

# SUCESIÓN Y RESTAURACIÓN ECOLÓGICA EN CLAROS EXPERIMENTALES DE PLANTACIONES DE *Cupressus lusitanica* (Mill)

Angela Rocío Mora Parada

Orlando Vargas Ríos, Manuel Galvis Rueda

COLECCIÓN  
INVESTIGACION

Angela Rocío Mora Parada,  
Orlando Vargas Ríos, Manuel Galvis Rueda



**SUCESIÓN Y RESTAURACIÓN ECOLÓGICA EN  
CLAROS EXPERIMENTALES DE PLANTACIONES  
DE *Cupressus lusitanica* (Mill)**



Foto: Angela Rocío Mora P.

**SUCESIÓN Y RESTAURACIÓN ECOLÓGICA EN  
CLAROS EXPERIMENTALES DE PLANTACIONES  
DE *Cupressus lusitanica* (Mill)**

**Angela Rocío Mora Parada, Orlando Vargas Ríos,  
Manuel Galvis Rueda**



**Uptc<sup>®</sup>**

Universidad Pedagógica y  
Tecnológica de Colombia

VIGILADA MINEDUCACIÓN

Sucesión y restauración ecológica en claros experimentales de plantaciones de *Cupressus lusitanica* (Mill) / Mora Parada, Angela Rocío; Vargas Ríos, Orlando; Galvis Rueda, Manuel. Editorial UPTC, 2020. 125 p.

ISBN DIGITAL 978-958-660-450-5

1. Banco de semillas. 2. Claro experimental. 3. Plantaciones. 4. Sucesión. 5. *Cupressus lusitanica*.

(Dewey 507/21).



#### Primera Edición, 2020

Publicación digital

Sucesión y restauración ecológica en claros experimentales de plantaciones de *Cupressus lusitanica* (Mill)

ISBN DIGITAL 978-958-660-450-5

#### Colección Libros de Investigación No. 160 UPTC

- © Angela Rocío Mora Parada, 2020  
angela.mora@uptc.edu.co
- © Orlando Vargas Ríos, 2020  
jovargasr@unal.edu.co
- © Manuel Galvis Rueda, 2020  
manuel.galvisrueda@uptc.edu.co
- © Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, 2020

#### Rector, UPTC

Oscar Hernán Ramírez

#### Comité Editorial

Manuel Humberto Restrepo Domínguez, Ph.D.  
Enrique Vera López, Ph.D.  
Yolima Bolívar Suárez, Mg.  
Sandra Gabriela Numpaque Piracoca, Mg.  
Olga Yaneth Acuña Rodríguez, Ph.D.  
María Eugenia Morales Puentes, Ph.D.  
Edgar Nelson López López, M. g.  
Zaida Zarely Ojeda Pérez, Ph.D.  
Carlos Mauricio Moreno Téllez, Ph.D.

#### Editora en Jefe

Lida Esperanza Riscanevo Espitia, Ph.D.

#### Coordinadora Editorial

Andrea María Numpaque Acosta, Mg.

#### Corrección de Estilo

Patricia Molina

#### Diagramación

Baudilio Galindo Avila

#### Editorial UPTC

Edificio Administrativo – Piso 4  
Avenida Central del Norte 39-115  
comite.editorial@uptc.edu.co  
www.uptc.edu.co  
Tunja - Boyacá - Colombia

#### Impresión

SB Digital - Publicidad  
Calle 17 No. 13-52 Tuja.  
Tel. 7449246

Libro financiado por la Dirección de Investigaciones de la UPTC. Se permite la reproducción parcial o total, con la autorización expresa de los titulares del derecho de autor. Este libro es registrado en Depósito Legal, según lo establecido en la Ley 44 de 1993, el Decreto 460 de 16 de marzo de 1995, el Decreto 2150 de 1995 y el Decreto 358 de 2000.

Libro resultado del Proyecto de investigación UPTC SGI 2719

**Citación:** Mora Parada, A., Vargas Ríos, O. & Galvis Rueda, M. (2020). *Sucesión y restauración ecológica en claros experimentales de plantaciones de Cupressus lusitanica* (Mill). Tunja: Editorial UPTC.

# CONTENIDO

ÍNDICE DE FIGURAS.....	9
ÍNDICE DE TABLAS .....	13
ÍNDICE DE ANEXOS.....	15
PRESENTACIÓN.....	17
INTRODUCCIÓN .....	23
<i>ENFOQUE CONCEPTUAL</i> .....	29
1. Sucesiones ecológicas.....	29
1.1. Sucesión primaria y secundaria .....	31
1.1.2 Sucesión y disturbios .....	32
1.1.3 Modelos de sucesión.....	34
1.2 Filtros ecológicos .....	42
1.3 Sucesión e historias de vida.....	43
1.4 Sucesión y restauración ecológica .....	45
1.5 Restauración ecológica .....	48
1.6 Diferencias entre sucesión y restauración.....	50
1.7 Similitudes y vínculos entre sucesión y restauración	51
1.8 La sucesión en restauración .....	51
1.9 Sucesión y respuestas a los impactos ambientales.....	52
1.10 Especies facilitadoras.....	53
1.11 Dinámica de dispersión y reclutamiento de plantas.	54
<i>MARCO METODOLÓGICO</i> .....	57
Metodología .....	59
<i>Fase 1. Diagnóstico</i> .....	59
Adecuación del área experimental .....	59
<i>Fase 2. Experimental</i> .....	60
Diseño experimental .....	60
Primeras etapas sucesionales .....	64





RESULTADOS .....	67
<i>Fase 1. Diagnóstico</i> .....	67
<i>Registro de especies asociadas al claro</i> .....	67
<i>Fase 2. Sucesión temprana</i> .....	71
<i>Relación de especie-abundancia</i> .....	71
<i>Análisis de diversidad</i> .....	75
<i>Composición, riqueza y densidad</i> .....	79
<i>Patrones sucesionales</i> .....	81
<i>Porcentaje de cobertura</i> .....	84
DISCUSIÓN .....	89
<i>Registro de especies asociadas al claro</i> .....	89
<i>Composición, riqueza y densidad</i> .....	90
<i>Patrones sucesionales</i> .....	97
CONCLUSIONES .....	103
ANEXOS .....	105
BIBLIOGRAFÍA.....	111



# ÍNDICE DE FIGURAS

**Figura 1.** Estructura jerárquica de las causas de sucesión (Tomada de Pickett et al. 1987, Pickett & Cadenasso 2005).

**Figura 2.** Equivalencia entre las tres causas generales de sucesión de Pickett et al. (1987) y los tres componentes propuestos por Luken (1990), para dirigir sucesiones mediante acciones de gestión y restauración (Tomado de Luken 1990).

**Figura 3.** Tres componentes de gestión para la sucesión dirigida. Líneas rectas representan pasos secuenciales, líneas curvas indican pasos repetidos. Modificado de Rosenberg y Freedman (1984), por Luken 1990 (Tomado de Luken 1990).

**Figura 4.** Coberturas del área estudio “*La Colina*”, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. A partir de metodología Corine Land Cover, 2010.

**Figura 5.** Delimitación área de estudio: Plantación de *Cupressus lusitanica*, predio La Colina- Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja-Boyacá. **Fuente:** Ángela Mora.

**Figura 6.** Apertura de claro: a) Adecuación área de estudio/ retiro y manejo de los árboles extraídos, b) área adecuada (claro).

**Figura 7.** Diseño experimental: 12 parcelas experimentales de  $4 \times 4$  m, distribuidas en tres réplicas por cada tratamiento con 1,5 m de distancia entre ellas para evitar el efecto borde.

**Figura 8.** Aplicación de los 4 tratamientos, con tres replicas cada uno: a) remoción de escamas (T1); b) remoción de suelo e 0 a 5cm de profundidad (T2) y remoción de suelo de 0 a 10 cm de profundidad (T3); c) sin remoción de escamas (control); d) división de las parcelas en celdas de 1x1m para un total de 16 subparcelas; e) H herramientas (azadones) de 0 a 5 cm y 0 a 10 cm utilizados para establecer los tratamientos T2 y T3.

**Figura 9.** Representación esquemática del diseño experimental, 12 parcelas de 4 × 4m, con 4 tratamientos distribuidas al azar en tres réplicas. Organizadas en 4 bloques. **Tratamientos:** remoción superficial de escamas (**T1**); remoción de suelo de 0 a 5cm de profundidad (**T2**); remoción de suelo de 0 a 10 cm de profundidad (**T3**) y sin remoción de escamas (**control**).

**Figura 10.** Evaluación de sucesión con cuadrícula de seguimiento sucesional de 1x1m, subdividida cada 10 cm, en cada una de las 16 subparcelas de las 12 parcelas establecidas con los diferentes tratamientos.

**Figura 11.** Diversidad de familias, géneros y especies asociadas a la plantación de *Cupressus lusitanica*.

**Figura 12.** Especies más abundantes asociadas al claro: Izquierda a derecha *Piptochaetium panicoides*, *Juncus* sp1, *Andropogon* sp, *Vulpia Myuros* y *Achyrocline bogotensis*.

**Figura 13.** Registro de especies asociadas a la plantación de *Cupressus lusitanica* antes de la apertura del claro.

**Figura 14.** Dos de las especies menos abundantes asociadas al claro: *Baccharis bogotensis* y *Croton funcckianus*.

**Figura 15.** Número de especies por parcela en cada tratamiento: remoción superficial de escamas (T1); remoción de suelo de 0 a 5cm de profundidad (T2); remoción de suelo de 0 a 10 cm de profundidad (T3) y sin remoción de escamas (control).

**Figura 16.** Especies más dominantes en los tratamientos T1, T2, T3: *Gnaphalium americanum*, *Achyrocline bogotensis* y para control: *Rhynchospora nervosa*.

**Figura 17.** Ejemplar de *Silybum marianum* presente únicamente en parcelas de control.

**Figura 18.** Clúster coeficiente de Jaccard presencia-ausencia de especies por tratamiento: remoción superficial de escamas (T1); remoción de suelo de 0 a 5cm de profundidad (T2); remoción de suelo de 0 a 10 cm de profundidad (T3) y sin remoción de escamas (control), en el último tiempo.

**Figura 19.** Análisis de correspondencia presencia-ausencia de especies en cada tratamiento: remoción superficial de escamas (T1); remoción de suelo de 0 a 5cm de profundidad (T2); remoción de suelo de 0 a 10 cm de profundidad (T3) y sin remoción de escamas (control).

**Figura 20.** Régimen de precipitación y temperatura enero a noviembre de 2017 vs. Riqueza de especies por tratamiento: remoción superficial de escamas (T1); remoción de suelo de 0 a 5cm de profundidad (T2); remoción de suelo de 0 a 10 cm de profundidad (T3) y sin remoción de escamas (control).

**Figura 21.** Avance de la sucesión en el tiempo a) abril a junio; b) Julio a septiembre y c) octubre a diciembre.

**Figura 22.** Promedio de especies e individuos presentes por bloques y tratamientos: a) Promedio especies por bloques; b) Promedio de especies por tratamientos; c) Promedio de individuos por bloques; d) Promedio de individuos por tratamientos.

**Figura 23.** Porcentaje de Cobertura para de los tratamientos a través del tiempo. a) Sin remoción de escamas (control); b) remoción superficial de escamas (T1); c) remoción de suelo de 0 a 5cm de profundidad (T2) y d) remoción de suelo de 0 a 10 cm de profundidad (T3).

**Figura 24.** Especies con dominancia de coberturas en los diferentes tratamientos. **T1:** *Rhynchospora nervosa*, *Achyrocline bogotensis*, *Gnaphalium americanum* y *Anthoxantum odoratum*. **T2:** *Anagallis arvensis*, *Oxalis medicaginea* y *Gnaphalium americanum*. **T3:** *Gnaphalium americanum*, *Achyrocline bogotensis* y *Anthoxantum odoratum*.

**Figura 25.** Modelo conceptual de sucesión. Los rectángulos representan etapas del sistema – S0, S1, S2, S3,– los rombos son operadores que dirigen la sucesión, el círculo representa una variable intermedia, los símbolos en forma de corbatín entre los rectángulos son llaves o puertas de control. (E): Factores ambientales que influyen en la sucesión (R): Respuestas del ecosistema determinadas por las puertas de control. Las líneas punteadas representan flujo de la información (Tomado de Pickett et al.1987).

**Figura 26.** Procesos que influyen en la formación de un banco de semillas de especies introducidas (ruderales y arvenses).

**Figura 27.** Factores que influyen el primer pulso de regeneración.



Foto: Angela Rocío Mora P.



# ÍNDICE DE TABLAS

**Tabla 1.** Comparación de conocimientos adquiridos desde el estudio de las sucesiones y sus aplicaciones en restauración. Tomado de del Moral et al. (2007).

**Tabla 2.** Distribución de los tratamientos aplicados por parcela y bloque en el diseño experimental.

**Tabla 3.** Número de plántulas presentes por especie en cada tratamiento: remoción superficial de escamas (T1); remoción de suelo de 0 a 5cm de profundidad (T2); remoción de suelo de 0 a 10 cm de profundidad (T3) y sin remoción de escamas (control).

**Tabla 4.** Índices de diversidad de los diferentes tratamientos.



Foto: Angela Rocío Mora P.



# ÍNDICE DE ANEXOS

**Anexo 1.** Clasificación de las especies vegetales asociadas al lado del área delimitada para el claro de *Cupressus lusitanica*. Tomado de Mora (Mora & Galvis, 2018).

**Anexo 2.** Tabla de códigos asignados por especie para gráfica de análisis de correspondencia.

**Anexo 3.** Clasificación de las especies presentes durante la sucesión temprana bajo el claro experimental de *Cupressus lusitanica*.



Foto: Angela Rocío Mora P.



# PRESENTACIÓN

Las plantaciones de especies forestales son un problema a nivel mundial por los impactos que producen relacionados con la pérdida de biodiversidad, cambios en los suelos y alteración del régimen hidrológico de los ecosistemas regionales y locales. Muchas de las introducciones de especies exóticas de árboles, ya sean intencionales o inadvertidas, son causadas por actividades humanas a través de cambios drásticos en las prácticas de uso de la tierra, reemplazo de bosques naturales por plantaciones, reforestaciones mal hechas y forestaciones. Las principales razones para la introducción de especies forestales son: 1) especies fáciles de manejar y generalmente plantadas en grandes extensiones; 2) las semillas no tienen problemas de germinación, 3) el manejo ya está establecido 4) el crecimiento es rápido en comparación con las especies nativas, 5) hay una demanda mundial de madera de estas especies. Otras características son: Los pinos no requieren la presencia de mutualistas (como aves, mamíferos, insectos), para la polinización o la dispersión de las semillas, son buenos colonizadores por poseer semillas pequeñas, cortos periodos juveniles en su desarrollo y cortos intervalos de tiempo entre grandes cosechas de semillas. Su sistema genético favorece la recombinación y de variación de genes. Son también buenos competidores debido a su biotipo, alta tasa de crecimiento y eficiente toma de nitrógeno; presentan además, asociaciones simbióticas con hongos ectomicorrizales. Los pinos presentan un amplio rango de tolerancia a los niveles de deficiencia o exceso de nitrógeno, fósforo, potasio, azufre, magnesio y calcio en el suelo; poseen un sistema muy bien desarrollado de

producción de resina que los hace muy resistentes a las infecciones y daños físicos y son tolerantes a temperaturas extremas que van desde los  $-65^{\circ}\text{C}$ , hasta los  $50^{\circ}\text{C}$ . La forestación con especies introducidas se inició debido a la idea generalizada y errónea sobre ciertos beneficios para el ambiente que representaban las plantaciones, y a menudo fueron implementadas con el fin de reparar ecosistemas degradados. Hasta hace varias décadas, se consideraba que las plantaciones de especies foráneas tenían poco impacto sobre el ambiente; sin embargo, los daños a los ecosistemas cada vez son más evidentes y los impactos significativos que este tipo de transformaciones del paisaje tienen sobre varias propiedades ecosistémicas. La alta adaptabilidad de los pinos causa alteraciones en los ecosistemas nativos una vez la vegetación original ha sido remplazada por las plantaciones. En general, los impactos más comunes causados por las plantaciones son: La hojarasca producida por los pinos (capa de acículas), inmoviliza los nutrientes, reduciendo la capacidad de desarrollar procesos de reciclaje en los suelos, esto sumado a los requerimientos nutricionales de los pinos, hace que la fertilidad de los suelos baje. Acidificación del suelo, relacionada con las resinas que expiden las raíces de los pinos. Afectan el patrón de redistribución del agua, así como la cantidad que llega a los ríos. Disminución en la oferta de hábitat para la fauna. Baja luminosidad debida a la forma de las copas de los árboles y a la cantidad de acículas que caen al suelo, impidiendo el crecimiento de otras especies. Reducción en la germinación, establecimiento y crecimiento de otras especies, debido al sepultamiento de semillas bajo la densa hojarasca, baja luminosidad y requerimientos nutricionales de las especies nativas.

Las plantaciones de pinos y otras especies forestales introducidas, son uno de los principales escenarios para la restauración ecológica en Colombia, teniendo en cuenta que afectan de manera directa el régimen hidrológico, reduciendo o eliminando totalmente los servicios ecosistémicos. En este trabajo se presenta una experiencia para iniciar procesos de restauración activando la sucesión ecológica en claros experimentales.

De esta manera, la sucesión y restauración ecológica en claros experimentales de plantaciones de *Cupressus lusitanica* (Mill), de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia - UPTC, en Tunja, Boyacá es un producto del conocimiento de un territorio en el que se hace presencia desde hace varios años a través de la formación integral, no solo de educadores, sino en la investigación con participación estudiantil y ciudadana; por lo anterior, proponer estrategias que generen alternativas ambientales de la conservación de la biodiversidad por medio de las técnicas de restauración ecológica de los bosques plantados a nivel forestal busca aproximarnos a los bosques andinos propios de la región y de las cuales el Grupo de Investigación en estudios Micro y Macro Ambientales (**MICRAM**-UPTC) y Grupo de Restauración Ecológica de la Universidad Nacional de Colombia (**GREUNAL**), han sido partícipes y actores de su desarrollo.

Hoy nos enaltece poder compartir con los lectores, como grupo universitario, nuestro compromiso con las acciones ambientales y socialmente responsables. Así mismo, aportando a la gestión integral de la UPTC, de la ciudad de Tunja y región andina como del altiplano Cundiboyacense. A partir de conocer las primeras etapas sucesionales en claros experimentales que potencian los **procesos de rehabilitación y restauración ecológica**, con actividades que propendan por la mejora del medio ambiente. Y en busca de ello, contribuir a la conservación de los recursos naturales, dinámicas de la protección de predios y principalmente, el cuidado de relictos naturales y diversidad asociada como del manejo forestal de plantaciones exóticas caso del Pino Ciprés.

**LOS AUTORES**



Foto: Angela Rocío Mora P.

# Agradecimientos

Los autores agradecen a la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, a la Dirección de Investigaciones por el apoyo económico brindado. Al Grupo de Investigación en Estudios Micro y Macro Ambientales (MICRAM), adscrito a la UPTC, por permitir realizar la investigación y por su apoyo brindado durante el proceso. A la doctora **Yina Barreto**, abogada de la Oficina Jurídica de la Universidad por su gran colaboración con los permisos de aprovechamiento forestal. Al profesor **Daniel Galindo**, por su ayuda en el manejo estadístico de los datos. A los estudiantes **Lina Puerto**, por su apoyo incondicional en los muestreos durante el trabajo de campo; a **Mayra Fonseca** y **José Umba**, por su colaboración en el establecimiento del diseño experimental. Finalmente, a la profesora **Delfina Parada** y **Jorge Parada**, por su apoyo incondicional durante todas las jornadas de muestreo.



Foto: Manuel Galvis R.



# INTRODUCCIÓN

Los bosques andinos son los ecosistemas más transformados en Colombia. Se ha estimado que la transformación está entre el 70 y 93% desde el año 1800, hasta nuestros días (Hernández-Camacho & Sánchez 1992, Cavelier 1997, Rangel 2000). La alta densidad poblacional en la región andina y la presión antrópica sobre la tierra, genera diferentes disturbios como: agricultura (cultivos de papa principalmente), ganadería, extracción de madera, incendios, minería, reforestaciones con especies exóticas, invasiones de especies exóticas o nativas y erosión. Como consecuencia de estas problemáticas, se tiene la pérdida y fragmentación del hábitat, la potrerización y paramización (Velasco & Vargas, 2007).

La fragmentación es una interrupción de la continuidad de los ecosistemas, la cual es importante para el flujo de energía y ciclo de materia (Lord & Norton, 1990). Este proceso ha generado el aislamiento de muchas poblaciones haciendo que la diversidad genética disminuya y con ello se aumentan las posibilidades de extinción masiva de muchas especies. Los fragmentos de bosque, son como islas en un mar de hábitats transformados como potrereros y monocultivos, que, con frecuencia son hostiles para la vida silvestre. Una vez que se extingue una población en un fragmento de bosque, las probabilidades de que el parche sea recolonizado son muy bajas o nulas, por lo cual las especies van desapareciendo regionalmente (Kattan, 2003).

La potrerización es el reemplazo de las coberturas boscosas por potreros dominados por pastos introducidos. Esta matriz de gramíneas actúa como una barrera al establecimiento y persistencia impidiendo la regeneración natural, ya que, dificulta el crecimiento de plántulas, se pierde el banco de semillas del bosque y afecta las condiciones del suelo (Velasco & Vargas, 2007; Corredor & Vargas, 2007). La paramización, es un proceso donde los claros, las zonas de cultivo y pastizales abandonados son colonizados por elementos típicos de páramo, dependiendo de las condiciones de intervención y el estado del suelo. Esto genera la aparición de enclaves con composición florística y fisionomía que se asemeja al páramo en donde originalmente dominaban los bosques (Hernández, 1997). Las quemadas periódicas en la interfase bosque-páramo, impiden la recolonización del bosque.

Las plantaciones de especies exóticas, actualmente, ocupan rangos altitudinales muy amplios y representan un problema para la persistencia de las especies nativas, ya que compiten con ellas o alteran las funciones del ecosistema dificultando el retorno y la expansión del ecosistema natural (Vitousek et al., 1997). Los efectos de las plantaciones sobre la vegetación son fuertes, ya que, disminuyen la diversidad y la composición florística al aumentar su cobertura, lo cual se traduce en la pérdida de hábitat para muchas especies (Van Wesenbeeck et al., 2003). Esta alteración ha afectado principalmente a bosques andinos y altoandinos, haciendo muy compleja su recuperación.

La sustitución de la vegetación natural de estos bosques, por la introducción y plantación de especies forestales de rápido crecimiento y alta adaptabilidad en el altiplano Cundi-boyacense y sus alrededores, como pino (*Pinus patula*), ciprés (*Cupressus lusitanica*) eucalipto (*Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus grandis*, *Eucalyptus camaldulensis*) y acacias (*Acacia spp.*) para aprovechamiento forestal, han provocado graves daños a este ecosistema, dentro de los que se pueden mencionar la acidificación del suelo, la baja fertilidad, el desplazamiento y desaparición de la vegetación endémica, la disminución de luminosidad, la acumulación de escamas y acículas que limitan la germinación y el establecimiento de otras especies (León, 2007); asimismo, se observan

alteraciones que provocan cambios bruscos en pérdidas de biomasa, asociadas con trastornos similares en la función del ecosistema.

En los procesos de transformación de los bosques andinos, varias especies de plantas se han introducido y muchas de ellas actualmente son invasoras, algunas de las cuales son de origen africano, utilizadas para forrajeo de ganado como *Pennisetum clandestinum*, *Melinis minutiflora*, *Panicum maximun*, ente otras. Para su uso se transformó el bosque eliminando la vegetación para el establecimiento de lugares para el pastoreo de ganado (Velasco & Vargas, 2007). La deforestación y la fragmentación de las zonas montañosas facilitan la colonización de especies invasoras nativas (*Chusquea scandens*, *Rubus spp*) y exóticas (*Ulex europaeus*, *Teline monspessulana*) oportunistas, en áreas degradadas, pastizales, bordes de fragmentos de bosque.

La erosión se puede considerar como una de las consecuencias de la tala de los elementos arbóreos para el establecimiento de pastos y cultivos, lo cual genera inestabilidad de las formaciones superficiales del suelo (Rivera & Sinisterra, 2005). Las prácticas de cultivo generalmente se realizan sin importar la topografía del terreno, la resistencia o susceptibilidad de los suelos a la erosión, ni la cantidad de humedad que éstos puedan acumular (Velasco & Vargas, 2007), y debido a que en la Zona Andina se ha dado el mayor desarrollo del país, la erosión en la región tiene grandes impactos sobre los ecosistemas boscosos.

La alta fragilidad de los bosques andinos de montaña, unida a la enorme tensión antrópica en que se encuentran por reducción de área, fragmentación, pérdidas bióticas y degradación, los hace uno de los ecosistemas más vulnerables al cambio climático, que evidencia una alta fragilidad de las especies por cambios en la precipitación; en los años de ocurrencia severa del fenómeno de El Niño se incrementan de los incendios forestales (Van der Hammen, 1997).

Dos de los aspectos más importantes de los bosques montanos, además de su gran biodiversidad, son sus altos contenidos de carbono



y su capacidad de regulación hídrica, dos servicios ecosistémicos de gran importancia por la calidad del agua que generan. Además de la precipitación vertical, la precipitación horizontal es un aporte adicional al régimen hidrológico en los bosques andinos (Bubb et al., 2004; Bruijnzeel 2001; Tobón & Arroyave, 2007; Tobón, 2009).

La sucesión ecológica es la base para el entendimiento de las funciones de los ecosistemas, el manejo y la restauración ecológica; la comprensión del desarrollo del suelo, dinámica de nutrientes, acumulación y almacenamiento de carbono, flujo de energía y la hidrología local. A nivel de comunidad vegetal, las sucesiones nos dan información sobre la biomasa, riqueza, diversidad, densidad de especies, distribución de área foliar y agregación espacial (Rapport et al., 2003).

A pesar de los diferentes orígenes y planteamientos, la sucesión y la restauración tienen vínculos muy estrechos y comparten muchos rasgos. Ambas tienen que ver con las respuestas a las perturbaciones o disturbios en especial, los producidos por el humano; las dos hacen referencia a un subconjunto del paisaje, y dependen de los conocimientos sobre la función del ecosistema, estructura de la comunidad, dinámica y atributos de las especies, con el fin de actuar y predecir sobre la secuencia de eventos discretos o trayectorias sucesionales (Walker et al., 2007).

A partir de la experimentación se busca generar disturbios para observar los procesos sucesionales, por ello, un disturbio experimental es entendido como el proceso de remoción o daño de la biomasa aérea o subterránea que altera la estructura, composición y disponibilidad de recursos de la comunidad (Leck & Parker, 1994). La apertura de claros experimentales en plantaciones, son la base para el reclutamiento y sucesión de especies nativas, debido a que en áreas donde se destruye la población se generan espacios para una posible colonización y generan condiciones de luz, espacios aptos para la llegada de especies y la expresión del banco de semillas por el aumento en disponibilidad de recursos, lo que genera direccionamiento de patrones sucesionales de las especies vegetales; y permite estudiar los cambios precisos en los que la dinámica vegetal y su entorno podría representarse de manera agregada (Cartení et al., 2012).

En esta investigación se generaron claros experimentales como disturbio en zonas con plantaciones de *Cupressus lusitanica*, para estudiar las primeras etapas sucesionales. Se formuló como objetivo principal de investigación: desarrollar una estrategia que permita el reemplazo de estas plantaciones forestales presentes en el área conocida como *La Colina*, en predios de la sede central de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, a través de la evaluación de diversos tratamientos sobre la expresión de la sucesión ecológica temprana en un claro experimental y determinar el efecto que tiene la apertura de claros sobre los patrones sucesionales de las especies vegetales dentro de las plantaciones.





Foto: Angela Rocío Mora P.



# ENFOQUE CONCEPTUAL

## 1. Sucesiones ecológicas

La sucesión ecológica es uno de los conceptos más importantes, siendo la base científica para la comprensión, manejo y restauración de dichos sistemas. Huston (1994), la define como un cambio en las abundancias relativas de las especies; en otras palabras, es la investigación de las variaciones de los patrones de abundancia de la especie en diferentes escalas espacio – temporales, o la secuencia lenta pero ordenada de comunidades biológicas distintas en el mismo lugar (Armesto et al., 1985; Glenn-Lewin et al., 1992). Es un término aceptado para identificar los cambios temporales que se presentan en la estructura, composición taxonómica y funciones de un ecosistema después de ser perturbado o el cambio en la composición de especies y en la arquitectura tridimensional de la cobertura vegetal de un lugar a través del tiempo (Pickett & White, 1985, Pickett y Cadenasso, 2005). Desde el punto de vista poblacional, la sucesión se define como una secuencia natural de conjuntos de poblaciones que ocurren en un lugar y tiempo determinado (Begon, et al., 2005, Rapport et al., 2003).

Se presenta cambio secuencial en la abundancia relativa de las especies, o grupo de especies dominantes, cuando ocurre un disturbio o variación ambiental (Van der Maarel, 1988; Huston & Smith, 1987). La sucesión se suele interpretar de acuerdo con la intensidad del disturbio y los procesos de colonización y regeneración natural que se produzcan en la comunidad.

La interpretación de los fenómenos sucesionales tiene diferentes enfoques, los cuales, en su mayoría, tratan de establecer patrones y procesos. En la comparación de diferentes patrones se establecen similitudes y diferencias para extraer generalizaciones que expliquen cambios en los procesos (McCook, 1994), y se puedan encontrar mecanismos que expliquen causalmente la sucesión.

Diferentes modelos examinan la sucesión en términos de teoría y explicación (Pickett et al., 1987), o de manejo y aplicaciones: desde escalas de paisaje u organismos individuales, y a niveles de poblaciones, comunidades o ecosistemas (la mayoría de modelos han trabajado a nivel de comunidad), esta variedad de modelos tiene diferentes propósitos y por consiguiente alcanzan varios fines, en micro, meso y macro escalas (McCook, 1994).

La sucesión se promueve a partir de la expresión o germinación de especies presentes en los bancos de semillas, y se determina por los rasgos de historias de vida de las especies, o características propias de los individuos, los cuales se adquieren por procesos evolutivos y crecen bajo ciertas condiciones. Dichos rasgos de historia de vida, son características fisiológicas y ecológicas como el tamaño, forma de dispersión de las semillas y de crecimiento, altura, mecanismos de reproducción sexual y asexual, capacidad para formar un banco de semillas y rasgos de la hoja (Lavorel & Garnier, 2002).

En las fases tempranas de una sucesión, las especies más abundantes son las llamadas oportunistas, pioneras, colonizadoras o sucesionales tempranas, que se reproducen con gran rapidez (estrategias r), pero poseen poca biomasa, las cuales tienen la capacidad de preparar las

condiciones para el establecimiento de nuevas especies (estrategias k), y por lo tanto, la sustitución de una comunidad por otra, cada vez con mayor complejidad a través del tiempo, hasta lograr la estabilidad de la etapa o comunidad clímax (Figueredo et al., 2011).

En el comienzo de una sucesión, la estructuración del proceso más importante en las comunidades es la llegada de propágulos desde el exterior y la expresión del banco de semillas del suelo, estos procesos son aleatorios, además de las condiciones ambientales (Meiners et al., 2015). La sucesión secundaria ocurre después de los disturbios como inundaciones y fuego (Beyers, 2004), así como terrenos que fueron dominados por actividades agrícolas y de pastoreo, que dejan un legado de especies que pueden persistir, pero que a menudo se componen de especies no deseadas (Moral et al., 2007).

## 1.1 Sucesión primaria y secundaria

La sucesión ecológica depende de la intensidad del disturbio y el grado de perturbación que han padecido los organismos y su entorno. La sucesión primaria se da por la colonización y establecimiento de especies pioneras en zonas carentes de una comunidad, como en sustratos recién formados sin nada de materia orgánica, y empieza en un área estéril con condiciones al principio no favorables; la sucesión es muy lenta al comienzo, y requiere tiempo para llegar a la madurez estable. Este tipo de sucesión es de gran importancia ya que aporta propágulos de zonas aledañas que no existen en el banco de semillas de estos sitios (Walker et al., 2003 y Barrera et al., 2010).

En la sucesión secundaria, la comunidad se desarrolla en lugares previamente ocupados por otras bien desarrolladas o ecosistemas que han sido perturbados por incendios forestales, tala de bosque y abandono de un campo agrícola. En tales casos, la sucesión,



parte del potencial biótico superviviente (semillas, retoños, plántulas, adultos), que hayan dejado las comunidades preexistentes (Barrera et al., 2010), como en las selvas aprovechadas para la extracción forestal y cultivos o campos ganaderos abandonado (Frangi et al., 2004).

### 1.1.2 Sucesión y disturbios

La moderna visión del cambio de la vegetación enfatiza la importancia de repetidos y relativamente frecuentes disturbios y acepta continuos cambios en la vegetación como la norma (Pickett & White, 1985). Un disturbio es cualquier evento discreto en el tiempo que irrumpe en un ecosistema, comunidad o estructura de una población y cambia los recursos, la disponibilidad del sustrato y el ambiente físico (Pickett & White, 1985). Los disturbios naturales hacen parte de los procesos y de la dinámica intrínseca de los ecosistemas. Ocurren a diferentes escalas espaciotemporales, pudiendo afectar a todos los niveles de organización ecológica (Pickett & White, 1985). El mosaico de parches que conforman el paisaje debe su gran variedad y heterogeneidad a los disturbios naturales y antrópicos, los cuales al abrir claros en la vegetación y cambiar las condiciones del medio, favorecen el ingreso de nuevas especies y desencadenan procesos sucesionales que permiten a la comunidad recuperarse de la perturbación y alcanzar un estado de relativa estabilidad (Denslow, 1985).

Casi siempre el disturbio es el agente promotor de la sucesión, determinando además las condiciones iniciales del proceso, los dos, disturbio y sucesión, son los principales modeladores del paisaje (Huston, 1994). El paisaje es un sistema abierto compuesto por un mosaico de parches que varían en características como tamaño, composición florística y estado sucesional entre otras. Estas variaciones se deben a la heterogeneidad espacial y temporal generada por los disturbios naturales o antrópicos, que al producir la fragmentación de los ecosistemas pueden conducir a la extinción local de especies en algunos parches. Sin embargo, la extinción no alcanza a ser total,

porque al ser un sistema abierto en equilibrio dinámico, ocurre migración de especies entre parches (Huston, 1994).

El papel de los disturbios naturales en el paisaje es permitir la coexistencia de especies, promover una alta diversidad y estabilidad del ecosistema por medio de la generación de heterogeneidad espacial y temporal. Este papel es posible gracias a la capacidad que poseen los disturbios para redistribuir los recursos, por ejemplo, en comunidades vegetales abren espacios cambiando la disponibilidad de luz, nutrientes o la temperatura ambiental y de esta manera, permiten el establecimiento de otros individuos, al haber menos competencia por la disminución en la abundancia de las especies dominantes (Premauer, 1999).

Tanto los disturbios naturales como antrópicos, son fuerzas que transforman las dinámicas de los sistemas ecológicos (Individuos, poblaciones, comunidades, ecosistemas, paisajes) (Vargas, 2000), y modelan los diferentes tipos de dinámica de la vegetación: fluctuaciones, claros, parches, sucesiones primarias, sucesiones secundarias, sucesiones – regeneraciones, sucesiones cíclicas y sucesiones seculares (ver Van der Maarel, 1988).

Un disturbio es considerado directo, si su acción afecta la supervivencia de los individuos de un parche e indirecto si su acción altera los niveles de recursos de un modo u otro, para finalmente repercutir en la supervivencia de los individuos (Hobbs & Huennecke, 1992). Puede resultar un evento predecible o normal en una comunidad, si el área estudiada es lo bastante grande o el período de observación es lo suficientemente largo. Si un disturbio es predecible, la biota puede adaptarse a él, mientras que un disturbio impredecible tendrá un gran impacto sobre el ecosistema. El primer impacto de un disturbio siempre es remover organismos (Por desplazamiento o muerte), las especies y la cantidad de organismos removidos dependerá de la escala del evento (Reice, 1994).

### 1.1.3 Modelos de sucesión

#### Modelo de Clements

Este modelo asume la sucesión como una secuencia unidireccional que se origina de especies dominantes tempranas que modifican el ambiente y lo hacen favorable para otras especies, las cuales dominan competitivamente a las especies tempranas. El resultado de la modificación del ambiente por las plantas va conllevando a una progresiva estabilización, de tal manera que cada vez menos especies pueden colonizar el nuevo ambiente. Cada etapa sucesional es más estable que la anterior y por consiguiente el ecosistema se hace estable, más resiliente y menos susceptible a cambios en la dominancia de especies (Pickett & Cadenasso, 2005).

La interpretación de Clements asume el “**relevo florístico**”, las especies se van remplazando en tiempo y espacio. Clements enfatizó la unidireccionalidad progresiva de la sucesión hasta un inevitable clímax, pero, solamente en ausencia de disturbio (McCook, 1994). De acuerdo con este punto de vista, la clímax es una condición de gran estabilidad en la cual la vegetación alcanza un equilibrio con el clima regional. La teoría sucesional Clementsiana fue un punto de vista de equilibrio; es decir, que el cambio sucesional necesariamente progresa hacia el desarrollo de un tipo de vegetación estable en equilibrio con el clima regional. Este enfoque es determinístico, por postular que el desarrollo de la clímax era ordenado y predecible como la historia de vida de un organismo individual (McCook, 1994).

Clements (1916), desarrolló un esquema de procesos que dirigen la sucesión de la siguiente manera:

1. Nudación: es la creación de un área desnuda o parcialmente desnuda por un disturbio, el cual inicia la sucesión.
2. Dispersión o migración: arribo de organismos al sitio abierto.
3. Establecimiento de organismos en el sitio.
4. Competencia: la interacción de organismos en el sitio.

5. Reacción: la modificación del sitio por los organismos y de ese modo cambio en las habilidades relativas de las especies para establecerse y sobrevivir.
6. Estabilización: el desarrollo de una clímax estable.

### Modelo de Gleason y Egler

Dos críticos tempranos de la teoría sucesional clementsiana, fueron Henry A Gleason y Arthur G Tansley. Gleason, criticó la afirmación de Clements, quien manifestaba que las comunidades vegetales eran entidades orgánicas altamente integradas y enfatizó en la conducta individual de las especies de plantas y el papel de los eventos casuales o al azar (o eventos fortuitos o procesos estocásticos). Gleason, entendió las comunidades como resultado de traslapes fortuitos de distribución de especies con similares tolerancias ambientales. La crítica de Tansley, se centró en la afirmación de Clements de que todo cambio en la vegetación, en una región particular, podía converger hacia el mismo tipo de Clímax. Él afirmó, que factores locales, tales como tipo de roca y posición topográfica, podía resultar en tipos de vegetación Clímax que difieren de la asociada con el clima regional (Glenn – Lewin & Van der Maarel, 1992).

Egler (1954, citado por McCook, 1994), amplió las críticas de Gleason, al modelo del superorganismo de Clements y enfatizó que la naturaleza de cambio en un sitio depende totalmente de la composición de especies que llegan por medios complejos y estocásticos, lo cual resulta en una dinámica sucesional de naturaleza individual. Además, propuso que la sucesión secundaria en campos abandonados puede ser comprendida mejor por la “**composición florística inicial**” de un área que por el sucesivo “relevo florístico” de especies que arriban posteriormente; propuso una hipótesis alternativa en la cual la sucesión es vista como la consecuencia de diferentes tasas de crecimiento de varias especies que están inicialmente presentes en un sitio. Esta visión implica, que la aparición de una secuencia de especies es debida al rápido crecimiento de algunas de ellas que eclipsan el crecimiento



de otras por su tamaño, longevidad y otros rasgos de historias de vida. Egler establece categóricamente que cualquier trayectoria sucesional real implica procesos tanto de “relevo florístico” como de “composición florística inicial” (McCook, 1994).

### **Modelo de Drury & Nisbet.**

Drury y Nisbet (1973), demostraron que los patrones de abundancia de las plantas que siguen a un disturbio, implican no solamente reemplazamiento sucesional, sino, además, ciclos y divergencias. Ellos afirmaron claramente que la sucesión en un sitio único implica una secuencia de especies (más bien que simplemente el crecimiento de las especies dominantes), porque ninguna especie puede dominar la vegetación a través de su período de crecimiento. En otras palabras, la causa básica del fenómeno de sucesión secuencial es entender las correlaciones entre: tolerancia al estrés, crecimiento rápido, pequeño tamaño, corta vida y amplia dispersión de semillas. Drury y Nisbet (1973), consideraron que si diferentes estrategias de historias de vida son generalmente excluyentes, entonces, “mucho del fenómeno de la sucesión se puede entender como consecuencia del crecimiento diferencial, supervivencia diferencial (y quizás capacidad diferencial de colonización), de las especies adaptadas a crecer en diferentes puntos de un gradiente ambiental”.

### **Modelo de las tres vías o trayectorias de Connell y Slatyer**

Connell y Slatyer (1977), sugirieron tres trayectorias o vías alternativas de sucesión: facilitación, tolerancia e inhibición. La sucesión secuencial procede por una de las tres vías exclusivamente.

Los modelos de tolerancia e inhibición, suponen que cualquier especie que llega a un sitio tiene el potencial de colonizar. Por el contrario, el modelo de facilitación presume que solo las especies sucesionales tempranas o “pioneras” son capaces inicialmente de colonizar (Pulsford et al., 2014).

En el modelo de facilitación, las especies sucesionales tempranas facilitan la entrada o llegada de las especies sucesionales tardías. Las especies tardías son inicialmente incapaces de colonizar el espacio, porque requieren de condiciones ambientales generadas por las especies tempranas. Posteriormente, las especies sucesionales tardías asumen la dominancia.

En el modelo de tolerancia (Connell & Slatyer, 1977), las especies sucesionales tempranas y tardías se establecen. Las especies sucesionales tardías modifican el ambiente, pero no excluyen a las sucesionales tempranas y asumen la dominancia. Las especies sucesionales tardías se establecen con éxito si son tolerantes a los bajos niveles de recursos y, por lo tanto, superan a las especies sucesionales tempranas.

En el modelo de inhibición (Connell y Slatyer, 1977), las especies sucesionales tempranas modifican el ambiente y las sucesionales tardías no pueden establecerse. Las especies sucesionales tempranas inhiben el establecimiento y desarrollo de otros individuos hasta que mueren o se dañan. Las especies sucesionales tempranas alteran las condiciones y las hacen menos adecuadas para las especies de sucesionales posteriores tempranas y tardías. Como consecuencia, la teoría de la inhibición predice una sucesión secuencial gradual de especies de corta a larga vida. Connell y Slatyer (1977), concluyeron que, para la sucesión de la vegetación, la literatura en ese momento mostró más apoyo para este modelo que para los modelos de tolerancia y facilitación (Pulsford et al., 2014).

El mecanismo de facilitación corresponde al modelo de reemplazo florístico de Clements, en el cual las especies tempranas van modificando su ambiente y facilitan el establecimiento de las especies tardías; este modelo incorpora aspectos de la historia de vida de las plantas (tiempo de arribo y longevidad), interacciones de facilitación y desplazamientos competitivos. En

el modelo de inhibición las especies tempranas son reguladoras de la sucesión, otras especies no pueden crecer en la presencia de estas, este modelo incorpora aspectos de la historia de vida (tiempo de arribo y longevidad), e inhibición competitiva. En el modelo de tolerancia, los cambios florísticos pueden ser una función de los rasgos diferenciales de las historias de vida (tiempo de arribo y tasa de crecimiento), y de la capacidad diferencial de las especies sucesionales tardías a tolerar las condiciones iniciales del ambiente (Pickett et al. 1987, Walker & Chapin, 1987).

Los modelos de Connell y Slatyer (1977), además de basarse en propiedades de la comunidad, enfatizan en la importancia de las características de las historias de vida de las especies en la determinación de los patrones de sucesión. Este interés por las propiedades individuales de las especies ha sido especialmente tratado en los trabajos de Grime (1979), Peet y Christensen (1980), Glenn-Lewin et al. (1992). La conclusión general de este enfoque, enmarcado en la hipótesis de Gleason, se centra en que muchos aspectos del fenómeno sucesional pueden ser entendidos como consecuencia de la capacidad diferencial de colonización, crecimiento y supervivencia de las especies.

### **Modelo de Noble y Slatyer:**

Noble y Slatyer (1980), presentan cinco consideraciones o generalizaciones acerca de los factores más importantes a tener en cuenta para la comprensión del fenómeno sucesional:

- a. La composición de especies, inmediatamente después de un disturbio, depende de los propágulos, los cuales se dispersan en el sitio o de otro sitio; o persisten a través de disturbios en el sitio; o de retoños vegetativos de órganos sobrevivientes al disturbio.
- b. Inmediatamente después del disturbio hay un pulso de reclutamiento o rebrote bajo condiciones de poca competencia por espacio u otros recursos.

- c. Después del pulso inicial, el reclutamiento baja (o es lento). Una vez una planta individual se establece es muy difícil desplazarla.
- d. El posterior reclutamiento de especies adicionales es a veces facilitada por los componentes iniciales, pero es frecuentemente restringida y puede ser inhibida.
- e. En ausencia de disturbios posteriores, las especies de larga vida y aquellas que pueden regenerar en presencia de sus propios adultos, llegarán a ser finalmente las dominantes.

Con estas generalizaciones Noble y Slatyer (1980), desarrollaron un modelo cualitativo para predecir los cambios mayores en la dominancia y composición de especies en comunidades de plantas sujetas a disturbios recurrentes. El modelo afirma que la dinámica cualitativa de las especies (como persistencia o extinción), se puede predecir sobre la base de ciertos atributos vitales, o atributos de historias de vida de la población, en conjunto (Vargas 1997, 2000).

Los atributos vitales o rasgos de historias de vida exitosos en las secuencias de reemplazamiento determinan el éxito de las especies ante el disturbio en un ambiente particular. La sucesión secuencial entonces se puede explicar correlacionando rasgos de historias de vida (forma de crecimiento, tasa de crecimiento y tolerancia), especies que tienen una amplia dispersión, alto reclutamiento y altas tasas de crecimiento tienden a ser intolerantes a la sombra (McCook, 1994). Esta correlación sugiere la siguiente interpretación mecanística: inmediatamente después de un disturbio se forman sitios disponibles y especies con altas tasas de colonización y crecimiento son rápidamente reclutadas y dominan el sitio (Noble & Slatyer, 1980).

El aspecto más interesante del trabajo de Noble y Slatyer es el uso de atributos de historias de vida de plantas individuales, o de atributos vitales de poblaciones que se basan en propiedades de



plantas individuales, para explicar patrones a nivel de la población y dinámicas a largo plazo. Los atributos vitales son características que se consideran vitales para la supervivencia y reproducción de especies en áreas periódicamente sometidas a disturbios (Vargas, 1997).

### **Modelo de Tilman**

Es un modelo cuantitativo y es conocido como la hipótesis de la razón de recursos, o modelo de asignación de recursos, en él se enfatiza el papel de la competencia a lo largo de un gradiente de recursos. Las especies capaces de establecerse crecen y se reproducen más rápido, en un nivel particular de recursos limitados y serán competitivamente dominantes.

Tilman (1985), considera que este arreglo a lo largo de un eje de recursos puede explicar patrones de especies en la sucesión y considera que un cambio en los recursos causará un cambio simultáneo en la dominancia de las especies. Tilman, observó que la trayectoria sucesional de los recursos, implica el decrecimiento e incremento de dos nutrientes limitantes. Tal trayectoria en la cual dos recursos limitantes están inversamente correlacionados, resultará en una sucesión secuencial siempre y cuando la dinámica de la competencia sea más rápida que la dinámica de la trayectoria de recursos (Mc Cook, 1994).

Los niveles de luz en el suelo son alterados por la acumulación de biomasa (Tilman 1985), y el mecanismo sugerido para cambios en los niveles de nitrógeno son grandemente dependientes de nitrógeno de origen biológico. El modelo predice sucesión en respuesta a cambios en los niveles de recursos, independientemente de la causa del cambio, en sucesiones autogénicas o cambios de facilitación (McCook, 1994).

### **Modelo de Pickett: la síntesis moderna**

La dinámica de la vegetación se basa en la idea fundamental, de que las diferentes capacidades de las plantas, que prevalecen o dominan

en un ambiente, determinan la naturaleza del arreglo o ensamble de especies que puede existir en un lugar determinado. La sucesión resulta, entonces, de las características de un sitio, una colección de especies que pueden ocupar el sitio y la interacción de las especies que ocupan ese sitio. (Pickett et al., 1987, Pickett & Cadenasso, 2005) (Fig. 1).

La *Ley de la dinámica de la vegetación* (Pickett & Cadenasso, 2005), tiene la siguiente estructura lógica: si existe un sitio disponible y hay una disponibilidad diferencial de especies en el sitio y las especies tienen desempeños diferenciales, entonces la composición o estructura de la vegetación cambiará a través del tiempo:

1. Un sitio llega a estar disponible porque los disturbios alteran o afectan la vegetación establecida, abren espacios o crean nuevas superficies.
2. El cambio en la composición y estructura de la vegetación, después de un disturbio, depende de la capacidad de las especies para sobrevivir al disturbio o para alcanzar un sitio después del disturbio. Las especies pueden estar disponibles en un sitio de dos formas: a. las especies pueden persistir al disturbio como bancos de semillas, plántulas o retoños, o como adultos y b. pueden llegar al sitio por dispersión: lluvia de propágulos. La supervivencia diferencial de las especies después de un disturbio está determinada por las características tanto de las especies como del tipo e intensidad del este.
3. Las características individuales de las especies como la capacidad de adquirir recursos, crecimiento, persistencia y reproducción, estas características junto con rasgos de historia de vida como tasas de crecimiento relativo, edad de la primera reproducción, capacidad competitiva, tolerancia al estrés, defensas antiherbívoro, son algunos de los rasgos que determinarán su desempeño diferencial.

## 1.2 Filtros ecológicos

El conjunto de las comunidades en la restauración es dirigido por condiciones bióticas y abióticas que moderan la entrada de nuevas especies, individuos o comunidades, estas condiciones se denominan filtros ecológicos (Temperton et al., 2004, Bochet et al., 2011).

Según la teoría de ensamblaje de las especies, solo aquellas pertenecientes al conjunto de especies locales capaces de atravesar una serie de filtros, podrán establecerse con éxito en una zona determinada (Weiher & Keddy, 2004). Dicha teoría, a diferencia de la sucesión ecológica, se enfoca sobre las interacciones entre organismos dentro de la comunidad y las actuales trayectorias que dicha comunidad toma en respuesta a sus interacciones (Prado, 2013).

Para Hobbs y Norton (2004), entre las reglas de ensamblaje están los filtros ecológicos, condiciones bióticas y abióticas que permiten el establecimiento o no de una especie en una comunidad y su importancia tiene dependencia espacio-temporal. Mediante un proceso de selección a través de filtros sucesivos, el tamaño del conjunto de especies locales se ve progresivamente reducido a un subconjunto de especies del conjunto original.

Por lo anterior, la selección de especies leñosas y no leñosas se hace en función de sus rasgos morfológicos y funcionales que definen su capacidad para alcanzar una zona, como los son: filtro de la dispersión (banco de dispersión de semillas, mutualismo y polinización); para adaptarse a las condiciones del medio a través del filtro de factores abióticos como el clima (lluvia, gradientes de temperatura y heladas), el sustrato (fertilidad del suelo, disponibilidad de agua del suelo y la toxicidad), la estructura del paisaje (posición del paisaje, uso previo de la tierra, tamaño y aislamiento); para competir con las demás plantas establecidas; filtro de las interacciones bióticas: facilitación, tolerancia e inhibición (Weiher & Keddy, 2004); filtros socioeconómicos como

las expectativas de la gente (metas) y recursos disponibles (Hobbs & Norton, 2004).

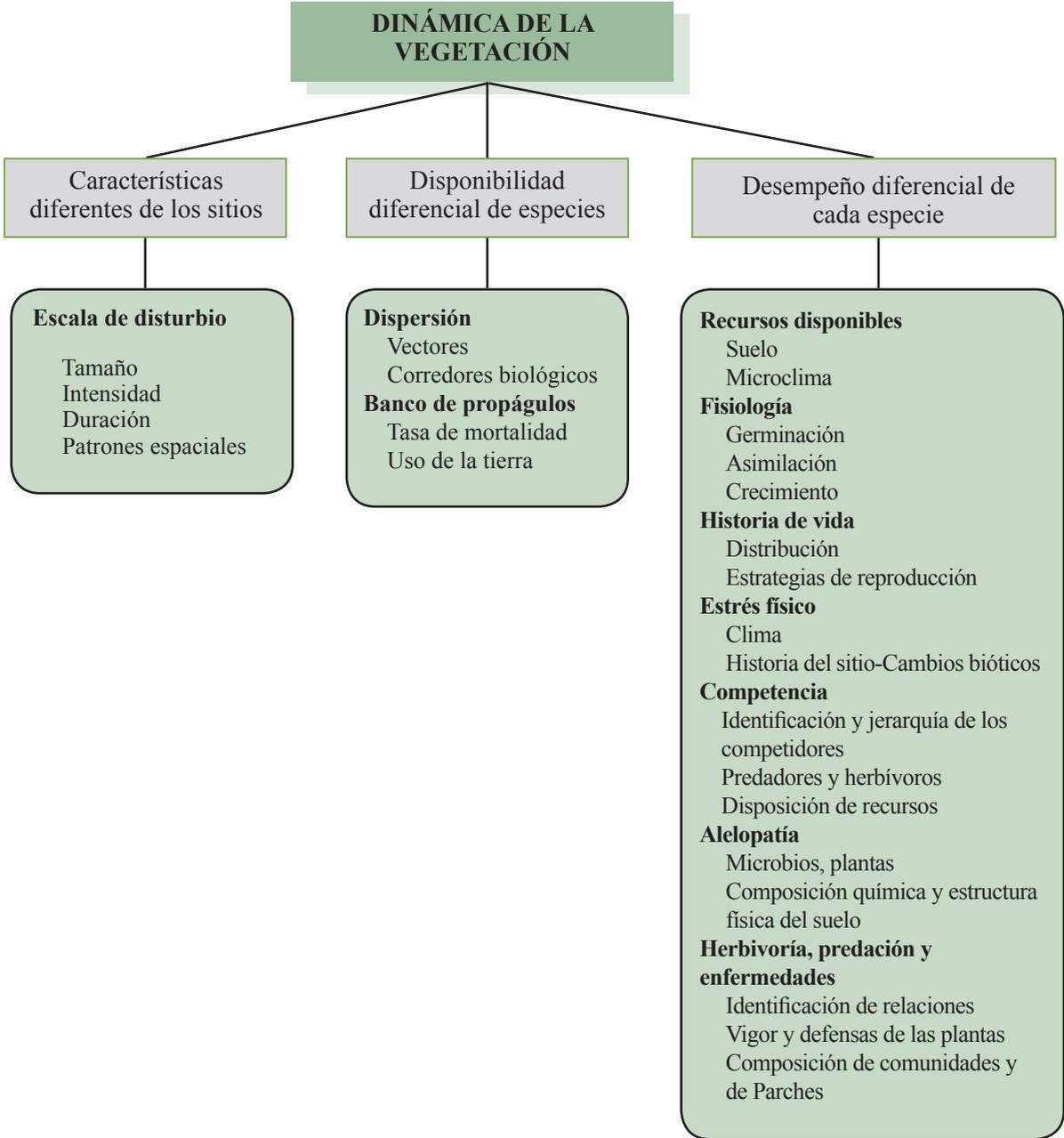
A medida que van entrando las especies en la comunidad y transcurre la sucesión, la intensidad e influencia relativa de los filtros va cambiando, mientras que la dispersión y los factores abióticos tienen un mayor peso en las primeras etapas de la sucesión, las interacciones planta-planta van controlando la retroalimentación inherente al sistema y hacen que los filtros sean dinámicos (Hobbs & Norton, 2004).

### 1.3 Sucesión e Historias de Vida

Se han hecho intentos por clasificar el gradiente de especies que van desde sucesionales tempranas hasta sucesionales tardías, basados en sus atributos o rasgos de la Historia de Vida. Estudiando la sucesión se ha observado que las características de las especies tempranas o pioneras difieren de las especies tardías. Las primeras, suelen ser de porte herbáceo o arbustivo, de corta vida, con semillas pequeñas ampliamente dispersadas por el viento u otros vectores abióticos principalmente, que necesitan de la apertura de claros para germinar y tienden a presentar entre sus estrategias reproductivas la formación de Bancos de Semillas Persistentes.

Por otro lado, las especies tardías alcanzan portes mayores de tipo arbóreo, tienen larga vida, sus semillas son más grandes, predominando usualmente las especies zoócoras en hábitats húmedos y anemócoras en hábitats secos (Howe & Smallwood, 1982), capaces de germinar bajo la sombra del dosel debido a que poseen reservas nutritivas, las cuales confieren a la plántula una ventaja para establecerse bajo condiciones ambientales poco favorables. Estas especies presentan estrategias como la formación de bancos de plántulas, bancos de retoños y en caso de tener bancos de semillas, suelen ser de tipo transitorio, porque germinan fácilmente o son depredadas (Brown 1992, Vázquez-Yanez & Orozco-Segovia, 1987).





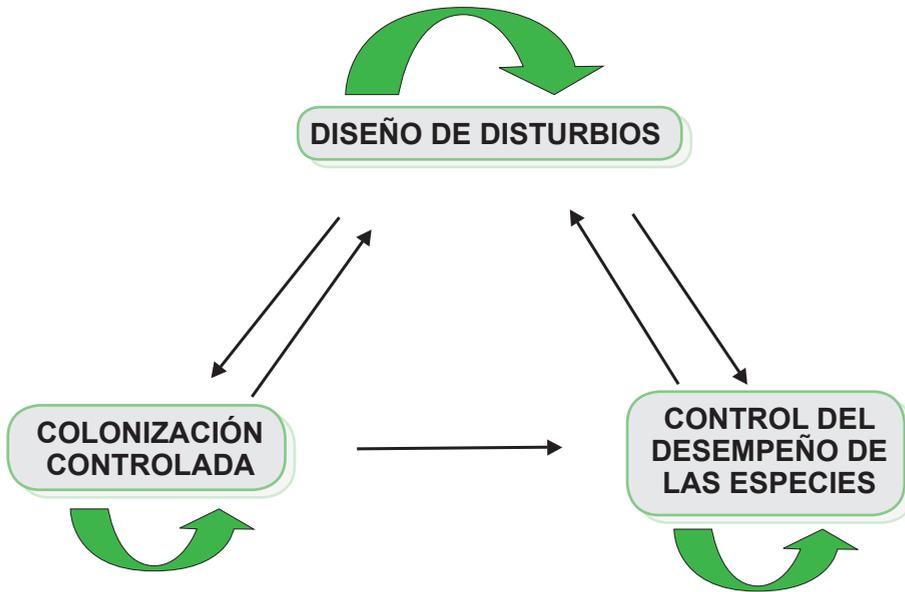
**Figura 1.** Estructura jerárquica de las causas de sucesión (Tomada de Pickett et al. 1987, Pickett & Cadenasso 2005).

## 1.4 Sucesión y restauración ecológica

Para Luken (1990), las causas sucesionales de Pickett et al. (1987), pueden ser modificadas para ser aplicadas en el direccionamiento de sucesiones en acciones de restauración ecológica. De esta forma, al dirigir una sucesión se debe inicialmente generar un lugar disponible en el cual se realiza un control dejando que colonicen únicamente las especies de interés, su desempeño puede ser modificado y mejorado usando distintas técnicas como el uso de enmiendas o la eliminación de especies competidoras. Estos tres componentes se interrelacionan y son complementarios de tal manera que su aplicación es un proceso circular y continuo, como se observa en las Figuras 2 y 3.



**Figura 2.** Equivalencia entre las tres causas generales de sucesión de Pickett et al. (1987) y los tres componentes propuestos por Luken (1990) para dirigir sucesiones mediante acciones de gestión y restauración (Tomado de Luken, 1990).



**Figura 3.** Tres componentes de gestión para la sucesión dirigida. Líneas rectas representan pasos secuenciales, líneas curvas indican pasos repetidos. Modificado de Rosenberg y Freedman (1984), por Luken 1990 (Tomado de Luken 1990).

El estudio de las sucesiones vegetales, sean naturales o inducidas por los hombres en proyectos ambientales, de conservación o restauración, permite entender los cambios en composición y abundancia de especies del ecosistema, estos cambios son los que buscan imitar, facilitar y acelerar o en algunos casos evitar (McCook, 1994, Cairns & Heckman, 1996). Para Martínez (1996), “la sucesión ecológica es el marco conceptual en el cual se basa la restauración ecológica”, cuando se dirigen las sucesiones se sugiere manipular satisfactoriamente la fuente de propágulos en etapas tempranas de la sucesión y aumentar el desempeño de las especies de interés, garantizando así el cumplimiento de sus objetivos (Luken, 1990).

Del Moral et al. (2007) establecieron relaciones entre los conocimientos proporcionados por el estudio de las sucesiones vegetales y su aplicación en proyectos de restauración (Tabla 1).

Lo anterior facilita la identificación de acciones necesarias de restauración, según el caso, orienta su implementación y evalúa su pertinencia y eficacia en cada situación.



**Tabla 1.** Comparación de conocimientos adquiridos desde el estudio de las sucesiones y sus aplicaciones en restauración. Tomado de del Moral et al. (2007).

Tema	Conocimientos desde el estudio de las sucesiones	Aplicación a la restauración
Mejoramiento	Restricciones al establecimiento por estrés, creación de sitios seguros, baja fertilidad puede incrementar diversidad	Reducir infertilidad y toxicidad. Crear heterogeneidad.
Dispersión	Banco de especies a escala regional limitado.	Introducir en etapas tempranas especies con baja dispersión
Colonización	Las etapas tempranas tienen como características alta entropía, baja sobrevivencia y fenómenos estocásticos	Introducir plantas de diferentes hábitos y plantar más de las necesarias.
Establecimiento	Determinado por las condiciones de estrés, necesidad de lugares seguros.	Crear heterogeneidad y sitios seguros apropiados
Facilitación e Inhibición	Importancia de plantas niñeras, efectos de prioridad de llegada. Fuerte dominancia reduce diversidad.	Mejorar las condiciones y conducir al dominio de mosaicos. Uso de plantas “serales” en el inicio del proceso.
Herbivoría	Animales pueden eliminar especies potencialmente exitosas	Proteger las plantas de la herbivoría y las semillas de pequeños predadores.
Ensamble de especies	Afectado por interacciones bióticas, azar; trayectorias alternativas son comunes, a veces inducida por diferencias de herbivoría	Aceptar la presencia de varias estructuras viables y que sus resultados sean funcionales
Desarrollo del ecosistema	Afectado ampliamente por las interacciones bióticas después de los disturbios	Planear respuestas a más disturbios y manejar los efectos bióticos.



Actualmente, eventos asociados a las alteraciones antrópicas, como la invasión de especies exóticas, la fragmentación de los ecosistemas y el cambio climático, son una amenaza para los ecosistemas e importantes motores de pérdida de la diversidad, razón por la cual los proyectos de restauración son cada vez más necesarios (Suding & Hobbs, 2009). Para Walker et al. (2007); la restauración es la manipulación de hábitats o paisajes después de la aplicación de disturbios. El objetivo principal es el retorno a una trayectoria sucesional posible, gracias a la comprensión del cambio de la vegetación. Esta labor se facilita al contar con información acerca de cómo funcionaba el ecosistema antes de ser modificado o degradado, así, se tiene una base para la reintroducción y la reinstalación de los procesos esenciales (Hobbs & Cramer, 2008).

La restauración ecológica opera desde escalas muy locales a regionales (Hobbs & Cramer, 2008), proporciona beneficios como estabilización del suelo, hábitat para la vida silvestre y biodiversidad, además reduce la expansión de especies invasoras gracias al establecimiento de especies nativas (Bakker & Wilson, 2004). Actualmente, los procesos de restauración se integran con estudios de ecología sucesional, ya que conceptos de dispersión, interacciones de las especies, al igual que la relación plantas-suelo y recuperación del suelo son explicados desde la dinámica sucesional, lo que convierte a esta área de la ecología en una herramienta tangible, útil y aplicada a las acciones de restauración (Walker et al. 2007).

## 1.5 Restauración ecológica

Es un procedimiento que nació a finales de la década de los años 80, es entendida como la actividad intencional que inicia o acelera la recuperación de un ecosistema degradado, dañado, destruido o transformado por actividades humanas o un agente natural (SER, 2004), es decir, interviene en el proceso de la sucesión ecológica en ecosistemas que han sido afectados por algún disturbio. Sin embargo, este procedimiento es reconocido ampliamente como el esfuerzo

práctico para recuperar de forma asistida las dinámicas naturales tendientes a restablecer algunas trayectorias ecológicas de los ecosistemas nativos de una región (Vargas, 2011).

Mediante la restauración, se busca recobrar los atributos funcionales y estructurales de un ecosistema (Guariguata, 2000), como los niveles de diversidad, complejidad, sostenibilidad, estructura biológica y composición de especies, la cual opera por medio de la inducción de transformaciones ambientales (Gann & Lamb, 2006), y en dirección de las tendencias generales de la sucesión, lo que implica el manejo de factores físicos, biológicos y sociales.

La base conceptual de la restauración está fundamentada en la teoría de la sucesión. En los ecosistemas, las comunidades naturales tienden a recuperar de forma espontánea su composición y estructura después de una perturbación natural o antropogénico hasta remover los efectos dañinos (Young et al., 2005). Por ende, la restauración es principalmente la manipulación de la sucesión y se centra en la aceleración de las especies óptimas para la recuperación y el cambio de sustrato al punto final deseado (Luken, 1990).

Por ello, “El propósito de la restauración ecológica es la aplicación de técnicas y estrategias para la restauración de áreas perturbadas, como punto de referencia se utiliza el estado de los ecosistemas predisturbio” (Bradshaw, 1993; Woodwell, 1994 y Clewell & Aronson, 2006), por lo expuesto anteriormente, una restauración exitosa aprovecha los procesos que impulsan la sucesión generando estudios de cambio de la vegetación como son la dinámica del cambio climático global, biología de invasión, las consecuencias de la degradación regional y de cuencas hidrográficas (Davis et al., 2005). Además, es importante mencionar que este proceso de restauración ecológica en un área disturbada se realiza tanto en la escala de las comunidades, ecosistemas y paisaje.

Uno de los principales pasos en los procesos de restauración para áreas disturbadas, es realizar el diagnóstico, ya que permite

el conocimiento de la historia, tipo de disturbio tensionante o tensionantes, los factores potenciadores, las técnicas y estrategias (tratamiento), por emplear en el proceso de restablecimiento; por esta razón, la caracterización vegetal es uno de los primeros elementos a tener en cuenta para lograr la efectividad de la restauración (Bernal & Fajardo, 2004).

Los estudios de restauración proporcionan una importante información para mejorar la comprensión de la sucesión, donde las pruebas prácticas son evidentes en la publicación de los resultados, y las cuales deben incluir actividades como la utilización de protocolos, pruebas de diseños experimentales (comparaciones de tratamientos), análisis estadísticos y discusión de resultados. También, proporcionan una visión de vínculos históricos y biológicos entre componentes del paisaje, detalles sobre impactos al agua o en los cambios de sustrato y los esfuerzos para hacer frente a la toxicidad del suelo y la infertilidad, así como los esfuerzos para promover la dispersión de propágulos al sitio, son actividades que pueden contribuir a la comprensión de la fisiología y la historia de vida de las especies (Walker et al., 2007).

Para la restauración del bosque, y en general de cualquier ecosistema que haya sido sometido a diferentes regímenes de disturbio, se hace necesario entender los fenómenos sucesionales y los disturbios que los generan (Vargas, 2000). Así, se aborda el disturbio como un evento que modifica el curso de la sucesión e influye sobre las comunidades y especies, tanto en la estructura y dinámica de la comunidad, como las propiedades del ecosistema (Pickett & White, 1985).

## 1.6 Diferencias entre sucesión y restauración

La sucesión y la restauración difieren en escala, la sucesión comúnmente aborda intervalos de tiempo entre 10 y 200 años, que abarca los tiempos de vida de la mayoría de las plantas vasculares perennes, mientras que la restauración normalmente se centra en períodos de entre 1 y 20 años, o la duración de la participación humana en la mayoría de los proyectos (Walker et al., 2007).

Ambos pueden implicar una amplia gama de escalas temporales y trayectorias particulares de sucesión que pueden ampliarse a miles de años (Wardle et al., 2004), y el uso de dichas cronosecuencias o espacios para sustituciones temporales (Pickett, 1989), es esencial para escalas de tiempo más largas y que está bien establecida en los estudios de sucesión, pero no comúnmente para la planificación de la restauración (Hobbs, 2005), donde dichas escalas espaciales difieren con la sucesión.

## 1.7 Similitudes y vínculos entre sucesión y restauración

A pesar de los diferentes orígenes y planteamientos, la sucesión y la restauración comparten muchos rasgos que hacen vínculos más fuertes. En una propuesta realizable, ambos tienen que ver con las respuestas a las perturbaciones en especial los iniciados por el humano. Los dos se refieren a un subconjunto del paisaje y depende de los conocimientos sobre la función del ecosistema, la estructura de la comunidad, su dinámica y los atributos de las especies con el fin de actuar y predecir sobre la secuencia de eventos discretos llamada trayectorias sucesionales (Walker et al., 2007).

## 1.8 La sucesión en restauración

Por casi un siglo de estudio en muchas áreas del mundo, el proceso de sucesión puede ofrecer contribuciones sustanciales a la disciplina de la restauración. La sucesión ofrece una perspectiva a largo plazo y las predicciones a corto plazo en la dinámica de las especies y proporciona puntos de referencia para la restauración que pueden sugerir resultados de acciones de gestión (Andel & Aronson, 2009).

Los métodos desarrollados en los estudios de sucesión se pueden incorporar en la restauración, por ejemplo, grupos funcionales de plantas (atributos vitales), filtros de especies,



montaje de ecosistemas, transición de modelos y de modelización biogeoquímica. Esta también contribuye a la comprensión de que múltiples trayectorias son posibles, por lo que los objetivos de restauración deben permanecer flexibles y abiertos al cambio.

La teoría de sucesión también sugiere que la reconstrucción de la dinámica de los ecosistemas debe incorporar respuestas a los cambios dentro del sistema, es decir, realizar interacciones entre especies y las perturbaciones del exterior, y entenderlas no solo como modificaciones de las variables abióticas, sino también de invasiones bióticas (Walker et al., 2007); este tipo de cambios pueden o no ser previsible lo que significa que la restauración debe seguir un estilo en la dirección de adaptación (Rapport et al., 2003).

Sin embargo, la comprensión de la sucesión puede aclarar varias funciones de los ecosistemas para la restauración, como desarrollo del suelo, dinámica de nutrientes, almacenamiento de carbono, flujo de energía e hidrología local; mientras que, a nivel de comunidad vegetal, las sucesiones incluyen información sobre la biomasa, riqueza de especies, uniformidad de especies, densidad de especies, distribución de área foliar, índices y agregación espacial (Walker et al., 2007). Mientras que, para la dinámica de la comunidad, esta ayuda a explicar el modo de facilitación e inhibición competitiva de las interacciones de las especies, como planta / suelo, planta / planta y planta/animal, así como una visión de la dispersión, como sus efectos prioritarios y de atrapamiento). También, ofrece información sobre diversas características de historia de vida como la polinización, germinación, establecimiento, crecimiento y longevidad de especies (Walker et al., 2007).

## 1.9 Sucesión y respuestas a los impactos ambientales

Los disturbios provocan cambios bruscos en pérdidas de biomasa, por lo general asociado con cambios similares en la función del ecosistema, mientras que la sucesión se produce después de las perturbaciones, que van de leves a severas, donde según las alteraciones las especies

cambian, el recambio no es direccional y los nutrientes pueden perderse, al igual que, muchos individuos mueren, pero la mayoría de las especies sobreviven.

La sucesión primaria se produce después de las perturbaciones severas que forman nuevas superficies. Rara vez hay una herencia biológica, por lo que la regeneración es impulsada desde fuera del sitio. Como ejemplos de perturbaciones naturales están las lavas, los glaciares, los corrimientos de tierras y las inundaciones (Walker et al., 2003).

Por ejemplo, la minería produce enormes desechos completamente inertes y el mal uso del suelo en actividades inadecuadas de explotación de recursos bióticos, acelera la erosión a tal grado que terminan por formarse ambientes carentes de vida y suelo, y en regiones cubiertas por glaciares se ha notado la disminución de tamaño a consecuencia de una elevación de la temperatura. Cuando un glaciar se retrae deja al descubierto una superficie fuertemente erosionada y completamente desprovista de vida, es en ese momento que este espacio libre comienza a ser colonizado por esporas de microorganismos, donde aparecen sobre el sustrato rocoso líquenes y si el clima es húmedo por musgos (Valdés & Cano-Santana, 2005).

## 1.10 Especies Facilitadoras

La facilitación biológica es el proceso por el cual las plantas establecidas mejoran el rendimiento de otras plantas, lo cual se ha destacado durante el establecimiento, en gran parte a los primeros estudios de sucesión que fueron enfocados en este proceso (Walker et al., 2003). La facilitación de carácter o tipo físico se da cuando las plantas establecidas mejoran la disponibilidad de humedad del suelo, la temperatura o condiciones de luz o reducir el viento. Las plantas también mejoran su vigor (Barchuk et al., 2005), y facilitan el establecimiento de plántulas (Henríquez & Lusk, 2005). Las plantas nodrizas pueden inhibir una especie,



liberando así otras especies de la competencia. Las leguminosas son particularmente propensas a tener tales interacciones complejas (del Moral & Rozzell, 2005).

### **1.11 Dinámica de dispersión y reclutamiento de plantas**

La producción de semillas, su dispersión y el reclutamiento de plántulas son procesos importantes en la dinámica de poblaciones, precisamente porque estos casi nunca son completamente exitosos

(Clark et al., 1999), la falta de arribo de semillas a todos los sitios del sotobosque, limita las tasas de crecimiento poblacional, abundancia y distribución, un fenómeno denominado como limitación de semillas.

Sin embargo, el reclutamiento se puede entender cuando las especies de ciclo corto suelen tener una estructura poblacional de tipo piramidal, con elevados porcentajes de plántulas y de individuos juveniles, lo que indica que muchas plántulas sobreviven y pasan a formar parte del establecimiento poblacional.





Foto: Angela Rocío Mora P.

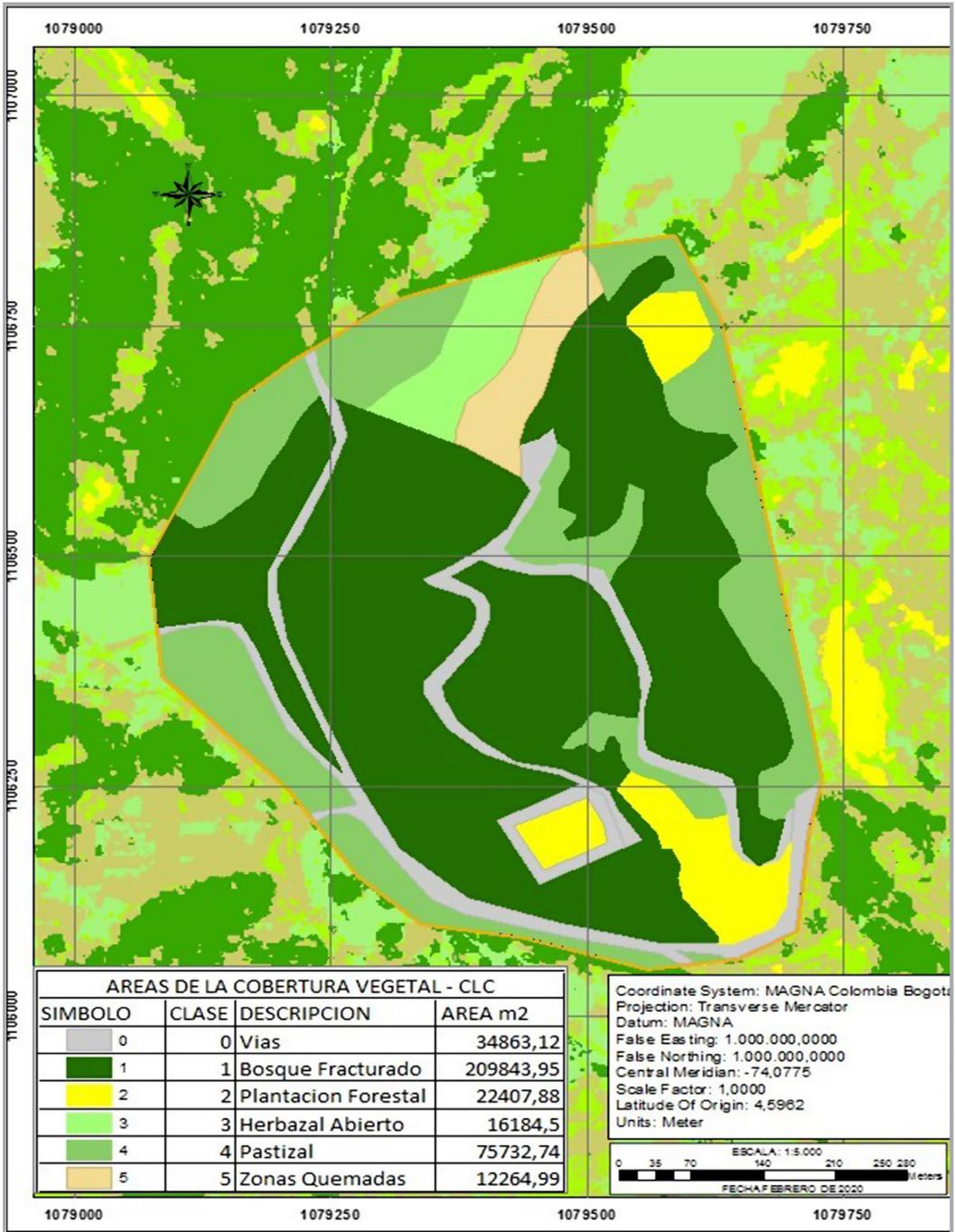


# MARCO METODOLÓGICO



La investigación se realizó en el predio denominado “La Colina”, adquirido por la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC) en el año de 1973; el cual, según los moradores, fue utilizado para actividades agrícolas de cereales (trigo, maíz y cebada) y al pastoreo de ovejas. A mediados de la década de los 80, la Universidad, estableció una plantación forestal de árboles (*Pinus patula* y *Cupressus lusitanica*), eucalipto (*Eucalyptus globulus*) y acacia (*Acacia mearnsii*, *A. melanoxylon* y *A. decurrens*), para aprovechamiento forestal (Fig.4).

El área de estudio fue una plantación de *Cupressus lusitanica* (ciprés), de 1225m<sup>2</sup> y aproximadamente 30 años de establecida, con árboles de altura promedio de 16 a 20 m, densidad de copa considerable y distancia entre los individuos de plantación de dos a tres metros aproximadamente, ubicada a 5°33'29,0" N y 73°21'37,0" W sobre los 2.823 de altura (Fig.5), la cual se encuentra en zona de vida de bosque andino, con temperatura ambiente promedio de 14°C, y temperatura promedio de suelo de 18°C, humedad relativa promedio de 75% y precipitación mensual promedio anual de 192 mm (IDEAM, 2017). Dicha plantación presentó abundante y espesa capa de hojarasca (escamas) y una pendiente que varió entre 15 a 20°.



**Figura 4.** Coberturas del área estudio “La Colina”, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. *Fuente:* Andrés Bautista Vargas (2018), a partir de metodología Corine Land Cover, 2010.



 **Figura 5.** Delimitación área de estudio: Plantación de *Cupressus lusitanica*, predio la Colina- Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja-Boyacá. **Fuente:** Ángela Rocío Mora P.

## Metodología

Se llevó a cabo a partir de una fase de diagnóstico, experimental y de monitoreo.

### *Fase 1. Diagnóstico*

Se realizó el registro de las especies vegetales asociadas al lado del claro, antes de la tala de los pinos, mediante un transecto de 35 m, con un metro de distancia a lado y lado, para un total de 70m<sup>2</sup>, se tuvo en cuenta su composición, riqueza, altura, cobertura y estratificación según la clasificación de Rangel y Lozano (1986).

### Adecuación del área experimental

Se realizó apertura del claro de 35 x 35m (Fig. 6), talando 68 pinos de ciprés *Cupressus lusitánica*, de adentro hacia afuera; para ello, se cortaron cada uno de los árboles desde la base del tronco sosteniéndolos con una cuerda desde la mitad del tronco, para evitar el impacto de rastrillar el suelo y alterar la capa de escamas a la hora de su caída. Posteriormente, se retiraron a mano alzada los troncos y ramas los cuales fueron cortados en fragmentos pequeños en un área al lado del claro.



Figura 6. Apertura de claro: a) Adecuación área de estudio/ retiro y manejo de los árboles extraídos, b) área adecuada (claro). Fuente: Ángela Rocío Mora P.

## *Fase 2. Experimental*

### **Diseño experimental**

Una vez efectuada la adecuación del claro, se aplicó la metodología propuesta por Rodríguez y Vargas (2009), con dos modificaciones (remoción y combinación de suelo, remoción de 5-10 cm). Se establecieron 12 parcelas experimentales de  $4 \times 4$  m, distribuidas en tres réplicas por cada tratamiento, con 1,5 m de distancia entre ellas para evitar el efecto borde, cada parcela se subdividió en celdas de  $1 \times 1$  m, para un total de 16 subparcelas (Fig. 7 y 8d); las parcelas se organizaron en 4 bloques debido a que el sector presentó una pendiente leve (Fig. 9) (Tabla 2). Los tratamientos aplicados fueron: remoción superficial de escamas (**T1**); remoción de suelo de 0 a 5 cm de profundidad (**T2**); remoción de suelo de 0 a 10 cm de profundidad (**T3**) y sin remoción de escamas (**control**) (Fig. 8). La remoción superficial de escamas se realizó manualmente y para la remoción de suelo de 0 a 5 cm y 0 a 10 cm se utilizaron dos azadones con las medidas establecidas (Fig. 8e).



8a



8b



8c



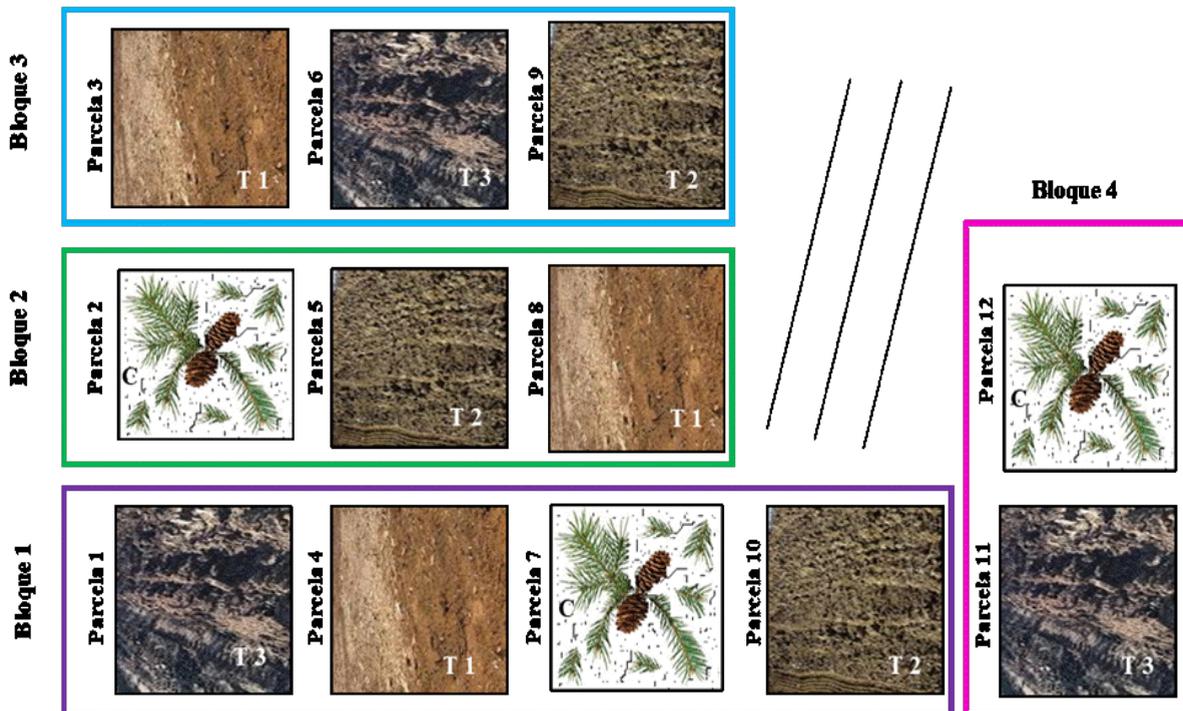
8d



8e



**Figura 8.** Aplicación de los 4 tratamientos, con tres replicas cada uno: **a)** remoción de escamas (T1); **b)** remoción de suelo e 0 a 5cm de profundidad (T2) y remoción de suelo de 0 a 10 cm de profundidad (T3); **c)** sin remoción de escamas (control); **d)** división de las parcelas en celdas de 1x1m para un total de 16 subparcelas. **e)** Herramientas (azadones) de 0 a 5 cm y 0 a 10 cm utilizados para establecer los tratamientos T2 y T3. **Fuente:** Ángela Rocío Mora P.



**Figura 9.** Representación esquemática del diseño experimental, 12 parcelas de 4 × 4m con 4 tratamientos distribuidas al azar en tres réplicas. Organizadas en 4 bloques. **Tratamientos:** remoción superficial de escamas (T1), remoción de suelo de 0 a 5cm de profundidad (T2), remoción de suelo de 0 a 10 cm de profundidad (T3) y sin remoción de escamas (control). **Fuente:** Ángela Rocío Mora P.



**Tabla 2.** Distribución de los tratamientos aplicados por parcela y bloque en el diseño experimental.

Tratamientos	Parcela	Bloque
T1 Remoción superficial de escamas	3	1
	8	2
	4	3
T2 Remoción de suelo de 0 a 5cm de profundidad	9	1
	5	2
	10	3
T3 Remoción de suelo de 0 a 10 cm de profundidad	6	1
	1	3
	11	4
C Sin remoción de escamas	2	2
	12	4
	7	3

## Primeras etapas sucesionales

El proceso de sucesión se evaluó durante nueve meses en cada una de las 16 subparcelas de las 12 parcelas establecidas, sin discriminar que las especies emergentes fueran del banco de semillas germinable o de lluvia de semillas. En cada subparcela se registraron datos de altura, cobertura, abundancia, composición y número de especies, tanto de los individuos establecidos como de los nuevos que germinaban cada mes, utilizando una cuadrícula de 1x1 m, subdividida cada 10 cm (Fig. 10).



**Figura 10.** Evaluación de sucesión con cuadrícula de seguimiento sucesional de 1x1 m subdividida cada 10 cm, en cada una de las 16 subparcelas de las 12 parcelas establecidas con los diferentes tratamientos. *Fuente:* Ángela Rocío Mora P.

## Análisis de datos

Los datos se trataron con el Software PAST v.4.17, se calcularon las especies promedio por parcela para cada tratamiento, para cualificar la similitud entre las especies, en todas las parcelas se calcularon los índices de diversidad de Shannon, Margalef, Simpson y de Equidad

(Magurran & McGill, 2011); se elaboró un clúster con el coeficiente de similitud de Jaccard, para evaluar la presencia/ausencia de las especies y se realizó un análisis de correspondencia para visualizar la relación entre los tratamientos y la presencia-ausencia de especies.

Para evaluar si existían diferencias significativas entre los valores de riqueza entre las réplicas y en cada uno de los tratamientos se estableció un análisis de varianza (ANOVA); para determinar si hay diferencia estadística para tratamientos y bloques teniendo en cuenta el número de especies e individuos se estableció un ANOVA multivariado.





Foto: Angela Rocío Mora P.



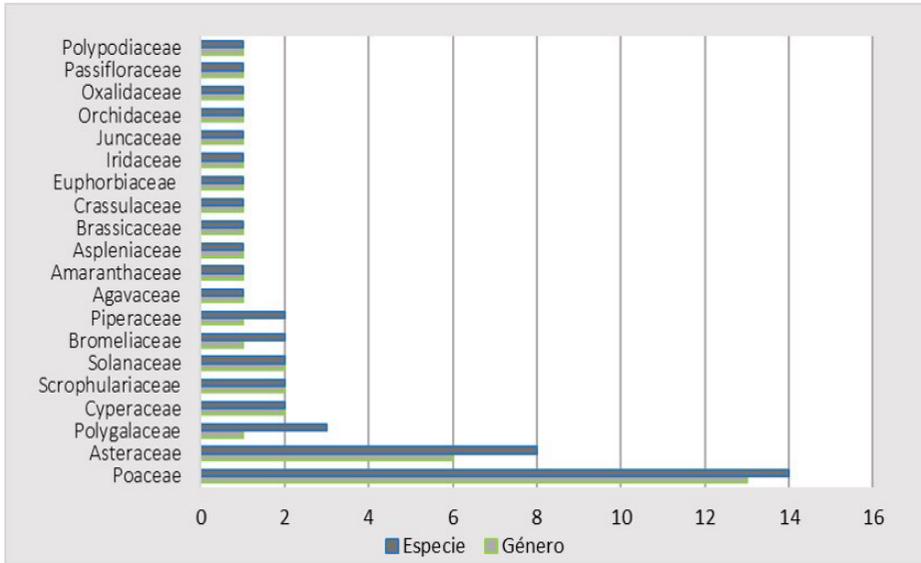
# RESULTADOS



## *Fase 1. Diagnóstico*

### **Registro de especies asociadas al claro**

Se registraron 943 individuos agrupados en 46 especies, 42 géneros y 21 familias (Anexo 1). Las familias con la mayor diversidad de especies y géneros fue *Poaceae* (14) con (13) géneros y *Asteraceae* (8) y (6) géneros, con menor diversidad se encuentran *Agavaceae*, *Amaranthaceae*, *Brassicaceae*, *Crassulaceae*, *Euphorbiaceae*, *Iridaceae*, seguidas de *Juncaceae*, *Orchidaceae*, *Oxalidaceae*, *Passifloraceae*, *Polygalaceae* y helechos como *Aspleniaceae* y *Polypodiaceae*. Los géneros más diversos encontrados fueron *Baccharis* con 3 especies, *Paspalum* 3 y *Polygala* 3, seguidos por *Peperomia* y *Tillandsia* cada uno con 2 especies, los otros géneros registraron una sola especie como *Aristida*, *Achyrochyne*, *Ageratina* y *Agrostis* (Fig. 11) (Mora & Galvis, 2018).



**Figura 11.** Diversidad de familias, géneros y especies asociadas a la plantación de *Cupressus lusitanica*. **Fuente:** (Mora & Galvis, 2018).

Las especies más abundantes fueron *Piptochaetium panicoides* (Lam.) E. Desv (60), *Achyrocline bogotensis* Kunth (DC) (56), *Juncus* sp1 (56), *Andropogon* sp (55), *Vulpia Myuros* (L.) C.C. Gmel (50) (Fig. 12), *Aristida* sp (40), *Kyllinga Odorata* (Vahl) (36), *Rhynchospora nervosa* (Vahl) Boeck (36), *Cortaderia nitida* (Kunth) Pilg (35), *Setaria parviflora* (Poir.) Kerguelen (33), *Jarava ichu* (Ruiz & Pav.) (28), *Sonchus oleraceus* (L.) (27), *Epidendrum secundum* (Jacq.) (25), seguida de *Sporobolus indicus* (L.) R. Br.) (20), *Tillandsia clavijera* (Mez) (20), *Kalanchoe pinnata* (Lam.) Pers. (20) y *Calamagrostis effusa*, *Baccharis boyacensis*, *Chromolaena scabra* con 18 (Fig.13); mientras que las menos abundantes 3 (Fig. 14) son *Peperomia* sp2 con 4, *Baccharis bogotensis* (Ruiz & Pav.) Pers (4), *Veronica pèrsica* (Poir.) (4), *Passiflora bogotensis* (Benth) (4) y *Croton funckianus* (Müll. Arg) con (Mora & Galvis, 2018).



*Piptochaetium panicoides*

*Juncus sp1*

*Andropogon sp*



*Vulpia Myuros*



*Achyrocline bogotensis*



**Figura 12.** Especies más abundantes asociadas al claro: Izquierda a derecha *Piptochaetium panicoides*, *Juncus sp1*, *Andropogon sp*, *Vulpia Myuros* y *Achyrocline bogotensis*. **Fuente:** Manuel Galvis R.





*Baccharis bogotensis*



*Croton funckianus*

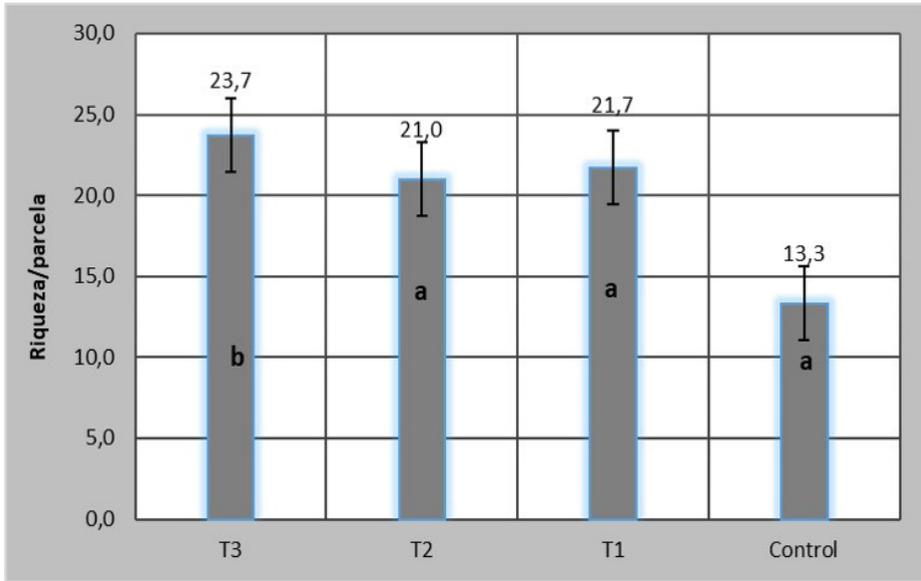


**Figura 14.** Dos de las especies menos abundantes asociadas al claro: *Baccharis bogotensis* y *Croton funckianus*. **Fuente:** Ángela Rocío Mora P.

## *Fase 2. Sucesión temprana*

### **Relación de especie-abundancia**

En total se registraron 40 especies (Anexo 3) y se encontró que el tratamiento de remoción de suelo de 0 a 10 cm de profundidad (T3) presentó el mayor número de especies (36) con un promedio de  $23.7 \pm 2.5$  especies por parcela, seguido por los tratamientos de remoción de suelo de 0 a 5cm de profundidad (T2) con (31) un promedio de  $21 \pm 4.0$  y remoción superficial de escamas (T1) con (30) promedio de  $21.7 \pm 5.7$  mientras que el control presentó el menor número de especies (20) con un promedio de  $13.3 \pm 1.5$  durante todo el experimento (Fig. 15).



**Figura 15.** Número de especies por parcela en cada tratamiento: remoción superficial de escamas (T1); remoción de suelo de 0 a 5cm de profundidad (T2); remoción de suelo de 0 a 10 cm de profundidad (T3) y sin remoción de escamas (control).

Las especies más abundantes en las parcelas control fueron *Rhynchospora nervosa*, *Anthoxantum odoratum*, *Gnaphalium americanum*, *Calamagrostis effusa*; para T1. *Achyrocline bogotensis*, *Gnaphalium americanum*, *Anthoxantum odoratum*, *Rhynchospora nervosa*; para T2. *Gnaphalium americanum* y *Achyrocline bogotensis* para T3 *Gnaphalium americanum*, *Achyrocline bogotensis*, *Anthoxantum odoratum* (Tabla 3).

La especie más dominante fue *Gnaphalium americanum*, la cual se registró en los tratamientos T2, T3 y T1 seguida de *Achyrocline bogotensis* que se encontró en el tratamiento T1, T2 y T3 y para control *Anthoxantum odoratum* y *Rhynchospora nervosa* (Fig. 16). En general, se observa que las especies presentes son arvenses propias de sistemas de producción agrícola o de pastizales.



*Gnaphalium americanum*



*Achyrocline bogotensis*



*Rhynchospora nervosa*



**Figura 16.** Especies más dominantes en los tratamientos T1, T2, T3: *Gnaphalium americanum*, *Achyrocline bogotensis* y para control: *Rhynchospora nervosa*.  
**Fuente:** Ángela Rocío Mora P. y Manuel Galvis R.



**Tabla 3.** Número de plántulas presentes por especie en cada tratamiento: remoción superficial de escamas (T1), remoción de suelo de 0 a 5cm de profundidad (T2), remoción de suelo de 0 a 10 cm de profundidad (T3) y sin remoción de escamas (control).

ESPECIE	TS	O	T1	T2	T3	CONTROL
<i>Pfaffia iresinoides</i>	HT	N	11		1	
<i>Achyrocline bogotensis</i>	HP	N	458	335	347	86
<i>Artemisia absinthium</i>	HT	N	41	26	22	
<i>Baccharis bogotensis</i>	ARP	N		1	2	
<i>Baccharis latifolia</i>	ARP	N		8	17	
<i>Chromolaena scabra</i>	ARP	N	2	1		
<i>Conyza sumatrensis</i>	HP	N	23	48	87	
<i>Chaptalia excapa</i>	HT	I	60	28	35	
<i>Gnaphalium Americanum</i>	HP	N	416	735	440	104
<i>Hypochaeris radicata</i>	HT	I	3	4	4	1
<i>Silybum marianum</i>	HT	I				1
<i>Sonchus asper</i>	HT	I	47	52	84	28

ESPECIE	TS	O	T1	T2	T3	CONTROL
<i>Taraxacum officinale</i>	HT	I	1	3	3	2
<i>Brassica rapa</i>	HP	I	5	2	4	
<i>Tradescantia</i> sp	HT	N		4	1	
<i>Kalanchoe</i> sp	HP	I	3		2	
<i>Carex</i> sp	HT	N	21	9	11	47
<i>Rhynchospora nervosa</i>	HP	N	234	71	129	215
<i>Sisyrinchium Angustifolium</i>	HP	N	17	27	27	
<i>Juncus effusus</i>	HP	N	98	12	18	
<i>Hyptis obtusiflora</i>	HT	N	3	2		
<i>Hyptis brevipes</i>	HT	N			16	
<i>Oxalis latifolia</i>	HT	N			4	
<i>Oxalis medicaginea</i>	HP	N	51	180	161	
<i>Phytolacca bogotensis</i>	ARP	N	11	1	6	
<i>Plantago linearis</i>	HT	N	2	4	17	1
<i>Agrostis boyacensis</i>	GP	N	32	26	38	32
<i>Anthoxantum Odoratum</i>	GP	I	301	159	199	132
<i>Calamagrostis effusa</i>	GP	N	184	20	95	103
<i>Chloris</i> sp	GP	I	18	10	6	1
<i>Jarava Ichu</i>	GT	N	2			
<i>Sporobolus indicus</i>	GP	I	2		1	8
<i>Polypodium murorum</i>	HP	N		2	2	6
<i>Anagallis arvensis</i>	HP	I	30	142	102	
<i>Lachemilla</i> sp	HP	N	20	96	35	
<i>Alonsoa serrata</i>	HP	N			9	
<i>Gratiola</i> sp	HP	I		8	10	
<i>Physalis peruviana</i>	ARP	N			2	
<i>Solanum nigrum</i>	ARP	N	1	2		
<i>Verbena litoralis</i>	HP	N	18	4	2	
<b>Total</b>			2115	2022	1939	802

Tipo de sucesión (TS): **HP**: Hierba pionera; **HT**: hierba temprana; **ARP**: arbusto pionero; **GP**: gramínea pionera; Origen (O): **N**: Nativo, **I**: Introducido.

## Análisis de Diversidad

La diversidad (Tabla 4) en cada uno de los tratamientos se determinó con los índices de Shannon, Simpson y Margalef, donde Shannon ( $H'$ ), tuvo un valor comparable con la escala de Magurran (1988) donde valores menores a 1.5 indican poca diversidad y entre 1.5 a 3.5 son diversos. Los valores de los tratamientos fueron menores de 1.5, por lo que se puede inferir que son poco diversos, se compara con el valor máximo donde se obtiene el valor de Equidad de Pielou ( $J'$ ) con una escala de 0 a 1, donde valores cercanos a 1 indican que la cantidad de individuos de todas las especies es similar; los tratamientos tienen una equidad de 0.63 a 0.72, la más baja para T2 (0.63) y la más alta para grupo control (0.72).



**Tabla 4.** índices de diversidad de los diferentes tratamientos.

Indice	C	T1	T2	T3
Riqueza (S)	20	30	31	36
Shannon ( $H'$ )	0.9560	1.0304	0.9611	1.1174
Máximo $H'$ (log S)	1.3222	1.4914	1.5051	1.5682
Equidad de Pielou ( $J'$ : 0 a 1))	0.7231	0.6909	0.6385	0.7125
Simpson: 1-D	0.8571	0.8674	0.8158	0.8851
Margalef (DMg)	2.9782	4.1217	4.0731	4.7540
Máximo de Margalef	6.5692	7.8887	6.5692	9.9698

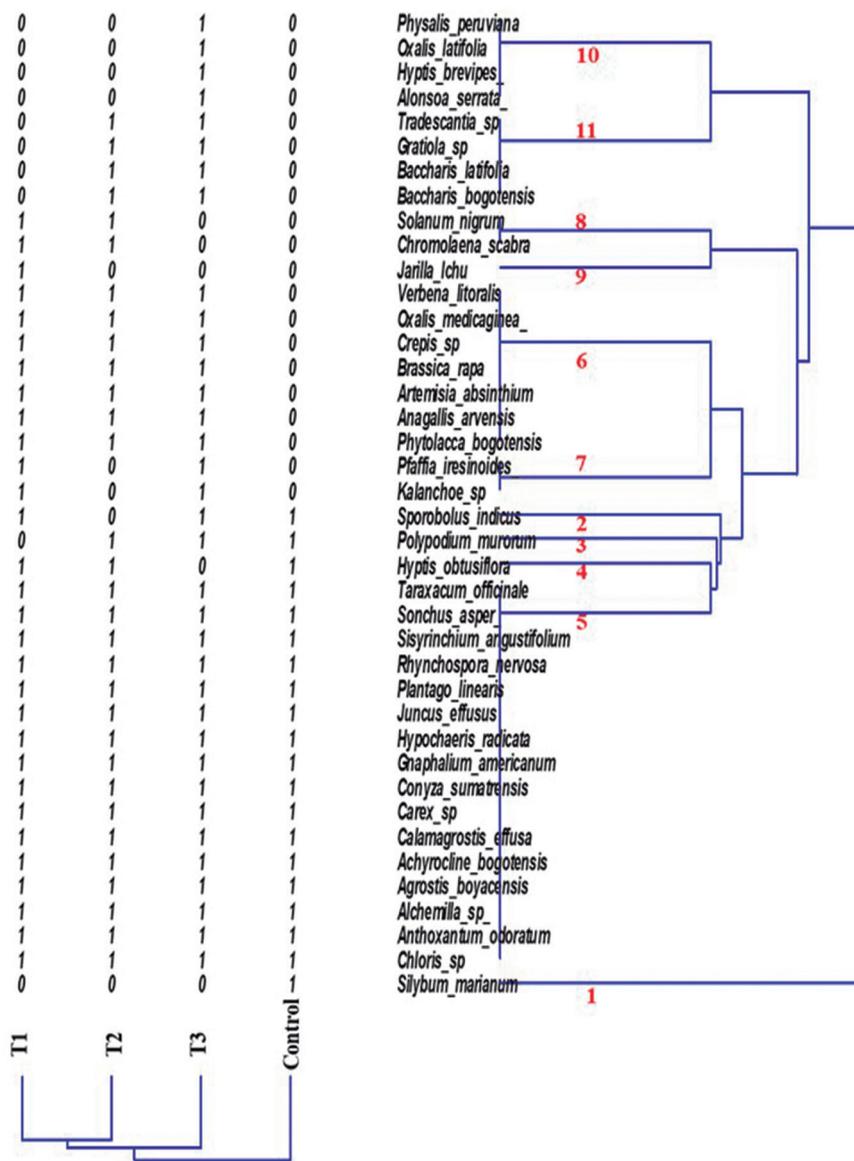
Durante el desarrollo del experimento no se observaron diferencias significativas entre los tres tratamientos y el control; sin embargo, es evidente un ligero aumento en el tratamiento T3, mostrándose como el de mayor diversidad.

Con base en el coeficiente de similitud de Jaccard para determinar, la presencia-ausencia de las especies por tratamiento en el último tiempo, se pudo identificar que los tratamientos más semejantes

fueron el T1 y T2 ( $S_j=0.75$ ), y estos a la vez los más parecidos a T3, mientras que el control es el tratamiento más heterogéneo. Se observó que *Silybum marianum* (Fig. 17), es tolerante a las escamas y solo se registró en control (grupo 1); *Sporobolus indicus* solo en T1, T2 y control (grupo 2); *Polypodium murorum* en T2, T3 y control (grupo 3); *Hyptis obtusiflora* solo en T1, T2 y control (grupo 4); las especies más comunes en todos los tratamientos fueron: *Taraxacum officinale*, *Sonchus asper*, *Sisyrinchium angustifolium*, *Rhynchospora nervosa*, *Plantago linearis*, *Juncus effusus*, *Hypochaeris radicata*, *Gnaphalium americanum*, *Conyza sumatrensis*, *Carex* sp, *Calamagrostis effusa*, *Agrostis boyacensis*, *Achyrocline bogotensis*, *Alchemilla* sp, *Anthoxantum odoratum*, *Chloris* sp (grupo 5); *Verbena litoralis*, *Oxalis medicaginea*, *Chaptalia exscapa*, *Brassica rapa*, *Artemisia absinthium*, *Anagallis arvensis*, *Phytolacca bogotensis* solo en T1, T2 y T3 (grupo 6); *Pfaffia iresinoides*, *Kalanchoe* sp en T1 y T3 (grupo 7); *Solanum nigrum*, *Chromolaena scabra* solo en remoción de escamas T1 y banco superficial de semillas T2 (grupo 8); *Jarilla ichu* solo en T1 (grupo 9); *Oxalis latifolia*, *Hyptis brevipes*, *Alonsoa serrata* y *Physalis peruviana* solo en banco profundo de semillas T3 (grupo 10); *Tradescantia* sp, *Gratiola* sp, *Baccharis latifolia*, *Baccharis bogotensis* solo en T2 y T3 (grupo 11) (Fig. 18).

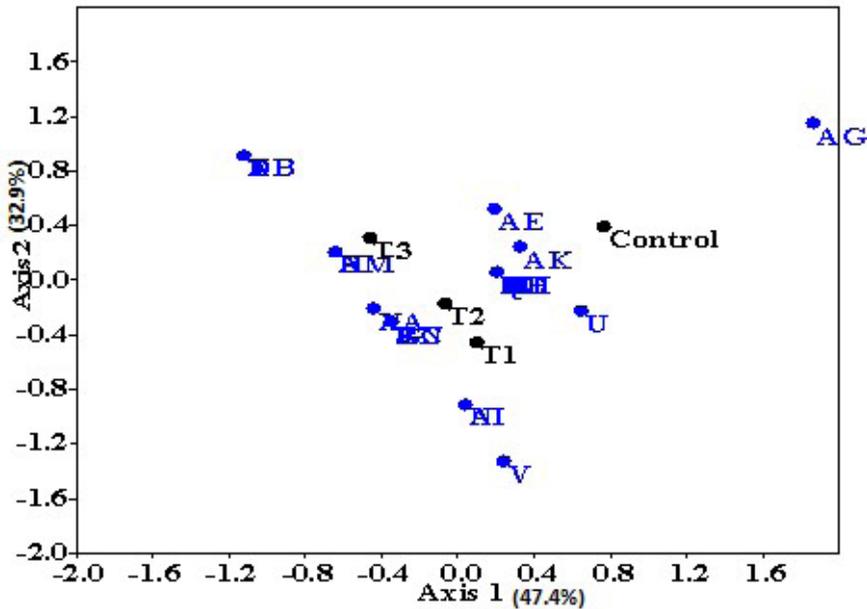


**Figura 17.** Ejemplar de *Silybum marianum* presente únicamente en parcelas de control. **Fuente:** Ángela Rocío Mora P.



**Figura 18.** Clúster coeficiente de Jaccard presencia-ausencia de especies por tratamiento: remoción superficial de escamas (T1); remoción de suelo de 0 a 5cm de profundidad (T2); remoción de suelo de 0 a 10 cm de profundidad (T3) y sin remoción de escamas (control), en el último tiempo.

Los once grupos formados en el clúster de coeficiente de Jaccard se compararon con el análisis de correspondencia, donde se muestra que se encuentran dispersos según presencia-ausencia de especies en cada tratamiento. Si las especies se encuentran más cercanas al centro se encontrarán en todos los tratamientos, pero si se encuentran hacia el extremo de un tratamiento solo se encontrarán en este (Fig. 19); para cada especie se le asignó un código (Anexo 2). Este análisis de correspondencia explica la variación de la presencia-ausencia en los tratamientos y el control en un 47.4% en el eje 1 y 32.9% en el eje 2.



**Figura 19.** Análisis de correspondencia presencia-ausencia de especies en cada tratamiento: remoción superficial de escamas (T1), remoción de suelo de 0 a 5cm de profundidad (T2), remoción de suelo de 0 a 10 cm de profundidad (T3) y sin remoción de escamas (control).

## **Composición, riqueza y densidad**

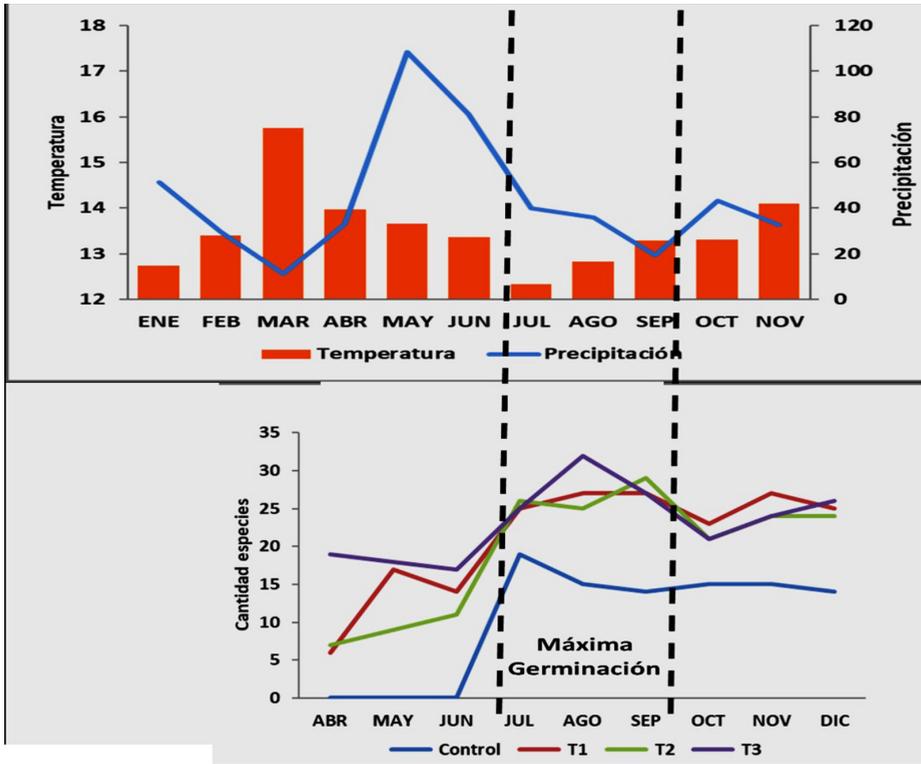
Se registraron 6878 individuos distribuidos en 20 familias, 39 géneros y 40 especies (Anexo. 3), siendo *Asteraceae* (3567), *Poaceae* (1369), *Cyperaceae* (737) y *Oxalidaceae* (396) las familias más representativas.

Los cambios en la riqueza de especies a través del tiempo se evidenciaron en todos los tratamientos, donde se presentó un crecimiento lento en los dos primeros meses (abril y mayo); sin embargo, se observó un pico de germinación en los meses de junio y julio para todos los tratamientos, el cual se mantuvo para los tratamientos T1, T2 y T3 en agosto y septiembre, excepto para el control, que descendió su crecimiento desde el mes de agosto y se mantuvo constante hasta diciembre.

Se observó un notorio pico de decrecimiento de especies para el resto de los tratamientos en el mes de octubre, en noviembre volvió a tener un crecimiento leve, y descendió nuevamente en diciembre; estos datos, comparados con los valores de temperatura y precipitación, sugieren que el aumento en la germinación se debe a la alta precipitación que se presentó en el mes de mayo y junio y a la disminución de la temperatura que se dio en julio y agosto (Fig. 20). Esta situación generó un ambiente óptimo para la expresión de las semillas, ya que estas requieren de humedad y baja temperatura.

La expresión del banco de semillas se dio en los meses de abril a junio, como se observa en la Figura 20, lo anterior, debido a que el control no tuvo ningún tipo de cambio en cuanto a la expresión de semillas, mientras que en el mes de junio y julio, hubo germinación de especies tanto para el control como para el resto de los tratamientos, lo que permitió evidenciar que las especies germinadas provinieron de lluvia de semillas en esos meses.





**Figura 20.** Régimen de precipitación y temperatura enero a noviembre de 2017 vs. Riqueza de especies por tratamiento: remoción superficial de escamas (T1); remoción de suelo de 0 a 5cm de profundidad (T2); remoción de suelo de 0 a 10 cm de profundidad (T3) y sin remoción de escamas (control).

Se aplicó un análisis de varianza (ANOVA), para determinar si existían diferencias estadísticamente significativas entre el número promedio de especies de los tratamientos. Se formuló como hipótesis nula la igualdad en el número de especies ( $p > 0.05$ ). El  $p$  valor del ANOVA ( $p = 0.0434$ ;  $p < 0.05$ ;  $F = 4.33$ ;  $gl: 3.8$ ), indicó que, existen diferencias significativas en el número promedio de especies para por lo menos un tratamiento. Se aplicó la prueba de diferencia mínima significativa (DMS), en donde por su similitud se agruparon en (a) los promedios de los tratamientos T1 (21.7), T2 (21) y T3 (23.7) y (b) los promedios del promedio control estadísticamente diferente (13.3) (Fig. 15).

## *Patrones sucesionales*

Para evaluar la dinámica sucesional, se observaron los cambios de la abundancia de las especies a través del tiempo (Fig. 21) donde el tratamiento T2 y T3 estuvieron dominados por *Gnaphalium americanum* seguidos por T1, posteriormente se encuentra la presencia de *Achyrocline bogotensis* en T1 y T3 seguida por T2 y control, las cuales se mantuvieron durante todos los meses del estudio.

Después de determinar el número de individuos por especie, se analizó la densidad (número de individuos por especie de cada tratamiento en cada mes), donde el T3 presentó mayor densidad en abril, mayo y junio; la densidad aumentó en T1, T2 y T3, y aparecieron los individuos de control en julio; T1 y T2 tuvieron mayor densidad que control y T3 en julio; disminuyó la densidad hasta octubre en todos los tratamientos y permanecieron más o menos constantes de octubre a diciembre.

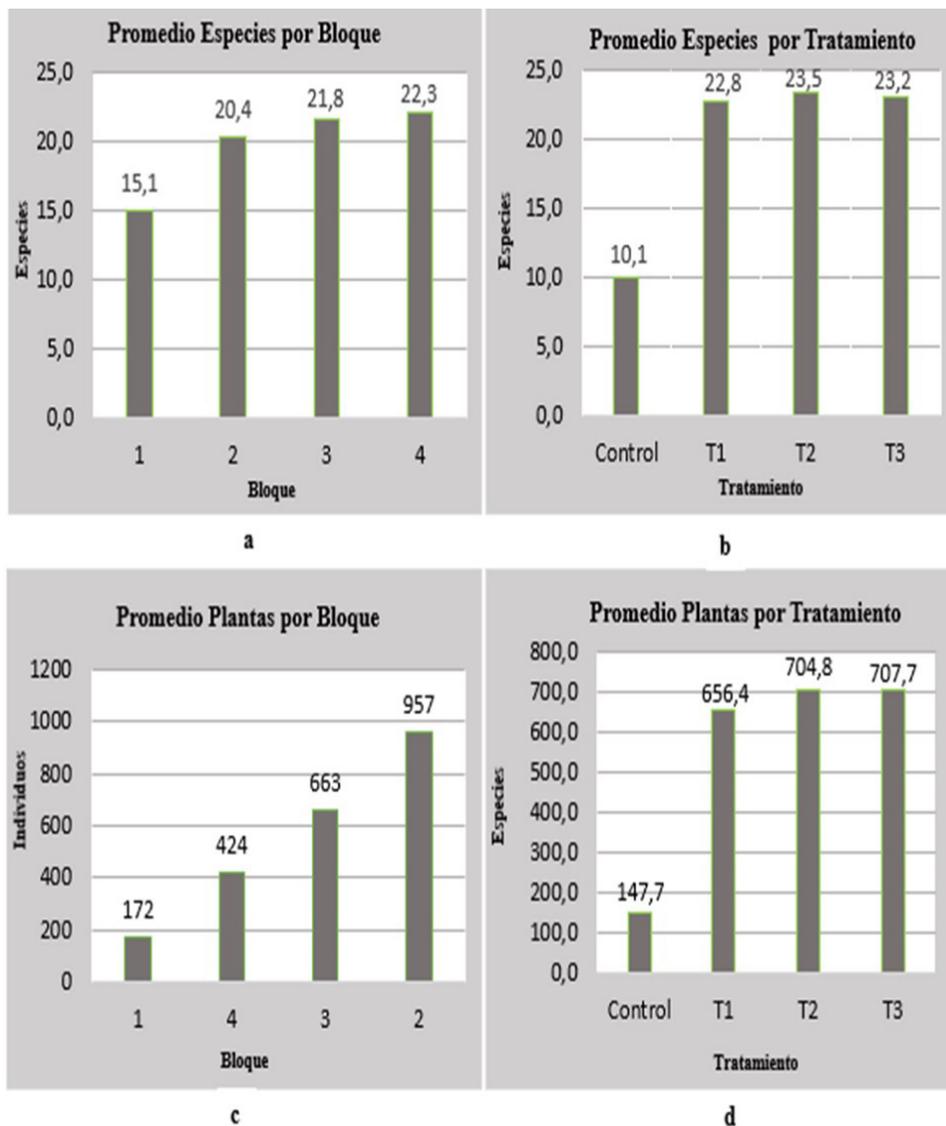
Se aplicó un ANOVA multivariado para determinar si hay diferencias estadísticamente significativas para tratamientos y bloques (pendiente del terreno), teniendo en cuenta el número de especies e individuos. Se formuló como hipótesis nula la igualdad ( $p \geq 0.05$ ) en la cantidad de especies y de individuos. Anova para individuos el valor  $p$  es mayor de 0.05 ( $p=0.2606$ ) para bloque, es decir, no hubo diferencias significativas en el número de especies para los bloques, en todos se presentó igual número de especies estadísticamente. Promedio de especies: B1= con un promedio de  $15.1 \pm 2.37$ , B2=  $20.4 \pm 2.37$ , B3=  $21.7 \pm 1.96$ , B4=  $22.3 \pm 3.06$  (Fig. 22a). El  $p$  valor fue menor para tratamiento ( $p=0.0298$ ;  $p < 0.05$ ;  $F= 7.11$ ;  $gl: 3$ ) es decir, si hubo diferencias significativas en el número de especies para los tratamientos, en por lo menos uno se presentó diferente número de especies estadísticamente. Se aplicó la prueba DMS: promedio de especies: T1= $22.8 \pm 2.42$ , T2=  $23.5 \pm 2.42$ , T3=  $23.2 \pm 2.37$ , control=  $10.1 \pm 2.37$  (Fig. 22b).

Para individuos, el  $p$  valor fue mayor de 0.05 ( $p=0.1266$ ) para bloque; es decir, no hubo diferencias significativas entre el número de individuos para los bloques, en todos se presentó igual número de individuos estadísticamente. Promedio de individuos: B1= promedio de  $172 \pm 186$ , B2= $957 \pm 186$ , B3=  $662 \pm 154$ , B4= $424 \pm 240$  (Fig. 22c). El  $p$  valor es mayor para cada tratamiento, lo cual indica que no hay diferencias significativas en el número de individuos para los tratamientos, en todos se presentan igual número de individuos estadísticamente. Promedio de individuos: T1=  $656 \pm 190$ , T2=  $704 \pm 190$ , T3=  $707 \pm 186$ , control= $147 \pm 186$  (Fig. 22d).



**Figura 21.** Avance de la sucesión en el tiempo a) abril a junio; b) Julio a septiembre y c) octubre a diciembre.





**Figura 22.** Promedio de especies e individuos presentes por bloques y tratamientos: **a)** Promedio especies por bloques; **b)** Promedio de especies por tratamientos; **c)** Promedio de individuos por bloques; **d)** Promedio de individuos por tratamientos.

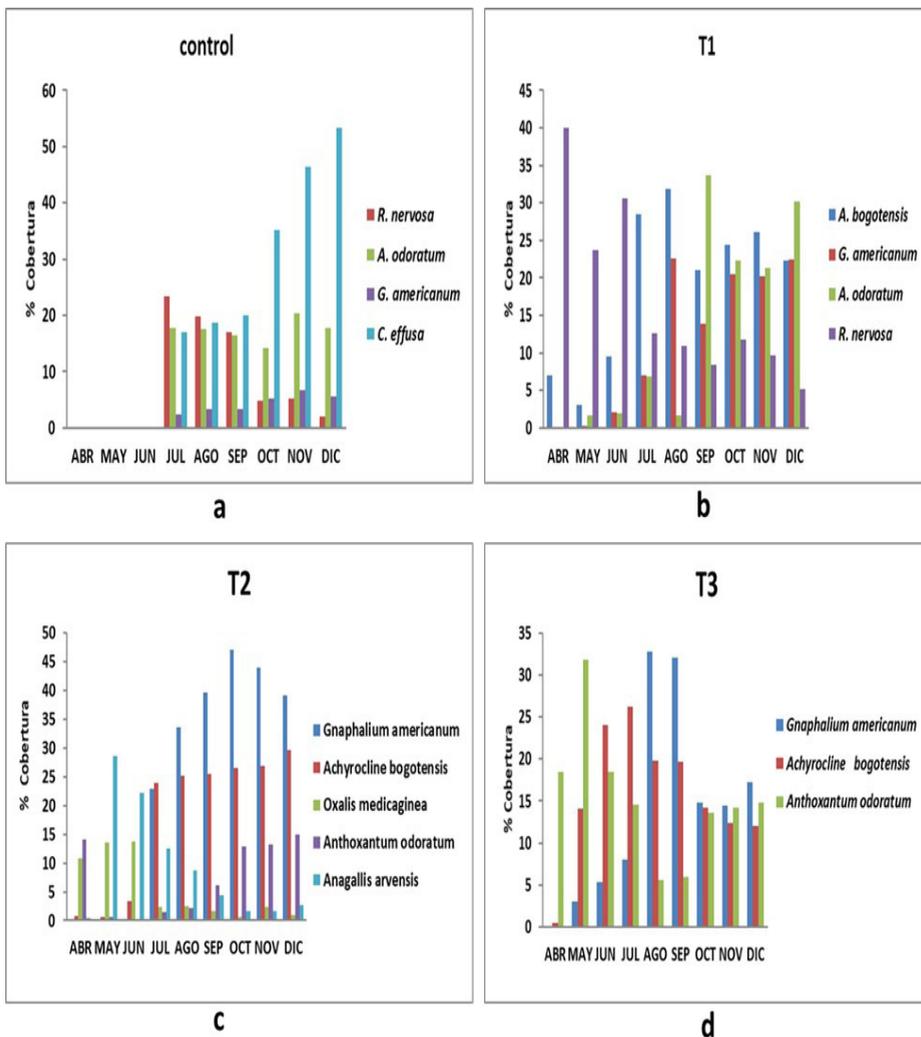
## Porcentaje de cobertura

Con base en las cuatro especies más representativas de cada tratamiento y el control, se evaluó el patrón de cobertura a través del tiempo, donde se observó que el control está dominado por cuatro especies, donde el porcentaje en cobertura estuvo representado por *Calamagrostis effusa* que cubrió el suelo en julio.

Posteriormente, la cobertura no aumentó y permaneció hasta septiembre; en octubre tuvo un incremento progresivo hasta diciembre, siendo *C. effusa* la especie con mayor porcentaje de cobertura a los nueve meses. Mientras que *Gnaphalium americanum*, presentó un bajo porcentaje de cobertura durante todo el tiempo; *Rhynchospora nervosa* presentó su más alta cobertura en julio y disminuyó progresivamente durante el transcurso del tiempo; *Anthoxantum odoratum* tuvo crecimiento en julio y mantuvo su porcentaje con un incremento en noviembre (Fig. 23a).

En el tratamiento T1, se observó un incremento del porcentaje de cobertura en abril para *Rhynchospora nervosa*, con un bajo incremento de mayo a julio, el cual se estabilizó hasta noviembre y descendió nuevamente en diciembre; de junio a agosto hubo un acrecentamiento alto para las especies *Achyrocline bogotensis* y *Gnaphalium americanum*, con una disminución en septiembre y se mantuvieron estables hasta el último mes, mientras que *Anthoxantum odoratum*, tuvo un mínimo aumento en su porcentaje de cobertura en julio pero con una ampliación de agosto a septiembre, se estabilizó en octubre y noviembre (Fig. 23b) (Fig. 24).

El T2 estuvo dominado por cinco especies, donde *Anagallis arvensis* y *Oxalis medicaginea* presentaron un incremento de abril a mayo, siendo más estable *Oxalis* (Fig. 24). Posteriormente, disminuyeron progresivamente hasta diciembre; *Gnaphalium americanum* fue la más representativa con un incremento de su porcentaje en junio y se mantuvo constante hasta octubre donde disminuyó hasta diciembre y *Achyrocline bogotensis* presentó un incremento en su porcentaje en julio y se mantuvo constante hasta el último mes (Fig.24) (Fig. 23c).



**Figura 23.** Porcentaje de Cobertura para de los tratamientos a través del tiempo. **a)** sin remoción de escamas (control), **b)** remoción superficial de escamas (T1), **c)** remoción de suelo de 0 a 5cm de profundidad (T2) y **d)** remoción de suelo de 0 a 10 cm de profundidad (T3).



*Rhynchospora nervosa*



*Achyrocline bogotensis* y  
*Gnaphalium americanum*



*Anthoxantum odoratum*



*Anagallis arvensis*



*Oxalis medicaginea*



**Figura 24.** Especies con dominancia de coberturas en los diferentes tratamientos. **T1:** *Rhynchospora nervosa*, *Achyrocline bogotensis*, *Gnaphalium americanum* y *Anthoxantum odoratum*. **T2:** *Anagallis arvensis*, *Oxalis medicaginea* y *Gnaphalium americanum*. **T3:** *Gnaphalium americanum*, *Achyrocline bogotensis* y *Anthoxantum odoratum*. **Fuente:** Ángela Rocío Mora P.

Para el tratamiento T3, la especie *Gnaphalium americanum*, presentó un aumento constante a partir del mes de abril con un incremento alto en su porcentaje de cobertura de julio a septiembre. Luego, se observó una disminución notoria en octubre con una estabilización hasta diciembre; mientras que *Achyrocline bogotensis*, tuvo un incremento a partir de abril hasta julio y se mantuvo constante hasta diciembre; *Anthoxantum odoratum* evidenció el porcentaje más alto en mayo con un decrecimiento hasta agosto, posteriormente con un aumento en octubre y su estabilización hasta el último mes (Fig. 24) (Fig. 23d).





Foto: Angela Rocío Mora P.



# DISCUSIÓN



## *Registro de especies asociadas al claro*

Con los datos de riqueza y estructura, se concluyó que la diversidad de especies para la familia *Poaceae* y *Asteraceae*, coinciden con los estudios de CONIF (1998), que afirman que la mayor riqueza y diversidad de especies para el trópico y el páramo, se encuentran dominados por este grupo de familias, pero en plantaciones de pino, las familias más abundantes son *Asteraceae*, *Melastomataceae*, *Poaceae*, *fabaceae*, *rubiaceae* y *Solanaceae*, las cuales se caracterizan por poseer mecanismos exitosos de reproducción y dispersión.

Datos similares se reportaron en la evaluación de vegetación en áreas con diferente edad post-tala realizada por Tulande *et al.*, 2018 donde registraron a las familias *Asteraceae* y *Poaceae* como las más representativas, teniendo en cuenta que las especies de estas familias tienen atributos ecológicos (extensa producción de semillas de fácil dispersión por su liviano peso y su resistencia a sitio que han sido perturbados).

La mayoría de dichas especies son colonizadoras o pertenecen estadios iniciales del proceso de sucesión. Lo que

sugiere que los bosques plantados con *C. lusitanica*, asocian especies de ruderales o adventicias exóticas que se adaptan a diferentes variables climáticas, inhibiendo la regeneración de las primeras sucesiones de especies propias de la región (Ver Mora & Galvis, 2018).

## Composición, riqueza y densidad

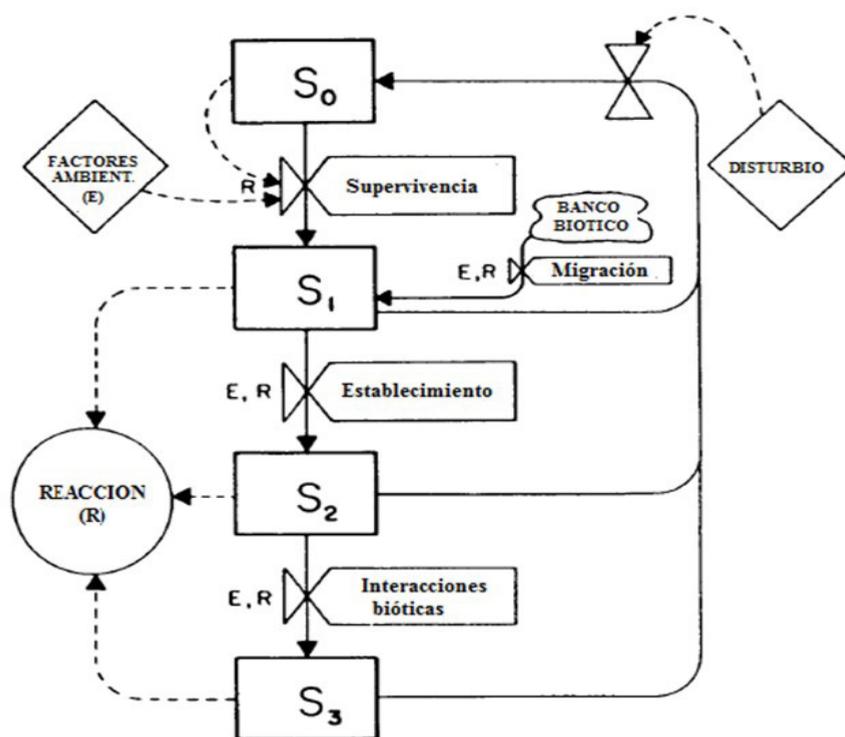
Se identificaron las primeras etapas sucesionales en diferentes tratamientos a través de un claro, donde se observaron especies arvenses o ruderales de tamaño pequeño, escasa ramificación, ciclos de vida cortos, crecimiento rápido y fuerte potencial reproductivo. Dichas características probablemente les permitieron colonizar más fácil y con mayor rapidez ambientes que habían sido sometidos a algún tipo de disturbio (Jaimes & Sarmiento, 2003). Kahmen & Poschlod (2004), expresaron que en la sucesión temprana las especies generalmente no se propagan vegetativamente, sino que, producen una mayor cantidad de semillas persistentes y las especies de semillas pequeñas son particularmente exitosas en las primeras etapas de la colonización (Thompson et al., 2001).

La aplicación de estos disturbios experimentales en el suelo, generó cambios evidentes en la composición, riqueza, abundancia y diversidad debido a las nuevas condiciones, en las que la mayoría de las especies que crecen son herbáceas. Muchas de estas son capaces de producir gran cantidad de semillas pequeñas y con estructuras para la dispersión lo que les permite alcanzar grandes distancias (González et al., 2008). Se registraron las especies de *Gnaphalium americanum*, *Achyrocline bogotensis*, *Anthoxantum odoratum*, *Oxalis medicaginea*, *Rhynchospora nervosa*, *Anagallis arvensis*, *Calamagrostis effusa*, *Conyza sumatrensis*, *Sonchus asper* y *Agrostis boyacensis*, especies muy comunes en áreas de potreros y áreas intervenidas (Corredor & Vargas, 2007).

A pesar de la historia de uso de estos suelos, se evidenció la existencia de un banco de semillas de las plantaciones, esperando condiciones favorables que hagan posible su germinación, establecimiento y

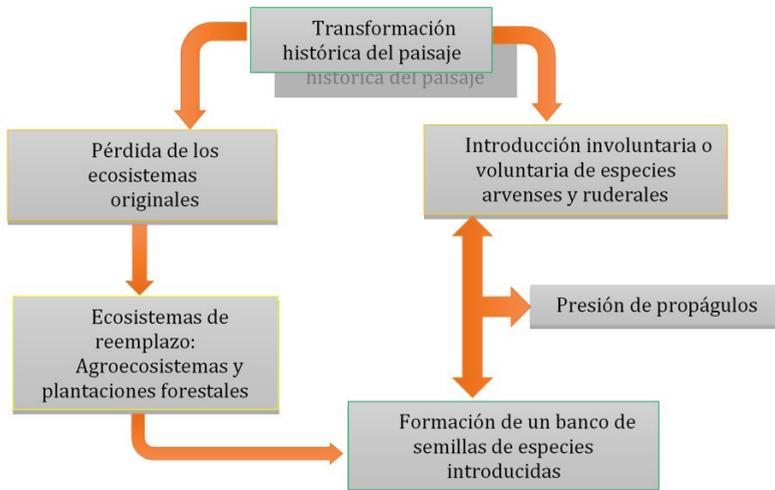


arribo de nuevas especies; así como la penetración de la luz y la precipitación que favorecen la aparición de especies. Lo anterior coincide con lo propuesto por (Roscher et al., 2009), quienes establecieron que, en un campo agrícola antiguo, las especies colonizadoras surgen principalmente del banco de semillas del suelo antes de la dispersión de las parcelas vecinas y el entorno aumentó el número potencial de especies colonizadoras en comunidades de baja diversidad desproporcionadamente.



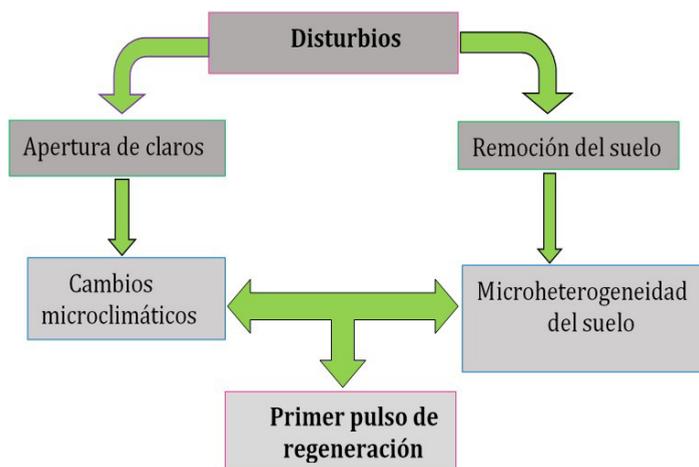
**Figura 25.** Modelo conceptual de sucesión. Los rectángulos representan etapas del sistema –  $S_0$ ,  $S_1$ ,  $S_2$ ,  $S_3$ ,– los rombos son operadores que dirigen la sucesión, el círculo representa una variable intermedia, los símbolos en forma de corbatín entre los rectángulos son llaves o puertas de control. (E): Factores ambientales que influyen en la sucesión (R): Respuestas del ecosistema determinadas por las puertas de control. Las líneas punteadas representan flujo de la información (Tomado de Pickett et al.1987).

En la Figura 25., se presenta un modelo de sucesión que nos ayuda a entender el proceso en las primeras etapas. El principal factor es entender como la zona ha sido alterada por múltiples disturbios posiblemente desde la colonia y pasando por diferentes fases como deforestación, agricultura, ganadería y la influencia de la construcción de la ciudad de Tunja y la reforestación con especies introducidas. Todos estos factores conllevaron a la pérdida de diversidad local y al reemplazo de estas especies por especies introducidas que colonizaron el paisaje por influencia de los usos de la tierra (Fig. 26). Todas las especies que componen el primer pulso de regeneración corresponden a especies invasoras de los sistemas agrícolas (arvenses y ruderales), estas especies tienen rasgos reproductivos importantes para la colonización como son: la formación de un banco persistente de semillas en el suelo y la dispersión de semillas por el viento (anemocoria), además de que son especies de ciclo corto (monocárpicas). Los disturbios regionales eliminaron las especies nativas y en su reemplazo llegaron las especies tolerantes y oportunistas de disturbios.



**Figura 26.** Procesos que influyen en la formación de un banco de semillas de especies introducidas (ruderales y arvenses).

En el modelo de la Figura 27., los disturbios históricos son la base para el entendimiento del primer pulso de regeneración puesto que la presión de propágulos está determinada por el legado del paisaje y la introducción voluntaria o involuntaria de especies.



**Figura 27.** Factores que influyen el primer pulso de regeneración.

La apertura de claros y los tratamientos de remoción del suelo son los disturbios manejados que disparan el proceso sucesional. Para poder activar la sucesión en proyectos de restauración ecológica es necesario superar barreras ecológicas y sociales que impiden iniciar un proceso sucesional.

Tres aspectos importantes en los disturbios experimentales son: 1. Los cambios microclimáticos que generan la apertura de claros; 2. La remoción del suelo que destapa el banco de semillas y 3. La micro heterogeneidad del suelo generada por el movimiento del suelo, forma micro sitios para el establecimiento de las especies dispersadas por el viento. Todos estos factores

con la base para la formación del primer pulso de regeneración o el estado S1.

Los factores ambientales que dispara la sucesión y conforman el estado S1 son: la llegada de luz al piso, impedida antes por el dosel continuo de pinos, la temperatura del suelo y la penetración de agua al suelo. En las sucesiones secundarias el pulso de regeneración se activa por la expresión del banco de semillas y posteriormente por la dispersión de semillas.

Por ello existe una estrecha relación entre los filtros ambientales durante la sucesión y las adaptaciones funcionales de las especies, donde las especies más abundantes en determinado estado sucesional tienen un conjunto de atributos funcionales que les permitiría adaptarse a los filtros ambientales propios de dicho ambiente (Lohbeck et al., 2014; Lebrija-Trejos et al., 2010).

Teniendo en cuenta el párrafo anterior, los tipos funcionales de plantas son conjuntos de especies que muestran respuestas similares al ambiente y efectos análogos en el funcionamiento de los ecosistemas (Díaz y Cabido 2001, Díaz et al., 2011), estos rasgos funcionales son el centro de las recientes teorías ecológicas, siendo la clave de coexistencia de especies para ensamblar en poblaciones y comunidades (Escudero & Valladares, 2016).

Dichos rasgos funcionales también conocidos como rasgos vegetales según Cornelissen et al., (2003) en López (2014), se definen como atributos físicos y químicos de las plantas que sirven como indicadores o predictores de las respuestas de las plantas ante factores ambientales. En este sentido, una de las principales ventajas que ofrece la aproximación funcional es la capacidad que tiene de abarcar tanto las interacciones existentes entre los individuos que componen una comunidad como la de estos con su medio ambiente en un gran número de especies, permitiéndonos abordar cuestiones relacionadas con las estrategias funcionales que desarrollan las diferentes especies, los patrones de ensamblaje y distribución de especies a lo largo del



paisaje o los procesos ecosistémicos que originan (Escudero & Valladares, 2016).

Estos tipos funcionales de plantas han establecido una adecuada herramienta para el diagnóstico de procesos asociados a las perturbaciones (Venancio & Ribeiro, 2002), al igual que para la preparación y monitoreo a largo plazo de estrategias de manejo de ecosistemas y prácticas específicas de restauración (Gondard et al., 2003).

Los rasgos generalmente se miden a nivel de individuo y se comparan entre especies (Cornelissen et al., 2003). Por ejemplo, el área foliar específica es el área de captura de luz por unidad de biomasa foliar invertida (Poorter et al., 2008), siendo buenos predictores de las tasas máximas de crecimiento relativo (Garnier, 1992; Lambers y Poorter, 1992).

De otra parte, el peso de las semillas es un rasgo de gran importancia en la dispersión, germinación y establecimiento de plántulas (Poorter et al., 2008). Las especies pioneras producen una gran cantidad de semillas pequeñas (Moles et al., 2004); que usualmente pueden ser dispersadas a mayores distancias en comparación con las semillas más pesadas (Muller-Landau et al., 2008), así mismo, la altura máxima como lo expone Chazdon et al. (2010) es un rasgo importante para entender la respuesta de las plantas a determinados disturbios y para estudiar los patrones sucesionales en áreas alteradas; encontrando como ejemplo de especies pioneras a *Achyrocline bogotensis*, *Gnaphalium americanum*, *Anthoxantum odoratum* y *Rhynchospora nervosa*.

Podemos explicar estas sucesiones en etapas iniciales de acuerdo con los diferentes modelos. En el modelo de Clements lo que inicia el proceso es la nudación o sea la oferta de un espacio producto de un disturbio; posteriormente, viene la dispersión o migración y luego el establecimiento. Una vez se inicien las primeras etapas sucesionales vendrá el “relevo florístico” o

reemplazo de las especies en el proceso y se esta forma se pasa a las siguientes etapas.

El modelo de Gleason y Egler, aporta el concepto de “potencial florístico” inicial que junto con el concepto de relevo florístico crean la dinámica sucesional. En las sucesiones estudiadas el potencial florístico inicial es un aspecto muy importante puesto que los bancos de semillas en el suelo forman el primer pulso de regeneración, posterior o paralelamente viene la dispersión de semillas formando el potencial florístico inicial. En este caso el conjunto de especies proviene de semillas y la mayoría de especies son ruderales con las siguientes características (Grime, 2001): son hierbas, de baja estatura, poca expansión lateral, hojas ni pequeñas ni grandes (mesomórficas), crecimiento máximo potencial rápido, en condiciones de estrés reducen el crecimiento vegetativo y florecen, poca capacidad de adaptación a cambios en los recursos y la fotosíntesis, la longevidad en la fase de establecimiento es muy corta, longevidad de las hojas y raíces muy corta, dormancia de la semilla. Estas características permiten a las plantas hacer frente a las restricciones ambientales según Grime (2001), de dos formas: resistiendo el estrés y el disturbio. Las plantas en la etapa adulta han desarrollado tres tipos de estrategias. Las competidores (C) están adaptadas a entornos con bajos niveles de estrés y disturbio; las toleradores al estrés (S) con alto estrés y bajo disturbio, y las ruderales (R) a bajo estrés y alto disturbio. Estas especies ruderales se adaptan fácilmente a múltiples disturbios y en condiciones de bajo estrés colonizan muchos ambientes.

En el modelo de Drury y Nisbet (1973), es importante explicar la relación entre: tolerancia al estrés, crecimiento rápido, pequeño tamaño, corta vida y amplia dispersión de semillas. Diferentes estrategias de historias de vida son generalmente excluyentes entonces, muchos de los fenómenos sucesionales, se pueden entender como consecuencia del crecimiento diferencial, supervivencia diferencial (y quizás capacidad diferencial de colonización) de las especies adaptadas a crecer en diferentes puntos de un gradiente ambiental.

Los modelos basados en rasgos de historia de vida como los de Connell y Slatyer (1977) y Noble y Slatyer (1980) y Pickett et al. (1987), explican muy bien la sucesión en las primeras etapas, pues, las especies responden a condiciones ambientales como disturbios en los cuales las especies sucesionales tempranas son muy efectivas en la colonización por tener rasgos relacionados con la semilla (bancos de semillas en el suelo y mecanismos de dispersión), tasas decrecimiento rápidas y ciclos de vida cortos (especies monocárpicas).

Entre los rasgos que se evidenciaron para la determinación de tipos funcionales de respuesta a las perturbaciones se encuentran la tolerancia a la sombra y la demanda de luz (Venancio & Ribeiro, 2002), la forma de dispersión de las semillas (Howort & Pendry 2006; Kooyman yual Rossetto, 2008), al igual que la dinámica postperturbación, implica cambios en la abundancia de los “grupos de respuesta” a las perturbaciones (Lavorel, 1999).

Por ello, las características de historia de vida de las especies de interés ya se han arbustivas o de etapas de sucesiones tempranas tienen una mayor comprensión de cómo se agrupan, interactúan y funcionan en comunidades, Vázquez et al. (1999), amplían estos conceptos, señalando que las especies útiles en restauración ecológica deben tener características como el rápido crecimiento, fácil propagación, resistencia a condiciones limitantes y buena producción de materia orgánica; así mismo, deben permitir el establecimiento de otras especies de flora y fauna nativas y reducir el de las especies invasoras (Scott et al., 2012).

### *Patrones sucesionales*

La riqueza de especies se incrementó de julio a septiembre donde se observó un aumento de especies con respecto al control en todos los tratamientos, posteriormente se estabilizó y se generaron

micro-sitios de establecimiento, expresión del banco de semillas y arribo de nuevas especies, tal como lo propone (Pickett et al., 1987), (Armesto et al., 1985), en donde el desarrollo de densas capas de escamas reduce la riqueza de especies.

Se encontró que muchas de las especies registradas presentan dispersión anemócora, donde la gran mayoría pertenecen a la familia Asteraceae una de las más numerosas dentro de las Angiospermas (Gentry, 1993). Dentro de ellas, *Gnaphalium americanum* que se estableció durante el transcurso de la sucesión y en todos los tratamientos, especialmente aquellos con el mayor número de individuos y cobertura en los tratamientos el T2, T3, T1.

Mientras que en el control se presentaron menos individuos, siendo la especie más representativa *Rhynchospora nervosa*, seguida de *Achyrocline bogotensis* y *Anthoxantum odoratum*; (Mora, 1999) encontró que esta familia es una de las más importantes en fases de sucesión primaria y logra mantenerse hasta 10 años después del disturbio; al igual que su forma de dispersión, sus características competitivas y de capacidad de persistencia en lugares disturbados explican su alta riqueza.

La segunda familia más representativa, fue *Poaceae*, una de las más dominantes del mundo y la tercera más abundante según (Heywood, 1985), después de *Asteraceae* y *Orchidaceae*, por su rasgo de dispersión anemócora que facilita el reclutamiento de semillas durante la colonización inicial y su característica clonal de expandirse, lo cual les permite establecerse rápidamente sobre una zona perturbada (Svensson et al., 2013).

La presencia de ciertas especies en las parcelas reflejo una tendencia de crecimiento de la sucesión ecológica en su primera etapa, ya que el establecimiento de algunas especies, permitió la asociación con otras, como *Brassica rapa* y *Oxalis medicaginea*, *Phytolacca bogotensis*, *Alonsoa serrata*, *Solanum nigrum*, *Baccharis latifolia* y *B. bogotensis* que según trabajos de (Jaimes & Rivera, 1991), forman parte del

banco de semillas de los ecosistemas y responden positivamente en zonas disturbadas.

Sin embargo, en el tratamiento de remoción de suelo de 0 a 10 cm (T3), se observaron especies nativas de *Phytolacca bogotensis*, *Baccharis latifolia* y *B. bogotensis* de porte arbustivo, ciclos de vida intermedios a largos, anemócoras/zoócoras y pioneras tempranas que colonizan rápidamente áreas degradadas donde la implantación de semillas se favorece a partir de la remoción del suelo (Vargas, 2000), situación que favorece el establecimiento de especies tardías y la modificación del ambiente.

Las especies arbustivas *B. bogotensis* y *B. latifolia*, debido a su forma de dispersión, se encuentran en bancos y lluvias de semillas y tienen la capacidad de colonizar suelos pesados o deteriorados con baja materia orgánica y humedad (Posada et al., 2000), además de ser unas de las especies clave para procesos de restauración y remplazo gradual de especies exóticas por su resistencia a heladas-sequias y su gran capacidad para crear cobertura y generar alta capacidad de tasa de crecimiento (León, 2007). Por otro lado, *Phytolacca bogotensis* al igual que las mencionadas anteriormente es una especie pionera temprana que facilita el establecimiento de especies tardías gracias a su dispersión de tipo ornitocora (León, 2007).

De otra manera, las plantaciones de *Cupressus lusitanica*, inhibe el establecimiento de relictos de vegetación nativa, dificultan la regeneración natural y favorecen el establecimiento de especies exóticas ruderales que generalmente son pioneras en la colonización después de un disturbio (Cárdenas & Vargas, 2008), las cuales se expresaron en los tratamientos experimentales como son *Hypochaeris radicata*, *Taraxacum officinale*, *Brassica rapa* y *Anthoxantum odoratum*.

Durante el tiempo de muestreo se observó que algunas de las especies pioneras tempranas, son colonizadoras agresivas en gran



proporción, debido a su comportamiento de colonización rápida bajo un ambiente de disturbio, lo cual las convierte en generadoras de micro-sitios de crecimiento para el establecimiento de especies nativas, donde la sucesión no solo implica el aumento en el número de especies, sino en sus abundancias y forma de crecimiento específicas del ambiente.

En este estudio se evidenciaron patrones sucesionales de regeneración en la plantación durante la aplicación de los tratamientos de retiro de escamas (T1) y remoción de suelo de 0-0,5 cm y de 0-10 cm (T2 y T3), que estimularon la germinación de semillas que se encontraban en estado de latencia, a la espera de encontrar condiciones óptimas para su crecimiento, siendo el más sobresaliente el tratamiento de remoción de suelo de 0 a 10 cm.

Por último, la resistencia contra la colonización por parte de nuevas especies no es una característica inherente de la comunidad, pero puede fluctuar según las condiciones ambientales, interacciones entre especies residentes y el grupo potencial disponible de colonizadores (Davis et al., 2005).



Foto: Angela Rocío Mora P.



Foto: Manuel Galvis R.



# CONCLUSIONES



Los análisis estadísticos ponen de manifiesto las diferencias existentes en las parcelas experimentales establecidas dentro del claro de *Cupressus lusitanica*, lo que demostró la aparición de una diversidad de especies vegetales durante la trayectoria sucesional temprana que conviven y se comparten entre estas.

Las especies más representativas que se encontraron son *Gnaphalium americanum*, *Achyrocline bogotensis* y *Anthoxantum odoratum*, especies muy comunes en áreas de potreros y áreas intervenidas que han presentado alguna magnitud de disturbio.

La mayoría de especies corresponden a estados iniciales de sucesión durante el disturbio, no se evidenció presencia significativa de especies arbustivas, con excepción de *Phytolacca bogotensis* y *Baccharis latifolia*, especies óptimas para la restauración de suelos degradados; este comportamiento puede explicarse dadas las condiciones climáticas y de factores ecológicos que varían según el tiempo de establecida la plantación y la evolución en trayectoria sucesional.

Se espera un aumento en la cobertura de las especies al igual que en su riqueza y diversidad en las siguientes etapas

de la sucesión, como cambios en la estructura del ecosistema y el remplazo de especies a medida que se establecen con formas de crecimiento más lento.

Para estudios subsecuentes se recomienda monitorear la sucesión en un espacio de tiempo amplio, que permita dar a conocer que especies se establecen, sus mecanismos de colonización y su dinámica.

Las plantaciones de *C. lusitanica* pueden alterar factores ambientales como la entrada de luz, la humedad y pH del suelo, afectando la vegetación autóctona de un sitio, estos efectos negativos pueden disminuirse con un manejo adecuado de las plantaciones forestales.

## ANEXOS

**Anexo 1.** Clasificación de las especies vegetales asociadas al lado del área delimitada para el claro de *Cupressus lusitánica*. Tomado de (Mora & Galvis, 2018).

Familia	Género	Especie	Fv	Of	Tipo	Fruto	Dispersión	Propag.	Raíz
Agavaceae	<i>Agave</i>	<i>Agave americana</i> L.	Ar	I	Perenne	Capsula		Semilla	" "
Amaranthaceae	<i>Pfaffia</i>	<i>Pfaffia irisinoides</i> Kunth Spreng.	H	" "	" "	" "	" "	" "	Pivotante
Aspleniaceae	<i>Asplenium</i>	<i>Asplenium obtusifolium</i> L.	H	Na	" "	Esporangio	Anemocoria	Espora y Rizoma	Fibrosa
Asteraceae	<i>Achyrocline</i>	<i>Achyrocline bogotensis</i> (Kunth) DC	H	Na	" "	Aquenio	Anemocoria	" "	Pivotante
	<i>Ageratina</i>	<i>Ageratina asclepiadea</i> Kunth R.M. King & H. Rob.	Ar	Na	" "	Aquenio	Barocoria	Semilla	Pivotante
	<i>Baccharis</i>	<i>Baccharis bogotensis</i> Kunth	Ar	Na	" "	Aquenio	Hidrocoria y Zoocoria	Semilla	Fibrosa
	<i>Baccharis</i>	<i>Baccharis boyacensis</i> Cuatrec.	Ar	Na	" "	" "	" "	" "	Fibrosa
	<i>Baccharis</i>	<i>Baccharis latifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	Ar	Na	" "	Aquenio	Anemocoria	Semilla	Fibrosa
	<i>Chromolaena</i>	<i>Chromolaena scabra</i> L. f.R.M. King & H. Rob	Ar	Na	" "	Aquenio	Anemocoria y zoocoria	Semilla	Pivotante
	<i>Gnaphalium</i>	<i>Gnaphalium americanum</i> Mill.	H	Na	Annual	Aquenio	Anemocoria	Semilla	Pivotante
	<i>Sonchus</i>	<i>Sonchus oleraceus</i> L.	H	Na	Annual	Cipsela	Anemocoria	Semilla	" "
Brassicaceae	<i>Capsella</i>	<i>Capsella bursa-pastoris</i> L. Medik	H	I	Annual	Silicua	Anemocoria Zoocoria	Semilla	Pivotante

Bromeliaceae	<i>Tillandsia</i>	<i>Tillandsia clavijera</i> Mez	H	Na	Perenne	Cápsula	Anemocoria	Semilla y Rizoma	Adherente
	<i>Tillandsia</i>	<i>Tillandsia tetrantha</i> Ruiz & Pav.	H	Na	Perenne	Cápsula	Anemocoria	Semilla y Rizoma	Adherente
Crassulaceae	<i>Kalanchoe</i>	<i>Kalanchoe pinnata</i> (Lam.) Pers.	H	" "	" "	" "	" "		Pivotante
Cyperaceae	<i>Kyllinga</i>	<i>Kyllinga odorata</i> Vahl	H	Na	Perenne	Nuez obovada	Anemocoria	Semilla y Rizoma	Fibrosa
	<i>Rhynchospora</i>	<i>Rhynchospora nervosa</i> (Vahl) Boeck.	H	Na	" "	" "	" "	" "	Fibrosa
Euphorbiaceae	<i>Croton</i>	<i>Croton funckianus</i> Müll. Arg.	Ar	Na	20-30 años	Cápsula globose	Aves	Semilla y Estaca	Pivotante
Iridaceae	<i>Sisyrinchium</i>	<i>Sisyrinchium convolutum</i> Nocca		Na				" "	Tubérculo
Juncaceae	<i>Juncus</i>	<i>Juncus</i> sp	H	" "	" "	" "	" "	Semilla	Fibrosa
Orchidaceae	<i>Epidendrum</i>	<i>Epidendrum secundum</i> Jacq	H	Na	Perenne	Cápsula	Anemocoria	Semilla y Rizoma	Adherente
Oxalidaceae	<i>Oxalis</i>	<i>Oxalis medicaginea</i> Kunth	L	Na	Perenne	Cápsula	Barocoria	Semilla	Tubérculo-Fibrosa
Passifloraceae	<i>Passiflora</i>	<i>Passiflora bogotensis</i> Benth	L	Na	Perenne	Globose	Aves	Semilla	Pivotante
Piperaceae	<i>Peperomia</i>	<i>Peperomia</i> sp1	H	Na	Perenne	Drupa o Baya	Anemocoria	Semilla o Estolón	Fibrosa
	<i>Peperomia</i>	<i>Peperomia</i> sp2	H	" "	" "	" "	" "		Fibrosa

SUCESIÓN Y RESTAURACIÓN ECOLÓGICA EN CLAROS EXPERIMENTALES DE PLANTACIONES DE *Cupressus lusitanica* (Mill)

	<i>Agrostis</i>	<i>Agrostis boyacensis</i> Swallen & García-Barr.	H	Na	Perenne	Cariopsis	Anemocoria	Semilla	Fibrosa
	<i>Andropogon</i>	<i>Andropogon</i> sp	H	Na	Perenne	Cariopsis	Anemocoria y zoocoria	Semilla y Rizoma	Fibrosa
	<i>Aristida</i>	<i>Aristida</i> sp	H	I	" "	" "	" "	" "	" "
	<i>Calamagrostis</i>	<i>Calamagrostis effusa</i> (Kunth) Steud.	H	Na	Perenne	Cariopsis	Anemocoria y zoocoria	Semilla y Rizoma	Rizomatosa y Estolonifera
	<i>Cenchrus</i>	<i>Cenchrus clandestinus</i> (Hochst. ex Chiov.) Morrone	H	I	Perenne	Cariopsis	Anemocoria y zoocoria	Semilla y Rizoma	
<b>Poaceae</b>	<i>Cortaderia</i>	<i>Cortaderia nitida</i> Kunth Pilg.	H	Na	Perenne	Cariopsis	Anemocoria	Semilla	Fibrosa
	<i>Jarava</i>	<i>Jarava ichu</i> Ruiz & Pav.	H	Na	Perenne	Cariopsis	Anemocoria	Semilla	Seminales o nodales
	<i>Muhlenbergia</i>	<i>Muhlenbergia</i> sp	H	Na	" "	" "	" "	" "	" "
	<i>Paspalum</i>	<i>Paspalum</i> sp	H	Na	anual o perenne	Cariopsis	Anemocoria y zoocoria	Semilla y Estolones	" "
	<i>Paspalum</i>	<i>Paspalum bonplandianum</i> Flügge	H	Na	Perenne	Cariopsis	Anemocoria y zoocoria	Semilla	Fibrosa
	<i>Piptochaetium</i>	<i>Piptochaetium panicoides</i> (Lam.) E. Desv.	H	Na	Mas de dos años	Cariopsis	Anemocoria y zoocoria	Semilla y Rizomas	Seminales o nodales
<b>Poaceae</b>	<i>Setaria</i>	<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguelen	H	Na	" "	" "	" "	" "	" "
	<i>Sporobolus</i>	<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R. Br.	H	Sc	Perenne	Cariopsis	Anemocoria	Semilla y Rizomas	Fibrosa
	<i>Vulpia</i>	<i>Vulpia myuros</i> (L.) C.C. Gmel.	H	I	annual	Cariopsis	Anemocoria y zoocoria	Semilla	" "
<b>Polygalaceae</b>	<i>Polygala</i>	<i>Polygala paniculata</i> L.	H	Na	annual	Capsula oblongo-elíptica	Barocoria	Semilla	Pivotante
<b>Polypodiaceae</b>	<i>Polypodium</i>	<i>Polypodium bombycinum</i> Maxon	H	Na	Perenne	Esporangio	Anemocoria	Espora y Rizomas	Adventicia

Scrophulariaceae	<i>Alonsoa</i>	<i>Alonsoa serrata</i> Pennell	H	" "	" "	" "	Anemocoria y zoocoria		Pivotante
	<i>Veronica</i>	<i>Veronica persica</i> Poir.	H	I	annual	Capsula	Barocoria	Semilla	Fibrosa
Solanaceae	<i>Lycianthes</i>	<i>Lycianthes lycioides</i> L. Hassl.	Ar	Na	" "	Baya	Zoocoria	Semilla	Pivotante
	<i>Solanum</i>	<i>Solanum americanum</i> Mill.	H	" "	annual	Baya	Aves	Semilla	" "
Verbenaceae	<i>Lantana</i>	<i>Lantana cujabensis</i> Schauer	Ar	Na	" "	Baya	Anemocoria y zoocoria	Semilla	Pivotante
	<i>Verbena</i>	<i>Verbena litoralis</i> Kunth	H	Na	Perenne	Esquizocarpo	Barocoria	Semilla Rebrotos	" " "

**Anexo 2.** Tabla de códigos asignados por especie para grafica de análisis de correspondencia.

Grupo	Especie	Tratamiento y código de Especie	Eje 1	Eje 2
-	-	Control	0,83829	-0,41936
-	-	T1	0,10737	0,48159
-	-	T2	-0,073711	0,18025
-	-	T3	-0,50577	-0,33281
1	<i>Sil_mar</i>	AG	4,9723	-3,5866
2	<i>Alo_ser</i>	D	-3	-2,8464
2	<i>Hyp_bre</i>	T	-3	-2,8464
2	<i>Oxa_lat</i>	Y	-3	-2,8464
2	<i>Phy_per</i>	AB	-3	-2,8464
3	<i>Chr_sca</i>	N	0,099832	2,8302
3	<i>Sol_nig</i>	AI	0,099832	2,8302
4	<i>Jar_Ich</i>	V	0,63688	4,1188
5	<i>Bac_bog</i>	H	-1,7186	-0,65239
5	<i>Bac_lat</i>	I	-1,7186	-0,65239
5	<i>Gra_sp</i>	R	-1,7186	-0,65239

SUCESIÓN Y RESTAURACIÓN ECOLÓGICA EN CLAROS EXPERIMENTALES DE  
PLANTACIONES DE *Cupressus lusitanica* (Mill)

5	<i>Trad_sp</i>	AM	-1,7186	-0,65239
6	<i>Spo_ind</i>	AK	0,86975	-0,77138
7	<i>Kal_sp</i>	X	-1,1816	0,63621
7	<i>Pfa_ire</i>	AA	-1,1816	0,63621
8	<i>Pol_mur</i>	AE	0,51171	-1,6304
9	<i>Ana_arv</i>	E	-0,93344	0,93802
9	<i>Art_abs</i>	G	-0,93344	0,93802
9	<i>Bra_rap</i>	J	-0,93344	0,93802
9	<i>Cre_sp</i>	P	-0,93344	0,93802
9	<i>Oxa_med</i>	Z	-0,93344	0,93802
9	<i>Phy_bog</i>	AC	-0,93344	0,93802
9	<i>Ver_lit</i>	AN	-0,93344	0,93802
10	<i>Hyp_obt</i>	U	1,724	0,6913
11	<i>Ach_bog</i>	A	0,54301	-0,19313
11	<i>Agr_boy</i>	B	0,54301	-0,19313
11	<i>Alc_sp</i>	C	0,54301	-0,19313
11	<i>Ant_odo</i>	F	0,54301	-0,19313
11	<i>Cal_eff</i>	K	0,54301	-0,19313
11	<i>Car_sp</i>	L	0,54301	-0,19313
11	<i>Chl_sp</i>	M	0,54301	-0,19313
11	<i>Con_sum</i>	O	0,54301	-0,19313
11	<i>Gna_ame</i>	Q	0,54301	-0,19313
11	<i>Hyp_rad</i>	S	0,54301	-0,19313
11	<i>Jun_eff</i>	W	0,54301	-0,19313
11	<i>Pla_lin</i>	AD	0,54301	-0,19313
11	<i>Rhy_ner</i>	AF	0,54301	-0,19313
11	<i>Sis_ang</i>	AH	0,54301	-0,19313
11	<i>Son_asp</i>	AJ	0,54301	-0,19313
11	<i>Tar_off</i>	AL	0,54301	-0,19313

**Anexo 3.** Clasificación de las especies presentes durante la sucesión temprana bajo el claro experimental de *Cupressus lusitanica*.

Familia	Género	Especie	Nº Individuos
<b>Amaranthaceae</b>	<i>Pfaffia</i>	<i>Pfaffia iresinoides</i> (Kunth) Spreng.	12
<b>Asteraceae</b>	<i>Achyrocline</i>	<i>Achyrocline bogotensis</i> (Kunth) DC	1226
	<i>Artemisia</i>	<i>Artemisia absinthium</i> L.	89
	<i>Baccharis</i>	<i>Baccharis bogotensis</i> Kunth	3
	<i>Baccharis</i>	<i>Baccharis latifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	25
	<i>Chromolaena</i>	<i>Chromolaena scabra</i> (L. f.) R.M. King & H. Rob.	3
	<i>Conyza</i>	<i>Conyza sumatrensis</i> (Retz.) E. Walker	158
	<i>Chaptalia exscapa</i>	<i>Chaptalia exscapa</i> (Pers.) Panadero	123
	<i>Gnaphalium</i>	<i>Gnaphalium americanum</i> Mill.	1695
	<i>Hypochaeris</i>	<i>Hypochaeris radicata</i> L.	12
	<i>Silybum</i>	<i>Silybum marianum</i> (L.) Gaertn.	1
	<i>Sonchus</i>	<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	211
<i>Taraxacum</i>	<i>Taraxacum officinale</i> L.	9	
<b>Brassicaceae</b>	<i>Brassica</i>	<i>Brassica rapa</i> L.	11
<b>Commelinaceae</b>	<i>Tradescantia</i>	<i>Tradescantia</i> sp	5
<b>Crassulaceae</b>	<i>Kalanchoe</i>	<i>Kalanchoe</i> sp	5
<b>Cyperaceae</b>	<i>Carex</i>	<i>Carex</i> sp	88
	<i>Rhynchospora</i>	<i>Rhynchospora nervosa</i> (Vahl) Boeckeler	649
<b>Iridaceae</b>	<i>Sisyrinchium</i>	<i>Sisyrinchium angustifolium</i> Mill.	71
<b>Juncaceae</b>	<i>Juncus</i>	<i>Juncus effusus</i> L.	162
<b>Lamiaceae</b>	<i>Hyptis</i>	<i>Hyptis brevipes</i> Baker	16
	<i>Hyptis</i>	<i>Hyptis obtusiflora</i> C. Presl ex Benth.	6
<b>Oxalidaceae</b>	<i>Oxalis</i>	<i>Oxalis latifolia</i> Kunth	4
	<i>Oxalis</i>	<i>Oxalis medicaginea</i> Kunth	392
<b>Phytolaccaceae</b>	<i>Phytolacca</i>	<i>Phytolacca bogotensis</i> Kunth	11
<b>Plantaginaceae</b>	<i>Plantago</i>	<i>Plantago linearis</i> Kunth	24

SUCESIÓN Y RESTAURACIÓN ECOLÓGICA EN CLAROS EXPERIMENTALES DE  
PLANTACIONES DE *Cupressus lusitanica* (Mill)

<b>Poaceae</b>	<i>Agrostis</i>	<i>Agrostis boyacensis</i> Swallen & García-Barr.	128
	<i>Anthoxanthum</i>	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	791
	<i>Calamagrostis</i>	<i>Calamagrostis effusa</i> (Kunth) Steud.	402
	<i>Chloris</i>	<i>Chloris</i> sp	35
	<i>Jarava</i>	<i>Jarava Ichu</i> Ruiz & Pav.	2
	<i>Sporobolus</i>	<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R. Br.	11
<b>Polypodiaceae</b>	<i>Polypodium</i>	<i>Polypodium murorum</i> Hook.	10
<b>Primulaceae</b>	<i>Anagallis</i>	<i>Anagallis arvensis</i> L.	273
<b>Rosaceae</b>	<i>Alchemilla</i>	<i>Alchemilla</i> sp	151
<b>Scrophulariaceae</b>	<i>Alonsoa</i>	<i>Alonsoa serrata</i> Pennell	9
<b>Plantaginaceae</b>	<i>Gratiola</i>	<i>Gratiola</i> sp	18
<b>Solanaceae</b>	<i>Physalis</i>	<i>Physalis peruviana</i> L.	2
	<i>Solanum</i>	<i>Solanum nigrum</i> L.	3
<b>Verbenaceae</b>	<i>Verbena</i>	<i>Verbena litoralis</i> Kunth	24

## BIBLIOGRAFÍA

- Andel, J. van & Aronson, J. (2009) Challenges for Ecological Theory. In *Restoration Ecology: The New Frontier*. John Wiley & Sons, pp. 223–233.
- Armesto, J.J., Steward, T. & Pickett, A. (1985) A mechanistic approach to the study of succession in the Chilean matorral, 58, 9–17.
- Bakker, J. D & S. D. Wilson. 2004. Using Ecological Restoration to Constrain Biological Invasion. *Journal of Applied Ecology*. 2004. 41, 1058–1064
- Barchuk, A.H., Valiente-Banuet, A. & Díaz, M.P. (2005) Effect of shrubs and seasonal variability of rainfall on the establishment of *Aspidosperma quebracho-blanco* in two edaphically contrasting environments. *Austral Ecology*, 30, 695–705.
- Barrera, J.I., Contreras, S.M., Garzón, N.V. & Moreno, A.C. (2010) *Manual para la restauración ecológica de los ecosistemas disturbados del Distrito Capital*. 1st edn. Secretaría Distrital de Ambiente (SDA), Pontificia Universidad Javeriana (PUJ), Bogotá D. C., Colombia.
- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. (2005) *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. 4th edn.
- Bernal, G. & Fajardo, J. (2004) *Caracterización vegetal de una zona afectada por quema para proyectar la restauración ecológica en el cerro de Guaticá en el municipio de Tibasosa, Boyacá*.
- Beyers, J.L. (2004) Postfire Seeding for Erosion Control: Effectiveness and Impacts on Native Plant Communities. *Conservation Biology*, 18, 947–956.
- Bochet, E., García, P., Peco, B., Tormo, J. & García, P. (2011) Procesos ecológicos y restauración de la cubierta vegetal. In *Restauración ecológica de áreas afectadas por infraestructuras de transporte*. Fundación Biodiversidad, Madrid, España, p. 164.

- Bradshaw, A.D. (1993) Restoration Ecology as a Science. *Restoration Ecology*, 1, 71–73.
- Brown, V. K. 1992. Plant succession and life history strategy. *TREE*. Vol. 7 No. 5 pp. 143-144.
- Bruijnzeel, L. A. 2001. Hydrology of tropical montane cloud forests: A reassessment. *Land Use and Water Resources Research* 1:1.1-1.8.
- Bubb, P., May, I., Miles, L. y Sayer, J. 2004. Cloud forest Agenda. UNEP-WCMC. Cambridge, UK.
- Cairns, J. & J. R. Heckman. 1996. Restoration Ecology: The State of an Emerging Field. *Annu. Rev. Energy Environ.* 1996. 21:167–89
- Cavelier J. 1997. Selvas y Bosques Montanos. En: Chavez, M. E. & N. Arango. (eds.). Informe Nacional sobre el estado de la biodiversidad Colombia. Tomo I. Diversidad Biológica. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
- Cárdenas, G. & Vargas, O. (2008) Rasgos de historia de vida de especies en una Comunidad vegetal alterada en un Páramo Húmedo (Parque Nacional Natural Chingaza). *Caldasia*, 30, 245–264.
- Carteni, F., Marasco, A., Bonanomi, G., Mazzoleni, S., Rietkerk, M.G. & Giannino, F. (2012) Negative plant soil feedback explaining ring formation in clonal plants. *Journal of theoretical biology*.
- Chazdon, R., B, Finegan., R, Capers., B, Salgado-Negret., F, Casanoves., V, Boukili & N, Norden. 2010. Composition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession in Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 42(1): 31-40.
- Clark, J.S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E. & Hillerislambersi, J. (1999) Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*, 80, 1475–1494.

- Clements, F. E. 1916. Plant succession: An analysis of development of vegetation. Washington D. C. Carnegie Institute of Washington.
- Clewell, A.F. & Aronson, J. (2006) Motivations for the Restoration of Ecosystems. *Conservation Biology*, 20, 420–428.
- Connell, J.H. and Slatyer, R.O. (1997) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, 111,1119-44.
- Cornelissen, J., S, Lavorel., E, Garnier., S, Diaz., N, Buchman., D, Gurvich., P, Reich., H ter Steege., D, Morgan., M, vander Heijden., J, Pugas & H, Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51, 335-380.
- Corredor, S., & Vargas, O. (2007). Efectos de la creación de claros experimentales con diferentes densidades, sobre los patrones iniciales de sucesión vegetal en plantaciones de *Pinus patula*. En Restauración ecológica del bosque Altoandino. O. Vargas & Grupo de Restauración Ecológica Universidad Nacional de Colombia (eds.). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Davis, M.A., Pergl, J., Truscott, A.-M., Kollmann, J., Bakker, J.P., Domenech, R., *et al.* (2005a) Vegetation change: A reunifying concept in plant ecology. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, 7, 69–76.
- Davis, M.A., Thompson, K., Grime, J.P. & Liebhold, A. (2005b) Invasibility: The Local Mechanism Driving Community Assembly and Species Diversity. *Ecography*, 28, 696–704.
- Denslow, J. S. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. Pages 307-323 in S. T. A. Pickett & P. S. White (eds.), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York.
- Díaz S, M Cabido. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16(11): 646-655.

- Drury, W. H. & I. C. T. Nisbet. 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum*. 54: 331-368
- Escudero, A., Valladares, F. 2016. Trait-based plant ecology: moving towards a unifying species coexistence theory. *Oecologia* 180: 919-922.
- Figueredo, L.M., Ramírez, R.N. & Cantillo, F.A. (2011) Estudios sucesionales en un sitio antropizado en ecótopo de bosque semideciduo micrófilo en Juticé, Santiago de Cuba. *Foresta Veracruzana*, 13, 15–22.
- Frangi, J., Barrera, M.D., Puigdefábregas, J., Yapura, P.F., Arambarri, A.M. & Richter, L.L. (2004) *Ecología de los bosques de Tierra del Fuego*.
- Gann, G.D. & Lamb, D. (2006) La restauración ecológica – un medio para conservar la biodiversidad y mantener los medios de vida. *Nature*, 188, 716–717.
- Garnier E (1992). Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. *J Ecol* 80: 665–675.
- Gentry, A.H. (1993) *A Field Guide to the Families and Genera of Woody Plants of North West South America: (Colombia, Ecuador, Peru with Supplementary Notes)*. Washington, DC.
- Glenn-Lewin, Peet & Veblen (eds). 1992. Plant succession. Theory and prediction. Chapman & Hall. 352 p.
- Gondard H, S Jauffret, J Aronson, S Lavorel. 2003. Plant functional types: a promising tool for management and restoration of degraded lands. *Applied Vegetation Science* 6: 223-234
- González, A.L., Solorza, J. & Vargas, O. (2008) Sucesiones experimentales en potreros: Rasgos de historia de vida y herbivoría. In *Estrategias para la restauración del bosque altoandino: el caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C.

- Guariguata, M.R. (2000) Seed and Seedling Ecology of Tree Species in Neotropical Secondary Forests: Management Implications. *Ecological Applications*, 10, 145–154.
- Grime, J.P. (2001) Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties. 2nd ed. John Wiley & Sons, Chichester
- Henríquez, J.M. & Lusk, C.H. (2005) Facilitation of *Nothofagus antarctica* (Fagaceae) seedlings by the prostrate shrub *Empetrum rubrum* (Empetraceae) on glacial moraines in Patagonia. *Austral Ecology*, 30, 877–882.
- Hernández-Camacho, J. & H. Sánchez. 1992. Biomás Terrestres de Colombia. En: Halffter, G. (comp.) La diversidad biológica de Iberoamérica I. Acta Zoológica Mexicana, nueva serie. Volumen Especial. CYTED Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el desarrollo. Instituto de Ecología.
- Hernández, J. 1997. Comentarios preliminares sobre la paramización en los Andes de Colombia. Premio a la vida y obra 1997. Fondo FEN Colombia.
- Heywood, V.H. (1985) *Las plantas con flores*. Reverte S.A., Barcelona, España.
- Hobbs, R.J. & Norton, David.A. (2004a) Ecological Filters, Thresholds, and Gradients in Resistance to Ecosystem Reassembly. In *Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap Between Theory and Practice*. Island Press, United States, pp. 72–95.
- Hobbs, R.J. (2005) The Future of Restoration Ecology: Challenges and Opportunities. *Restoration Ecology*, 13, 239–241.
- Hobbs, R.J. & Norton, D.A. (2004b) The Dynamic Environmental Filter Model: How do Filtering Effects Change in Assembling Communities after Disturbance? In *Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap between Theory and Practice*. Island Press, Washington, D.C, pp. 96–114.
- Hobbs, R. J. & Huenneke, L. F. 1992. Disturbance, diversity and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* (6):324-337

- Howe, H. F. & J. Smallwood. 1982. Ecology of Seed Dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics Vol. 13, (1982), pp. 201-228
- Huston, M. A. 1994. Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Huston, M & T. Smith. 1987. Plant Succession: Life History and Competition. The American Naturalist, Vol. 130, No. 2 (Aug., 1987), pp. 168-198
- Jaimes Sánchez, V. & Rivera Ospina, D. (1991) Banco de semillas y tendencias en la regeneración natural de un bosque altoandino en la región de Monserrate (Cundinamarca, Colombia). *Pérez Arbelaezia*.
- Jaimes, V. & Rivera, D. (1991) Banco de semillas y tendencias en la regeneración natural de un bosque altoandino en la región de Monserrate [Cundinamarca, Colombia]. *Pérez Arbelaezia*, **3**, 3–36.
- Jaimes, V. & Sarmiento, L. (2003) Regeneración de la vegetación de páramo después de un disturbio agrícola en la Cordillera Oriental de Colombia, *15*, 61–74.
- Kahmen, S. & Poschlod, P. (2004) Plant Functional Trait Responses to Grassland Succession over 25 Years. *Journal of Vegetation Science*, *15*, 21–32.
- Kattan, G. 2003. Bosques Andinos y Subandinos del departamento del Valle de Cauca, Colombia. Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca. Santiago de Cali, Colombia.
- Kooyman R, M Rossetto. 2008. Definition of plant functional groups for informing implementation scenarios in resource limited multi-species recovery planning. *Biodiversity Conservation* *17*:2917-2937.
- Lambers, H & Poorter H (1992). Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Adv Ecol Res* *23*: 187–261.

- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545–556.
- Lebrija-Trejos, E., J, Meave., L, Poorter., E, Perez-Garcia & F, Bongers. 2010. Pathway, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12: 267-275
- Leck, M.A. & Parker, V.T. (1994) *Ecology of Soil Seed Banks*. Edición: New edition. Academic Press Inc, San Diego.
- León, O.A. (2007) Experimentos de restauración ecológica en plantaciones de *Pinus patula*. In *Restauración ecológica del bosque Altoandino. Estudios diagnósticos y experimentales en los alrededores del Embalse de Chisacá (Localidad de Usme, Bogotá D.C.)*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C., Colombia, pp. 296–335.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Martínez Ramos, M., Rodríguez Velázquez, J., Breugel, M. van & Bongers, F. (2014) Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. *Functional Ecology*, 28, 1052–1058.
- Lord, J. & D. Norton. 1990. Scale and spacial concept of fragmentation. *Coservation Biology* 4(2), pp. 197-202.
- Luken, J.O. (1990) Successional management: an introduction & obtaining information on succession. In *Directing Ecological Succession*. Springer Science & Business Media, USA, pp. 1–8.
- Magurran, A.E. & McGill, B.J. (2011) *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. Oxford University, New York.
- Marten, G. (2001) *Ecología Humana: Conceptos Básicos para el Desarrollo Sustentable*. Earthscan Publications.
- Martínez-Ramos, M. & Soto-Castro, A. (1993) Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. In *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*, Advances in vegetation science

- (ed. by Fleming, T.H. & Estrada, A.). Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 299–318.
- McCook, L.S. 1994. Understanding ecological community succession. Causal models and teorías a revien vegetas. 110, 115-147
- Meiners, S.J., Cadotte, M.W., Fridley, J.D., Pickett, S.T.A. & Walker, L.R. (2015) Is successional research nearing its climax? New approaches for understanding dynamic communities. *Functional Ecology*, 29, 154–164.
- Moles, A & M, Westoby. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology* 92: 372-383.
- Mora, A.R. & Galvis, M. (2018) Caracterización de la vegetación en plantaciones de cupressus lusitanica (mill) y su potencial utilización en proyectos de restauración, Tunja – Boyacá. *RIAA*, 9, 10.
- Mora, R.A. (1999) Patrones de sucesión vegetal sobre los depósitos de material residual en minas de gravas - Santa Fe de Bogotá. *Acta Biológica Colombiana*, 4, 83.
- Moral, R. del & Rozzell, L.R. (2005) Long-term Effects of *Lupinus lepidus* on Vegetation Dynamics at Mount St. Helens. *Plant Ecology*, 181, 203–215.
- Moral, R. del, Walker, L.R. & Bakker, J.P. (2007) Insights Gained from Succession for the Restoration of Landscape Structure and Function. In *Linking Restoration and Ecological Succession*, Serie Springer sobre Gestión Ambiental. Walker, L.R., Walker, J. & Hobbs, R.J. (eds). Springer, New York, NY, pp. 19–44.
- Muller-Landau, H. 2008. Colonization-related trade-offs in tropical forests and their role in the maintenance of plant species diversity. In W, Carson & S, Schitzer (eds). *Tropical forest community ecology*. Wiley-Blackwell. Pp 182-195.
- Noble, I. & R. Slatyer. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43: 5 -21.

- Peet, R. K. & N. L. Christensen. 1980. Succession: a population process. *Vegetatio*, 43, 131-140.
- Pickett, S. & White, P. (1985) *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics - 1st Edition*. Academic Press.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L. & Armesto, J.J. (1987) Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review*, 53, 335–371.
- Pickett, S.T.A. (1989) Space-for-Time Substitution as an Alternative to Long-Term Studies. In *Long-Term Studies in Ecology* (ed. by Likens, G.E.). Springer New York, New York, NY, pp. 110–135.
- Pickett S.T.A. & M. L. Cadenasso 2005. Vegetation Dynamics pp. 172-198. En: E. van der Maarel (Ed.) *Vegetation Ecology*. Blackwell Publishing.
- Poorter, L., Wright, S., Paz, H., Ackerly, D., Condit, R., Ibarra-Martínez, G., Harms, K., Licona, J., Matinez-Ramos, M., Mazer, S., Muller-Landau, H., Peña-Claros, M., Webb, C & Wright, I. 2008. Are functional traits good predictor of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*. 89(7): 1908-1920.
- Posada, J.M., Aide, T.M. & Cavelier, J. (2000) Cattle and Weedy Shrubs as Restoration Tools of Tropical Montane Rainforest. *Restoration Ecology*, 8, 370–379.
- Prado, L.F. (2013) *Restauración Ecológica y Sistemas Sostenibles de Conservación Bogotá: Dirección Territorial Andes Nororientales Parques Nacionales Naturales de Colombia*.
- Premauer, J. 1999. Efecto de diferentes regímenes de disturbio por fuego y pastoreo sobre la estructura vertical y horizontal de la vegetación del valle del río Tunjo en el páramo de Palacio (Parque Nacional Natural Chingaza). Tesis de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Pulsford, S.A., D.B. Lindenmayer & Don A. Driscoll (2014). A succession of theories: purging redundancy from disturbance theory. *Biol. Rev.* (2014), doi: 10.1111/brv.12163
- Rangel, O.R. & Lozano, G. (1986) Un perfil de vegetación entre La Plata (Huila) y el Volcán del Puracé. *Caldasia*, 14, 503–547.

- Rangel-Ch. J.O. (Ed). 2000. Colombia Diversidad Biótica III, la región de vida paramuna de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Rapport, D.J., Lasley, B.L., Rolston, D.E., Nielsen, N.O., Qualset, C.O. & Damania, A.B. (2003) *Adaptive Restoration: A Strategic Approach for Integrating Research into Restoration Projects*. 1st edn. CRC Press, Boca Raton.
- Reice, S. R. (1994) Nonequilibrium determinants of biological community structure. *Amer. Sci* 82, 424-435.
- Rivera, J. & J. Sinisterra. 2005. Restauración social de suelos degradados por erosión y remociones masales en las laderas andinas del Valle de Cauca, Colombia, con la utilización de obras de bioingeniería. Resumen. Quinto Congreso Nacional de Cuencas Hidrográficas. Santiago de Cali. Abril 25 al 27
- Rodríguez, C.A. & O. Vargas Ríos. 2009. Sucesiones experimentales en claros de plantaciones de *Pinus patula* y *Cupressus lusitanica* en los alrededores del Embalse de Chisacá. En: Restauración ecológica en zonas invadidas por retamo espinoso y plantaciones forestales de especies exóticas. Vargas, O., León, O, y Díaz, A (eds). Universidad Nacional de Colombia.
- Roscher, C., Beßler, H., Oelmann, Y., Engels, C., Wilcke, W. & Schulze, E.-D. (2009) Resources, recruitment limitation and invader species identity determine pattern of spontaneous invasion in experimental grasslands. *Journal of Ecology*, 97, 32–47.
- SER (Society for Ecological Restoration International. (2004) Principios de SER International sobre la Restauración Ecológica, 16.
- Scott, A., Craig, D., Smith, D. and Newton, A. 2012. Identifying Native Vegetation for Reducing Exotic Species during the Restoration of Desert Ecosystems. *Restoration Ecology* 20: 781–787.

- Suding, K. N. & R. J. Hobbs. 2009. Models of Ecosystem Dynamics as Framework for Restoration Ecology. En: Hobbs, R. J. y K. N. Suding (eds.). *New Models for Ecosystem Dynamics and Restoration*. Society for Ecological Restoration International. Island Press. Washington. United States of America.
- Svensson, B.M., Rydin, H. & Carlsson, B.Å. (2013) Clonality in the Plant Community. In *Vegetation Ecology*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 141–163.
- Temperton, V.M., Hobbs, R.J., Nuttle, T. & Halle, S. (2004) *Assembly Rules and Restoration Ecology*. Island Press, United States.
- Thompson, K., Hodgson, J.G., Grime, J.P. & Burke, M.J.W. (2001) Plant Traits and Temporal Scale: Evidence from a 5-Year Invasion Experiment Using Native Species. *Journal of Ecology*, 89, 1054–1060.
- Tilman G. D. 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *Amer. Naturalist* 125: 827-852.
- Tobón, C. 2009. Los bosques andinos y el agua. Serie investigación y sistematización #4. Programa Regional ECOBONA – INTERCOOPERATION, CONDESAN. Quito.
- Tobón, C. y Arroyave, F. P. 2007. Inputs by fog and horizontal precipitation to the páramo ecosystems and their contribution to the water balance. Proceedings of the fourth international conference of fog, fog collection and dew. July 22-27, 2007. La Serena, Chile.
- Tulande, E. Moreno, A. C., Contreras, S., Roa-Fuentes, L., Ordóñez-Parra, C. A. Díaz Ariza, L. A. Acero Nitola, A. M., Bernal, H., Barrera Cataño, J. I. & Basto, S. 2018. Monitoreo a las trayectorias sucesionales en áreas post-tala del PFEN. En: *Restauración ecológica en áreas post-tala de especies exóticas en el Parque Forestal Embalse del Neusa*. 1° edición. Bogotá: Editorial Pontificia Universidad Javeriana.
- Valdés, T.V. & Cano-Santana, Z. (2005) *Ecología y medio ambiente*. Pearson Educación.

- Van der Maarel, E. (1988). Vegetation dynamics: patterns in time and space. *Vegetatio*, 77, 7-19. Doi: <https://doi.org/10.1007/BF00045745>
- Van der Hammen, T. 1997. Diversidad Biológica. Informe Nacional sobre el estado de la biodiversidad (Colombia). IAvH – MMA. Bogotá.
- Van Wesenbeeck, B., Van Mourik, T. Duivenvoorden, J. & A. Cleef. 2003. Strong effects of a plantation with *Pinus patula* on Andean supramo vegetation: a case of study from Colombia. *Biological Conservation* 114, pp. 207-218.
- Vargas, J.O. (2011) Restauración Ecológica: Biodiversidad y Conservación. *Acta Biológica Colombiana*, 16, 221–246.
- Vargas, O. (2000) *Sucesión-regeneración del páramo después de quemas*.
- Vargas, O. (1997). Un modelo de sucesión regeneración de los páramos después de quemas. *Caldasia*, 19(1-2), 331-345.
- Vázquez-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1987. Fisiología ecológica de semillas en la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México. *Rev. Biol. Trop.* 35: 85-9.
- Vázquez, C., Batis, A. I., Alcocer, M. I., Gual, M. & Sánchez, C. 1999. Árboles y Arbustos Nativos Potencialmente Valiosos para la Restauración Ecológica y la Reforestación. Proyecto J-084 – Conabio. México: Universidad Autónoma de México.
- Velasco, P. & Vargas, O. 2007. Problemática de los bosques altoandinos. En: Orlando Vargas-Ríos & Grupo de Restauración Ecológica (Eds.) Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino. El caso de la Reserva Forestal de Cogua, Cundinamarca. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Colciencias. Bogotá.
- Venancio S, R Ribeiro. 2002. Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic forest, south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 00: 1-12

- Vitousek, P., D'Antonio, M., Loope, L., Rejmanek, M. & R. Westbrooks. 1997. Introduces species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21, pp. 1-16.
- Walker, L. R., & F. S. Chapin, III. 1987. Interactions among processes controlling succession. *Oikos* 50:13 1-135.
- Walker, L., Walker, J. & Moral. (2007a) Forging a New Alliance Between Succession and Restoration. In *Linking Restoration and Ecological Succession*, Springer Series on Environmental Management (ed. by Walker, L.R., Walker, J. & Hobbs, R.J.). Springer, New York, NY, pp. 1–18.
- Walker, L.R., Walker, J. & Hobbs, R.J. (2007b) *Linking Restoration and Ecological Succession*. Springer Science & Business Media.
- Walker, L.R., Walker, P. of E.S. of L.S.L.R. & Moral, R. del. (2003) *Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation*. Cambridge University Press.
- Wardle, D.A., Walker, L.R. & Bardgett, R.D. (2004) Ecosystem Properties and Forest Decline in Contrasting Long-Term Chronosequences. *Science*, 305, 509–513.
- Weiher, E. & Keddy, P. (2004) Ecological Assembly Rules: Perspectives, advances, retreats, 432.
- Woodwell, G.M. (1994) Ecology: The Restoration. *Restoration Ecology*, 2, 1–3.
- Young, T.P., Petersen, D.A. & Clary, J.J. (2005) The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters*, 8, 662–673.

## COLECCIÓN INVESTIGACIÓN 167

Las plantaciones de especies forestales son un problema a nivel mundial por los impactos que producen relacionados con la pérdida de biodiversidad, cambios en los suelos y alteración del régimen hidrológico de los ecosistemas regionales y locales. Muchas de las introducciones de especies exóticas de árboles, ya sean intencionales o inadvertidas, son causadas por actividades humanas a través de cambios drásticos en las prácticas de uso de la tierra, reemplazo de bosques naturales por plantaciones, reforestaciones mal hechas y forestaciones. Las principales razones para la introducción de especies forestales son: 1) especies fáciles de manejar y generalmente plantadas en grandes extensiones; 2) las semillas no tienen problemas de germinación, 3) el manejo ya está establecido 4) el crecimiento es rápido en comparación con las especies nativas, 5) hay una demanda mundial de madera de estas especies.



**Uptc**

Universidad Pedagógica y  
Tecnológica de Colombia



Vicerrectoría  
de Investigación y Extensión



Dirección de  
Investigaciones



EDITORIAL  
UPTC

