto (*Baccharis prunifolia*) y una roseta adulta de páramo (*Espeletia schultzii*) que crecen aisladas en la sucesión y en una zona abierta con un suelo a la exposición.

Es sabido que las áreas intervenidas por actividades agropecuarias, presentan mayor radiación solar, lo que eleva la temperatura y la evapotranspiración y disminuye la humedad, condiciones que limitan el establecimiento de la vegetación leñosa en estos ambientes (Holl 1999). En el presente estudio, las mayores densidades de las tres especies leñosas (*Berberis discolor* Turcz., *Vallea stipularis* L.f. y *Chaetolepis lindeniana* (Naudin) Triana) fueron registradas bajo el dosel del bosque preparamero, donde las condiciones microclimáticas contrastan con las descritas para las áreas en sucesión secundaria después de un disturbio agrícola. Las categorías tempranas de estas leñosas localizan las mayores densidades en el ambiente con las radiaciones incidentes más bajas, lo que podría estar indicando la adaptación exitosa de las plántulas y juveniles de estas especies a la sombra, así como a las bajas temperaturas del suelo. A pesar de que esta condición térmica puede disminuir drásticamente la capacidad fotosintética en especies de la alta montaña tropical (Fetene *et al.* 1997), en el caso de las especies leñosas del bosque preparamero, pareciera no estar generando una limitante en el establecimiento de los juveniles bajo el dosel de este ecosistema, ya que las mayores abundancias se presentaron en este ambiente, donde se registraron las temperaturas mínimas más bajas. Rangos térmicos similares fueron reportados para las formaciones arbóreas a 3400 msnm en la Sierra Nevada de Santa Marta en Colombia, donde la temperatura del suelo bajo el dosel registró $8,4^\circ\text{C}$ aproximadamente (Cavelier 1996). No obstante,

serían necesarias evaluaciones experimentales que permitan profundizar los conocimientos sobre los efectos de la temperatura en los procesos de germinación y establecimiento de las especies leñosas propias de los bosques preparameros del Páramo de Gavidia, determinando las respuestas que puedan presentar a temperaturas inferiores a 7.2°C y superiores a 9.5°C correspondientes a las mínima y máxima registradas respectivamente bajo el dosel arbóreo. Vale la pena resaltar que las mediciones de la temperatura del suelo en los 5 ambientes evaluados se realizaron a una profundidad de 5 cm mitigando las fluctuaciones térmicas más marcadas que pueden generarse en el aire inmediatamente sobre el suelo.

En cuanto a la disponibilidad de agua en el suelo bajo el dosel del bosque preparamero, fue la más alta observada, sugiriendo que en este ambiente no hay limitación hídrica, lo que pudiera constituir un factor más, que favorece el desarrollo de estas poblaciones vegetales. Esto se hace evidente en *Berberis discolor*, especie en la que claramente las condiciones bajo el dosel del bosque preparamero, están facilitando los procesos de germinación y establecimiento de sus plántulas y juveniles, siendo estas categorías las más abundantes. Sin embargo, es necesario evaluar esta condición hídrica durante la época seca, período en el que se presentan las mayores limitaciones por disponibilidad de agua en el suelo.

Estas condiciones microclimáticas al interior del bosque preparamero son confirmadas por Azócar y Monasterio (1980) y Rada *et al.* (2011) quienes encontraron que el dosel del bosque, aún si es bajo y no muy denso como en los bosques de *Polylepis sericea* en Mucubají, a 3700 msnm, opera eficientemente como una pantalla para la radiación de onda corta y larga presentando menores intensidades lumínicas que en las áreas expuestas del páramo adyacente, lo cual podría generar condiciones climáticas más favorables. De esta manera, las temperaturas máximas disminuyen y el ciclo climático diario es menos contrastante al interior del dosel (Rada *et al.* 2011). Contrariamente, las altas radiaciones pueden tener efectos negativos sobre las plantas, causando sobrecalentamiento, desecación y decoloración foliar en algunas especies leñosas de la alta montaña, causando la caída de las hojas y en muchos casos la muerte de todo el juvenil (Bader *et al.* 2007), además de una sobre-excitación del aparato fotosintético, generando fotoinhibición o fotooxidación (Long *et al.* 1994, Bader *et al.* 2007, Puentes 2010). Debido a esto, la apertura de claros en las formaciones boscosas y arbustivas, favorece la colonización de árboles mejor adaptados a ambientes abiertos, como lo reportaron González *et al.* (2011) en los bosques

preparameros de La Arenosa en Venezuela, en donde hubo un descenso de especies leñosas del páramo dentro de la matriz del bosque (“paramización”). En este sentido, la ausencia de cobertura vegetal densa, genera una mayor incidencia de radiación solar y disminuye la retención de agua, especialmente, durante la época seca, predisponiendo el suelo a secarse por el aumento en la evaporación (Hosfstede 1995), lo cual pudiera constituir una barrera para la sobrevivencia y el crecimiento de las plántulas y juveniles de especies arbóreas y arbustivas tolerantes a la sombra y por lo tanto, para la persistencia de sus etapas adultas (Hooper *et al.* 2002, Bader *et al.* 2007), causando su mortalidad por desecación y estrés térmico (Gómez-Aparicio *et al.* 2004). Esto fue evidenciado por Bader *et al.* (2007) en especies leñosas propias del bosque paramero en Ecuador y por Puentes (2010) en *Cybianthus marginatus*, especie del bosque paramero en Venezuela, cuyos juveniles trasplantados en áreas abiertas del páramo, presentaron una alta mortalidad en los tratamientos expuestos a la radiación solar directa. Esto coincide con lo encontrado en el presente estudio en las zonas en sucesión secundaria, adyacentes al bosque preparamero. En estas áreas, desprovistas de vegetación densa, se registraron las radiaciones y temperaturas del suelo más altas y los valores más bajos de humedad, además de una disminución en las densidades de individuos de las tres especies leñosas estudiadas, con la ausencia total de varias categorías de desarrollo. Como se señalaba en párrafos anteriores, *B. discolor* fue la única especie que registró densidades significativas de plántulas y juveniles frente a las bajas densidades de juveniles de *V. stipularis* y a la inexistencia de individuos de *C. lindeniana*. No obstante, las plantas de páramo establecidas en este ambiente, de las que se evaluaron las condiciones microclimáticas bajo su cobertura (*E. schultzii*, *B. prunifolia*), generaron diferencias entre los microambientes dentro del área en sucesión secundaria, encontrándose que las menores radiaciones incidentes y temperaturas del suelo se registraron bajo el frailejón *E. schultzii*, seguidas por los valores bajo la cobertura del arbusto *B. prunifolia* y finalmente las radiaciones y temperaturas en los suelos expuestos y desprovistos de vegetación, donde fueron las más altas observadas. Esto podría estar indicando una mayor protección en cuanto a la radiación y las altas temperaturas bajo el adulto de *E. schultzii* que bajo otras plantas colonizadoras en la sucesión (aunque bajo estas rosetas las superficies protegidas son muy pequeñas). Las características propias de la arquitectura de las plantas, pueden modificar los patrones microclimáticos que se generan fuera y bajo su dosel disminuyendo las temperaturas extremas, protegiendo a las especies alojadas contra la desecación y el estrés

hídrico (Cavieres *et al.* 1998). Así, las rosetas de *Espeletia* sp. generalmente tienen una geometría parabólica, que mejora la captura y retención de radiación de onda corta y larga por la yema apical y las hojas expandidas (Smith & Young 1987, Monasterio & Sarmiento 1991), lo que evitaría las altas radiaciones sobre las plántulas y juveniles bajo su dosel. Por esto, a pesar de que se observaron bajas densidades de individuos de las etapas tempranas creciendo en las áreas en sucesión, de los juveniles de *B.discolor* y de *V.stipularis* que se registraron en este ambiente, la mayoría no se encontraron a plena exposición, sino bajo algún arbusto remanente y preferentemente bajo el dosel del frailejón. No obstante, para demostrar esta mayor capacidad de facilitación por parte de esta especie, se haría necesario medir el microclima bajo el dosel de otras especies de arbustos con una copa más amplia que la que desarrolla *B.prunifolia*, como por ejemplo *Cestrum parvifolium* o *Morella* sp., especies también presente en las áreas en descanso agrícola. En cuanto a la humedad presente en los suelos de la sucesión, los resultados obtenidos registraron una mayor cantidad de agua en el suelo a plena exposición que bajo las coberturas del arbusto y la roseta caulescente, indicando probablemente las demandas de agua que requieren estas plantas para el desarrollo de sus funciones y su persistencia (aunque para confirmar estos resultados es necesario realizar una calibración de los TDR utilizados, para estimar el agua en el suelo de esas áreas). Específicamente en el caso de la roseta caulescente *Espeletia schultzii*, es posible que la interceptación y canalización del agua de lluvia, dirigida directamente hacia las raíces activas a través de la capa de hojas muertas (Monasterio & Sarmiento 1991), puede estar disminuyendo el aporte hacia el suelo alrededor. De esta manera, *Espeletia schultzii* optimiza la captura y el ciclado de nutrientes de las precipitaciones y no explota un gran volumen de suelo, a diferencia de otras plantas de alta montaña andina (Monasterio & Sarmiento 1991). Este posible efecto de “planta nodriza” de *E.schultzii* reportado también por Smith & Young (1987) y Llambí *et al.* (2004) para las plántulas y juveniles conoespecíficos, también parece hacerse efectivo para plantas heliófitas de la sucesión (p.e. *Baccharis prunifolia*), cuyos juveniles leñosos y adultos pueden persistir en la vecindad inmediata del frailejón (Foto 8).



Foto 9. Adulto de *Espeletia schultzei* establecido en la zona de sucesión, adyacente a la matriz de bosque preparamero. Actúa como planta nodriza de varias especies. Aquí se observa un *Baccharisprunifolia*, de hábitos heliófitos creciendo bajo su dosel. Páramo de Gavidia, Valle de la Quebrada Las Piñuelas, Mérida, Venezuela.

Según los reportes de León (2002) para los bosques altoandinos en la Cordillera Oriental Colombiana, el frailejón *E. argentea* retarda o impide la colonización y regeneración de la vegetación original, pero en el caso de los bosques preparameros del Páramo de Gavidia, se observó que las especies leñosas logran establecerse bajo su cobertura, hasta la etapa de juveniles, etapa desde la cual parecería reducirse la tasa de crecimiento hacia tamaños mayores, probablemente por una mayor demanda de recursos, proporcional a la madurez de la planta, generando posiblemente una reversión de la relación de facilitación a una de competencia. Sin embargo, se harían necesarias pruebas que permitan confirmar esta hipótesis a partir de estudios experimentales y seguimiento de la dinámica poblacional, junto con procedimientos de reubicación de estos juveniles bajo coberturas que no representasen una posible competencia por recursos. Asimismo, bajo el arbusto *H. laricifolium* se localizaron algunas plántulas y juveniles de varias especies, incluidas *V. stipularis* y *B. discolor* (obs.pers.), por lo que es probable que este arbusto esclerófilo, con una cobertura más compacta que la de *B. prunifolia*, igualmente esté favoreciendo el establecimiento de especies leñosas del bosque preparamero, generando un efecto de nodricismo, lo cual ha sido reportado también para esta especie en la zona de transición bosque-páramo en La Aguada y en el Páramo de Piedras Blancas en Mérida, Venezuela (Puentes 2010, Cáceres 2010) y para *H. irazuense* en la alta montaña de Costa Rica, donde este arbusto crea sombra en el día, reduciendo las temperaturas del suelo y del aire, mejorando así, los niveles de humedad del suelo y en la noche incrementa las temperaturas en la vecindad inmediata de la planta gracias a que el follaje del arbusto retiene calor, especialmente en la ladera orientada al este (Farji-Brener *et al.* 2009). No obstante, también debe señalarse que bajo *H. laricifolium* tampoco se registraron etapas avanzadas de las especies leñosas características del bosque

preparamero, lo que podría estar indicando la existencia de una barrera para su persistencia bajo estas plantas después de juveniles, siendo necesario evaluar, así como en el caso de *E.schultzii*, si un efecto inicial de facilitación, se podría invertir a más largo plazo, cuando las leñosas de mayor tamaño pudieran comenzar a competir con esta posible planta nodriza.

En cuanto a los bordes de los bosques preparameros, la presencia de individuos de etapas tempranas de *V.stipularis* y *B.discolor* bajo el dosel más denso de leñosas de mayor porte (conespecíficos y *C.lindeniana*), cuya sombra podría estar extendiéndose hacia las áreas en sucesión, posiblemente estén permitiendo la mitigación de los efectos de borde y favoreciendo el establecimiento de las especies leñosas del bosque preparamero en este ambiente. Estos efectos son condiciones que exponen a los organismos a cambios en el régimen de la luz, a la elevada velocidad del viento, altas temperaturas diurnas y menor humedad, incluso a nivel del suelo (Arango 2002, Montenegro & Vargas 2007). En este sentido, los árboles del borde podrían mejorar dichas condiciones microclimáticas y edáficas que impiden la implantación de especies del bosque dentro del área perturbada, sirviendo de catalizadores de la sucesión (Aide & Cavelier 2000, Holl *et al.* 2000) y amortiguar las temperaturas máximas, la radiación incidente y la evapotranspiración (Gómez-Aparicio *et al.* 2004). Este patrón de distribución fue reportado también, para *Polylepis sericea*, especie leñosa para la que la gran mayoría de plántulas y juveniles se encontraron en el borde del bosque paramero venezolano, donde las condiciones lumínicas fueron favorables para su establecimiento, siendo mayores que en el interior del dosel y menores que en las áreas abiertas del páramo (Rada *et al.* 2011).

En resumen, las condiciones microclimáticas pudieran constituir filtros clave que influyeran en la estructura demográfica de las poblaciones en cada sitio, debido a las variaciones que se presentan de un ambiente a otro, de acuerdo a su cobertura vegetal y de un área a otra según su orientación geográfica. En este último caso, basándose en las diferencias entre las laderas con exposición hacia el este, caracterizadas por ambientes más estresantes debido a que reciben más radiación, con máximas de temperatura más altas y mínimas más bajas (Azócar & Monasterio 1980) y las laderas con exposición al oeste, que presentan una insolación significativamente reducida, por la nubosidad o la niebla durante la tarde y un clima más húmedo, especialmente en la época de verano (Smith 1987, Farji-Brener *et al.* 2009), se sugiere que los sitios 1 y 2 del presente estudio, ubicados en la ladera oeste, puedan estar presentando un microclima más extremo que los sitios 3

y 4, ubicados en la ladera este. Lo anterior, podría estar explicando en parte, la variación en las densidades de algunas categorías de tamaño de cada especie, donde el número de individuos presentó diferencias entre los ambientes dependiendo del sitio en el que se midió.

www.bdigital.ula.ve

CAPÍTULO 4. CARACTERIZACION DEL NICHOS LOCAL DE REGENERACION DE *BERBERIS DISCOLOR*, UN ARBUSTO PARAMERO QUE COLONIZA AREAS EN SUCESION-REGENERACION.

4.1. INTRODUCCIÓN

Para poder recuperar un ecosistema es necesario conocer el mayor número de procesos y elementos que intervienen en su funcionamiento y estructura, a la vez que se identifican las barreras que impiden su restauración. Para definir los objetivos de un proyecto de restauración es necesario precisar escalas y su relación con los niveles de organización: Escala de paisaje o regional, escala de comunidad o local y escala de parcela u organismo. Este último, el de la aproximación de especie pretende la recuperación de poblaciones de una o algunas especies en particular, tratando principalmente de recrear el hábitat de dicha especie. Para la restauración de especies se requiere el conocimiento de la autoecología, de los requerimientos de hábitat y de todos aquellos aspectos relevantes para el establecimiento y mantenimiento de la especie en cuestión (Vargas 2007). En este sentido, la importancia de la fase de establecimiento en la dinámica de las poblaciones de plantas es claramente reconocida, incluso en un ambiente sin disturbio y se vuelve crucial en situaciones donde el ecosistema ha sido destruido o dañado a tal punto que sin revegetación asistida es imposible recuperarlo (Urbanska *et al.* 1997).

Cada proyecto de restauración debe contar con una evaluación previa, que permita seleccionar la mejor alternativa para la ejecución (Cairns 1993). El concepto de sitios seguros puede ser usado en dicha evaluación, siguiendo un procedimiento de dos pasos: (1) identificación de los sitios seguros y (2) basada en esta identificación, definir los umbrales de disturbio a partir de la disponibilidad y densidad de sitios seguros. La jerarquía de riesgos y los posibles atributos de los sitios seguros pueden basarse en la información que incluyen los factores generales, como el clima y la hidrología y en los datos levantados en el área a ser restaurada. Los datos del suelo, especialmente de las capas superficiales y el estado de los bancos de semillas también son extremadamente importantes para esta evaluación (Bradshaw 1983, Ash *et al.* 1994, Urbanska 1997).

En cuanto a la detección de las cualidades esenciales que determinan la ecología de las especies, es necesario estudiar las interacciones de sus individuos en la vecindad inmediata (Harper 1964, citado en Turkington & Harper 1979). En este sentido, para conocer las condiciones en las cuales las especies logran establecerse y persistir en la sucesión, es necesario analizar el ambiente a una

escala espacial lo suficientemente pequeña para detectar las vecindades locales en las cuales las plantas individuales viven e interactúan, lo que se denomina el “punto de vista de la planta” (Turkington & Harper 1979, Llambí *et al.* 2004).

4.2. INFLUENCIA DE LA VECINDAD INMEDIATA EN LAS RELACIONES ENTRE ESPECIES VEGETALES Y EN EL ECOSISTEMA

En general, los cambios en la composición de especies que sobreviven después de la colonización inicial de un sitio resultan de una combinación de (1) los rasgos de historia de vida inherentes de los colonizadores, (2) facilitación, (3) interacciones competitivas (inhibidoras), (4) herbivoría y (5) variación estocástica en el ambiente (Connell & Slatyer 1977, Chapin *et al.* 1994).

Las estrategias diferenciales de cada especie y el establecimiento de micrositios han sido esenciales durante la sucesión secundaria en los ambientes bajos en recursos necesarios para el crecimiento (Bazzaz & Pickett 1980, Bazzaz 1996, Mora 1999).

En cualquier comunidad donde los recursos son limitados, las interacciones de los organismos dirigen aspectos importantes del desempeño ecológico de cada especie. En el caso de las plantas, debido a su relativa inmovilidad, las asociadas y las competidoras serán generalmente vecinas físicas. Se sabe que la tasa de crecimiento y la actividad reproductiva de las plantas individuales pueden ser precisamente determinadas por la disposición y etapas de desarrollo de las vecinas. Cualquier descripción de la vegetación debe interpretarse en relación a las propiedades biológicas de las especies presentes en su vecindad inmediata. Los métodos para describir la estructura de una comunidad vegetal desde el “punto de vista de la planta”, permiten adquirir información relevante para entender la posición de las especies en la comunidad. Esto se logra a partir del conocimiento de las formas en que cada especie experimenta las condiciones y presiones que la influyen en el ambiente inmediato (Turkington & Harper 1979).

Aunque las plantas están por lo general enraizadas en un lugar y tienen claramente definidas sus vecinas, las relaciones espaciales entre especies no son fijas, aún en una comunidad estable. La migración clonal y el establecimiento de las plántulas contribuyen a un flujo espacial. Las diferencias en el patrón estacional de crecimiento pueden también contribuir al flujo estacional de la importancia relativa de las diferentes especies como vecinas (Turkington & Harper 1979).

Una planta individual, vástago o rebrote pueden tener tres tipos de vecinos:

- (a) Otras especies (interespecíficas)
- (b) Un miembro de la misma especie pero diferente genéticamente (intraespecífico, intergenético)
- (c) Una parte del mismo genotipo o clon (intraespecífico, intragenético)

Estas tres diferentes categorías de vecindad representan diferentes tipos de influencia, las cuales tendrán diferentes efectos selectivos y consecuencias evolutivas.

Las interacciones bióticas pueden dominar el comportamiento de las especies en un área en sucesión secundaria (Turkington & Harper 1979). Se ha encontrado que las relaciones espaciales de los conoespecíficos y heteroespecíficos modulan considerablemente el alcance de las interacciones entre plantas (p.e. competencia y facilitación), y a su vez, estas interacciones modifican las relaciones entre plantas. Por lo tanto, la relación entre la estructura espacial y las interacciones planta-planta pueden generar efectos importantes en las dinámicas de la comunidad (Llambí *et al.* 2004).

4.3. LAS INTERACCIONES VEGETALES Y EL NICHOS DE REGENERACIÓN O SITIO SEGURO EN LA REGENERACIÓN DE UN ECOSISTEMA

Especies similares ecológicamente coexisten en una comunidad, en parte, por la división de nichos. En otras palabras, las especies coexistentes difieren ligeramente en sus respuestas al ambiente, por ejemplo, especializándose para usar diferentes horizontes del suelo, alturas del dosel o tiempos estacionales. También pueden diferenciarse en el rango de temperaturas o disponibilidad de nutrientes o agua que aprovechan efectivamente (Tilman 1988).

El establecimiento, crecimiento y supervivencia de plántulas en determinado ambiente depende de la llegada de semillas y/o de lo adecuado que sea dicho ambiente para estos procesos (Schupp 1995, Ehrlén & Eriksson 2000). Es así como a partir del estudio de las características que hacen adecuado a un ambiente para el desarrollo de los individuos de una población, se ha generado el concepto de *sitio seguro*, cuya definición original fue introducida por Harper *et al.* (1961) y fue descrito como el ambiente que rodea a una semilla, que favorece su germinación y establecimiento, protegiendo a los propágulos y plantas desarrolladas, de algunos riesgos específicos del ecosistema (Harper *et al.* 1961).

Aunque es sumamente difícil encontrar una condición climática y ambiental dada, en la cual todos

los factores (luz, temperatura, disponibilidad de agua, contenido mineral del suelo, etc.) presenten características óptimas para el crecimiento (Azócar & Rada 2006), los sitios seguros, que promueven el establecimiento de las especies vegetales están caracterizados por diversas combinaciones de atributos que aseguran un microclima favorable, una estructura y textura del suelo adecuadas, contenido de nutrientes y agua propicios y también la protección de herbívoros (Bradshaw & Chadwick 1980, McAuliffe 1986).

Al menos algunos de estos aspectos son influenciados por las plantas que se encuentran en una vecindad cercana a las plántulas establecidas. Las plantas vecinas generalmente compiten por recursos con los individuos que llegan, pero hay bastantes evidencias de que ellas pueden también favorecer el establecimiento a través de procesos de facilitación (Urbanska 1997). Es así como, los conoespecíficos que se encuentran en agregación pueden desarrollar muy frecuentemente relaciones de competencia, pero hay indicaciones que pueden protegerse entre sí (Smith 1983).

Urbanska *et al.* (1987) encontraron en sus experimentos en sitios de la alta montaña alpina que las cohortes de pequeños juveniles ocurren dentro del dosel de la planta madre o cerca de ella y muy comúnmente en distribuciones espaciales agregadas. Esto parece ser la norma y no la excepción en algunas especies.

Además de la relación de facilitación a partir de la protección de la planta madre, se ha señalado el fenómeno de nodricismo interespecífico como una estrategia para la protección y el favorecimiento de condiciones edáficas a los individuos que llegan. El nodricismo puede constituir una relación más o menos exclusiva entre una única especie nodriza y una especie protegida, pero al parecer, las combinaciones múltiples de especies son más frecuentes, aunque estos aspectos aún son inexplorados (Urbanska *et al.* 1997). Adicionalmente, en ambientes estresantes donde el mejoramiento del hábitat es una importante fuerza estructurante, se ha encontrado que las especies residentes pueden facilitar más que competir con las colonizadoras. Este concepto se aplica también para los propágulos vegetativos y los fragmentos de plantas creciendo de clones espontáneos o inducidos (Urbanska 1990).

Se ha observado además, que el desarrollo de las plantas perennes establecidas, generalmente lleva a la aparición de sitios seguros secundarios resultado del autoclareo (apertura de espacios para dar lugar a un nuevo crecimiento). Muchos sitios seguros secundarios pueden ser interpretados como aspectos del fenómeno de nodricismo. Las pequeñas aperturas en los

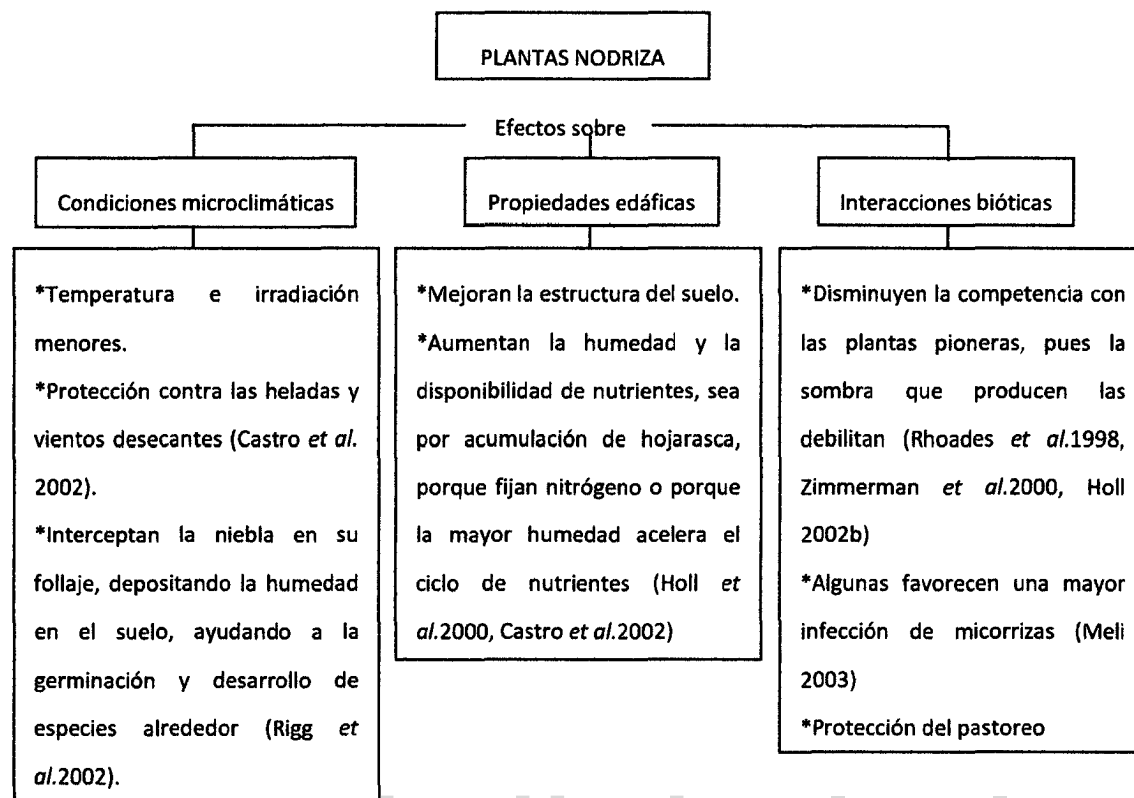
pastizales con autoclareo aparentemente promueven el establecimiento por parte de juveniles y proveen condiciones edáficas más favorables (Urbanska *et al.* 1997).

De esta manera, los procesos de facilitación frecuentemente proveen de nichos de regeneración (Grubb 1977) a partir de la determinación de patrones espaciales en la comunidad, que permitan la coexistencia de las especies que están relacionadas (Aarssen & Turkington 1985a, citado en Callaway 1995). La disponibilidad y diversidad de los sitios seguros representan una condición para el desarrollo de una vegetación rica en especies y las interacciones positivas que están involucradas en dicha coexistencia, pueden mejorar la productividad e impulsar las dinámicas de la comunidad (Urbanska *et al.* 1997).

4.3.1. EL NODRICISMO COMO EFECTO FACILITADOR PARA EL ESTABLECIMIENTO

El efecto facilitador que ejercen las plantas niñeras es muy importante para los procesos de sucesión primaria y secundaria que se desarrollan en áreas caracterizadas por fuertes condiciones microambientales, como el caso de las áreas abiertas (Bertness & Callaway 1994). Las plantas niñeras incrementan la dispersión de semillas dentro de las áreas en sucesión al servir como perchas para aves o de sitios de refugio para animales que dispersan semillas de especies sucesionales avanzadas; además pueden incrementar la deposición de semillas anemócoras funcionando como “trampas” para este tipo de semillas (Montenegro 2000). Esto significa que su efecto facilitador tiene alcance tanto en la fase de dispersión como en la de germinación y establecimiento. Estos mismos efectos los presentan algunas especies de helechos, arbustos y árboles que colonizan de forma natural la matriz de pastos, todas estas especies, de dispersión principalmente anemócora (Aide & Cavelier 2000, Holl *et al.* 2000, Zimmerman *et al.* 2000). Las etapas tempranas de los fanerófitos (árboles, arbustos, trepadoras leñosas y arbustos graminoides) se han encontrado asociados con ambientes bajo dosel arbóreo, posiblemente por la formación de microclimas, que disminuyen los cambios bruscos de las condiciones climáticas durante el día, pues el conjunto boscoso disminuye los cambios climáticos extremos (Arias-Escobar & Barrera-Cataño 2007).

Los efectos más importantes de las plantas nodriza son:



Modificado de Vargas *et al.* 2007

4.3.2. LA COMPETENCIA EN LA DINÁMICA DE SUCESIÓN SECUNDARIA

La competencia reduce la disponibilidad de recursos a otros individuos (Chapin *et al.* 2002), incidiendo además, sobre tres aspectos importantes en la regeneración de un ecosistema: 1) la germinación o crecimiento de las especies, debido a la competencia por espacio o a la competencia directa por sustancias alelopáticas (Reigosa *et al.* 1999), 2) al haber una competencia simétrica o asimétrica, cuando por ejemplo, dos plántulas, sean éstas de igual o diferente especie, compiten simétricamente al tener igual tamaño; en la segunda, una de las especies recibe un impacto mayor; por ejemplo, una plántula y un árbol compiten asimétricamente al ser de diferente tamaño (Begon *et al.* 1995) y 3) sobre la persistencia de juveniles y adultos, cuando se capturan diferencialmente, los recursos indispensables para el crecimiento, sobrevivencia y reproducción de las plantas nativas. De esta manera, la competencia es considerada como una de las principales barreras para la restauración ecológica (Chapin *et al.* 2002).

Bajo condiciones físicas que permiten la rápida adquisición de recursos, la competencia puede ser

intensa. Sin embargo, las condiciones físicas severas (frío extremo, calor, etc.) pueden restringir la capacidad de las plantas para adquirir los recursos básicos, entonces cualquier mejoramiento del estrés por parte de una especie vecina, puede favorecer más probablemente el crecimiento (Callaway 1995). Sin embargo, el principio de exclusión competitiva indica que dos especies no pueden coexistir requiriendo el mismo recurso limitante, como los nutrientes y el espacio, que son recursos comunes. En este caso, una especie supera a la otra, siendo la segunda, desplazada de dicho espacio (Forman 1995, Begon *et al.* 1995). Esta interacción puede ser intraespecífica, entre individuos de la misma especie, o interespecífica, entre individuos de especies diferentes.

Así, la competencia es una de las barreras más fuertes para la restauración del bosque (Holl *et al.* 2000).

4.4. ANTECEDENTES SOBRE INTERACCIONES BIOLÓGICAS EN LA ALTA MONTAÑA TROPICAL

Basados en la importancia de las interacciones biológicas durante la fase de establecimiento de las plantas y su relación con los sitios seguros en ecosistemas con una baja disponibilidad de recursos y condiciones microclimáticas extremas, varios estudios se han desarrollado en la alta montaña tropical. Estudios experimentales en los Andes Venezolanos han mostrado los efectos de *Espeletia schultzii* como “planta nodriza” sobre los juveniles conespecíficos en sitios con una alta cobertura vegetal, donde la remoción de adultos redujo el establecimiento de las edades tempranas de esta especie. Además, se evaluó la competencia tanto intraespecífica como interespecífica, resultando en una reducción del crecimiento y la sobrevivencia de los juveniles de esta especie, con un efecto más pronunciado durante los períodos secos (Smith 1984). Asimismo, a partir del análisis de la estructura espacial de la comunidad de plantas en la vecindad inmediata de estos juveniles, Llambí *et al.* (2004) identificaron una disminución en la agregación entre conespecíficos, causada por la mortalidad de los vecinos más cercanos, así como la competencia interespecífica con la especie exótica *Rumex acetosella* durante esta etapa de desarrollo.

Por otra parte, Puentes (2010) estudió la vecindad inmediata de la leñosa de páramo *Diplostephium venezuelense*, evaluando tanto sus componentes abióticos como la estructura de la comunidad vegetal en las áreas de borde de bosque paramero y páramo. A partir de la caracterización de los “sitios seguros” de establecimiento de los juveniles de esta especie, sugiere su interacción con algunas especies facilitadoras o coexistentes y posibles interacciones negativas.

Este trabajo también encuentra un posible efecto de nodricismo de *Hypericum laricifolium* sobre las plántulas de *D.venezuelense*, encontrado también en el trabajo de Cáceres (2010) en los páramos desérticos venezolanos.

En algunos páramos del Ecuador, Ramsay & Oxley (1997) estudiaron las asociaciones entre formas de vida de la vegetación y la cobertura abiótica en que éstas se desarrollan, reconociendo el establecimiento de cada forma de vida en un nicho particular dentro de la comunidad de plantas. Sin embargo, en el anterior trabajo, los autores manejan una asociación a nivel de la comunidad vegetal en su conjunto, más no a una escala local.

En estudios realizados en la Cordillera Oriental Colombiana, Díaz-Martín *et al.* (2007) evaluaron el efecto del dosel de especies nativas pioneras sobre especies arbustivas y arbóreas del bosque altoandino, generando recomendaciones sobre las especies más aptas para llevar a cabo procesos de revegetación de los pastizales adyacentes a la matriz boscosa. En el mismo sitio de investigación, Díaz Espinosa *et al.* (2007) estudiaron la sobrevivencia y crecimiento de plántulas de especies leñosas bajo los arbustos de *Lupinus bogotensis* y sus implicaciones para la restauración, encontrando un alto efecto de nodricismo por parte de esta especie, cuando se mantuvieron excluidas de la herbivoría, especialmente por parte de roedores.

Estos estudios han permitido profundizar los conocimientos en cuanto a los mecanismos que determinan la estructura de las comunidades vegetales de la alta montaña tropical, especialmente durante los procesos sucesionales después de un disturbio, partiendo de la caracterización de los sitios más óptimos para el establecimiento de las especies y de la importancia de las interacciones bióticas que allí se producen. Este enfoque permite reconocer la importancia de las interacciones competitivas y facilitadoras como generadoras de cambios en la composición de especies durante la sucesión y como determinantes en la sobrevivencia y desarrollo de la comunidad vegetal (Callaway 1995, Bazzaz 1996).

4.5. EL SUELO COMO ELEMENTO INDISPENSABLE EN EL ESTABLECIMIENTO DE LAS PLANTAS

De igual forma, el suelo es también, otro componente indispensable en la conformación del nicho de establecimiento de las plantas, ya que es la principal fuente de recursos para el desarrollo de la vegetación y su regeneración y el que guarda algunos de los recursos no renovables más importantes del ecosistema, particularmente los nutrientes minerales y la materia orgánica

(Bradshaw 1997b).

Sin embargo, la intensidad de la cosecha, la labranza, fertilización y la duración del cultivo pueden alterar las propiedades del suelo en campos agrícolas, por lo cual la estructura, el contenido de materia orgánica y los niveles de nutrientes del suelo difieren dramáticamente de su estado inicial (Guariguata & Ostertag 2001, citado por Cramer *et al.* 2007), generando la baja fertilidad del suelo. Al incrementar la escala y la intensidad de la agricultura, es más probable que el umbral abiótico sea cruzado. Con la disminución de materia orgánica disminuye la capacidad de retención de agua, siendo esto consecuencia de la alteración de la estructura del suelo. Cuando no existe la suficiente cantidad de estos recursos, el crecimiento de las plantas se ve limitado y no persisten en el tiempo (Díaz & Vargas 2007).

La disponibilidad de cationes en la solución del suelo es en gran parte dirigida por las reacciones de intercambio y depende de la capacidad de intercambio catiónico del suelo y su saturación de bases, que están influenciadas por el material parental (Chapin *et al.* 2002). No obstante, los cationes (magnesio, calcio, potasio y sodio) también se pueden perder vía lavado. Los nitratos u otros aniones que son lavados de los ecosistemas deben estar acompañados por cationes para mantener una neutralidad eléctrica. Así, las altas tasas de lavado de nitratos que ocurren en sitios saturados de nitrógeno o como resultado de una excesiva fertilización con nitrógeno, están acompañadas por altas pérdidas de cationes (Schulze 1989, citado en Chapin *et al.* 2002).

Se afirma que si después de un disturbio, la parte del suelo se conserva, es más probable que las especies originales puedan rápidamente germinar de nuevo y que la vegetación crezca sin retrasos. Sin embargo, solo pocas especies son capaces de tolerar estas deficiencias en el sustrato sobre el que crecen y como resultado, el proceso de desarrollo del ecosistema puede tomar un largo tiempo (Bradshaw 1997a, b).

En este sentido, varios estudios se han realizado con el fin de evaluar la recuperación de la fertilidad de los suelos con sistemas agrícolas de descansos largos en la alta montaña de los Andes Tropicales. Se han evaluado las propiedades de los suelos del páramo, analizando, principalmente, sus cambios a lo largo de los procesos de sucesión secundaria. En los páramos venezolanos, Llambí & Sarmiento (1998) compararon la biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en parcelas con diferentes edades de descanso y el páramo no cultivado, analizando el impacto de la intervención sobre este ecosistema. Posteriormente, Abadín *et al.* (2002), analizaron también

suelos del páramo en diferentes estadios sucesionales, incorporando el $\delta^{15}\text{N}$ como una de las variables edáficas evaluadas. En Colombia, Jaimes & Sarmiento (2003) también evaluaron los cambios en la fertilidad en suelos del Páramo de la Cordillera Oriental, determinando la variación en las propiedades físico-químicas y la biomasa microbiana, así como de la cobertura y composición de las comunidades vegetales.

Los resultados indicaron que a lo largo de la sucesión, el ciclado de N tiende a cerrarse, disminuyendo la pérdida de N y otros nutrientes del suelo y el pH tiende a aumentar, sin embargo las demás propiedades no muestran claras tendencias a recuperarse en tiempos cortos, aún cuando la vegetación cambia rápidamente (Sarmiento & Llambí 2011).

De acuerdo con lo expuesto anteriormente, se puede afirmar que los componentes biótico y abiótico influyen considerablemente en el establecimiento y persistencia de las plantas, siendo parte indispensable de su nicho de regeneración. En este sentido, las posibles interacciones entre los individuos conoespecíficos y heteroespecíficos presentes en la vecindad inmediata de los juveniles de *B. discolor*, la cobertura alrededor y la disponibilidad de materia orgánica y de bases cambiables de los suelos en donde éstos crecen, fueron evaluados en los sitios de establecimiento de los juveniles de esta especie leñosa del bosque preparamero.

En este capítulo se presentan los resultados basados en la caracterización del nicho de regeneración de *B. discolor* tanto en los bosques preparameros como en zonas en sucesión secundaria, buscando indagar acerca de las condiciones más favorables en las que las especies leñosas del bosque preparamero en Venezuela logran establecerse. Asimismo, se busca identificar las posibles barreras bióticas y abióticas que pueden estar actuando como limitantes en el establecimiento de estas especies dentro de las áreas perturbadas.

4.6. METODOLOGÍA

Para la caracterización del nicho de establecimiento de *Berberis discolor*, especie con mayores densidades de juveniles colonizando las zonas en sucesión secundaria, se determinaron, (1) los componentes bióticos y abióticos presentes en la vecindad inmediata de los juveniles de *B. discolor* y (2) algunas propiedades del suelo donde se establecen. Estos resultados se compararon con puntos tomados aleatoriamente de cada ambiente promedio, con el fin de identificar posibles

particularidades del nicho de regeneración de esta especie.

Es importante anotar que esta caracterización para *B. discolor* se debió realizar en un solo sitio de los cuatro estudiados, por razones logísticas principalmente. Debido a ello se aplicó un criterio preferencial en el que el sitio seleccionado presentara la mayor densidad y la mayoría de las categorías de tamaño de *B. discolor* en la sucesión, infiriendo con ello un mayor éxito en el establecimiento de las plántulas y juveniles y en la persistencia de los juveniles leñosos en ese ambiente. Este sitio fue el sitio 3 (Los Yaques 1), ubicado en la ladera oriental del Valle de Las Piñuelas, con orientación sureste.

A continuación se detallará cada procedimiento.

4.6.1. ANÁLISIS DE LA VECINDAD INMEDIATA

Para la caracterización de la vecindad inmediata de los juveniles de *Berberis discolor* se seleccionaron 10 individuos menores de 12 cm de altura en cada uno de los tres ambientes evaluados, el interior del bosque preparamero, el borde y la sucesión (Foto 10). En el bosque preparamero, la selección de los juveniles se realizó de una manera aleatoria, sin embargo en los otros dos ambientes, en los que las densidades de juveniles fueron muy bajas, se realizó una selección puntual de los mismos.

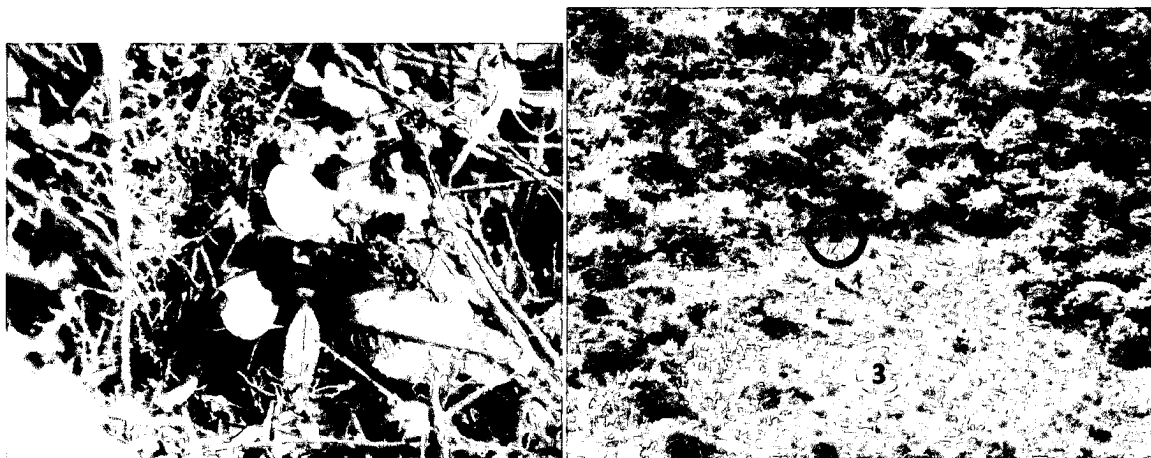


Foto 10. Juveniles de *Berberis discolor* menores de 12 cm de altura, ubicados en los tres ambientes evaluados (1) Bosque preparamero, (2) Borde y (3) Sucesión. Los Yaques 1. Valle de Las Piñuelas, Gavidia, Venezuela.

Se delimitaron parcelas circulares (radiatas) de 30 cm de diámetro considerando este radio de influencia representativo de la distancia en la que existe una fuerte interacción entre los juveniles y

su entorno inmediato, teniendo en cuenta su morfología pequeña en la que las partes aérea y subterránea aún no son muy ramificadas y expandidas (Foto 11).

Se tomó cada juvenil como centro de la radiata y se midió la abundancia de las plantas heteroespecíficas y conespecíficas (sin contar el central) y la cobertura de suelo desnudo, rocas y hojarasca presentes dentro de la radiata. Estas mediciones también se realizaron en 10 puntos tomados al azar en cada ambiente, ubicados a partir de pasos orientados por una tabla de números aleatorios. Estos puntos fueron usados como control para compararlos con el entorno de los juveniles.



Foto 11. Parcelas circulares o “radiatas” usadas para la caracterización de la vecindad inmediata de los juveniles de *Berberis discolor* dentro de un radio de 15 cm. Se ubicaron 20 radiatas en total en cada ambiente, 10 alrededor del juvenil y 10 en el ambiente promedio.

Páramo de Gavidia, Mérida, Venezuela.

Para medir la abundancia de las diferentes especies y la cobertura de rocas, suelo desnudo y hojarasca se aplicó la metodología del cuadrado puntual (Mateucci & Colma 1982, Greig & Smith 1983). Se realizaron 30 mediciones aleatorias en la vecindad de cada individuo usando una varilla de 150 cm de largo, dividida cada 10 cm, en que se registró el número de contactos de cada especie en cada intervalo y luego se calculó el biovolumen por especie (Sarmiento *et al.* 2003, Sarmiento & Llambí 2011). El biovolumen de cada una es el resultado de la suma del número de contactos que registró dicha especie, dividido por el número total de mediciones (30). Los resultados se expresan en términos del biovolumen promedio que es la sumatoria de los biovolumenes parciales dividido por los 10 puntos de muestreo en cada situación (10 juveniles vs. 10 puntos aleatorios). Además del biovolumen por especie, se registró la necromasa en pie como un elemento que pudiera ejercer efectos de sombreado a diferentes estratos. También se contabilizó la densidad de individuos conespecíficos de *Berberis discolor* de todas las categorías de desarrollo, sin incluir en el conteo al juvenil central.

4.6.2. ANÁLISIS DE SUELOS

Para el análisis de los suelos, se retiró toda la hojarasca que pudiera estar sobre el sitio de colecta y se tomaron 10 muestras en total a una profundidad de 5 cm, en los tres ambientes evaluados, 5 muestras del suelo alrededor del juvenil de *Berberis discolor* (dentro de 5 de las radiatas) y 5 tomadas en puntos al azar. Las muestras fueron analizadas en el laboratorio de suelos de la Facultad de Geografía de la Universidad de los Andes, donde se determinaron las bases intercambiables (Calcio, Potasio, Magnesio y Sodio) en Acetato de Amonio 1N pH neutro y la Capacidad de Intercambio Catiónico (CIC) en KCl 1N pH 2.5. El porcentaje de saturación de bases se calculó dividiendo la suma total de las bases cambiables entre la CIC. También, se midió la cantidad total de materia orgánica a partir del método de combustión en el laboratorio de suelos del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas ICAE de la Universidad de los Andes.

Metodología de la cuantificación de materia orgánica en la mufla:

Una vez seco, tamizado y molido el suelo, se llevan 2 g a un crisol previamente pesado. Esto se realiza con cada muestra, usando una pinza para evitar que se adhieran otros materiales al crisol por el contacto de los dedos con este recipiente. Una vez ubicadas todas las muestras en una bandeja, se llevan al horno a 105°C por una hora para que terminen de secar, se sacan y posteriormente se llevan a la mufla a una temperatura de 400°C por 4 horas para que después de que la materia orgánica se queme, los minerales no combustibles se mantengan en la ceniza (Shulze *et al.* 2005). Cuando finaliza el proceso, se espera aproximadamente una hora y media mientras se enfrían los crisoles con las muestras y se pesan el crisol con la ceniza. Para hallar el porcentaje de ceniza se resta el peso del crisol del peso inicial del crisol + ceniza, se divide el resultado por el peso inicial del suelo seco (2g) y se multiplica por 100. Finalmente, de este resultado se cuantifica el porcentaje de materia orgánica, que es la parte restante.

4.6.3. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

4.6.3.1. Vecindades Inmediatas

COBERTURA BIÓTICA

Para comparar el biovolumen de las especies vegetales alrededor de los juveniles de *Berberis*

discolor con el biovolumen encontrado en las condiciones promedio (puntos al azar), se realizó un Análisis de Varianza no paramétrico de una vía, comparando por separado los biovolúmenes de cada especie en cada una de las situaciones de muestreo (bosque preparamero, borde y sucesión) con la prueba de Kruskal Wallis ($\alpha=0,05$). Para el análisis de la necromasa en pie se realizó un Análisis de Varianza Permutacional (PERMANOVA) de 1 vía ($\alpha=0,05$) (Anderson *et al.*2008). Los análisis de biovolumen por especie se pueden evaluar también por medio del PERMANOVA, sin embargo, el Kruskal Wallis se había realizado en un tiempo previo a la adquisición del programa estadístico Primer 6, decidiendo mantener los resultados de esta manera, ya que observamos con algunas especies que no hubo diferencias entre los dos estadísticos.

También se realizó un Análisis de ordenación de escalamiento multidimensional no métrico (MDS en inglés) utilizando el programa Primer 6 (Anderson *et al.*2008) para comparar la estructura de la comunidad vegetal en la vecindad inmediata de los juveniles con la estructura comunitaria en las microparcelas seleccionadas al azar, considerando de manera conjunta los resultados en los 3 ambientes (bosque preparamero, borde, sucesión). Para este análisis se construyó una matriz con el biovolumen de cada especie en cada microparcela estudiada y se calculó una matriz de similitud entre todas las microparcelas utilizando Bray-Curtis como medida de distancia florística (Anderson *et al.*2008) para luego realizar el MDS con base en esta matriz de similitud. Adicionalmente, se realizó un PERMANOVA de dos vías sobre la matriz de similitud, para evaluar la existencia de diferencias significativas en la estructura de la comunidad en función de dos factores fijos (Anderson *et al.*2008): a) el ambiente (bosque preparamero, borde, sucesión); y b) la situación local de muestreo (microparcelas centradas en *B. discolor* vs. microparcelas en puntos al azar).

COBERTURA ABIÓTICA

Se compararon los porcentajes de cobertura de roca, hojarasca y suelo desnudo entre la vecindad inmediata de los juveniles de *Berberis discolor* y los ambientes promedio en cada uno de los ambientes (el bosque preparamero, el borde y la sucesión), con un Análisis de Varianza Permutacional (PERMANOVA) de una vía ($\alpha=0,05$) (Anderson *et al.*2008).

4.6.3.2. Análisis de suelos

Para comparar la cantidad de bases intercambiables, la capacidad de intercambio catiónico (CIC), el porcentaje de saturación de bases y el porcentaje de materia orgánica entre los suelos alrededor

de los juveniles de *B. discolor* con los suelos seleccionados aleatoriamente en los tres ambientes evaluados, se realizó un PERMANOVA de dos vías ($\alpha=0,05$) (Anderson *et al.* 2008), utilizando como primer factor el ambiente (bosque preparamero, borde y sucesión) y como segundo factor la situación (radiatas centradas en *B. discolor* vs. radiatas en puntos al azar).

4.7. RESULTADOS

4.7.1. VECINDADES INMEDIATAS

4.7.1.1. Cobertura biótica

HETEROESPECÍFICOS

BOSQUE PREPARAMERO

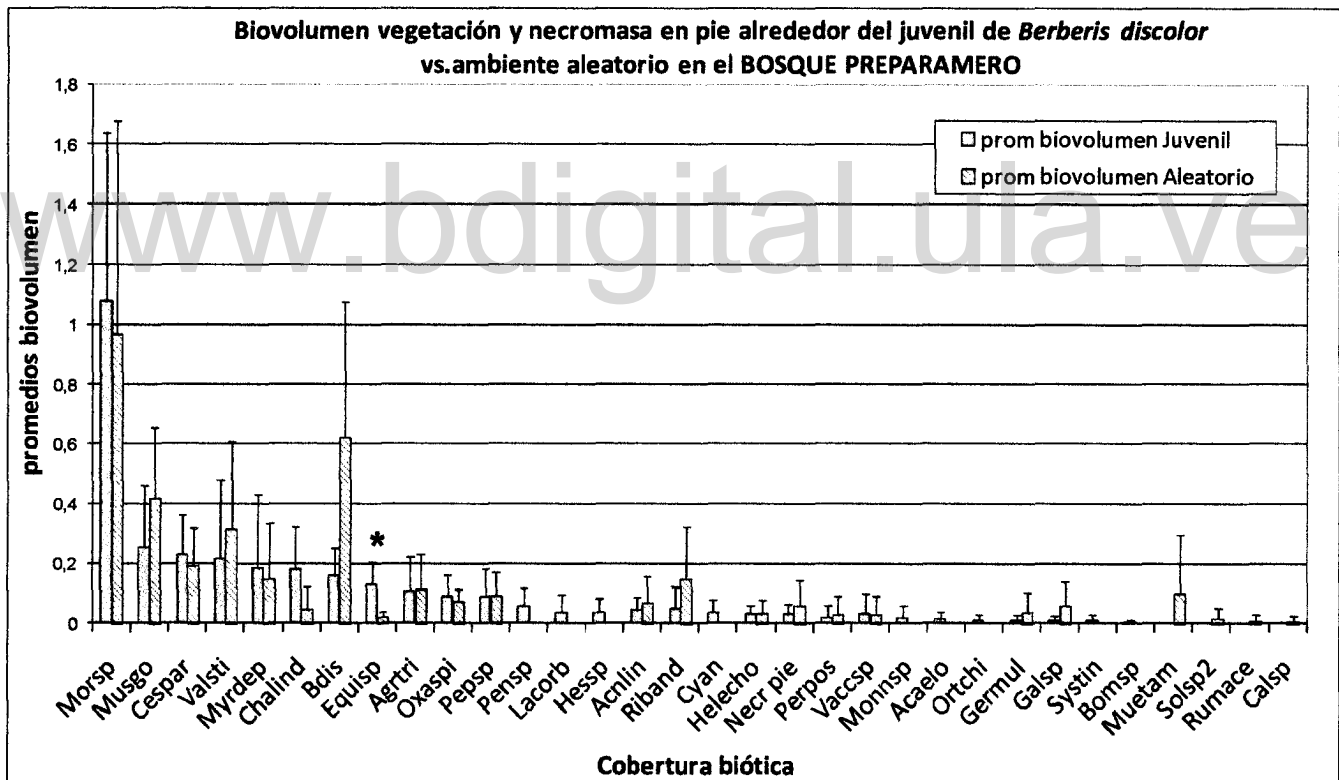


Figura 18. Biovolumen promedio de la especies vegetales encontradas en la vecindad inmediata de los juveniles de *B. discolor* vs. las áreas seleccionadas al azar en el interior del Bosque Preparamero. Las especies están ordenadas de acuerdo a su abundancia en las parcelas alrededor del juvenil. Se compararon con un K-W de 1 vía con $\alpha=0.05$. (*)Diferencias significativas. Morsp: *Morella* sp., Cespar: *Cestrum parvifolium*, Valsti: *Vallea stipularis*, Myrdep: *Myrsine dependens*, Chalind: *Chaetolepis lindeniana*, Bdis: *Berberis discolor*, Equisp: *Equisetum* sp., Agersp: *Ageratina* sp., Oxasp: *Oxalis spiralis*, Pepsp: *Peperomia* sp., Pensp: *Pentacalia* sp., Lachorb: *Lachemilla orbiculata*, Hessp: *Hesperomeles* sp., Acnlin: *Acnistes lindenianus*, Riband: *Ribes andicola*, Cyan: *Cyanchum* sp., Necrpie: Necromasa en pie,

Perpos:*Pernettya postrata*, Vaccsp:*Vaccinium* sp., Monnsp:*Monnina* sp., Acaelo:*Acaena elongata*, Orchi:*Orthosanthus chimboracensis*, Germul:*Geranium multiceps*, Galsp:*Gallium hipocarpium*, Systin:*Sisyrinchium tinctorium*, Bomsp:*Bomarea* sp., Muetam:*Muehlenbeckia tamnifolia*, Solsp2:*Solanaceae*, Rumace:*Rumex acetosella*, Calsp:*Calceolaria* sp.

En el interior del bosque preparamero se registraron 18 especies alrededor de los juveniles de *Berberis discolor* que no presentaron diferencias significativas con las áreas seleccionadas al azar, a excepción de *Equisetum* sp. que presentó una mayor abundancia en la vecindad de los juveniles. Además, se encontraron 9 especies creciendo solamente alrededor de los juveniles (*Pentacalia* sp., *Lachemilla orbiculata*, *Hesperomeles* sp., *Cyanchum* sp., *Monnina* sp., *Acaena elongata*, *Orthosanthus chimboracensis*, *Sisyrinchium tinctorium*, *Bomarea* sp.). Las especies ausentes en la vecindad inmediata y presentes únicamente en las parcelas seleccionadas aleatoriamente fueron *Muehlenbeckia tamnifolia*, *Solanum* sp., *Calceolaria* sp. y la especie exótica *Rumex acetosella*, esta última, propia de las áreas en sucesión temprana. Las mayores coberturas de árboles y arbustos leñosos en el bosque preparamero se registraron para *Morella* sp., *Cestrum* sp., *Myrsine dependens*, *Chaetolepis lindeniana*, *Vallea stipularis*, *Berberis discolor* y *Ageratina* sp. (Figura 18), de los cuales *Morella* sp., *Cestrum* sp., *Myrsine dependens* y *Chaetolepis lindeniana* presentaron valores algo mayores en la vecindad inmediata de los juveniles de *B. discolor*, mientras que *Berberis discolor*, *Vallea stipularis* y *Ageratina* sp. tuvieron más cobertura en las parcelas aleatorias.

BORDE

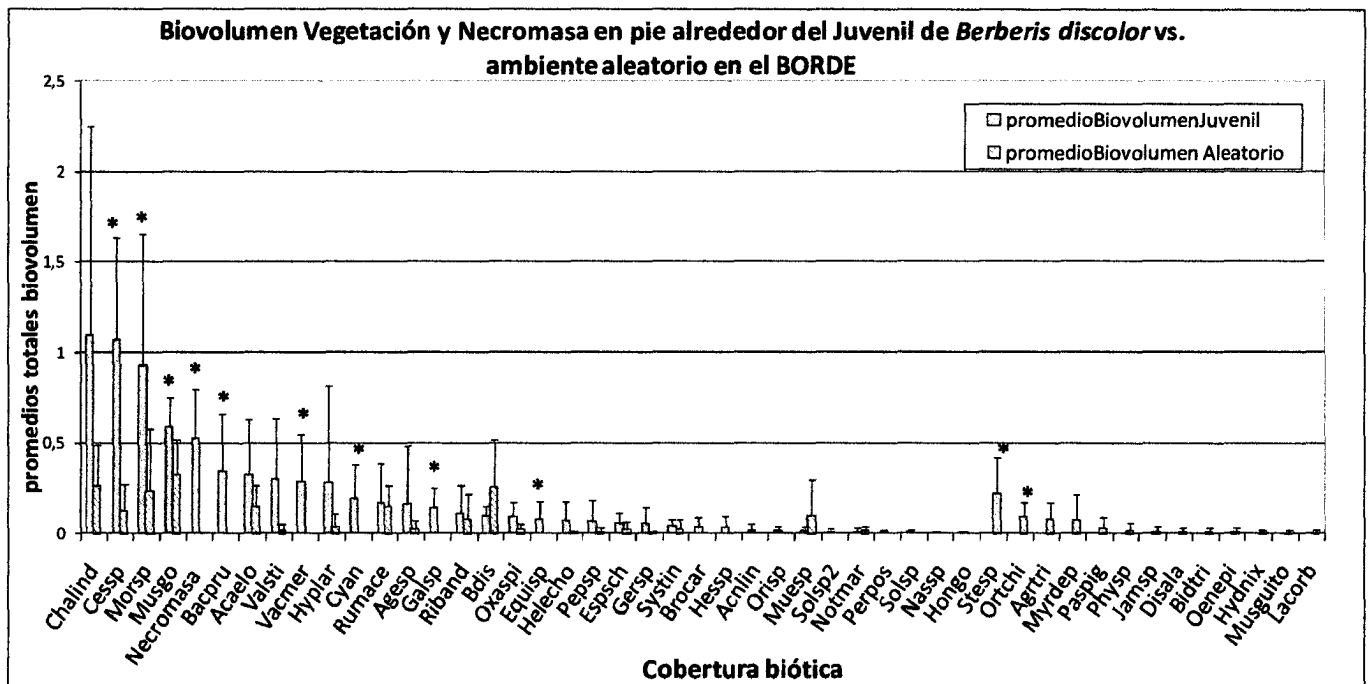


Figura 19. Biovolumen promedio de la especies vegetales encontradas en la vecindad inmediata de los juveniles de *B. discolor* vs. las áreas seleccionadas al azar en el ambiente del borde. Las especies están ordenadas de acuerdo a su abundancia en las parcelas alrededor del juvenil. Se compararon con un K-W de 1 vía con $\alpha=0.05$. (*)Diferencias significativas. Chalind:*Chaetolepis lindeniana*, Cessp:*Cestrum parvifolium*, Morsp:*Morella* sp., Bacpru:*Baccharis prunifolia*, Acaelo:*Acaena elongata*, Valsti:*Vallea stipularis*, Vacmer:*Vaccinium meridionale*, Hyplar:*Hypericum laricifolium*, Cyan:*Cyanchum* sp., Rumace:*Rumex acetosella*, Agesp:*Ageratina* sp., Galsp:*Gallium hipocarpium*, Riband:*Ribes andicola*, Bdis:*Berberis discolor*, Oxaspi:*Oxalis spiralis*, Equisp:*Equisetum* sp., Pepsp:*Peperomia* sp., Espsch: *Espeletia schultzei*, Gersp: *Geranium multiceps*, Systin:*Sisyrinchium tinctorium*, Brocar:*Bromus carinatus*, Hesp: *Hesperomeles* sp., Aclin: *Acnistes lindenianus*, Orisp:*Oritrophium* sp., Muesp:*Muehlenbeckia tamnifolia*, Notmar:*Noticastrum marginatus*, Perpos:*Pernettya postrata*, Nassp: *Nassella* sp., Stesp:*Stevia* sp., Ortchi:*Orthosanthus chimboracensis*, Agrtri:*Agrostis trichodes*, Myrdep:*Myrsine dependens*, Paspig:*Paspalum pigmaeum*, Physp:*Phyllanthus* sp., Jamsp:*Jamesonia* sp., Disala:*Disterigma alaternoides*, Bidtri:*Bidens triplinervia*, Oenepi:*Oenothera epilobifolia*, Hydrix:*Hydrocotyle nixoides*, Lachorb:*Lachemilla orbiculata*.

En el borde se encontraron 19 especies presentes tanto alrededor del juvenil de *Berberis discolor* como en las parcelas aleatorias, de las cuales, las 8 que presentaron abundancias significativamente mayores alrededor de los juveniles de *B. discolor* fueron: *Cestrum parvifolium*, *Morella* sp., el musgo *Sphagnum* sp., *Baccharis prunifolia*, *Vaccinium meridionale*, *Cyanchum* sp., *Gallium hipocarpium* y *Equisetum* sp. La necromasa en pie solo se encontró en las vecindades de

los juveniles. Las especies que estuvieron presentes solamente alrededor de los juveniles de *B. discolor* fueron *Baccharis prunifolia*, *Vaccinium meridionale*, *Cyanchum* sp., *Gallium hipocarpium*, *Equisetum* sp., *Bromus carinatus*, *Hesperomeles* sp., *Acnistes lindenianus*, *Oritrophium* sp., *Solanum* sp., *Pernettya postrata*, *Nassella* sp. y una especie de hongo. Las especies ausentes alrededor de los juveniles de *B. discolor* fueron: *Agrostis trichodes*, *Myrsine dependens*, *Paspalum pigmaeum*, *Phyllantus* sp., *Jamesonia* sp., *Disterigma alaternoides*, *Bidens triplinervia*, *Oenothera epilobifolia*, *Hydrocotyle nixoides*, *Lachemilla orbiculata*, una especie de musgo, *Stevia* sp. y *Orthosanthus chimboracensis*. Aunque *Muehlenbeckia tamnifolia* y *Berberis discolor* no presentaron diferencias significativas, su cobertura fue mayor en las parcelas del ambiente promedio.

SUCESIÓN

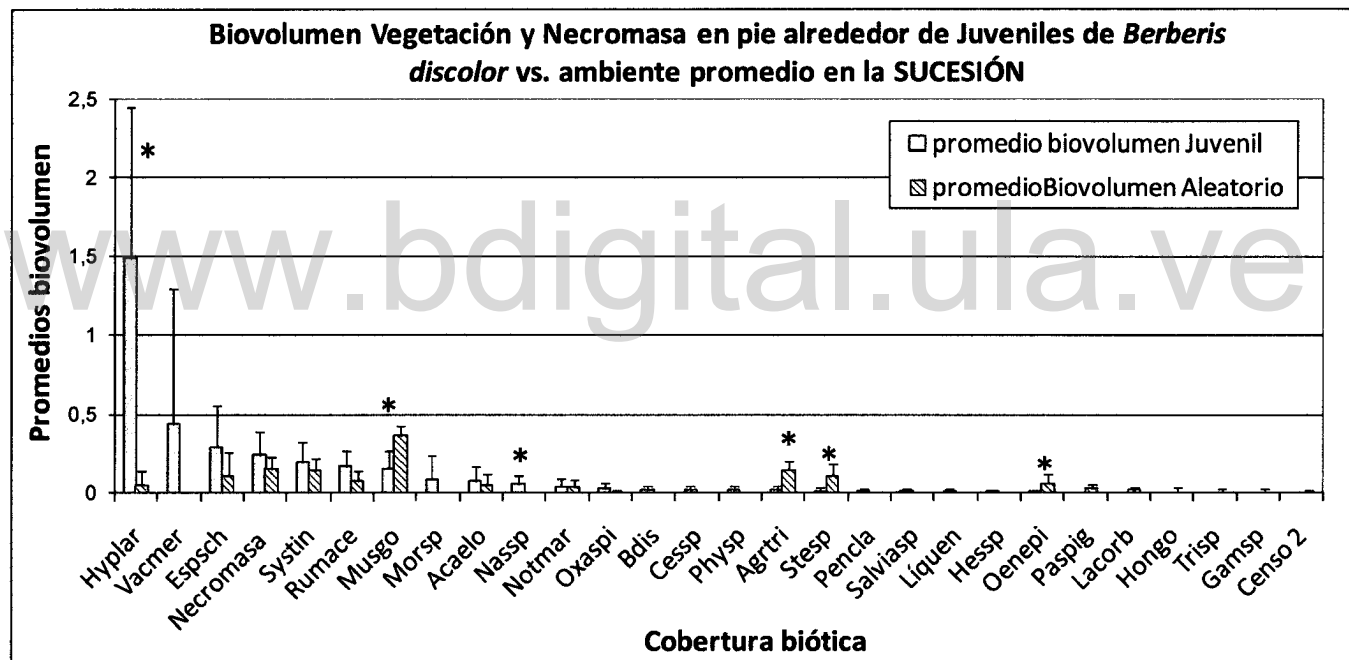


Figura 20. Biovolumen promedio de la especies vegetales encontradas en la vecindad inmediata de los juveniles de *B. discolor* vs. las áreas seleccionadas al azar en el ambiente de sucesión. Las especies están ordenadas de acuerdo a su abundancia en las parcelas alrededor del juvenil. Se compararon con un K-W de 1 vía con $\alpha=0.05$. (*)Diferencias significativas. Hyplar:*Hypericum laricifolium*, Vacmer:*Vaccinium meridionale*, Epsch: *Espeletia schultzii*, Systin:*Sisyrinchium tinctorium*, Rumace:*Rumex acetosella*, Morsp:*Morella* sp., Acaelo:*Acaena elongata*, Nasssp:*Nassella* sp., Notmar:*Noticastrum marginatus*, Oxaspi:*Oxalis spiralis*, Bdis:*Berberis discolor*, Cessp:*Cestrum parvifolium*, Physp:*Phyllantus* sp., Agrtri:*Agrostis trichodes*, Stesp:*Stevia* sp., Pencla:*Pennisetum clandestinum*, Hessp:*Hesperomeles* sp., Oenepi:*Oenothera epilobifolia*, Paspig:*Paspalum pigmaeum*, Lachorb:*Lachemilla orbiculata*, Trisp:*Trisetum* sp., Gamsp:*Gamochoaeta* sp.

En la sucesión se registraron 10 especies presentes tanto alrededor de los juveniles de *B. discolor* como en las parcelas del ambiente promedio, de las que solamente *Hypericum laricifolium* tuvo una abundancia significativamente mayor en la vecindad inmediata de los juveniles y *Agrostis trichodes*, *Stevia* sp., *Oenothera epilobifolia* y el musgo *Sphagnum*, presentaron abundancias significativamente mayores en las parcelas seleccionadas aleatoriamente. Las especies que solo se encontraron alrededor de los juveniles, fueron: *Vaccinium meridionale*, *Morella* sp., *Berberis discolor*, *Cestrum* sp., *Phyllanthus* sp., *Pennisetum clandestinum*, *Salvia* sp., una especie de líquen, *Hesperomeles* sp. y *Nassella* sp. Las especies ausentes en la vecindad de los juveniles fueron *Paspalum pigmaeum*, *Lachemilla orbiculata*, una especie de hongo, *Trisetum* sp. y *Gamochoeta* sp.

ANÁLISIS MULTIVARIADOS

ANÁLISIS DE ESCALAMIENTO MULTIDIMENSIONAL NO MÉTRICO (MDS)

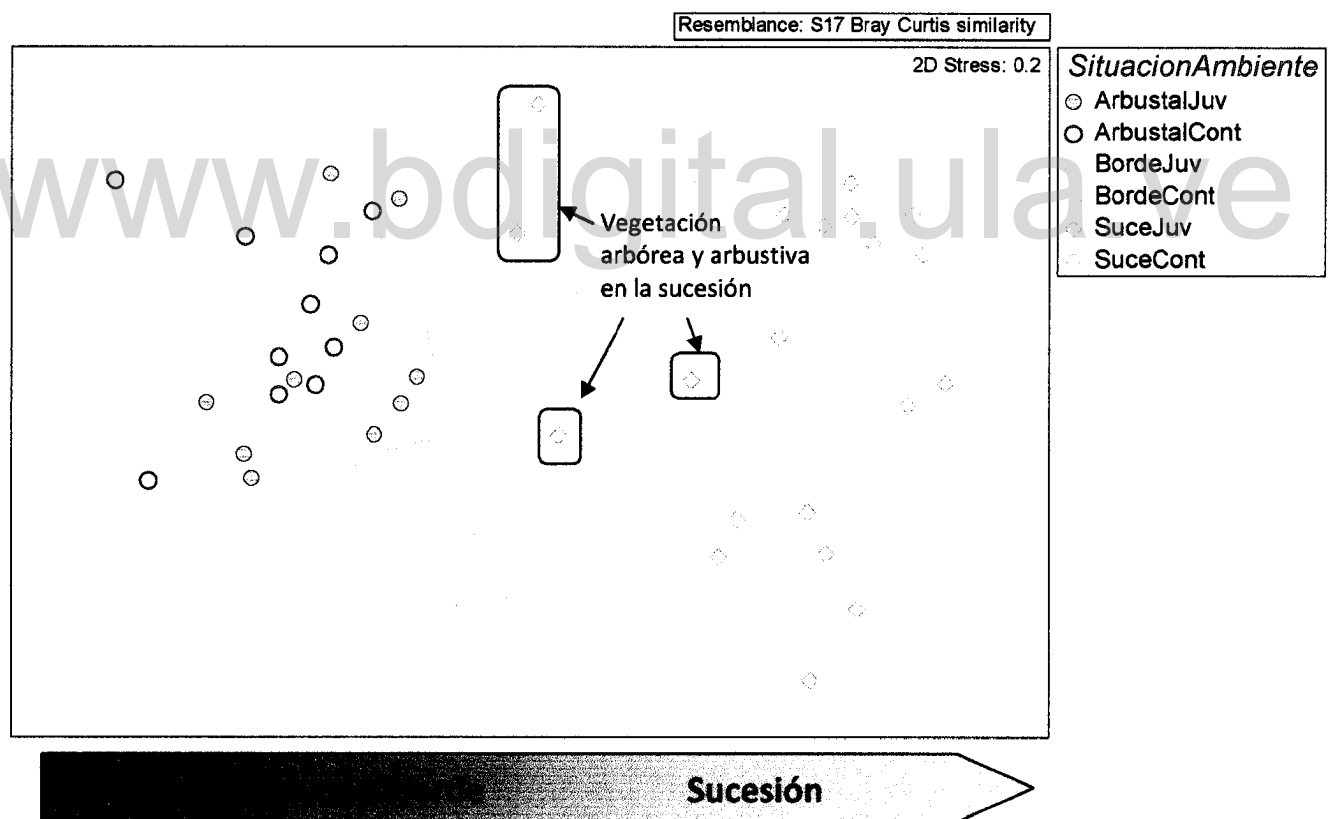


Figura 21. Análisis de escalamiento Multidimensional no métrico (MDS) para la ordenación de la estructura de las comunidades vegetales en las microparcelas alrededor de los juveniles de *Berberis discolor* de las comunidades presentes en las condiciones promedio en el bosque preparamero, el borde y la sucesión. Se utilizó Bray-Curtis como medida de similaridad de la abundancia de las especies entre microparcelas. Se observó una interacción significativa entre el efecto del ambiente y el de la situación de muestreo. En el bosque preparamero no se presentaron diferencias

significativas de similitud entre las microparcelas al azar y las ubicadas en la vecindad de *B. discolor*. En el borde y en la sucesión sí se observaron diferencias significativas en función de la condición local de muestreo ($P=0.0003$, $P=0.0002$, respectivamente). Juv:microparcelas alrededor del juvenil en cada ambiente; Cont:microparcelas control o del ambiente promedio.

ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP)

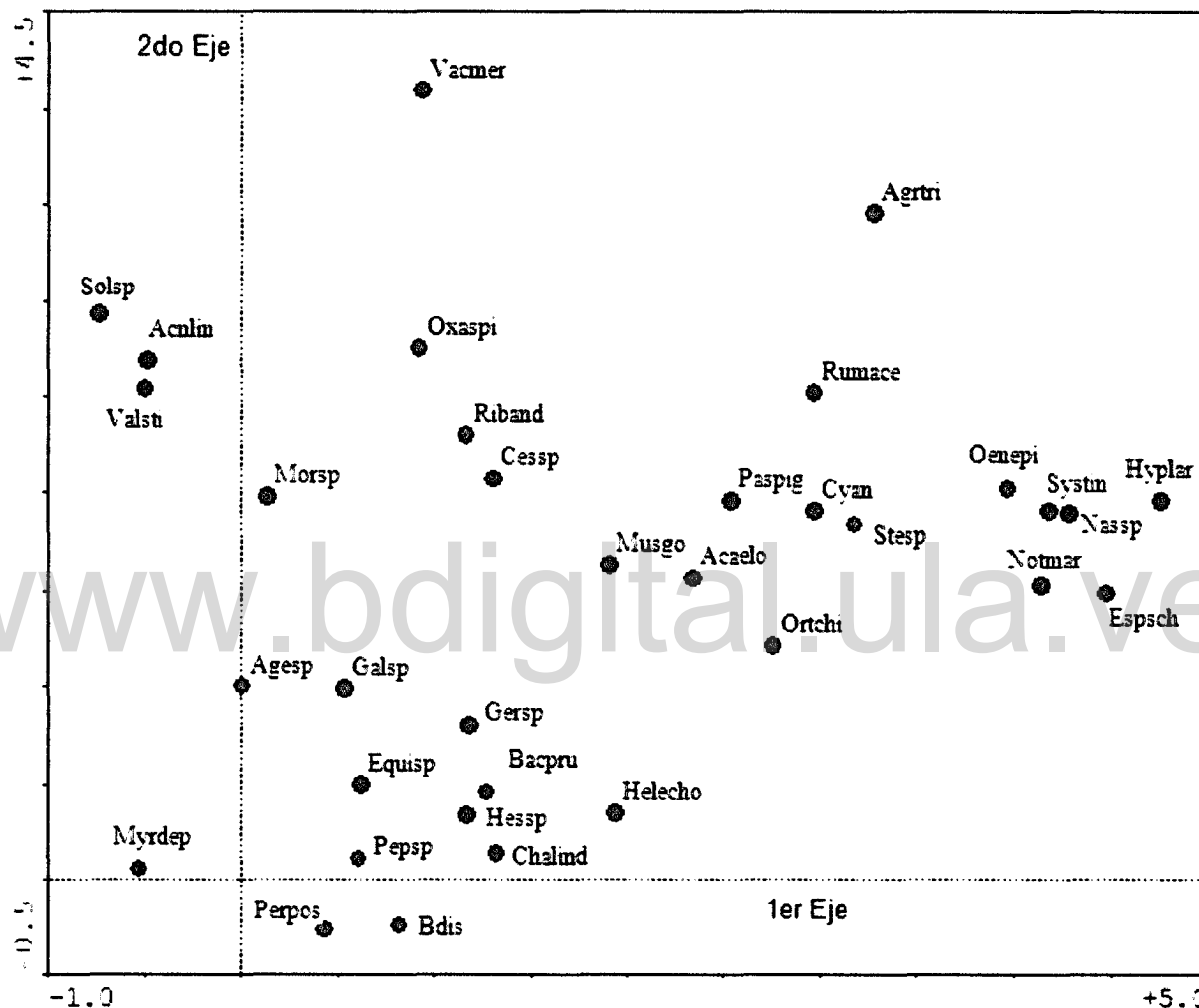


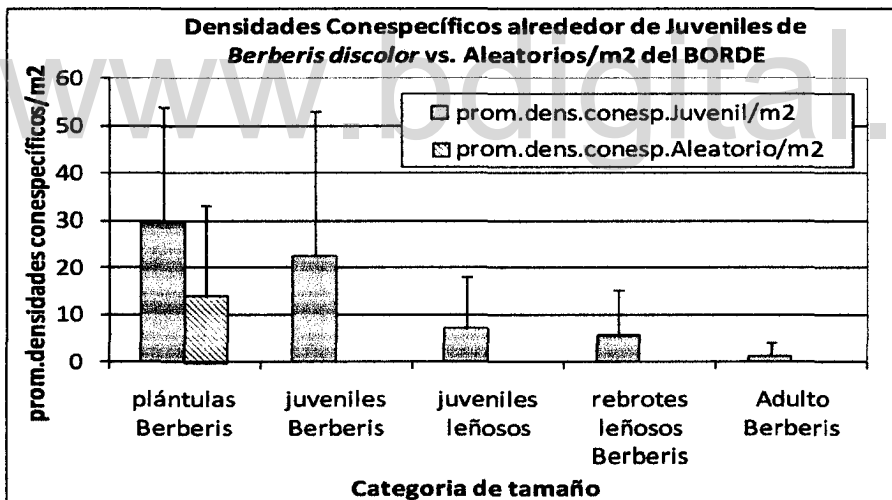
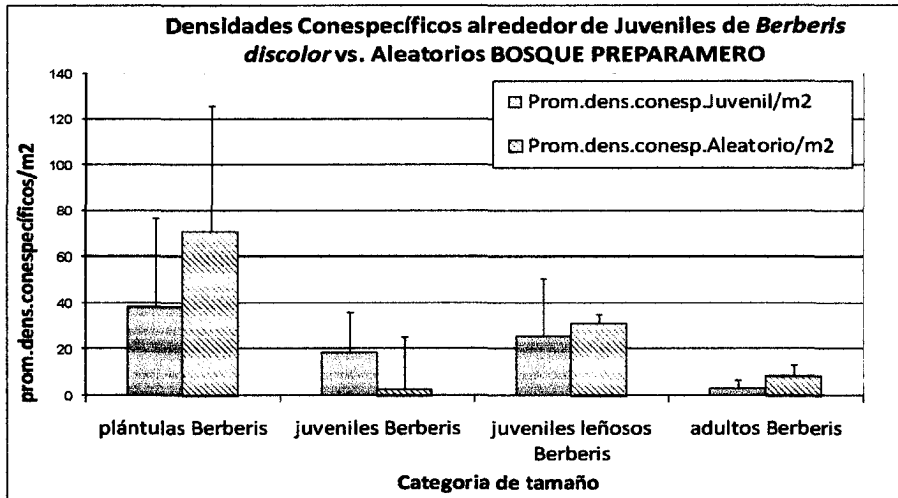
Figura 22. Análisis de Componentes Principales. Se presentan las especies de las microparcelas centradas en los juveniles de *Berberis discolor* y las presentes en los ambientes aleatorios del bosque preparamero, borde y sucesión. Se representan en los ejes factoriales 1 y 2. Hyplar: *Hypericum laricifolium*, Nassp: *Nassella* sp., Systin: *Sisyrinchium tinctorium*, Notmar: *Noticastrum marginatus*, Espsch: *Espeletia schultzei*, Oenepi: *Oenothera epilobifolia*, Rumace: *Rumex acetosella*, Stesp: *Stevia* sp., Ortchi: *Orthosanthus chimboracensis*, Cyan: *Cyanchum* sp., Paspig: *Paspalum pigmaeum*, Acaelo: *Acaena elongata*, Cessp: *Cestrum parvifolium*, Riband: *Ribes andicola*, Oxaspi: *Oxalis spiralis*, Vacmer: *Vaccinium meridionale*, Morsp: *Morella* sp., Solsp: Solanaceae, Acnlin: *Acnistes lindenianus*, Valsti: *Vallea stipularis*, Chalmd: *Chaetolepis lindeniana*, Hessp: *Hesperomeles* sp., Bacpru: *Baccharis prunifolia*, Gersp: *Geranium multiceps*, Equisp: *Equisetum* sp., Peps: *Peperomia* sp., Bdis: *Berberis discolor*, Perpos: *Pernettya postrata*,

Agesp: *Ageratina* sp., Galsp: *Gallium hipocarpium*, Myrdep: *Myrsine dependens*.

Al comparar la estructura de la comunidad en la vecindad inmediata de los juveniles de *Berberis discolor* con la de las condiciones promedio en cada ambiente, se observa una separación de las parcelas en función de las dos dimensiones del análisis de MDS (Figura 22). En el plano horizontal, las micro-parcelas de la sucesión se ubican en el extremo derecho de la gráfica, las parcelas del borde se agrupan en la zona central y las parcelas del bosque preparamero se ubican en la parte izquierda. Esta distribución muestra un gradiente de variación en la estructura de la vegetación desde el bosque preparamero hacia la sucesión. En el plano vertical, la parte superior tiende a estar ocupada por las parcelas centradas en puntos al azar en los ambientes de sucesión y borde y la parte inferior está ocupada por las parcelas ubicadas alrededor de los juveniles, mientras que en el bosque preparamero esta separación entre las situaciones de muestreo es mucho menos evidente. Además, es interesante que en el caso de los bordes, las parcelas alrededor de los juveniles tienden a estar más cerca de la posición ocupada por las parcelas del bosque preparamero (sugiriendo que estos tienen a establecerse en una comunidad local más parecida a la comunidad presente al interior del bosque preparamero). El análisis de PERMANOVA de la matriz de similitud mostró un efecto significativo de interacción entre los dos factores (situación de muestreo y ambiente, $P = 0.0001$). Las radiatas en el borde y la sucesión presentaron diferencias significativas del índice de similitud entre las situaciones al azar vs. la vecindad inmediata de los juveniles ($P = 0.0003$, $P = 0.0002$, respectivamente), mientras que las del bosque preparamero no presentaron diferencias significativas. Esto sugiere que en la sucesión y el borde, las especies presentan una asociación positiva y negativa más clara a los micrositios donde se establecen los juveniles de *B. discolor* y que el nicho de establecimiento no es aleatorio para esta especie en dichos ambientes. Por otro lado, en el bosque preparamero no parece haber especies claramente asociadas a los sitios de establecimiento de los juveniles. Es importante notar que cuatro radiatas de la sucesión con centro en el juvenil se separan de las seis restantes de este ambiente y se acercan a las parcelas del ambiente de borde. Probablemente esto se deba a la presencia de elementos arbóreos y arbustivos leñosos que se encuentran en la sucesión después del disturbio (bien sea remanentes o sucesionales) y que podrían estar desempeñando un efecto de sombra similar al de la vegetación presente en los bordes. El Análisis de Componentes Principales permite definir estos elementos, entre ellos, *Vaccinium meridionale*, *Morella* sp., *Cestrum* sp. y el mismo

Berberis discolor en una etapa de desarrollo avanzado, ya que estas especies fueron abundantes en estas micro-parcelas centradas en los juveniles de *B. discolor* en la sucesión, así como en las microparcelas en los bordes.

CONESPECÍFICOS



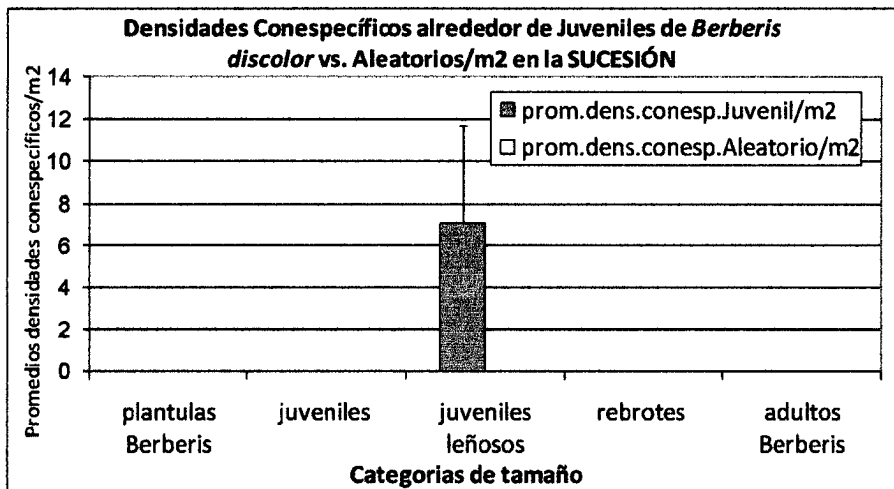


Figura 23. Densidades promedio de conespecíficos en las parcelas alrededor de los juveniles de *Berberis discolor* vs. conespecíficos existentes en las condiciones promedio del interior del bosque preparamero, el borde y la sucesión.

Al comparar las densidades de conespecíficos alrededor de los juveniles de *Berberis discolor* y los presentes en el ambiente promedio del bosque preparamero, no hubo diferencias significativas para ninguna categoría de desarrollo. Sin embargo, el patrón de abundancia sugiere una distribución agregada de los juveniles en este ambiente. En el borde, en las parcelas al azar solo se observaron plántulas de *B. discolor*, mientras que las otras categorías de tamaño estuvieron ausentes. Esto contrasta marcadamente con la situación en las parcelas centradas en juveniles de *B. discolor*, en que sí estuvieron presentes individuos en las diferentes clases de tamaño. En la gráfica se observa que las plántulas son más abundantes en la vecindad de los juveniles, además de la disminución en la densidad de las otras categorías a medida que el tamaño aumenta. En la sucesión solamente se encontraron juveniles leñosos en la vecindad de los juveniles de *B. discolor* frente a las parcelas seleccionadas al azar, lo que puede estar indicando procesos de colonización en los que algunas plántulas y juveniles han persistido hasta juveniles leñosos en distribución agregada entre ellos. En general, los resultados sugieren que el establecimiento en las áreas de borde y sucesión presenta un patrón fuertemente agregado en el que posiblemente los individuos tienden a concentrarse en micrositios con condiciones más favorables.

4.7.1.1. Cobertura abiótica

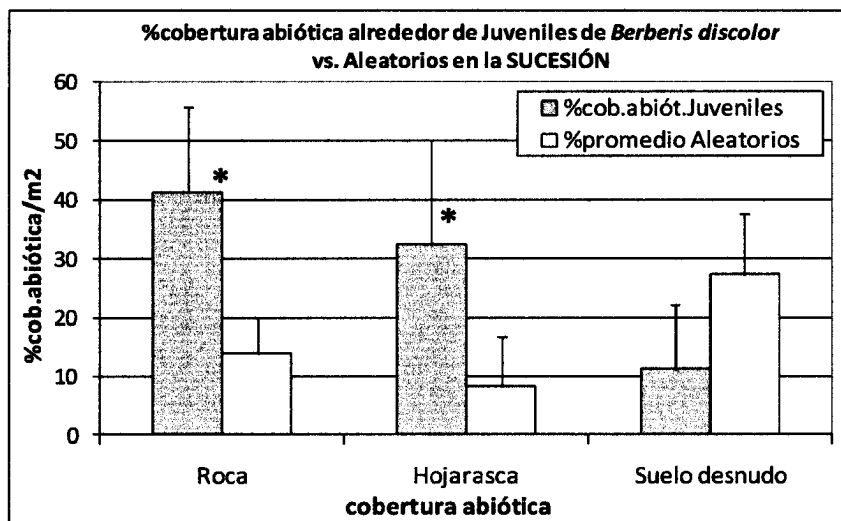
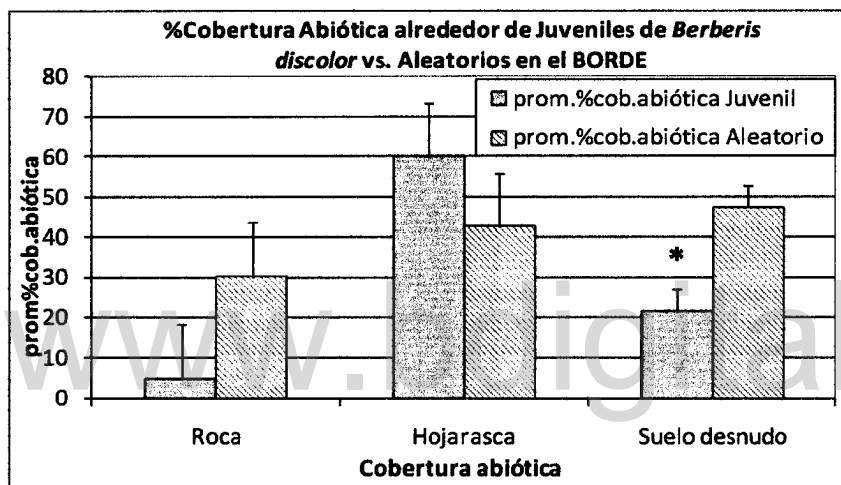
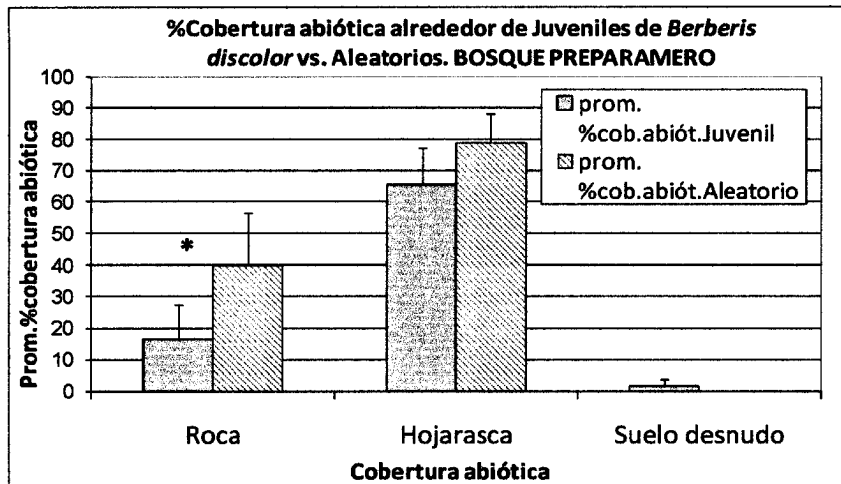


Figura 24. Cobertura abiótica alrededor de los juveniles *Berberis discolor* vs. condiciones promedio en el bosque preparamero, el borde y la sucesión. El asterisco (*) indica diferencias significativas en los porcentajes de cobertura de roca, hojarasca y suelo desnudo. PERMANOVA de 1 vía ($\alpha=0.05$) (Anderson et al.2008).

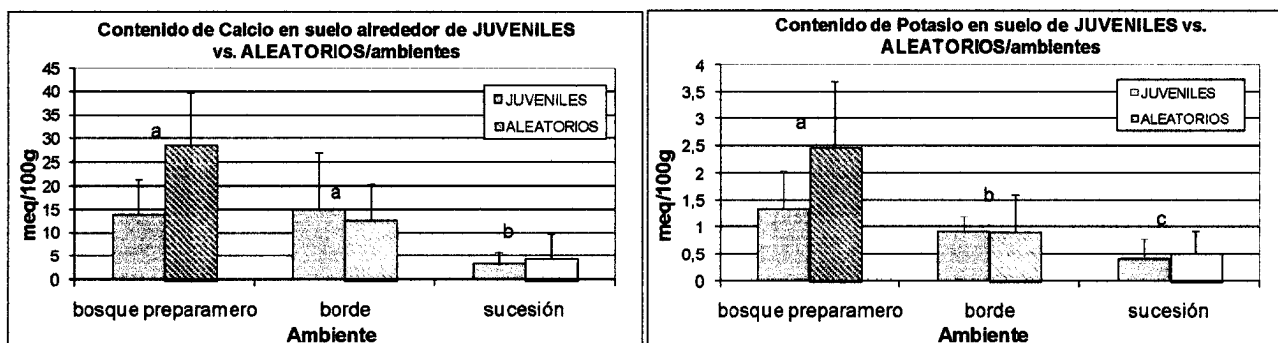
Al comparar los porcentajes de cobertura de algunos parámetros abióticos en las vecindades inmediatas de los juveniles de *Berberis discolor* frente a la cobertura en las condiciones promedio, los elementos que se tomaron en cuenta fueron, la presencia de roca, hojarasca y suelo desnudo. En el bosque preparamero la cobertura de roca fue significativamente menor alrededor del juvenil (16.3%) que en las condiciones promedio (40%) y las coberturas de hojarasca y suelo desnudo no mostraron diferencias significativas entre las dos situaciones. En el borde los porcentajes de cobertura de suelo desnudo alrededor del juvenil fueron significativamente menores (4.6%) a los porcentajes en las parcelas promedio (47.3%) y las coberturas de roca y hojarasca no fueron diferentes significativamente en las dos situaciones. En el bosque preparamero y en el borde, la hojarasca es el elemento con mayor porcentaje frente a la roca y el suelo desnudo y, especialmente en el borde, se observa una mayor cobertura en la vecindad del juvenil de *B. discolor* que en las parcelas aleatorias aunque no es significativa. En la sucesión, los porcentajes de cobertura de roca alrededor del juvenil fueron mayores (41.3%) que en el ambiente promedio (14%), al igual que la cobertura de hojarasca en la vecindad (32.3%) frente a la cobertura en las parcelas aleatorias (8.3%). Aunque no hubo diferencias significativas en la cobertura de suelo desnudo, se observa un menor porcentaje alrededor del juvenil de *B. discolor*.

4.7.2. CONDICIONES EDÁFICAS

4.7.2.1. Bases Intercambiables

CALCIO (Ca^{2+})

POTASIO (K^+)



MAGNESIO (Mg²⁺)

SODIO (Na⁺)

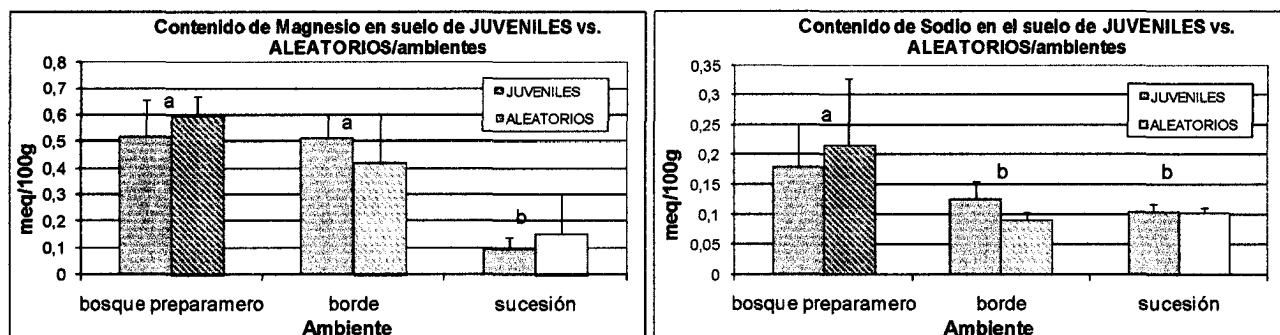


Figura 25. Contenido de bases intercambiables (Ca, K, Mg y Na) en miliequivalentes/100g, en los suelos alrededor del juvenil de *Berberis discolor* y en los suelos de las parcelas seleccionadas al azar en los ambientes del interior del bosque preparamero, el borde y la sucesión. Las letras señalan las diferencias significativas entre ambientes (PERMANOVA de dos vías, $P < 0.001$).

Al comparar los contenidos de las bases intercambiables en los suelos de la vecindad inmediata de los juveniles de *Berberis discolor* con los suelos de las parcelas aleatorias en los tres ambientes evaluados, no se encontraron diferencias significativas entre estas dos situaciones, lo que sugiere que las bases en el suelo están disponibles en cantidades similares tanto en las áreas cercanas a los juveniles como en las condiciones promedio de cada ambiente. Sin embargo, cuando se evaluó la variación entre ambientes, sí hubo diferencias significativas en cada contenido de bases, resultando para los suelos del bosque paramero y el borde mayores contenidos de calcio y magnesio frente a los suelos de la sucesión. En cuanto a los contenidos de potasio, los suelos del bosque preparamero presentaron mayores cantidades frente a los suelos del borde y la sucesión y los del borde fueron mayores a los de la sucesión. Finalmente, los contenidos de sodio fueron mayores en los suelos del bosque preparamero que en los suelos del borde y la sucesión. Por otro lado, no se observó una interacción significativa entre los dos factores.

4.7.2.2. Capacidad de Intercambio Catiónico

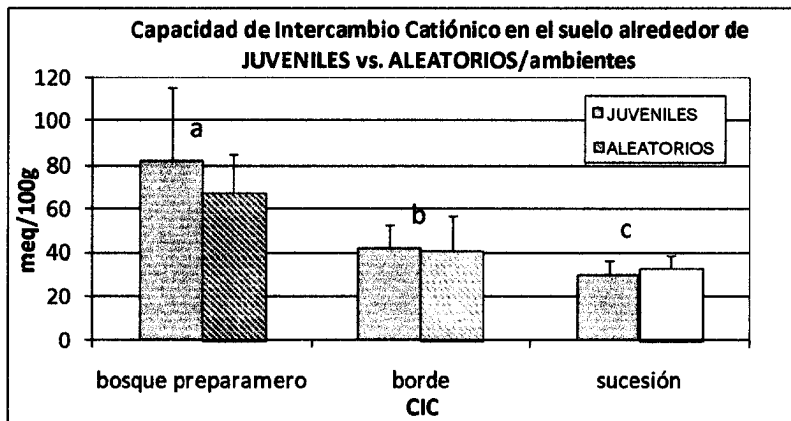


Figura 26. Capacidad de intercambio catiónico en el suelo en la vecindad inmediata de los juveniles vs. suelos de las parcelas del ambiente promedio en el bosque preparamero, borde y sucesión. Las letras señalan diferencias significativas entre ambientes (PERMANOVA de 2 vías, $P < 0.001$).

Con respecto a la capacidad de intercambio catiónico, se encontraron diferencias significativas entre ambientes, siendo más altos los valores en los suelos del bosque preparamero, frente a los suelos del borde y la sucesión. A su vez, en el borde fueron mayores los valores de CIC que en la sucesión. Así como con el contenido de bases cambiables, no hubo diferencias entre las situaciones de vecindad al juvenil de *B. discolor* y las parcelas seleccionadas al azar en el ambiente promedio y la interacción entre ambos factores no fue significativa.

4.7.2.3. Porcentaje de saturación de bases intercambiables

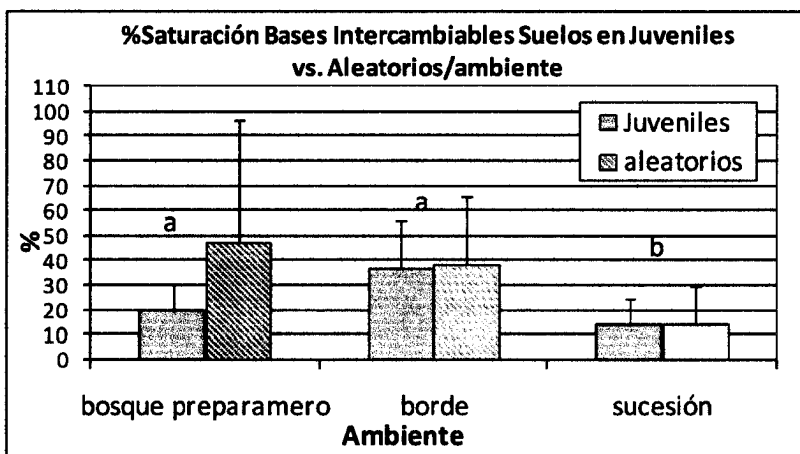


Figura 27. Porcentaje de saturación de bases cambiables en los suelos alrededor del juvenil de *B. discolor* y los suelos en las parcelas del ambiente promedio del bosque preparamero, borde y sucesión. Las letras señalan diferencias significativas entre ambientes (PERMANOVA de 2 vías, $P < 0.001$).

El porcentaje de saturación de bases cambiables fue mayor en los suelos del bosque preparamero y el borde frente a los suelos de la sucesión. No hubo diferencias significativas entre los suelos en la vecindad inmediata de los juveniles de *Berberis discolor* y los suelos de las condiciones promedio en cada ambiente y la interacción no fue significativa.

4.7.2.4. Porcentaje de materia orgánica

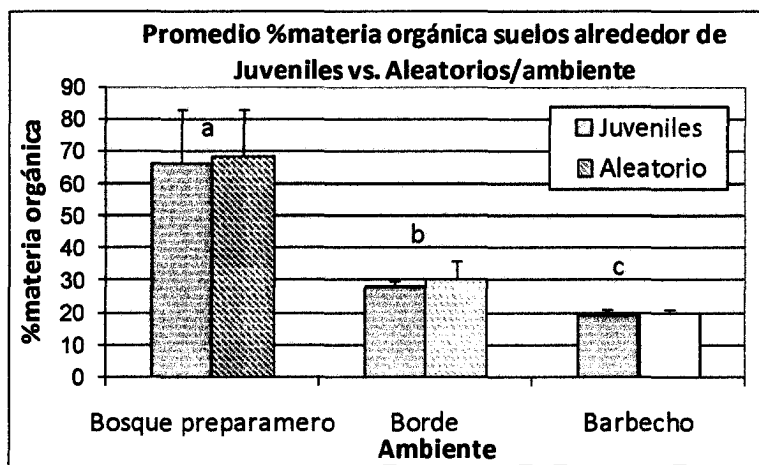


Figura 28. Porcentaje de materia orgánica en los suelos alrededor del juvenil de *B. discolor* y los suelos en las parcelas del ambiente promedio del arbustal, borde y sucesión. Las letras señalan diferencias significativas entre ambientes, (PERMANOVA de 2 vías, $P < 0.001$).

El porcentaje de materia orgánica fue mayor en los suelos del interior del bosque preparamero que en los suelos del borde y la sucesión y a su vez, fue mayor en los suelos del borde que en los de la sucesión. No se observaron diferencias entre las situaciones de muestreo y no hubo un efecto significativo de la interacción entre ambos factores (ambiente, situación).

4.8. DISCUSIÓN DE RESULTADOS

4.8.1. ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN EN LA VECINDAD DE LOS JUVENILES DE *Berberis discolor*

La estructura de la vegetación alrededor de los juveniles de *B. discolor* no presentó diferencias significativas con la de las parcelas control en el ambiente del bosque preparamero, excepto para *Equisetum bogotense*, que es una hierba terrestre que solo se encuentra en sustratos muy húmedos (Pérez Arbeláez 1955, Vareschi 1970), siendo indicadora de altos contenidos de agua en el suelo. Esto sugiere que los juveniles de esta especie pueden establecerse con mayor éxito en

cualquier sitio dentro del bosque preparamero, posiblemente por las condiciones existentes bajo el dosel cerrado, óptimas para el desarrollo de las poblaciones de especies leñosas (Chapin et al.2002), lo cual pudiera promover una alta densidad de arbustos y árboles. En el borde se observaron algunos componentes arbustivos propios de la sucesión que pudieran estar contribuyendo al establecimiento de las especies del bosque paramero, como *Baccharis prunifolia*, *Ageratina* sp., *Hesperomeles* sp., *Hypericum laricifolium*, *Acaena elongata* y *Espeletia schultzii*, para los que se registraron mayores coberturas en la vecindad inmediata de los juveniles de *B.discolor*. No obstante, algunas especies solo se encontraron en el ambiente promedio, sugiriendo alguna relación negativa con los juveniles de *B.discolor* como *Muehlenbeckia tamnifolia* (tanto en el bosque preparamero como en el borde), *Stevia* sp., las cuales poseen un mucílago en sus hojas que puede ser antagónico para los juveniles de *B.discolor*, el helecho *Jamesonia* sp., similar a lo encontrado por Puentes (2010) para este género en la vecindad de los juveniles de *Diplostegium venezuelense* Cuatrec., la iridaceae *Orthosanthus chimboracensis* y otras especies como *Agrostis trichodes* y *Paspalum pigmaeum*, estas últimas pertenecientes a la familia Poaceae, que agrupa géneros capaces de establecerse en sitios abiertos y en zonas de regeneración temprana, gracias a sus estrategias de dispersión anemócora (Vargas 2002, Arias-Escobar & Cataño-Barrera 2007), lo que podría estar determinando su ubicación en la zona de borde que está desprovista de vegetación, donde hay una mayor exposición a la luz, mayores temperaturas y acidez y una reducción de la humedad, materia orgánica y nutrientes (Bradshaw 1997a).



Foto 12. Vecindad inmediata de un juvenil leñoso de *Berberis discolor* ubicado en el borde entre el bosque preparamero y el área en barbecho. Alrededor se observan rebrotes leñosos de *Vallea stipularis*, plántulas y juveniles leñosos conespecíficos, musgo y rebrotes de *Acaena elongata* entre otras especies.

En las áreas de sucesión se observaron coberturas significativamente mayores de *Hypericum*

laricifolium alrededor de los juveniles de *B.discolor* respecto a las microparcelas aleatorias. *H.laricifolium* es una especie con abundancias máximas en el páramo de rosetal-arbustal no cultivado y con una alta capacidad de colonizar las zonas en barbecho desde las etapas serales tempranas (Sarmiento *et al.* 2003). Esta especie de páramo, junto con *Espeletia schultzii* (que también presentó mayor abundancia en la vecindad inmediata de los juveniles de *B.discolor* en la sucesión respecto a las microparcelas del ambiente promedio), ocupa exitosamente las zonas desprovistas de vegetación generadas por el disturbio agrícola sobre el bosque preparamero, donde el cambio drástico en las condiciones ambientales parecen promover un efecto de “paramización” (Hernández-C. 1997). Estas especies dominantes en el área en sucesión, no reflejan la composición de los bosques preparamero, similar a lo que se encontró en las parcelas perturbadas del bosque preparamero de La Arenosa (cerca del Páramo de Gavidia), en donde la apertura de claros favoreció la colonización de especies leñosas propias del páramo dentro de la matriz del bosque y muchas de las especies del bosque disminuyeron su abundancia relativa en las áreas perturbadas (González *et al.* 2011). Es posible que la barrera para el establecimiento de las especies leñosas del bosque preparamero de Gavidia en las áreas en sucesión secundaria se inicie desde la dispersión, por lo cual, también es necesaria la evaluación de la lluvia de semillas. Estas dos especies propias del páramo son plantas adaptadas a ambientes con baja disponibilidad de recursos, ya que los suelos de páramo son ácidos y bajos en nutrientes (Fariñas 1975, Llambí & Sarmiento 1998, Abadín *et al.* 2002) y a las altas radiaciones incidentes debidas a la ausencia de vegetación arbórea, que es una condición similar a la de las áreas perturbadas, debido a la eliminación de la protección generada por el dosel forestal (González *et al.* 2011). Además, Sarmiento *et al.* (2003) encontraron que estas dos especies no son consumidas por el ganado y aunque *H.laricifolium* podría llegar a sufrir daños mecánicos por pastoreo, a diferencia de *E.schultzii*, esto constituye un elemento más que promueve la dominancia de estas especies en las áreas en sucesión, donde existe presión por pastoreo. González *et al.* (2011) sugieren que una mayor densidad de caminos de ganado puede estar relacionada con la menor densidad total de árboles adultos y juveniles en las áreas no cultivadas del bosque paramero, lo que estaría indicando que la mayor presión de pastoreo puede limitar un proceso más efectivo de recolonización de las especies leñosas del bosque preparamero en las parcelas en sucesión.

Estas características y la generación de pequeños doseles en las áreas desprovistas de vegetación,

podrían hacer de *H.laricifolium* y *E.schultzii*, plantas nodrizas que se encuentran protegiendo de la severidad del clima y de la herbivoría, a la vegetación que crece bajo ellas, facilitando la colonización de *B.discolor* en las áreas en sucesión. Este posible efecto de nodricismo es una interacción positiva en la cual una planta, la nodriza, provee de condiciones que mejoran el establecimiento y crecimiento de otras especies de plantas y ocurre especialmente en zonas donde la severidad de las condiciones ambientales aumenta (Callaway 1995), siendo un fenómeno reportado también para *Hypericum irazuense* en la alta montaña de Costa Rica (Farji-Brener *et al.* 2009) y para *Hypericum laricifolium* en los páramos de Venezuela (Puentes 2010, Cáceres 2010). Sin embargo, es importante evaluar también, un posible efecto reversible, en el que la facilitación se transforme en competencia, cuando los individuos de tamaños pequeños iniciarían su fase de transición a juveniles leñosos, requiriendo una mayor demanda de recursos, compitiendo por ellos con la planta nodriza. Por otra parte, otras especies, en este caso, propias del bosque paramero y que también pueden persistir en las zonas del borde, con capacidad para amortiguar las condiciones ambientales rigurosas, podrían conformar nichos de establecimiento para los juveniles de *B.discolor*, creando sectores de vegetación arbórea o arbustiva en las áreas de sucesión. Estos sectores fueron representados en el análisis de ordenamiento (MDS) que compara la estructura de la vegetación en cada ambiente. Paralelamente, en el Análisis de Componentes Principales (ACP), se puede observar que las microparcels centradas en *B.discolor* que aparecen segregadas del grupo de parcelas de la sucesión y se acercan a las parcelas del borde, están representando componentes definidos de vegetación arbórea y arbustiva, como *Morella sp.*, *Vaccinium meridionale*, *Cestrum parvifolium* e incluso adultos de *Berberis discolor*, que podrían estar promoviendo el establecimiento de vegetación leñosa en las áreas en sucesión, similares a la del borde. Por otro lado, el musgo *Sphagnum sp.* presentó coberturas significativamente menores en las microparcels centradas en los juveniles de *B. discolor* respecto a las microparcels control. Puentes (2010) también indica que los musgos tienden a estar subrepresentados en las zonas de establecimiento de los juveniles de la leñosa del bosque paramero, *Diplostephium venezuelense* Cuatrec., cuando esta se establece en zonas de borde del bosque y en páramos abiertos en el Sector La Aguada, Venezuela. Esto pudiera deberse a efectos alelopáticos. También, pudiera estar relacionado, en el caso del musgo *Sphagnum sp.*, a que éste retiene efectivamente el agua, lo que pudiera disminuir su disponibilidad para los juveniles leñosos, o reducir las tasas de

descomposición y la disponibilidad de nutrientes (Chapin *et al.* 2002).

4.8.2. ABUNDANCIA DE CONESPECÍFICOS

Entre las etapas tempranas de *B. discolor* (plántulas, juveniles y juveniles leñosos), pareciera no haber interacciones negativas denso-dependientes, ya que se registraron mayores densidades de plántulas y juveniles leñosos alrededor del juvenil central tanto en las áreas de borde como en las de sucesión, respectivamente, lo cual puede estar sugiriendo la agregación entre edades jóvenes, posiblemente asociada a micrositios con condiciones más favorables para la supervivencia. Es posible que la agregación de los conespecíficos resulte en sí misma una ventaja como se ha encontrado en ecosistemas de alta montaña, donde en ocasiones, los juveniles conespecíficos ubicados en la parte externa de una agregación densa, protegen a los individuos del interior, de la desecación o las bajas temperaturas (Smith 1981). Además, es posible que de todos los grupos de propágulos que llegan a un micrositio, los juveniles sobrevivientes se beneficien del refugio y del suministro local de nutrientes provisto por los conespecíficos que murieron (Urbanska *et al.* 1997). No obstante, para comprobar esto, son necesarios estudios más detallados de facilitación intraespecífica.

En cuanto a la densidad de conespecíficos en la sucesión, los juveniles leñosos registraron las mayores densidades alrededor del juvenil de *B. discolor*, con una ausencia total de las demás categorías tanto en las microparcels de la vecindad inmediata como en las parcelas al azar, indicando que probablemente en estos sitios de agregación, las condiciones del hábitat son más favorables debido a una posible facilitación entre conespecíficos, citada en párrafos anteriores. Es posible también, que por los diferentes mecanismos de dispersión de las especies, como lo anotan Mateucci & Colma (1982), se genere una agregación de los individuos más jóvenes. En el caso de *Berberis discolor*, las aves han sido reconocidas como dispersoras (DAMA 2003, Vargas *et al.* 2007), así que, la presencia de arbustos remanentes en la sucesión, actuando como perchas naturales, también pudiera promover la agrupación de propágulos bajo su dosel.

Cabe anotar, que para tener en cuenta los patrones de distribución espacial en la caracterización de la dinámica de establecimiento de los individuos de una población, es importante que se realice un seguimiento en el tiempo, ya que las tendencias de estos patrones varían a medida que incrementa tanto la densidad como el tamaño de los individuos (Mateucci & Colma 1982). De esta

forma, se puede tratar de definir con mayor certeza, los momentos cuando la competencia comienza a operar, siendo generalmente, cuando los juveniles en crecimiento demandan mayor cantidad de recursos, pudiendo ser superados competitivamente. En el caso de los juveniles leñosos de *Berberis discolor*, podría llegar a ocurrir competencia con los arbustos nodriza en la sucesión, como se anotó al analizar la estructura de la vegetación en la vecindad inmediata de los juveniles. Así que, en caso de realizar acciones de propagación de estas poblaciones, los juveniles podrían trasladarse a zonas también provistas de doseles que los cubran y con una buena disponibilidad de nutrientes pero con un menor riesgo de competencia interespecífica.

4.8.3. CONDICIONES ABIÓTICAS ALREDEDOR DE LOS JUVENILES DE *Berberis discolor*

En cuanto a la cobertura abiótica, la hojarasca presentó las mayores abundancias en el bosque preparamero, como se esperaba. Es posible que las hojas de las plantas leñosas siempreverdes, muestren dentro del bosque una menor longevidad por ser un ambiente rico en nutrientes y humedad, en el que es menos crítico el reemplazo de tejidos para evitar la pérdida de nutrientes por senescencia (Chapin *et al.* 2002). También en el bosque preparamero, la cobertura de rocas presentó diferencias significativas, siendo menor en la vecindad de los juveniles, posiblemente porque en este ambiente su presencia no favorece el establecimiento al no generar cambios significativos en las condiciones microclimáticas locales, pero reduce el espacio disponible.



Foto 13. Cobertura de hojarasca y especies herbáceas alrededor de un juvenil de *Berberis discolor* en el interior del bosque preparamero. La cobertura de suelo desnudo y hojarasca no presentaron diferencias significativas entre la vecindad inmediata y el ambiente promedio. Sin embargo, las rocas presentaron una cobertura menor en la vecindad de los juveniles.

En las zonas de borde, se registraron coberturas de suelo desnudo significativamente mayores en el ambiente promedio (47.3%) mientras que alrededor del juvenil fue menor (4.6%), con una presencia permanente de cobertura en los sitios de establecimiento de los juveniles.

En las áreas en sucesión, los juveniles de *B. discolor* presentaron una mayor cobertura de rocas (41.3%) y hojarasca (32.3%) en su vecindad inmediata con respecto a las microparcels al azar. Así, es de esperar que el establecimiento de juveniles en las áreas perturbadas se vea restringido a sitios protegidos por la presencia de estos elementos que pueden estar amortiguando las condiciones microclimáticas extremas que se presentan a nivel local.

ANÁLISIS DE LOS SUELOS EN LA VECINDAD DE *Berberis discolor*

Con respecto a los análisis de los suelos en el arbustal, no hubo diferencias significativas entre los sitios alrededor de los juveniles de *B. discolor* y los sitios del ambiente promedio, lo cual podría deberse a que las propiedades edáficas no varían en escalas tan pequeñas como la local y se presenta una disponibilidad de bases cambiables y un contenido de materia orgánica homogéneos bajo el dosel del bosque preparamero. Las especies como los árboles, que usan grandes cantidades de nutrientes, dominan sitios con altas tasas de suministro, mientras los hábitats infértiles son dominados por especies con demandas más bajas y de porte más reducido (Chapin *et al.* 2002). Sin embargo, a la escala de ambiente, sí se registraron diferencias significativas, encontrándose mayores contenidos de calcio y magnesio en los suelos del bosque preparamero y del borde, con respecto a los de la sucesión. Los contenidos de sodio y potasio y la capacidad de intercambio catiónico son significativamente mayores en el bosque preparamero y el porcentaje de saturación de bases fue mayor en el bosque y el borde. Con respecto a los contenidos de materia orgánica, se obtuvo un porcentaje de 67.42%, lo cual estaría indicando unas bajas tasas de descomposición en el interior del bosque preparamero, probablemente por las temperaturas que allí se registran, las cuales pueden tener efectos sobre la descomposición, al disminuir la actividad metabólica de los microorganismos descomponedores y la capacidad de drenaje de los suelos, con lo cual disminuye también la descomposición (Chapin *et al.* 2002). También es probable que debido a que las muestras de suelo fueron tomadas en los primeros 5 centímetros de profundidad, estos altos valores de MOS en el bosque preparamero pueden estar incluyendo no solo el horizonte A, sino también parte del horizonte O con hojarasca parcialmente descompuesta.

Respecto a la disponibilidad de nutrientes en los suelos del borde, las cantidades de calcio y magnesio fueron altas, como se anotó anteriormente, y no se diferenciaron significativamente de las cantidades en el interior del bosque, probablemente debido a que los suelos del borde

corresponden en su mayoría a suelos bajo arbustos. Sin embargo, en este ambiente de borde se encontró que la disponibilidad del sodio y el potasio disminuyen de manera notable. Esto puede estar ocurriendo debido a que los cationes monovalentes como el sodio (Na^+), el ion amonio (NH_4^+) y potasio (K^+) y aniones como el ion cloro (Cl^-) y nitrato (NO_3^-) son liberados del complejo de intercambio en la solución del suelo y son particularmente propensos a perderse por lavado (Chapin *et al.* 2002), debido a la menor fuerza de los enlaces que los unen al complejo. Es importante resaltar lo que Vargas *et al.* (2007) anotan sobre la restauración de la vegetación en las zonas de borde como frentes de avance para las especies leñosas, en donde se hace necesario considerar las características particulares de los bordes, ya que pueden facilitar el proceso o impedirlo cuando, por ejemplo, mantienen activas tendencias degradativas en el parche en cuestión o impiden el desarrollo de las especies leñosas. Así mismo, diferentes tipos de borde requieren estrategias de restauración diferentes, en aras de favorecer la colonización de la matriz por parte de las especies del bosque y la expansión del mismo.

En cuanto a los suelos de la sucesión, éstos registraron bajas cantidades de nutrientes con una disminución considerable en la disponibilidad de las bases cambiables, siendo muy diferentes a las concentraciones encontradas en el bosque preparamero (Na^+) y en el borde (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+). Esta limitación también se reflejó en la capacidad de intercambio catiónico, en el porcentaje de saturación de bases y en la cantidad de materia orgánica, aún con un tiempo prolongado de descanso (12 años). Esta limitada recuperación de la disponibilidad de nutrientes en la sucesión pudiera deberse a la baja cobertura vegetal a lo largo del tiempo y al que las especies colonizadoras están adaptadas a suelos pobres en nutrientes, las cuales producen residuos orgánicos que se descomponen lentamente (Chapin *et al.* 2002). La baja tasa de descomposición de este tipo de residuos orgánicos y la retención de los tejidos (p.e. hojas marcescentes en el caso de *E.schultzi*) por un período más largo de tiempo, pudiera también explicar la baja disponibilidad de nutrientes de estos sitios (Chapin *et al.* 2002).

Estudios realizados también en los suelos del Valle de Las Piñuelas (Llambí & Sarmiento 1998, Abadín *et al.* 2002), abarcaron parte del área del presente estudio, sin embargo aquellos fueron enfocados principalmente en el ecosistema de páramo, a altitudes mayores y donde las formaciones vegetales dominantes son de rosetal-arbustal con dinámicas ecológicas diferentes a las que ocurren dentro de las formaciones de bosque preparamero del Valle de Las Piñuelas.

Además, en estos estudios previos, las muestras de suelo fueron tomadas a 20 cm de profundidad, lo cual también podría generar diferencias importantes con respecto a los presentes resultados. Debido a esto, para poder establecer evaluaciones comparativas de los suelos del bosque preparamero, sería interesante ampliar los análisis hacia los sitios 1, 2 y 4 de este estudio, pertenecientes a las dos vertientes del Valle, procurando así, tener un mayor número de datos que corroboren lo que los resultados en el sitio 3 (“Los Yaques 1”), han evidenciado en cuanto a la alta riqueza de nutrientes y materia orgánica existente al interior de los bosques preparamero del Páramo de Gavidia frente a una baja disponibilidad de estos componentes en las áreas en sucesión, aún después de descansos largos.

Finalmente, podemos señalar que estos resultados sobre la caracterización de algunos componentes del nicho de establecimiento de *B. discolor* en los bosques preparamero del Páramo de Gavidia, hacen evidente la importancia de la fase de establecimiento en el desarrollo de la planta, ya que dependiendo de su éxito se reclutarán o no nuevos individuos en la población (Urbanska *et al.* 1997, Vargas *et al.* 2007). Por ello, se resalta la disponibilidad de micrositios o sitios seguros y las condiciones de los mismos, relacionadas con el micro-ambiente y el suelo, como elementos a tener en cuenta para el éxito en esta fase. De igual manera, las condiciones climáticas extremas y la presencia de elementos que pueden amortiguar los efectos de éstas, como rocas, hojarasca o necromasa en pie, también son factores abióticos que influyen fuertemente en el establecimiento. Conjuntamente, las interacciones biológicas como la facilitación y la competencia, intervienen en la ganancia o pérdida de biomasa en el desarrollo de las plántulas y la sobrevivencia de éstas.

CAPÍTULO 5. DISCUSIÓN GENERAL

5.1. BARRERAS EN LA REGENERACIÓN DE LOS BOSQUES PREPARAMEROS DEL PÁRAMO DE GAVIDIA

Los procesos de transformación del paisaje en el Páramo de Gavidia, la fragmentación y la división del territorio para la agricultura y el pastoreo han generado cambios físicos, microclimáticos y biológicos que pudieran actuar como barreras a la regeneración del bosque preparamero en las áreas perturbadas. Estas barreras pueden aparecer durante las fases de dispersión y establecimiento de los propágulos (Vargas *et al.* 2007, Urbanska *et al.* 1997), limitando la colonización de las especies propias de esta formación vegetal dentro de las zonas en sucesión, aún después de un descanso agrícola largo (12 años). Se observa que los remanentes de bosque preparamero son muy pequeños dentro de una gran matriz de zonas desprovistas de vegetación leñosa y dominadas por especies pertenecientes a franjas altitudinales más altas como *Espeletia schultzei* e *Hypericum laricifolium* y por especies herbáceas y exóticas invasoras como *Rumex acetosella* y *Pennisetum clandestinum*. Este reemplazo de la cobertura arbórea y arbustiva por un estrato herbáceo genera un incremento de la radiación incidente, pudiendo dar una ventaja competitiva a las especies de páramo, adaptadas a la vida en ambientes de alta exposición solar, generando el fenómeno de “paramización” (Hernández-C. 1997, Vargas *et al.* 2007).

Como se encontró en el presente estudio, las condiciones bióticas y abióticas que ocurren en las zonas de sucesión secundaria, pudieran ser poco favorables para el crecimiento y supervivencia de las plántulas y juveniles de las especies leñosas del bosque preparamero. Las bajas densidades de las tres especies leñosas estudiadas (*Valleestipularis*, *Berberis discolor* y *Chaetolepis lindeniana*) en las áreas en sucesión tardía, permitieron comprobar la hipótesis 1, encontrando una capacidad limitada de regeneración del componente leñoso característico del bosque preparamero frente al disturbio agrícola. Mientras que el ecosistema de referencia se caracteriza por ser una formación vegetal con doseles densos y una gran diversidad de especies arbóreas y arbustivas, donde las condiciones microclimáticas y edáficas son propias de un ambiente protegido por vegetación de mayor porte, en las áreas abiertas adyacentes al bosque preparamero, se registraron una alta incidencia de radiación solar, mayores temperaturas y menor disponibilidad de agua y de fertilidad del suelo. El tipo de vegetación arbórea, característica del bosque preparamero, genera una disminución de la radiación incidente y menores temperaturas y tasas de evaporación de agua del

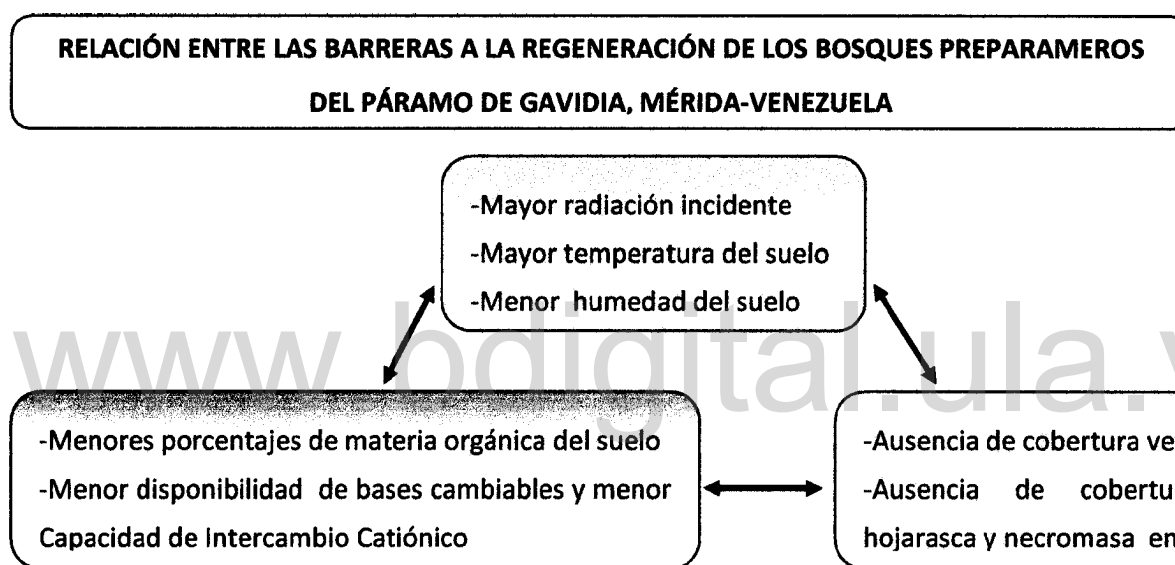
suelo que, a su vez, conservan un mayor contenido de agua disponible para las plantas (Smith & Young 1987, Vargas *et al.* 2007, Rada *et al.* 2011). En este sentido, los bosques preparameros del Páramo de Gavidia se podrían considerar como “bosques enanos” de alta montaña, en los que muchas especies vegetales y animales encuentran un hábitat de condiciones menos extremas que en la exposición. Además, aunque aún hace falta evaluar el balance hídrico que ocurre en estos sistemas naturales, es muy probable que estén ejerciendo una importante función en la regulación del ciclo hidrológico, interceptando la neblina en el follaje de su vegetación y protegiendo los pequeños arroyos y cauces que se originan a mayores elevaciones y los atraviesan, alimentando caudales mayores en las zonas bajas, como la Quebrada Las Piñuelas y el Río Gavidia, en el Valle del mismo nombre. Con ello, se confirma la hipótesis 2, encontrando que las condiciones ambientales en los ambientes al interior del bosque preparamero y las áreas en descanso, son diferentes. Se hace necesario ahora, desarrollar estudios experimentales que permitan definir cuan limitantes son estas condiciones microclimáticas para el establecimiento de cada una de las especies, a partir de su respuesta a diferentes valores de radiación y humedad y temperatura del suelo en el sustrato donde crecen, partiendo de los valores registrados en este estudio.

De acuerdo con todo lo anterior, se puede afirmar que la remoción de la vegetación del bosque preparamero dificulta su recuperación, aún si se superan las posibles barreras en la dispersión, debido a las condiciones más extremas que se presentan en las áreas abiertas.

A pesar de ello, algunas plántulas y juveniles de especies leñosas del bosque preparamero, como *Berberis discolor*, *Vallea stipularis*, *Cestrum* sp., son capaces de colonizar las áreas en sucesión secundaria. Al estudiar los nichos de establecimiento de los juveniles de la especie *B. discolor*, el arbusto que colonizó con mayor éxito el área perturbada, se encontró que estaban rodeados de elementos particulares que mostraron mayores coberturas en su vecindad inmediata frente al ambiente promedio, como la presencia de algunas plantas con posibles efectos de nodricismo sobre los individuos bajo su dosel (*Hypericum laricifolium*, *Espeletia schultzii*, *Baccharis prunifolia*, *Morella* sp., *Vaccinium meridionale*), de juveniles leñosos conespecíficos y de rocas superficiales y hojarasca. De esta manera se confirma la hipótesis 3, ya que se encontraron diferencias significativas en las condiciones bióticas y abióticas entre las microparcels alrededor de los juveniles de *B. discolor* y las microparcels aleatorias en la sucesión. Estas diferencias en las coberturas alrededor de los juveniles, podrían estar asociadas a sitios específicos en las áreas

perturbadas, que están favoreciendo el establecimiento de esta especie allí. Dichas condiciones abióticas y bióticas pudieran, pues, ser consideradas como ejes claves del nicho de regeneración de *Berberis discolor*, una leñosa arbustiva característica del bosque preparamero.

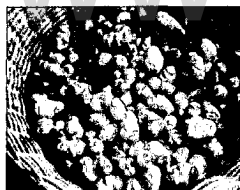
Así pues, la identificación de los factores que podrían estar limitando la recuperación del bosque preparamero en el Páramo de Gavidia, hace necesario el reconocimiento de las relaciones que existen entre éstos y con ello, de los procesos que intervienen en el funcionamiento y estructura del ecosistema. Este enfoque es importante en las fases iniciales de un programa de restauración ecológica para diseñar, posteriormente, experimentos o acciones que buscan superar estas barreras:



Debido a que las áreas en sucesión en el Páramo de Gavidia, no superan los 10 a 12 años de descanso agrícola, no se tiene certeza acerca del comportamiento de la dinámica sucesional del bosque preparamero en zonas con descansos mucho más largos y aisladas de otros elementos del régimen de disturbios como el pastoreo y el uso humano sobre las especies leñosas en este páramo. Sin embargo, de acuerdo con lo encontrado por González *et al.* (2011) en áreas perturbadas del bosque paramero y del límite bosque-páramo en el sector La Aguada, con más de 40 años de descanso agrícola, donde observaron una disminución de adultos y juveniles de las especies leñosas del bosque y un aumento en la importancia relativa de las especies del páramo, un mayor período de descanso de las áreas perturbadas no pareciera estar aumentando la capacidad de colonización de muchas especies leñosas propias de las formaciones arbóreas de alta

montaña. No obstante, dichas zonas no se encuentran excluidas en su totalidad del disturbio, ya que son utilizadas para el pastoreo extensivo de ganado vacuno (González *et al.* 2011).

Por esto, también es importante tener en cuenta el componente humano en los procesos de regeneración de un ecosistema (Urbanska *et al.* 1997, SER 2004, Vargas *et al.* 2007). Así, dentro del diagnóstico de las posibles barreras socioeconómicas que pueden limitar considerablemente la recuperación de los bosques preparameros en el Páramo de Gavidia, se pueden enumerar las siguientes:



- Un sistema agrícola orientado al mercado, que tiende cada vez más hacia el monocultivo en extensas áreas del bosque preparamero.
- La necesidad inmediata de los campesinos de un ingreso económico que supla las necesidades familiares y la producción agrícola, lo cual exige que dentro de las prácticas de uso de la tierra, que son su principal actividad económica, el período de descanso de los suelos se acorte y los cultivos se realicen durante más tiempo y consecutivamente.
- El uso excesivo de pesticidas y fertilizantes que afectan la calidad de los suelos y que son accesibles por su bajo precio (Sarmiento & Monasterio 1993), para introducir periódicamente sus productos (papa, zanahoria, brócoli, ajo, cebolla) dentro de un mercado cada vez más competitivo y menos rentable en las grandes ciudades.
- La desaparición de semillas y productos nativos que no requieren el uso en altas dosis de pesticidas y fertilizantes.
- La ausencia de programas de educación ambiental que abran espacios para reconocer la importancia del papel de las comunidades locales en la conservación y restauración del ecosistema natural.

5.2. POTENCIAL DE REGENERACIÓN DE LOS BOSQUES PREPARAMEROS EN GAVIDIA

A pesar del régimen de disturbios que afectan los bosques preparamero del Páramo de Gavidia, los relictos de estas formaciones arbóreas y arbustivas pudieran ser la principal fuente de propágulos (semillas, rebrotes) que pueden dinamizar los procesos de propagación de las especies leñosas

tanto en el interior del dosel como en las áreas adyacentes.

Por su parte, las zonas de borde, registraron una alta densidad tanto de plántulas y juveniles de *Berberis discolor* y juveniles de *Vallea stipularis* como de adultos de *Chaetolepis lindeniana*, siendo esta última, una especie que puede estar facilitando el establecimiento de especies leñosas bajo su dosel, como se observó para los juveniles leñosos de *V.stipularis*. Estas características de las áreas de borde, pueden estar reflejando un mejoramiento de las condiciones en las partes más cercanas al bosque preparamero, donde la cobertura de árboles, como *C.lindeniana*, alcanza las áreas abiertas, permitiendo el desarrollo de individuos jóvenes en diferentes bordes de avance de la vegetación del bosque hacia las áreas en sucesión.

En las áreas abiertas, se encontraron juveniles de *Berberis discolor* y algunos componentes particulares en su vecindad inmediata, que pueden estar favoreciendo su establecimiento en este ambiente. Entre éstos, se presentaron algunas especies como el arbusto *Hypericum laricifolium* (Hypericaceae), la roseta *Espeletia schultzii* (Asteraceae), *Morella* sp. (Myricaceae), *Vaccinium meridionale* (Ericaceae), *Cestrum buxifolium* (Solanaceae) y *Baccharis prunifolia* (Asteraceae), que pueden estar actuando como plantas nodriza, aislando a las plántulas y juveniles bajo su dosel de la incidencia de altas radiaciones solares, además de disminuir la temperatura y mantener una mayor humedad con respecto al suelo en la plena exposición (Callaway 1995, Castro *et al.* 2004, Holl *et al.* 2000, Zimmerman *et al.* 2000). De estas especies, particularmente las que son propias del bosque preparamero, se caracterizan por poseer rasgos de historia de vida importantes para la restauración, en cuanto a su alta producción de flores y frutos que atraen polinizadores y dispersores, acelerando el proceso de dispersión y a su alta capacidad de retoñar. En cuanto a las plantas de páramo, parecen presentar efectos de nodricismo sobre las primeras etapas de las leñosas *B.dicolor* y *V.stipularis*, ya que se observaron plántulas y juveniles de estas especies del bosque preparamero creciendo bajo su cobertura. Este efecto también fue encontrado en estudios en los bosques parameros y en el páramo altoandino en Venezuela para *Hypericum laricifolium* sobre otras especies (Puentes 2010, Cáceres 2010). Además, de estas especies de páramo, específicamente *B. prunifolia*, podría tener un mayor potencial facilitador, debido a su crecimiento rápido como colonizadora en la sucesión, logrando iniciar la formación de doseles más pronto que las otras leñosas. Sin embargo, se desconocen los efectos paralelos de la paramización sobre la vegetación nativa y sobre el suelo.

Además del componente biótico alrededor de los juveniles de *Berberis discolor* en las áreas en sucesión, también se evaluó el componente abiótico, encontrando una mayor presencia de rocas y hojarasca. Con base en estos resultados, los sitios seguros o nichos de establecimiento donde se encontraron los juveniles de *B. discolor* se podrían representar así:

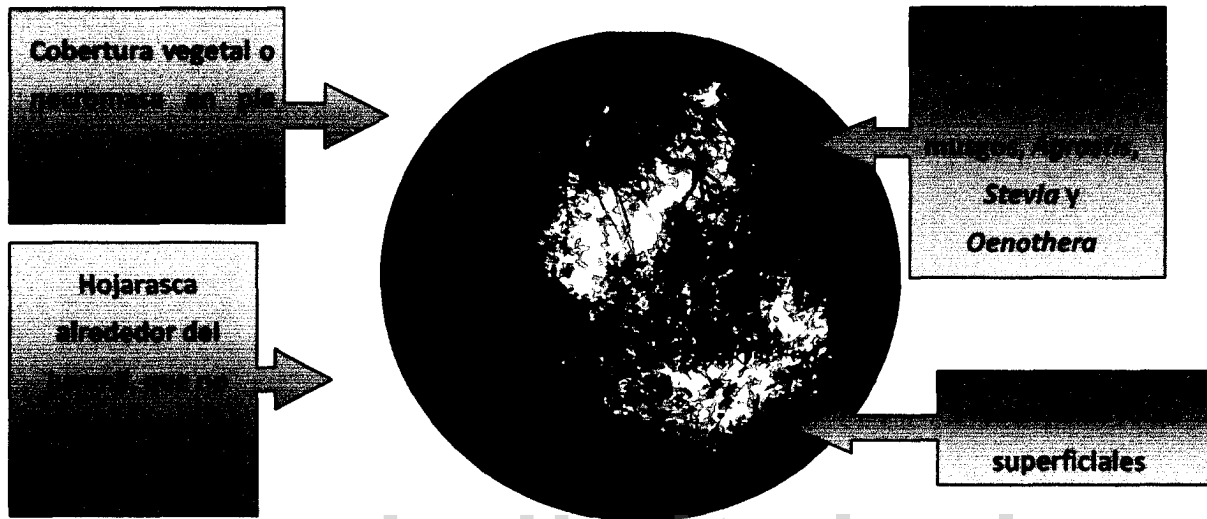


Foto 14. Sitios seguros basados en el "punto de vista de la planta"

5.3. ¿CÓMO SUPERAR LAS BARRERAS QUE IMPIDEN EL DESARROLLO DE LA SUCESIÓN NATURAL DEL BOSQUE PREPARAMERO?

A partir de las observaciones e información obtenidas en los bosques preparameros del Páramo de Gavidia, donde se reconocieron algunas posibles barreras que actualmente pueden estar limitando la fase de establecimiento de las especies leñosas, se considera que es necesario realizar algún tipo de intervención o acciones de restauración ecológica que busquen superar dichas limitantes. Se plantea aprovechar el potencial de regeneración existente tanto en los relictos de vegetación de Bosque Preparamero, como en los bordes de avance y el que poseen algunas especies arbóreas y arbustivas, de colonizar diferentes sitios dentro de las áreas en descanso agrícola y reproducir las condiciones que están favoreciendo este proceso. Estas acciones se deberían orientar a la dinamización del proceso sucesional de los bosques preparameros estudiados en el Valle de las Piñuelas, a partir del restablecimiento de la cobertura vegetal nativa, que influye a su vez, en la recuperación de algunas características físico-químicas del suelo.

Se destacan los relictos del bosque preparamero como fuentes para la recolección de semillas y

rebrotos de las especies leñosas propias de este ecosistema, así como de los individuos en edades tempranas establecidos al interior del bosque, con el fin de llevar a cabo su propagación en un ambiente controlado. Teniendo en cuenta lo reportado por Rada *et al.* (2011) en los bosques de *Polylepis sericea* en Venezuela, donde las radiaciones al interior del dosel parecen ser insuficientes para el crecimiento de las plántulas y óptimas para los rebrotos y por Puentes (2010) en el límite bosque-páramo para las especies *Cybianthus marginatus* y *Diplostephium venezuelense*, donde cada una presentó diferencias en la sobrevivencia a las altas radiaciones en áreas abiertas, sería importante evaluar la respuesta de los propágulos sexuales y vegetativos de las leñosas del bosque preparamero a diferentes rangos de radiación incidente, agua disponible y temperatura del suelo, manteniendo condiciones controladas, en caso de que también puedan estar requiriendo diferentes condiciones microclimáticas y edáficas de acuerdo a la categoría de desarrollo y a su autoecología.

En cuanto a los bordes, podrían ser zonas favorables para la siembra de juveniles leñosos y rebrotos de *Vallea stipularis* y *Berberis discolor* y rebrotos leñosos de *Chaetolepis lindeniana*, las tres especies leñosas estudiadas en el presente trabajo, principalmente en los lugares más cercanos al ambiente del bosque preparamero, donde alcancen la cobertura de las plantas adultas existentes en esta zona del borde. Estos ensayos experimentales permitirían corroborar la alta capacidad reportada para *V.stipularis* y *B.discolor* de rebrotar y responder a una lesión o corte (Vargas *et al.* 2007) y de evaluar más detalladamente las condiciones apropiadas para la germinación y crecimiento de los propágulos en las tres especies. La siembra de *B.discolor*, podría ser importante en la dinamización de los bordes de avance, ya que es una especie que produce espinas en sus hojas y tallos, por lo que podría funcionar como una barrera frente a la entrada de herbívoros de mayor tamaño hacia el interior del bosque preparamero, evitando así el pisoteo y consumo de las plántulas y juveniles sembrados y servir como otro catalizador de la sucesión, ya que sus coloridas y aromáticas flores atraen gran cantidad de polinizadores y sus frutos, varias aves (obs.pers.). Debido a esto, también puede ser utilizado como barrera viva para la delimitación de terrenos en los predios (Vargas *et al.* 2007, Aguilar *et al.* 2009).

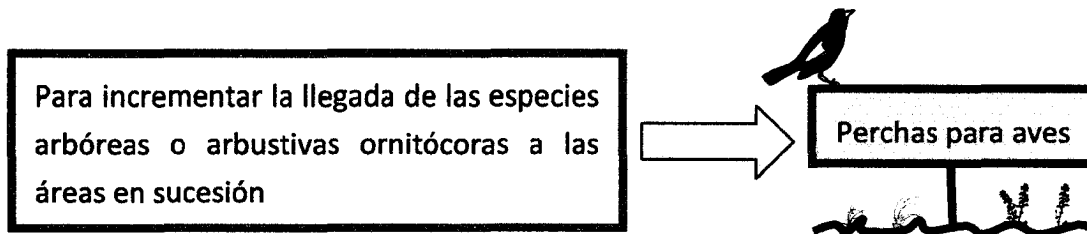
En las áreas en sucesión, sería posible el aprovechamiento de las plantas ya establecidas en este ambiente, como plantas nodriza, aunque se debe tener en cuenta que las colonizadoras provenientes del páramo, *Hypericum laricifolium* y *Espeletia schultzii*, altamente competitivas,

podrían revertir la interacción de facilitación a medida que las plántulas y juveniles de la especie arbórea o arbustiva van creciendo. En este sentido, estas posibles plantas nodrizas de páramo, podrían ser manejadas como “salacunas” de los individuos jóvenes para, posteriormente, hacer un traslado de éstos a nuevos sitios seguros, que permitan la continuación de su establecimiento y persistencia. Sin embargo, esta competencia gradual es una hipótesis, por lo cual sería necesario realizar un seguimiento a los juveniles, no solo bajo la cobertura de las especies de páramo, sino bajo la de las demás plantas nodriza y con ello verificar también, la mayor capacidad facilitadora de *E.schultzii* encontrada en este estudio, frente a las demás plantas de la sucesión. Por otra parte, en estas zonas también podría realizarse la siembra de algunas de las posibles especies nodriza, bien sea, de rebrotes provenientes de los parches adyacentes de bosque preparamero, previamente extraídos y llevados a condiciones controladas para su fortalecimiento o de plantas adultas de otras fuentes, como viveros de plantas de páramo y preparamo. Podrían disponerse tanto individualmente como en forma agregada formando núcleos de regeneración.



Foto 15. Algunas plantas colonizadoras de las zonas en sucesión secundaria, que podrían facilitar la colonización y establecimiento de plántulas y juveniles de especies leñosas del bosque preparamero en este ambiente. También pueden formar núcleos de regeneración. (1) *Espeletia schultzii*, (2) *Morella* sp., (3) *Cestrum buxifolium*, (4) *Baccharis prunifolia*.

A pesar de la presencia de estas plantas en las áreas en descanso agrícola, que pueden servir además, como perchas para las aves dispersoras de semillas de las especies leñosas del bosque preparamero, muchas de ellas no alcanzan a llegar a las zonas en barbecho debido a las bajas densidades de árboles o arbustos para el reposo de las aves dentro de las áreas perturbadas. Por esto, una forma en la que se podría dinamizar el arribo de semillas a estas zonas en sucesión secundaria, sería la disposición de estructuras de descanso para la fauna dispersora.



Estas perchas para aves, ubicadas en las áreas en sucesión y en áreas entre fragmentos de bosques cercanos podrían incrementar la lluvia de semillas de las especies leñosas ornitócoras del bosque preparamero en dichas áreas, facilitando su dispersión. Sus funciones serían: (i) recolectar las semillas dispersadas por aves para su propagación en condiciones controladas (p.e. dentro de un vivero comunitario) y posterior siembra en las zonas perturbadas, al alcanzar mayores alturas y (ii) permitir la llegada de las semillas al suelo y generar condiciones posiblemente más favorables para su germinación y establecimiento, disminuyendo la radiación incidente sobre el sustrato. Este tipo de malla (polisombra) podría favorecer la intercepción de la precipitación horizontal y vertical para mantener la humedad bajo su cobertura. Se haría necesario disponer en el suelo bajo las perchas protectoras, los elementos específicos de los nichos de establecimiento de los juveniles de *B. discolor*, con el fin de que aumente la probabilidad de desarrollo de los propágulos. Estos elementos principalmente son las rocas y la hojarasca, con la observación de que esta última, en ocasiones puede evitar la entrada de luz o generar una dificultad para los movimientos de crecimiento y desarrollo foliar de los propágulos (Guariguata 2000, Vargas *et al.* 2007), por lo cual, debería ser acomodada alrededor de las semillas y no sobre ellas.

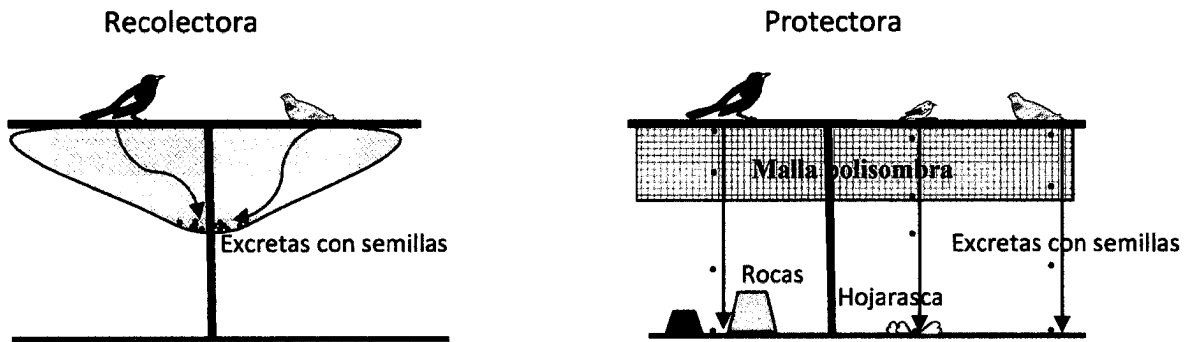
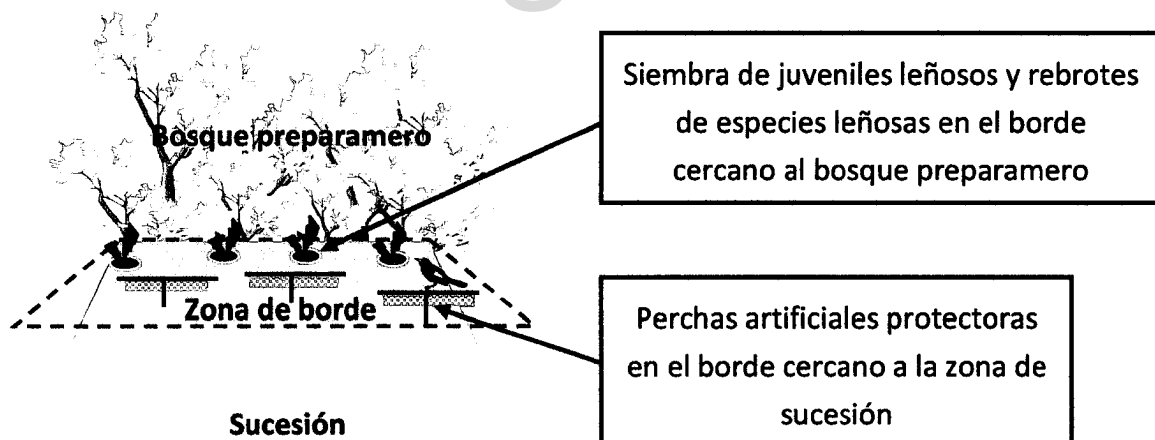


Figura 29. Tipos de perchas para aves propuestas para la dinamización de la llegada de semillas de especies leñosas del bosque preparamero hacia el interior de las áreas en descanso agrícola en el Páramo de Gavidia.

Para evaluar la eficiencia de cada sistema, se podrían usar como mínimo 5 perchas en cada ambiente (sucesión y zonas de conexión entre parches) con cada tratamiento (recolectora y protectora). Asimismo, en las áreas cercanas a la zona de borde, la instalación de algunas perchas de tipo protectoras, podrían actuar como potenciadores de la lluvia de semillas en estas áreas, catalizando el proceso de regeneración de la vegetación como un frente de avance desde el bosque. Además, podrían amortiguar los efectos de borde, como los fuertes vientos, las altas radiaciones y la herbivoría (Fox *et al.* 1997), que pueden ser un fuerte limitante en el establecimiento de las especies leñosas del bosque preparamero.

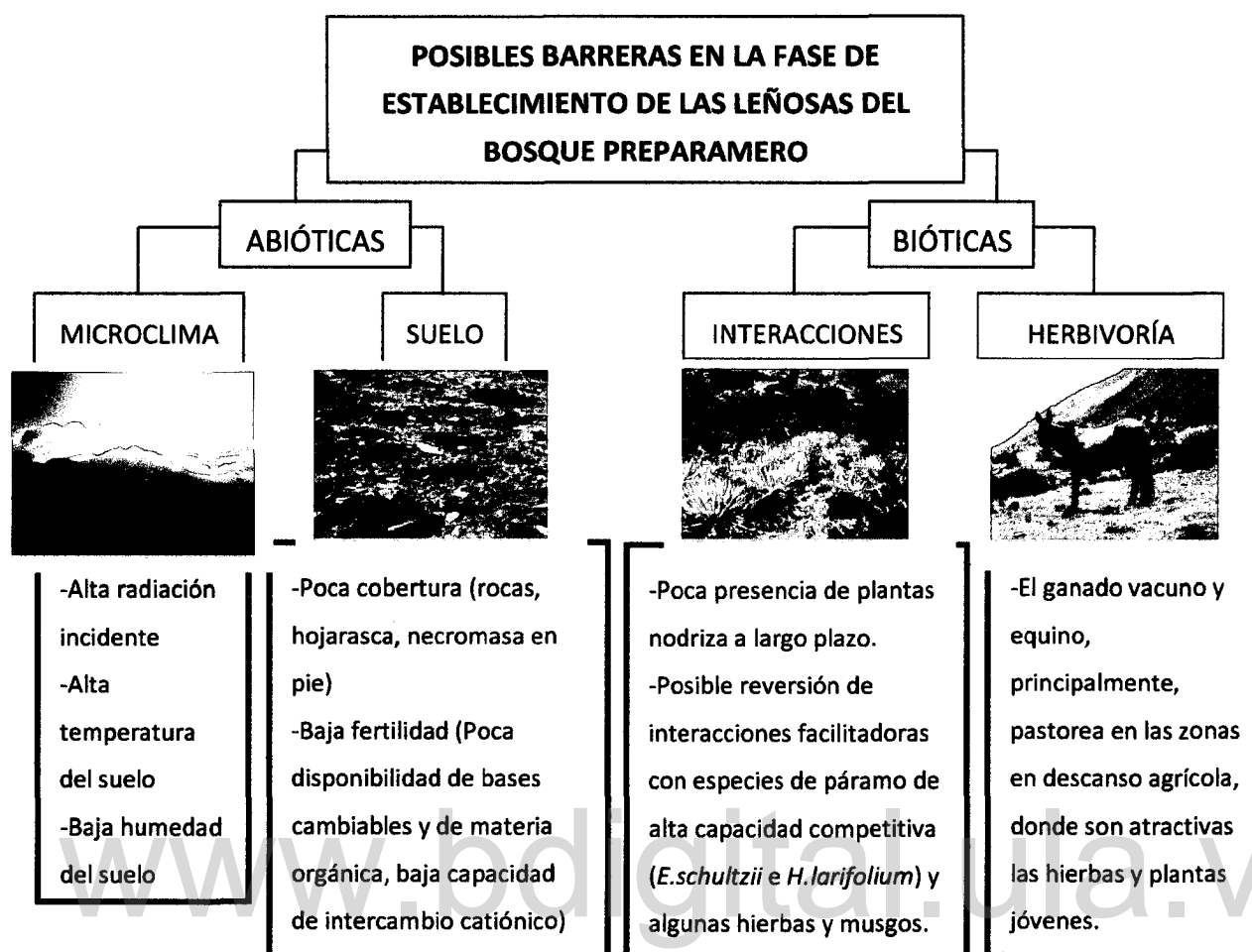


BARRERAS EDÁFICAS

Las barreras edáficas debidas a la menor disponibilidad de bases intercambiables, menores porcentajes de materia orgánica y menor capacidad de intercambio catiónico en las áreas en sucesión, demandan la realización de ensayos que mejoren la calidad de los suelos en las áreas

circundantes de los juveniles de las especies leñosas del bosque preparamero. En este sentido, deberían evaluarse los efectos de fertilizantes orgánicos y minerales sobre el crecimiento de las plantas. En caso de realizar la siembra tanto de las plantas nodriza como de los rebrotes, adultos y juveniles de las especies arbóreas y arbustivas que se busca regenerar, se requeriría el debido monitoreo acerca del tipo de fertilización que sea más efectiva para las diferentes categorías de siembra, ya que cada etapa de desarrollo puede responder diferencialmente a la fertilización, especialmente en la sobrevivencia de los juveniles.

Asimismo, debido a que la mayoría de especies leñosas son micotróficas (Haselwandter 1997), también es necesario realizar una evaluación sobre el nivel de colonización micorrícica de las especies del bosque preparamero que se proponen como nodrizas y formadoras de los núcleos de regeneración, ya que este componente de la microbiota puede contribuir significativamente para la recuperación de los suelos y el crecimiento de la vegetación (Blanco & Salas 1996, Sánchez 1999), por lo cual es importante su presencia en el sustrato donde se va a desarrollar la planta. Asimismo, en el estudio realizado por Montilla *et al.* (1992) en el páramo andino venezolano, se encontró que las especies típicas de la vegetación natural del páramo, probablemente sean especies micotrofas obligatorias, dependientes de los hongos micorrizógenos para la obtención de nutrientes. En este sentido, existen reportes de cómo el empleo de hongos formadores de micorrizas ha favorecido el establecimiento de la vegetación en ecosistemas disturbados y en lugares con condiciones edáficas desfavorables (Enkhuya *et al.* 2000).



5.4. LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN SUGERIDAS PARA PROFUNDIZAR EN EL CONOCIMIENTO DE LOS BOSQUES PREPARAMEROS Y SU REGENERACIÓN

De acuerdo con los resultados obtenidos durante el presente estudio, se observa la necesidad de realizar un seguimiento y monitoreo de la dinámica poblacional de las especies leñosas del bosque preparamero del Páramo de Gavidia, siguiendo la recomendación de Henriques & Souza (1989) de evaluar el desarrollo de las plantas por temporadas más largas para entender sus patrones poblacionales. Asimismo, se sugiere realizar estudios comparativos entre laderas, ya que las diferencias en la orientación son importantes factores ecológicos que pueden estar generando variaciones en la temperatura y en la humedad, reflejándose en la estructura y composición de la vegetación y del suelo (Azócar & Monasterio 1980, Smith & Young 1987). Con estos estudios, se podría definir si los nichos de establecimiento de las especies leñosas del bosque varían de acuerdo a la orientación de la ladera en la cual están ubicadas y si las estrategias de restauración ecológica

que se puedan plantear a futuro, deben tener en cuenta este aspecto.

También, es fundamental desarrollar estudios a profundidad sobre la ecología de las especies leñosas dominantes en los bosques preparameros, siendo prioritario conocer sus dinámicas de dispersión y germinación y tasas de crecimiento y reproducción, en especial de especies como *Chaetolepis lindeniana*, que es desconocida aún y que, en el presente trabajo, se registró como la especie de menor potencial de colonización dentro de las áreas en descanso agrícola, aún siendo posiblemente, la mayor productora de semillas entre las otras dos especies estudiadas (*Berberis discolor* y *Vallea stipularis*).

De igual manera, es indispensable la obtención de registros del microclima durante la estación seca, con el fin de registrar la variación de las condiciones bajo las diferentes coberturas al interior del bosque preparameroy en las áreas en sucesión. Los registros en este período son importantes para definir de forma más precisa las barreras en el establecimiento de las especies leñosas, ya que se considera la época de condiciones más extremas para la sobrevivencia, con los mayores niveles de radiación solar y los menores porcentajes de precipitación total y de humedad del suelo (Sarmiento 1986, Smith & Young 1987, Sarmiento & Llambí 2011).

EN ENSAYOS EXPERIMENTALES

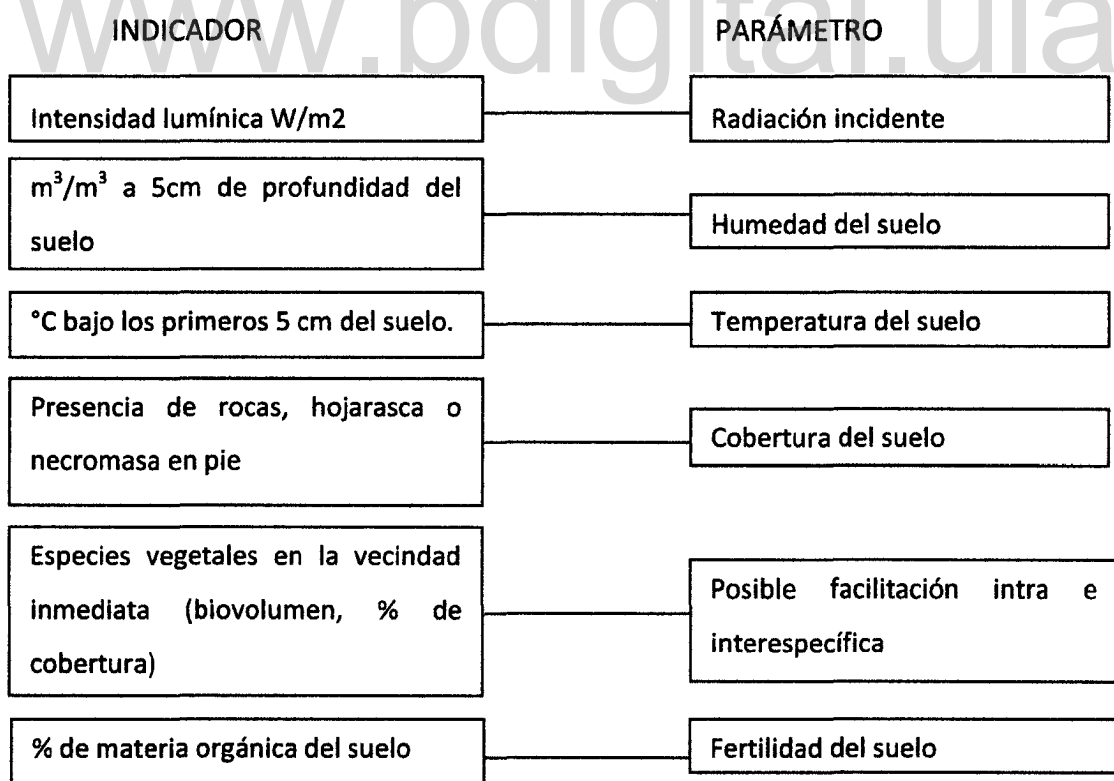
En el caso de realizar ensayos con siembras de juveniles leñosos, rebrotes y adultos de las especies leñosas y de las especies nodriza, se deberían evaluar las tasas de crecimiento y sobrevivencia en cada ambiente, además de la realización de un monitoreo de la llegada de nuevas especies nativas. También, se sugiere realizar registros del microclima bajo la cobertura de las especies sugeridas para ser plantadas en las áreas en sucesión y de las perchas protectoras propuestas en las zonas de borde, llevando a cabo un análisis comparativo de la radiación incidente y humedad y temperatura del suelo entre estos elementos con función facilitadora de la sucesión y las condiciones en la exposición.

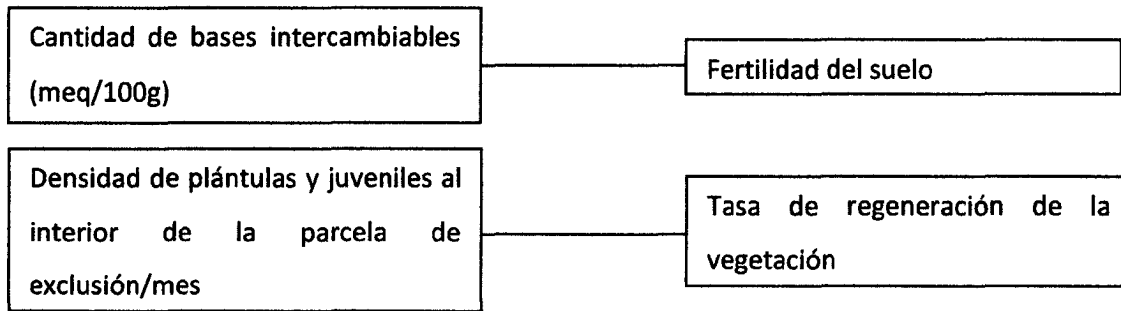
En los procedimientos donde se repliquen las condiciones microclimáticas y edáficas de los nichos de establecimiento encontrados para *B. discolor*, es importante evaluar periódicamente los arreglos necesarios para la mejor adaptación de los propágulos.

En cuanto a la evaluación de los efectos del pastoreo y la herbivoría sobre las diferentes categorías de desarrollo de las leñosas del bosque preparamero, se haría necesario realizar experimentos de

exclusión, donde se ubiquen mallas ($\geq 2\text{m}$ de altura) alrededor de algunos de los nuevos individuos de las diferentes edades trasplantados dentro de las zonas en sucesión y otras que demarquen como mínimo 5 parcelas dentro de estas áreas (pueden ser de 20m^2 , tamaño usado para el estudio de la estructura demográfica de las poblaciones de leñosas del bosque preparamero), con el fin de observar los patrones de crecimiento y regeneración de las especies propias del bosque preparamero en ausencia de las presiones que puede llegar a generar el pastoreo del ganado en áreas perturbadas. Además, se propone que alrededor de algunas perchas protectoras ubicadas en las zonas de borde, se dispongan también mallas de exclusión, que permitan, de igual forma, realizar el respectivo monitoreo sobre la dinámica de establecimiento que se lleve a cabo al interior de cada “encierro” durante un período de tiempo.

Para que el monitoreo sea efectivo deben seleccionarse los indicadores adecuados, que sean variables que se puedan medir en campo y que indiquen o establezcan el estado o nivel del parámetro (Barrera-Cataño & Valdés López 2007) (p.e. la disponibilidad de bases cambiables que indica la fertilidad del suelo). En el caso de los bosques preparameros del Páramo de Gavidia se proponen:





Es importante continuar desarrollando líneas investigativas que enriquezcan las bases científicas para proponer y ejecutar estrategias para la restauración ecológica de estos ecosistemas de la alta montaña Venezolana, con el fin de identificar las acciones más eficaces, basándose en el objetivo específico de cada plan de restauración. En el presente estudio, esta propuesta ha sido dirigida hacia la restauración de los bosques preparameros del Páramo de Gavidia, teniendo como objetivo principal el mejoramiento de las condiciones ecológicas para la regeneración de las especies leñosas de este ecosistema, a través de la replicación de las condiciones abióticas y bióticas características del nicho de establecimiento de los individuos juveniles de dichas poblaciones dentro de las áreas perturbadas.

Cabe anotar que, de acuerdo a lo observado en el sitio de estudio, la alta heterogeneidad que allí ocurre, precisa la implementación de un manejo particular para la problemática evidenciada en cada área. De esta forma, como se anotaba en párrafos anteriores, se deben tener en cuenta factores dentro de cada parcela, como la pendiente, la orientación (este u oeste) y la cercanía a asentamientos humanos, ya que pueden tener una alta influencia sobre el potencial de regeneración del ecosistema. Por esto se sugiere ampliar los análisis tanto microclimáticos como edáficos a los sitios 1, 2 y 4, procurando así, tener un mayor número de datos que permitan corroborar lo que los resultados en el sitio 3 evidencian.

Un objetivo a mayor escala se debería orientar hacia la búsqueda de la interconexión de los diferentes fragmentos de bosque preparamero, para que con el tiempo, la expansión de la vegetación promueva la recuperación de otros atributos que ayudarían a la sostenibilidad del sistema. Se espera que a partir de estas propuestas para la restauración ecológica de los bosques preparameros del Páramo de Gavidia, basadas en los resultados del presente estudio sobre la estructura poblacional y el nicho de establecimiento de algunas especies leñosas propias de estas

formaciones vegetales de la alta montaña en Venezuela, las acciones planteadas sean de utilidad en el manejo y recuperación de la vegetación tanto en los bosques del sitio de estudio como en otras formaciones arbóreas y arbustivas con condiciones similares, pues sugiere aspectos ecológicos generales de la vegetación en estados sucesionales diferentes e intenta definir las especies con uso potencial en procesos de restauración de bosques preparameros.



Foto16. Quebrada Las Piñuelas. Valle del Páramo de Gavidia. Parque Nacional Sierra Nevada, Mérida-Venezuela.

BIBLIOGRAFÍA

Aarssen, L.W. & R. Turkington 1985a. Biotic specialization between neighboring genotypes in *Lolium perenne* and *Trifolium repens* from a permanent pasture. *J. Ecol.* 73. Pp. 605-614

Abadín, J., S.J. Gonzalez-Prieto, L. Sarmiento, M.C. Villar & T. Carballas. 2002. Successional dynamics of soil characteristics in a long fallow agricultural system of the high tropical Andes. *Soil Biology and Biochemistry* 34. Pp. 1739-1748.

Aguilar, Z., C. Ulloa & P. Hidalgo. 2009. Plantas Útiles de los Páramos de Zuleta, Ecuador. Proyecto de Manejo y Aprovechamiento Sustentable de Alpacas en los Páramos de Zuleta. PPA-Ecociencia. Quito.

Aide, T.M. & J. Cavelier. 2000. Cattle and woody shrubs as restoration tools of tropical montane rainforest. *Restoration Ecology* 8. Pp. 370-379.

Alpandino 2011 (version 1.1). The Institute of Botany, Section Plant Ecology. University of Basel.

Anderson M.J., R.N. Gorley & K.R. Clarke. 2008. PERMANOVA for PRIMER: guide to software and statistical methods. PRIMER-E Ltd., Plymouth, United Kingdom. Pp 214.

Arango, S. 2002. Edge effects on tree regeneration in the Colombian Andes. University of Missouri. St. Louis, United States of America. 231 Pp.

Aranguren, A. & Monasterio, M. 1997. Aspectos de la dinámica del nitrógeno de parcelas con diferentes tiempos de descanso en el Páramo de Gavidia (Andes Venezolanos). En: Libermann, M., Baied, C. (Eds). Desarrollo sostenible de ecosistemas de montaña: Manejo de áreas frágiles en los Andes. Universidad de las Naciones Unidas y otras instituciones, pp. 171-179.

Arias-Escobar M.A. & J. I. Barrera-Cataño 2007. Caracterización florística y estructural de la vegetación vascular en áreas con diferente condición de abandono en la cantera Soratama, Localidad de Usaquén, Bogotá. *Revista Universitas Scientiarum*. Vol.12, Edición Especial II, enero-junio. Restauración de canteras. Departamento de Biología, Pontificia Universidad Javeriana, Sede

Bogotá. Pp 25-45.

Ash, H.J., R.P. Gemmel & A.D. Bradshaw. 1994. The introduction of native plant species on industrial waste heaps: a test of immigration and other factors affecting primary succession. *Journal of Applied Ecology* 31. Pp. 74-84.

Azócar A. & M. Monasterio. 1980. Estudio de la variabilidad meso y microclimática en el Páramo de Mucubají. En: M.Monasterio (ed): *Estudios Ecológicos de los Páramos Andinos* pp. 255-262. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.

Azócar A. & F. Rada. 2006. *Ecofisiología de plantas de páramo*. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, ICAE. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. 182 Pp.

Bader M.Y. 2007. *Tropical alpine treelines; how ecological processes control vegetation patterning and dynamics*. PhD thesis, Wageningen University, Wageningen, The Netherlands. 192 Pp.

Bader, M.Y, I. Van Geloof & M. Rietkerk. 2007. High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. En: *Tropical alpine treelines; how ecological processes control vegetation patterning and dynamics*. PhD Thesis, Wageningen University, Wageningen, The Netherlands. 190 Pp.

Bader, M. Y. & J. J. A. Ruijten. 2008. A topography-based model of forest cover at the alpine tree line in the tropical Andes. *Journal of Biogeography* 35. Pp. 711-723.

Barrera-Cataño, J.I. y Valdés-López C. 2007. Herramientas para abordar la restauración ecológica de áreas disturbadas en Colombia. En: *Revista Universitas Scientiarum*. Bogotá. Departamento de Biología, Pontificia Universidad Javeriana, Sede Bogotá. *Restauración Ecológica de canteras*. Vol.12, Edición Especial II (Enero-junio)

Bazzaz, F.A. & S.T.A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11. Pp. 287-310.

Bazzaz, F. A. 1996. Plants in changing environments: linking physiological, population and community ecology. Cambridge: Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Begon, M., J. Harper & C. Townsend. 1995. Ecología. Individuos, poblaciones, comunidades. Parte 1: Organismos, Cap 5: Migración y dispersión en el espacio y en el tiempo. Ediciones Omega. Segunda Edición, Barcelona. Pp 159-188

Bertness, M.D. & R.M. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. Trends Ecol. Evol. 9. Pp. 191-193

Blanco, F. & E. Salas. 1996. Micorrizas en la agricultura: context mundial de investigación realizada en Costa Rica, X Congreso Nacional Agronómico/II Congreso de Suelos.

Bradshaw, A.D. & M.J. Chadwick. 1980. The restoration of Land. Oxford: Blackwell Scientific Publications.

Bradshaw, A. D. 1983. The reconstruction of ecosystems. Journal of Ecology 20. Pp. 1-17

Bradshaw, A.D. 1997a. What do we mean by restoration? Pp. 8-13. En: Urbanska, K.M., N.R. Webb & P.J. Edwards (Eds.). Restoration ecology and sustainable development. Cambridge University Press. Cambridge, USA.

Bradshaw A.D. 1997b. The importance of soil ecology in restoration science. Restoration ecology Ecological basis of restoration Pp. 33-64. En: Urbanska K.M., Webb N.R. y Edwards P.J. (eds.). 1997. Restoration Ecology and Sustainable Development. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom.

Cáceres Y. 2010. Relaciones espaciales y mecanismos de interacción entre un arbusto dominante (*Hypericum laricifolium*) y otras especies de plantas de páramo altiandino. Trabajo de grado de Maestría en Ecología Tropical. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. 108 Pp.

Cáceres Y. & F. Rada. 2011. Cómo responde la especie leñosa *Vaccinium meridionale* a la temperatura en su límite altitudinal de distribución en los Andes Tropicales?. *Ecotrópicos* 24 (1). Pp. 80-91.

Cairns, Jr. J. 1993. Is restoration ecology practical? *Restoration Ecology* 1(1). Pp. 3-7

Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61 (4). Pp. 306-349

Castro, J., R. Zamora, J.A. Hódar, J.M. Gómez & L. Gómez-Aparicio. 2004. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4 years study. *Restoration Ecology* 12 (3). Pp. 352-358.

Cavelier, J. 1996. Environmental factors and ecophysiological processes along altitudinal gradients in wet tropical mountains. En: S. S. Mulkey, R. L. Chazdon & A. P. Smith (eds.). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall. Nueva York. Pp. 339-439.

Cavieres, L.A., A. Peñaloza, C. Papic & M. Tambutti. 1998. Efecto nodriza del cojín *Laretia caulis* (Umbelliferae) en la zona altoandina de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 71. Pp. 337-347.

Cleef, A.M. 1981. The vegetation of the paramos of the Colombian Cordillera Oriental. *Dissertationes Botanicae* 61. J.Cramer, Vaduz.

Connell, J. H. & O. Slatyer 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Naturalist*. 111. Pp. 1119-1144.

Cortés-S. S.P., O. Rangel-Ch & H. Serrano-V. 2004. Transformation of the vegetal cover in the high mountain of the Cordillera Oriental, Colombia. *Lyonia* 6 (2). Pp. 153-160.

Cramer, V.A., R.J. Hobbs & R.J. Standish. 2007. What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in Ecology and Evolution*. 23 (2). Pp. 104-112

Crawley, M.J. & R.M. May. 1987. Population dynamics and plant community structure: competition between annuals and perennials. *Journal of Theoretical Biology* 125. Pp. 475-489

Crawley, M.J. 1992. Seed predators and plant population dynamics. En: *Seeds, the Ecology of Regeneration in Plant Communities*, ed. M. Fenner. C.A.B. International. Wallingford, Oxon. Pp. 157-191.

Crowe, T.M. 1979. Lots of weeds: insular phytogeography of vacant urban lots. *Journal of Biogeography* 6. Pp. 169-181.

Chambers, J.C. 1997. Restoring alpine ecosystems in the western United States: environmental constraints, disturbance characteristics and restoration success. Pp. 161-188. En: Urbanska, K.M., N.R. Webb & P.J. Edwards (Eds.). *Restoration ecology and sustainable development*. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom.

Chapin F.S. III, L.R. Walker, C.L. Fastie & L.C. Sharman. 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecol. Monogr.* 64. Pp. 149-175.

Chapin III, F.S., P.A. Matson & H.A. Mooney. 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. 435 pp.

DAMA (Departamento Administrativo del Medio Ambiente)/Corporación Suna Hisca. 2003. *Plantaciones exóticas Parque ecológico distrital de montaña Entrenubes. Tomo I. Componente biofísico*. Bogotá, Colombia.

Denslow, J.S. 1987. Tropical Rainforest Gaps and Tree Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18. Pp. 431-451.

Díaz-Espinosa A.M., O.A. León & O.Vargas. 2007. Supervivencia y crecimiento de plántulas debajo de *Lupinus bogotensis*. Implicaciones para la restauración. En: Vargas, O. 2007. Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino: El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca. Grupo de Restauración Ecológica. Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá.

Díaz-Martín R. & O. Vargas. 2007. Planteamiento de la estrategia de restauración ecológica del bosque altoandino en la Reserva Forestal Municipal de Cogua. Pp. 110-119. En: Vargas, O. 2007. Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino: El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca. Grupo de Restauración Ecológica. Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá. 372 pp.

Díaz-Martín R., P.Velasco-Linares & O.Vargas. 2007. Los parches de especies pioneras colonizadoras de potreros y su papel en la reintroducción de plantas leñosas del bosque altoandino. En: Estrategias para la Restauración Ecológicas del Bosque Altoandino. Grupo de Restauración Ecológica, Universidad Nacional de Colombia. Sede Bogotá. Pp 335.

Dulhoste, R., G. Salas, L. Valera y V. Garay. 2011. Achotico de páramo. Cartilla N° 3. Proyecto Páramo Andino. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas-Instituto de Desarrollo Forestal-Grupo Genética y Silvicultura. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela

Ehrlén, J. & O. Eriksson. 2000. Dispersal limitations and patch occupancy in forest herbs. *Ecology* 81. Pp. 1667-1674.

Elmarsdottir, A., Aradottir, A., Trlica, M. 2003. Microsite availability and establishment of native species on degraded and reclaimed sites. *Journal of Applied Ecology* 40(5). Pp. 815-823.

Ely, F. & F. Torres. 2003. Adaptaciones anatómico-estructurales foliares de *Chaetolepis lindeniana* (Naud.) Triana a lo largo de un gradiente altitudinal en el Páramo del Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida (Venezuela). *Plántula*3(2). Pp.101-115.

Enkhuya, E. Rydlova & J.M. Vosatka. 2000. Effectiveness of indigenous and non-indigenous isolates of arbuscular mycorrhizal fungi in soils of degraded ecosystems and man made habitats. *Applied Soil Ecology* 14. Pp. 201-211

Etter, A. & W. Van Wyngaarden. 2000. Patterns of landscape transformation in Colombia, with emphasis in the Andean Region. *Ambio* 29 (7). Pp. 432-439.

Fariñas, M. 1975. Análisis de la vegetación del páramo, ordenamiento y correlación con factores edáficos y climáticos. Trabajo de ascenso, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

Farji-Brener, A.G., F.A. Chinchilla, A. Magrach, V. Romero, M.Ríos, M. Velilla, J.M. Serrano & S.Amador-Vargas. 2009. Slope orientation enhances the nurse effect of a paramo shrub, *Hypericum irazuense* (Hypericaceae) in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 25. Pp. 331-335.

Ferwerda W. 1987. The influence of potato cultivation on the natural bunchgrass paramo in the Colombian Cordillera Oriental. Internal report N°220. Hugo de Vries Laboratory. Amsterdam: University of Amsterdam

Fetene M., P. Nauke, U. Lüttge & E. Beck. 1997. Photosynthesis and photoinhibition in a tropical alpine giant rosette plant, *Lobelia rhynchopetalum*. *New Phytology* 137. Pp. 437-461.

Font Quer, P. 1953. Diccionario de Botánica. Ediciones Península. Barcelona

Forman, R.T.T & M. Godron. 1986. Landscape ecology, John Wiley, New York, USA. 619 pp.

Forman, R. T. T. 1995. Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 631 pp.

Fox, B.J., J. Taylor, M.D. Fox & C. Williams. 1997. Vegetation changes across edges of rainforest

remnants. *Biological Conservation* 82(1). Pp.1-13.

Gómez-Aparicio, L. 2004. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4 years study. *Restoration Ecology* 12(3): 352-358.

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

Greig-Smith P. 1983. *Quatitative Plant Ecology*. Berkeley: University of California Press.

Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Jhon Wiley & sons Ltd. New York, 222 p.

Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52. Pp. 107-145

Guariguata, M. R. 2000. Bases ecológicas Generales para el seguimiento de Proyectos de Restauración de Bosques. Pp. 83-95. En: E. Ponce de León (Eds.), *Memorias del Seminario de Restauración Ecológica y Reforestación*, Fundación Alejandro Ángel Escobar-Fescot-GTZ. Bogotá, Colombia.

Guariguata, M.R. & R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *For. Ecol. Manage.*148. Pp. 185-206.

Guhl, E. 1968. Los páramos circundantes de la Sabana de Bogotá; su ecología y su importancia para el régimen hidrológico de la misma. *Colloquium Geographicum* 9. Pp. 195-212

Harper, J. L., J. N. Clatworthy, I. H. McNaughton & G. R. Sagar. 1961. The evolution and ecology of closely related species living in the same area. *Evolution* 15. Pp. 209-227.

Harper, J.L., White & J. 1974. The demography of plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5. Pp. 419-463.

Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. London Academic Press, London. 892 pp.

Hernández-C. J. 1997. Comentarios preliminares sobre la paramización en los Andes de Colombia. Premio a la vida y obra 1997. Fondo Fen Colombia.

Haselwandter, K. 1997. Soil-microorganisms, mycorrhiza and restoration ecology. Pp. 65-80. En: K. Urbanska, N.R. Webb & P.J. Edwards (Eds.), *Restoration Ecology and sustainable development*. Cambridge University Press. United Kingdom. 387 Pp.

Henriques, R.P.B. & E.C. Souza. 1989. Population structure, dispersion and microhabitat regeneration of *Carapa guianensis* in northeastern Brazil. *Biotropica* 21 (3). Pp. 204-209.

Hernández-Camacho, J. 1997. Comentarios preliminares sobre la paramización de los Andes de Colombia. En: J. Hernández-C. Premio a la vida y Obra. Fondo FEN, Bogotá, Colombia. Pp. 42-47.

Hess, C.G. 1990. "Moving up-moving down": Agro-pastoral land-use patterns in the Ecuadorian paramos. *Mountain Res. Developm.* 10. Pp. 333-342.

Holl, K. & M.E. Lulow. 1997. Effects of species, habitat and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rain forest. *Biotropica* 29. Pp. 459-468.

Holl, K. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pastures: Seed rain, seed germination, microclimate and soil. *Biotropica* 31. Pp. 229-242.

Holl, K., M.E. Loik, E. Lins & I.A. Samuels. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: Overcoming barrier to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* 8(4). Pp: 339-349.

Hofstede R.G.M. 1995. Effects of burning and grazing on a Colombian paramo ecosystem. PhD

dissertation, University of Amsterdam. 199 pp.

Hofstede R.G.M, J. Lips, W. Jongsma y J. Sevink. 1998. Geografía, Ecología y Forestación de la Sierra alta del Ecuador. Ediciones Abya-Yala, Quito.

Hofstede R.G.M. 2003. Los Páramos en el Mundo: su diversidad y sus habitantes. Pp. 15-38. En: Hofstede, R., P. Segarra & P. Mena V. (Eds.). 2003. Los Páramos del Mundo. Proyecto Atlas Mundial de los Páramos. Global Peatland Initiative/NC-IUCN/ EcoCiencia. Quito.

Holl, K. & Lulow M.E. 1997. Effects of species, habitat and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rain forest. *Biotropica* 29. Pp. 459-468.

Holl, K. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate and soil. *Biotropica* 31 (2). Pp. 229-242.

Holl, K., M.E. Loik, E. Lins & I.A. Samuels. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: Overcoming barrier to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* 8(4). Pp: 339-349.

Hooper, E., R. Condit & P. Legendre. 2002. Response of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. *Ecological Applications* 12. Pp. 1626-1641.

Hubbell S.P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203. American Association for the Advancement of Science. Pp. 1299-1309

Jaimes V. & L. Sarmiento. 2002. Regeneración de la vegetación de páramo después de un disturbio agrícola en la Cordillera Oriental de Colombia. *Ecotrópicos* 15 (1). Pp. 61-74

Jaimes, V. & L. Sarmiento. 2003. Mecanismos de restauración de la fertilidad en una sucesión secundaria en el Páramo de Cruz Verde, Colombia. *Memorias del Congreso Mundial de Páramos. Tomo II*, pp. 900-916.

Lavorel, S & E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16. Pp. 545-556

León, O.A. 2002. Distribución espacial de comunidades vegetales de páramo en un gradiente altitudinal con vegetación natural y en proceso de paramización (Reserva Forestal del Municipio de Cogua, Cundinamarca). Trabajo de grado. Carrera de Ecología, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá. 148 Pp.

Long, S.P., S. Humphries & P.G Falkowski. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of plant physiology and plant Molecular Biology*. Pp. 633-662.

Luteyn, J.L. 1999. Paramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution and botanical literature. *Memoirs of the New York Botanical Garden* (ed. W.R. Buck). The New York Botanical Garden, New York

Llambí, L.D. & L. Sarmiento. 1997. Dinámica de la fertilidad en parcelas agrícolas en descanso en el Páramo de Gavidia: biomasa microbiana y ciclaje de N. *Memorias del Congreso Venezolano de la Ciencia del Suelo*. CD-ROM. No. DL FR 2529710.

Llambí, L.D. & L. Sarmiento. 1998. Biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria de los páramos venezolanos. *Ecotrópicos* 11. Pp. 1-14

Llambí, L.D., M. Fontaine, F. Rada, B. Saugier & L. Sarmiento. 2003. Ecophysiology of dominant plant species during secondary succession in a high Andean paramo ecosystem. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 35(4). Pp. 447-453

Llambí L.D., R. Law & A.Hodge. 2004. Temporal changes in local spatial structure of late successional species: establishment of a caulescent rosette plant. *Journal of Ecology* 92. 122-131

Llambí L.D., Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Centro de Investigación de la Vivienda,

Departamento de Medicina Preventiva y Social, Universidad de los Andes. 2004. Plan de Acción para la conservación del Páramo de Gavidia (Mérida, Venezuela). Proyecto Páramo Andino. 44 Pp.

Llambí L.D., M. Fariñas, J.K. Smith, S.M. Castañeda & B. Briceño. En prensa. Diversidad de la Vegetación en dos páramos de Venezuela: un enfoque multiescalar con fines de conservación. Instituto de Ciencias Ecológicas y Ambientales, ICAE. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.

Mateucci, S. D. & A. Colma. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. 168 Pp.

McAuliffe, J. R. 1986. Herbivore limited establishment of a Sonoran Desert tree: *Cercidium microphyllum*. Ecology 67. Pp. 276-280

McCook L.J. 1994. Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. Vegetatio 110. Pp. 115-147

Monasterio, M. 1980. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. En: Monasterio, M. (Ed). Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Editorial de la Universidad de Los Andes, Mérida. Pp. 93-158.

Monasterio, M. 1980. Los Páramos Andinos como región natural. Características biogeográficas generales y afinidad con otras regiones andinas. En: Monasterio, M. (Ed): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Editorial de la Universidad de Los Andes. Mérida. Pp. 15-27.

Monasterio, M. & S. Reyes. 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes. En: Monasterio, M. (Ed.) Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. Pp. 47-91.

Monasterio M. & L. Sarmiento. 1991. Adaptive radiation of *Espeletia* in the cold Andean tropics. *Trends in Ecology and Evolution* 6 (12). Pp. 387-391.

Monasterio, M., M. Molinillo, L. Romero, L.D. Llambí. 2003. Los Páramos de Mérida como Reserva de Biosfera. *Ambiente* 25(62). Pp. 44-47.

Montenegro, A.L. & O. Vargas. 2007. Atributos vitales de especies leñosas en bordes de bosque altoandino. En: Vargas, O. (Ed.), *Estrategias para la restauración del bosque altoandino: El caso de la Reserva forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca*. Grupo de Restauración Ecológica. Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá. Pp.231-251.

Montenegro A.L. & O. Vargas. 2008. Caracterización de bordes de bosque altoandino e implicaciones para la restauración ecológica en La Reserva Forestal de Cogua (Colombia). *Rev. Biol. Trop.* 56 (3). Pp. 1543-1556.

Montenegro, A.L. 2000. Estrategias de dispersión y regeneración por bancos de semillas en dos comunidades de bosque altoandino (Embalse de San Rafael, La Calera, Cundinamarca). Trabajo de grado. Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

Montilla, M., R.A. Herrera & M. Monasterio. 1992. Micorrizas vesículo-arbusculares en parcelas que se encuentran en sucesión-regeneración en los Andes Tropicales. *Suelo y planta* 2 (1). Pp. 59-70.

Mora R.A. 1999. Patrones de sucesión vegetal sobre depósitos de material residual en minas de gavas (Bogotá D.C.). Trabajo de grado. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

Moreno C. & L.E.Mora-Osejo. 1994. Estudio de los agroecosistemas de la región de Sabaneque (Municipio de Tusa, Cundinamarca) y algunos de sus efectos sobre la vegetación y el suelo. En: Mora-Osejo L.E. & H.Sturm, eds. *Estudios ecológicos del páramo y el bosque altoandino, Cordillera Oriental de Colombia*. Bogotá: ACCEF, Colección J.A. Lleras. N°6

Nason, J., P. Aldrich & J.L. Hamrick. 1997. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. En: Laurence, W. & R.Bierregaard (Eds.), Tropical Forest Remnants. Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities. The University Chicago Press. Pp. 304-320.

Noble, I.R. & R.O. Slatyer. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43. Pp. 5-21

Padilla, F.M. & F.I. Pugnaire. 2008. Establishment success under the canopy of *Retama sphaerocarpa* shrubs in a dry environment. *Restoration Ecology* 0(0). Pp. 1-8.

Parker, V.T., S.T.A. Pickett. 1997. Restoration as an ecosystem process: implications of the modern ecological paradigm. Pp. 17-31. En: Urbanska, K.M., N.R. Webb & P.J. Edwards (Eds.) Restoration ecology and sustainable development. Cambridge University Press. Cambridge, USA.

Pérez-Arbeláez E. 1955. Plantas Útiles de Colombia. 832 Pp.

Peterson C.J. & B.L. Haines. 2000. Early Successional Patterns and Potential Facilitation of Woody Plant Colonization by Rotting Logs in Premontane Costa Rica Pastures. *Restoration Ecology* 8(4). Pp. 361-369

Pickett, S.T.A. & White, P.S. (Eds) 1985. The ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press, New York.

Pickett, S.T.A., J. Kolasa, J. Armesto & S.L. Collins. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54(2). Pp. 129-136

Posada J.M., T.M. Aide & J.Cavelier. 2000. Cattle and woody shrubs as restoration tools of Tropical Montane Rainforest. *Restoration Ecology* 8. Pp. 370-379

Puentes, J.M. 2010. Patrones y mecanismos de establecimiento de dos especies leñosas en la

transición entre el bosque paramero y el páramo en los Andes Tropicales. Trabajo de grado. Maestría en Ecología Tropical, Instituto de Ciencias Ecológicas y Ambientales ICAE. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. 136 Pp.

Rada F., C. García-Núñez & S. Rangel. 2011. Microclimate and regeneration patterns of *Polylepis sericea* in a treeline forest of The Venezuelan Andes. *Ecotrópicos* 24 (1). Pp. 113-122.

Ramírez L., L.D. Llambí, T. Schwarzkopf, L.E. Gámez & N.J. Márquez. 2009. Vegetation structure along the forest-paramo transition belt in the Sierra Nevada de Mérida: implications for understanding treeline dynamics. *Ecotrópicos* 22 (2). Pp. 83-98.

Ramsay, P.M. & E.R.B., Oxley. 1996. Fire temperatures and postfire plant community dynamics in Ecuadorian grass paramo. *Vegetatio* 124. Pp. 129-144.

Ramsay P.M. & E.R.B., Oxley. 1997. The growth form composition of plant communities in the ecuadorian páramos. *Plant Ecology* 131. Pp. 173-192.

Rangel-Ch., J.O. 2000. Biodiversidad en la region del páramo: con especial referencia a Colombia.

Reigosa, M.J., A. Sánchez-Moreiras & L. González. 1999. Ecophysiological approach in allelopathy. *Critical Reviews in Plant Sciences* 18(5). Pp. 577-608.

Rodríguez E., T. Schwarzkopf, L. E. Gámez, W. Dugarte & R. Dulhoste. 2011. Canopy structure and woody species distribution at the upper treeline in the Venezuelan Andes. *Ecotrópicos* 24 (1). Pp. 47-59.

Sánchez, M. 1999. Endomicorrizas en agroecosistemas colombianos. Universidad Nacional de Colombia.

Sarmiento, G. 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier, F. & M. Monasterio (Eds.) High altitude tropical biogeography. Oxford University Press, New York, New

York, USA. Pp. 11-45.

Sarmiento, L., M. Monasterio, M. Montilla. 1991. Succession, regeneration, and stability in high Andean ecosystems and agroecosystems: the rest-fallow strategy in the Páramo de Gavidia, Mérida, Venezuela. *Geographica Bernesia* A8: 151-157.

Sarmiento, L. & M. Monasterio. 1993. Elementos para la interpretación ecológica de un sistema agrícola campesino en los Andes venezolanos (Páramo de Gavidia). En: Rabey, M., (Ed.). El uso tradicional de los recursos naturales en montañas: tradición y transformación, IUBS/UNESDCO, Montevideo

Sarmiento, L., L.D. Llambí, A. Escalona & N. Márquez. 2003. Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-fields succession of the high tropical Andes. *Plant Ecology* 166. Pp. 63-74.

Sarmiento L. & L.D. Llambí. 2011. Regeneración del páramo después de un disturbio agrícola: síntesis de dos décadas de investigaciones en sistemas con descansos largos de la Cordillera de Mérida. En: Herrera F., Herrera I. (Eds.). *La Restauración Ecológica en Venezuela: fundamentos y experiencias*. Caracas, Ediciones IVIC. Pp. 123-148.

Saunders D.A., R.J. Hobbs & C.R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5. Pp. 18-32

Schulze, E.D. 1989. Air pollution and forest decline in a spruce (*Picea abies*) forest. *Science* 244. Pp. 776-783.

Schulze, E.D., E. Beck & K. Müller-Hohenstein. 2005. *Plant Ecology*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. IX. Pp 702.

Schupp, E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82. Pp. 399-409.

SER. Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group 24. The SER International Primer on Ecological Restoration. 2004. www.ser.org & Tucson: Society for Ecological Restoration International.

Smith A.P. 1981. Growth and population dynamics of *Espeletia* (Compositae) of the Venezuelan Andes. *Smithson. Contrib. Bot.* 48. Pp. 1-45

Smith, A.P. 1984. Postdispersal parent-offspring conflict in plants: Antecedent and hypothesis from the Andes. *Am. Nat.* 123. Pp. 354-370

Smith, A.P. & T.P. Young. 1987. Tropical alpine plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18. Pp. 137-158

Swift, M.J. & J.M. Anderson. 1989. Decomposition. En: *Ecosystems of the World: Tropical Rain Forest Ecosystems*. Lieth, H. & Werger, M.J.A. (eds). Elsevier: Amsterdam. Pp. 547-569.

Tilman, D. 1985. The resource ratio hypothesis of succession. *American Naturalist* 125. Pp. 827-852.

Tilman, D. 1988. *Plant Strategies and the Dynamics and Function of Plant Communities*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Tirado, C. 1997. Estudio florístico de una comunidad andina escandente-Trabajo especial de grado. Universidad de los Andes. Mérida (no publicado)

Tol, G. & A.M. Cleef. 1994. Above-ground biomass structure of a *Chusquea tessellate* bamboo paramo. Chingaza National Park, Cordillera Oriental, Colombia. *Vegetatio* 115. Pp. 29-39.

Turkington, R. & J. L. Harper. 1979. The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. I. Ordination, pattern and contact. *Journal of Ecology* 67.

Pp. 201-218.

Urbanska, K.M., B. Hefti-Holenstein & G. Elmer. 1987. Performance of some alpine grasses in single-tiller cloning experiments and in the subsequent revegetation trials above the timberline. *Berichte des Geobotanischen Institutes ETH Zürich Stiftung Rübel* 53. Pp 64-90.

Urbanska, K.M. 1990. Biology of asexually reproducing plants. In *Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants*, ed. S. Kawano. Pp. 273-292. London: Academic Press.

Urbanska, K.M. 1994b. Ecological restoration above the timberline: demographic monitoring of whole trial plots in the Swiss Alps. *Botanica Helvetica* 104. Pp. 141-156

Urbanska K.M., Webb N.R. & Edwards P.J. 1997. *Restoration Ecology and Sustainable Development*. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom. 397 pp.

Urbanska, K.M. 1997. Safe sites-interface of plant population ecology and restoration ecology. En: Urbanska, K.M., Webb N.R. y Edwards P.J. (Eds.) *Restoration Ecology and Sustainable Development*. Cambridge: Cambridge University Press.

Urbanska, K. 1997. Conference on "Restoration Ecology and Sustainable Development". Safe sites – interface of plant population ecology and restoration ecology

Van der Hammen, T. & A. Cleef. 1986. Development of the high Andean paramo flora and vegetation. En: Vuilleumier F y M Monasterio (Eds.). *High altitude Tropical Biogeography*. Oxford: Oxford University Press. Pp. 53-201

Vandermeer, J. 1978. Choosing Category Size in a Stage Projection Matrix. *Oecología* 32. Pp. 79-84.

Van Groen, F. 1987. Effects of fires on structure, composition and nutrients status in two bunchgrass paramos near Bogota (Colombia). *Universiteit van Amsterdam*. 60 Pp.

Vareschi V. 1970. Flora de los Paramos de Venezuela. Mérida, Venezuela: Ediciones del Rectorado, Universidad de los Andes.

Vargas, O. 2007. Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino: El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca. Grupo de Restauración Ecológica. Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá. 372 pp.

Vargas, O. 2007. Guía metodológica para la restauración ecológica del bosque altoandino. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. 189 Pp.

Vargas, O., A. Díaz, L. Trujillo, P. Velasco, R. Díaz, O. León, A. Montenegro. 2007. Barreras para la restauración ecológica. En: O. Vargas (ed.) Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino. Universidad Nacional de Colombia-Colciencias. Bogotá

Vargas, O. y F. Mora. 2007. La Restauración Ecológica. Su contexto, definiciones y dimensiones. En O. Vargas (Ed.) Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino. El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca. Universidad de Colombia-Colciencias.

Velasco-Linares P. & O. Vargas. 2007. Problemática de los Bosques Altoandinos. En: Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino. El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca. O. Vargas (Ed.) Grupo de Restauración Ecológica. Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá. Pp. 41-56

Verweij, P.A. 1995. Spatial and temporal modelling of vegetation patterns. Burning and grazing in the Paramo of Los Nevados National Park, Colombia. PhD Tesis. Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics IBED. 233 Pp.

Weiner J., S. Martínez, H. Müller-Schärer, P. Stoll & B. Schmid. 1997. How important are environmental maternal effects in plants? A study with *Centaurea maculosa*. Journal of ecology 85. Pp 133-142

Weiner J. & O.T. Solbrig. 1984. The meaning and measurement of size hierarchies in plant population. *Oecología* (Berlin) 61. Pp. 334-336

Zimmerman, J.K., B.Pascarella & T.M.Aide. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8(4). Pp. 350-360

www.bdigital.ula.ve

ANEXOS

ESTRUCTURA DEMOGRÁFICA DE LAS TRES ESPECIES LEÑOSAS DEL BOSQUE PREPARAMERO DEL PÁRAMO DE GAVIDIA

DENSIDADES DE *Berberis discolor* Turcz.

Análisis global

	BERBERIS					
	adultos	juveniles leñosos	juveniles	plántulas	rebotes leñosos	rebotes
Bosque preparamero	0,625	0,55625	5,61875	4,78125	0,684375	0,0375
Borde	0,15	0,259375	0,825	0,521875	0,234375	0,015625
Barbecho	0,01875	0,0375	0,15	0,1375	0,028125	0
Interv.conf.95% IA	0,26143043	0,182654398	3,74192601	2,49811775	0,359369429	0,04243444
Interv.conf.95% BA	0,20517294	0,116716137	0,45589327	0,32930009	0,132000362	0,01475067
Interv.conf.95% IB	0,02665087	0,032869575	0,14424936	0,16434788	0,030949355	0

Análisis parcial

Sitio 1

	Adultos	Juveniles leñosos	Juveniles	Plántulas	Rebotes leñosos	Rebotes
Bosque preparamero	1,175	0,7125	3,5875	4,8625	1,625	0,0125
Borde	0,0375	0,425	1,85	0,825	0,2625	0
Barbecho	0	0,0375	0,0125	0,0125	0,05	0
interv.conf.95%Arb	0,66163866	0,442576711	1,16392131	3,8020615	0,704973849	0,02449953
interv.conf.95%Bor	0,04691304	0,278620504	1,12662348	0,8368184	0,092753742	0
interv.conf.95%Barb	0	0,046913038	0,02449953	0,0244995	0,097998139	0

Sitio 2

	Adultos	Juveniles leñosos	Juveniles	Plántulas	Rebotes leñosos	Rebotes
Bosque preparamero	0,6125	0,5	3,025	2,225	0,5875	0,0125
Borde	0,0375	0,125	0,75	0,6875	0,0875	0,025
Barbecho	0	0	0,45	0,45	0,0375	0
interv.conf.95%Arb	0,40082517	0,236687993	2,81662974	2,4142507	0,547643614	0,02449953
interv.conf.95%Bor	0,0734986	0,116641116	0,73661754	0,8565499	0,140739113	0,04899907
interv.conf.95%Barb	0	0	0,50129345	0,6054244	0,073498605	0

Sitio 3

	Adultos	Juveniles leñosos	Juveniles	Plántulas	Rebotes leñosos	Rebotes
Bosque preparamero	0,5375	0,65	14,9875	11,6	0,2875	0,075
Borde	0,4375	0,1625	0,6625	0,5375	0,4875	0,0375
Barbecho	0,025	0,1	0,1125	0,0875	0	0
interv.conf.95%Arb	0,2811226	0,520098447	10,7354099	3,5163448	0,371822987	0,14699721
interv.conf.95%Bor	0,82514104	0,146315084	0,40281686	0,5283045	0,424108579	0,02449953
interv.conf.95%Barb	0,04899907	0,105850088	0,02449953	0,0244995	0	0

Sitio 4

	Adultos	Juveniles leñosos	Juveniles	Plántulas	Rebotes leñosos	Rebotes
Bosque preparamero	0,175	0,3625	0,875	0,4375	0,2375	0,05
Borde	0,0875	0,325	0,0375	0,0375	0,1	0
Barbecho	0,05	0,0125	0,025	0	0,025	0
interv.conf.95%Arb	0,18114199	0,224095983	0,63067469	0,30039	0,213113097	0,09799814
interv.conf.95%Bor	0,10101417	0,289882406	0,04691304	0,046913	0,080015146	0
interv.conf.95%Barb	0,09799814	0,024499535	0,04899907	0	0,04899907	0

DENSIDADES DE *Vallea stipularis* L.f.

Análisis global

	VALLEA					
	adultos	juveniles leñosos	juveniles	plántulas	rebotes leñosos	rebotes
Bosque preparamero	0,240625	0,1	0,21875	0,046875	0,5625	0,209375
Borde	0,00625	0,025	0,053125	0,015625	0,125	0,0375
Barbecho	0	0,003125	0,015625	0,003125	0	0
Interv.conf.95% IA	0,14207442	0,079008626	0,11931215	0,03739023	0,333829575	0,15983482
Interv.conf.95% BA	0,00836818	0,02191305	0,03283151	0,0213933	0,176442015	0,0734986
Interv.conf.95% IB	0	0,006124884	0,01475067	0,00612488	0	0

Análisis parcial

Sitio 1

	Adultos	Juveniles leñosos	Juveniles	Plántulas	Rebotes leñosos	Rebotes
Bosque preparamero	0,5	0,1375	0,425	0,125	1,1625	0,075
Borde	0	0,0375	0,0625	0	0,375	0,15
Barbecho	0	0	0	0	0	0
interv.conf.95%Arb	0,41769132	0,269494883	0,32378957	0,1019997	0,757375161	0,06325753
interv.conf.95%Bor	0	0,046913038	0,04691304	0	0,702699734	0,29399442
interv.conf.95%Barb	0	0	0	0	0	0

DENSIDADES DE *Chaetolepis lindeniana* Naudin (Triana)

Análisis global

	CHAETOLEPIS					
	adultos	juveniles leñosos	juveniles	plántulas	rebotes leñosos	rebotes
Bosque preparamero	0,51875	0,003125	0,265625	0	1,934375	1,1125
Borde	0,259375	0	0,003125	0	0,584375	0,178125
Barbecho	0	0	0	0	0	0
Interv.conf.95% IA	0,28160259	0,006124884	0,44512077	0	1,059963581	0,70834309
Interv.conf.95% BA	0,13093506	0	0,00612488	0	0,344009152	0,1422855
Interv.conf.95% IB	0	0	0	0	0	0

**CARACTERÍSTICAS MICROCLIMÁTICAS EN EL BOSQUE PREPARAMERO EN ÁREAS ADYACENTES EN
SUCESIÓN SECUNDARIA**

RADIACIÓN SOLAR MÁXIMA

	Bosque Preparamero Dosel	Bosque Preparamero Claro	Sucesión Dosel	Sucesión Exposición	Frailejón en la sucesión
Fecha	Radiación Solar Máxima (W/m ²)				
07/24/10	71,9	506,9	186,9	474,4	608,1
07/25/10	60,6	36,9	320,6	606,9	51,9
07/26/10	268,1	230,6	694,4	914,4	528,1
07/27/10	14,4	211,9	55,6	176,9	113,1
07/28/10	124,4	169,4	730,6	665,6	161,9
07/29/10	81,9	500,6	184,4	510,6	264,4
07/30/10	68,1	108,1	426,9	749,4	105,6
07/31/10	660,6	891,9	970,6	1219,4	188,1
08/01/2010	60,6	383,1	418,1	1054,4	164,4
08/02/2010	356,9	101,9	899,4	1276,9	116,9
08/03/2010	49,4	1075,6	418,1	1090,6	639,4
08/04/2010	43,1	1008,1	183,1	825,6	901,9
08/05/2010	736,9	549,4	1034,4	1188,1	399,4
08/06/2010	174,4	1039,4	859,4	1146,9	519,4
08/07/2010	161,9	141,9	951,9	1160,6	510,6
08/08/2010	274,4	290,6	988,1	1150,6	605,6
08/09/2010	78,1	126,9	898,1	1095,6	433,1
08/10/2010	231,9	769,4	931,9	1074,4	540,6
08/11/2010	68,1	285,6	641,9	1070,6	293,1
08/12/2010	93,1	100,6	921,9	1276,9	103,1
08/13/10	51,9	76,9	330,6	1115,6	125,6
08/14/10	100,6	423,1	305,6	550,6	488,1
08/15/10	34,4	1015,6	205,6	458,1	344,4
08/16/10	56,9	120,6	659,4	1019,4	158,1
08/17/10	108,1	1034,4	960,6	1139,4	356,9
08/18/10	41,9	274,4	274,4	494,4	334,4
08/19/10	369,4	1016,9	941,9	1140,6	510,6
08/20/10	193,1	1079,4	1084,4	1248,1	220,6
08/21/10	154,4	868,1	825,6	1174,4	730,6
08/22/10	69,4	740,6	486,9	1216,9	658,1
08/23/10	264,4	141,9	1030,6	1213,1	74,4
08/24/10	71,9	231,9	886,9	1119,4	180,6
08/25/10	46,9	743,1	448,1	898,1	821,9
08/26/10	49,4	94,4	193,1	508,1	490,6
08/27/10	395,6	591,9	720,6	1159,4	761,9
08/28/10	39,4	1074,4	431,9	836,9	643,1
08/29/10	564,4	369,4	585,6	1123,1	256,9
08/30/10	351,9	333,1	630,6	1136,9	718,1
08/31/10	183,1	124,4	441,9	720,6	689,4
09/01/2010	79,4	314,4	718,1	870,6	436,9
09/02/2010	43,1	929,4	569,4	1000,6	1071,9
09/03/2010	49,4	739,4	435,6	935,6	619,4
09/04/2010	395,6	946,9	670,6	1126,9	758,1
09/05/2010	128,1	1049,4	534,4	1041,9	1019,4
09/06/2010	205,6	59,4	905,6	1178,1	73,1
09/07/2010	96,9	103,1	1046,9	1154,4	238,1
09/08/2010	28,1	136,9	75,6	291,9	538,1
09/09/2010	61,9	65,6	265,6	1120,6	90,6
09/10/2010	125,6	340,6	635,6	1204,4	220,6
09/11/2010	100,6	633,1	191,9	916,9	271,9
09/12/2010	36,9	170,6	121,9	1228,1	133,1
09/13/10	68,1	175,6	245,6	880,6	168,1
09/13/10	68,1	175,6	245,6	880,6	168,1

RADIACIÓN SOLAR DIARIA

Fecha	Radiación acumulada diaria MJ/m ²				
	Bosque Preparamero Dosel	Bosque Preparamero Claro	Sucesión Dosel	Sucesión Exposición	Frailejón en la sucesión
25/07/2010	0,63624	0,64434	2,37798	7,33146	1,12974
26/07/2010	1,04862	1,31	5,07192	5,62464	2,9583
27/07/2010	0,3315	1,10202	1,28868	6,4017	1,38576
28/07/2010	0,88524	1,55652	4,04892	12,59058	1,67112
29/07/2010	0,46452	2,16624	1,67154	7,48896	2,81106
30/07/2010	0,64002	1,21452	2,23848	15,28074	1,27128
31/07/2010	1,3338	2,6208	5,30676	7,60158	2,66868
01/08/2010	0,55506	1,61142	2,02002	6,15252	1,99884
02/08/2010	1,32258	1,27896	5,79108	13,2855	1,73268
03/08/2010	0,59796	4,07706	2,44758	14,6127	2,44512
04/08/2010	0,58668	2,1798	1,88514	16,23048	2,2179
05/08/2010	1,45374	2,50602	6,71874	21,13602	3,43068
06/08/2010	0,84786	2,9469	4,5627	16,38198	4,01796
07/08/2010	1,16718	1,47036	8,00502	16,8693	3,6459
08/08/2010	1,20114	2,19186	9,70302	10,7592	5,00796
09/08/2010	0,89502	1,7469	7,07502	17,0523	3,0654
10/08/2010	1,24824	2,26992	7,21548	8,09748	4,02822
11/08/2010	0,7428	1,44558	3,4902	5,53998	2,00178
12/08/2010	1,0122	1,1628	6,15264	5,26536	1,70772
13/08/2010	0,5934	1,1418	2,62086	9,9264	1,32306
14/08/2010	0,47934	1,9644	1,87698	17,79996	3,00984
15/08/2010	0,4809	3,27228	1,7127	5,93904	2,04372
16/08/2010	0,66996	1,20852	3,1977	16,0188	1,61334
17/08/2010	1,0332	2,8098	8,6028	11,15268	1,85352
18/08/2010	0,56664	1,88202	2,13714	15,46458	2,30268
19/08/2010	1,13436	3,39546	7,48848	10,18404	3,49878
20/08/2010	0,90468	2,1978	4,73952	14,35092	1,47972
21/08/2010	0,9147	2,72502	7,25586	16,85802	3,80652
22/08/2010	0,66714	2,90346	2,77662	6,90504	4,83174
23/08/2010	1,00992	1,1778	5,46552	6,4812	1,0269
24/08/2010	1,08408	1,44738	5,99526	9,67386	1,53408
25/08/2010	0,56142	2,58852	2,33208	5,89686	4,18302
26/08/2010	0,6303	1,19958	2,08152	16,03692	2,05974
27/08/2010	1,14786	2,70624	3,55464	16,63914	7,53924
28/08/2010	0,50418	4,91808	1,83348	9,2226	2,68068
29/08/2010	1,46142	2,05764	5,60898	13,50264	2,29128
30/08/2010	1,07964	2,44074	4,05918	10,21974	6,44484
31/08/2010	0,96486	1,57542	2,76258	7,6554	4,85484
01/09/2010	0,92592	1,47834	5,12442	14,28996	2,66412
02/09/2010	0,70992	2,5935	3,45108	9,6717	7,48014
03/09/2010	0,65796	2,14932	2,3403	12,49968	3,54036
04/09/2010	1,12908	2,4129	5,18424	13,25202	4,17966
05/09/2010	0,8988	3,4023	3,48414	5,12892	5,68368
06/09/2010	0,8784	1,02342	3,14682	9,27798	1,36278
07/09/2010	0,96552	1,16346	4,63524	10,3872	2,01006
08/09/2010	0,46896	1,3743	1,37142	5,70714	3,72396
09/09/2010	0,62262	0,87924	2,0517	7,05486	1,23822
10/09/2010	0,86742	1,3251	3,16386	6,27036	1,53924
11/09/2010	0,51312	1,49124	1,31604	6,85602	1,59966

TEMPERATURA MÁXIMA DEL SUELO (5 CM DE PROFUNDIDAD)

	Bosque Preparamero Dosel	Bosque Preparamero Claro	Sucesión Dosel	Sucesión Exposición	Frailejón en la sucesión
Fecha	Temperatura máxima (°C)				
07/24/10	7,67	10,075	10,247	10,99	10,21
07/25/10	8,195	8,12	11,078	12,55	9,42
07/26/10	9,015	9,952	13,786	16,76	9,82
07/27/10	7,67	8,841	10,075	10,21	9,42
07/28/10	8,916	9,558	12,751	15,23	9,42
07/29/10	8,045	11,419	10,443	11,38	10,21
07/30/10	8,668	9,805	10,81	11,77	9,42
07/31/10	9,731	12,219	14,194	17,9	9,82
08/01/10	8,965	11,127	11,662	13,32	9,82
08/02/10	9,558	10,075	14,314	16,76	9,82
08/03/10	9,46	14,577	12,558	14,47	9,82
08/04/10	9,534	12,751	11,662	12,93	9,82
08/05/10	10,32	14,098	14,625	17,9	10,99
08/06/10	9,805	14,242	13,81	15,62	11,38
08/07/10	10,516	12,437	15,915	19,81	10,99
08/08/10	10,394	14,194	16,701	21,33	11,38
08/09/10	10,614	11,005	16,868	19,04	10,99
08/10/10	11,321	12,413	18,913	22,09	11,38
08/11/10	10,124	10,124	16,272	17,14	10,6
08/12/10	10,198	9,213	18,224	19,42	9,82
08/13/10	9,04	8,841	13,666	14,09	9,42
08/14/10	8,02	9,879	11,516	11,77	10,21
08/15/10	7,745	12,606	11,053	11,38	10,21
08/16/10	8,568	8,965	14,194	16,38	9,42
08/17/10	9,386	12,05	16,368	18,28	9,82
08/18/10	8,145	11,904	11,953	12,16	10,21
08/19/10	8,817	12,678	16,606	18,66	10,6
08/20/10	10,075	10,271	16,392	17,9	9,82
08/21/10	10,638	10,956	17,724	19,04	10,6
08/22/10	9,139	11,297	13,377	14,09	10,99
08/23/10	9,608	10,222	16,439	17,9	9,82
08/24/10	10,516	9,903	17,558	19,81	10,21
08/25/10	9,534	11,419	13,04	13,7	10,6
08/26/10	9,163	9,361	12,34	12,93	9,82
08/27/10	10,051	11,492	15,748	17,14	10,99
08/28/10	8,369	13,064	12,074	12,55	10,21
08/29/10	9,188	11,151	16,892	19,42	10,21
08/30/10	10,198	10,761	16,701	19,04	11,38
08/31/10	9,657	9,238	13,882	15,23	10,6
09/01/10	9,977	9,287	17,225	19,81	10,21
09/02/10	8,494	10,81	14,84	16	10,99
09/03/10	8,643	10,394	13,425	14,09	10,21
09/04/10	9,213	10,516	15,915	19,04	10,6
09/05/10	9,509	11,807	14,242	16,38	10,6
09/06/10	10,173	9,657	15,772	17,9	9,82
09/07/10	10,345	10,124	17,272	18,28	9,82
09/08/10	9,089	10,663	11,71	12,55	10,6
09/09/10	9,41	9,854	12,775	15,23	9,82
09/10/10	10,075	10,883	13,377	17,14	10,21
09/11/10	9,312	10,394	11,492	12,55	9,82
09/12/10	9,854	10,247	13,209	14,85	9,82
09/13/10	9,534	10,345	12,437	13,32	9,82

TEMPERATURA MÍNIMA DEL SUELO (5 CM DE PROFUNDIDAD)

	Bosque Preparamero Dosel	Bosque Preparamero Claro	Sucesión Dosel	Sucesión Exposición	Frailejón en la sucesión
Fecha	Temperatura mínima (°C)				
07/24/10	7,015	7,116	8,891	8,23	8,63
07/25/10	6,712	7,192	8,344	7,83	8,63
07/26/10	6,56	7,091	8,369	7,83	8,63
07/27/10	6,839	7,569	8,568	7,83	9,03
07/28/10	6,712	7,142	8,22	7,83	8,63
07/29/10	7,142	7,444	8,916	8,23	8,63
07/30/10	6,788	7,318	8,245	7,43	8,63
07/31/10	7,167	6,889	8,344	7,83	8,23
08/01/10	7,167	7,92	8,693	8,23	9,03
08/02/10	6,611	7,995	7,87	7,03	9,03
08/03/10	7,619	7,569	9,262	8,63	8,63
08/04/10	7,745	8,195	9,287	9,03	9,03
08/05/10	7,343	8,369	8,568	7,83	9,03
08/06/10	7,945	8,17	9,312	9,03	9,42
08/07/10	8,07	7,594	9,632	9,03	9,03
08/08/10	7,895	8,319	9,78	9,03	9,42
08/09/10	7,167	8,543	9,262	8,63	9,42
08/10/10	8,045	8,12	9,977	9,42	9,42
08/11/10	8,319	7,77	10,198	10,21	9,42
08/12/10	7,77	7,393	9,879	9,03	9,03
08/13/10	7,242	6,839	9,262	9,42	8,63
08/14/10	6,864	6,509	8,965	8,23	8,23
08/15/10	6,331	6,687	8,095	7,43	8,63
08/16/10	5,924	7,066	7,72	7,03	8,63
08/17/10	6,23	6,788	8,095	7,43	8,63
08/18/10	6,712	7,268	9,015	8,23	8,63
08/19/10	6,153	7,343	8,27	7,83	8,63
08/20/10	6,737	7,97	8,916	8,23	9,03
08/21/10	7,091	7,293	8,742	8,23	8,63
08/22/10	7,745	8,02	9,903	9,42	9,03
08/23/10	6,864	8,07	8,543	7,83	9,42
08/24/10	7,594	7,92	9,731	9,03	9,03
08/25/10	7,72	8,17	9,78	9,03	9,42
08/26/10	7,594	7,544	9,089	8,63	9,03
08/27/10	7,845	7,192	9,336	9,03	8,63
08/28/10	7,167	7,242	9,213	8,63	9,03
08/29/10	6,535	8,02	8,319	7,83	9,03
08/30/10	6,687	7,995	8,99	8,23	9,03
08/31/10	7,619	7,594	9,682	9,03	9,03
09/01/10	7,544	7,268	9,262	8,63	9,03
09/02/10	6,813	6,94	9,262	8,63	8,63
09/03/10	6,687	7,192	9,04	8,23	9,03
09/04/10	6,331	7,469	8,519	7,83	9,03
09/05/10	6,509	8,22	9,188	8,63	9,42
09/06/10	7,041	8,02	8,841	8,23	9,42
09/07/10	7,87	7,619	9,928	9,42	9,03
09/08/10	7,519	8,195	9,829	9,42	9,03
09/09/10	7,167	8,195	8,841	8,23	9,03
09/10/10	7,72	8,494	9,336	9,42	9,42
09/11/10	7,745	8,22	9,287	9,03	9,03
09/12/10	8,195	8,494	9,509	9,42	9,42
09/13/10	7,87	7,795	9,336	9,03	9,03

TEMPERATURA PROMEDIO DEL SUELO (5 CM DE PROFUNDIDAD)

	Bosque Preparamero Dosel	Bosque Preparamero Claro	Sucesión Dosel	Sucesión Exposición	Frailejón en la sucesión
Fecha	Temperatura promedio (°C)				
07/24/10	7,380983871	8,223930556	9,55519672	9,117708333	9,21305556
07/25/10	7,258548611	7,681493056	9,33964583	9,311875	9,03201389
07/26/10	7,501104167	8,217243056	10,0662639	10,41236111	9,08958333
07/27/10	7,238569444	8,030263889	9,32715972	9,0925	9,10854167
07/28/10	7,551791667	8,178611111	9,75820139	10,12	8,941875
07/29/10	7,572090278	8,772270833	9,50165278	9,482986111	9,20444444
07/30/10	7,610569444	8,166944444	9,36251389	9,374930556	8,97263889
07/31/10	8,136576389	8,781881944	10,277125	10,80666667	8,94541667
08/01/2010	7,831472222	8,873409722	9,70134722	9,690625	9,28902778
08/02/2010	7,912965278	8,933694444	10,1704028	10,49486111	9,29402778
08/03/2010	8,319291667	9,379965278	10,392375	10,61465278	9,19472222
08/04/2010	8,545451389	9,431819444	10,3002431	10,59347222	9,39618056
08/05/2010	8,589145833	9,804520833	10,5684653	10,91541667	9,78493056
08/06/2010	8,799041667	9,842201389	10,9271181	11,28326389	10,0361806
08/07/2010	8,920465278	9,238284722	11,6935694	12,41833333	9,80465278
08/08/2010	8,997881944	10,02806944	12,3651528	13,30423611	10,1170139
08/09/2010	8,680986111	9,451340278	11,9338542	12,18055556	10,1772917
08/10/2010	9,285847222	9,423944444	12,9230625	13,45638889	10,0580556
08/11/2010	9,008256944	8,6165	12,3743194	12,43611111	9,77229167
08/12/2010	8,678215278	7,943611111	12,4806667	12,30736111	9,32993056
08/13/10	8,069756944	7,571763889	11,0167569	10,85743056	9,03854167
08/14/10	7,287972222	7,760895833	9,93893056	9,549305556	9,15243056
08/15/10	6,924972222	8,557694444	9,30461111	8,833194444	9,24631944
08/16/10	7,009145833	7,936833333	9,89586111	9,859444444	9,12902778
08/17/10	7,604152778	8,339534722	10,9796389	11,07840278	9,07319444
08/18/10	7,392520833	8,819256944	10,0770278	9,842430556	9,31277778
08/19/10	7,188402778	9,193055556	10,6580694	10,69659722	9,53659722
08/20/10	8,062708333	8,795347222	11,1011181	11,22722222	9,52881944
08/21/10	8,557569444	8,751777778	11,6865278	11,77131944	9,43027778
08/22/10	8,316569444	9,377625	11,0934306	10,83138889	9,89347222
08/23/10	8,073729167	8,916888889	11,1659097	11,00930556	9,61444444
08/24/10	8,792520833	8,765423611	12,31425	12,58222222	9,47805556
08/25/10	8,565645833	9,043694444	10,9852083	10,92409722	9,71131944
08/26/10	8,31525	8,323152778	10,4255278	10,37048611	9,40041667
08/27/10	8,500965278	8,533694444	10,9900556	11,08826389	9,51965278
08/28/10	7,726444444	9,122013889	10,1746806	9,957916667	9,59020833
08/29/10	7,627152778	9,200673611	11,1467292	11,27201389	9,63083333
08/30/10	8,271631944	9,103291667	11,7127431	11,878125	9,83902778
08/31/10	8,584180556	8,338479167	11,3389167	11,39319444	9,68493056
09/01/2010	8,463215278	8,111159722	11,8337917	11,99861111	9,50458333
09/02/2010	7,581576389	8,359506944	11,1448056	11,06284722	9,511875
09/03/2010	7,486048611	8,534159722	10,6120625	10,29381944	9,46659722
09/04/2010	7,524145833	8,883604167	11,1465694	11,27263889	9,61118056
09/05/2010	7,7989375	9,373763889	11,063375	11,281875	9,88930556
09/06/2010	8,435423611	8,744979167	11,2869653	11,55277778	9,53944444
09/07/2010	8,81	8,789347222	12,1416806	12,14902778	9,36284722
09/08/2010	8,270506944	9,327763889	10,6924028	10,63340278	9,62208333
09/09/2010	8,272083333	9,117652778	10,2859792	10,86569444	9,53493056
09/10/2010	8,763215278	9,292694444	10,8494028	11,80020833	9,64423611
09/11/2010	8,691458333	9,243	10,5004722	10,90972222	9,61194444
09/12/2010	8,830361111	9,139138889	10,7833958	11,10458333	9,61166667
09/13/10	8,737361111	8,546107143	10,6804306	10,860625	9,22783133

CONTENIDO MÁXIMO DE AGUA EN EL SUELO (5 CM DE PROFUNDIDAD)

	Bosque Preparamero Dosel	Bosque Preparamero Claro	Sucesión Dosel	Sucesión Exposición	Frailejón en la sucesión
Fecha	Contenido máximo de agua en el suelo (m3/m3)				
07/24/10	0,19204	0,30026	0,18623	0,24433	0,17533
07/25/10	0,19131	0,32423	0,16517	0,2131	0,1855
07/26/10	0,19131	0,28937	0,15718	0,1964	0,17679
07/27/10	0,19494	0,39831	0,16662	0,21092	0,20947
07/28/10	0,19349	0,29372	0,14991	0,1826	0,17315
07/29/10	0,30462	0,27774	0,21092	0,27121	0,16517
07/30/10	0,23126	0,39105	0,15354	0,18695	0,21746
07/31/10	0,20657	0,29663	0,14773	0,1717	0,17897
08/01/2010	0,23199	0,29009	0,1964	0,24579	0,16662
08/02/2010	0,224	0,28283	0,15572	0,18986	0,16226
08/03/2010	0,20293	0,38887	0,15137	0,18478	0,21964
08/04/2010	0,19712	0,32786	0,14773	0,17824	0,21238
08/05/2010	0,27774	0,28864	0,21891	0,26177	0,17969
08/06/2010	0,2654	0,26394	0,18623	0,22908	0,17025
08/07/2010	0,24942	0,24143	0,16589	0,20221	0,16589
08/08/2010	0,2131	0,18187	0,15064	0,17388	0,16008
08/09/2010	0,1993	0,25523	0,14701	0,1579	0,2131
08/10/2010	0,19059	0,19785	0,15137	0,15137	0,18695
08/11/2010	0,20802	0,32496	0,1688	0,21455	0,23417
08/12/2010	0,20221	0,24215	0,15064	0,17025	0,18332
08/13/10	0,36563	0,2959	0,23199	0,27484	0,20003
08/14/10	0,27048	0,20366	0,1688	0,20729	0,17533
08/15/10	0,22109	0,19785	0,17388	0,23707	0,16952
08/16/10	0,21964	0,26394	0,15427	0,18695	0,2269
08/17/10	0,20584	0,21092	0,15572	0,16662	0,19712
08/18/10	0,21964	0,26467	0,17315	0,224	0,19567
08/19/10	0,21891	0,27774	0,15645	0,19858	0,23998
08/20/10	0,21455	0,20584	0,155	0,20947	0,19422
08/21/10	0,2516	0,19494	0,17315	0,23126	0,17606
08/22/10	0,23998	0,18841	0,15427	0,19422	0,17025
08/23/10	0,20947	0,21092	0,14338	0,17098	0,16299
08/24/10	0,19785	0,19277	0,14555	0,16008	0,16008
08/25/10	0,19277	0,30607	0,14265	0,19494	0,24579
08/26/10	0,19131	0,2821	0,13393	0,16807	0,224
08/27/10	0,33367	0,20293	0,20075	0,28573	0,18114
08/28/10	0,25813	0,24797	0,17824	0,25087	0,21383
08/29/10	0,23489	0,21238	0,15282	0,18986	0,20439
08/30/10	0,22763	0,19349	0,15572	0,22763	0,17679
08/31/10	0,22763	0,19567	0,15282	0,1993	0,1688
09/01/2010	0,20729	0,19494	0,14192	0,16734	0,16371
09/02/2010	0,19567	0,19349	0,14338	0,17461	0,15935
09/03/2010	0,19059	0,19059	0,13684	0,1688	0,15137
09/04/2010	0,1855	0,18695	0,13684	0,17025	0,14555
09/05/2010	0,18187	0,22254	0,13103	0,16299	0,21092
09/06/2010	0,17751	0,25305	0,12958	0,15718	0,23417
09/07/2010	0,17461	0,21455	0,13466	0,20729	0,19785
09/08/2010	0,24942	0,20003	0,17606	0,23925	0,17461
09/09/2010	0,24143	0,26177	0,16371	0,21238	0,23925
09/10/2010	0,2131	0,23707	0,14846	0,18042	0,20148
09/11/2010	0,2792	0,20657	0,17388	0,23417	0,18042
09/12/2010	0,27193	0,1964	0,1688	0,224	0,17098
09/13/10	0,23126	0,19277	0,15354	0,19059	0,16662

CONTENIDO MÍNIMO DE AGUA EN EL SUELO (5 CM DE PROFUNDIDAD)

Fecha	Bosque Preparamero Dosel	Bosque Preparamero Claro	Sucesión Dosel	Sucesión Exposición	Frailejón en la sucesión
	Contenido mínimo de agua en el suelo (m3/m3)				
07/24/10	0,17824	0,2792	0,1303	0,14991	0,16807
07/25/10	0,18768	0,28065	0,1441	0,17969	0,16371
07/26/10	0,18841	0,27484	0,13974	0,16952	0,16589
07/27/10	0,18841	0,27121	0,14265	0,1717	0,1579
07/28/10	0,18986	0,27774	0,13902	0,16662	0,16517
07/29/10	0,18768	0,27048	0,13829	0,16299	0,16081
07/30/10	0,20657	0,26685	0,1412	0,16589	0,15427
07/31/10	0,19494	0,27411	0,13611	0,1579	0,16662
08/01/2010	0,19059	0,27484	0,13248	0,15572	0,16226
08/02/2010	0,20293	0,27557	0,13902	0,16153	0,15935
08/03/2010	0,19712	0,27121	0,1412	0,16444	0,15137
08/04/2010	0,19349	0,27629	0,14192	0,16589	0,17025
08/05/2010	0,18986	0,26031	0,13611	0,16008	0,16734
08/06/2010	0,23126	0,23852	0,15137	0,18695	0,16444
08/07/2010	0,2131	0,17679	0,14192	0,16734	0,16008
08/08/2010	0,1993	0,17243	0,13974	0,155	0,15064
08/09/2010	0,19059	0,17243	0,13757	0,14628	0,15064
08/10/2010	0,18332	0,1855	0,14265	0,13902	0,16807
08/11/2010	0,18187	0,18405	0,13175	0,13902	0,16734
08/12/2010	0,18986	0,20003	0,14483	0,15209	0,16589
08/13/10	0,18768	0,1964	0,13974	0,15064	0,16662
08/14/10	0,21891	0,19277	0,15354	0,17969	0,16952
08/15/10	0,21238	0,18623	0,14919	0,17243	0,16589
08/16/10	0,20584	0,18478	0,14265	0,16517	0,16226
08/17/10	0,19494	0,19059	0,14192	0,15282	0,17315
08/18/10	0,19277	0,18913	0,13393	0,15064	0,16807
08/19/10	0,20221	0,19422	0,14338	0,16226	0,17388
08/20/10	0,19785	0,19277	0,13757	0,15645	0,17606
08/21/10	0,20148	0,18695	0,13902	0,16226	0,17025
08/22/10	0,20947	0,1826	0,14047	0,16952	0,16299
08/23/10	0,19785	0,18042	0,13684	0,15718	0,15718
08/24/10	0,18986	0,18623	0,13757	0,14773	0,15282
08/25/10	0,18623	0,18623	0,12958	0,14483	0,15209
08/26/10	0,18623	0,19858	0,1303	0,15863	0,17461
08/27/10	0,1855	0,19131	0,1303	0,15863	0,17243
08/28/10	0,22472	0,18913	0,14919	0,18405	0,16444
08/29/10	0,20947	0,19349	0,13974	0,16371	0,17679
08/30/10	0,20075	0,18623	0,13539	0,15863	0,1688
08/31/10	0,20729	0,1855	0,13902	0,16662	0,16299
09/01/2010	0,19567	0,18695	0,13757	0,15354	0,15863
09/02/2010	0,19059	0,18478	0,13175	0,15137	0,15064
09/03/2010	0,1855	0,18332	0,1303	0,15645	0,14483
09/04/2010	0,18114	0,18114	0,12885	0,15064	0,14047
09/05/2010	0,17751	0,18187	0,1274	0,14773	0,13466
09/06/2010	0,17388	0,19567	0,12304	0,14555	0,18478
09/07/2010	0,17025	0,1993	0,12159	0,14483	0,17461
09/08/2010	0,17388	0,19494	0,13175	0,17315	0,16807
09/09/2010	0,2131	0,19712	0,1441	0,17533	0,16662
09/10/2010	0,20293	0,20293	0,13902	0,16517	0,17098
09/11/2010	0,20293	0,1964	0,1441	0,17098	0,17025
09/12/2010	0,22472	0,19204	0,14846	0,18405	0,16662
09/13/10	0,21165	0,19131	0,14338	0,17243	0,15863

CONTENIDO PROMEDIO DE AGUA EN EL SUELO (5 CM DE PROFUNDIDAD)

Fecha	Bosque Preparamero Dosel	Bosque Preparamero Claro	Sucesión Dosel	Sucesión Exposición	Frallejón en la sucesión
	Contenido promedio de agua en el suelo (m3/m3)				
07/24/10	0,189789839	0,287635625	0,15191279	0,173280625	0,17231292
07/25/10	0,189709028	0,296311319	0,1492016	0,188185139	0,17208056
07/26/10	0,19046	0,281941806	0,14849056	0,182616875	0,1704059
07/27/10	0,191568889	0,298509514	0,15085063	0,185743958	0,17568236
07/28/10	0,192333403	0,284735417	0,14489319	0,176811458	0,16857979
07/29/10	0,222070069	0,274072847	0,15473493	0,189017708	0,16263389
07/30/10	0,217379028	0,287473194	0,14703854	0,175807569	0,17166042
07/31/10	0,201243611	0,282798542	0,14035583	0,164076667	0,17124771
08/01/2010	0,203570347	0,279228194	0,14749278	0,174335833	0,16424861
08/02/2010	0,213132569	0,277679722	0,14754285	0,174637847	0,16079931
08/03/2010	0,200168194	0,287892569	0,14426903	0,169382708	0,17196882
08/04/2010	0,195357014	0,297698125	0,14421785	0,169431875	0,18679319
08/05/2010	0,213046528	0,271868333	0,15213299	0,182224792	0,17060174
08/06/2010	0,245942431	0,254583264	0,16768188	0,205435278	0,16688549
08/07/2010	0,227774653	0,202943333	0,15313076	0,182878889	0,16344632
08/08/2010	0,207271528	0,175742083	0,14533847	0,166713403	0,1562266
08/09/2010	0,195393958	0,201702222	0,14290167	0,152665625	0,18014632
08/10/2010	0,187876597	0,191851736	0,14477882	0,14584125	0,17608014
08/11/2010	0,195212778	0,211231667	0,14677521	0,170391042	0,18986951
08/12/2010	0,196099236	0,206408056	0,14659319	0,163147708	0,17686153
08/13/10	0,222751319	0,2085675	0,16271486	0,191590556	0,17663021
08/14/10	0,233232014	0,197844375	0,15780132	0,189042569	0,17131417
08/15/10	0,216537917	0,190329028	0,15541063	0,187196319	0,16761625
08/16/10	0,212885556	0,200699722	0,14831444	0,176357778	0,17534576
08/17/10	0,201107153	0,198792292	0,14398076	0,160974514	0,18057438
08/18/10	0,197794375	0,199861319	0,14803118	0,169901806	0,17677625
08/19/10	0,210146597	0,206606528	0,1470634	0,177719583	0,18938674
08/20/10	0,203774931	0,19839375	0,14527167	0,168816944	0,18224882
08/21/10	0,215912639	0,190560972	0,14792118	0,182339583	0,17304368
08/22/10	0,221636458	0,185612431	0,1465241	0,179409028	0,16733333
08/23/10	0,203866736	0,188730347	0,13965458	0,1655025	0,16091451
08/24/10	0,194480069	0,189092292	0,14003653	0,154876458	0,15896431
08/25/10	0,189274861	0,202600625	0,13888632	0,154739514	0,17245743
08/26/10	0,188628333	0,211129931	0,1316916	0,161639792	0,18803944
08/27/10	0,209287153	0,196881042	0,14541368	0,186318611	0,17590319
08/28/10	0,240157153	0,200320625	0,15760958	0,200845694	0,17787653
08/29/10	0,220002014	0,200149167	0,14608382	0,177759583	0,18568896
08/30/10	0,208749167	0,190379375	0,14267021	0,174743403	0,17304861
08/31/10	0,216945694	0,188154167	0,14537785	0,178596944	0,16635
09/01/2010	0,202020764	0,190485556	0,13931618	0,162164722	0,16138632
09/02/2010	0,192691319	0,188410625	0,1388709	0,156146389	0,15616201
09/03/2010	0,188592917	0,187363542	0,13306632	0,161075417	0,14861118
09/04/2010	0,184171528	0,183222083	0,13237465	0,160641667	0,14344236
09/05/2010	0,180029306	0,187742431	0,12926979	0,155702361	0,14183729
09/06/2010	0,176051458	0,210812292	0,12682257	0,149832361	0,2006084
09/07/2010	0,172532292	0,204154097	0,12531313	0,154002986	0,18447826
09/08/2010	0,187766389	0,197839653	0,14227569	0,193708194	0,17118757
09/09/2010	0,226125139	0,217541111	0,15176354	0,190167778	0,19535764
09/10/2010	0,208254931	0,211291389	0,14473736	0,174623333	0,18497771
09/11/2010	0,221051111	0,200558125	0,15432569	0,195505	0,17366444
09/12/2010	0,238871806	0,194399097	0,15676771	0,19917625	0,16860965
09/13/10	0,220359861	0,191761905	0,14767854	0,180573264	0,1656912

CARACTERIZACIÓN DEL NICHOS LOCAL DE ESTABLECIMIENTO DE *BERBERIS DISCOLOR*, UN ARBUSTO PARAMERO QUE COLONIZA ÁREAS EN SUCESIÓN-REGENERACIÓN

VECINDADES INMEDIATAS

COBERTURA BIÓTICA

HETEROESPECÍFICOS

Arbustal

Especie	Promedio biovolumen			
	Juvenil	Aleatorio	interv.conf.95%pL	interv.conf.95%bL
Morsp	1,076666667	0,966666667	0,563529015	0,71028936
Musgo	0,256666667	0,42	0,203836595	0,23660282
Cespar	0,23	0,193333333	0,132269479	0,123114357
Valsti	0,216666667	0,313333333	0,262640792	0,293016844
Myrdep	0,183333333	0,146666667	0,247774349	0,190896952
Chalind	0,18	0,05	0,140864369	0,071733197
Bdis	0,156666667	0,62	0,096437094	0,455995336
Equisp	0,13	0,02	0,075721371	0,019959284
Agtrri	0,106666667	0,113333333	0,116788413	0,118961033
Oxaspi	0,09	0,073333333	0,070935398	0,041089449
Pepsp	0,09	0,09	0,093946045	0,078549598
Pensp	0,056666667	0	0,060075535	0
Lacorb	0,036666667	0	0,058798884	0
Hessp	0,036666667	0	0,044041994	0
Acnlin	0,043333333	0,07	0,043609138	0,085154785
Riband	0,05	0,15	0,069721585	0,172921049
Cyan	0,036666667	0	0,042951676	0
Helecho	0,033333333	0,036666667	0,027546429	0,039500561
Necr pie	0,03	0,06	0,034364101	0,083665902
Perpos	0,02	0,03	0,039199256	0,058798884
Vaccsp	0,033333333	0,03	0,065332093	0,058798884
Monnsp	0,02	0	0,039199256	0
Acaelo	0,013333333	0	0,026132837	0
Ortchi	0,01	0	0,019599628	0
Germul	0,01	0,04	0,019599628	0,065186749
Galsp	0,01	0,06	0,013944317	0,078398511
Systin	0,01	0	0,019599628	0
Bomsp	0,003333333	0	0,006533209	0
Muetam	0	0,1	0	0,195996279
Solsp2	0	0,016666667	0	0,032666046
Rumace	0	0,01	0	0,019599628
Calsp	0	0,01	0	0,013944317

Morsp:*Morella* sp., Cespar:*Cestrum parvifolium*, Valsti:*Vallea stipularis*, Myrdep:*Myrsine dependens*, Chalind:*Chaetolepis lindeniana*, Bdis:*Berberis discolor*, Equisp:*Equisetum* sp., Agersp:*Ageratina* sp., Oxasp:*Oxalis spiralis*, Pepsp:*Peperomia* sp., Pensp:*Pentacalia* sp., Lachorb:*Lachemilla orbiculata*, Hessp:*Hesperomeles* sp.,

Acnlin:*Acnistes lindenianus*, Riband:*Ribes andicola*, Cyan:*Cyanchum* sp., Necrpie:Necromasa en pie, Perpos:*Pernettya postrata*, Vaccsp:*Vaccinium* sp., Monnsp:*Monnina* sp., Acaelo:*Acaena elongata*, Ortchi:*Orthosanthus chimboracensis*, Germul:*Geranium multiceps*, Galsp:*Gallium hipocarpium*, Systin:*Sisyrinchium tinctorium*, Bomsp:*Bomarea* sp., Muetam:*Muehlenbeckia tamnifolia*, Solsp2:*Solanaceae*, Rumace:*Rumex acetosella*, Calsp: *Calceolaria* sp.

www.bdigital.ula.ve

Borde

Especies	promedioBiovolumen			
	Juvenil	Aleatorio	interv.conf.95%pl	interv.conf.95%bL
Chalind	1,096666667	0,263333333	1,146964388	0,224729316
Cessp	1,073333333	0,13	0,560131421	0,137887007
Morsp	0,926666667	0,236666667	0,726124079	0,339957143
Musgo	0,586666667	0,326666667	0,162733896	0,188043474
Necromasa	0,523333333	0	0,276503928	
Bacpru	0,343333333	0	0,318135914	0
Acaelo	0,326666667	0,15	0,300622297	0,113681179
Valsti	0,296666667	0,016666667	0,340236036	0,032666046
Vacmer	0,283333333	0	0,264260935	0
Hyplar	0,276666667	0,036666667	0,542256371	0,071865302
Cyan	0,193333333	0	0,183447636	0
Rumace	0,166666667	0,153333333	0,220371432	0,108537824
Agesp	0,163333333	0,023333333	0,320127255	0,045732465
Galsp	0,143333333	0	0,10355131	0
Riband	0,11	0,083333333	0,153387486	0,136781959
Bdis	0,1	0,253333333	0,0542252	0,261001507
Oxaspi	0,093333333	0,023333333	0,075940264	0,027632378
Equisp	0,08	0	0,100365066	0
Helecho	0,07	0,003333333	0,109948734	0,006533209
Pepsp	0,063333333	0,01	0,124130977	0,019599628
Epsch	0,05	0,026666667	0,066945474	0,036179275
Gersp	0,05	0,003333333	0,097998139	0,006533209
Systin	0,04	0,026666667	0,036179275	0,052265674
Brocar	0,036666667	0	0,050087938	0
Hessp	0,036666667	0	0,058798884	0
Acnlin	0,016666667	0	0,032666046	0
Orisp	0,013333333	0	0,026132837	0
Muesp	0,013333333	0,1	0,026132837	0,195996279
Solsp2	0,01	0	0,013944317	0
Notmar	0,01	0,016666667	0,019599628	0,017557472
Perpos	0,006666667	0	0,008710946	0
Solsp	0,006666667	0	0,008710946	0
Nassp	0,003333333	0	0,006533209	0
Hongo	0,003333333	0	0,006533209	0
Stesp	0	0,223333333	0	0,19209808
Ortchi	0	0,093333333	0	0,078398511
Agtrri	0	0,08	0	0,093515968
Myrdep	0	0,073333333	0	0,143730604
Paspig	0	0,03	0	0,058798884
Physp	0	0,02	0	0,039199256
Jamsp	0	0,013333333	0	0,026132837
Disala	0	0,013333333	0	0,019959284
Bidtri	0	0,01	0	0,019599628
Oenepi	0	0,01	0	0,019599628
Hydnix	0	0,006666667	0	0,013066419
Musquito	0	0,006666667	0	0,013066419
Lacorb	0	0,006666667	0	0,013066419

Chalind: *Chaetolepis lindeniana*, Cessp: *Cestrum parvifolium*, Morsp: *Morella* sp., Bacpru: *Baccharis prunifolia*, Acaelo: *Acaena elongata*, Valsti: *Vallea stipularis*, Vacmer: *Vaccinium meridionale*, Hyplar: *Hypericum laricifolium*, Cyan: *Cyanchum* sp., Rumace: *Rumex acetosella*, Agesp: *Ageratina* sp., Galsp: *Gallium hipocarpium*, Riband: *Ribes andicola*, Bdis: *Berberis discolor*, Oxaspi: *Oxalis spiralis*, Equisp: *Equisetum* sp., Pepsp: *Peperomia* sp., Epsch: *Espeletia*

schultzii, Gersp: *Geranium multiceps*, Systin: *Sisyrinchium tinctorium*, Brocar: *Bromus carinatus*, Hessp: *Hesperomeles* sp., Aclin: *Acnistes lindenianus*, Orisp: *Oritrophium* sp., Muesp: *Muehlenbeckia tamnifolia*, Notmar: *Noticastrum marginatus*, Perpos: *Pernettya postrata*, Nassp: *Nassella* sp., Stesp: *Stevia* sp., Ortchi: *Orthosanthus chimboracensis*, Agrtri: *Agrostis trichodes*, Myrdep: *Myrsine dependens*, Paspig: *Paspalum pigmaeum*, Physp: *Phyllanthus* sp., Jamsp: *Jamesonia* sp., Disala: *Disterigma alaternoides*, Bidtri: *Bidens triplinervia*, Oenepi: *Oenothera epilobifolia*, Hydrix: *Hydrocotyle nixoides*, Lachorb: *Lachemilla orbiculata*.

Sucesión

	promedio biovolumen			
	Juvenil	Aleatorio	interv.conf.95%pL	interv.conf.95%bL
Hyplar	1,483333	0,04667	0,960984035	0,09146493
Vacmer	0,436667	0	0,855850417	0
Epsch	0,29	0,10333	0,261881295	0,14975798
Necromasa	0,24	0,14667	0,15112926	0,082178898
Systin	0,193333	0,13333	0,125025591	0,085460549
Rumace	0,166667	0,07333	0,100270515	0,060664717
Musgo	0,153333	0,36	0,11197886	0,068728202
Morsp	0,08	0	0,156797023	0
Acaelo	0,07	0,04	0,088433262	0,078398511
Nassp	0,053333	0	0,051718375	0
Notmar	0,04	0,03667	0,049468662	0,040683474
Oxaspi	0,026667	0,00667	0,03048831	0,008710946
Bdis	0,02	0	0,022208641	0
Cessp	0,016667	0	0,026223419	0
Physp	0,013333	0	0,026132837	0
Agrtri	0,013333	0,14	0,026132837	0,062208595
Stesp	0,01	0,10333	0,019599628	0,073818519
Pencla	0,01	0	0,013944317	0
Salviasp	0,006667	0	0,013066419	0
Liquen	0,006667	0	0,013066419	0
Hessp	0,003333	0	0,006533209	0
Oenepi	0,003333	0,05667	0,006533209	0,05598943
Paspig	0	0,02333	0	0,025859187
Lacorb	0	0,01667	0	0,017557472
Hongo	0	0,01	0	0,019599628
Trisp	0	0,00667	0	0,013066419
Gampsp	0	0,00667	0	0,013066419
Censo 2	0	0,00333	0	0,006533209

Hyplar: *Hypericum laricifolium*, Vacmer: *Vaccinium meridionale*, Epsch: *Espeletia schultzii*, Systin: *Sisyrinchium tinctorium*, Rumace: *Rumex acetosella*, Morsp: *Morella* sp., Acaelo: *Acaena elongata*, Nassp: *Nassella* sp., Notmar: *Noticastrum marginatus*, Oxaspi: *Oxalis spiralis*, Bdis: *Berberis discolor*, Cessp: *Cestrum parvifolium*, Physp: *Phyllanthus* sp., Agrtri: *Agrostis trichodes*, Stesp: *Stevia* sp., Pencla: *Pennisetum clandestinum*, Hessp: *Hesperomeles* sp., Oenepi: *Oenothera epilobifolia*, Paspig: *Paspalum pigmaeum*, Lachorb: *Lachemilla orbiculata*, Trisp: *Trisetum* sp., Gampsp: *Gamochoaeta* sp.

CONESPECÍFICOS

Arbustal

Promedio densidades conespecificos/m2				
	Juvenil	Aleatorio	interv.conf.95%pL	interv.conf.95%bL
plántulas Berberis	38,19709702	70,73536485	38,34278019	54,99140245
juveniles Berberis	18,39119486	2,829414594	17,43886291	22,18218926
juveniles leñosos Berberis	25,46473135	31,12356054	24,81765809	3,697031543
adultos Berberis	2,829414594	8,488243782	3,697031543	4,527920422

Borde

Promedio densidades conespecificos/m2				
	Juvenil	Aleatorio	interv.conf.95% pL	interv.conf.95% bL
plántulas Berberis	29,70885324	14,1475233	24,26068399	18,94225305
juveniles Berberis	22,63531675	0	30,43042872	0
juveniles leñosos	7,073536485	0	11,0911014	0
rebrotos leñosos Berberis	5,658829188	0	9,470830835	0
Adulto Berberis	1,414707297	0	2,772775351	0

Sucesión

Promedio densidad conespecificos/m2				
	Juvenil	Aleatorio	interv.conf.95%pL	interv.conf.95%bL
plantulas Berberis	0	0	0	0
juveniles	0	0	0	0
juveniles leñosos	7,073536485	0	4,621289429	0
rebrotos	0	0	0	0
adultos Berberis	0	0	0	0

COBERTURA ABIÓTICA

AMBIENTE	COBERTURA ABIÓTICA								
	ROCA			SUELO DESNUDO			HOJARASCA		
	PROMEDIO (ErrorEst)		P(Perm)	PROMEDIO (ErrorEst)		P(Perm)	PROMEDIO (ErrorEst)		P(Perm)
	Juveniles	Aleatorios		Juveniles	Aleatorios		Juveniles	Aleatorios	
BOSQUE PREPARAMERO	16.333 (±18.084)	40 (±27.034)	0,035*	1.666 (±3.600)	0		65.666 (±18.662)	79 (±14.744)	
BORDE	21.333 (±21.897)	30 (±32.126)		4.666 (±9.054)	47.333 (±26.933)	0,0003*	60 (±21.430)	42.666 (±26.657)	
SUCESIÓN	41.333 (±23.104)	14 (±9.660)	0,0038*	11.333 (±17.441)	27.333 (±16.540)		32.333 (±28.590)	8.333 (±13.721)	0,0298*

Coertura abiótica (roca, suelo desnudo y hojarasca) alrededor de los juveniles de *Berberis discolor* vs. parcelas seleccionadas al azar en los ambientes de bosque preparamero, borde y sucesión. Se presentan los promedios de las 10 parcelas circulares muestreadas y su desviación estándar. (*)El asterisco señala las diferencias significativas.

ANÁLISIS DEL SUELO

	Ca (meq/100g)		Mg (meq/100g)		Na (meq/100g)		K (meq/100g)		CIC (meq/100g)		%satur.bases		%mat.org.	
	Juvenil	Aleat	Juvenil	Aleat	Juvenil	Aleat	Juvenil	Aleat	Juvenil	Aleat	Juvenil	Aleat	Juvenil	Aleat
BOSQUE PREPAR.	13.86 ±8.61	28.54 ±12.7	0.518 ±0.153	0.6 ±0.076	0.178 ±0.081	0.214 ±0.128	1.332 ±0.816	2.446 ±1.408	82.008 ±37.79	67.5 ±20.01	19.674 ±11.99	46.930 ±46.31	66.34 ±16.45	68.50 ±14.52
BORDE	15 ±13.75	12.62 ±8.99	0.51 ±0.107	0.422 ±0.206	0.124 ±0.033	0.09 ±0.014	0.92 ±0.322	0.906 ±0.799	42.044 ±12.11	40.704 ±18.85	36.620 ±21.82	38.221 ±31.05	27.80 ±1.92	30.54 ±5.45
SUCESIÓN	3.09 ±2.94	4.475 ±6.02	0.096 ±0.046	0.155 ±0.170	0.104 ±0.015	0.1025 ±0.009	0.406 ±0.436	0.5 ±0.489	29.824 ±7.393	33.135 ±6.070	13.576 ±12.82	14.000 ±17.86	19.15 ±2.12	19.963 ±1.20

Promedio (±error estándar) de las cantidades de bases intercambiables (meq/100g), capacidad de intercambio catiónico (meq/100g), porcentaje de saturación de bases y porcentaje de materia orgánica en los suelos de la vecindad inmediata de los juveniles de *Berberis discolor* frente a los suelos de las parcelas seleccionadas al azar en los ambientes de bosque preparamero, borde y sucesión.