



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

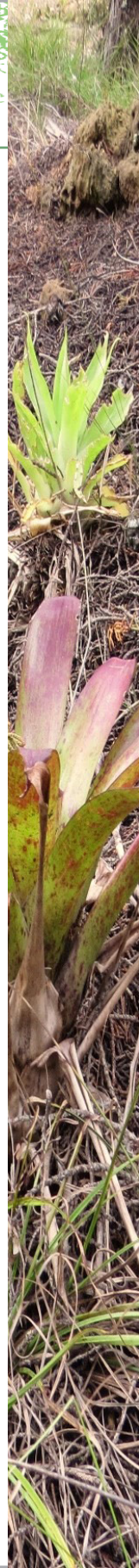
sugiere que los bosques plantados con *C. lusitanica*, asocian especies de ruderales o adventicias exóticas que se adaptan a diferentes variables climáticas, inhibiendo la regeneración de las primeras sucesiones de especies propias de la región (Ver Mora & Galvis, 2018).

## Composición, riqueza y densidad

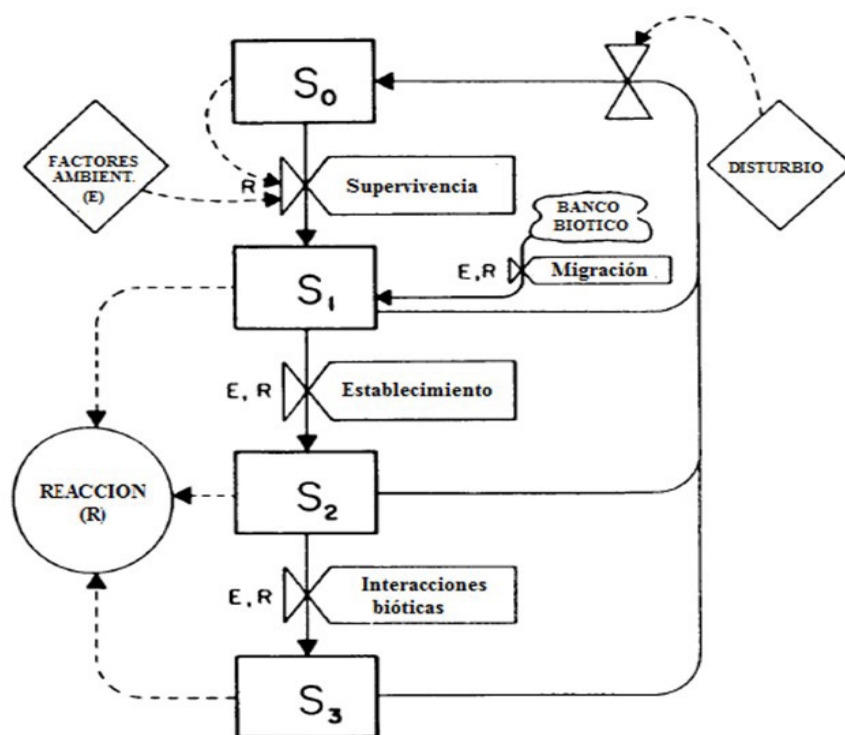
Se identificaron las primeras etapas sucesionales en diferentes tratamientos a través de un claro, donde se observaron especies arvenses o ruderales de tamaño pequeño, escasa ramificación, ciclos de vida cortos, crecimiento rápido y fuerte potencial reproductivo. Dichas características probablemente 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



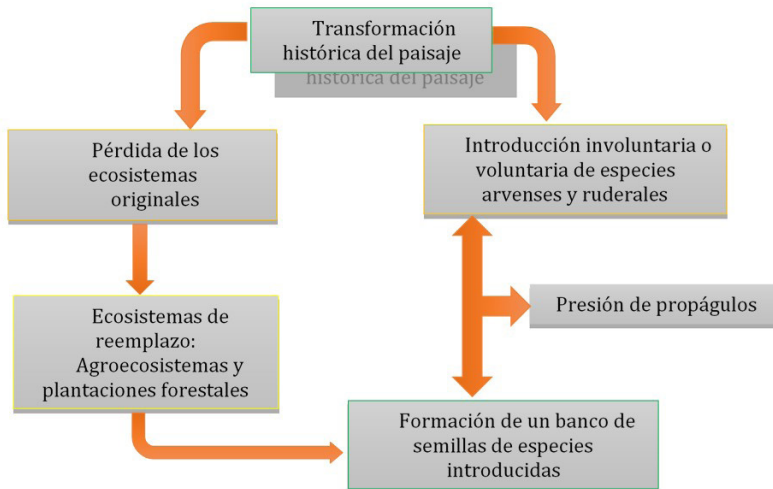
arribo de nuevas especies; así como la penetración de la luz y la precipitación que favorecen la aparición de especies. Lo anterior coincide con lo propuesto por (Roscher et al., 2009), quienes establecieron que, en un campo agrícola antiguo, las especies colonizadoras surgen principalmente del banco 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).

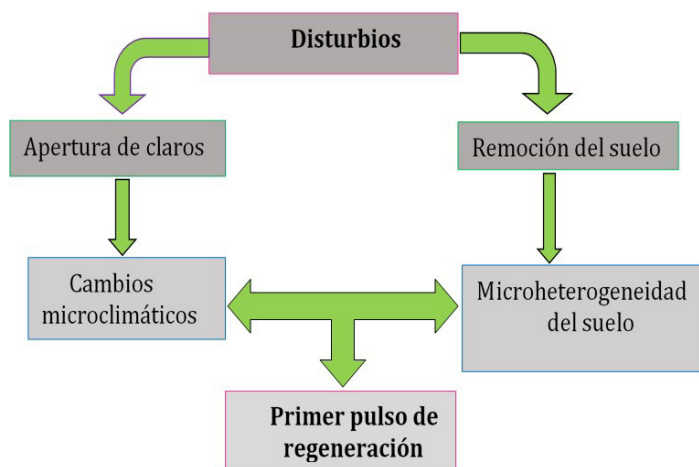


En la Figura 25., se presenta un modelo de sucesión que nos ayuda a entender el proceso en las primeras etapas. El principal factor es entender como la zona ha sido alterada por múltiples disturbios posiblemente desde la colonia y pasando por diferentes fases como deforestación, agricultura, ganadería 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

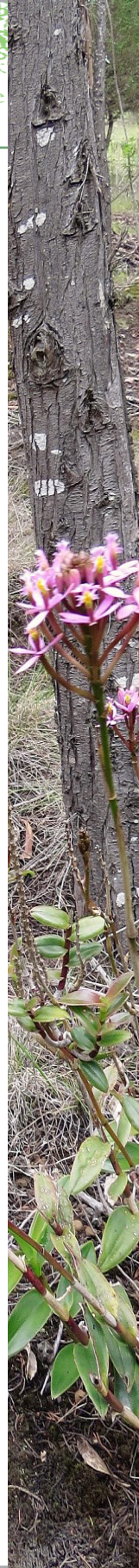
con la base para la formación del primer pulso de regeneración o el estado S1.

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-sequías 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.