



UNIVERSIDAD
DE LOS ANDES



**EL PAPEL DE LA DISPERSIÓN DE SEMILLAS EN LA
REGENERACIÓN DE LA VEGETACIÓN DE PÁRAMO EN UN PAISAJE FRAGMENTADO**

Biólogo
Jorge Alberto Posada García

Trabajo especial de grado para optar por el título de *Magister Scientiae* en Ecología Tropical

Tutora: Dra. Lina Sarmiento
Asesora: Geógrafa Julia Smith

Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE)
Universidad de los Andes
Facultad de Ciencias
República Bolivariana de Venezuela
Enero de 2014

VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre el **TRABAJO DE GRADO DE MAESTRÍA** presentado por **Jorge Alberto Posada García**, realizada bajo la tutoría de la Dra. **Lina Sarmiento** presentada como requisito para optar al Grado de **MAGISTER SCIENTIAE EN ECOLOGÍA TROPICAL** y que se titula:

“El Papel de la Dispersión de Semillas en la Regeneración de la Vegetación de Páramo en un Paisaje Fragmentado”

Hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: que hoy 23 de julio el 2013 a las 2:30 p.m., nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo la Presidenta del Jurado la Dra. Lina Sarmiento. **SEGUNDO:** a continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro del jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 3:00 p.m. de éste mismo día, se dio curso al Acto Público de sustentación del Trabajo de Grado presentado a requerimiento del jurado en el Salón A-09 de la Facultad de Ciencias. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el Trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente la Presidenta del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el Trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido al acto de presentación, el jurado procedió a su deliberación final y decidió **aprobar el Trabajo de Grado a nuestra Consideración**


Dra. Lina Sarmiento
Tutor


Dr. Pascual Soriano
Jurado




Dra. Teresa Schwarzkopf
Jurado


Dr. Luis Daniel Llambí
Jurado



POSTGRADO EN ECOLOGÍA TROPICAL
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas

Núcleo "Pedro Rincón Gutiérrez", Edificio "A", La Hechicera, Mérida 5101 - República Bolivariana de Venezuela
Telefax: (58 - 274) 240 1255 / 240 1219 / 244 1575 - Web: www.web.ula.ve/ciencias/web/cae Correo_e: poecotro@ula.ve

Agradecimientos

A mis padres Blanca Miryam y Luis Alberto por su apoyo moral y económico. A mi hermana María Mercedes y a mi sobrina Dubby por su compañía durante mis vacaciones. Al Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE) de la Universidad de los Andes y al postgrado en ecología tropical (PET), por la formación recibida y la paciencia. En particular a la Dra. Lina Sarmiento por su guía y tutoría, así como por sus valiosos aportes a esta investigación y a la redacción del documento. A la geógrafa J. Smith, por la asesoría en fotointerpretación y elaboración de mapas de coberturas, por la asesoría en estadística y análisis de datos al Dr. Luis Daniel Llambí y a Dr. Samuel Segnini. Al Dr. Benito Briceño y a Dr. Enrique Nañez por su asesoría en la determinación taxonómica de las especies. Al Herbario Manuel Lizacano de facultad de ciencias Forestales de la Universidad de los Andes por su colaboración, en la determinación de material vegetal.

Esta investigación no hubiera sido posible gracias a los fondos económicos aportados por la Dra. Lina Sarmiento, por la RLB-Andrew W. Mellon Foundation Grant 2010-2011 y por la Neotropical Grassland Conservancy (NGC).

Agradezco también a todas las personas que me acompañaron, durante estos años y sin cuya compañía hubiera sido menos placentera mi estadía. A Yola, Roci, Antonio Weimar, a Mike a Diana y especialmente a Angélica por su apoyo incondicional.

Resumen

La conservación y restauración del ecosistema páramo en Venezuela es una prioridad por su alta diversidad, su gran número de endemismos y por la pequeña superficie que ocupa. En este trabajo se pretende abordar la investigación de la sucesión a partir de tres mecanismos relacionados. La estructura del paisaje, la capacidad de colonización y la lluvia de semillas en el Valle de las Piñuelas en el Páramo de Gavidia. En primer lugar realizamos el análisis de la estructura del paisaje a partir de la fotointerpretación de las diferentes coberturas de vegetación en ocho ventanas ubicadas en dos zonas altitudinales, con formaciones de vegetación diferentes, el Bosque paramero en la zona baja y el Rosetal arbustal en la zona alta. Encontrando que la formación de vegetación más fragmentada es la de Bosque paramero con 0.95 fragmentos ha^{-1} . Posteriormente evaluamos el grado de recuperación de la vegetación sucesional en cada una de estas zonas, identificando las especies que son buenas colonizadoras y las que no lo son. Para esto analizamos la estructura de la vegetación en parcelas con coberturas de vegetación relictual, contrastándolas con coberturas de vegetación sucesional tardía (≥ 8 años). En base a la cobertura se determinaron cinco categorías de capacidad de colonización, a las cuales se les caracterizaron los diferentes síndromes de dispersión. Encontrando una predominancia entre las especies malas colonizadoras, aquellas que son dispersadas por zooecoria, y una mayor frecuencia de especies anemócoras, barócoras o con autocoria entre las buenas colonizadoras. Finalmente realizamos un análisis preliminar de la lluvia de semillas en estas dos formaciones de vegetación, a partir de la captura de propágulos con trampas de semillas. Comparando la lluvia de semillas en esta dos formaciones de vegetación en función de la dinámica anual de la densidad ($\text{sem m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), diversidad (N_2) y riqueza de especies (S). En donde encontramos que la densidad de semillas en la zona de Bosque paramero fue un 240% mayor que en los Rosetales arbustales, contrario a lo que sucede con la riqueza y la diversidad de especies, donde los mayores valores son registrados en el Rosetal arbustal.

Palabras clave: páramo, colonización, dispersión, restauración, Bosque paramero, Rosetal arbustal, Páramo, ecología del paisaje, métricas del paisaje, lluvia de semillas.

Tabla de contenido

Resumen	2
Capítulo 1. Introducción	7
Marco teórico	7
El Páramo, un ecosistema estratégico bajo amenaza: ¿Qué es?.....	7
¿Por qué son importantes?	10
¿Cuáles son sus amenazas?	12
La historia del uso del páramo y su dinámica actual	14
Restauración de ecosistemas de páramo: ¿es necesaria?	16
El rol de la dispersión de semillas: un mecanismo para sobrevivir	19
El efecto del disturbio y la fragmentación en la dispersión de las especies	19
Sucesión en ecosistemas de páramo: ¿Que se sabe?	21
Planteamiento del problema	24
Preguntas de investigación	24
Hipótesis	25
Objetivos	26
General	26
Específicos	26
Estructura del trabajo	27
Capítulo 2. Análisis de la estructura, configuración y fragmentación del paisaje: El escenario del proceso sucesional	29
Resumen	29
Introducción	30
La ecología del paisaje.....	30
Las métricas de la estructura del paisaje y su relación con la fragmentación y la dispersión ..	31
La fragmentación del paisaje en las montañas tropicales	32
Influencia de la estructura del paisaje sobre la dinámica y las rutas sucesionales	33
Metodología	34
Área de estudio.....	34
Geomorfología y suelos	35
Clima.....	36
Vegetación	36
Uso de la tierra	40
Diseño de muestreo para la caracterización del paisaje.....	40
Imágenes utilizadas.....	40
Clasificación.....	41
Métricas empleadas	41
Estadística	42
Resultados	44
Mapas de clases de cobertura.....	44
Composición de las diferentes coberturas en las zonas alta y baja	44
Forma de las clases de cobertura en las zonas alta o y baja del valle.....	48
Configuración del paisaje en las zonas alta y baja del valle	50
Diversidad y equitatividad del paisaje en las zonas alta y baja.....	50
Discusión	51

Capítulo 3. Regeneración del Bosque paramero y del Rosetal arbustal y clasificación de las especies según su habilidad de colonización y síndromes de dispersión	61
Resumen.....	61
Introducción.....	62
Efecto del disturbio sobre la estructura de la vegetación	62
La colonización y la dispersión de la vegetación.....	63
Los síndromes de dispersión.....	65
Antecedentes para el caso de estudio en la alta montaña tropical - páramo.....	66
Metodología.....	69
Área de estudio	69
Estructura de la vegetación relictual y sucesional	70
Riqueza y diversidad	71
Abundancia de las especies	72
Análisis de las formas de vida	73
Análisis multivariado (ACL),	74
Categorías según la habilidad de colonización	74
Síndromes de dispersión.....	75
Resultados	75
Riqueza y diversidad	75
Abundancia	79
Formas de vida.....	86
Análisis de correspondencia linealizado (ACL)	88
Clasificación de las especies por la capacidad de colonización	90
Síndromes de dispersión.....	93
Discusión y conclusiones	95
Patrones de riqueza y diversidad.....	95
La “rosetización” de los bosques parameros y su relación con las formas de vida	97
El potencial de colonización y su relación con los síndromes de dispersión.	99
Capítulo 4: Lluvia de semillas en un paisaje agrícola fragmentado de la alta montaña	105
Resumen.....	105
Introducción.....	106
La dispersión de semillas en paisajes fragmentados	107
Metodología.....	110
Área de estudio	110
Diseño de muestreo	110
Análisis de datos	112
Resultados	113
Variación espacial y temporal de la lluvia de semillas: densidad, diversidad y riqueza.....	114
Composición de la lluvia de semillas y dinámica anual de las especies más abundantes.....	118
Análisis ordenamiento de la lluvia de semillas.....	124
Síndromes de dispersión.....	126
Discusión.....	127
Estructura espacial de la lluvia de semillas	127
Comparación de la estructura de la lluvia de semillas y la vegetación sucesional	129
Dinámica temporal de la lluvia de semillas	130
Limitaciones metodológicas	131

Capítulo 5. Síntesis final.....	137
Discusión de hipótesis y análisis integrado.....	137
Implicaciones para la restauración	145
Aportes y limitaciones de este trabajo	146
Bibliografía.....	148

Lista de figuras

Figura 1.1 Relaciones entre el páramo, el régimen de disturbios y los factores.....	22
Figura 1.2. Diagrama de la estructura del trabajo de grado.....	28
Figura 2.1. Ubicación del páramo de Gavidia.	35
Figura 2.2. Panorámica del valle de las Piñuelas.	37
Figura 2.3. Climadiagrama del páramo de Gavidia.....	37
Figura 2.4. Método para el cálculo de las métricas del paisaje.....	42
Figura 2.5. Ubicación de las ventanas del paisaje.....	43
Figura 2.6. Clases de coberturas de ventanas en solana.	46
Figura 2.7. Clases de coberturas de ventanas en umbría	47
Figura 3.1. Factores y relaciones causales que limitan el proceso de dispersión.....	64
Figura 3.2. Vegetación relictual de BP, en una matriz de cultivos en el valle de las Piñuelas....	68
Figura 3.3. Ubicación de las parcelas de muestreo de la vegetación.	69
Figura 3.4. Diseño de muestreo de la vegetación.....	71
Figura 3.5. Distribución por número de especies en familias.....	76
Figura 3.6. Curvas de saturación de especies.....	77
Figura 3.7. Riqueza y diversidad.....	79
Figura 3.8. Rangos de abundancia de especies registradas en BP y BPT.	82
Figura 3.9. Rangos de abundancia de especies registradas en RA y RAT.	83
Figura 3.10. Rangos de abundancia de especies registradas en BP y RA.	84
Figura 3.11. Rangos de abundancia de especies registradas en BPT y RAT	85
Figura 3.12. Abundancia relativa y formas de vida.	87
Figura 3.13. Diagrama de ordenamiento ACL.....	88
Figura 3.14. Proporción de especies en cada categoría de colonización.	92
Figura 3.15. Proporción de síndromes de dispersión.	94
Figura 4.1. Causas y consecuencias de los patrones de dispersión de semillas.....	108
Figura 4.2. Área de estudio	110
Figura 4.3. Estructura y montaje de las trampas de semillas.....	111
Figura 4.4. Curvas de saturación de especies.....	114
Figura 4.5. Variación mensual de la densidad, S y N2 de la lluvia de semillas	117
Figura 4.6. Variación mensual de la densidad de semillas..	122
Figura 4.7. Variación mensual de la densidad de semillas.	123
Figura 4.8. Análisis de ordenamiento (ACL) de la lluvia de semillas..	125
Figura 4.9. Proporción de las especies en la lluvia de semillas..	127

Lista de tablas

Tabla 2.1. Métricas de composición, forma y configuración del paisaje.....	49
Tabla 2.2. Índices de diversidad y equitatividad.	51
Tabla 3.1. Clasificación de los diferentes síndromes, basados en sus vectores de dispersión.	66
Tabla 3.2. ANOVA de 2 vías para la riqueza y diversidad.....	78
Tabla 3.3. Porcentaje de absorción de la varianza de los primeros cuatro ejes del ordenamiento	89
Tabla 3.4. Cobertura de las especies en cada categoría de colonización	91
Tabla 3.5. Porcentaje y número de especies de cada síndrome de dispersión.....	95
Tabla 4.1. Abundancia, densidad, N2 y S de especies en la lluvia de semillas.....	116
Tabla 4.2. ANOVA de medidas repetidas.....	116
Tabla 4.3. Densidad, Síndromes y % de de semillas.	121
Tabla 4.4. Probabilidad de caída de semillas en el BP.	122
Tabla 4.5. Probabilidad de caída de semillas en el RA.....	123

Lista de anexos

Anexo 2.1. Índices de la métrica del paisaje.	55
Anexo 2.2. Métricas del paisaje empleadas para el análisis de fragmentación	57
Anexo 3.1. Cobertura, abreviación y síndrome de dispersión de las especies.	101
Anexo 4.1 Catálogo de semillas	132

Capítulo 1. Introducción

En este trabajo se aborda el estudio de la regeneración de la vegetación de páramo, afectada por un régimen de disturbios agrícolas con descansos largos en el Páramo de Gavidia, ubicado en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. Este sistema agrícola ha generado un paisaje en mosaico, de estructura o grana relativamente fina, en el cual analizamos la dinámica sucesional, la habilidad colonizadora de diferentes especies, sus síndromes de dispersión y la lluvia de semillas. También realizamos la caracterización del paisaje y su grado de fragmentación para darle un marco referencial a nuestro estudio.

El trabajo se realizó en dos formaciones vegetales contiguas y en parte interdigitadas, separadas en un gradiente altitudinal: el Bosque paramero que ocupa las partes más bajas y el Rosetal arbustal que se distribuye inmediatamente por encima. Se comparó la capacidad de regeneración de la vegetación en ambas formaciones y la habilidad de las especies dominantes del páramo para colonizar las áreas sucesionales. Se relacionó la estructura de la vegetación relictual y sucesional con la capacidad de colonización y la lluvia de semillas.

Para realizar el planteamiento del problema, la formulación de las hipótesis y los objetivos, partimos de la caracterización del páramo como ecosistema, sus propiedades y servicios ambientales, la historia de su ocupación, empezando desde una escala regional para terminar en la local y las consecuencias ecológicas del modelo agrícola implementado. Se revisan las teorías de la sucesión ecológica, de los mecanismos de dispersión de semillas y el efecto del disturbio y la fragmentación del paisaje sobre los ecosistemas, discutiendo los estudios que sobre estos temas se han realizado en el páramo, y finalizamos con el planteamiento del problema, las hipótesis de trabajo y los objetivos.

Marco teórico

El Páramo, un ecosistema estratégico bajo amenaza: ¿Qué es?

Los Páramos son ecosistemas característicos de la alta montaña tropical que se encuentran generalmente sobre los 3.000 m, llegando a su límite superior en el desierto periglacial y las nieves perpetuas (>4.800 m). Su límite inferior se encuentra, en las vertientes más secas, a partir los 2.700 m y en las más húmedas puede subir hasta 3300 m (Monasterio 1980a, Ataroff y Sarmiento 2003).

Se distribuye principalmente en Venezuela, Colombia, Ecuador y Norte de Perú, además de algunas ramificaciones hacia Centroamérica en Costa Rica y Panamá (Monasterio, 1980a), aunque también ocupa las cadenas montañosas del oriente de África, desde Etiopía y Uganda en el Norte hasta Sudáfrica en el Sur, a partir de los 3400 m y las montañas de algunas islas en Indonesia, Malasia, Taiwán y Nueva Guinea (Hofstede 2003, Bussmann 2006).

Estos ecosistemas evolucionaron bajo condiciones climáticas extremas, entre las cuales se destacan las bajas temperaturas y alta radiación solar, ocasionadas por la disminución de la presión atmosférica y la densidad del aire con el aumento de la altitud (Azócar y Rada 2006). Su distribución y extensión está limitada a las partes más altas de las montañas, teniendo un área de ocupación discontinua, a manera de islas de diferente tamaño. Debido al reciente y acelerado deshielo de los glaciares, amplias extensiones de suelo desnudo han quedado al descubierto, sin llegar a observarse un aumento en las coberturas de páramo a estas altitudes. Este fenómeno es evidente en la Sierra Nevada de Mérida, en los alrededores de la estación del teleférico “Pico Espejo” donde claramente se evidencia el continuo retroceso del glaciar que ha dejado al descubierto un suelo desnudo, con una capa de roca altamente fragmentada y sin indicios de colonización de la vegetación. Situaciones similares se observan en los alrededores de los relictos del glaciar del pico Humboldt y del glaciar de la Corona (Obs. Pers).

Actualmente los páramos se encuentran restringidos a las partes más altas de los Andes, pero hay evidencias que indican que no ha sido siempre así, p.e van der Hammen (1974) evidenció, por estudios paleoecológicos en Colombia, movimientos de los límites altitudinales de este ecosistema así como de los demás cinturones de vegetación andina subyacentes, disminuyendo y aumentando su extensión durante los eventos glaciares-interglaciares del cuaternario y por el levantamiento final de los Andes hace más de 2,5 millones de años.

En cuanto al clima, los páramos han sido asociados comúnmente a ecosistemas húmedos, pero presentan un amplio gradiente de humedad a lo largo de su distribución. Los más húmedos, con precipitaciones anuales mayores a 2000 mm, se encuentran en Colombia y Ecuador, los más secos en Venezuela, donde los páramos secos pueden tener una precipitación media anual de 650 mm y los más húmedos de hasta 1800 mm (Monasterio y Reyes 1980). Además, en estos ecosistemas se dan variaciones diarias de temperatura que pueden oscilar entre los 22°C a nivel del suelo en el mes más caliente hasta los -8°C en las noches del mes más frío. Estas variaciones diarias de temperatura

contrastan con la ausencia de variaciones significativas durante los meses del año (Azócar y Monasterio 1979).

A nivel de vegetación, los páramos presentan una fisonomía muy particular, generalmente no sobrepasan los 3 m de altura y presentan uno a tres estratos. Además, algunas especies presentan conspicuas adaptaciones ecofisiológicas que le permiten tolerar o evadir el congelamiento (García y Rada 2003) y una densa pubescencia en las hojas y tallos como respuesta a los altos niveles de radiación. También es posible encontrar un amplio espectro en formas de vida, desde árboles de pequeño porte, arbustos esclerófilos, gramíneas, hierbas, hasta rosetas gigantes entre las que se encuentran los frailejones, emblemáticos de este tipo de hábitat (Azócar y Monasterio 1979, Azócar 1981).

A pesar de que los páramos en general presentan una fisonomía característica, existen diferencias ecológicas y geográficas a lo largo de su distribución, llegándose a aplicar diferentes criterios para su clasificación. En este sentido, en Colombia, Cuatrecasas (1957) cit. en Monasterio y Reyes 1980 y Hofstede 2003, clasificó los páramos a partir de su vegetación en tres clases diferentes: a) El subpáramo, dominado por arbustos y árboles de pequeño porte, b) el páramo propiamente dicho, dominado por gramíneas y rosetas y c) el superpáramo en el que se destacan los frailejones *Coespeletia timotensis*. Pero dadas la diferencias geomorfológicas y geográficas de los Andes de Venezuela, la clasificación de Cuatrecasas fue redefinida por Monasterio y Reyes (1980) quienes establecieron una clasificación con dos niveles altitudinales: a) el piso Andino y b) el piso altiandino, donde cada uno está compuesto por diferentes formaciones vegetales y se diferencian según la existencia o no de un período libre de heladas en el año.

En este trabajo la formación de vegetación correspondiente a Bosque paramero es homóloga al subpáramo y al arbustal alto y se encuentra en el piso andino. Estas formaciones son descritas en detalle en el capítulo tres de este trabajo.

A nivel del paisaje existe una gran diversidad topográfica, donde es posible encontrar lagunas, humedales y turberas rodeados de circos glaciares, así como bosques de *Polylepis sericea*, asociados a resguardos rocosos, pajonales, rosetales y arbustales. Todos estos paisajes se caracterizan por una geomorfología propia de la erosión glaciaria moldeada entre los periodos glaciario-interglaciario del cuaternario.

En general los suelos del páramo presentan una génesis reciente, por lo que se consideran jóvenes y pertenecen a los ordenes Entisoles, Inceptisoles y en el caso de turberas a Histosoles, según la Soil Taxonomy (Malagón, 1982). Fuera de Venezuela son frecuentes los Andosoles sobre sustratos volcánicos (Malagón 2002). Los suelos de páramo son generalmente ácidos y bien drenados, con altos niveles de materia orgánica y una baja disponibilidad de nutrientes, debido a que las bajas temperaturas limitan la mineralización (Llambí y Sarmiento 1997 y Abadin et al. 2001).

¿Por qué son importantes?

Debido a su ubicación altitudinal en el techo de los Andes del norte, los páramos son un elemento fundamental en el mantenimiento de la dinámica hídrica en la alta montaña, que es donde se encuentran los nacimientos de los ríos más importantes. Particularmente en Venezuela protegen las microcuencas del lago de Maracaibo y del río Orinoco (Monasterio *et al.* 2003). En Colombia aportan importantes volúmenes a los tributarios de los ríos como el Magdalena y el Cauca, con un papel muy importante en la hidrología suramericana (Hofstede 1995, Hofstede 2003).

Una de las funciones más reconocidas e importantes es su capacidad de regular los flujos hídricos durante el año. En Colombia y en Venezuela proveen de agua a importantes proyectos hidroeléctricos y embalses para el abastecimiento de agua potable, fundamental para el abastecimiento continuo de los acueductos locales e indispensables para el desarrollo las de actividades agropecuarias (Hofstede 1995, Hofstede 2003, Monasterio *et al.* 2003) y son también fuente directa de agua para importantes metrópolis como Bogotá y Quito.

Su acumulación de biomasa durante todo el año estabiliza y protege los suelos de la erosión y mantiene su fertilidad (Monasterio *et al.* 2003). Sus suelos, altamente humíferos, debido a la lenta descomposición de la materia orgánica por las bajas temperaturas, generan una acumulación de materia orgánica única en el mundo, constituyendo sumideros de carbono que alcanzan los niveles más altos por hectárea reportados en ecosistemas tropicales (Hofstede 1995, Hofstede 2003).

El número de especies de plantas presentes en los páramos se ubica entre el 10 y el 20% de la flora descrita para los Andes (Rangel-Ch 2000), aunque su riqueza de especies es menor que otros ecosistemas como las selvas húmedas y nubladas; sin embargo, los páramos presentan un alto número de endemismos, pudiendo llegar a ser hasta del 60% (Luteyn 1992 *cit.en* Hofstede 2003).

Esta proporción tan alta de endemismos es el resultado de su distribución insular, su aislamiento geográfico y de las condiciones únicas de la alta montaña tropical (Hofstede 2003, Monasterio *et al.* 2003).

Los páramos se han convertido en un importante destino turístico debido a la belleza de sus paisajes de origen glaciar, las lagunas, los frailejonales y pajonales. Además, los atractivos que ofrecen las comunidades rurales como las viviendas tradicionales andinas, los muros de piedra, las eras de piedra para el trillado del trigo son apreciados por los visitantes (Llambí *et al.* 2013, Llambí 2009). En Venezuela, el desarrollo turístico rural ha sido promovido por el Programa Andes Tropicales (PAT) y se basa en el fomento de las “Mucuposadas”, una serie de posadas campesinas, atendidas por sus propietarios que ofrecen diferentes servicios basados en la economía local (Llambí y Smith 2004).

Los páramos son habitados por comunidades campesinas, las cuales han desarrollado un complejo sistema agro-ganadero a partir de las tecnologías empleadas durante la colonia. Las actividades agronómicas son la base de la economía local y abastecen mercados locales y nacionales (Molinillo y Monasterio 1997). Principalmente encontramos la producción de leche y de quesos, cultivos de diferentes rubros como la papa y hortalizas como la zanahoria, las habas, los chochos, la quínoa, la oca, los ollucos, el ajo, las flores y los cereales. Estos rubros representan las actividades económicas principales de sus habitantes y debido a malas prácticas agronómicas han generado un deterioro progresivo del suelo (Hofstede 1995, Hofstede 2003, Monasterio *et al.* 2003; Romero 2003, Llambí 2009).

Venezuela tiene 2661 km² con páramos, de los cuales el 79% se encuentra bajo figuras de protección y restricción del uso de la tierra. Con este altísimo porcentaje se podría considerar que la protección de este ecosistema está garantizada, pero lamentablemente no es así, ya que la ausencia de medidas eficaces de control permite el avance continuo de la frontera agrícola, lo cual, aunado al pastoreo extensivo degradan y disminuyen progresivamente las áreas de páramo (Monasterio y Smith 2002, Romero y Monasterio 2002). Por otra parte hay extensas áreas que fueron páramos y que se encuentran altamente degradadas, en las cuales es prioritaria la implementación de estrategias de restauración para lograr en alguna medida la recuperación de las funciones ecosistémicas perdidas, como su diversidad, conectividad, capacidad de carga y especialmente la regulación hídrica (Monasterio *et al.* 2003, Sarmiento y Smith 2011).

¿Cuáles son sus amenazas?

Entre las amenazas que comprometen la funcionalidad ecosistémica del páramo, se destacan principalmente las de origen antrópico generadas por el uso de la tierra. En los Andes de Mérida, particularmente en el municipio Rangel, donde se desarrolló el presente trabajo, desde el periodo colonial las prácticas agrícolas han provocado el agotamiento de extensas áreas, así como una fuerte erosión en laderas (Monasterio 1980, Sarmiento y Smith 2011). Actualmente, la inclusión del sistema papero en el mercado nacional y la demanda de un sistema intensivo dependiente de paquetes tecnológicos, han provocado el progresivo abandono del sistema tradicional de cultivo con descansos largos (el cual permite la recuperación de la fertilidad de los suelos y parcialmente de la diversidad) (Sarmiento y Monasterio 1993, Sarmiento *et al.* 1993, Sarmiento y Llambí 2011). El reemplazo del modelo agrícola de descansos largos, por uno intensivo, ha generado una pérdida en la diversidad de rubros cultivados, predominando el monocultivo de papa y ajo, sin tener en cuenta los costos ambientales y sociales (Romero 2003). Algunos cultivos altamente contaminantes y resistentes a las heladas como el ajo, han desplazado el pastoreo extensivo hacia las zonas más altas de páramo. El cual, por su parte, genera cambios de los patrones de diversidad de las especies por el ramoneo y pisoteo, aumenta la dispersión y la cobertura de especies pioneras e introducidas como *Rumex acetosella* (Romero 2003, Sarmiento y Llambí 2011) y *Acaena elongata* (Molinillo y Monasterio 1997).

En otras zonas de paramo en Colombia, Ecuador y Perú la vegetación es sometida a un régimen de quemadas periódicas para mejorar la calidad del forraje para el ganado (Hofstede 1995). Estos disturbios generan un impacto negativo ya que las especies de páramo carecen de adaptaciones morfológicas y fisiológicas para resistirlos. Varios autores (Hofstede 1995, Vargas 2000, Vargas 2002, Premauer y Vargas 2004, Sarmiento 2006) han encontrado diferentes efectos de los disturbios mencionados previamente sobre la vegetación, cuando actúan de manera independiente y/o simultánea. En ocasiones pueden eliminar hasta el 75% de la biomasa aérea, dañando los mecanismos de protección al congelamiento y a la alta radiación, promoviendo la muerte de los individuos y limitando la regeneración de la vegetación.

A nivel ecosistémico, la pérdida de las coberturas vegetales y la compactación del suelo tienen efectos sobre la dinámica hídrica, como la disminución de los caudales y el incremento de las emisiones de CO₂, (Sarmiento y Gruber 2002). El cultivo intensivo cuya implementación carece de

estrategias y prácticas de manejo para evitar la erosión degradada progresivamente el suelo, limitando los procesos de resiliencia (Sarmiento y Smith 2011).

En plantaciones forestales de especies exóticas de gimnospermas, comunes en áreas de páramo, se han encontrado efectos nocivos que actúan en diferentes etapas de su desarrollo, como la remoción de gran parte de la vegetación nativa, disturbios en el suelo (Evans 1992), elevado consumo de agua, que disminuyen el rendimiento hídrico y secan los suelos, dándose una acelerada descomposición de la materia orgánica y pérdida de fertilidad, con limitaciones en la incorporación de materia orgánica ya que las acículas de los pinos son resistentes a la descomposición (Hofstede 1997) y limitan el crecimiento de vegetación nativa (Van der Hammen 1997).

La minería se practica en forma creciente en los páramos de Perú, Ecuador y Colombia, donde se observan dos formas de extracción. La primera es la explotación del suelo de páramo para ser vendido en viveros comerciales. También es posible encontrar una minería artesanal con la técnica del “tierreo” la cual consiste en extraer el oro removiendo y filtrando el agua de las quebradas (Hofstede 2003). La minería de yacimientos de oro y plata a cielo abierto genera grandes impactos ambientales, que son señalados por Astorga (2009), entre los que se destacan la remoción de la cobertura vegetal natural y de zonas cultivadas, el consumo y almacenamiento de sustancias químicas altamente tóxicas e inflamables (cianuro, plomo y mercurio) y la alteración del recurso hídrico superficial y subterráneas por el excesivo gasto de agua de esta práctica. En este sentido, es obvio el impacto ambiental negativo que tiene la minería y su infraestructura asociada sobre el ecosistema páramo (Hofstede 2003).

El turismo es una actividad económica importante para las comunidades campesinas donde los atractivos naturales paisajísticos de las zonas de páramo, la presencia de viviendas tradicionales y muros de piedra, la manufactura de prendas de lana y un estilo de vida tradicional, generan ingresos administrados por las comunidades locales (Llambí y Smith, 2004). Pero algunas de estas actividades incrementan procesos erosivos, p. ej. el aumento de ganado equino para cabalgatas. Así como un incremento de la basura y de los incendios por el abandono de fogatas. Otro factor de disturbio muy importante es el tráfico de vehículos por áreas del desierto periglacial y del páramo desértico y la práctica de fanguismo o rustiqueo con vehículos 4x4, en áreas inundables como turberas y pantanos.

La recolección de leña para consumo es una actividad tradicional, pero puede eliminar los últimos remanentes de vegetación arbustiva, los cuales una vez que se agotan se utiliza cualquier parte de la vegetación que sirva como combustible (Monasterio *et al.* 2003; Hofstede 2003, Llambí y Smith 2004). La extracción de plantas para medicina tradicional es otra actividad que genera un disturbio difícil de cuantificar ya que debido a sus implicaciones culturales, sus pobladores no cuestionan su sustentabilidad. Además varias de sus especies son de amplio uso tradicional y son comercializadas en mercados locales. Por ejemplo, dos especies de frailejón morado (*Oritrophium venezuelense* y *O. peruvianum*) tienen un gran valor medicinal y son comercializadas por comunidades rurales, (Aranguren *et al.* 1996), cuya actividad extractiva las ha hecho vulnerables a la extinción (Llamozas *et al.* 2003). En un contexto más regional, las estimaciones sobre los efectos del cambio climático global, se estiman en un aumento de entre 400 m a 500 m del límite del cinturón de vegetación de páramos (Castaño-Uribe 2002), lo que representaría una reducción significativa de su extensión.

La historia del uso del páramo en el valle del río Chama y su dinámica actual

El área de estudio, ubicada en el Páramo de Gavidia, es parte del valle alto del río Chama, cuya ciudad más importante es Mucuchies, ubicada en el corazón de un bolsón seco, a 2800 m, en cuyos alrededores se establecieron comunidades indígenas en tiempos prehispánicos y luego se transformó en un asentamiento colonial dedicado al cultivo de trigo. Haremos a continuación un breve recuento histórico de la historia del uso de la tierra en esta zona, para entender mejor el estado actual de los páramos y plantear las necesidades de restauración. Las evidencias arqueológicas indican que los páramos de Venezuela, por encima de los 3.000 m, no fueron un hábitat permanente para las comunidades indígenas precolombinas. Estas se establecieron en el piso andino, entre los 2.000 y 3.000 m. Sin embargo, sí fueron empleados como zonas de cacería y zonas de paso para el intercambio comercial entre las comunidades que habitaban los Llanos y en la cuenca del lago de Maracaibo (Wagner, 1978 *cit. en* Monasterio *et al.* 2003).

Las poblaciones indígenas llegaron a través de los Andes orientales de Colombia (300-1000 DC), estableciéndose principalmente en los altos valles intermontanos de los ríos Chama y Motatán, subsistiendo principalmente de la caza y de la recolección de frutos (Monasterio *et al.*, 2003). Estas comunidades desarrollaron la agricultura y establecieron cultivos de papa (*Solanum* spp.), oka (*Oxalis tuberosus*), ulluco (*Ullucus tuberosus*) y en un menor grado de maíz (*Zea mays*) (Monasterio

1980a), e incidieron en la transformación a pequeña escala de los ecosistemas naturales, que se prolongó hasta el siglo XVI con la llegada del periodo colonial.

Con la invasión española, se mezclaron los elementos culturales indígenas y españoles, ya que los asentamientos coloniales se ubicaron sobre los indígenas. Y dada la convergencia ecológica de estas áreas, los españoles reprodujeron el modelo de producción de cereales de la península ibérica, basado en la mano de obra indígena, la tracción animal, la yunta de bueyes, etc. (Monasterio *et al.* 2003), en los bolsones secos intermontanos, donde extensas áreas de páramo fueron reemplazadas, especialmente en las frágiles laderas de estos valles, donde además el pastoreo continuo del ganado introducido, así como la ausencia de estrategias para la conservación de los suelos, causaron su erosión y degradación, consecuencias que aun son evidentes hoy día (Sarmiento y Smith 2011). Esta actividad se mantuvo durante los siglos XVI hasta mediados del siglo XVIII, a partir del cual, esta región entra en un proceso de aislamiento progresivo (Monasterio *et al.* 2003).

Al finalizar el auge triguero, la agricultura en las zonas altas de los Andes se concentra en la producción de papas y algunas hortalizas basado en el modelo de descansos largos que consiste en: la rotación de parcelas, donde eran aprovechadas alrededor de tres años ininterrumpidos, y donde una vez agotada la fertilidad, eran abandonadas y reemplazadas por unas nuevas en otro lugar del páramo sin cultivar. Estas parcelas abandonadas entraban nuevamente al ciclo productivo después de 10-15 años aproximadamente, tiempo en el cual se recuperaba su fertilidad y limitaba la proliferación de plagas y enfermedades. Además estas áreas en sucesión eran utilizadas para la producción de leña y de forrajes para el ganado (Monasterio 1980b, Molinillo y Monasterio 1997).

La inmigración de españoles de las islas canarias al páramo, los cuales venían con un sistema agro-comercial, convirtieron zonas de cultivo bajo el sistema de descansos largos así como áreas drenadas de humedales en los fondos de valle, en cultivos permanentes de alta productividad con el uso intensivo de agroquímicos (Monasterio *et al.* 2003), donde las variedades tradicionales de papas como la Arbolona negra y Petacona, con cierta resistencia a patógenos (Boscán 2009), fueron reemplazadas por variedades comerciales como la Granola y R11 (Romero 2003). Actualmente este sistema intensivo del cultivo de papa se extiende sobre el páramo, y ha escapado en muchos casos a las regulaciones impuestas en las áreas protegidas, asimilando progresivamente las áreas de páramo conservado, constituyéndose en una seria amenaza para este ecosistema y para la población campesina (Monasterio 1980, Hofstede 1995, Sarmiento y Llambí 2011).

Actualmente, la papa aun se mantiene como uno de los rubros más importantes, pero se ha diversificado la producción con la introducción de zanahoria, brócoli, coliflor y ajo (Monasterio y Molinillo, 2003; Romero, 2003; Llambí y Smith, 2004). Particularmente el ajo ha ido incrementando su área cultivada, relegando a los demás cultivos por su alta cotización en los mercados. Esto no estaría mal, sino fuera porque el cultivo de este rubro es muy dependiente de plaguicidas y fungicidas; lo cual combinado con la falta de asesoría técnica a los productores genera una excesiva contaminación del aire y del agua con consecuencias negativas en la salud de los pobladores (Romero, 2003). Además, estos rubros ocupan un renglón muy importante de la cadena productiva nacional y son distribuidos a mercados regionales y nacionales por medio de intermediarios, siendo la despensa de varios estados (Molinillo y Monasterio, 1997b) y generando grandes utilidades, lo que estimula este tipo de producción y el aumento de las áreas cultivadas sobre el páramo.

El el páramo de Gavidia, nuestro sitio específico de estudio, situado a 10 km de Mucuchies pero ya fuera del bolsón árido, formaba a finales del siglo XIX parte de dos haciendas, dedicándose su parte alta al pastoreo extensivo y su parte baja al cultivo de cereales, mientras que la papa se cultivaba en huertos caseros. Gran parte del Bosque paramero original en esta area fue deforestado para la fabricación de carbón. Entre otras actividades comerciales de sus habitantes se destacó el intercambio de productos como los cereales, los quesos, la leña y el carbón. Durante el ciclo triguero esta área fue marginal ya que las condiciones climáticas húmedas limitaron la producción de cereales (Llambí y Smith, 2004).

Restauración de ecosistemas de páramo: ¿es necesaria?

Los diferentes escenarios en los que se ha desarrollado y mantenido la agricultura en el páramo han generado diferentes mosaicos ambientales y sociales. Entre las consecuencias ambientales, se ha presentado el reemplazo de la cobertura original de páramo por las actividades agropecuarias, con la degradación de los servicios ambientales en las partes más bajas, un ejemplo de este mosaico es observado en el Páramo de Gavidia, donde se observa en el paisaje la pérdida de la continuidad paisajística y ecológica, sobre todo en las formaciones de vegetación de Bosque paramero en la zona baja.

En la cuenca alta del Río Chama, Sarmiento y Smith (2011) detectaron sucesiones detenidas, debido a la fuerte intervención y degradación del suelo en estas laderas durante el auge triguero, llevando a

estos suelos a una degradación extrema, perdiendo los mecanismos de resiliencia del suelo. La restauración de las funciones ecológicas como la retención de agua, y la recuperación de la cobertura de vegetación son fundamentales en ecosistemas que han perdido su resiliencia como en algunas áreas de páramo (op cit.). Por lo tanto son urgentes las iniciativas encaminadas a la recuperación de estas propiedades.

Un ecosistema que ha recuperado su funcionalidad, garantiza el sostenimiento de su dinámica en el tiempo (Jentsch 2007). Lamentablemente, el énfasis en los estudios de restauración ha sido enfocado hacia la recuperación de las propiedades emergentes de las comunidades como la riqueza o de una u otra especie en particular, mientras que muy pocos han abordado la restauración de la estructura y función de los ecosistemas (Weiher 2007) generando grandes ventajas ya que los resultados de estos estudios pueden servir como parámetros para monitorear los proyectos de restauración a largo plazo (Brinson y Rheinhardt 1996).

Los estudios de restauración en la alta montaña tropical del norte de los Andes, se han enfocado principalmente en la selva nublada alta, bosques que han sido sometidos a fuertes e intensos procesos de deforestación por las actividades extractivas (caza, tala, extracción minera) y especialmente la transformación del paisaje en potreros para ganadería de altura, agricultura intensiva y plantaciones de especies exóticas maderables (Kattan y Alvarez-López 1996). En estos bosques se han realizado diversos estudios en las líneas de ecología básica, experimental, aplicados a la restauración de potreros y áreas invadidas por especies exóticas como *Ulex europeus*, *Pinus radiata*, *Pinus patula* y *Cupressus cupresus* (Vargas *et al.* 2007).

En Colombia, diversos trabajos realizados en la caracterización de la estructura de la vegetación, la lluvia y el banco de semillas han permitido la implementación y el seguimiento a varios proyectos de restauración en áreas degradadas (Vargas *et al.* 2007). En julio de 2006, un incendio de origen antrópico en el Parque Nacional Natural Los Nevados en el centro-occidente de Colombia afectó un total de 2374 ha de páramo en diferente grado de conservación (Loteró *et al.* 2010). A raíz de los impactos ambientales de este incendio sobre la red de humedales de la laguna del Otún (la cual surte de agua potable a 37 municipios, con una población estimada de 3 millones) llevaron al planteamiento diseño e implementación de las estrategias de restauración ecológica para la recuperación de especies de flora y fauna, de los procesos biológicos y de la funcionalidad del ecosistema páramo así como de sus servicios ambientales (Loreto *et al.* 2010).

La recuperación del páramo después de los disturbios puede verse fuertemente limitada por varios factores que actúan de manera simultánea, pero específicas para cada ecosistema, generando barreras ecológicas a su restauración, entre las que se destacan: la ausencia de las especies de la vegetación original en el banco y en la lluvia de semillas, un microclima adverso para la germinación y el crecimiento de plántulas de las especies nativas, altos grados de depredación de semillas, la ausencia de microsítios de implantación, altos grados de herbivoría de las plántulas y una fuerte competencia con las especies dominantes exóticas (Aide y Cavelier 1994, Nepstad *et al.* 1996; Holl 1999; Cubiña y Aide 2001; Torrijos y Vargas 2007).

Tenemos entonces varios escenarios que requieren diferentes estrategias para la recuperación del páramo y sus servicios ecosistémicos. Las cuales van a depender de la intensidad y magnitud del disturbio sobre el área a recuperar. Si las áreas a recuperar, fueron sometidas a una magnitud e intensidad moderada, p.ej. pérdida y reemplazo de la vegetación nativa por cultivos con descanso, es posible que con el abandono de las parcelas, el retiro del ganado y algunos procesos de descompactación del suelo, se recuperen propiedades como la retención de agua y la acumulación de materia orgánica. Por el contrario, si el disturbio fue de gran intensidad, magnitud y duración como el modelo triguero implantado en la colonia, se requieren prácticas asistidas de restauración, que en una primera instancia deben ser dirigidas a mecanismos de acumulación de materia orgánica para la recuperación de suelo, con el establecimiento de una capa de vegetación, que lo proteja de los procesos erosivos (Sarmiento y Llambí 2011, Smith y Sarmiento 2011).

En el páramo de Gavidia, todavía hoy en día persiste un paisaje en mosaico, con parcelas cultivadas interdigitadas con áreas en diferentes estadios sucesionales y con remanentes de vegetación natural (Sarmiento *et al.* 2003), creando un sitio privilegiado para el análisis de los procesos sucesionales y de las barreras a la dispersión y al establecimiento que encuentran las especies de páramo en su proceso de colonización. Aprovechando esta contingencia, hemos centrado nuestra atención en los procesos de colonización que tienen lugar en el paisaje fragmentado resultante del sistema agrícola con descansos largos, esperando hacer un primer aporte a la comprensión del rol de la dispersión de semillas en la regeneración del ecosistema paramo.

El rol de la dispersión de semillas: un mecanismo para sobrevivir

En paisajes fragmentados, las fuentes de semilla pueden estar lejos de las áreas en sucesión, por lo que una dispersión eficiente es indispensable para el mantenimiento y colonización de áreas sucesionales, siendo el primer pulso de respuesta frente a un disturbio. Además, las semillas almacenan la composición y riqueza florística de la comunidad y por lo tanto son elementos de suma importancia para entender la dinámica de los procesos de colonización que pueden ocurrir a través de estos mecanismos de dispersión (Hopkins y Graham, 1983; Simpson y Todzia, 1990).

Las características morfológicas de las semillas, como su tamaño, peso, forma o presencia de estructuras como apéndices, arilos y eliosomas permiten establecer *a priori* los diferentes síndromes de dispersión al que pertenezca una especie dada (Dalling, 2002, van Dorp, 1996), pudiéndose relacionar inclusive con la posibilidad de colonización de micrositios de establecimiento (Chambers y Haefner, 1991) y con su viabilidad (Thompson *et al.*, 1993).

Otra presión que influye en la dispersión de las plantas es la depredación de semillas pre y post dispersión; la cual puede llegar a eliminar hasta el 90% de las semillas producidas en bosques tropicales (Dalling, 2002). Aunque en el páramo estos procesos no han sido estudiados, la alta densidad de insectos asociados a los microhábitats en la vegetación de páramo permite suponer resultados similares.

El efecto del disturbio y la fragmentación en la dispersión de las especies

Un disturbio genera cambios importantes en la estructura de la vegetación, del suelo y del banco de semillas, afecta los mecanismos de regeneración de las especies y modifica el paisaje (Vargas, 2002). Estos cambios afectan el potencial y la capacidad de regeneración de los ecosistemas ya que degradan los bancos de semilla de las especies nativas, del suelo por la pérdida de la fracción fina y de nutrientes por erosión laminar. El pisoteo del ganado genera compactación del suelo, limitando su capacidad hídrica, disminuyendo las tasas de colonización por la pérdida de micrositios de establecimiento y facilitando la depredación de semillas y plántulas (Primack y Miao 1992; Aide y Cavelier, 1994; Holl, 1999; Vargas, 2002).

El incremento de la intensidad y frecuencia de los disturbios disminuyen la resiliencia del ecosistema afectado, incrementa la transformación del paisaje, limita los núcleos de vegetación y de

fuentes de semillas a los remanentes de vegetación nativa dispersos en pequeños fragmentos en la matriz de pastizales y/o campos agrícolas (Primack y Miao 1992; Aide y Cavelier 1994; Duncan y Chapman 2002; Díaz-Martin 2007).

La fragmentación de un paisaje es la pérdida de la cobertura vegetal natural y su separación en un número determinado de parches o fragmentos aislados, inmersos en una matriz de campos agrícolas y ganaderos, lo que genera el aislamiento y la disminución de las poblaciones animales y vegetales y cambios ambientales que alteran los procesos y funciones del ecosistemas, cuyas consecuencias pueden ser a diferentes escalas (Turner 1996; Fahrig 1997; Leimu *et al.* 2010).

La dispersión por animales se limita en paisajes fragmentados ya que la reducción de la cobertura vegetal disminuye la abundancia de recursos, en detrimento de las frecuencias de visitas en busca de alimento. Además, en las áreas abiertas, los animales dispersores, p.ej. las aves, quedan expuestos y vulnerables a los depredadores (Duncan y Chapman 2002). En este sentido los animales asumen un comportamiento, con tendencia a evitar las áreas abiertas, que incide en la lluvia de semillas, generando un gradiente de abundancia en la lluvia de semillas del interior de los fragmentos y de los bordes hacia la matriz, modificando los patrones de distribución (Aide y Cavelier 1994; van Dorp 1996; Holl 1999).

A escala genética, las diferentes poblaciones aisladas en los fragmentos sufren disminución en el entrecruzamiento, disminuyendo la variabilidad genética por el detrimento en el flujo génico entre las poblaciones, afectando el fitness de los individuos (Leimu *et al.* 2010). A una menor escala, las consecuencias ecológicas son la interrupción de las interacciones bióticas mutualistas como la polinización y la dispersión de semillas, dado que los pequeños fragmentos son menos atractivos para polinizadores y dispersores, los cuales a su vez tienen limitado su desplazamiento (Leimu *et al.* 2010).

Los cambios en la estructura de la vegetación y el efecto de borde, modifican la estructura de la comunidad, lo que facilita la entrada de especies invasoras, pudiéndose generar perturbaciones en las relaciones antagónicas entre herbívoros, plantas y patógenos (Saunders *et al.* 1991; Fahrig 2003, Leimu *et al.* 2010). Aparte de las consecuencias anteriores, con la fragmentación, los factores abióticos como los flujos de luz, viento, agua y nutrientes a través del paisaje se alteran

significativamente, en detrimento de los patrones de diversidad y riqueza de especies de bosque (Aparicio 2008, Leimu *et al.* 2010).

Recientemente uno de los aspectos que se ha considerado como fundamental, es analizar a nivel de paisaje el efecto de los diferentes disturbios en la distribución y capacidad de recolonización de las especies, poblaciones y comunidades, enfoque que nos aporta herramientas con las cuales podemos entender la complejidad de su composición, estructura y función (Turner 1990; Forman 1995). El paisaje ha de ser observado como un área de terreno compuesta por un grupo de ecosistemas que interactúan y que pueden repetirse en formas similares a través del mismo (Forman 1995).

Sucesión en ecosistemas de páramo: ¿Que se sabe?

Como hemos mencionado, los páramos son ecosistemas con alta prioridad para su conservación, dada su área de ocupación limitada y la importancia de sus servicios ambientales. Pero, a pesar de que una gran parte de su extensión en Venezuela se encuentra bajo alguna figura de protección, aún son sometidos a diferentes regímenes de disturbio que amenazan su conservación (Fig. 1.1). Esto genera la necesidad de investigar y conocer los aspectos más relevantes sobre su capacidad de regeneración y sus mecanismos sucesionales como base para formular estrategias adecuadas para su conservación y restauración ecológica.

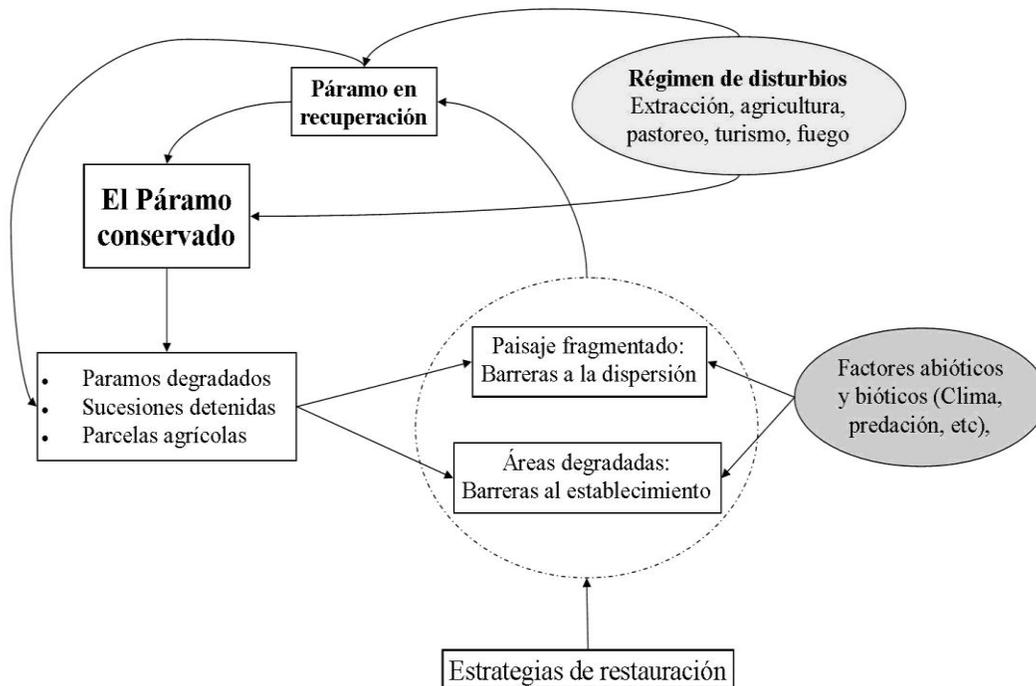


Figura 1.1 Relaciones entre los diferentes elementos del páramo, el régimen de disturbios y factores abióticos y bióticos en la transformación del paisaje.

Varios estudios sobre los diferentes tipos de disturbio en el páramo evidencian cambios importantes en diferentes compartimentos, asociados a su dinámica ecosistémica. Especial interés despiertan los estudios llevados a cabo en Colombia (Pels y Verweij 1992, Hofstede 1995, Kasper *et al.* 1995, Vargas 2000; Vargas 2002; Vargas *et al.* 2002, Premauer y Vargas 2004), donde se describe el efecto del fuego y pastoreo en la estructura de la vegetación. En estos trabajos, se encontraron importantes cambios en las formas de vida dominantes en la vegetación por la intensidad y el tipo de disturbio efectuado. Por ejemplo, se encontró que el pastoreo afecta significativamente la composición y estructura de la comunidad vegetal al eliminar las formas de vida en macolla, pero favoreciendo el crecimiento de hierbas rastreras. El fuego favorece a la forma de vida en macolla, donde la acumulación de materia seca protege la yema apical, evitando su muerte durante fuegos esporádicos. Pero si la frecuencia de estos se incrementa, esta forma de vida se vuelve dominante, cambiando la fisonomía del paisaje. Lo anterior es un claro ejemplo de cómo diferentes tipos de disturbios, su frecuencia e intensidad afectan la dinámica sucesional de la vegetación.

En Venezuela, durante más de 20 años de investigaciones en el páramo de Gavidia, se ha podido encontrar diferentes patrones sucesionales y los cambios en la dinámica de los suelos, característicos del páramo, los cuales son descritos para Venezuela en el trabajo de Sarmiento *et al.* (2003) y

Sarmiento y Llambí (2011). Estos trabajos describen diferencias en las trayectorias sucesionales en la vegetación y el suelo de parcelas agrícolas con un tiempo de abandono de 12 años, en las cuales se formaron comunidades con diferencias significativas en diversidad, riqueza y el espectro de formas de vida. Sin embargo las diferencias en la vegetación, pueden deberse a diferencias en el manejo de las parcelas durante el periodo de descanso y a la alta heterogeneidad ambiental de este ecosistema.

Los patrones sucesionales descritos en el páramo de Gavidia corresponden a:

- a) Cambios continuos en la abundancia relativa de las especies, sin reemplazo florístico completo (autosucesión).
- b) Una secuencia predecible en las formas de vida, siendo las hierbas no gramíneas dominantes en las etapas tempranas, mientras que las rosetas caulescentes y los arbustos esclerófilos aumentan su importancia en las etapas tardías.
- c) Disminución sucesional de la abundancia de especies exóticas a lo largo de la sucesión.
- d) Aumento inicial y estabilización posterior de la riqueza y diversidad vegetal.
- e) Aumento en la disimilaridad de la estructura de la comunidad entre parcelas a lo largo de la sucesión (divergencia).

Los estudios realizados en Gavidia (Sarmiento y Llambí 2011) muestran como en condiciones de disturbio moderado, cuando no se sobrepasan umbrales físicos de degradación, el páramo tiende a recuperarse espontáneamente, pero hay especies como *Calamagrostis effusa* y *Arcytophyllum nitidum* que no logran colonizar durante la primera década en sucesión y sin embargo, son comunes en el páramo; sugiriendo barreras para la dispersión de estas especies y ocasionado que la diversidad de las parcelas sucesionales tardías, sea menor que la de los páramos nunca cultivados (Sarmiento *et al.* 2003). Los autores sugieren además, que la dinámica sucesional está fuertemente influenciada por la estructura de la vegetación antes del disturbio. Las condiciones iniciales y previas al disturbio como, la heterogeneidad espacial y ambiental, la intensidad, el tipo de disturbio y su intensidad favorecen a los procesos de divergencia florística en la estructura de las comunidades resultantes (Llambí 2002, Vargas 2002, Sarmiento 2003; Sarmiento *et al.* 2003; Sarmiento y Llambí 2011).

Los trabajos realizados en Gavidia, si bien constituyen uno de los estudios más exhaustivos sobre sucesión en ecosistemas de páramo, están centrados en el análisis en los cambios en la vegetación

del Rosetal arbustal y no consideran la formación de vegetación de Bosque paramero que se encuentran en las partes más bajas del valle, con diferencias muy importantes en su estructura y en las que se desarrolló parte de este trabajo.

Otro aspecto relevante que ha sido reseñado es que en parcelas agrícolas abandonadas ubicadas en áreas de bosques parameros en la Sierra Nevada de Mérida, no se recupera la estructura ni la diversidad original, después de más de 50 años de abandono (González et al. 2011), ocurriendo más bien un proceso activo de paramización del Bosque paramero (van der Hammen 1997, Vargas 2007), fenómeno que consiste en la colonización de la vegetación de páramo, hacia cotas altitudinales más bajas, después del disturbio agrícola o ganadero.

Planteamiento del problema

Basándonos en los antecedentes y marco conceptual expuestos, nos propusimos a analizar diferentes aspectos relacionados con algunos mecanismos sucesionales de la vegetación, en el mosaico del paisaje del Páramo de Gavidia, Municipio Rangel, estado Mérida. Los aspectos analizados en este trabajo involucran el análisis de la estructura de la vegetación, de la dinámica anual de la lluvia de semillas y las diferentes estrategias de dispersión, en dos zonas altitudinales contiguas; la zona baja dominada por una vegetación de Bosque paramero y la zona alta en donde prevalece la vegetación de Rosetal Arbustal bajo (Llambí *et al.* 2013).

Preguntas de investigación

En este trabajo pretendemos responder las siguientes preguntas de investigación

1. ¿Es igual el grado de fragmentación y la estructura del paisaje en las dos zonas altitudinales en el valle de las piñuelas donde se encuentra el Bosque paramero y el Rosetal arbustal bajo y qué importancia pudiera tener estas características del paisaje en el proceso de dispersión y colonización de la vegetación?
2. ¿Cuál es el grado de recuperación de la vegetación en parcelas agrícolas, en cada una de las dos zonas altitudinales después de un descanso mayor de ocho años? ¿se recuperan la riqueza y diversidad de la vegetación original? ¿qué especies de esta vegetación original logran colonizar y cuáles no?

3. ¿Existe alguna relación entre los síndromes de dispersión de las especies más abundantes en los relictos de vegetación (ecosistema de referencia) y su capacidad de colonizar las parcelas sucesionales?
4. ¿Cuál es la composición, la densidad y los síndromes de dispersión más relevantes de la lluvia de semillas en las dos zonas de vegetación analizadas y qué relación hay entre la composición de la lluvia de semillas y la de la vegetación?

Hipótesis

1. *Considerando que la colonización de las parcelas sucesionales depende entre otros de los síndromes de dispersión de las especies y la distancia a las fuentes de propágulos se espera que algunas especies presentes en ambos tipos de vegetación natural no logren colonizar las parcelas sucesionales, las cuales en consecuencia tendrían una menor diversidad o diferente estructura de la vegetación. Asimismo, se espera que las especies que no colonizan estén ausentes o sub-representadas en la lluvia de semillas por lo que, el espectro de síndromes de dispersión sería diferente entre las especies que colonizan y las que no lo hacen.*
2. *Partiendo de la base de que la fragmentación y la falta de conectividad del paisaje entre los diferentes parches, son factores que podrían limitar la dispersión de las semillas en las áreas abiertas, esperaríamos que las áreas que presenten un menor grado de fragmentación y una mayor conectividad entre los fragmentos, presenten mayor diversidad y favorezcan la llegada de propágulos y el establecimiento de plantas de las especies tardías.*
3. *Suponiendo, en base a lo reportado en la literatura sobre el fenómeno de paramización, que algunas de las especies dominantes del Rosetal arbustal, sean mejores colonizadoras que las especies del Bosque paramero, se espera que las parcelas sucesionales ubicadas en la zona original del Bosque paramero presenten una mayor similitud con la vegetación de Rosetal arbustal que con la vegetación original.*

Objetivos

General

En un paisaje agrícola con vegetación fragmentada de páramo nos proponemos analizar la capacidad de diferentes especies, tanto del Bosque paramero como del Rosetal arbustal bajo, en colonizar y establecerse en parcelas agrícolas abandonadas y relacionarlo con sus síndromes de dispersión, su presencia en la lluvia de semillas y con el mosaico del paisaje, con miras a identificar algunos de los procesos que pueden limitar la regeneración espontánea de este ecosistema y aportar al diseño de planes de restauración.

Específicos

- a) Caracterizar el mosaico del paisaje de las formaciones vegetales bajo estudio en el Valle de las Piñuelas (páramo de Gavidia, Sierra Nevada de Mérida) para definir el marco o escenario ambiental donde ocurren los procesos sucesionales y de dispersión.
- b) Caracterizar la estructura de la vegetación en los parches remanentes de vegetación en la zona alta y baja del valle, donde predominan el Bosque paramero y el Rosetal arbustal respectivamente.
- c) Caracterizar la vegetación sucesional tardía en ambas zonas del valle y evaluar el grado de regeneración en ambas zonas, mediante comparaciones con la vegetación de Bosque paramero y Rosetal arbustal remanente.
- d) Clasificar las diferentes especies según su capacidad de colonización, desde especies altamente colonizadoras hasta especies que presentan serias limitaciones o no colonizan.
- e) Identificar los síndromes de dispersión de semillas de las especies más abundantes en las diferentes formaciones de vegetación en zonas altitudinales del área de estudio, y relacionarlos con su capacidad de colonización.
- f) Analizar la estructura y dinámica temporal de la lluvia de semillas y relacionarlas con la estructura de la vegetación sucesional.

Estructura del trabajo

Este trabajo consta de cinco capítulos, el primero introductorio, los tres siguientes con los resultados de la investigación y el último con una síntesis que retoma las hipótesis de trabajo (Fig. 1.2). El contenido de cada capítulo es el siguiente:

Capítulo 1. Introducción general, sobre los diferentes temas a tratar en cada uno de los capítulos posteriores, donde se plantean los antecedentes, el problema a investigar, las preguntas de investigación, las hipótesis de trabajo y los objetivos.

Capítulo 2. Se describe el área de estudio, su ubicación, características ambientales y sistema de manejo. Se realiza un análisis de la estructura del paisaje en base a fotointerpretación del área de estudio. Se digitaliza y caracteriza el mosaico del paisaje compuesto por las diferentes coberturas vegetales en cuatro ventanas ubicadas sobre el área original del Bosque paramero y cuatro sobre el área del Rosetal arbustal bajo. Se analiza la estructura y el grado de fragmentación del paisaje sucesional y relictual, mediante índices de tamaño y forma de parches? para ambos sectores del valle.

Capítulo 3. Se estudia la estructura de la vegetación y algunos atributos como la riqueza, la diversidad y abundancia de las diferentes especies en las dos unidades de vegetación, las cuales se separaron en áreas relictuales y en parcelas sucesionales. Con este análisis se evaluó la capacidad de regeneración del ecosistema páramo después de un disturbio agrícola con un abandono de al menos de 8 años en sucesión.

Capítulo 4. Se analiza la dispersión de propágulos en cada una de las zonas seleccionadas (zona baja y alta del valle), caracterizando y cuantificando la lluvia de semillas mediante parámetros como la riqueza y su dinámica temporal durante un año. Este análisis permitió analizar las diferencias en composición, riqueza y abundancia de la lluvia de semillas, para aproximarnos a las trayectorias sucesionales potenciales en cada una de las zonas altitudinales.

Capítulo 5. En este capítulo hacemos una síntesis en la que retomamos las hipótesis de trabajo y respondemos las preguntas de investigación.

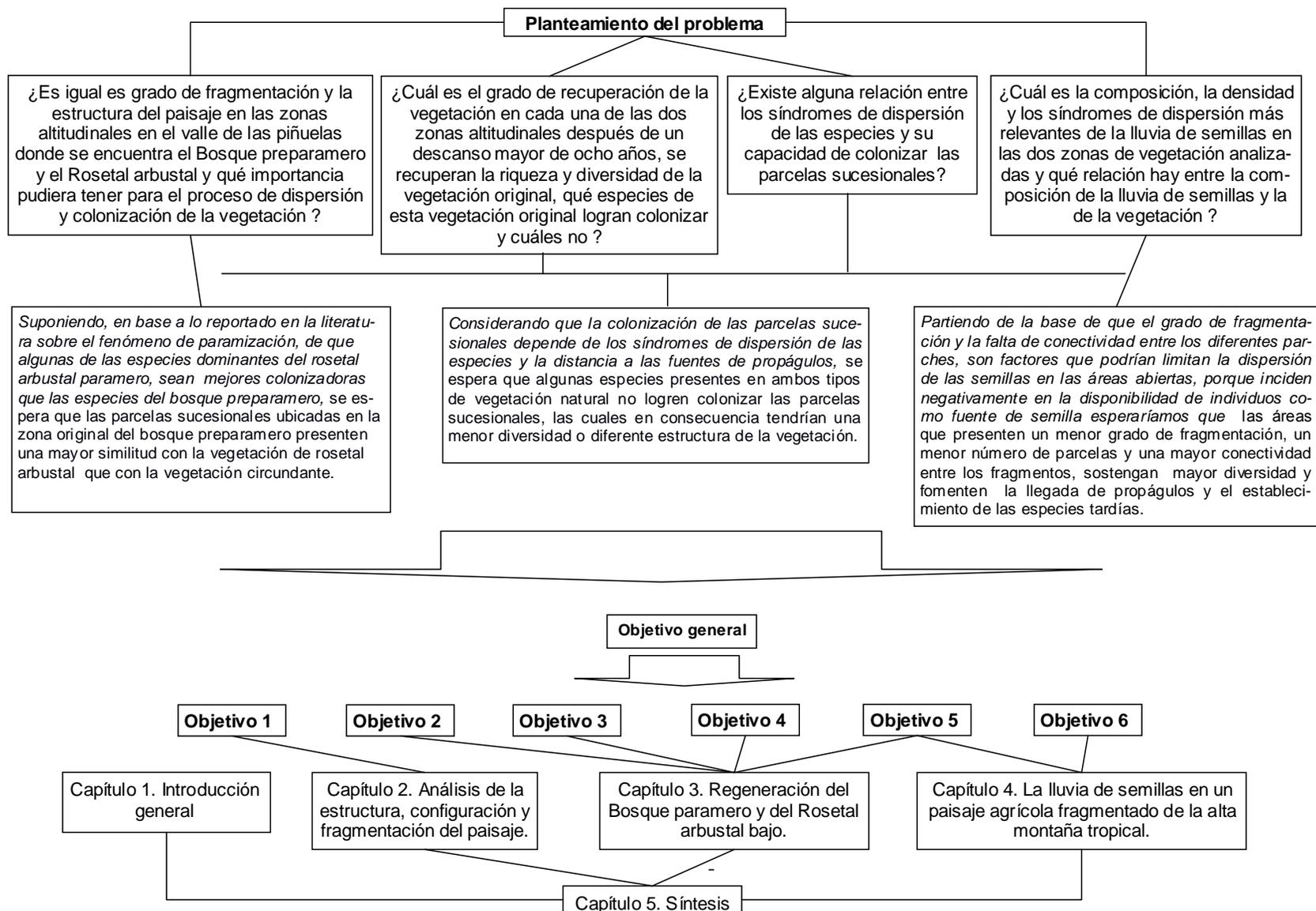


Figura 1.2. Diagrama de la estructura y secuencia lógica de este trabajo de grado.

Capítulo 2. Análisis de la estructura, configuración y fragmentación del paisaje: El escenario del proceso sucesional

Resumen

En este capítulo se plantea caracterizar el marco espacial donde se desarrolla el estudio, caracterizar la estructura, composición y configuración del mosaico del paisaje en el Valle de las Piñuelas en el Páramo de Gavidia y estimar el grado de fragmentación de la vegetación nativa en dos zonas altitudinales. Comenzamos con una descripción del área de estudio, presentando información sobre su ubicación geográfica, características ambientales y bióticas más representativas y una descripción detallada de la vegetación, todo esto como marco de referencia para el desarrollo del trabajo. Posteriormente procedemos al tema central de este capítulo que es el análisis de la estructura, la configuración y la fragmentación del mosaico del paisaje, basándonos en las herramientas de la ecología del paisaje. Este análisis se realizó con la finalidad de describir el escenario ecológico, en el cual ocurren los procesos de dispersión y colonización, objeto de los otros capítulos de la tesis. La metodología se basó en la fotointerpretación de ocho ventanas del paisaje de 10 ha cada una, distribuidas equitativamente en cuatro sectores que abarcan dos zonas altitudinales diferentes, y con formaciones de vegetación características de este páramo; el bosque paramero en la zona baja y el rosetal arbustal en la zona alta. Las diferentes ventanas correspondientes a cada una de las zonas altitudinales fueron digitalizadas y analizadas con herramientas de la ecología del paisaje. Los resultados indican que la unidad de vegetación más fragmentada es la de la zona baja con 0.95 fragmentos ha⁻¹. El área promedio de los fragmentos de vegetación natural resultó de tan sólo 0.2 ha en la zona baja y 3.26 ha en la zona alta. La significancia de estos resultados y de otras métricas calculadas sobre los fragmentos del paisaje se discute en relación a su posible importancia sobre el proceso sucesional.

Palabras clave: *Páramo, ecología del paisaje, métricas del paisaje, fragmentación*

Introducción

En este capítulo abordamos la descripción del área de estudio con el objetivo de presentar el marco o escenario ambiental en el que ocurren los procesos ecológicos que serán analizados posteriormente. La configuración del paisaje es particularmente importante para nuestro estudio, ya que la capacidad de las especies para colonizar parcelas agrícolas abandonadas depende, entre otros, de la distancia que deban recorrer las semillas, de la presencia y eficacia de los vectores de dispersión, así como de otros factores asociados a la estructura del mosaico del paisaje. Para proveer este marco ambiental hemos optado por ir un poco más lejos de la descripción del área de estudio (el clima, el suelo, la vegetación, el uso, etc.) y hemos realizado un esfuerzo por describir el mosaico del paisaje a través del enfoque de la ecología del paisaje y relacionarlo con los procesos ecológicos que se dan a este nivel. Además, este análisis a escala del paisaje tiene el objetivo de dar un marco referencial del escenario paisajístico en el cual medimos los procesos de colonización y dispersión, que puede ser muy útil a la hora de realizar futuras comparaciones con otras situaciones, donde difiera el grado de fragmentación del paisaje.

La ecología del paisaje

Recientemente uno de los aspectos que se han considerado como fundamental al analizar el efecto de los diferentes disturbios en la distribución y capacidad de recolonización de las especies, poblaciones y comunidades son los estudios a nivel de paisaje, los cuales nos aportan herramientas con las cuales podemos entender la complejidad de su composición, estructura y función (Turner, 1990; Forman, 1995).

En 1995 Forman definió el paisaje como un área de terreno compuesta por un grupo de ecosistemas que interactúan y que se repiten a través del mismo. De manera que la forma en que se observa este conjunto de elementos (parches de bosque, áreas de cultivo, áreas urbanas, etc.) y su transformación, tienen un efecto sobre los patrones de distribución de las poblaciones de plantas y animales, pudiendo generar la pérdida de hábitat y la reducción de la dispersión entre los parches de vegetación remanente, generando el aislamiento de poblaciones (Leimu *et al.* 2010).

La estructura del paisaje está definida por la interacción de tres elementos principales, la matriz, los corredores y los parches, los cuales pueden ser caracterizados en su forma y número, pudiendo dar

indicios sobre su funcionamiento y dinámica, así como también sus perspectivas futuras (Vila *et al* .2006).

Las métricas de la estructura del paisaje y su relación con la fragmentación y la dispersión

La aplicación de métodos cuantitativos en ecología del paisaje ha generado lo que se denominan “índices de paisaje”, los cuales nos aportan datos numéricos sobre la composición, la estructura y la configuración de los elementos del paisaje, proporcionando la cobertura de cada elemento, así como su forma. Pero en general la aplicación de estos índices, permite hacer comparaciones entre paisajes con diferentes configuraciones, y de esta manera observar los cambios en las estructuras de diferentes paisajes, o a través del tiempo en una misma área, e inferir aproximaciones a escenarios futuros (Gustafson 1998, Vila *et al.* 2006).

McGarigal *et al.* (1995), Vila *et al.* (2006) y Gustafson (1998), definen que los índices o métricas del paisaje, se pueden diferenciar en cinco grandes grupos:

- a. Índices de área, superficie, densidad y variabilidad. Son índices centrados en las características de dimensión y en el número de fragmentos que conforman el área de estudio. Nos permite disponer de una primera aproximación general a las características morfológicas de un determinado paisaje.
- b. Índices de forma, que están fundamentados en las características de forma de los fragmentos que constituyen un determinado paisaje. Este tipo de cálculos se basa en la relación entre área y perímetro, y facilita la comprensión de este factor fundamental a nivel morfológico y funcional.
- c. Índices de ecotono y hábitat interior, permiten hacer cálculos sobre la amplitud del ecotono, o hábitat de borde, en relación con el hábitat interior. En el caso del ecotono, es preciso determinar una amplitud que será diferente en función de las propias características ambientales de cada fragmento y el contraste en relación con el fragmento o los fragmentos colindantes.
- d. Índices de distancia, vecindad y conectividad. Estos índices calculan la distancia desde el hábitat de borde y ecotono de un fragmento hasta el fragmento más próximo al mismo tipo. Se trata de índices fundamentales para poder valorar el grado de aislamiento o conectividad existente entre los distintos fragmentos, partiendo de la base de que un mayor aislamiento

implica una reducción de las posibilidades de albergar o mantener un mayor grado de diversidad biológica (Forman, 1995; Hilty, Lidecker y Merenlender, 2006).

- e. Índices de diversidad del paisaje. Estos índices aportan información relevante para poder comparar distintos paisajes o la evolución de un paisaje en diferentes momentos históricos.

La fragmentación del paisaje en las montañas tropicales

Los procesos de transformación del paisaje han generado un mosaico, compuesto por tres elementos principales: **a)** la matriz del paisaje, que se caracteriza por ser el elemento con mayor área y grado de conectividad (controla la dinámica del paisaje); **b)** los parches y/o fragmentos, que son áreas que se repiten de forma reiterativa en el paisaje, tienen tamaños y formas singulares que difieren ampliamente de su alrededor, así como condiciones microclimáticas relativamente homogéneas; y por último **c)** corredores, los cuales son franjas angostas de vegetación que atraviesan la matriz y conectan fragmentos de vegetación (Forman y Godron 1981; Forman 1995b).

Los Andes tropicales presentan un acelerado proceso de transformación, donde las actividades antrópicas son los principales motores de cambio, los cuales son evidentes en la pérdida de las coberturas de vegetación original y su reemplazo por sistemas productivos y explotación minera. Estos procesos generan la disminución progresiva de la vegetación nativa, la degradación ambiental en los ecosistemas de alta montaña tropical y la pérdida de hábitat para especies animales y vegetales (Kattan *et al.* 1994; Bustamante y Grez 1995; Collinge 1996; VARIG 1997; VARIG 2003). Como consecuencia de estos procesos de transformación, el paisaje se configura en un mosaico a modo de colcha de retazos, donde prevalece una matriz de pastos para forrajes, cultivos y plantaciones forestales intercalados con fragmentos de vegetación nativa de diferentes tamaños, cercas vivas y bosques de galería (Harvey *et al.* 1994; Harvey *et al.* 2003). Esta configuración presenta variaciones importantes a nivel regional por las diferencias culturales en las prácticas agropecuarias locales y de factores ambientales como el clima y la altitud.

Dichos procesos, además tienen incidencia sobre la dinámica poblacional de las especies animales y vegetales. Éstas, generalmente están asociadas a la pérdida de diversidad, degradación de hábitats y de los servicios ambientales (Bustamante y Grez, 1995; Fagrig, 2003; Leimu *et al.*, 2010). La fragmentación y los procesos de degradación asociados, pueden ser atenuados por las características intrínsecas como la composición del mosaico del paisaje y el arreglo espacial de sus elementos

(Dunning *et al.* 1995; Neel *et al.* 2004). Otras consecuencias de la fragmentación son los cambios en la dinámica de estos ecosistemas, como variaciones en los ciclos de nutrientes, cambios en las condiciones microclimáticas, pérdida de la biodiversidad, facilitación para la invasión de especies exóticas y degradación de los servicios ambientales (Collinge 1996; Leimu *et al.* 2010).

En el área de estudio, el Páramo de Gavidia, el sistema de cultivo con descansos largos se caracteriza por dejar “descansar la tierra” después de varios ciclos continuos de producción, por un período variable de entre cinco a 20 años, tiempo durante el cual algunas de las propiedades del suelo como la fertilidad tienden a recuperarse y las parcelas pueden ser incorporadas nuevamente a ciclos productivos (Sarmiento *et al.* 1991; Sarmiento *et al.* 1993). Otros atributos como la diversidad y riqueza de especies también tienden a recuperarse, pero no alcanzan los valores registrados para el páramo no cultivado, generando un mosaico de parcelas en diferentes estadios sucesionales como ha sido reportado para los páramos de Venezuela (Sarmiento *et al.* 1991; Sarmiento *et al.* 1993; Sarmiento *et al.* 2003) y en Colombia (Jaimes y Sarmiento 2002).

Actualmente, el principal uso de la tierra en el Páramo de Gavidia es agrícola (Llambí *et al.* En prensa) y se encuentra en un proceso de cambio, en el cual se abandona progresivamente el sistema de cultivo con descansos largos y se implementa un sistema intensivo, dependiente de abundantes enmiendas orgánicas e insumos agrícolas contaminantes (Llambí y Smith 2004). Esta tendencia ha sido reportada para otras poblaciones con vocación agrícola en los Andes de Mérida (Romero 2003).

Influencia de la estructura del paisaje sobre la dinámica y las rutas sucesionales

El sistema agrícola con descansos largos ha generado una estructura particular del paisaje caracterizada por un mosaico de etapas sucesionales, vegetación relictual y parcelas agrícolas. Esta estructura es fundamental en la dinámica de la vegetación y de la sucesión, ya que diversos estudios han demostrado la influencia de la estructura del paisaje en la colonización de las especies después de un disturbio, en donde factores como el tamaño del claro, la distancia a las fuente de semillas, la presencia de árboles aislados y remanentes de vegetación, así como la disponibilidad de agentes dispersores, inciden en la dinámica de la regeneración de la vegetación y en las trayectorias sucesionales (Wood y del Moral 1987, Andren 1994; Forman 1995b; Walker y del Moral 2003).

La influencia de la estructura del paisaje sobre la dinámica sucesional pueden darse a través de dos escenarios diferentes: el primero se caracteriza por la influencia de la vegetación de los bordes, la cual puede invadir a manera de pequeños núcleos y facilita la dispersión de especies con bajo potencial de colonización, generando una lluvia de semillas autóctona, incidiendo en las rutas sucesionales, hacia una convergencia con la vegetación nativa de los bordes. Un segundo escenario, implica una ausencia total de vegetación relictual adyacente a las parcelas y donde la lluvia de semillas sea incipiente o inexistente. La sucesión estará determinada por la influencia de las especies invasoras con alto potencial de colonización y rápido crecimiento, limitando el desarrollo de especies tardías por lo que la vegetación tenderá a mantenerse en estadios sucesionales tempranos (Holt *et al.* 1995; Cook *et al.* 2005).

Metodología

Área de estudio

Nuestra área de estudio se encuentra ubicada en el páramo de Gavidia, dentro del Parque Nacional Sierra Nevada, en la Cordillera de Mérida (8°40' N y 70°55' O) dentro del Municipio Rangel del Estado Mérida (Fig. 2.1). Presenta una extensión aproximada de 6030 ha, de las cuales 1242 han sido dedicadas a la producción agrícola de diferentes rubros (Sarmiento *et al.*, 2003, Llambí *et al.* en prensa). Sus alturas comprenden entre 3200 m en el fondo de los valles, hasta los 4300 m, en los picos más altos, con una población campesina aproximada de 500 habitantes, distribuida en tres sectores principales, el plan de Gavidia, el valle de Micarache y el Valle de las Piñuelas (Sarmiento *et al.*, 2003; Llambí y Smith, 2004). Es en este último valle, donde se establecieron los montajes experimentales de este trabajo.

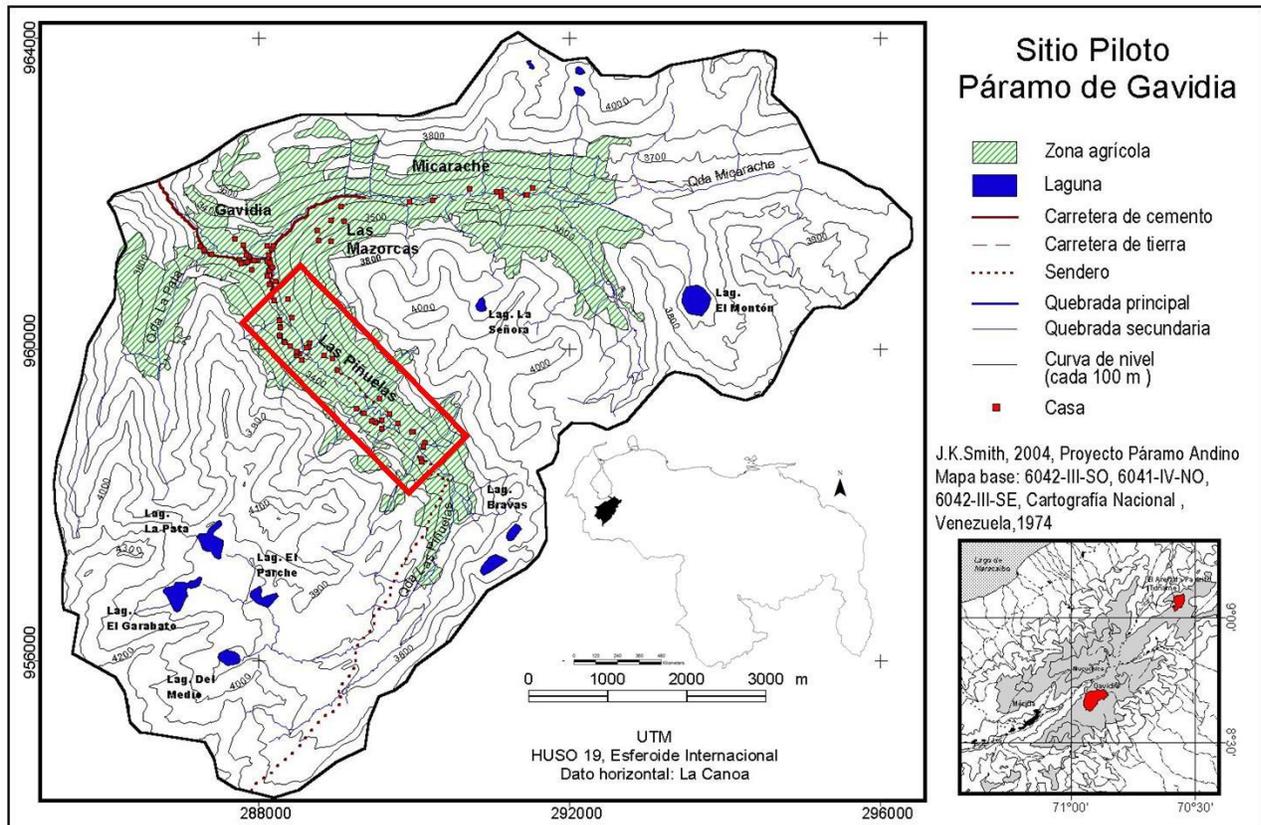


Figura 2.1. Ubicación del páramo de Gavidia, en rojo se destaca la ubicación del área de estudio dentro del valle de las Piñuelas, municipio Rangel. Modificado de Smith 2004.

Geomorfología y suelos

Geomorfológicamente el páramo de Gavidia está conformado por tres valles principales: el valle de Micarache, el valle de las Piñuelas y el valle colgante de la Pata, todos se caracterizan por sus laderas pronunciadas y con deslizamientos en las zonas medias y bajas. En las partes altas se observan amplios taludes de gelifracción con derrubios rocosos (Llambí *et al.* en prensa).

Geológicamente pertenece al Complejo Iglesias (asociación Sierra Nevada) que corresponde a depósitos metamórficos precámbricos y se caracteriza por la presencia de gneis, migmatitas, esquistos micáceos y anfibolitas con intrusiones graníticas y está atravesado por la falla de la Laguna Verde en las direcciones NE-SO y E-O (Grauch 1975 *cit.* en Llambí y Smith 2004).

La gran mayoría de los suelos estudiados en el páramo de Gavidia son jóvenes y pertenecen a la categoría de los inceptisoles (Ustic Humitropept), de textura franco arenosa y con una profundidad

máxima de 50 cm. Son suelos pedregosos y con buen drenaje, presentan un alto contenido de materia orgánica (cerca al 10%) y pH ácido (4.3 a 5.5), altos contenidos de Carbono (entre el 7% y 12%), y contenidos de nitrógeno total entre el 0.37% y el 0.61%, bajos contenidos de nitrógeno mineral (< 4 ppm). Los altos contenidos de carbono y de nitrógeno son el resultado de las bajas temperaturas que limitan la descomposición de la materia orgánica (Llambí y Sarmiento 1998, Abadín *et al.* 2002).

Clima

El clima del Páramo de Gavidia se caracteriza por ser frío, con una temperatura media anual de 10°C a los 3200 m y de 6°C a los 3.800 m, y con una variación de 2°C entre el mes más frío (enero) y el más cálido (mayo) (Sarmiento *et al.* 2003). La precipitación media anual es de 1.305 mm y está distribuida en un patrón unimodal con una marcada estación seca entre diciembre y marzo, y una época de máxima lluvia entre junio y agosto (Sarmiento *et al.* 2003; Sarmiento y Llambí 2011). La temperatura media presenta leves variaciones a lo largo del año, contrastando con las amplias variaciones diarias. Las heladas son frecuentes en la época seca por lo que la actividad agrícola está limitada a la época de lluvias (Fig. 2.3) (Llambí y Smith 2004). En cuanto a su hidrografía, hay numerosas quebradas que se originan en áreas de pantanos y lagunas en las partes altas y forman las tres quebradas principales (La Pata, Las Piñuelas y Micarache) conformando a su vez la quebrada Gavidia que fluye a través del valle, drenando hacia el río Chama (Llambí y Smith 2004).

Vegetación

La estructura y composición de la vegetación de los páramos de Venezuela ha sido ampliamente estudiada y descrita en detalle en los trabajos de Monasterio (1980), quien clasificó las diferentes formaciones vegetales de los pisos Andino y Altiandino en: a) Páramo Desértico Altiandino; b) Desierto Periglacial Altiandino; c) Bosque Altiandino de *Polylepis*; d) Páramo Andino; e) Pajonal Paramero Andino; f) Pastizal Paramero Andino; g) Bosque Paramero Andino.



Figura 2.2. Panorámica del valle de las Piñuelas donde se observa la típica forma de un valle en U de origen glaciar y el mosaico de parcelas cultivadas, en sucesión y vegetación natural.

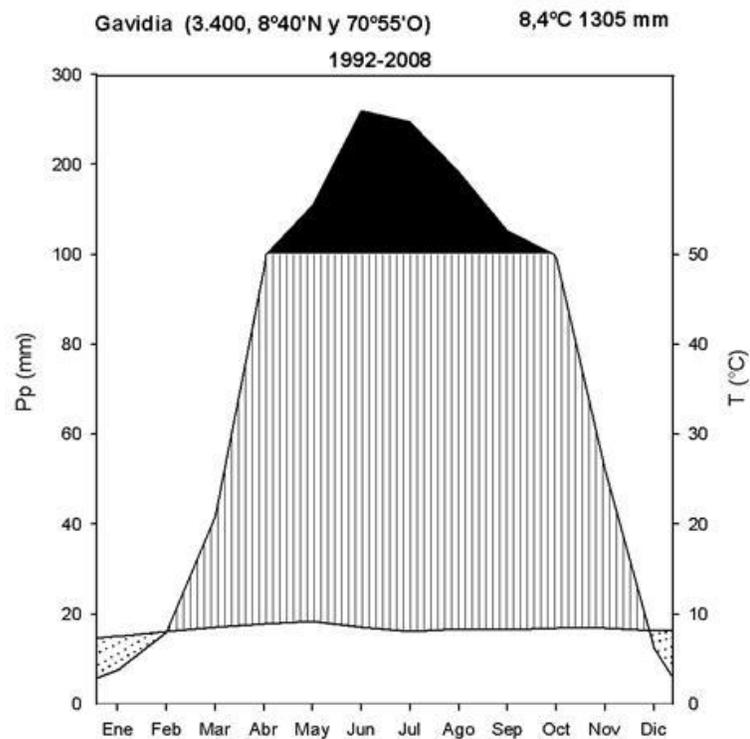


Figura 2.3. Climadiagrama del páramo de Gavidia. Estación climática del ICAE situada a 3400 m en el Valle de las Piñuelas.

A nivel local, la vegetación fue descrita y cartografiada por Llambí *et al.* (en prensa) describiendo cinco formaciones vegetales dominantes, así como el porcentaje de cobertura de cada una:

Rosetal-arbustal bajo: es la formación más extendida (1588 ha, 33.2 % del área natural no agrícola) y se encuentra partir de los 3300 m, está asociada a laderas con exposición de solana. El estrato superior alcanza los 70-100 cm de altura y está dominado por el arbusto esclerófilo *Hypericum laricifolium* y la roseta *Espeletia schultzii*. Los arbustos *Arcytophyllum nitidum* y *Chaetolepis lindeniana* ocasionalmente se encuentran como especies co-dominantes. Se encuentran además especies de gramíneas como *Calamagrostis effusa* y *Nassella linearifolia*, la roseta *Ruilopezia floccosa* las hierbas *Geranium multiceps*, *Orthrosanthus chimboracensis* y arbustos como *Baccharis prunifolia* y *Pernettya prostrata*. La cobertura de suelo desnudo y rocas están entre el 10 y el 37 %, con un mayor porcentaje en los sitios más altos y/o secos. Esta formación ha sido parcialmente sustituida por el sistema de agricultura con descansos, especialmente en el límite superior de la frontera agrícola en la zona.

Rosetal-arbustal alto: Se encuentra ocasionalmente en laderas de umbría con una mayor humedad. Ocupa 1358 ha, lo que corresponde a un 28.4 % del área natural no agrícola. El estrato superior alcanza unos 50-60 cm y es dominado por el arbusto *A. nitidum* y macollas de *C. effusa*. También se encuentran con frecuencia las especies de arbustos *H. laricifolium*, *C. lindeniana*, *P. prostrata*, y las rosetas *E. schultzii* y *R. floccosa*, así como la hierba *G. multiceps*. La cobertura de suelo desnudo varía entre 3 y 18%.

Arbustales altos/bosque paramero/subpáramo: Esta formación de vegetación se encuentra actualmente en las partes bajas de las laderas a manera de fragmentos relictuales y alcanza mayores alturas a lo largo de las cañadas, mezclándose con el Rosetal. También se encuentra en áreas con acumulación de grandes rocas, las cuales ofrecen un microclima más favorable. Su cobertura es de tan sólo 182 ha (3.8% del área natural no agrícola). Se distribuye principalmente en las zonas más bajas de las laderas y en el fondo de valle, donde la intervención por la actividad agrícola ha sido más intensa, así como la extracción de leña para los fogones y para la fabricación de carbón. Sin embargo los remanentes actuales contribuyen con la mayor riqueza de especies, y representan el hábitat de numerosas especies de aves. El estrato superior alcanza los 2,5-3 m de altura y está dominado por árboles de *Vaccinium floribundum*, *C. lindeniana*, *Vallea stipularis* y *Myrsine dependens*. El estrato de arbustos altos (2,5-1 m) está dominado por *A. nitidum*, *B. prunifolia* y

Stevia lucida. También suelen encontrarse con frecuencia arbustos de *H. laricifolium* y *Hesperomeles obtusifolia* y rosetas de *E. schultzei*. Finalmente, en los estratos más bajos se encuentra una gran diversidad en los que se destacan algunos helechos como *Elaphoglossum* sp. y *Jamesonia canescens*, musgos y líquenes, así como hierbas, gramíneas y rosetas acaules características de páramos más abiertos como *O. chimboracensis*, *Brachypodium mexicanum*, *Agrostis trichodes*, *Noticastrum marginatum*, etc. La cobertura de suelo desnudo fue del 9%.

Basándonos en las descripciones de la vegetación realizadas por Ramírez (2009) y González (2011), consideramos que la formación de Arbustales altos es homóloga al Bosque paramero y al Subpáramo (Luteyn 1999). En el desarrollo de este trabajo optamos por el nombre de bosque paramero para esta unidad.

Rosetal-pajonal: Tiene una extensión de 922 ha (19.3% del área natural no agrícola) y se encuentra principalmente en los páramos por encima de los 3700 m aproximadamente, generalmente en laderas de umbría, en las laderas de antiguos circos glaciares y de morrenas. Esta formación está dominada por *E. schultzei* y macollas de *C. effusa*. En ocasiones *A. nitidum* es frecuente. En zonas húmedas, la abundancia de las rosetas puede ser mucho menor y se establece un pajonal propiamente dicho. La cobertura de suelo desnudo fue del 12 %.

Humedales: En la zona se encuentran 291 ha de humedales altiandinos (6.1 % del área natural no agrícola), distribuidos exclusivamente en fondos de valle y en las partes bajas de las laderas y los cuales se clasifican en ciénagas, céspedes y micro-terrazas en ladera, con la presencia ocasional de turberas de musgos. Estos humedales presentan una alta heterogeneidad espacial y una alta diversidad debido principalmente a los patrones de escorrentía y a las características del sustrato. Por lo tanto encontramos diferencias importantes en diversidad y abundancia entre las ciénagas, céspedes y microterrazas. Los céspedes son dominados principalmente por *C. amicta*, *Muehlenbergia ligularis*, *Lachemilla orbiculata* y cojines de *Aciachne pulvinata* y hierbas como *Rumex acetosella* cuando hay sobrepastoreo. Las ciénagas están dominadas por especies como *Carex amicta*, *Carex humboldtiana*, *Carex albolutescens* y *Eleocharis acicularis*, también se registran los arbustos *Hypericum juniperinum* y las hierbas *Sisyrinchium mandoniana* y *S. tinctorium*.

Uso de la tierra

El principal uso de la tierra en el Páramo de Gavidia es agropecuario, con un sistema de descansos largos, el cual ha sido progresivamente reemplazado por un sistema intensivo en los últimos años, de diferentes rubros como el ajo y la papa, combinado una ganadería vacuna y equina multipropósito (Molinillo y Monasterio 1997, Llambí et al. 2013, Sarmiento y Llambí 2011).

A nivel del paisaje se observa un mosaico de parcelas agrícolas, de relictos de vegetación de Arbustal alto y Rosetal arbustal y parcelas abandonadas en diferentes estadios serales. La agricultura se concentra en las laderas con menor pendiente y en el fondo del valle. Los fragmentos aislados de arbustales ocasionalmente protegen los cursos de agua y suelen estar conectados por estrechos corredores de vegetación a manera de cercas vivas ya sea delimitando linderos o protegiendo quebradas.

Diseño de muestreo para la caracterización del paisaje

Para nuestro análisis seleccionamos dos zonas altitudinalmente diferentes que corresponden a grandes rasgos a lo que Llambí *et al.* (en prensa), denominan Rosetal arbustal (RA), ubicado en la zona alta y el Bosque paramero (BP) ubicado en la zona baja del valle de la Piñuelas. En cada una de estas zonas se utilizaron pequeñas ventanas de diez hectáreas cada una, ubicadas en cuatro sectores diferentes del valle: el Corbato (COR), los Volcanes (VOL), El Oso (OSO) y El Ratón (RAT). En total se seleccionaron ocho ventanas (80 ha), ubicadas en dos rangos o zonas altitudinales, cuatro en la zona alta, entre los 3600m y 3800 m y cuatro en la zona baja del valle, entre los 3400m y 3500m (Fig. 2.5).

Imágenes utilizadas

Para la selección de las ventanas y la clasificación de los elementos que se encontraban en las mismas se utilizó una foto aérea a escala de 1:40.000 (misión 010494, Distancia focal: 153.232 de 1999) escaneada en alta definición (600dpi) y corregida por la topografía montañosa con cien puntos de control (ortorectificación). Para lograr una mayor definición de los elementos complementamos la información de las imágenes con fotografías panorámicas tomadas en campo.

Clasificación

A través de la digitalización de los diferentes elementos del paisaje y de las diferentes coberturas de vegetación diferenciables en la foto aérea, se crearon mapas de polígonos con el software ArcGIS 9.0 trabajando a una escala 1:5000. Basándonos en los diferentes elementos observados en la fotografía aérea y en las fotos panorámicas definimos las siguientes clases de coberturas:

- a) **Afloramiento**: corresponde a roca expuesta.
- b) **Bosque paramero**: corresponde a la cobertura de bosque paramero.
- c) **Bosque paramero en línea**: son relictos de bosques parameros que se encuentran a lo largo de quebradas y de cercas vivas.
- d) **Bosque paramero sobre roca**: similares a los bosques parameros pero ralos y con un crecimiento limitado. Se desarrollan sobre afloramientos rocosos.
- e) **Parcela agrícola**: áreas de uso agrícola donde pueden haber parcelas cultivadas o en descanso.
- f) **Rosetal arbustal**: corresponde a la cobertura de Rosetal arbustal dominante en la parte más alta del valle.
- g) **Rosetal sobre roca**: similares al Rosetal arbustal pero con poco desarrollo de la vegetación. Se desarrollan sobre suelos muy rocosos.

Métricas empleadas

Para analizar los diferentes elementos que conforman el mosaico del paisaje, transformamos los mapas de polígonos a formato RASTER, requerido por el programa **FRAGSTATS 3.3** mediante el cual estimamos las diferentes métricas analizadas y posteriormente describimos la composición, forma y configuración del paisaje. El análisis e interpretación de estos índices ha sido asociada a diferentes procesos ecológicos (Fig. 2.4) (Cardille y Turner 2002, Rutledge 2003, Matteucci 2004, Uuemaa, 2009).

Para describir la composición del paisaje empleamos la densidad de polígonos (DP), el área promedio de los polígonos en cada clase (AREA), el área ocupada por la clase (CA) y el índice del polígono más grande (LPI). Para las formas del paisaje empleamos la relación perímetro-área (PARA), el índice de forma (SHAPE) y la dimensión fractal (FRAC). Para describir la

homogeneidad de varianzas y distribución normal se utilizó el test de Mann-Whitney. Los cálculos se realizaron con el software estadístico SPSS v17.

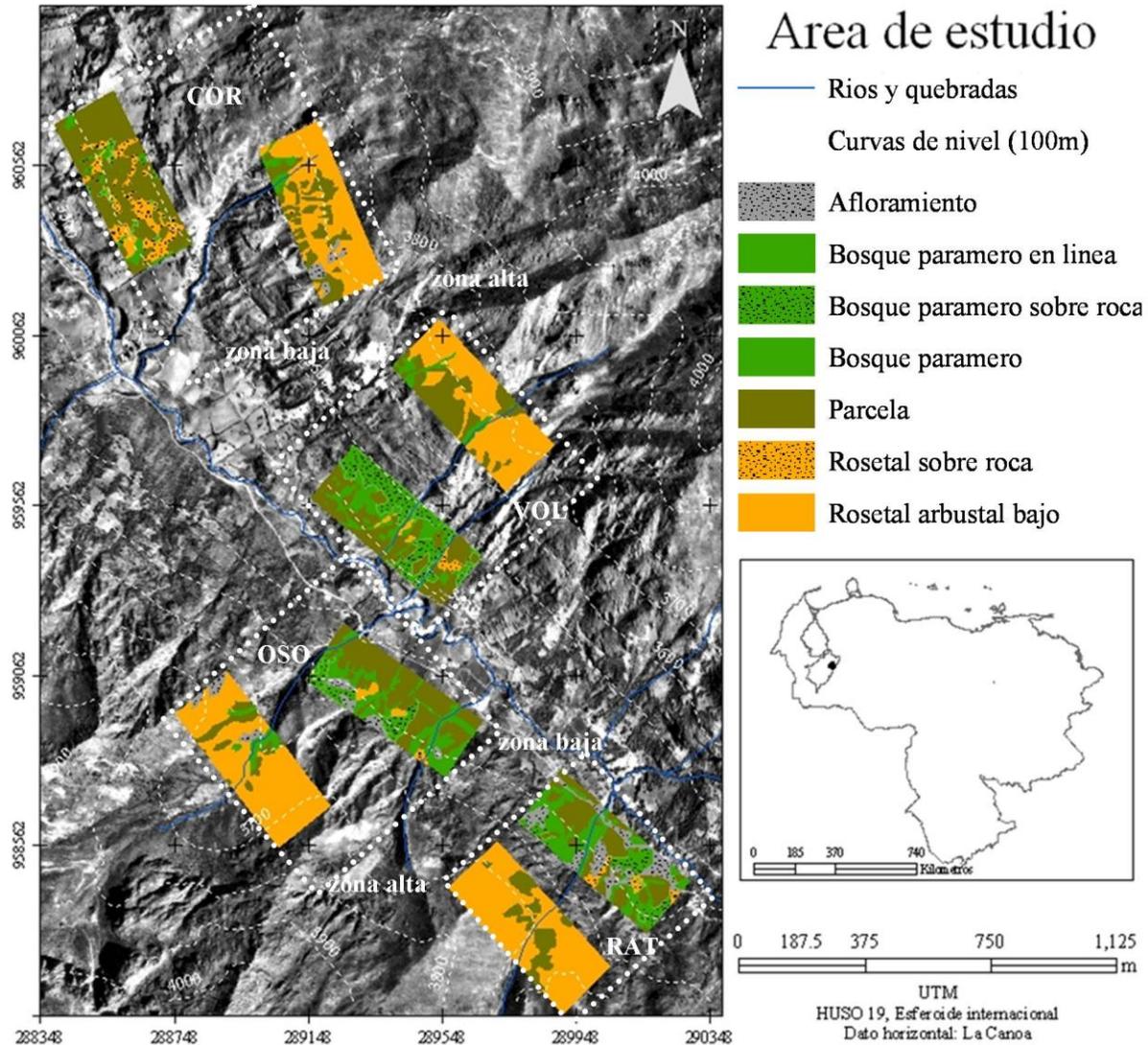


Figura 2.5. Ubicación de las ocho ventanas de muestreo del paisaje, indicando los cuatro sectores analizados Corbato (COR), Volcanes (VOL), El Oso (OSO) y El Ratón (RAT) con sus ventanas en la “zona alta” (CORRA, VOLRA, OSORA, RATRA) y en “zona baja” (CORBP, VOLBP, OSOBP, RATBP), con los diferentes tipos de coberturas registradas.

Resultados

Mapas de clases de cobertura

En esta sección presentamos los mapas de coberturas de cada una de las ventanas analizadas, en los cuales se observa de manera gráfica los resultados de las métricas estimadas, a partir del mosaico del paisaje (Fig. 2.5).

Entre las diferencias más importantes, se resaltan las diferencias en la clase de cobertura que conforma la “matriz” en cada una de las zonas altitudinales. Encontramos que en la zona baja del valle, la matriz corresponde principalmente a una cobertura de Parcelas agrícolas (Fig. 2.6 y 2.7), cuyo origen se debe a la transformación del paisaje. En cambio para las zonas más altas, la matriz corresponde a la clase de Rosetal arbustal. En estos resultados se resalta la tendencia de la clase del Bosque paramero en línea a seguir los cursos de agua (Fig. 2.6 y 2.7). Esta cobertura une algunos fragmentos de bosques parameros, a manera de corredores ecológicos o de cercas vivas (Fig. 2.6 y 2.7).

Composición de las diferentes coberturas en las zonas alta y baja

En la fotointerpretación de las ocho ventanas seleccionadas se reconocieron y cartografiaron las siete clases de cobertura descritas anteriormente estando representadas por 265 polígonos. Encontramos diferencias significativas en las coberturas analizadas entre las zonas alta y baja ($p < 0,05$) en la DP, AREA, LPI, PARA, SHAPE e IJI.

En las cuatro ventanas (40 ha) de la zona baja se registraron siete clases de cobertura con una densidad promedio de 0.68 np ha^{-1} ($\text{np} = \text{número de parches}$). Los resultados obtenidos para cada una de las coberturas se describen en la tabla 2.1. Además encontramos que para esta zona la cobertura de bosque paramero, tuvo un mayor promedio para la densidad de parches (DP) y para el índice del polígono más grande (LPI) comparado con la zona alta. Estos resultados sugieren que en esta zona altitudinal los parches de Bosque paramero son más numerosos y discontinuos y tienen un alto número de parches por hectárea; acorde con la fuerte transformación del paisaje en esta zona. Sin embargo, esta tendencia pareciera contradecirse con el valor del índice del polígono más grande (LPI). Debido a que en esta clase se reportan parches con un promedio cercano al 10% de toda la

clase, lo que indica que es una clase de cobertura con polígonos muy grandes, los cuales se encuentran en su mayoría en los sectores el Oso y el Ratón, donde algunos se encuentran conectados entre si por estrechas conexiones de bosque parameros en línea. Estos polígonos o parches de gran tamaño de Bosque paramero se encuentran perforados por polígonos de la clase Parcelas (fig 2.7).

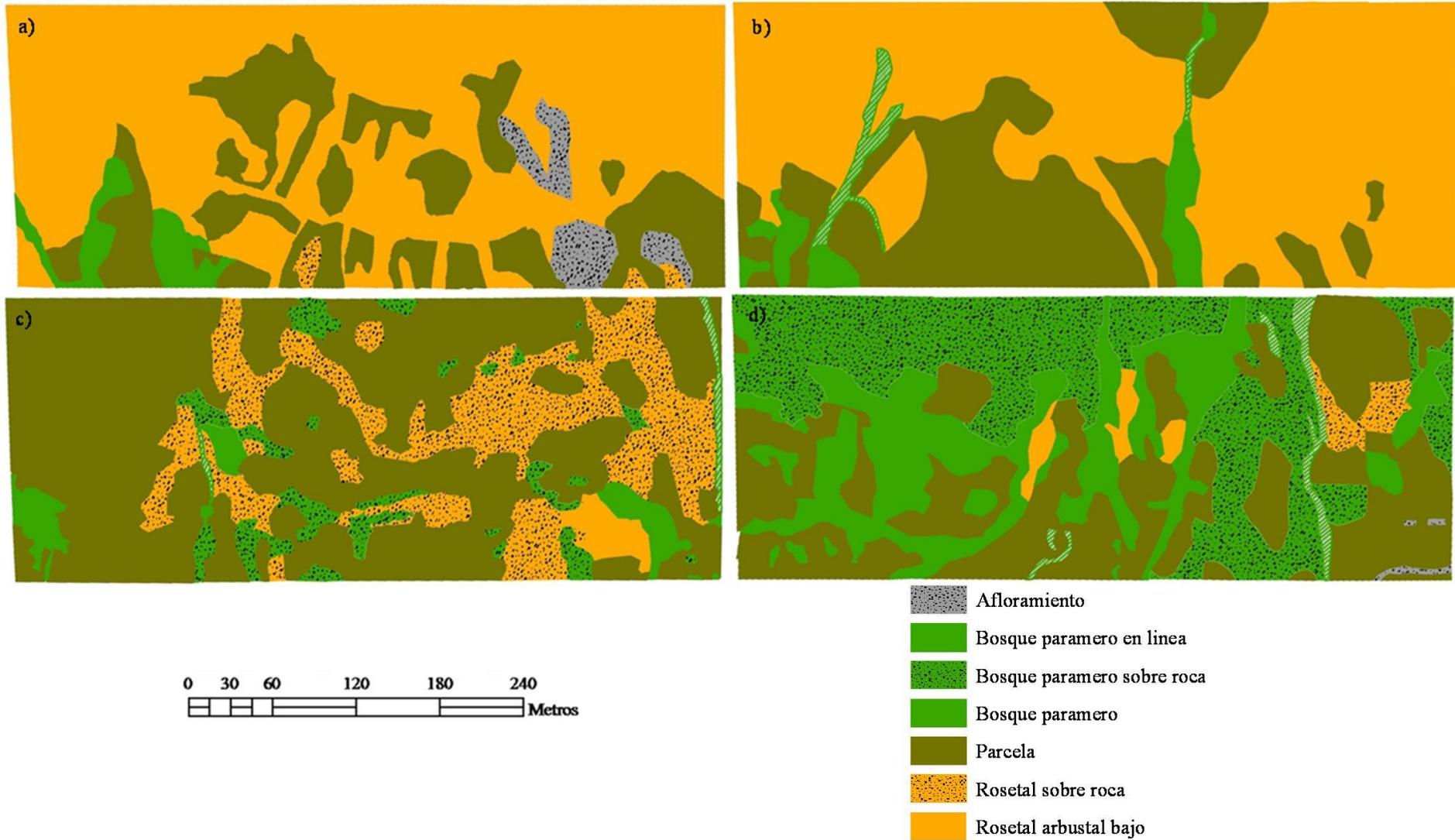


Figura 2.6. Clases de coberturas en las ventanas en posición de solana: zona alta RA y zona baja BP. a) CORRA, b) VOLRA, c) CORBP, d) VOLBP. COR: Corbato, VOL: Volcanes, OSO: El Oso, RAT: El Ratón.

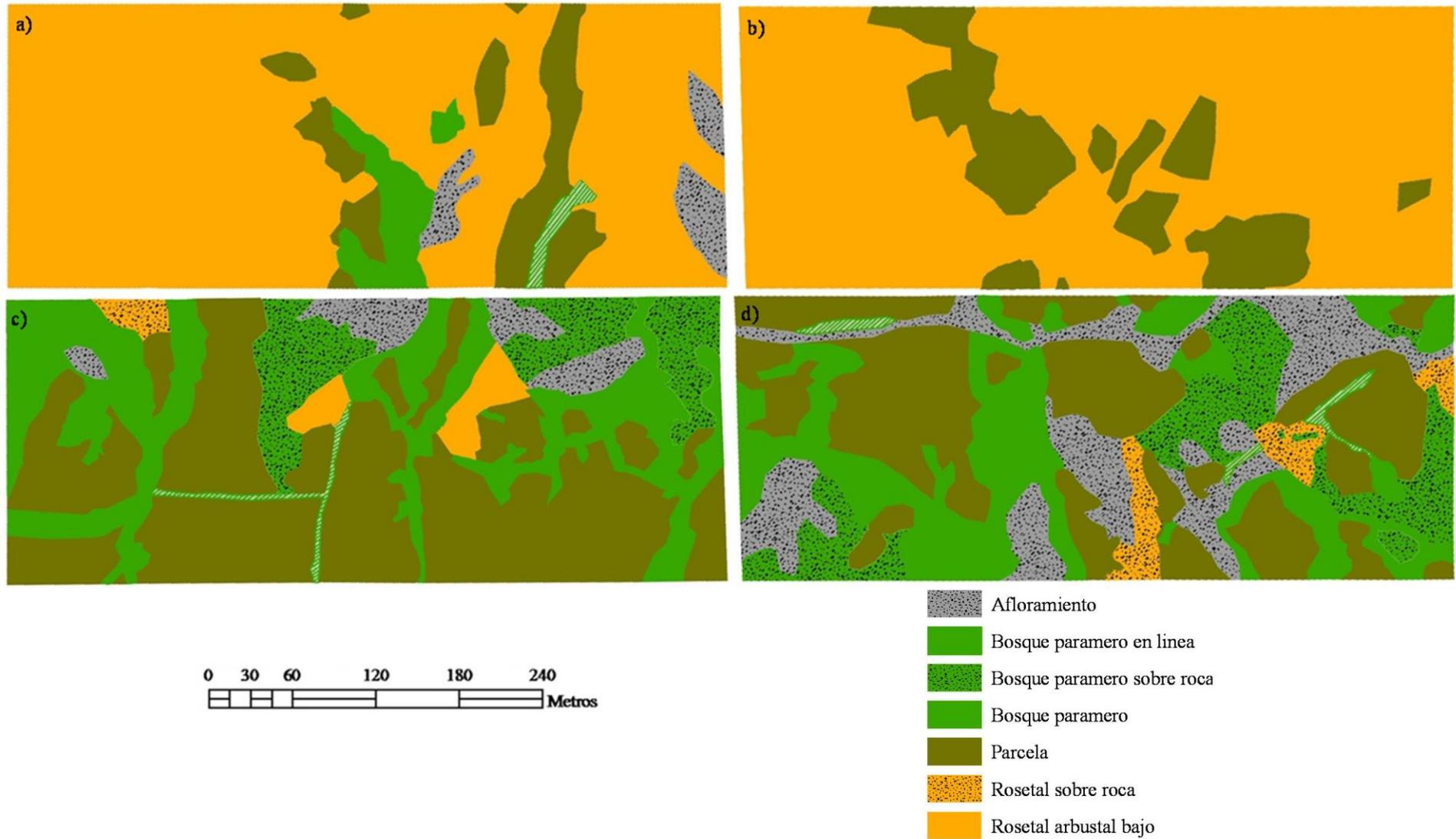


Figura 2.7. Clases de coberturas en las ventanas en posición de umbria: zona alta RA y zona baja BP. a) OSORA, b) RATRA, c) OSOBP, d) RATBP. COR: Corbato, VOL: Volcanes, OSO: El Oso, RAT: El Ratón.

Los rosetales arbustales alcanzaron la mayor área promedio en la zona alta como era de esperar, ya que es la vegetación dominante en la matriz en esta zona, conservando una mayor continuidad del paisaje (Fig. 2.6 y 2.7). Los menores tamaños para la clase de rosetal arbustal fueron registrados en la zona baja. Los rosetales sobre roca tienen la tendencia opuesta y en la zona baja son más grandes (tabla 2.1).

Forma de las clases de cobertura en las zonas alta o y baja del valle

Las métricas empleadas para describir las tendencias en la forma de los polígonos en cada una de las coberturas analizadas se muestran en la tabla 2.1. Encontramos diferencias significativas entre las dos zonas en la relación Perímetro-Área (PARA) en las clases de Bosque paramero y Bosque paramero en línea, lo que indica que para la zona baja, los parches de estas dos coberturas tienen una forma más regular y uniforme. En la zona alta, los valores más altos para este índice fueron para las coberturas de Parcela agrícola y Bosque paramero, sin embargo no presentaron diferencias significativas.

Las diferencias significativas en el índice de forma (SHAPE) fueron registradas para la clase de Rosetal Arbustal y en la cual los valores más altos corresponden a la zona alta, lo que se reflejan en las formas irregulares de sus parches en esta zona. Mientras que para el Rosetal arbustal sobre roca, se registraron los valores más altos en la zona baja.

Los resultados obtenidos para estas dos métricas son complementarios (tabla 2.1), por lo tanto podemos afirmar que los polígonos pertenecientes a las clases mencionadas en la zona baja tienen formas poco regulares y complejas, con tendencia hacia las formas convolutas y a la linealidad. Caso contrario ocurre en las coberturas de Rosetal sobre suelo rocoso y los Afloramientos en la zona alta (tabla 2.1) cuyos bajos valores en estos índices se reflejan en sus formas regulares (Fig. 2.6 y fig 2.7).

Tabla 2.1. Métricas de composición, forma y configuración del paisaje: Densidad de parches **DP** (np ha^{-1}), área promedio de los polígonos **AREA** (ha), área ocupada por la clase **AC**, índice de parche más grande **LPI**, relación área-perímetro **PARA**, índice de forma **SHAPE**, índice de dimensión fractal **FRAC**, índice de juxtaposición **IJI** (%) distancia euclidiana al vecino más cercano **ENN** (m) e índice de separación **SLIT**, de cada una de las clases de coberturas encontradas en las ventanas de la “zona alta (RA)” y en la “zona baja (BP)” del valle de las Piñuelas (promedios y coeficiente de variación CV, n=4). * Diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$) ** diferencias estadísticas altamente significativas ($p < 0,001$) al comparar las métricas de las zona baja y alta.

BP n=4	DP	CV	AREA	CV	AC	LPI	CV	PARA	CV	SHAPE	CV	FRAC	CV	IJI	CV	ENN	CV	SPLIT	CV
Afloramiento	0.35	82	0.1	123	2.3	2.50	144	3337.45	127.98	1.34	69	0.89	67.11	32.17	128	23.65	97	56812.15	198
Bosque paramero	0.95*	55	0.28	100	8.1	10.83*	60	4167.34*	31.76	2.20	41	1.20	5.53	55.82	15	20.73	64	538.93	185
Bosque paramero en línea	0.28	46	0.05	58	0.4	0.81	43	8140.93*	44.50	3.44	46	1.39	7.89	45.65	40	60.54	108	16406.5	54
Bosque paramero sobre roca	0.98	92	0.26	70	6.5	7.27	95	4037.24	49.53	1.84	13	1.18	3.30	67.78	23	22.53	65	846.39	169
Parcela	1.65*	10	0.29	34	18.8	14.09	55	2313.15	10.81	1.76	10	1.15	2.06	65.97	22	8.19	32	37.86	62
Rosetal arbustal	0.15	86	0.1*	79	6.7	1.15	84	1538.32	78.90	1.33*	63	0.86	66.78	47.92	80	22.63	136	3473.01	110
Rosetal sobre roca	0.4	119	0.13**	41	3.1	5.58*	144	6315.63	106.10	1.72*	13	1.15	4.15	55.71*	41	21.15	167	3776.77	116
RA n=4	DP	CV	AREA	CV	AC	LPI	CV	PARA	CV	SHAPE	CV	FRAC	CV	IJI	CV	ENN	C.V.	SPLIT	C.V.
Afloramiento	0.15	115	0.07	116	8.2	0.91	115	915.19	115.47	0.80	115	0.56	115.47	19.05	132	18.69	200	810.11	116
Bosque paramero	0.23*	92	0.12	83	1.5	2.06	85	1812.51	71.24	1.33	67	0.87	66.68	44.82	71	17.89	68	1001.52	89
Bosque paramero en línea	0.1	82	0.06	72	0.1	0.71	84	2785.7	76.5	2.12	72	0.99	67.12	41.13	74	49.28	200	13162.59	117
Parcela	1.1*	31	0.19	39	8.2	8.97	69	2308.42	15.61	1.57	8	1.13	1.43	45.79	73	12.00	39	162.38	89
Rosetal arbustal	0.23	43	4.16	69	29.4	4.16	69	1074.84	95.69	2.48	19	1.17	2.59	63.48	31	6.87	100	2.81	55
Rosetal sobre roca	0.075	200	0.01	200	0.1	0.11	200	939.35	200	0.34	200	0.28	200	7.55	200	20.15	200	9523.71	200

Configuración del paisaje en las zonas alta y baja del valle

Empleamos tres índices para describir la configuración del paisaje (IJI, ENN y SLIT), de los cuales sólo el índice de yuxtaposición IJI, presentó diferencias significativas entre las zonas analizadas para la cobertura de Rosetal sobre roca (tabla 2.1). El mayor valor para este índice en esta cobertura indica que sus polígonos de la zona baja se encuentran más yuxtapuestos o entremezclados que en la zona alta (tabla 2.1, Fig. 2.6, Fig. 2.7).

El tipo de cobertura mas entremezclada para la zona baja es el Bosque paramero sobre roca y en la zona alta el Rosetal arbustal (tabla 2.1). El alto coeficiente de variación registrado para este índice se debe a la alta heterogeneidad en la distribución de los polígonos entre las zonas de estudio (Fig.2.6 Fig.2.7).

Los resultados obtenidos en la distancia euclidiana al vecino más cercano ENN y el índice de separación SPLIT no presentaron diferencias significativas entre las clases de cobertura. La cobertura de Bosque paramero en línea tuvo el mayor valor el índice ENN en ambas zonas altitudinales, lo que indica que sus polígonos se encuentran más alejados entre sí que los de cualquier otra clase (tabla 2.1).

La cobertura de Parcelas en la zona baja tuvo la tendencia opuesta para este mismo índice (tabla 2.1). Lo que nos indica que sus polígonos se encuentran más cercanos entre sí (Fig.2.6 Fig.2.7). Para la zona alta los menores valores para este índice fueron registrados para los Rosetales sobre roca.

Los resultados obtenidos en el índice de separación SPLIT, resaltan la separación entre los polígonos de las clases Afloramiento y Bosque paramero en línea en la zona baja, mientras que para la zona alta los polígonos más separados corresponden al Rosetal sobre suelo rocoso y al Bosque paramero en línea (Fig.2.6 Fig.2.7). Estos resultados son coherentes con los registrados para los demás índices (tabla 2.1).

Diversidad y equitatividad del paisaje en las zonas alta y baja

Los índices de diversidad y equitatividad de Shannon fueron mayores para la zona baja (tabla 2.2). Estos resultados reflejan una mayor diversidad del paisaje en la zona baja del valle, estos valores de diversidad están asociados a un mayor número de clases y a una distribución más homogénea de los polígonos entre las clases. Esto pudiera ser resultado de los procesos de transformación por la actividad agrícola en esta zona del valle, que progresivamente ha modificado las coberturas originales, siendo reemplazadas por coberturas sucesionales diferentes.

Tabla 2.2. Índices de diversidad y equitatividad de Shannon (SHDI y SHEI). Diferencias estadísticamente significativas al ($p < 0,05$) de la prueba t ** diferencias estadísticas altamente significativas al ($p < 0,001$).

Zona	SHDI		SHEI	
	Promedio	CV	Promedio	CV
BP	1.3**	13.3	0.7	14.1
RA	0.7	26.9	0.6	20.3

Discusión

Basándonos en los resultados de este trabajo, podemos identificar dos tendencias en la estructura del mosaico del paisaje en el Valle de las Piñuelas. La primera hace referencia a los patrones del paisaje de la zona baja. En esta zona registramos una composición heterogénea, mayor diversidad y equitatividad de las clases, debido principalmente al reemplazo de la matriz de Bosque paramero por la actividad agropecuaria. En contraste, tenemos que la zona alta es menos diversa y menos equitativa en el paisaje, consecuencia de la dominancia de la cobertura de rosetal arbustal.

Las diferencias encontradas en la densidad de polígonos (DP), el área promedio de los polígonos en cada clase (AREA), el índice del polígono más grande (LPI), la relación perímetro-área (PARA), el índice de forma (SHAPE) y el índice de yuxtaposición (IJI), entre las zonas analizadas pueden llegar a incidir en los procesos de colonización, sucesión y dispersión de las diferentes especies asociadas a las formaciones de vegetación de cada una de las zonas, como ha sido registrado en estudios de ecosistemas de zonas templadas (Wood y del Moral 1987, Gleen y van der Maarel 1993, Forman 1995b, Holt *et al.* 1995, Cook *et al.* 2005). Sin embargo, estos elementos también indican el grado de alteración del paisaje y la importancia de las actividades antrópicas, como elementos transformadores del paisaje.

A nivel de coberturas, los valores obtenidos en el AREA para la zona baja del valle, nos indica que la cobertura de Parcelas agrícolas ejerce la mayor influencia sobre esta zona, lo cual debe tener incidencia en la dinámica sucesional. Además el constante arado del suelo mantiene la vegetación en estadios sucesionales tempranos, en detrimento de la colonización de la vegetación de bosque paramero. Se ha reportado que las condiciones adversas de la matriz (en este caso la Parcela agrícola) y el efecto de borde, influyen en la dinámica de los procesos ecológicos, alterando los

flujos térmicos y de humedad (Laurance y Vasconcelos 1994, Collinge 1996, Fahrig 1997, Leimu *et al.* 2010) y promueven la invasión de especies colonizadoras al interior de los fragmentos (Bustamante y Grez 1995, Collinge 1996, Fahrig 2003, Lemiu *et al.* 2010) (Capítulo 3 este trabajo). Resultados similares son reportados en selvas tropicales y pastizales por Bustamante y Grez (1995), Collinge (1996), Turner (1996), Fahrig (1997), Leimu *et al.* (2010).

En la zona alta, la matriz corresponde a la clase Rosetal arbustal, cuya continuidad se interrumpe por Parcelas agrícolas y Bosque paramero en línea. Estos últimos crecen alrededor de quebradas, donde hay condiciones más favorables (p. ej. una mayor humedad del suelo y una menor radiación) que facilitan su crecimiento llegando incluso a seguir los cursos de agua hasta su nacimiento en el borde de nacientes u ojos de agua en la zona alta.

A través de entrevistas informales con los pobladores, encontramos que el aumento del rosetal arbustal sobre roca en la zona baja, se debe al reemplazo del Bosque paramero en zonas pedregosas. Las cuales, después de ser incluidas en los ciclos productivos y posteriormente abandonadas, no retornan a vegetación de Bosque paramero y por el contrario, divergen hacia la estructura de la vegetación de Rosetal arbustal, cuyas especies pueden tener formas de vida con estrategias de dispersión que pudieran conferirles una mayor capacidad de colonización (Capítulo 3 este trabajo).

Teóricamente, las especies características del Bosque paramero, a través de sus procesos de dispersión pueden llegar hasta el interior de las parcelas agrícolas abandonadas y en cultivo, los propágulos que arriben a estas parcelas, pueden aumentar el potencial de dispersión de las especies características de Bosque paramero al aumentar la dispersión de propágulos y generar un pulso de regeneración de la vegetación de Bosque paramero, sin embargo a pesar de que los propágulos arriben por diferentes síndromes de dispersión, las diferencias en las condiciones microclimáticas entre el Bosque paramero y las Parcelas como la incidencia de radiación solar, pueden limitar la germinación y posterior establecimiento de las plántulas, lo que favorece a la vegetación de Rosetal cuyas semillas presentan adaptaciones para germinar y establecerse en estas condiciones. Este crecimiento de la vegetación de los Rosetales en las Parcelas al interior de los Bosque Parameros aumenta su similitud con las formaciones de vegetación de la zona alta. Este tipo de cambios en las coberturas de vegetación durante la sucesión en el Valle de las Piñuelas han sido registrados en diferentes trabajos en ecosistemas de zonas templadas (Wood y del Moral, 1987; del Moral 1995; Holt *et al.* 1995; Cook *et al.*, 2005). Sin embargo, en nuestros resultados no se detectó esta tendencia

(capítulo 3), lo cual sugiere diferencias en estos patrones para la alta montaña tropical. En este aspecto, Sarmiento *et al.* (2003) registraron una divergencia en las rutas sucesionales, la cual atribuyen a factores como el uso dado a las parcelas después del cultivo, al pastoreo y a la alta heterogeneidad ambiental y espacial del páramo.

El Bosque paramero en línea es usado como cerca viva y son manejados por los campesinos para delimitar linderos, separar áreas de pastoreo de los cultivos y como fuente de leña para sus fogones. Esta estrategia de cercas vivas con un adecuado manejo, reduce el costos de mantenimiento de los tocones y alambrado, además proveen protección contra el viento disminuyendo la erosión eólica después del arado de la parcela y además proporcionan sombra durante la época seca (Forman 1995b, Harvey *et al.* 2003). A nivel del paisaje su función indiscutible es la protección de las aguas que drenan en la quebrada de Gavidia, al mantener la estructura de la vegetación y del suelo en los nacimientos de agua, limitando la erosión de los cauces y disminuyendo la evapotranspiración por la sombra que generan. Así mismo incrementan la conectividad estructural y funcional de los parches de Bosque paramero dispersos a través del paisaje, favoreciendo la viabilidad de sus poblaciones. Resultados similares en donde las cercas vivas que separan diferentes predios o cultivos, funcionan a manera de corredores que permiten el intercambio y desplazamiento de fauna y semillas han sido reportados para zonas templadas (Andren 1994, Fortuna, 2002, Harvey *et al.* 2003). En este sentido las cercas vivas contribuyen al mantenimiento de la diversidad y pueden llegar a contrarrestar algunos efectos negativos por la pérdida de cobertura del Bosque paramero, ya que la presencia de árboles y arbustos con flores y de frutos comestibles, favorecen el número de visitas por parte de los dispersores, enriqueciendo la lluvia de semillas a depositarse en los alrededores (Kattan *et al.* 1994, Harvey *et al.* 2003).

En síntesis, el proceso de transformación por la consolidación del cultivo intensivo en el valle de la Piñuelas, ha generando un paisaje típico agrícola, donde se observa un mosaico de cultivos, interrumpidos por pequeños fragmentos de vegetación relictual y cercas vivas, con una alta diversidad de clases de coberturas naturales y con alto valor paisajístico (Vicente-Serrano *et al.* 2000, Llambí y Smith 2004). Este paisaje está diferenciado en una zona baja con una matriz de parcelas cultivadas y/o en sucesión y pequeños fragmentos o parches aislados de Bosque paramero, y Bosque paramero en línea conectando parches cercanos. En la zona alta disminuye la fragmentación y el número de parcelas en cultivo y se observa una mayor continuidad del Rosetal arbustal en el paisaje.

Esta condición de la zona baja contrasta con el progresivo abandono de las parcelas agrícolas de la zona alta. Esta dinámica en la zona altas, desde un punto de vista optimista, genera la liberación de amplias áreas en uso agrícola bajo el sistema tradicional de descansos largos e intensivo (Sarmiento *et al.* 1991, Sarmiento *et al.* 2002) de manera que continúen sus procesos sucesionales, recuperando la diversidad y estructura de páramo no cultivado (Sarmiento *et al.* 2003) así como un aumento en la continuidad y en las coberturas de Rosetal arbustal, favoreciendo la recuperación de las funciones ecosistémicas y de los procesos ecológicos a través de este paisaje. Lamentablemente para la zona baja, la situación es diferente, ya que la intensificación del cultivo ha generado un aumento de la fragmentación del Bosque paramero, reduciendo su cobertura. Esta tendencia reduce la diversidad, incrementa el efecto de borde y la pérdida del suelo por erosión al momento de preparar el terreno para la siembra, ocasionando pérdidas importantes en algunas funciones ecosistémicas, como ha sido reportado para diferentes ecosistemas (Klein, 1989; Bustamante y Grez, 1995; Collinge, 1996, Fahrig, 2003, Lemiu *et al.*, 2010; Sarmiento y Smith 2011).

Finalmente, en este contexto se hace necesario realizar un plan de manejo para el valle de las Piñuelas, haciendo de la conservación y restauración de los relictos de Bosque paramero una prioridad, y de esta manera mantener y aumentar la conectividad ecológica del paisaje, máxime en un área bajo régimen de administración especial como lo es el Parque Nacional Sierra Nevada.

Este trabajo es un ejemplo de la aplicación de la ecología del paisaje a los cambios en la estructura del paisaje y puede ser una herramienta a seguir, para avanzar en el ordenamiento del territorio ya que la cuantificación de la configuración del paisaje permite identificar áreas con alto valor ecosistémico como los páramos, y los bosques parameros y poder llegar a consensos con los habitantes para su preservación.

Anexo 2.1. Numero de polígonos, área ocupada por la clase (CA ha), borde de la clase (TE m), área promedio (AREA ha), índice de parche más grande (LPI %), índice de forma (SHAPE), índice de dimensión fractal (FRAC), índice del círculo circunscrito (CIRCLE).

CORBP												
Elemento del paisaje	NP	CA	TE	AREA	C.V.	LPI	SHAPE	C.V	FRAC	C.V	CIR	C.V
Bosque paramero	7	0.4	814	0.06	115	1.5	1.549	21	1.179	5.6	0.59	21
Bosque paramero en línea	3	0.1	455	0.03	102	0.6	2.921	39	1.444	1.3	0.88	11
Bosque paramero sobre roca	23	0.7	2186	0.03	84.2	0.8	1.507	23	1.152	4.9	0.6	23
Parcela agrícola	15	6.2	5208	0.42	168	25.2	1.877	33	1.163	6.3	0.59	21
Rosetal arbustal	1	0.2	294	0.18	0	1.8	1.734	0	1.15	0	0.61	0
Rosetal sobre roca	11	2.5	3994	0.21	230	17.7	1.91	48	1.195	8.2	0.62	34
CORRA												
Elemento del paisaje	NP	CA	TE	AREA	C.V.	LPI	SHAPE	C.V	FRAC	C.V	CIR	C.V
Afloramiento	3	0.4	689	0.14	35.1	1.8	1.61	27	1.126	6.3	0.5	41
Bosque paramero	2	0.3	555	0.16	12.5	1.8	1.873	1.3	1.174	0.5	0.67	18
Bosque paramero en línea	1	0.1	208	0.05	0	0.5	3.028	0	1.356	0	0.92	0
Parcela agrícola	16	2.6	3877	0.16	88	5.2	1.671	25	1.139	4.6	0.55	23
Rosetal sobre roca	3	0.1	205	0.03	51.4	0.4	1.37	2.3	1.125	1.9	0.57	11
Rosetal arbustal	3	6.6	3699	2.19	139	64.7	2.511	59	1.186	5.4	0.68	3.6
OSOBP												
Elemento del paisaje	NP	CA	TE	AREA	C.V.	LPI	SHAPE	C.V	FRAC	C.V	CIR	C.V
Afloramiento	4	0.5	713	0.13	48.6	2.1	1.483	11	1.111	1.9	0.68	6.5
Bosque paramero	4	2.8	4161	0.69	69.6	13.1	3.524	30	1.302	1.9	0.75	9.3
Bosque paramero en línea	1	0.1	703	0.09	0	0.9	5.804	0	1.521	0	0.95	0
Bosque paramero sobre roca	3	1.2	1142	0.39	25	5.3	1.921	1.8	1.16	0.5	0.64	4.2
Parcela agrícola	16	5.1	4271	0.32	115	13.3	1.612	17	1.132	3.6	0.58	23
Rosetal arbustal	2	0.3	455	0.16	36.6	2.1	1.432	9.8	1.099	1.9	0.6	7.3
Rosetal sobre roca	1	0.1	114	0.1	0	1	1.458	0	1.111	0	0.64	0
OSORA												
Elemento del paisaje	NP	CA	TE	AREA	C.V.	LPI	SHAPE	C.V	FRAC	C.V	CIR	C.V
Afloramiento	3	0.4	560	0.13	28.6	1.8	1.602	13	1.133	3.2	0.73	3.9
Bosque paramero	2	0.5	611	0.24	79.3	4.2	1.752	21	1.145	3.1	0.62	20
Bosque paramero en línea	1	0.1	228	0.09	0	0.9	2.044	0	1.212	0	0.85	0
Parcela agrícola	9	1	1612	0.12	113	4.6	1.511	20	1.128	3.4	0.61	18
Rosetal arbustal	2	8	2066	4.01	57	62.8	2.301	12	1.159	1.1	0.58	0.6
RATBP												
Elemento del paisaje	NP	CA	TE	AREA	C.V.	LPI	SHAPE	C.V	FRAC	C.V	CIR	C.V
Afloramiento	7	1.8	3028	0.26	88.3	7.7	2.06	56	1.155	8.3	0.62	32
Bosque paramero	11	2.5	3654	0.23	202	16.5	1.891	52	1.16	6.4	0.62	18
Bosque paramero en línea	3	0.1	598	0.04	34	0.5	2.499	23	1.307	5	0.86	3.2
Bosque paramero sobre roca	7	1.4	1863	0.2	111	5.9	1.843	31	1.175	5.6	0.63	16
Parcela agrícola	19	3.8	4330	0.2	117	9.9	1.601	20	1.13	4.1	0.57	25
Rosetal sobre roca	3	0.4	705	0.13	40.6	1.9	1.916	10	1.185	1.4	0.61	20

RATRA												
Elemento del paisaje	NP	CA	TE	AREA	C.V.	LPI	SHAPE			C.V	CIR	C.V
Parcela	9	1.7	1844	0.19	128	8.2	1.423	17	1.104	2.6	0.53	20
Rosetal arbustal	1	8.3	1844	8.28	0	82.8	3.12	0	1.201	0	0.64	0

VOLBP												
Elemento del paisaje	NP	CA	TE	AREA	C.V.	LPI	SHAPE	C.V	FRAC	C.V	CIR	C.V
Afloramiento	3	0	212	0.01	90.9	0.2	1.826	35	1.274	6.1	0.76	15
Bosque paramero	16	2.5	4635	0.15	201	12.3	1.851	46	1.171	6.2	0.65	23
Bosque paramero en línea	4	0.2	903	0.04	112	1.3	2.518	46	1.294	6.6	0.83	13
Bosque paramero sobre roca	6	3.2	2838	0.4	143	17.1	2.078	35	1.238	12	0.67	20
Parcela agrícola	16	3.8	5225	0.22	103	8	1.952	33	1.178	6.2	0.63	22
Rosetal arbustal	3	0.2	535	0.06	25.4	0.7	1.78	17	1.178	4.2	0.73	17
Rosetal sobre roca	1	0.2	373	0.09	99.8	1.8	1.586	37	1.105	9.5	0.5	27

VOLRA												
Elemento del paisaje	NP	CA	TE	AREA	C.V.	LPI	SHAPE	C.V	FRAC	C.V	CIR	C.V
Rosetal arbustal bajo	3	6.5	2340	2.17	63.8	32.173	1.996	29	1.132	4.3	0.59	20
Parcela agrícola	10	2.9	2499	0.29	175	17.913	1.66	22	1.138	4.3	0.63	17
Bosque paramero en línea	2	0.2	772	0.08	73.3	1.4223	3.406	15	1.39	0.7	0.92	0.3
Bosque paramero	5	0.5	848	0.09	81	2.1876	1.697	17	1.164	3.9	0.65	19

Anexo 2.2. Métricas del paisaje empleadas para el análisis de fragmentación

Densidad de parches o polígonos (DP)	
$DP = \frac{n_i}{A} (10000)(100)$	n_i = número de parches de la clase i en el paisaje. A = Área total del paisaje (m).
Descripción	DP equivale al número de los parches de la clase i dividida por el área total del paisaje (m), multiplicado por 10.000 y 100 (para convertir a 100 hectáreas). Tenga en cuenta, zona de paisaje total (A) incluye cualquier fondo presente interno.
Unidades	Hectáreas
Rango	PD > 0, constrained by cell size. La densidad de parches limitada por tamaño del pixel de la imagen RASTER, ya que alcanza su valor máximo cuando cada celda es parche diferente.
Comentario	La densidad de parches es limitada, pero es un aspecto fundamental del patrón del paisaje. Tiene la misma utilidad del número de parches, excepto que representan el número de parches por unidad de área, lo que facilita su comparación paisajes de diferente tamaño. Al igual número de parches, la densidad de parches tiene un significado limitado por sí sola, ya que carece de información sobre el tamaño y la distribución espacial de los parches. La elección de la regla de 4 u 8 celdas vecinas para delinear los parches tiene un efecto en este índice.
Área del parche (AREA)	
$AREA = a_{ij} \left(\frac{1}{10000} \right)$	a_{ij} = Área (m ²) del parche ij
Descripción	AREA equivale al área (m ²)
Unidades	Hectáreas
Rango	AREA > 0, sin límite AREA se limita por el grano y la extensión de la imagen; en una aplicación particular, también puede estar limitado por la especificación de un tamaño mínimo de parche que sea más grande que el grano.
Comentario	El área de cada parche en el mosaico del paisaje es la pieza de información más importante y útil. Esta información, no solo es la base para muchos de las métricas a nivel de parche, clase y paisaje, sino que además tiene una utilidad ecológica. Nótese que la elección de la regla de 4 u 8 celdas vecinas para delinear los parches tiene un efecto en este índice.
Índice del parche más grande (LPI)	
$LPI = \frac{\max_{j=1}^n}{A} (100)$	a_{ij} = Área (m ²) del parche ij . A = Área total del paisaje (m ²).
Descripción	LPI se calcula como el área (m ²) del parche más grande del tipo correspondiente, dividido por el área total del paisaje (m ²), y multiplicado por 100 para convertir a porcentaje; en otras palabras, LPI equivale al porcentaje del paisaje abarcado por el parche más grande. Nótese que el área total del paisaje (A) incluye cualquier fondo interno presente. LPI se acerca a 0 cuando el parche más grande del tipo correspondiente se hace más pequeño. LPI = 100 cuando todo el paisaje está compuesto por un solo parche del tipo correspondiente; es decir, cuando el parche más grande se extiende por el 100% del paisaje. Es el área que ocupa el parche más grande de la clase i
Unidades	Porcentaje
Rango	0 < LPI ≤ 100
Comentario	Comentarios El índice de parche más grande, a nivel de clase, cuantifica el porcentaje del paisaje que abarca el parche más grande. Como tal, es una medida simple de dominancia.
Relación perímetro - área (PARA)	
$PARA = \frac{P_{ij}}{a_{ij}}$	P_{ij} = perímetro (m) del parche ij . a_{ij} = area (m) del parche ij .
Descripción	PARA es igual a la proporción del perímetro del parche entre el área.
Unidades	Ninguna
Rango	PARA > 0, sin límite.
Comentario	La relación perímetro – área es una medida de la complejidad de la forma, sin estandarización a una forma euclidiana. Un problema con este índice de forma es que varía con el tamaño del parche. Por ejemplo, manteniendo una forma constante, un aumento en el tamaño del parche causara un detrimento en su valor. Entre más alto su valor, la forma del parche tendera a la regularidad.

Índice de forma (SHAPE)	
$\text{SHAPE} = \frac{.25P_{ij}}{\sqrt{a_{ij}}}$	P_{ij} = perímetro del parche ij en términos de cantidad de superficies de celdas. min p_{ij} = perímetro mínimo del parche ij en términos de superficies de celdas (ver abajo)
Descripción	SHAPE equivale al perímetro del polígono arce (dado en cantidad de superficies de celdas) dividido por el perímetro mínimo (dado en cantidad de superficies de celdas) posible para un parche (en formato raster), compacto al extremo, de área correspondiente. Si a_{ij} es el área del parche ij (en términos de número de celdas) y n es el lado del cuadrado integro, tan pequeño como para que a_{ij} , y $m = a_{ij} - n^2$, entonces el perímetro mínimo del parche ij, min - p_{ii} , tomará una de estas tres formas: min- $p_{ii} = 4n$, cuando $m = 0$, o min- $p_{ii} = 4n + 2$, cuando $n^2 < a_{ij} \leq n(1+n)$, o min- $p_{ii} = 4n + 4$, cuando $a_{ij} > n(1+n)$
Unidades	Ninguna
Rango	SHAPE ≥ 1 , sin límite SHAPE = 1 cuando el parche está compactado al máximo (es decir, cuadrado o casi cuadrado), y aumenta sin límite en la medida en la que el parche se hace más irregular.
Comentario	El índice de forma corrige el problema de tamaño del índice de relación perímetro-área (ver descripción en McGarigal et al. 2002) al ajustar a un estándar cuadrado (o casi cuadrado) y, como resultado, es la medida más simple y tal vez más clara de la complejidad en la forma. Nótese que el perímetro mínimo para un agregado de píxeles cuadrados de valor similar (a_{ij}) se calcula como se hizo arriba. Para parches grandes, digamos con $a_{ij} > 100$ píxeles, el perímetro mínimo se acerca, en forma asintótica a $4\sqrt{a_{ij}}$, el perímetro de un cuadrado exacto de tamaño a_{ij} .

Índice de dimensión fractal (FRAC)	
$\text{FRAC} = \frac{2 \ln(.25P_{ij})}{\ln a_{ij}}$	p_{ij} = perímetro (m) del parche ij. a_{ij} = área (m2) del parche ij.
Descripción	Descripción FRAC equivale a dos veces el logaritmo del perímetro del parche (m) dividido por el logaritmo del área del parche (m2); el perímetro es ajustado para corregir su sesgo raster.
Unidades	Ninguna
Rango	$1 \leq \text{FRAC} \leq 2$ Una dimensión fractal superior a 1 para un parche de dos dimensiones indica una separación de la geometría euclidiana (es decir, un aumento en la complejidad del parche). FRAC se acerca a 1 para formas de perímetros simples tales como cuadrados, y se acerca a 2 para formas con perímetros altamente intrincados
Comentario	El índice de dimensión fractal es llamado así porque refleja la complejidad de la forma en un rango de escala espacial (tamaños de parche). Por lo tanto al igual que el índice de forma (SHAPE) supera una de las mayores limitaciones de la relación área-perímetro como medida de la complejidad en la forma.

Índice de mezcla y yuxtaposición IJI	
$\text{IJI} = \frac{-\sum_{i=1}^m \sum_{k=i+1}^m \left[\left(\frac{e_{ik}}{E} \right) * \ln \left(\frac{e_{ik}}{E} \right) \right]}{\ln(0.5 m(m-1))} \quad (100)$	e_{ik} = longitud total (m) del borde en el paisaje entre los tipos de parche (clases) i y k. m = cantidad de tipos de parche (clases) presentes en el paisaje, incluyendo el borde del paisaje, sí está presente.
Descripción	IJI equivale a menos la suma de la longitud (m) del borde de cada tipo de parche correspondiente, dividido por la suma total de borde (m); que involucra el mismo tipo de parche, multiplicado por el logaritmo de este valor. Esta misma cantidad se suma para cada tipo único de borde y se divide por el logaritmo del número de tipos de parche menos 1; multiplicado por 100 (para convertir a porcentaje). En otras palabras, corresponde a la entremezcla observada sobre la máxima mezcla posible, para un número dado de tipos de parche. Nótese que IJI, considera todos los tipos de parches presentes. Todos los segmentos del borde en el fondo son ignorados.
Unidades	Porcentaje
Rango	$0 < \text{IJI} \leq 100$ IJI se acerca a 0 cuando el tipo de parche correspondiente sólo está adyacente a otro tipo de parche, ante un panorama de numerosos tipos de parche. IJI = 100 cuando el tipo de parche correspondiente está adyacente de igual forma a todos los demás tipos de parche (es decir que está entremezclado y yuxtapuesto al máximo con los otros tipos de parche). IJI resulta indefinido y se reporta como "N/A" en el archivo "basename" si el número de tipos de parche es inferior a 3.
Comentario	El índice de entremezcla y yuxtaposición se basa en adyacencias de parches, no de celdas como el índice de contagio. Como tal, no proporciona una medida de la agregación de la clase como lo hace el índice de contagio, por el contrario aísla la entremezcla de los tipos de parche

Distancia euclidiana al vecino más cercano ENN	
ENN = h_{ij}	h_{ij} = distancia (m) del parche ij al parche vecino más cercano del mismo tipo (clase), con base en una distancia borde a borde, calculada de centro de la celda al centro de la celda.
Descripción	Descripción ENN equivale a la distancia (m) al parche vecino más cercano del mismo tipo, con base en la distancia más corta de borde a borde. Nótese que las distancias borde a borde se toman de centro a centro de la celda.
Unidades	Metros
Rango	ENN > 0, sin límite ENN se acerca a 0 en la medida en que la distancia al vecino más cercano decrece. La ENN mínima está limitada por el tamaño de la celda, y es igual a dos veces el tamaño de la celda cuando se emplea la regla de parche con 8 vecinos, o es igual a la distancia entre vecinos diagonales cuando se apela a la regla de los 4 vecinos. El límite superior está limitado por la extensión del paisaje. ENN no está definido y se reporta como "N/A" en el archivo "basename".patch si el parche no tiene vecinos (es decir que no hay otros parches de su misma clase)
Comentario	La distancia euclidiana al vecino más cercano es, tal vez, la medida más simple del contexto del parche, y ha sido empleada de forma extensiva para cuantificar el aislamiento del parche. Aquí, la distancia al vecino más cercano se define, usando geometría euclidiana simple, como la distancia más corta en línea recta entre el parche focal y su vecino más cercano de la misma clase.

Índice de separación SPLIT	
SPLIT = $\frac{A}{\sum_{j=1}^n a_{ij}^2}$	a_{ij} = Área (m2) del parche ij A = Área total del paisaje (m2)
Descripción	SPLIT se calcula como el área total del paisaje (m2) elevada al cuadrado y dividida por la sumatoria del área de parche (m2) elevada al cuadrado, para todos los parches de su clase. Nótese que el área del paisaje (A) incluye cualquier fondo interno presente.
Unidades	Ninguna
Rango	Rango $1 \leq \text{SPLIT} \leq$ número de celdas presentes en el paisaje elevado al cuadrado SPLIT = 1 cuando el paisaje está compuesto de un solo parche. SPLIT aumenta a medida que el tipo de parche focal reduce su área y se encuentra subdividido en parches más pequeños. El límite superior de SPLIT está limitado por la relación entre el área del paisaje y el tamaño de celda, y se logra cuando el tipo de parche correspondiente consiste de un parche de un píxel.
Comentario	Comentarios La subdivisión se basa en la distribución acumulada del área del parche, y se interpreta como la cantidad efectiva de red, o el número de parches con un tamaño constante cuando el tipo de parche correspondiente es dividido en S parches, donde S es el valor del índice de separación

Índice de diversidad de Shannon SHDI	
SHDI = $-\sum_{i=1}^m (P_i \cdot \ln P_i)$	P_i = proporción del paisaje ocupado por el tipo de parche (clase) i.
Descripción	SHDI equivale a menos la suma, para todos los tipos de parche, de la abundancia proporcional de cada tipo de parche, multiplicada por el logaritmo natural de dicha proporción. Nótese que P_i está basada en el área total del paisaje (A) y excluye cualquier fondo interno presente.
Unidades	Información
Rango	SHDI ≥ 0 , sin límite SHDI = 0 cuando el paisaje contiene tan solo 1 parche (es decir que no hay diversidad). SHDI aumenta a medida que la cantidad de diferentes tipos de parche (la riqueza de parches) se hace mayor, y/o la distribución proporcional de área entre los diferentes tipos de parche se hace más equitativa.
Comentario	El índice de diversidad de Shannon es una medida de la diversidad muy popular en la ecología de comunidades que aquí se aplica a paisajes. El índice de diversidad de Shannon es, de alguna forma, más sensible a tipos raros de parche que el índice de diversidad de Simpson

Índice de diversidad de Simpson SIDI	
SIDI = $1 - \sum_{i=1}^m P_i^2$	P_i = proporción del paisaje ocupado por el tipo de parche (clase) i.
Descripción	SIDI equivale a 1 menos la suma, para todos los tipos de paisaje, de la abundancia proporcional de cada tipo de parche elevada al cuadrado. Nótese que P_i está basada en el área total del paisaje (A) y excluye cualquier fondo interno presente.
Unidades	Ninguna
Rango	$0 \leq \text{SIDI} < 1$ SIDI = 0 cuando el paisaje solo contiene un parche (es decir que no hay diversidad). SIDI se acerca a 1 a medida en que aumenta la cantidad de los tipos de parche (riqueza de parches), así como a medida en que la distribución proporcional del área entre los tipos de parche se hace más equitativa.

Comentario	El índice de diversidad de Simpson es otra popular medida de la diversidad que fue tomada de la ecología de comunidades. Es menos sensible a la presencia de tipos raros de parches, y tiene una interpretación más intuitiva que el índice de diversidad de Shannon. Específicamente, el valor de este índice representa la probabilidad de que al seleccionar dos píxeles al azar pertenezcan a dos tipos de parche distintos.
-------------------	--

Índice de equidad de Shannon SHEI	
$SHEI = \frac{-\sum_{i=1}^m (P_i \cdot \ln P_i)}{\ln m}$	P _i = proporción del paisaje ocupado por el tipo de parche (clase) i. m = número de tipos de parches (clases) presentes en el paisaje, excluyendo el borde del paisaje si está presente
Descripción	SHDI equivale a menos la suma, para todos los tipos de parche, de la abundancia proporcional de cada tipo de parche, multiplicada por el logaritmo natural de dicha proporción. Pi está basada en el área total del paisaje (A) excluyendo el fondo interno presente. Equivale a la suma negativa, de todos los tipos de parche, de la abundancia proporcional de cada tipo de parche multiplicado por su proporción y dividido por el logaritmo del número de tipos de parches. En otras palabras equivale al Índice de Shannon observado, dividido por el máximo valor del índice Shannon ese número de tipos de parches. Pi se basa en todo el área del paisaje (A) y excluye cualquier fondo interno.
Unidades	Ninguna
Rango	0 ≤ SHEI ≤ 1 SHDI = 0 cuando el paisaje contiene un solo tipo de parche (sin diversidad) y se aproxima a 0 cuando la distribución del área entre los diferentes tipos de parches se vuelve cada vez más inequitativa (dominado por un solo tipo de parche). SHDI = 1 cuando la distribución del área entre los parches es perfectamente uniforme (las abundancias proporcionales de los parches son iguales).
Comentario	El índice de uniformidad de Shannon es expresado de manera que una distribución uniforme de área entre los tipos de parches resulta en una máxima uniformidad. Y como tal, la uniformidad es el complemento de la dominancia.

Índice de equidad de Simpson SIEI	
$SIEI = \frac{1 - \sum_{i=1}^m P_i^2}{1 - \left(\frac{1}{m}\right)}$	P _i = proporción del paisaje ocupado por el tipo de parche (clase) i. m = número de tipos de parches (clases) presentes en el paisaje, se excluye el borde del paisaje si está presente.
Descripción	SIEI es igual al índice de Simpson observado, dividido por el por el máximo valor de diversidad para ese número de tipos de parches. Nota. Pi, se basa en el área total y excluye cualquier fondo interno presente.
Unidades	Ninguna
Rango	0 ≤ SIEI ≤ 1 SIDI = 0, cuando el paisaje contiene un sólo tipo de parche y se aproxima a 0 cuando la distribución del área entre los diferentes tipos de parches es irregular (cuando domina un tipo de parche). SIDI = 1, cuando la distribución del área entre los tipos de parche es uniforme (la abundancia proporcional de los parches es la misma).
Comentario	El índice de equidad de Simpson alcanza los máximos valores cuando, hay una distribución uniforme del área entre los parches.

Capítulo 3. Regeneración del Bosque paramero y del Rosetal arbustal y clasificación de las especies según su habilidad de colonización y síndromes de dispersión

Resumen

Se evalúa el grado de recuperación después de periodos en sucesión del Bosque paramero y del Rosetal arbustal, identificando las especies que son buenas colonizadoras y las que no lo son, se comparan algunas características de sus semillas. Con este fin se analizó la estructura de la vegetación en 16 parcelas, 8 con relictos de vegetación y 8 en sucesión tardía (≥ 8 años) ubicadas en dos zonas altitudinales: la zona baja en la que domina la vegetación de Bosque paramero y la zona alta de Rosetal arbustal. En un análisis de ordenamiento se encontró una clara separación entre las unidades de vegetación relictuales. Además se observó el efecto del disturbio, donde las parcelas sucesionales de la zona baja tienden a parecerse más a la vegetación de Rosetal arbustal que a la de bosque paramero, evidenciándose el fenómeno de paramización. En base a su cobertura las especies registradas en cada una de las zonas altitudinales fueron categorizadas en cinco grupos con diferente capacidad para colonizar las áreas en sucesión: 1) especies que no colonizan, 2) especies malas colonizadoras, 3) especies buenas colonizadoras, 4) especies excelentes colonizadoras y 5) especies exógenas o pioneras. A las especies pertenecientes a estos cinco grupos se les caracterizó su síndrome de dispersión, encontrándose mayor frecuencia de especies dispersadas por zoocoria entre las que tienen limitaciones para colonizar y mayor frecuencia de especies anemócoras, barócoras o con autocoria entre las buenas colonizadoras.

Palabras clave: *páramo, colonización, sucesión, dispersión, restauración, Bosque paramero, Rosetal arbustal*

Introducción

La transformación de los ecosistemas naturales y su reemplazo por sistemas agrícolas y/o pecuarios es una de las mayores amenazas para la biodiversidad de la alta montaña tropical (Bustamante y Grez 1995). La pérdida de las coberturas vegetales de páramo y selva nublada ha llevado a la extinción y al desplazamiento de comunidades de fauna y flora y limita las interacciones bióticas mutualistas indispensables para el mantenimiento de la diversidad como la polinización y la dispersión de semillas (Kattan y Álvarez-López 1996, Leimu *et al.* 2010).

La fragmentación del paisaje genera pérdidas en la cobertura de la vegetación, limita la regeneración natural de los ecosistemas. Debido a la pérdida de coberturas naturales, los nuevos espacios disponibles son colonizados rápidamente por especies nativas y exóticas invasoras (Bustamante y Grez 1995, Castro y Vanegas 2000). Igualmente la fragmentación limita la dispersión, el desplazamiento y la migración de individuos entre las diferentes poblaciones, lo que disminuye el intercambio genético, causando un detrimento en la variabilidad genética de las poblaciones remanentes de los fragmentos (Leimu *et al.* 2010).

La transformación de las coberturas de vegetación por diversos regímenes de disturbio, dan lugar a procesos de regeneración de los ecosistemas, en especial de la vegetación conocidos como sucesiones vegetales. Generalmente estas “sucesiones” se caracterizan por presentar un reemplazo secuencial de especies en el tiempo, a través de trayectorias definidas por estadios serales diferentes, en los cuales hay asociaciones estables de especies (McCook 1994). En estas asociaciones se pueden dar diferentes escenarios, donde pueden existir trayectorias convergentes o divergentes a la composición de especies de la vegetación anterior, o en cambio, se puede dar una dinámica de regeneración que puede terminar en varios estados alternativos o converger a un único estado, diferente de la vegetación previa (Walker y del Moral 2003).

Efecto del disturbio sobre la estructura de la vegetación

El régimen de disturbio y su intensidad tiene diferentes consecuencias sobre la vegetación de páramo, causando cambios importantes en la estructura de la vegetación, al eliminar la estratificación vertical (Azocar 1981). Según su intensidad/frecuencia disminuye la diversidad, al

favorecer la dominancia en el paisaje de aquellas especies resistentes al disturbio (Vargas 2000; Premauer y Vargas 2004). En los páramos de Venezuela se ha encontrado que después de más de una década en sucesión, la diversidad en las parcelas sucesionales tardías es menor que la de los páramos nunca cultivados (Sarmiento *et al.* 2003). También se ha reportado que no se recupera la estructura ni la diversidad de los bosques parameros después de más de 50 años de abandono (González 2010; González *et al.* 2011), evidenciándose la pérdida del componente leñoso arbóreo y su reemplazo por especies con diferente formas de vida, más asociadas a los rosetales arbustales.

Otros autores han observado que en las áreas transformadas por actividades agropecuarias en zonas boscosas cercanas al páramo, no se regenera la vegetación original, sino por el contrario hay una colonización de especies de áreas abiertas típicas de páramo, generándose cambios en la estructura de la vegetación. Estos cambios han sido llamados la paramización del bosque paramero o de la selva nublada. Ejemplos de paramización en montañas tropicales abundan en Colombia y Ecuador, donde se registra el reemplazo de extensas áreas de selva nublada por el avance de la frontera agropecuaria, encontrando formaciones de pastizales y rosetales, similar a los del páramo en franjas altitudinales típicas de la selva nublada (van de Hammen 1997; Camargo y Salamanca 2002, Vargas 2007). En Venezuela, este fenómeno es descrito en el trabajo de González (2010) y González *et al.* (2011).

Cambios similares en la estructura de la vegetación también han sido registrados en otros ecosistemas, p. ej. en la Gran Sabana en Venezuela, donde se reporta que el avance de la sabana sobre el bosque (sabanización) se ha incrementado por el aumento en el disturbio fuego (Dezzeo, 1990 cit. en Flores y Dezzeo 2005). Estos estudios evidencian que las formaciones de zonas abiertas (sabanos o páramos), son exitosas en la colonización de nuevas áreas, especialmente sobre las unidades de bosques, lo que puede estar directamente relacionado con la capacidad de colonización y estrategias de vida de sus especies.

La colonización y la dispersión de la vegetación

Después del disturbio, la colonización se da por especies pioneras, caracterizadas por sus eficientes mecanismos de dispersión y sus altas tasas de crecimiento, que les permiten establecerse y ocupar el espacio más rápidamente, como por ejemplo la hierba introducida *Rumex acetosella* (Llambí *et al.* 2003). A lo largo del tiempo, estas especies pioneras son reemplazadas por otras de crecimiento más

lento pero con mejores adaptaciones a las condiciones de stress térmico, pronunciados déficits hídricos estacionales y déficit de nutrientes (Llambí *et al.* 2003, García 2008). Estas diferencias en las estrategias adaptativas les permiten a estas especies una mayor acumulación de biomasa a través del tiempo, mientras que la cobertura de las demás especies que no presenten dichas adaptaciones disminuirá por la mortalidad de sus individuos (Sarmiento y Llambí 2011).

La fragmentación y el aumento de la actividad agrícola generan barreras a la dispersión de las especies nativas de páramo. Estos procesos limitan la longevidad y dormancia de las semillas, así como la degradación de los bancos de semillas y de plántulas (Dalling, 2002, Vargas *et al.* 2007), ocasionando detrimentos en la diversidad y en la estructura de la vegetación. En ocasiones estos disturbios pueden ser tan severos que pueden llevar a sucesiones detenidas (van der Hammen 1997, Holl 1999, Vargas 2007, Sarmiento y Smith 2011). En el páramo estas barreras limitan diferentes procesos ecológicos como la polinización por la ausencia de vectores, la ausencia de propágulos, la ausencia de animales dispersores, una corta longevidad de las semillas, ausencia de plantas nodrizas, una alta depredación de semillas pre y postdispersión y el efecto de borde generado por una matriz de pastos (Fig. 3.1).

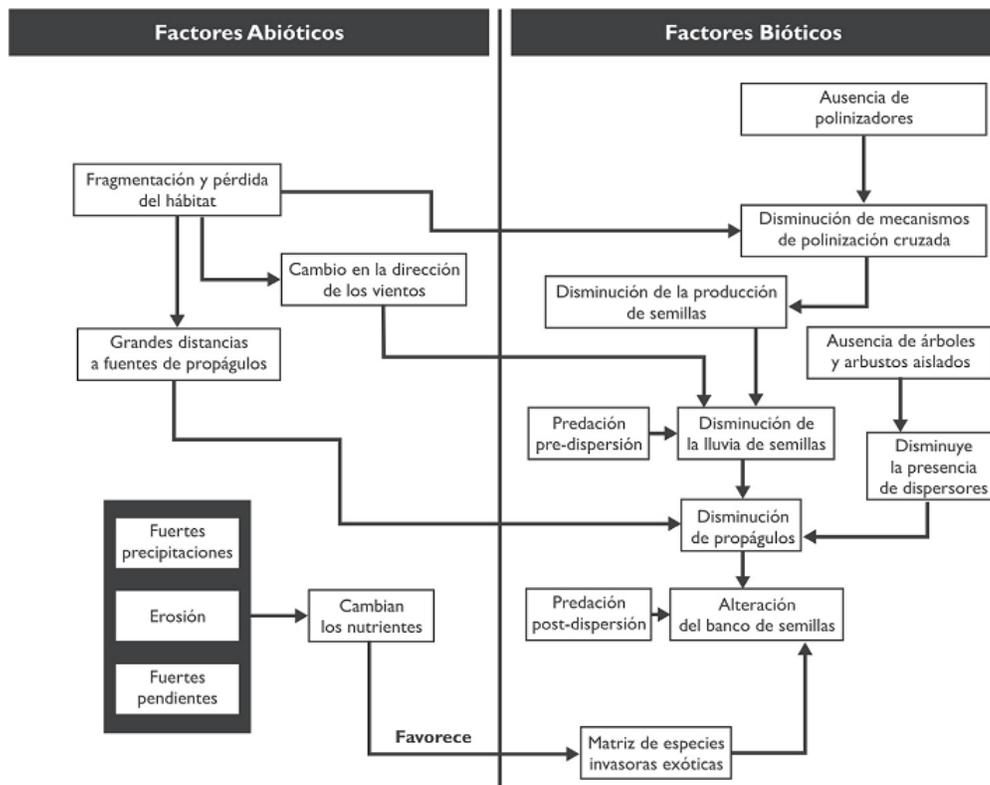


Figura 3.1. Factores y relaciones causales que limitan el proceso de dispersión. Tomado de Vargas *et al.* 2007.

Los síndromes de dispersión

Las plantas no presentan un movimiento activo por lo tanto el mejor y único mecanismo mediante el cual pueden llegar a nuevos lugares es la dispersión de semillas, la cual es mediada por diferentes estrategias y síndromes de dispersión que dependen de la variedad de formas presentes en las semillas y en los frutos. Las diferentes especies de plantas muestran una serie de adaptaciones para lograr una dispersión efectiva, de manera que, las formas características y la presencia de apéndices, arilos o eliosomas, permiten establecer y categorizar las semillas en diferentes síndromes de dispersión (Dalling 2002, van Dorp 1996, Vargas 2007).

La forma de la semilla puede también relacionarse con las posibilidades de colonización o capacidad de resistir periodos de tiempo mientras alcanza un micrositio de establecimiento y desarrollarse en plántula (Chambers *et al.* 1991), y otras veces puede estar relacionada con la longevidad después de haber sido dispersada (Thompson *et al.* 1993). Las reservas alimenticias presentes en las plantas también es un factor importante al momento del establecimiento, ya que de la cantidad y calidad de estas reservas va depender el desarrollo inicial de las plántulas influyendo en el establecimiento de las semillas (Dalling 2002).

Un ejemplo muy común y característico del páramo de las semillas dispersadas por animales (zooecoria) es el “cadillo de perro” (*Acaena elongata*) cuya semilla presenta pequeños ganchos, que permiten su adherencia al pelaje de los animales y a la ropa de las personas (Molinillo y Brener 1993). Otras semillas con estructuras especializadas y fácilmente distinguibles en el paramos, son las semillas con *papus* (tipo paracaídas) que son dispersadas por el viento, características de la familia Asteraceae (van der Pijl 1982, Melcher 2004). En otros grupos de plantas, las estrategias de dispersión han evolucionado en interacciones mutualistas con animales como las aves, los murciélagos y otros mamíferos donde los frutos de algunas especies, como por ejemplo la Solanaceae del páramo *Cestrum buxifolium*, son ingeridos y las semillas defecadas a varios metros de su parental por especies como la paraulata *Turdus fuscater* (Velasco-Linares 2005).

Según Shultze *et al.* (2005) los síndromes de dispersión pueden ser clasificados en tres grandes grupos, entre los que encontramos la autocoria: donde las plantas por si solas llevan a cabo la

dispersión de sus semillas; la alochoria: donde la dispersión es mediada por diferentes vectores; y la atelocoria: donde la dispersión de las semillas está inhibida (tabla 3.1).

Tabla 3.1. Clasificación de los diferentes síndromes, basados en sus vectores de dispersión.

	Barocoria	Transportadas por la fuerza de gravedad.
Autocoria	Balocoria	Expulsadas por la misma planta por estímulos externos o por mecanismos higroscópicos.
	Anemocoria	Transportadas por el viento.
Alocoria	Hidrocoria	Transportadas por el agua.
	Zoocoria	Transportadas por animales. Aves (ornitocoria), mamíferos (mamalocoria), hormigas (mirmecocoria).
Atelocoria		

Antecedentes para el caso de estudio en la alta montaña tropical - páramo.

El efecto de los diferentes regímenes de disturbio por la ampliación de la frontera agrícola en el paramo de Colombia y Venezuela, han generado una diversidad de mosaicos sucesionales con diferente edad de abandono y estadios sucesionales, en los cuales se han realizado diversos estudios, que describen algunos de los mecanismos que median en la sucesión de la vegetación y los cambios en la materia orgánica y fertilidad del suelo (Llambí y Sarmiento 1998, Jaimes 2000, Jaimes y Sarmiento 2002, Abadin et al. 2002, Molinillo y Monasterio 2002, Llambí 2003, Sarmiento *et al.* 2003, Sarmiento y Llambí 2011). Estos estudios han reportado que la sucesión en el páramo corresponde a una autosucesión (Sarmiento *et al.* 2003), donde la mayoría de las especies son registradas desde las etapas iniciales. Muy diferente al reemplazo secuencial de especies descrito para otros ecosistemas (Peña-Claros 2003; Walker y del Moral 2003; Cook *et al.* 2005). Esta dinámica sucesional (autosucesión) se caracteriza porque muchas de las especies son registradas desde estadios tempranos, pero a través del tiempo aparecen cambios significativos en su abundancia. Estas diferencias permiten clasificar a las especies en: **pioneras** como *Rumex acetosella*, dominante en estadios tempranos, **intermedias** como *Vulpia myuros*, con máximas abundancias en estadios intermedios y **tardías** como *Baccharis prunifolia* con una máxima abundancia en estadios tardíos sucesionales (Sarmiento *et al.* 2003). Los cambios sucesionales en la estructura de la vegetación son secuenciales y continuos, donde las diferencias en la vegetación

tienden a disminuir, llevando a un aumento en la similaridad entre la vegetación sucesional en estadios tardíos y la vegetación de páramo sin cultivar.

El efecto del disturbio por la agricultura con descansos largos en el Páramo de Gavidia ha generado un mosaico sucesional, en el cual se encuentran parcelas sin cultivar con diferentes años de abandono. En estos sistemas con descansos largos de Venezuela y Colombia se han desarrollado varios estudios para entender los mecanismos sucesionales (Ferweda 1987, Sarmiento *et al.* 1993, Jaimes 2000, Vargas 2000, Jaimes y Sarmiento 2002, Sarmiento *et al.* 2003), los cuales han descrito una divergencia en las rutas sucesionales, que pueden estar asociadas a la heterogeneidad de la alta montaña tropical y al manejo que pudo tener la parcela durante el descanso (Sarmiento *et al.* 2003). También han sido asociadas a la influencia que ejercen las formaciones de vegetación remanentes, como lo describen Walker y del Moral (2003) para la sucesión primaria en ecosistemas templados.

En el Valle de las Piñuelas del páramo de Gavidia, en la zona baja donde predominaba el bosque paramero se ha intensificado la agricultura (capítulo 2, este trabajo). De manera que esta cobertura ha sido reemplazada por una matriz de cultivos, con algunos relictos de vegetación dispersos (Fig. 3.2). Esta cobertura con respecto al Rosetal arbustal, presenta una mayor complejidad estructural vertical lo que puede conllevar a una mayor diversidad (Monasterio 1980, Llambí y Smith 2004). Por lo tanto, la pérdida de esta cobertura puede generar importantes pérdidas en la diversidad vegetal del páramo.

En este capítulo pretendemos evaluar el avance de la sucesión vegetal espontánea después de casi una década, en dos zonas altitudinales diferentes comparando relictos de vegetación natural con parcelas en estadios sucesionales tardíos. También se busca identificar las especies que son buenas colonizadoras, a través de su abundancia en las áreas sucesionales y relacionar la habilidad colonizadora con los síndromes de dispersión. Además evaluamos la existencia de un proceso de “paramización”, donde especies del Rosetal arbustal de páramo de colonizarían el Bosque paramero.



Figura 3.2 . Vegetación relictual de Bosque Paramero en una matriz de cultivos en el Valle de las Piñuelas.

Metodología

Área de estudio

En la figura 3.3 se muestra la ubicación de las diferentes áreas de muestreo en el Valle de las Piñuelas mientras que una descripción extensa del área de estudio, se hizo en el capítulo dos de este trabajo.

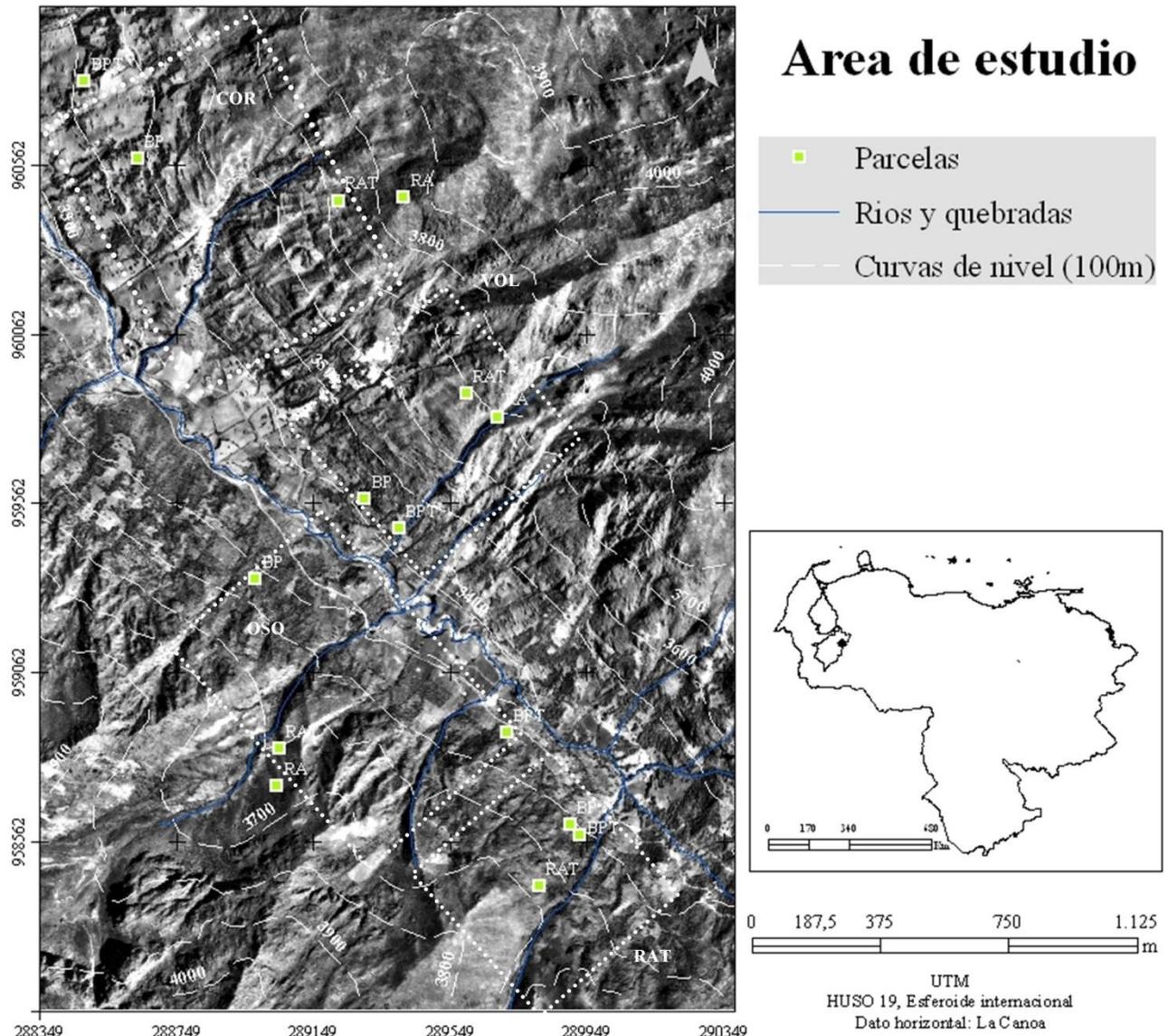


Figura 3.3. Ubicación de las parcelas de muestreo de la vegetación en la zona alta, con vegetación relictual de Rosetal Arbustal (RA) y vegetación sucesional tardía (RAT) y en la zona baja con vegetación relictual de bosque preparamero (BP) y con vegetación sucesional tardía (BPT), en cada uno de los sectores analizados. El oso (OSO), el ratón (RAT), el corbato (COR) y los volcanes (VOL).

Estructura de la vegetación relictual y sucesional

La vegetación se analizó en dos zonas altitudinales; en cada una predominan una formación vegetal diferente: en la zona baja, el Bosque paramero, y en la zona alta el Rosetal Arbustal bajo. En cada sector, se seleccionaron áreas con vegetación relictual y parcelas con más de 8 años en sucesión (Fig. 3.4).

Para la selección de las áreas de muestreo se utilizó la base de datos que recopila el uso de aproximadamente 1200 parcelas agrícolas en el Valle de las Piñuelas (Smith 1995 actualizada al 2010). Este monitoreo permite consultar cuáles áreas de páramo no han sido cultivadas, el uso actual de cada una de las parcelas en el ciclo agrícola y la edad de descanso de las que no han sido cultivadas recientemente.

Para el análisis de la vegetación se realizó un muestreo estratificado (por bloques) en el cual se consideraron cuatro sitios: el Oso (OSO) y el Ratón (RAT) en exposición de solana, y los Volcanes (VOL) y el Corbato (COR) en ladera de umbría (Fig. 3.3). En cada uno de estos sitios se analizó la estructura de la vegetación en la zona alta y en la zona baja y en cada una de estas en una parcela en sucesión tardía y en un relicto de vegetación para un total de 16 parcelas (4 sectores x 2 alturas x 2 estadios sucesionales). En cada una de las 16 parcelas se instalaron cuatro sub parcelas de 20 m x 2 m, colocadas aleatoriamente.

En cada una de las sub parcelas (20 m x 2 m), se estimó la cobertura con el método del cuadrado puntual (Greig-Smith 1983), a partir de 50 puntos seleccionados por coordenadas a partir de un rango de números aleatorios. Así, se obtuvo un total de 200 puntos para 160 m² (Fig. 3.4) en cada situación de muestreo. Los resultados son expresados en porcentaje de cobertura. Para todos los cálculos se sumaron los resultados de las cuatro sub parcelas, para un valor de cobertura por especie y por cada una de las 16 unidades de muestreo.

El material vegetal que no fue determinado en campo fue colectado y determinado por comparación y con la asesoría de Luis E. Gámez, especialistas del herbario “Carlos Liscano” (MER) de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de los Andes.

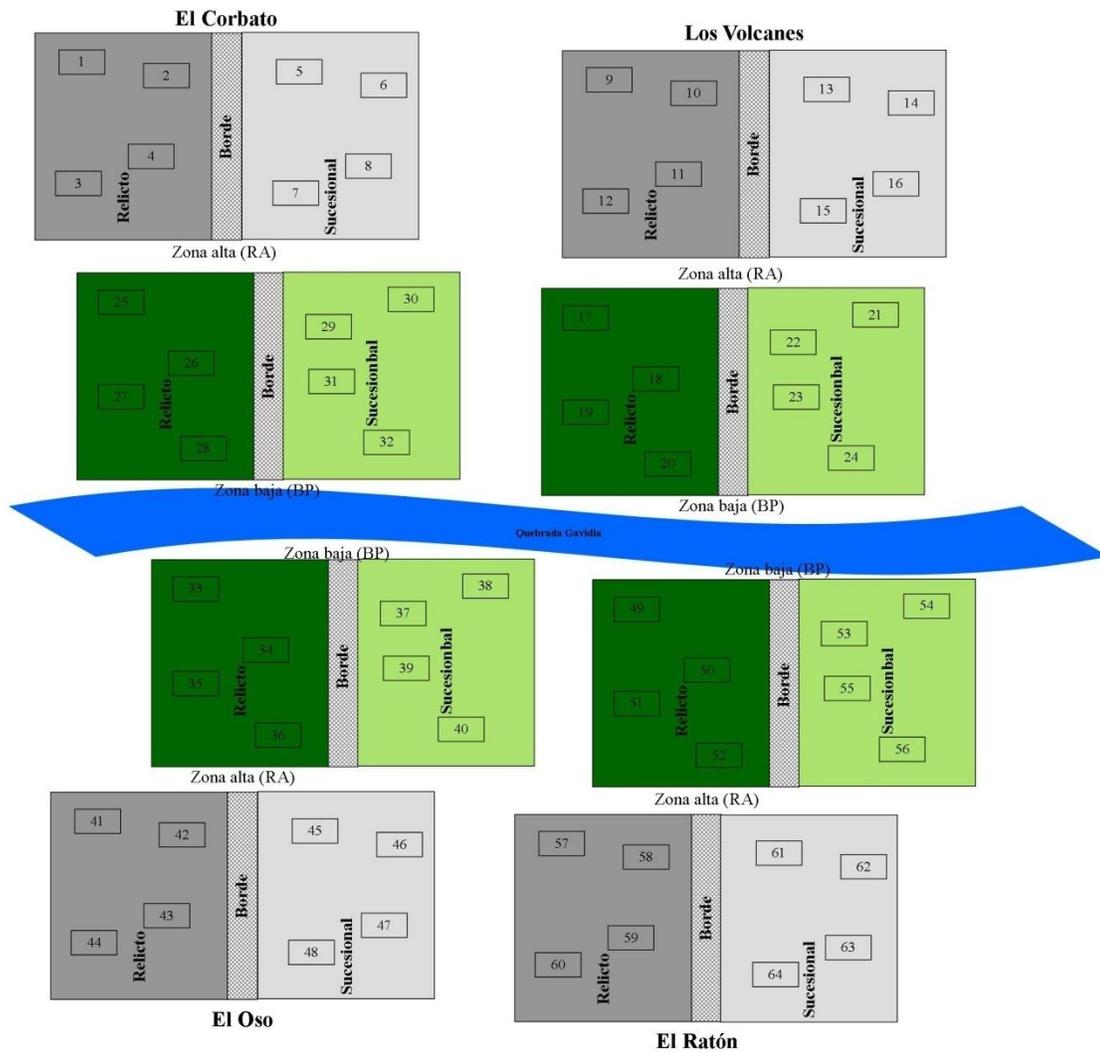


Figura 3.4. Diseño de muestreo aplicado para caracterizar la vegetación en cada uno de los cuatro sectores seleccionados, en las dos laderas. Las zonas altitudinales tienen colores diferentes y el estado sucesional se diferencia por la intensidad del color. En cada unidad se establecieron cuatro unidades muestrales de 40 m².

Riqueza y diversidad

Con la información obtenida en los muestreos de vegetación, se estimó la riqueza absoluta de especies (S) y la diversidad con los números de Hill (N_2). Estos dos índices son de uso frecuente y su aplicabilidad ha sido sugerida por varios autores para estimar y monitorear cambios en la diversidad por la influencia de las actividades humanas (Halfpter *et al.* 2001). Además el número de Hill (N_2) es un índice robusto, en que se expresan los resultados en “unidades de número de especies” combinando la riqueza específica y la equitatividad en la distribución de las abundancias de las mismas (Halfpter *et al.* 2001; Almazán-Núñez 2009).

Estos índices están dados por:

a. $S = \text{número de especies}$

b. $N2 = 1 / \sum p_i^2$;

donde N2 corresponde al número de especies estimadas por el índice del número de Hill, y p_i es la proporción de la especie i en la muestra (estimada a partir de su abundancia relativa a partir de los datos de cobertura).

Después de probar los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza para la riqueza y diversidad de las diferentes unidades de vegetación y sus pares sucesionales, nuestros resultados fueron analizados por un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías, (tomando como factor fijo el la formación de vegetación y como factor aleatorio el sector), con el paquete estadístico SPSS v17 (SPSS. Inc. 2008).

Teniendo en cuenta la alta heterogeneidad espacial del valle de la Piñuelas, la ubicación de las unidades muestrales en laderas con diferente exposición solar y la variedad de sectores analizados, asignamos un nivel de significancia de $\alpha=0.1$. Utilizamos la prueba a posteriori de Tukey para determinar cuáles unidades presentaron diferencias significativas.

Con los resultados obtenidos, hicimos curvas de colector y de saturación de especies utilizando el programa EstimateS 8.0 (Colwell 2009). Calculamos el índice de rarefacción de Mao Tau y sus respectivos intervalos de confianza, para estimar si nuestro esfuerzo de muestreo refleja la riqueza de especies en la zona de estudio.

Abundancia de las especies

Con el promedio de la cobertura, realizamos histogramas de rangos de abundancia, para comparar la abundancia, la dominancia y composición de especies en los diferentes tipos de vegetación relictual y sus pares sucesionales (BP vs. BPT y RA vs. RAT)¹. Posteriormente, comparamos las formaciones de vegetación relictual (BP vs. RA) y finalmente las unidades sucesionales (BPT vs. RAT).

¹BP=vegetación relictual de Bosque paramero en la zona baja, BPT=parcela sucesional tardía en la zona baja, RA=vegetación de Rosetal arbustal bajo en la zona alta, RAT=parcelas sucesional tardía en la zona alta.

Agregamos el intervalo de confianza al 95%, para estimar las diferencias en los rangos de abundancia de las especies entre las diferentes unidades.

Análisis de las formas de vida

La evolución de la vegetación bajo las condiciones extremas en el trópico frío permitió la aparición de una variedad de formas y estrategias de crecimiento donde se observan diferentes tendencias y adaptaciones. Hedberg y Hedberg (1979) proponen un sistema de clasificación para las formas de vida más importantes del páramo que se describe a continuación:

- a. Las rosetas gigantes
- b. Las gramíneas en macolla
- c. Las rosetas acaulescentes
- d. Plantas en cojín
- e. Los arbustos esclerófilos

Basándonos en los trabajos de Hedberg y Hedberg (1979), Sarmiento *et al.* (2003) y González (2010) clasificamos nuestras especies por formas de vida. Sin embargo hicimos una modificación a este sistema en el que agregamos una nueva categoría en la que incluimos árboles de pequeño porte muy característicos del Bosque paramero, aunque en ocasiones presenten un desarrollo arbustivo. También eliminamos las plantas en cojín por su poca importancia en la zona. Para realizar la clasificación de las formas de vida de las especies registradas en este trabajo, nos apoyamos en los trabajos mencionados.

Las categorías que usamos en este trabajo para las formas de vida de las especies registradas corresponden a:

- a. Las Rosetas caulescentes se clasifican como **R** y hace referencia exclusiva a los frailejones.
- b. Las gramíneas se clasificaron como **G**.
- c. Las hierbas se clasificaron como **H**.
- d. Los arbustos esclerófilos se clasificaron como **Ar**.
- e. Los árboles de pequeño porte se clasificaron como **A**.

Para comparar la proporción de especies y la cobertura de las formas de vida, se realizó un análisis de tablas de contingencia con χ^2 , en el cual analizamos el número y la cobertura de las especies en cada una de las categorías. Para este análisis utilizamos una matriz de número de especies/cobertura en cada una de las formas de vida.

Análisis multivariado (ACL).

Se realizó un análisis de correspondencia linearizado (ACL), para analizar las diferencias y similitudes en la estructura de la vegetación entre las 16 parcelas muestreadas, utilizando el programa CANOCO 4.5 (ter Braak y Smilauer 2002). Para este análisis utilizamos la matriz de coberturas por especie (especies x parcela) y para una mayor claridad en el gráfico de ordenamiento, solamente se graficaron las especies dominantes.

Categorías según la habilidad de colonización

En este análisis, creamos una clasificación para las 20 especies más abundantes en la vegetación relictual y sucesional en las dos zonas altitudinales o formaciones de vegetación (tabla 3.3). Establecimos un total de cinco categorías según su capacidad de colonización, presumiendo que la abundancia de las especies típicas de vegetación relictual, que crece en las parcelas sucesionales es un indicador de esta capacidad.

- I. Especies que no colonizan:** aquellas especies presentes en la vegetación relictual pero ausentes o con una cobertura menor al 1% en la vegetación sucesional.
- II. Especies malas colonizadoras:** aquellas especies presentes en ambos tipos de vegetación pero con una abundancia en la relictual que es el doble o más que en la sucesional.
- III. Especies buenas colonizadoras:** aquellas especies con abundancias similares en la vegetación relictual y en la sucesional y donde las diferencias en cobertura no sean mayores al 50%.
- IV. Especies excelentes colonizadoras:** aquellas especies presentes en ambos tipos de vegetación pero con una abundancia en la sucesional del doble o más que en la relictual.
- V. Especies exógenas:** especies registradas únicamente en los sitios con vegetación sucesional y ausentes en las parcelas con vegetación relictual, con una cobertura mayor al 1%.

Síndromes de dispersión

A cada una de las especies en cada una de las categorías de potencial de colonización se le asignó un síndrome de dispersión por las características de sus frutos y semillas (Van der Pig 1982), así como por lo registrado en la literatura para la alta montaña neotropical (Díaz-Martín 2007).

Los síndromes de dispersión registrados fueron:

- a. **Balocoria:** cuando las semillas son dispersadas por la misma planta, por estímulos higroscópicos o externos que expulsan las semillas.
- b. **Barocoria:** cuando las semillas son transportadas por la fuerza de gravedad.
- c. **Anemocoria:** cuando las semillas son transportadas por el viento.
- d. **Zoocoria:** cuando las semillas son transportadas por animales.

Resultados

Riqueza y diversidad

Se registró un total de 119 especies, de las cuales tres morfoespecies corresponden a un helecho, un musgo y un líquen. 89 especies fueron registradas en la zona baja, con 73 especies para las unidades relictuales y 54 para las unidades sucesionales. 78 especies fueron registradas en la zona alta, 58 especies en las unidades relictuales y 53 para sus pares sucesionales.

Las especies registradas están distribuidas en 34 familias, donde la familia Asteraceae fue la mejor representada con el 22% de las especies (26), la familia Poaceae tuvo el 15% (22 especies) y la familia Rosaceae el 6% (7 especies). 17 familias tuvieron entre dos y seis especies, representando el 39% (47 especies), finalmente 14 familias estuvieron representadas por sólo una especie y en la categoría de otras se incluyeron los musgos, líquenes y helechos (Fig. 3.5).

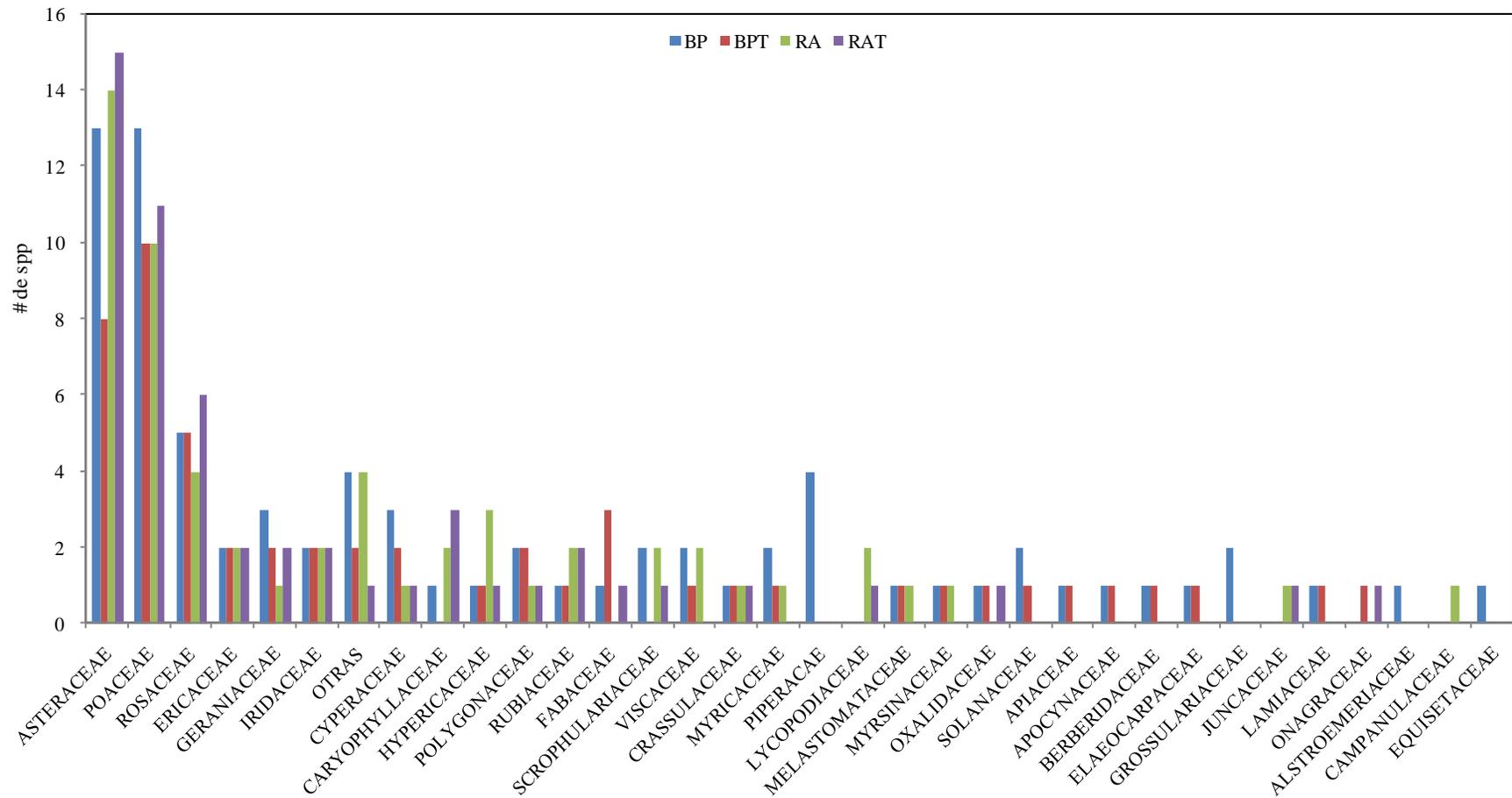


Figura 3.5. Distribución por número de especies en las 34 familias más abundantes presentes en las dos zonas altitudinales. En la categoría OTRAS se agruparon aquellas familias representadas por sólo una especie (RA: especies de la zona alta registradas en el Rosetal arbustal bajo; RAT: especies de la zona alta registradas en las parcelas en sucesión; BP especies de la zona baja registradas en el Bosque paramero, BPT: especies de la zona baja registradas en las parcelas en sucesión.

Con base en las curvas de rarefacción estimadas por el índice de Mao Tau, sus intervalos de confianza y la comparación con el índice de Chao 2, observamos que: nuestra curva de colector se encuentra por debajo de los valores estimado de Chao 2, sin embargo estos valores se encuentran dentro del límite del intervalo de confianza superior de Mao-Tau, en cada una de las unidades de vegetación (Fig. 3.6). Se observa que nuestra curva de rarefacción no se estabiliza, indicando que el esfuerzo de muestreo no fue suficiente para estimar la diversidad real de la zona de estudio. Sin embargo, ya que nuestro objetivo no fue estimar la diversidad total, sino la de la unidad de vegetación y considerando que el estimador de Chao 2 se encuentra dentro del intervalo de confianza. Consideramos que el muestreo realizado, alcanzó una buena aproximación de la riqueza de especies en la unidad analizada.

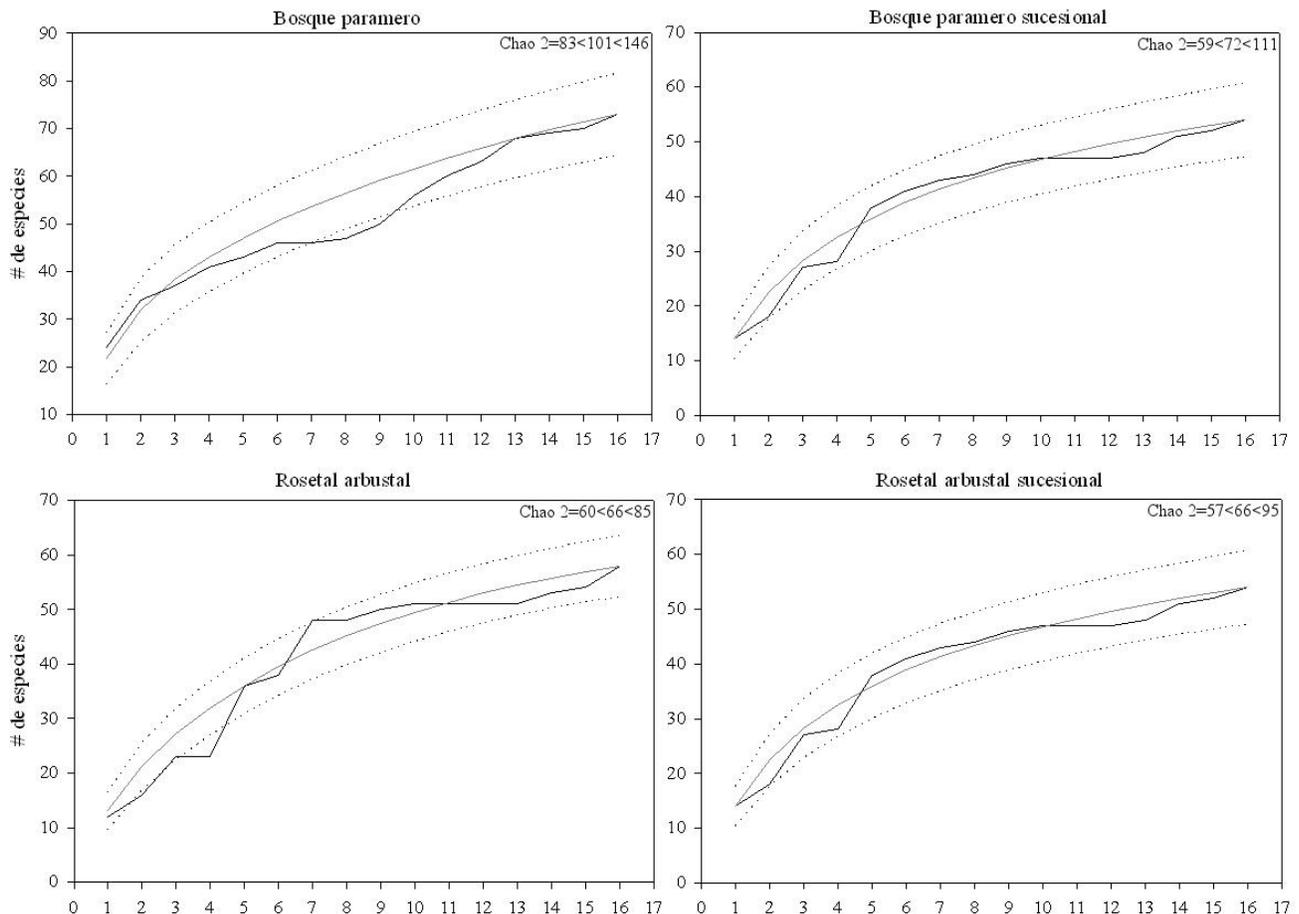


Figura 3.6. Curva de saturación de especies (línea negra), rarefacción (índice de Mao Tau; línea gris con sus intervalos de confianza; líneas punteadas) para cada una de las formaciones de vegetación y sus pares sucesionales. Las 16 unidades de muestreo en el eje (x) de cada figura, corresponden a las 4 parcelas de 50 puntos de cobertura en cada uno de los 4 sectores del valle.

Después de probar los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza de nuestros resultados, realizamos un ANOVA de dos vías con el programa estadístico SPSS 17.0 para Windows. Con este análisis evaluamos la riqueza (S) y la diversidad (N_2) en las unidades de vegetación relictual y sus pares sucesionales en las dos zonas altitudinales (BP, BPT, RA, RAT) (tabla 3.2).

Tabla 3.2. ANOVA de 2 vías para la riqueza y diversidad de especies, en las unidades de vegetación relictual y sucesional, en las dos zonas altitudinales o formaciones de vegetación (RA y BP). * Valor estadísticamente significativo ($\alpha < 0,1$), ns: no significativo. U.V. Unidad de vegetación (BP, BPT, RA, RAT), sitio (COR, VOL, OSO, RAT).

Variable	U. V.	Sector	U. V x Sitio
Riqueza (S)	0.0532*	ns	ns
Diversidad (N_2)	0.023*	ns	ns

Encontramos diferencias significativas en la riqueza y diversidad entre las unidades de vegetación (ANOVA, $p < 0.1$, tabla 3.2). La prueba a posteriori de Tukey nos indica, que las diferencias en la riqueza S (Fig. 3.7a) ocurren entre las unidades relictuales de la zona baja (BP) y las unidades relictuales de la zona alta (RA) y su par sucesional (RAT). La misma tendencia se observa para la diversidad N_2 (Fig. 3.7b). En estos resultados destacamos que ambos índices disminuyen progresivamente desde los BP hasta los RAT, lo que pareciera seguir un gradiente de disturbio.

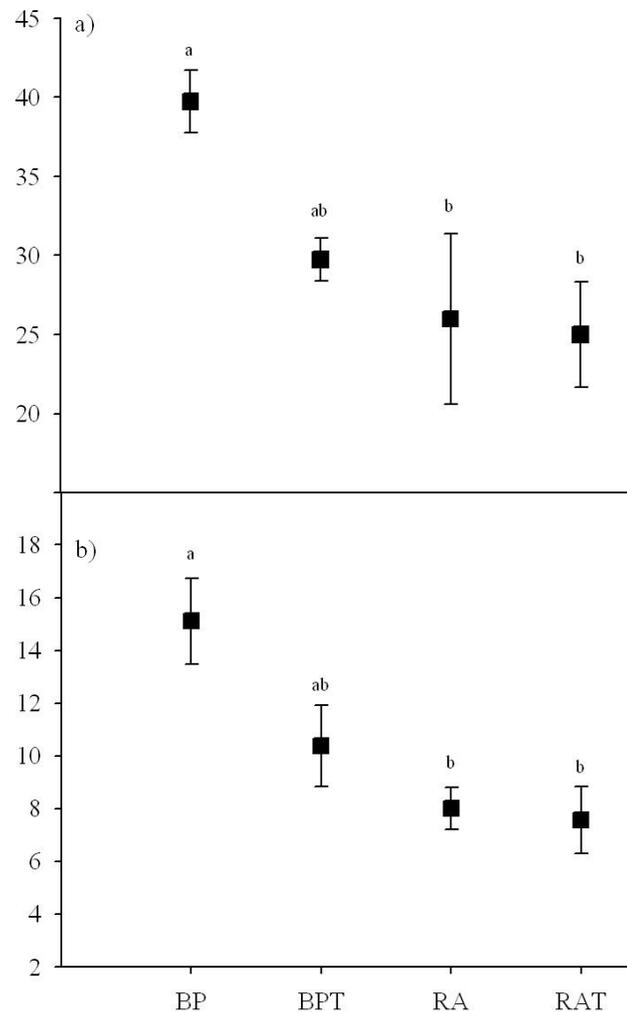


Figura 3.7 a) Riqueza de especies y b) diversidad según los números de Hill (N_2) en las diferentes unidades de vegetación. (Promedio \pm EE; N=4). RA: rosetal arbustal de la zona alta, RAT: vegetación sucesional en la zona alta, BP: bosque paramero de la zona baja, BPT: vegetación sucesional en la zona baja.

Abundancia

Las especies registradas tuvieron importantes variaciones en las diferentes formaciones de vegetación estudiadas. 89 especies fueron registradas en la zona baja de Bosque paramero (BP y BPT), de estas, 35 especies fueron exclusivas de las unidades relictuales (BP) y 16 fueron exclusivas de las sucesionales (BPT) y 38 especies se encontraron en ambas unidades (Fig. 3.8). En esta figura se aprecia el contraste, entre los rangos de abundancia de algunas especies entre el bosque paramero y su par sucesional.

Capítulo 3. Regeneración del Bosque paramero y del Rosetal arbustal

Las tendencias observadas en la abundancia de las especies corresponden a:

Especies presentes en ambas unidades pero más abundantes en la relictual como *Morella pubescens*, Esta especie es dominante en los BP, donde registra un 76.5% de cobertura y disminuye en los BPT al 7.5%. *Vaccinium floribundum* alcanza un 33.5% de cobertura en los BP, pero en los BPT alcanza tan sólo el 1%. *Chaetolepis lindeniana* tiene una tendencia similar con un 31.3% de cobertura en los BP y de 1.25% en los BPT.

Especies presentes en ambas unidades pero más abundantes en la relictual: Arbustos esclerófilos como *Hypericum laricifolium* y *Stevia lucida* tienen bajas coberturas en los BP con un 3.75% y 10.5% respectivamente, aumentando al 24% y al 37.5% en los BPT.

Otras especies exclusiva de los BP son *Vallea stipularis* y *Stevia caracasana*. Las hierbas *Stachys venezolana* y *Noticastrum marginatum* son exclusiva o presentan muy bajas abundancias en los BPT. Especies como *Orthrosanthus chimboracensis* y *Lupinus meridanus* no registraron diferencias en su cobertura entre las diferentes unidades (Fig. 3.8).

En la zona alta de Rosetales arbustales se registraron 78 especies, 25 especies fueron exclusivas o presentaron muy bajas abundancia en las unidades relictuales (RA), 20 de las sucesionales RAT y 33 se encontraron en ambas unidades (Fig. 3.9). Se encontraron variaciones en la abundancia de las especies en esta zona, similares a las registradas en la zona baja pero con otras especies dominantes. La especie *Calamagrostis effusa* es dominante en el RA, con una cobertura del 39% y *Arcytophyllum nitidum* con el 31.5%, disminuyendo al 0.5% en el RAT. El arbusto esclerófilo *H. laricifolium* incrementa su cobertura del 26.75% en los RA hasta el 69.25% en los RAT, siendo la especie más importante en los RAT. Otras especies como *Agrostis trichodes* y *Acaena elongata* fueron registradas únicamente en los RAT y *E. schultzei*, *Luzula racemosa* y *Lachemilla polylepis* tuvieron coberturas similares en ambos tipos de vegetación (Fig. 3.9).

Al comparar las unidades de vegetación relictual en ambas zonas (BP y RA) se registró un total de 102 especies, 44 especies son exclusivas de los AA, 29 se encuentran en ambas unidades y otras 29 son exclusivas de los RA. En la figura 3.10 se observa la distribución de la cobertura en cada una de las unidades analizadas.

Capítulo 3. Regeneración del Bosque paramero y del Rosetal arbustal

En general observamos que la cobertura del Bosque paramero de especies exclusivas como *M. pubescen* (76.5%), *C. buxifolium* (52.5%), *B. discolor* (52.2%) y *C. lindeniana* (31.2%) es más alta que la cobertura de las especies dominantes en los Rosetales arbustales. Otras especies como *Pernettya prostrata* y *H. laricifolium*, abundantes en los RA con coberturas de 39.5% y 26.7%, no son exclusivas y presentan bajas coberturas en los BP. *E. schultzii* es una especie abundante en las unidades abiertas (BPT, RA y RAT), con una cobertura del 20%, mientras que *Ruilopezia floccosa* (8.75%) es exclusiva de los RA y RAT.

La vegetación sucesional también fue comparada entre las dos zonas altitudinales (BPT vs RAT). Encontramos una gran similitud entre las unidades, de las 78 especies, 26 son exclusivas de la sucesión en los AAT, 28 son compartidas entre las dos unidades y 24 en los RAT (Fig. 3.11). El porcentaje de especies compartidas es mayor que en las comparaciones anteriores.

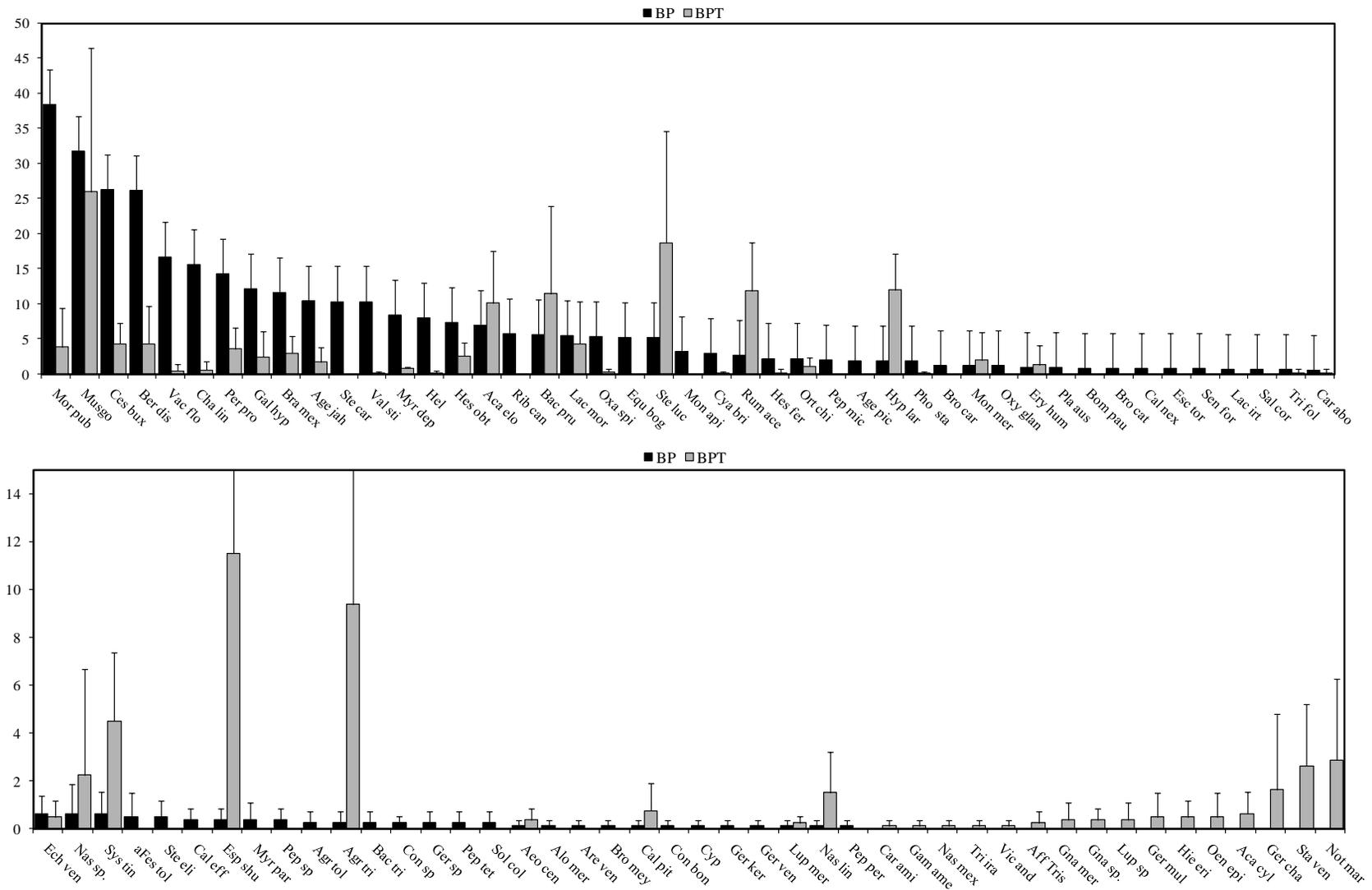


Figura 3.8. (a y b) Diagrama de rangos de abundancia de las especies registradas en el Bosque paramero (BP) y su parcelas sucesionales (BPT). Nótese la diferencia de escala en los gráficos. En el eje Y la abundancia de cada una de las especies y las barras indican el intervalo de confianza del 95% (n=4). Las abreviaciones de las especies se encuentran en el anexo 1.

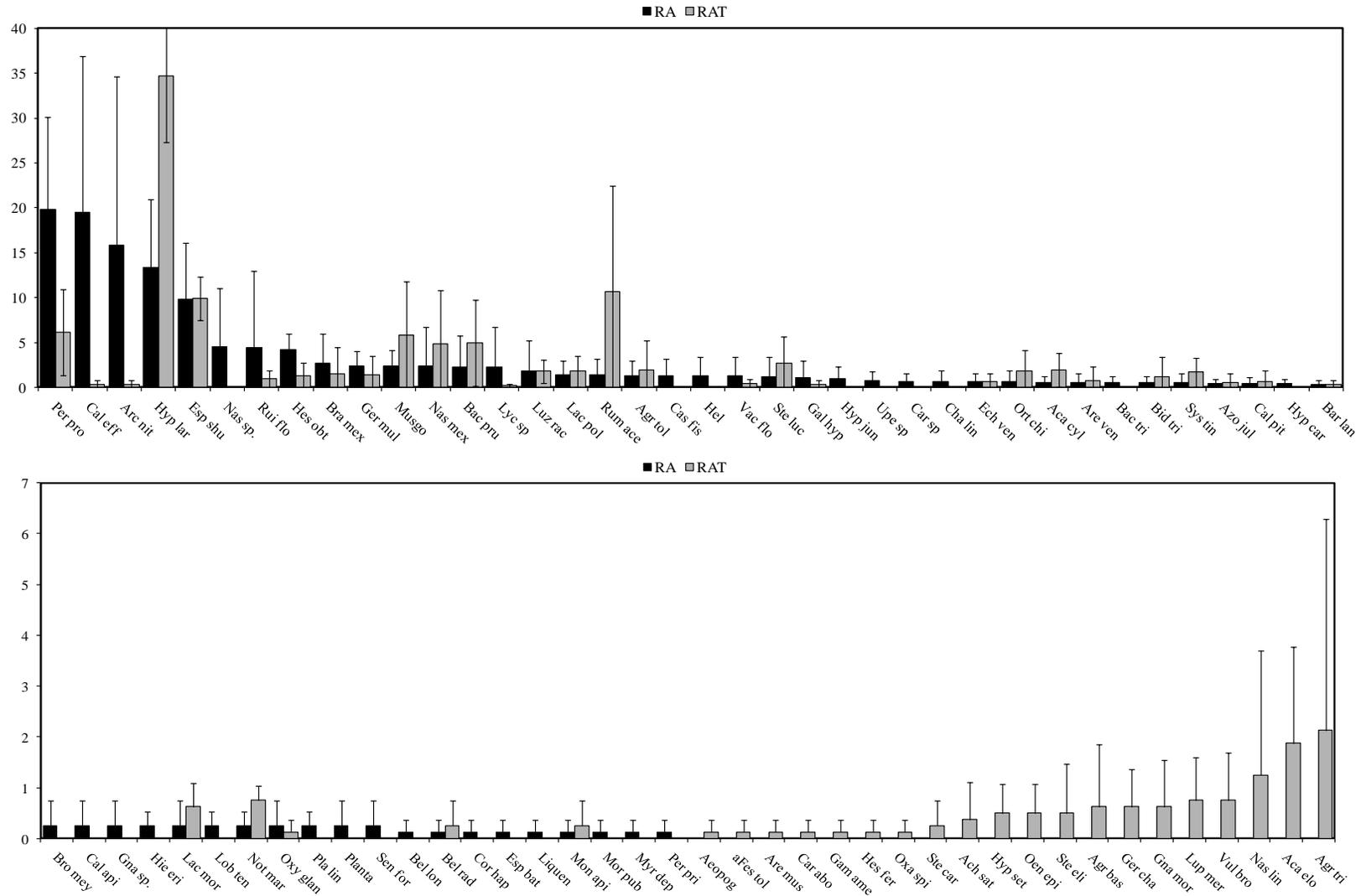


Figura 3.9. (a y b) Diagrama de rangos de abundancia de las especies registradas en el Rosetal arbustal (RA) y sus parcelas sucesionales (RAT). Nótese la diferencia de escala en los gráficos. En el eje Y la abundancia de cada una de las especies y las barras indican el intervalo de confianza del 95% (n=4). Las abreviaciones de las especies se encuentran en el anexo 1.

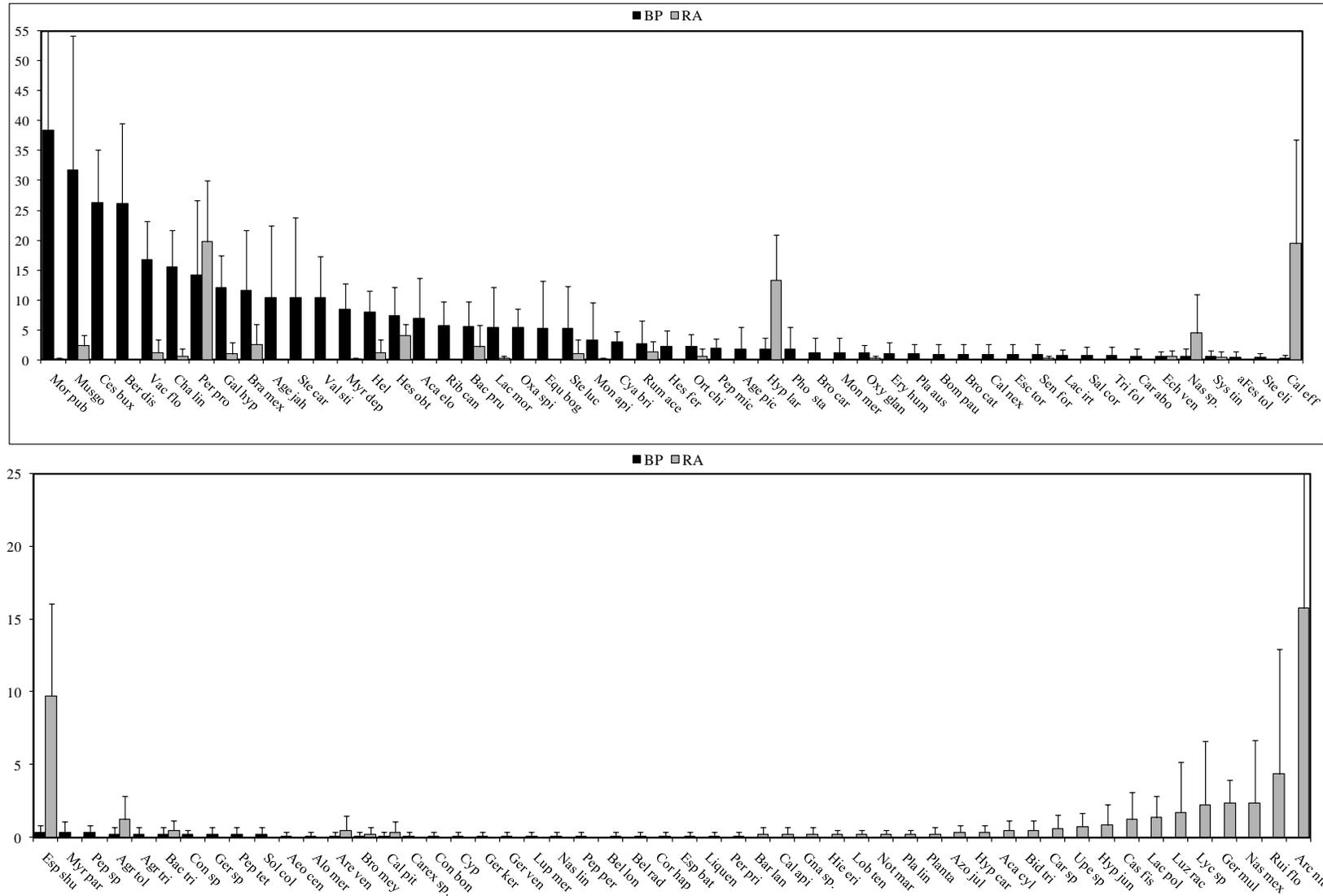


Figura 3.10. (a y b) Diagrama de rangos de abundancia de las especies registradas en el Bosque paramero (BP) y en el Rosetal Arbustal (RA). Nótese la diferencia de escala en los gráficos. En el eje Y la abundancia de cada una de las especies y las barras indican el intervalo de confianza del 95% (n=4). Las abreviaciones de las especies se encuentran en el anexo 1.

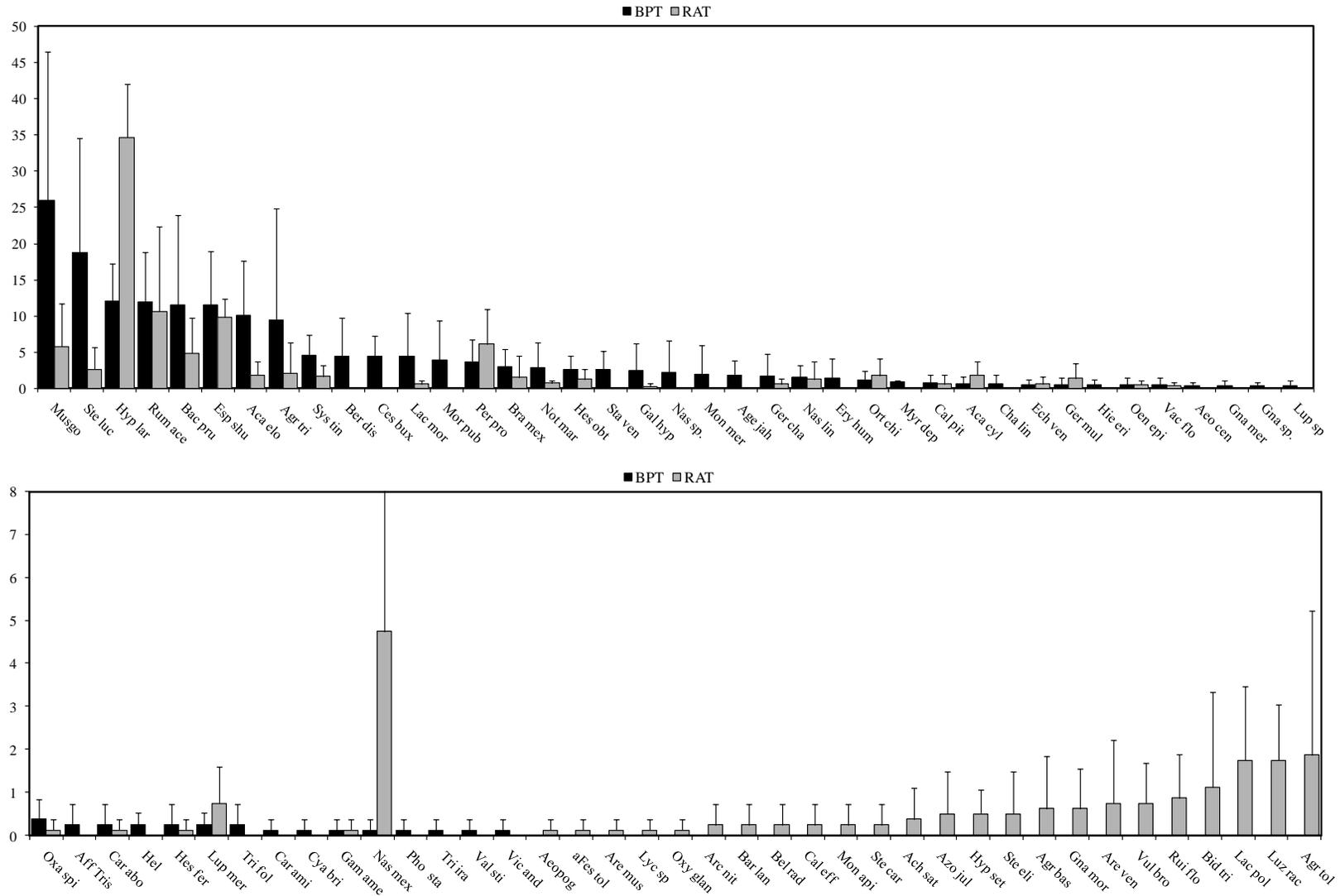


Figura 3.11. (a y b) Diagrama de rangos de abundancia de las especies registradas en las parcelas en sucesión del Bosque paramero (BPT) y parcelas en sucesión del Rosetal Arbustal (RAT). Nótese la diferencia de escala en los gráficos. En el eje Y la abundancia de cada una de las especies y las barras indican el intervalo de confianza del 95% (n=4). Las abreviaciones de las especies se encuentran en el anexo 1.

Formas de vida

La abundancia de la forma de vida en una unidad de vegetación es la que caracteriza y da el aspecto fisonómico de la unidad. Esto es más evidente al contrastar las unidades relictuales, en las cuales se observan diferencias importantes en las formas de vida Árbol (Ar) y Rosetas (R) (Fig. 3.12).

En la figura 3.12a, se aprecian diferencias altamente significativas en la coberturas ($\chi^2=82.4$, $p<0.001$) de las diferentes formas de vida en cada una de las unidades. Observamos que la forma de vida árbol (Ar) tiene un porcentaje importante en los BP, del 32%, disminuyendo en los BPT al 21% y en ambas unidades de los RA su cobertura es inferior al 6%. Esta pérdida en la cobertura de esta forma de vida, se compensa con un aumento de los Arbustos esclerófilos (A) como *H. laricifolium* y *B. prunifolia* los cuales aumenta su cobertura en los BPT siendo la forma de vida más abundante en los RA.

En los RA las especies que presentan forma de vida árbol, son individuos que presentan poco desarrollo y son más similares a los Arbustos esclerófilos (Fig. 3.12a), las mismas especies presentan mayor desarrollo arbóreo en los AA.

La cobertura de los arbustos (A) y las rosetas (R), varía de manera similar. Estas formas de vida son abundantes en las unidades relictuales de RA donde representan el 46% y 11% respectivamente, pasando al 45% y al 9% en los RAT. También se registraron en los AAT pero con tan sólo el 32% y 6%.

La riqueza de la forma de vida Hierba (H), no presentó variaciones considerables y en todas las unidades estuvo entre el 15% y el 30% (Fig. 3.12a).

Las gramíneas (G) aumentan su cobertura en las unidades sucesionales en los AA, pasando de una cobertura del 5% al 11% en los AAT. Lo contrario ocurre en los RA donde su cobertura y disminuye del 24% en las relictuales al 12% en los RAT (Fig. 3.12a).

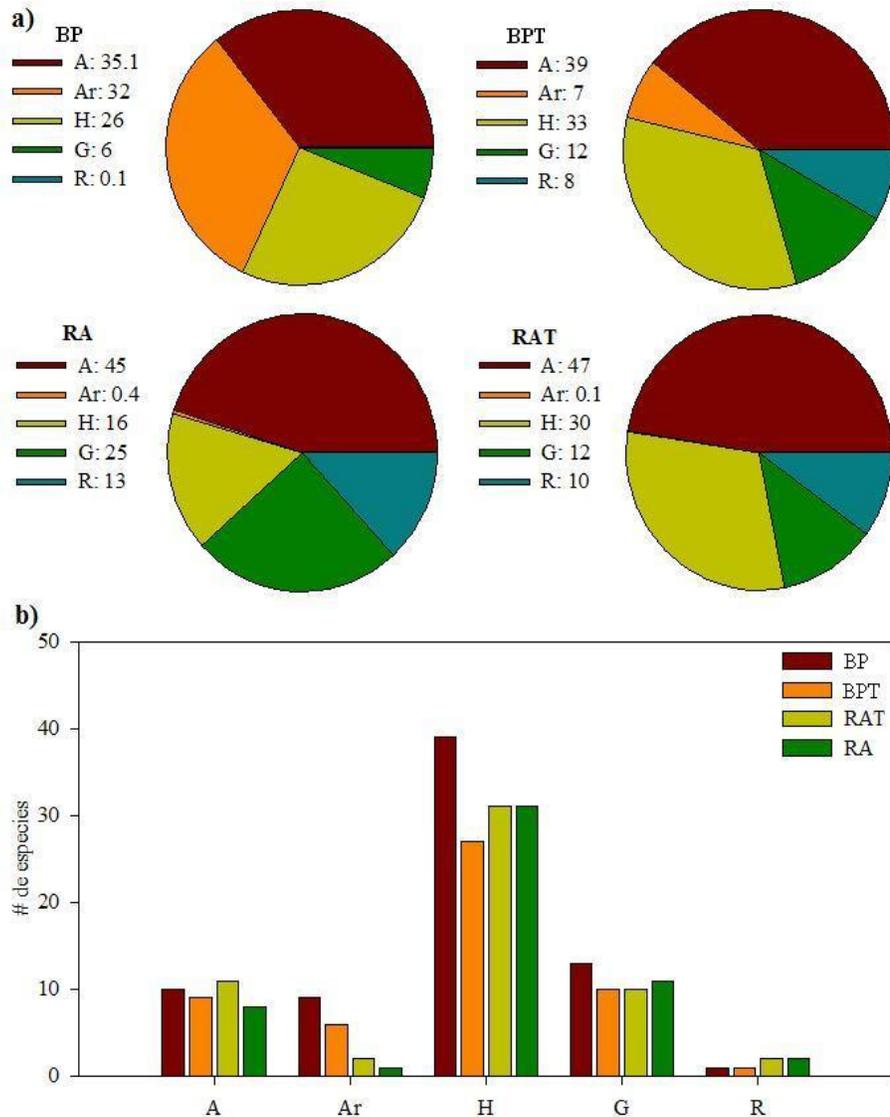


Figura 3.12 a) Abundancia relativa de las cinco formas de vida en cada una de las vegetaciones relictuales y sus pares sucesionales y b) número de especies por forma de. A: Arbusto Ar: Árbol de pequeño porte; G: Graminoides; H: Hierbas; R: Rosetas; BP: Bosque paramero; BPT: bosque paramero sucesional, RA: Rosetal Arbustal; RAT: Rosetal Arbustal en sucesión.

Al analizar por el número de especies representadas por cada una de las clases de formas de vida, no se registraron diferencias significativas ($\chi^2=8.79$; $p>0.05$) en el número de especies en cada clase. De manera que las diferencias observadas en la fisionomía de la vegetación no pueden ser explicadas por el número de especies de una u otra forma de vida sino por su abundancia.

Una tendencia que se observa en todas las unidades es que las hierbas constituyen la forma de vida con mayor número de especies y las rosetas tienen el menos número, con sólo la especie *E. schultzi* en los bosques parameros y dos especies *E. schultzi* y *R. floccosa* en los Rosetales Arbustales (Fig. 3.12b).

Análisis de correspondencia linealizado (ACL)

En la figura 3.13 se observa el resultado del análisis de correspondencia linealizado (ACL) con base en la abundancia de las especies en cada una de las 16 parcelas. Se presenta el ordenamiento basado en los dos primeros ejes, los cuales logran explicar un 30% de la varianza (tabla 3.3). Se encontró una clara separación entre las situaciones analizadas (relictual y sucesional) en las dos formaciones de vegetación.

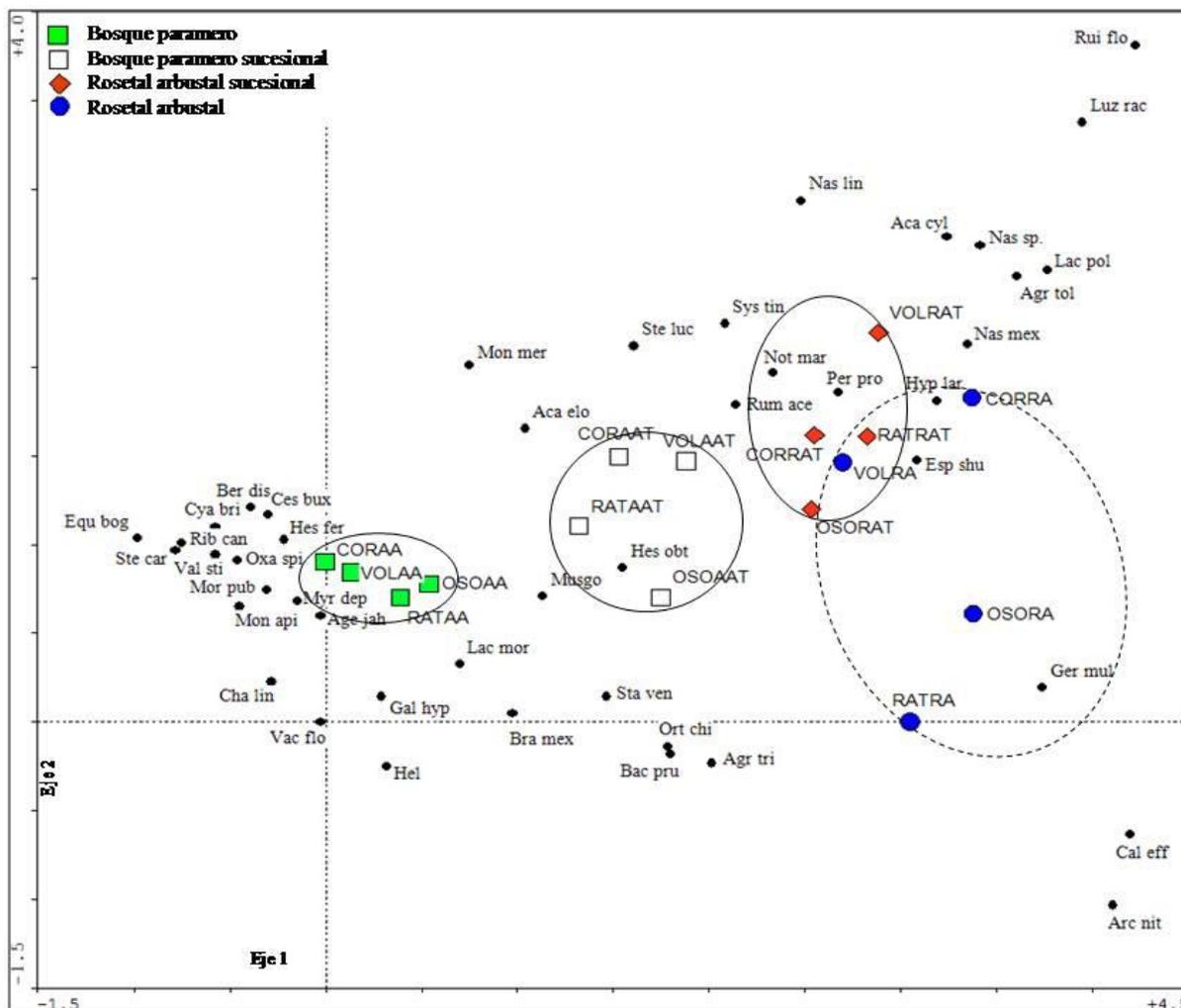


Figura 3.13. Diagrama de ordenamiento ACL de las unidades de vegetación estudiadas. CORAA: Corbato Bosque paramero; VOLAA: Volcanes Bosque paramero; OSOAA: Oso Bosque paramero; RATAA: Ratón Bosque paramero; CORAAT: Corbato Bosque paramero sucesional. VOLAAT: Volcanes Bosque paramero sucesional. OSOAT: Oso Bosque paramero sucesional; RATAAT: Ratón Bosque paramero sucesional; CORRA: Corbato Rosetal Arbustal. VOLRA: Volcanes Rosetal Arbustal; OSORA: Oso Rosetal Arbustal; RATRA: Ratón Rosetal Arbustal; CORRAT: Corbato Rosetal Arbustal sucesional. VOLRAT: Volcanes Rosetal Arbustal sucesional; OSORAT: Oso Rosetal Arbustal sucesional; RATRAT: Ratón Rosetal Arbustal sucesional. Los círculos indican la agrupación de diferentes situaciones analizadas. (ver las abreviaciones en el Anexo 3.1).

Capítulo 3. Regeneración del Bosque paramero y del Rosetal arbustal

En el ordenamiento observamos la segregación de las diferentes unidades a lo largo del eje 1. Hacia la izquierda y de color verde, encontramos agregadas a las unidades de Bosque paramero, que se caracterizan por especies con formas de vida de árbol como *C. lindeniana*, *M. pubescens*, *Ribes canescens* y *Hesperomeles ferruginea* y herbáceas como *Oxalis spiralis*, entre otras. Hacia la parte central de este eje se agrupan los Bosque parameros tardíos o sucesionales, pero se encuentran un poco más distanciados entre sí en el eje 2. Esta separación es evidencia de una mayor heterogeneidad en la composición y abundancia de las especies que los conforman, también sugiere un posible efecto de ladera. En esta unidad sucesional se resalta la presencia de especies como *S. lucida*, *A. elongata* y *H. obtusifolia*.

A la derecha del primer eje se ubican los Rosetales Arbustales bastante segregados entre sí, lo que indica una mayor heterogeneidad en la composición y abundancia de sus especies. Se caracterizan por compartir especies como *C. effusa*, *A. nitidum*, *Geranium multiceps* y *E. schultzii*. Un poco más a la izquierda encontramos los Rosetales arbustales sucesionales. Sin embargo, la separación de esta unidad de vegetación de su par sucesional no es tan grande como en los bosques parameros y se observa una sobreposición de las unidades relictuales con las sucesionales. En particular la unidad VOLRA se encuentra rodeada de tres unidades de RAT, sugiriendo que esta unidad a diferencia de las demás es muy similar en su estructura a los RAT que la rodean que a sus pares relictuales. A estas dos unidades están asociadas las especies de frailejones *R. floccosa* y *E. schultzii*.

Se observa una clara separación entre las unidades de RA a lo largo del eje 2, con los sitios el Oso y Ratón, ubicados en la ladera de solana, hacia la parte inferior y el Corbato y los Volcanes, ubicados en la ladera de umbría, hacia la parte superior. En las unidades de bosque paramero, tanto relictual como sucesional, también se da observa esta separación, mientras que en los RAT por el contrario no es evidente.

Tabla 3.3. Porcentaje de absorción de la varianza de los primeros cuatro ejes del ordenamiento ACL de 16 parcelas estudiadas.

% de varianza acumulada				
Ejes	1	2	3	4
%	21.7	29.7	33.0	35.0
Autovalor	0.611	0.226	0.1	0.1

Al observar en detalle las especies asociadas a los extremos del eje 2, que refleja el efecto de la exposición, vemos que especies como *C. effusa* y *A. nitidum* registraron una mayor cobertura en laderas de solana y especies como *R. floccosa* y *A. cylindristachya* en laderas de umbría.

Clasificación de las especies por la capacidad de colonización

Basándonos en la cobertura escogimos las 20 especies más abundantes en cada una de las unidades de vegetación analizadas (tabla 3.4), para un total de 41 especies. De estas 31 se registraron en el BP, 32 en el BPT, 30 en el RA y 27 en el RAT y 14 fueron registradas en todas las unidades. En base a su cobertura fueron clasificadas en una de las diferentes categorías de colonización establecidas (tabla 3.3).

Las especies registradas en cada una de las categorías de colonización en los Bosques parameros son:

- I. Especies que no colonizan:** *Vaccinium floribundum*, *C. lindeniana*, *S. caracasana*, *V. stipularis*, *Myrsine dependens*, *O. spiralis*, *R. canescens* y los helechos. Estos últimos se registraron con abundancia muy bajas en las parcelas sucesionales.
- II. Especies malas colonizadoras:** *Morella pubescens*, *C. buxifolium*, *B. discolor*, *P. prostrata*, *Galium hypocarpium*, *Brachypodium mexicanum*, *Ageratina jahnii*, *H. obtusifolia*, *O. chimboracensis* y *A. cylindristachya*.
- III. Especies buenas colonizadoras:** *A. elongata*, *L. moritziana* y los musgos.
- IV. Especies excelentes colonizadoras:** *B. prunifolia*, *S. lucida*, *R. acetosella*, *H. laricifolium* y *Nassella* sp.
- V. Especies exógenas o pioneras:** *Sisyrinchium tinctorium*, *E. schultzei*, *A. trichodes*, *N. linearifolia*, *G. multiceps*, *N. marginatum* y *S. venezolana*.

En esta unidad, las categorías I y II tienen el mayor número de especies con diez y nueve especies respectivamente. A partir de esta categoría, se observa el incremento en el número de especies a medida que aumenta la capacidad de colonización, pasando de tres especies en la categoría III, cinco en la IV y nueve en la V. Este aumento en el número de especies en estas categorías, no llega a los niveles de las especies que no colonizan.

Capítulo 3. Regeneración del Bosque paramero y del Rosetal arbustal

Tabla 3.4. Cobertura de las especies en cada categoría de colonización, formas de vida y síndromes de dispersión de las especies más abundantes. En negrita las veinte especies dominantes en cada unidad. I. no colonizan; II. malas colonizadoras; III. buenas colonizadoras; IV. excelentes colonizadoras; V. exógenas, (-) sin categoría en esa unidad. A: Arbusto Ar: Árbol de pequeño porte; G: Graminoides; H: Hierbas; R: Rosetas

#	Especie	Abreviación	BP	BPT	RA	RAT	Cat. BP	Cat. RA	F.V	Sin. Disp.
1	<i>Morella pubescens</i>	Mor pub	38,25	3,88	0,13	0,25	II	-	A	Barocoria
2	<i>Musgo</i>	Musgo	31,75	26,00	2,38	5,75	III	IV	H	Barocoria
3	<i>Cestrum buxifolium</i>	Ces bux	26,25	4,38	0,00	0,00	II	-	Ar	Zoocoria
4	<i>Berberis discolor</i>	Ber dis	26,13	4,38	0,00	0,00	II	-	Ar	Zoocoria
5	<i>Vaccinium floribundum</i>	Vac flo	16,75	0,50	1,25	0,38	I	I	A	Zoocoria
6	<i>Chaetolepis lindeniana</i>	Cha lin	15,63	0,63	0,63	0,00	I	-	Ar	Barocoria
7	<i>Pernettya prostrata</i>	Per pro	14,25	3,63	19,75	6,13	II	II	A	Zoocoria
8	<i>Galium hypocarpium</i>	Gal hyp	12,13	2,50	1,00	0,25	II	II	H	Zoocoria
9	<i>Brachypodium mexicanum</i>	Bra mex	11,63	3,00	2,63	1,50	II	II	G	Anemocoria
10	<i>Ageratina jahnii</i>	Age jah	10,50	3,00	0,00	0,00	II	-	A	Anemocoria
11	<i>Stevia caracasana</i>	Ste car	10,38	0,00	0,00	0,25	I	V	H	Anemocoria
12	<i>Vallea stipularis</i>	Val sti	10,38	0,13	0,00	0,00	I	-	Ar	Barocoria
13	<i>Myrsine dependens</i>	Myr dep	8,50	0,88	0,13	0,00	I	-	Ar	Barocoria
14	<i>Helecho</i>	Hel	8,00	0,25	1,25	0,00	I	I	H	Barocoria
15	<i>Hesperomeles obtusifolia</i>	Hes obt	7,38	2,63	4,13	1,25	II	II	A	Zoocoria
16	<i>Acaena elongata</i>	Aca elo	7,00	10,13	0,00	1,88	III	V	H	Zoocoria
17	<i>Ribes canescens</i>	Rib can	5,75	0,00	0,00	0,00	I	-	Ar	Zoocoria
18	<i>Baccharis prunifolia</i>	Bac pru	5,63	11,50	2,25	4,88	IV	IV	A	Anemocoria
19	<i>Lachemilla moritziana</i>	Lac mor	5,50	4,38	0,25	0,63	III	-	H	Autocoria
20	<i>Oxalis spiralis</i>	Oxa spi	5,38	0,38	0,00	0,13	I	-	H	Anemocoria
21	<i>Stevia lucida</i>	Ste luc	5,25	18,75	1,13	2,63	IV	IV	A	Anemocoria
22	<i>Rumex acetosella</i>	Rum ace	2,75	11,88	1,38	10,63	IV	IV	H	Barocoria
23	<i>Orthrosanthus chimboracensis</i>	Ort chi	2,25	1,13	0,63	1,75	II	V	H	Barocoria
24	<i>Hypericum laricifolium</i>	Hyp lar	1,88	12,00	13,38	34,63	IV	IV	A	Barocoris
25	<i>Nassella spp.</i>	Nas sp.	0,63	2,25	4,50	0,00	IV	I	G	Anemocoria
26	<i>Sisyrinchium tinctorium</i>	Sys tin	0,63	4,50	0,50	1,63	V	V	H	Barocoria
27	<i>Calamagrostis effusa</i>	Cal eff	0,38	0,00	19,50	0,25	-	I	G	Anemocoria
28	<i>Espeletia schultzii</i>	Esp shu	0,38	11,50	9,75	9,88	V	III	R	Barocoria
29	<i>Agrostis toluensis</i>	Agr tol	0,25	0,00	1,25	1,88	-	III	G	Anemocoria
30	<i>Agrostis trichodes</i>	Agr tri	0,25	9,38	0,00	2,13	V	V	G	Anemocoria
31	<i>Nassella linearifolia</i>	Nas lin	0,13	1,50	0,00	1,25	V	V	G	Anemocoria
32	<i>Acaena cylindristachya</i>	Aca cyl	0,00	0,63	0,50	1,88	-	IV	H	Autocoria
33	<i>Arcytophyllum nitidum</i>	Arc nit	0,00	0,00	15,75	0,25	-	I	A	Autocoria
34	<i>Geranium multiceps</i>	Ger mul	0,00	0,50	2,38	1,38	V	III	H	Barocoria
35	<i>Lachemilla polylepis</i>	Lac pol	0,00	0,00	1,38	1,75	-	III	H	Autocoria
36	<i>Luzula racemosa</i>	Luz rac	0,00	0,00	1,75	1,75	-	II	H	Autocoria
37	<i>Lycopodium spp.</i>	Lyc sp	0,00	0,00	2,25	0,13	-	I	H	Anemocoria
38	<i>Nassella mexicana</i>	Nas mex	0,00	0,13	2,38	4,75	-	II	G	Anemocoria
39	<i>Noticastrum marginatum</i>	Not mar	0,00	2,88	0,25	0,75	V	V	H	Anemocoria
40	<i>Ruilopezia floccosa</i>	Rui flo	0,00	0,00	4,38	0,88	-	I	R	Barocoria
41	<i>Stachys venezuelana</i>	Sta ven	0,00	2,63	0,00	0,00	V	-	H	Barocoria

El 28% de las especies más abundantes en esta unidad no logran colonizar y el 25% es mala colonizadora. De manera que, en esta unidad, el 53% de las especies típicas tienen problemas y no superan las barreras a la colonización y como consecuencia su cobertura es escasa o inexistente en las unidades sucesionales.

También es importante resaltar que, de las especies que colonizan, el 25% es exógeno, o sea que no se registran en las unidades relictuales, lo que indica que hay una colonización de especies de zonas altitudinales diferentes, con estrategias de dispersión que facilitan la colonización en los espacios abiertos, dentro de las áreas sucesionales.

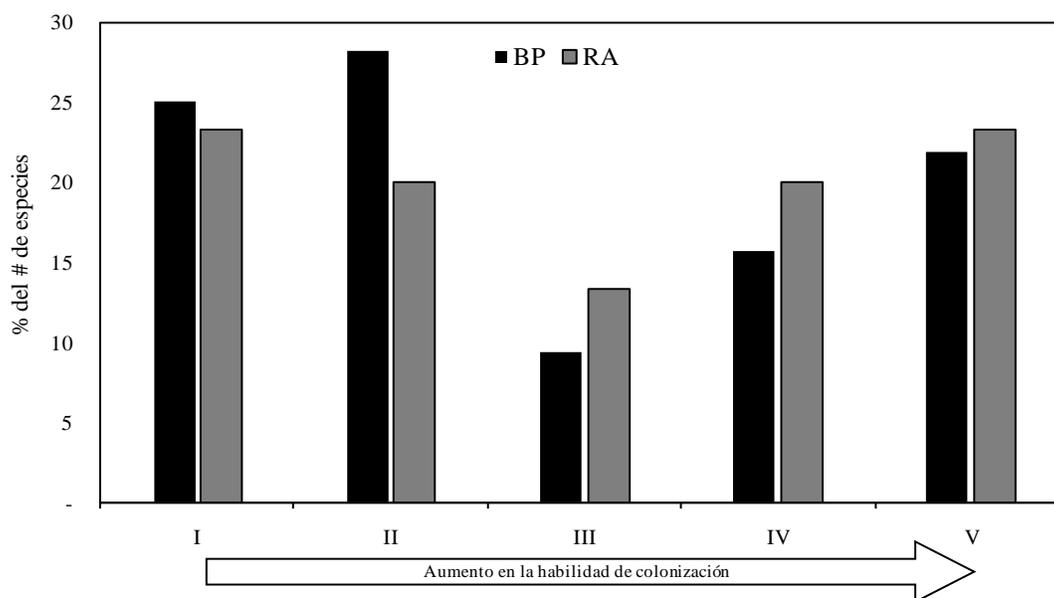


Figura 3.14. Proporción de especies en cada categoría de colonización en las formaciones de vegetación BP y RA. I) Exclusivas de la vegetación natural; II) mayor abundancia en la vegetación natural; III) abundancia equitativa en ambas unidades; IV) mayor abundancia en la sucesión; V) exclusivas de la sucesión.

Las especies encontradas en cada una de las categorías de colonización en los Rosetales arbustales son:

- I. Especies que no colonizan:** *Vaccinium floribundum*, *C. lindeniana*, Helechos, *Nassella* sp, *C. effusa*, *A. nitidum*, *Lycopodium* sp, *Ruilopezia floccosa*.
- II. Especies malas colonizadoras:** *P. prostrata*, *G. hypocarpium*, *B. mexicanum*, *H. obtusifolia*, *L. racemosa*, *N. mexicana*.
- III. Especies buenas colonizadoras:** *E. schultzei*, *A. toluensis*, *G. multiceps* y *Lachemilla polylepis*.
- IV. Especies excelentes colonizadoras:** *B. prunifolia*, *L. moritziana*, *Stevia lucida*, *R. acetosella*, *H. laricifolium*, *A. cylindristachya* y los musgos.

V. **Especies exógenas:** *S. caracasana*, *A. elongata*, *O. chimboracensis*, *S. tinctorium*, *A. trichodes*, *N. linearifolia* y *N. marginatum*.

En esta zona altitudinal, observamos una tendencia similar a los Bosque parameros. En general observamos una disminución del número de especies en las categorías I, II y III. Ocho especies en la I, seis en la categoría II y a cuatro en la categoría III. En la IV y V se registraron siete.

El 44% de las especies en esta zona altitudinal, tienen problemas para colonizar las áreas sucesionales, aunque es un porcentaje menor que el registrado en los BP, sigue siendo alto.

Por otra parte encontramos que el 22% de las especies que colonizan las unidades sucesionales son exógenas, lo que representa un poco menos que en los Bosque parameros.

Síndromes de dispersión

Una vez clasificadas las especies en cada una de las categorías de colonización se estimó la proporción en cada uno de los síndromes de dispersión, sin encontrar diferencias significativas ($\chi^2=0.66$; $p>0.05$), entre las dos unidades analizadas. En este análisis los síndromes de balocoria y barocoria fueron registrados como barocoria.

En los Bosque parameros (Fig. 3.15a) se observa que la tendencia en el número de especies dispersadas por el viento disminuye de la categoría I a la II, pasando del 23% al 15% y un posterior incremento al 30% en la categoría IV. La dispersión por autocoria alcanza el 20% de las especies en las categorías I y II, se encuentra ausente en las categorías III y IV, pero en la categoría V reaparece con el 60% de las especies. La barocoria disminuye del 40% en la categoría I al 10% en las categorías II y III, luego se incrementa al 20% en las categorías IV y V. La zoocoria tuvo una tendencia particular, en la cual se observó la disminución de este síndrome con la capacidad de colonización, pasando del 25% en la I al 63% en la II y tan sólo un 13% en la III. No se registró este síndrome de dispersión en las categorías IV y V (tabla 3.4).

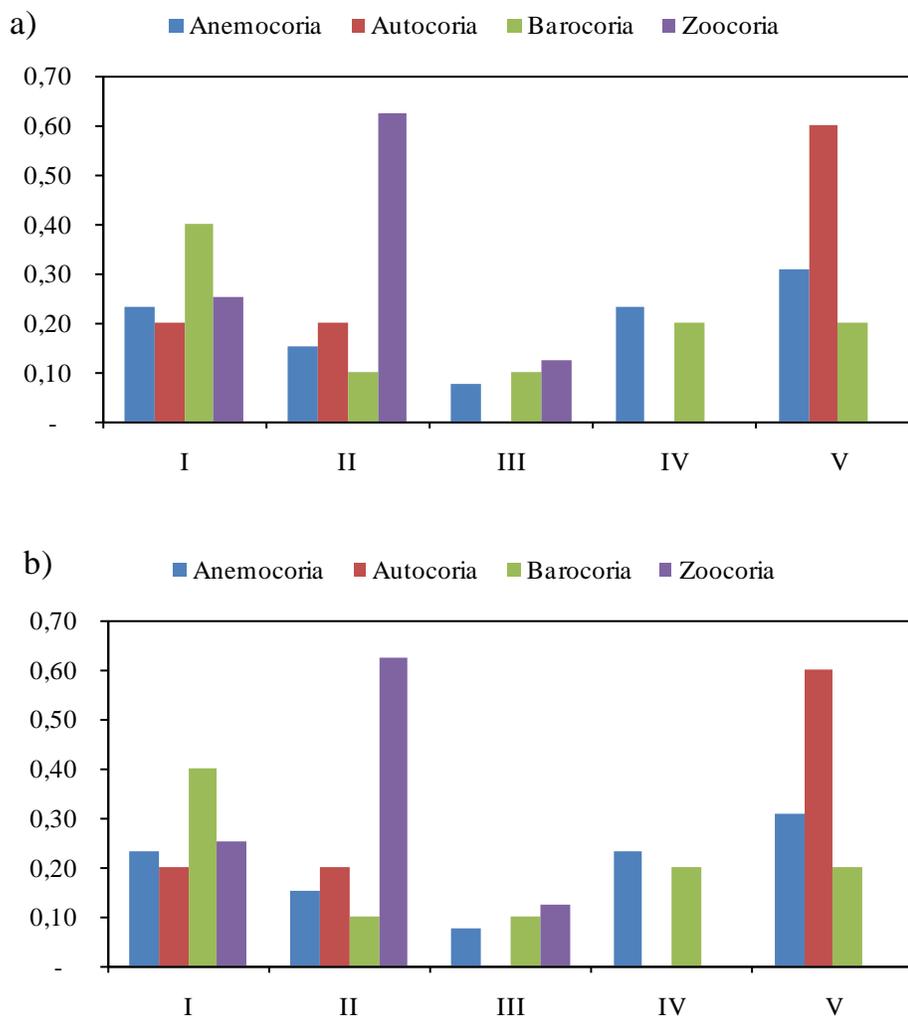


Figura 3.15. Proporción de especies en cada categoría de colonización (I a V) correspondiente a cada síndrome de dispersión en a) bosque paramero y b) Rosetal Arbustal

En esta unidad, el 88% de las especies dispersadas por animales, tienen problemas para colonizar las áreas sucesionales, mientras que las dispersadas por el viento, tan sólo un 38% presentan estas limitaciones y el 31% son exógenas de esta unidad.

En los Rosetales arbustales (Fig. 3.15b) se observa una tendencia similar en los síndromes de dispersión. La anemocoría tiende a aumentar ligeramente con la capacidad de colonización, pasando de 14.3% en la categoría I, al 21.4% en la II, volviendo al 14.3 en la III, aumentando nuevamente al 21.4% y al 28.6% en las categorías IV y V.

La autocoría no se encuentra presente en las categorías I y II. En la categoría III y en la IV alcanza el 25% y en la V llega al 50%. La barocoria registra una tendencia irregular, con presencia en algunas categorías y

en otra no. Fue registrada en las categorías I, III y IV con el 55.6%, 11.1% y el 33.3 % respectivamente. La zoocoria al igual que la barocoria se registró irregularmente, con el 20% en la categoría I, el 60% en la II y el 20% en la V.

En los Rosetales arbustales bajos, al igual que en el bosque paramero, es alto el porcentaje de especies dispersadas por animales (80%) que presentan limitaciones o barreras a la dispersión mientras que la autocoria es un síndrome de dispersión con una alta capacidad de colonización, en el cual encontramos que el 50% de las especies que colonizan las parcelas en sucesión son exógenas a esta unidad.

De las especies dispersadas por el viento un porcentaje similar (36%) al de los Arbustales altos, presenta limitaciones en su colonización, mientras que un 28% de las especies son exógenas de esta unidad.

Tabla 3.5. Porcentaje y número de especies entre paréntesis, de cada síndrome de dispersión en cada una de categorías de colonización, en las formaciones vegetales. BP=Bosque paramero, RA=Rosetal alto. I a V categorías de colonización entre las que no colonizan a las exógenas.

BP	I	II	III	IV	V
Anemocoria	23 (3)	15 (2)	8 (1)	23 (3)	31 (4)
Autocoria	20 (1)	20 (1)	0	0	60 (3)
Barocoria	40 (4)	10 (1)	10 (1)	20 (2)	20 (2)
Zoocoria	25 (2)	62.5 (5)	12.5 (1)	0	0
RA	I	II	III	IV	V
Anemocoria	14.3 (2)	21.4 (3)	14.3 (2)	21.4 (3)	28.6 (4)
Autocoria	0	0	25 (1)	25 (1)	50 (2)
Barocoria	55.6 (5)	0	11.1 (1)	33.3 (3)	0
Zoocoria	20 (1)	60 (3)	0	0	20 (1)

Discusión y conclusiones

Patrones de riqueza y diversidad

Nuestros resultados muestran que después de un descanso de aproximadamente una década, la riqueza y diversidad del bosque paramero en sucesión es mucho menor que en las unidades relictuales, pero similar a las demás unidades (RA, RAT). Este resultado nos sugiere que las nuevas condiciones generadas por el disturbio agrícola, causan pérdidas importantes en la riqueza y diversidad de especies, ya que un importante número de especies típicas del Bosque paramero no logran colonizar en este periodo de

tiempo y son reemplazadas por especies de rápida colonización y crecimiento (Huston y Smith 1987; Jaimes y Sarmiento 2002). Esta tendencia nos indica que las estrategias de vida de las especies típicas de Bosque paramero no son eficientes en las nuevas condiciones generadas por el disturbio, ya que la germinación y desarrollo de la plántula, depende en gran medida de las condiciones micro climáticas moderadas de esta unidad de vegetación.

Es posible que estas condiciones particulares del Bosque paramero, permitan la germinación y el desarrollo de las plántulas por las características edáficas, por una estructura de la vegetación más compleja y un ambiente lumínico diferente, como ha sido registrado en los trabajos de Puentes (2010).

Las unidades sucesionales tuvieron menores valores en diversidad y riqueza que las unidades relictuales (BP y RA), contradiciendo lo sugerido por la hipótesis del disturbio intermedio (Collins *et al.* 1995), la cual infiere una mayor diversidad en etapas intermedias de la sucesión, por la superposición de especies tempranas, intermedias y tardías. Resultados similares a los nuestros han sido reportados por Jaimes y Sarmiento (2002) y Sarmiento *et al.* (2003). Nuestros resultados evidencian, que a pesar del tiempo de abandono de las unidades sucesionales (> 8 años), si se logra una recuperación parcial de la estructura de la vegetación en los RA, pero sin llegar a los valores registrados en las unidades relictuales y de páramos sin disturbio (Sarmiento *et al.* 2003). Contradiendo lo afirmado por Hofstede *et al.* (1995), quienes consideran que las tasas de recambio de especies (especies tempranas por especies tardías), así como el desarrollo de biomasa en los páramos son lentas, debido a las bajas temperaturas y a la baja disponibilidad de nutrientes.

La ausencia de diferencias significativas entre las unidades BPT, RA y RAT difiere de lo reportado por Sarmiento *et al.* (2003), quienes mostraron, comparando un número mayor de parcelas que en este estudio, diferencias significativas en la riqueza de especies en parcelas sucesionales de cualquier edad en comparación con las de páramo no cultivado. Sin embargo, la falta de diferencias estadísticas puede estar enmascarada por la alta heterogeneidad espacial y ambiental del páramo (Azocar y Monasterio 1980, Harrison *et al.* 2002; Sarmiento y Llambí 2004, Llambí y Sarmiento 1999), que requiere de un mayor número de réplicas para probar estadísticamente las diferencias.

El Bosque paramero se encuentra altitudinalmente por debajo de los Rosetales arbustales, con una estructura de la vegetación compleja, caracterizada fisonómicamente por la presencia de elementos

leñosos y una compleja estructura vertical compuesta por varios estratos (Azocar 1981). Estas variaciones en altitud de estas dos formaciones de vegetación, están asociadas a condiciones climáticas diferentes y a diferente tipo de respuestas de las especies, ya que las zonas más bajas presentan temperaturas más favorables, menores oscilaciones diarias de temperatura y una disminución en la frecuencia de heladas, dando una mayor regularidad en la temperatura y saturación del suelo. Estas diferencias generan cambios en las forma de vida dominantes por la respuesta diferencial de las especies, presentando una mayor proporción de arbustos en las partes más bajas y una dominancia de Rosetas en las de mayor altitud (Alvizu 2004).

En este sentido, las condiciones ambientales en el Bosque paramero favorecen el desarrollo de su vegetación, pero después del disturbio ésta no se regenera, lo que demuestra la existencia de barreras a la colonización de sus especies típicas por limitaciones asociadas a sus estrategias de vida.

Los Rosetales arbustales sucesionales (RAT) registran una diversidad y riqueza similar a las unidades relictuales, sugiriendo que éstas recuperan los niveles previos al disturbio pero con diferencias en la composición de especies. Estas diferencias con los BP se deben principalmente a que las especies de esta zona presentan estrategias de vida que favorecen la colonización de las áreas abiertas, ya sean una respuesta funcional a estas condiciones ambientales, como un mecanismo de preadaptación. (González *et al.* 2011).

La “rosetización” de los bosques parameros y su relación con las formas de vida

Como lo mencionamos anteriormente, la estructura de la vegetación del bosque paramero no se regenera y en las áreas sucesionales registramos coberturas variables de arbustos esclerófilos como *H. laricifolium*, *B. prunifolia* y *S. lucida* y de rosetas como *E. schultzei*. Mientras que las coberturas típicas de las especies arbóreas en esta formación como, *M. pubescens*, *V. stipularis*, *C. buxifolium* y *B. discolor* no se restablecen durante el tiempo de abandono monitoreado. Este reemplazo en las formas de vida dominantes después de un disturbio fue registrado por González (2010) y González *et al.* (2011) en la Arenosa, un sector cercano a Gavidia en la vertiente llanera de la Sierra Nevada de Mérida, donde un bosque paramero sucesional, con más de 50 años de descanso, no regeneró su estructura y prevalecen elementos característicos del Rosetal arbustal.

En los Andes de Colombia y Ecuador se ha registrado la “paramización” de lo que otrora fuera selva nublada montana alta, donde sobre parcelas agrícolas y potreros abandonados ha avanzado la vegetación de pajonales y arbustales (van der Hammen 1997, Vargas 2007). También se evidencian sucesiones detenidas en praderas de gramíneas exóticas y, en el peor de los casos, la invasión de especies como el arbusto *Ulex europeus* (Holl 1999, Rees *et al.* 2001, Cramer *et al.* 2007, Vargas 2007, Sarmiento y Smith 2011). Varios estudios indican que la regeneración de la vegetación depende, entre otros, de la intensidad del disturbio, de las interacciones de facilitación/inhibición, de la capacidad de colonización de las especies (Grime 1974, Cramer *et al.* 2007), de las estrategias reproductivas, diferencias en las tasas fotosintéticas y la tolerancia ecofisiológica a las condiciones adversas de las áreas abiertas, facilitando la colonización de especies pioneras de rápido crecimiento y amplia distribución, y limitando el desarrollo de las especies de vegetación relictual (Grime 1974, Connell 1977, Huston y Smith 1987, Pickett *et al.* 1989, Jaimes y Sarmiento 2002, Llambí *et al.* 2003, Cramer *et al.* 2007). Los argumentos expuestos por estos autores son acordes a nuestros resultados, por lo tanto podemos sostener que las limitaciones a la regeneración de la vegetación del Bosque paramero se relaciona con lo mencionado previamente.

Los cambios en las especies y en las coberturas de las formas de vida típicas de los Bosques parameros y su reemplazo por formas de vida características de los Rosetales, como los Arbustos esclerófilos, Rosetas del género *Espeletia* y hierbas pioneras de rápido crecimiento. Están asociadas a las estrategias de vida de estas especies. En las primeras por su resistencia/tolerancia a las bajas temperaturas (Goldstein *et al.* 1985), así como características xeromórficas como las hojas con cutículas muy gruesa (evitan la pérdida de agua) y longevas, facultándolas para una acumulación de nutrientes, y en las segundas por sus altas tasas fotosintéticas con rápido crecimiento y dominancia durante la sucesión temprana (Llambí *et al.* 2003).

Sin embargo, también ha de considerarse, que para otras especies, como las pioneras, son importantes el potencial de colonización y la habilidad competitiva (Grime 1974, Huston y Smith 1987). Ejemplos de cómo algunas características del clima y la colonización de especies exógenas inciden en la estructura de la vegetación de páramo y praderas templadas son reportados en los trabajos de Fariñas (1977) y Rees *et al.* (2001).

A nivel del paisaje, las formas de vida dominantes generan la fisionomía de las formaciones vegetales, p.ej. en la zona alta son dominantes las plantas en roseta, como los frailejones, y los arbustos esclerófilos. De manera que el reemplazo del componente arbóreo en los Bosques parameros, por rosetas y arbustos

esclerófilos, dan la apariencia de la “rosetización” del Bosque, que equivale a un proceso de “paramización” del Bosque paramero.

El potencial de colonización y su relación con los síndromes de dispersión

El potencial de colonización depende de las estrategias de vida de las plantas y su respuesta al estrés ambiental y al disturbio. En este sentido, Grime (1977) propone tres estrategias básicas de comportamiento poblacional: 1. Las competidoras (**C**), se encuentran en lugares sin disturbio y están adaptadas para tener ciclos de vida largos. 2. Las tolerantes al estrés (**S**), persisten en ambientes estresantes y su sobrevivencia depende de las adaptaciones para tolerar o evadir el estrés. 3. Las ruderales (**R**), se encuentran con frecuencia en hábitats disturbados y tienen un rápido desarrollo y reproducción. Estas categorías no son mutuamente excluyentes, existiendo estrategias secundarias, formadas por la combinación de las anteriores, entre las que encontramos especies (**C-S**) competidoras–persistentes al estrés, (**C-R**) competidoras–ruderales, (**S-R**) persistentes al estrés- ruderales y (**C-S-R**) competitivas-resistentes al estrés-ruderales.

Las categorías empleadas en la clasificación del potencial de colonización, siguen un gradiente de disturbio. En la categoría I encontramos especies características de unidades relictuales (BP y RA) y que no logran establecerse en el intervalo de tiempo de una década mientras que en la categoría V encontramos especies exógenas, que colonizan las áreas abandonadas, después del disturbio. Algunas especies fueron registradas en ambas zonas altitudinales y pueden tener una categoría diferente en cada zona.

En las categorías I y II, registramos especies exclusivas de las unidades relictuales del bosque paramero como *B. discolor*, *C. lindeniana*, *A. jahnii* y *V. stipularis*; y en los rosetales arbustales especies como *C. effusa*, *A. nitidum* y *R. floccosa*. En los trabajos de Jaimes y Sarmiento (2002) y Sarmiento *et al.* (2003) algunas de estas especies son catalogadas como exclusivas del paramo, no apareciendo durante la sucesión y presentan estrategias de resistencia al estrés ambiental **S**. Esta resistencia al estrés, pudiera favorecer el aumento de su cobertura y el detrimento de las ruderales, incrementando la similitud entre los RAT y RA. Para las especies de los bosques parameros, esta explicación es cuestionable ya que en esta unidad, la regeneración de su composición y estructura pareciera estar más relacionada a mecanismos de facilitación, como han sido demostrados en la vegetación alpina (Choler *et al.* 2001; Puentes 2010 y Llambí *et al.* En prensa) sobre el posible papel de la facilitación en el establecimiento de leñosas del bosque paramero en

ambientes abiertos). Sin embargo, este componente leñoso, aparentemente no presenta mecanismos de evasión o tolerancia a las bajas temperaturas, no tiene rápido crecimiento, lo que sugiere que son especies con estrategias competitivas **C**.

En la categoría III, formada por especies buenas colonizadoras, encontramos dos especies en la zona baja *A. elongata* y *L. moritziana* y cuatro en la zona alta *E. schultzei*, *A. toluensis*, *G. multiceps* y *L. polylepis*. Estas especies pueden presentar estrategias S-R. En las categorías IV y V, las especies más abundantes son exclusivas de unidades sucesionales. Encontramos desde hierbas y gramíneas, como *N. linearifolia*, *A. trichodes*, *S. tinctorium*, *R. acetosella*, y arbustos esclerófilos, como *H. laricifolium*, *B. prunifolia* y *S. lucida*. Estas especies tienen alto potencial de colonización de las áreas sucesionales en ambas zonas altitudinales y presentan adaptaciones para tolerar el estrés de temperatura, por lo que las agrupamos en especies que tienen estrategias **S-R**.

Algunos autores resaltan la importancia de la anemocoría en la dispersión de las semillas en áreas abiertas (Bakker *et al.* 1996). Esto pudiera explicar la tendencia en las especies exógenas de tener un mayor número de especies con este síndrome. La zoocoria disminuye al aumentar la habilidad colonizadora, estando ausente en las categorías de especies mejores colonizadoras (IV y V). La ausencia de este síndrome soporta la idea de que la falta de elementos leñosos característicos de los bosques parameros, como *B. discolor*, *R. canescens* y *C. buxifolium*, se deba a una barrera en la dispersión de sus semillas, ya que sus frutos son dispersados por animales.

La zoocoria por aves se ha considerado el mecanismo de dispersión más importante en áreas fragmentadas pues la capacidad de vuelo de las aves les permite alcanzar grandes distancias, a través de los cuales se genera un flujo de semillas, defecando las semillas de los frutos de los que se han alimentado (Chapman y Chapman 1999). Igualmente en ecosistemas boscosos las aves tienen una alta tasa de deposición de semillas (Galindo-González *et al.* 2000, Ortiz-Pulido *et al.* 2000). En nuestra área de estudio se destaca la abundante presencia de la paraulata, *Turdus fuscater*, una especie altamente frugívora y cuya presencia supondría una ventaja para la dispersión de estas especies. Sin embargo, a la luz de nuestros datos, sugerimos que esto posiblemente no sea así, debido probablemente, a la ausencia de perchas o árboles sombrilla en las áreas abiertas (Velasco-Linares 2007). Sin embargo, con observaciones ocasionales pudimos confirmar la presencia de estas especies, asociadas a los tocones de las cercas, donde frecuentemente se observaron paraulatas y otras aves perchadas. Esta deposición de semillas puede estar contribuyendo al desarrollo de los Arbustales altos en línea como cercas vivas (Capítulo 4, este trabajo).

Capítulo 3. Regeneración del Bosque paramero y del Rosetal arbustal

Anexo 3.1. Abreviación, cobertura en las dos unidades de vegetación (BP=bosque paramero, RA=rosetal arbustal) y sus pares sucesionales (BPT y RAT) y forma de vida (FV) de las especies registradas en el Valle de las Piñuelas. A: Arbusto Ar: Árbol de pequeño porte; G: Graminoides; H: Hierbas; R: Rosetas.

#	Especie	Ab.	BP	BPT	RA	RAT	F.V
1	<i>Acaena cylindristachya</i> Ruiz & Pav.	Aca cyl	0	0.63	0.5	1.88	H
2	<i>Acaena elongata</i> L.	Aca elo	7	10.13	0	1.88	H
3	<i>Achyrocline satureioides</i> DC.	Ach sat	0	0	0	0.38	H
4	<i>Aeopogon cenchroides</i> Humb. et Bompl.	Aeo cen	0.13	0.38	0	0	G
5	<i>Aeopogon</i> Humb .et Bompl. Ex Wild.	Aeopog	0	0	0	0.13	G
6	aff <i>Festuca toluensis</i> Kunth.	aFes tol	0.5	0	0	0.13	G
7	Aff <i>Trisetum</i> Pers.	Aff Tris	0	0.25	0	0	G
8	<i>Ageratina jahnii</i> R.M.King & H.Rob.	Age jah	10.5	1.75	0	0	A
9	<i>Ageratina pichinchensis</i> R.M.King & H.Rob.	Age pic	1.88	0	0	0	A
10	<i>Agrostis basalis</i> Luces	Agr bas	0	0	0	0.63	G
11	<i>Agrostis toluensis</i> Kunth	Agr tol	0.25	0	1.25	1.88	G
12	<i>Agrostis trichodes</i>	Agr tri	0.25	9.38	0	2.13	G
13	<i>Alonsoa meridionalis</i> Kuntze.	Alo mer	0.13	0	0	0	H
14	<i>Arcytophyllum nitidum</i> Schldl.	Arc nit	0	0	15.75	0.25	A
15	<i>Arenaria musciformis</i> Planch. & Triana.	Are mus	0	0	0	0.13	H
16	<i>Arenaria venezuelana</i> Briq.	Are ven	0.13	0	0.5	0.75	H
17	<i>Azorella julianii</i> Mathias & Constance.	Azo jul	0	0	0.38	0.5	H
18	<i>Baccharis prunifolia</i> Kunth.	Bac pru	5.63	11.5	2.25	4.88	A
19	<i>Baccharis tricuneata</i> Pers.	Bac tri	0.25	0	0.5	0	H
20	<i>Bartsia laniflora</i> Benth.	Bar lan	0	0	0.25	0.25	H
21	<i>Belloa longiflora</i> Sagást. & Dillon.	Bel lon	0	0	0.13	0	H
22	<i>Belloa radians</i> Sagást. & Dillon.	Bel rad	0	0	0.13	0.25	H
23	<i>Berberis discolor</i> Turcz.	Ber dis	26.13	4.38	0	0	Ar
24	<i>Bidens triplinervia</i> Kunth.	Bid tri	0	0	0.5	1.13	A
25	<i>Bomarea pauciflora</i> Herb.	Bom pau	0.88	0	0	0	H
26	<i>Brachypodium mexicanum</i> Link	Bra mex	11.63	3	2.63	1.5	G
27	<i>Bromus</i> aff <i>meyeri</i>	Bro car	1.25	0	0	0	G
28	<i>Bromus carinatus</i> Hook. & Arn.	Bro cat	0.88	0	0	0	G
29	<i>Bromus catharticus</i> Vahl	Bro mey	0.13	0	0.25	0	G
30	<i>Calamagrostis</i> aff <i>pinetorum</i> Swallen	Cal api	0	0	0.25	0	G
31	<i>Calamagrostis effusa</i> Steud.	Cal eff	0.38	0	19.5	0.25	G
32	<i>Calamagrostis pittieri</i> Hack.	Cal nex	0.88	0	0	0	H
33	<i>Calceolaria mexicana</i> Benth.	Cal pit	0.13	0.75	0.38	0.63	G
34	<i>Carex</i> aff <i>bomplandi</i> Kunth.	Car abo	0.63	0.25	0	0.13	H
35	<i>Carex amicta</i> Boott.	Car ami	0	0.13	0	0	H
36	<i>Carex</i> L.	Car sp	0	0	0.63	0	H
37	<i>Castilleja fissifolia</i> L.f.	Cas fis	0	0	1.25	0	H
38	<i>Cestrum buxifolium</i> Kunth	Ces bux	26.25	4.38	0	0	Ar
39	<i>Chaetolepis lindeniana</i> Triana	Cha lin	15.63	0.63	0.63	0	Ar

Capítulo 3. Regeneración del Bosque paramero y del Rosetal arbustal

#	Especie	Ab.	BP	BPT	RA	RAT	F.V
40	<i>Conyza bonariensis</i> Cronquist	Con bon	0.13	0	0	0	H
41	<i>Conyza</i> Less	Con sp	0.25	0	0	0	H
42	<i>Cortadeira hapalotricha</i> Conert	Cor hap	0	0	0.13	0	G
43	<i>Cynanchum aff bricenoi</i> Morillo.	Cya bri	3	0.13	0	0	H
44	<i>Cyperaceae</i> sp.	Cyp	0.13	0	0	0	H
45	<i>Echeveria venezuelensis</i> Rose.	Ech ven	0.63	0.5	0.63	0.63	H
46	<i>Equisetum bogotense</i> Kunth.	Equ bog	5.25	0	0	0	H
47	<i>Eryngium humile</i> Cav.	Ery hum	1	1.38	0	0	H
48	<i>Escallonia myrtilloides</i> L.f.	Esc myr	0.88	0	0	0	Ar
49	<i>Espeletia batata</i> Cuatrec.	Esp bat	0	0	0.13	0	R
50	<i>Espeletia schultzii</i> Wedd.	Esp shu	0.38	11.5	9.75	9.88	R
51	<i>Galium hypocarpium</i> Endl. ex Griseb.	Gal hyp	12.13	2.5	1	0.25	H
52	<i>Gamochaeta aff americana</i> Wedd.	Gam ame	0	0.13	0	0.13	H
53	<i>Geranium aff kerberi</i> R. Knuth	Ger cha	0	1.63	0	0.63	H
54	<i>Geranium chamaense</i> Pittier.	Ger ker	0.13	0	0	0	H
55	<i>Geranium</i> L.	Ger mul	0	0.5	2.38	1.38	H
56	<i>Geranium multiceps</i> Turcz.	Ger sp	0.25	0	0	0	H
57	<i>Geranium venezolae</i> R.Knuth.	Ger ven	0.13	0	0	0	H
58	<i>Gnaphalium meridanum</i> Aristeg.	Gna mer	0	0.38	0	0	H
59	<i>Gnaphalium moritzianum</i> V.M.Badillo.	Gna mor	0	0	0	0.63	H
60	<i>Gnaphalium</i> L.	Gna sp.	0	0.38	0.25	0	H
61	Helechos	Hel	8	0.25	1.25	0	H
62	<i>Hesperomeles ferruginea</i> Benth.	Hes fer	2.25	0.25	0	0.13	Ar
63	<i>Hesperomeles obtusifolia</i> Lindl.	Hes obt	7.38	2.63	4.13	1.25	A
64	<i>Hieracium erianthum</i> Kunth.	Hie eri	0	0.5	0.25	0	H
65	<i>Hypericum caracasatum</i> Willd.	Hyp car	0	0	0.38	0	A
66	<i>Hypericum juniperinum</i> Kunth.	Hyp jun	0	0	0.88	0	A
67	<i>Hypericum laricifolium</i> Juss.	Hyp lar	1.88	12	13.38	34.63	A
68	<i>Hypochaeris setosa</i> Rusby	Hyp set	0	0	0	0.5	H
69	<i>Lachemilla hirta</i> Rothm.	Lac irt	0.75	0	0	0	H
70	<i>Lachemilla moritziana</i> Damm.	Lac mor	5.5	4.38	0.25	0.63	H
71	<i>Lachemilla polylepis</i> Rothm.	Lac pol	0	0	1.38	1.75	H
72	Liquenes	Liquen	0	0	0.13	0	
73	<i>Lobelia tenera</i> Kunth.	Lob ten	0	0	0.25	0	H
74	<i>Lupinus</i> L.	Lup mer	0.13	0.25	0	0.75	H
75	<i>Lupinus meridanus</i> Moritz ex C.P.Sm.	Lup sp	0	0.38	0	0	H
76	<i>Luzula racemosa</i>	Luz rac	0	0	1.75	1.75	H
77	<i>Lycopodium</i> L.	Lyc sp	0	0	2.25	0.13	H
78	<i>Monnina meridensis</i> Planch. & Linden	Mon api	3.25	0	0.13	0.25	H
79	<i>Monticalia apiculata</i> .Jeffrey	Mon mer	1.25	2	0	0	A
80	<i>Morella pubescens</i> R.L.Wibur	Mor pub	38.38	3.88	0.13	0	A

Capítulo 3. Regeneración del Bosque paramero y del Rosetal arbustal

#	Especie	Ab.	BP	BPT	RA	RAT	F.V
81	<i>Myrsine dependens</i> A.Spreng.	Myr dep	31.75	26	2.38	5.75	Ar
82	Musgos	Musgo	8.5	0.88	0.13	0	
83	<i>Myrica aff parvifolia</i> Benth.	Myr par	0.38	0	0	0	Ar
84	<i>Nassella linearifolia</i> Pohl	Nas lin	0.13	1.5	0	1.25	G
85	<i>Nassella mexicana</i> Pohl	Nas mex	0	0.13	2.38	4.75	G
86	<i>Nassella</i> E. Desv.	Nas sp.	0.63	2.25	4.5	0	G
87	<i>Noticastrum marginatum</i> Cuatrec.	Not mar	0	2.88	0.25	0.75	H
88	<i>Oenothera epilobiifolia</i> Kunth	Oen epi	0	0.5	0	0.5	H
89	<i>Orthrosanthus chimboracensis</i> Baker	Ort chi	2.25	1.13	0.63	1.75	H
90	<i>Oxalis spiralis</i> Ruiz & Pav. ex G.Don.	Oxa spi	5.38	0.38	0	0.13	H
91	<i>Oxylobus glanduliferus</i> A.Gray	Oxy glan	1.25	0	0.25	0.13	H
92	<i>Peperomia microphylla</i> Kunth	Pep mic	2	0	0	0	H
93	<i>Peperomia peruviana</i> Dahlst.	Pep per	0.13	0	0	0	H
94	<i>Peperomia</i> Ruiz & Pav.	Pep sp	0.38	0	0	0	H
95	<i>Peperomia tetraphylla</i> Hook. & Arn.	Pep tet	0.25	0	0	0	H
96	<i>Peryritschia pringlei</i> Kotch.	Per pri	0	0	0.13	0	G
97	<i>Pernettya prostrata</i> DC.	Per pro	14.25	3.63	19.75	6.13	A
98	<i>Phoradendron staphylinum</i> Rizz.	Pho sta	1.88	0.13	0	0	H
99	<i>Plantago australis</i> Lam.	Pla aus	1.00	0	0	0	H
100	<i>Plantago linearis</i> Kunth.	Pla lin	0	0	0.25	0	H
101	<i>Plantago sericea</i> Kunth.	Planta	0	0	0.25	0	H
102	<i>Ribes canescens</i> Pittier.	Rib can	5.75	0	0	0	Ar
103	<i>Ruilopezia floccosa</i> Cuatrec.	Rui flo	0	0	4.38	0.88	R
104	<i>Rumex acetosella</i> L.	Rum ace	2.75	11.88	1.38	10.63	H
105	<i>Salvia cornea</i> Kunth	Sal cor	0.75	0	0	0	H
106	<i>Senecio formosus</i> Kunth	Sen for	0.88	0	0.25	0	H
107	<i>Solanum colombianum</i> Kunth	Sol col	0.25	0	0	0	H
108	<i>Stachys venezuelana</i> Briq.	Sta ven	0	2.63	0	0	H
109	<i>Stevia caracasana</i> DC.	Ste car	10.38	0	0	0.25	H
110	<i>Stevia elatior</i> Kunth	Ste eli	0.5	0	0	0.5	H
111	<i>Stevia lucida</i> Lag.	Ste luc	5.25	18.75	1.13	2.63	A
112	<i>Sisyrinchium tinctorium</i> Kunth	Sys tin	0.63	4.5	0.5	1.63	H
113	<i>Trisetum foliosum</i> Swallen	Tri fol	0.75	0.25	0	0	G
114	<i>Trisetum irazuense</i> Hitchc.	Tri ira	0	0.13	0	0	G
115	<i>Huperzia</i> Rothm	Upe sp	0	0	0.75	0	H
116	<i>Vaccinium floribundum</i> Kunth	Vac flo	16.75	0.5	1.25	0.38	A
117	<i>Vallea stipularis</i> Mutis ex L.f.	Val sti	10.38	0.13	0	0	Ar
118	<i>Vicia andicola</i> Kunth.	Vic and	0	0.13	0	0	H
119	<i>Vulpia bromoides</i> Gray.	Vul bro	0	0	0	0.75	G

Capítulo 4: Lluvia de semillas en un paisaje agrícola fragmentado de la alta montaña tropical

Resumen:

Se realizó un estudio preliminar de la lluvia de semillas en el páramo, como una contribución para entender mejor la sucesión vegetal, ya que éste es un proceso de vital importancia en la colonización de las áreas en sucesión. Durante un año se estudió la variación mensual en la lluvia de semillas en dos zonas altitudinales, donde predominan dos formaciones de vegetación, el Bosque paramero (BP) en la parte baja y el Rosetal arbustal bajo (RA) en la parte alta; ambos ubicados en el Valle de las Piñuelas del páramo de Gavidia. Se seleccionaron cuatro parcelas en sucesión temprana en cada zona altitudinal y en cada una se colocaron 6 trampas de semillas de 0.5 m² para un total de 48 trampas. Para entender algunos procesos involucrados en la sucesión, se comparó la lluvia de semillas en función de su densidad (sem m⁻² año⁻¹), diversidad (N2) y riqueza de especies (S) entre las dos zonas. Encontramos que la densidad de semillas en la zona de BP fue un 240% mayor que en los RA, contrario a lo que sucede con la riqueza y la diversidad de especies, donde los mayores valores son registrados en el RA. La mayor cantidad de semillas para ambas formaciones se registró durante la época seca, y la mínima para los meses de julio, agosto y septiembre, dentro de la época húmeda. Registramos variaciones mensuales significativas en la densidad de semillas, pero no se registraron diferencias significativas durante el año de muestreo entre las zonas de estudio, ni en la diversidad, ni en la riqueza, como tampoco en la dominancia de especies. El síndrome de dispersión mejor representado fue la anemocoria, donde predominan las semillas de *Baccharis prunifolia* y *Ageratina jahnii*.

Palabras clave: lluvia de semillas, dinámica anual, Rosetal arbustal bajo, Bosque paramero, sucesión.

Introducción

La producción, la distancia hasta la fuente y el tiempo de dispersión de las semillas, así como la longevidad post dispersión, son elementos fundamentales en los patrones de distribución y abundancia de las especies (Young *et al.* 1987, Dalling 2002, Shultze *et al.* 2005, Zimmerman *et al.* 2002). Sin embargo, otros mecanismos como el banco de semillas (acumulación de semillas en el suelo), son elementos primordiales en la regeneración después de un disturbio, al permitir el primer pulso de regeneración de la vegetación (Cárdenas *et al.* 2002, Dalling 2002).

La interacción de estos dos mecanismos, lluvia y banco de semillas, se considera la principal responsable del desarrollo de la vegetación en etapas iniciales de la sucesión (Lund 1997) y la principal fuente de plántulas en el desarrollo de la sucesión secundaria (Garwood 1983, Young *et al.* 1987, Aide *et al.* 1995). Estos dos elementos son fundamentales en el mantenimiento de la diversidad florística y genética (Dalling 2002) de las comunidades y de su variabilidad genética (Fenner y Thomson 2005).

Los diferentes regímenes de disturbio y su intensidad generan cambios en los patrones de diversidad, afectando los diferentes mecanismos sucesionales, dispersión y germinación de semillas, y resiliencia de los ecosistemas (Cardenas *et al.* 2002, Vargas *et al.* 2002, Premauer y Vargas 2004, Dezzeo *et al.* 2008). Consecuencias de estos efectos han sido reportadas en diferentes ecosistemas. Por ejemplo, Dezzeo *et al.* (2008) reportaron el proceso de “sabanización” de los bosques en la Gran Sabana en Venezuela como consecuencia de fuegos reiterativos. Un fenómeno similar ha sido registrado en la alta montaña tropical, donde extensas áreas de bosques andinos y parameros han sido transformados a pastizales y campos agrícolas, en los cuales pareciera perderse la capacidad de resiliencia del ecosistema. Ecosistema que, una vez abandonado, no recuperará su estructura original, sino en el que más bien, favorece el desarrollo de especies de páramo en cotas altitudinales más bajas, que no corresponden a su distribución natural. Éste fenómeno es conocido como la “paramización” (Vargas *et al.* 2002, Van der Hammen *et al.* 2002, Premauer y Vargas 2004, González 2010, González *et al.* 2011).

Los mecanismos y las estrategias de dispersión en el páramo, a diferencia de otros ecosistemas, han sido poco estudiados. Sin embargo Melcher *et al.* (2000, 2004) describen en detalle las características morfológicas de especies dispersadas por epizoocoría e hidrozoocoría, y presentan un atlas de las semillas de las monocotiledoneas de páramo.

Entre los resultados más relevantes en estos estudios, se reporta una variación altitudinal en los diferentes vectores de dispersión, donde a menores altitudes predomina la dispersión por animales, decreciendo progresivamente con el aumento en la altitud, hasta que en las formaciones paramunas, predomina la anemocoria. Melcher *et al.* (2000) encuentran que, en la vegetación de subpáramo, la dispersión de semillas es principalmente por animales, con el 40%; mientras que para los páramos propiamente dichos, la dispersión por animales tan sólo alcanza el 9%. Además, una alta proporción de las especies presentan adaptaciones en sus semillas que permiten la dispersión en condiciones húmedas, como cámaras de aire que les permiten flotar sobre el agua y dispersarse cientos de metros al ser arrastradas por la escorrentía en los períodos de lluvia.

Las plantas tienen diferentes mecanismos por los cuales dispersan las semillas lejos de los parentales, asegurando su supervivencia, entre los cuales encontramos adaptaciones morfológicas, como ganchos (como mecanismo de adhesión), papus (para ser llevadas por el viento), alas y eliosomas. Estas estructuras están asociadas a diferentes mecanismos de transporte (vectores) entre los cuales, los más comunes son la gravedad, el viento, el agua y los animales (van der Pijl. 1982, Melcher *et al.* 2000, Melcher *et al.* 2004, Shultze *et al.* 2005, Vargas 2007).

La dispersión de semillas en paisajes fragmentados

Es poco lo que se conoce del efecto de fragmentación del paisaje en la dinámica de la dispersión de semillas en el páramo. En Colombia varias investigaciones han caracterizado la lluvia y banco de semillas en mosaicos de Bosques andinos fragmentados por pastizales y en matorrales nativos en sucesión (Vargas 2007). Varios de estos estudios concluyen que los procesos de fragmentación disminuyen la disponibilidad de vectores de dispersión, aminorando la caída de de semillas, especialmente de aquellas dispersadas por zoocoria (Kattan y Álvarez-López 1996, Velasco-Linares 2005, Herrera y García 2010, Leimu *et al.* 2010). También han sido reportadas variaciones importantes en la dinámica de los vectores de dispersión abióticos, como por ejemplo el flujo del viento, ya que por los nuevos espacios abiertos, puede llegar a generar daños físicos en la vegetación, un aumento de la evapotranspiración al reducir la humedad y por consecuencia aumentar la desecación. También se han registrado variaciones en los flujos hídricos, especialmente en las tasas de intercepción de agua, por los cambios en la estructura de la vegetación, así como por el aumento del número y área de los claros (Herrerías-Diego y Benítez-Malvido 2005). Otros estudios (Leimu *et al.* 2010) analizan el efecto de los cambios microclimáticos asociados al

efecto de borde, los cuales aumentan la mortalidad postdispersión de especies leñosas. Si extrapolamos los resultados de estos estudios al páramo; podemos inferir que los cambios generados por la fragmentación podrían afectar a las especies de este ecosistema de diferentes maneras, en especial aquellas con exigentes requerimientos ecológicos y de crecimiento lento como *Polylepis sericea* y *Vallea stipularis*. Además puede favorecer la llegada de especies invasoras exóticas y de formaciones de vegetación de zonas más altas, con mayor capacidad de colonización e invasión de las áreas disponibles, generando cambios importantes en la estructura de la vegetación (van der Hammen *et al.* 2002).

Basándonos en el modelo elaborado de causas y consecuencias de la dispersión de Nathan y Muller-Landau (2000), presentamos las siguientes modificaciones (Fig. 4.1), para explicar las relaciones entre causas y consecuencias de los patrones de dispersión, que se observan en los diferentes ecosistemas. En este esquema sintetizamos la complejidad del proceso de dispersión de semillas, y sus relaciones con los diversos factores, que pueden influir en la lluvia de semillas y en los procesos sucesionales, en los cuales identificamos una relación recíproca entre algunos factores y patrones, como por ejemplo, las características de los agentes dispersores y características de los frutos y semillas en las planta.

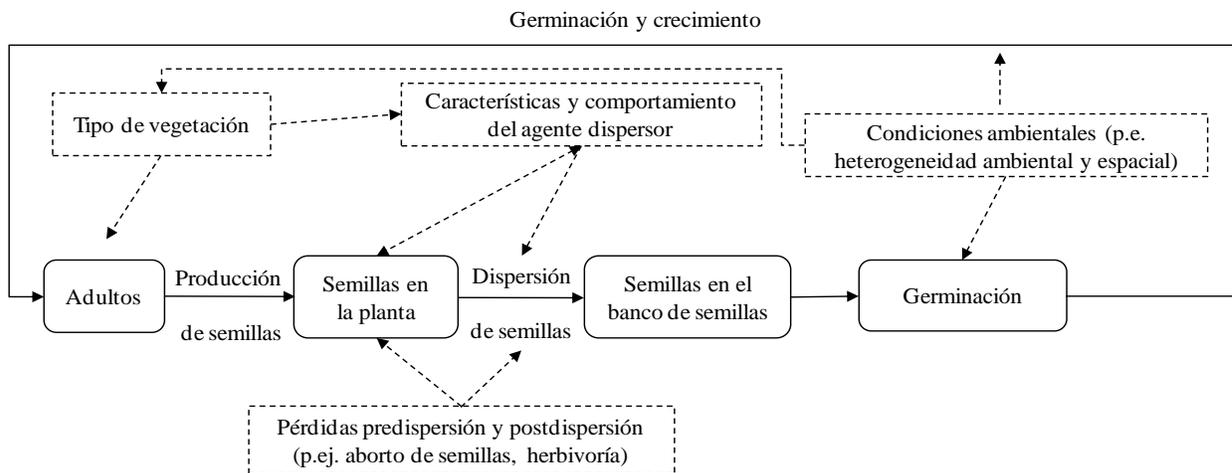


Figura 4.3. Causas y consecuencias de los patrones de dispersión de semillas. Las líneas continuas representan procesos, las punteadas las influencias sobre los procesos, las cajas con líneas punteadas indican los factores bióticos y abióticos y las cajas con bordes redondeados indican los patrones de dispersión. Modificado de Nathan y Muller-Landau. 2000.

Actualmente se conoce que la dinámica sucesional en parcelas agrícolas en el páramo (con un abandono de hasta 12 años), se caracteriza por presentar cambios en las abundancias relativas de algunas especies y en la ausencia de varias especies exclusivas de páramo no cultivado y que no logran colonizar las parcelas sucesionales (Sarmiento *et al.* 2003). También se conoce que la vegetación sucesional de la zona baja se

parece menos a la de Bosque paramero que la rodea; que a la vegetación sucesional de la zona alta (paramización) (capítulo 2 este trabajo) (ver González 2010 y González *et al.* 2011). En base a estos planteamientos, pretendemos evaluar y caracterizar la dinámica anual de la lluvia de semillas en dos zonas altitudinales diferentes y donde dominan dos tipos diferentes de vegetación, el Bosque paramero y el Rosetal arbustal bajo, analizando la presencia en la lluvia de semillas de las especies que colonizan y no colonizan para determinar, en qué nivel se producen los filtros que limitan la regeneración de la vegetación en el páramo. Además, con este enfoque de análisis intentamos identificar si las tendencias observadas en la lluvia de semillas contribuyen a explicar la divergencia observada en las rutas sucesionales y al fenómeno de paramización.

En diferentes estudios se ha observado que la ausencia y los cambios en la lluvia de semillas, son factores limitantes para la regeneración natural después de un disturbio, en especial en áreas donde han sido intensos y prolongados, con coberturas fragmentadas y suelos degradados (Primack y Miao 1992, Nepstad *et al.* 1996, Holl 1999, Torrijos y Vargas 2007, Cubiña y Aide 2001). Pero no es sólo la falta de semillas lo que incide en la regeneración, también lo hacen factores como un microclima adverso para la germinación, el efecto de borde, alta tasa de depredación de semillas, la herbivoría de las plántulas, ausencia de micro sitios de implantación y una fuerte competencia con las especies tempranas e invasoras de crecimiento rápido, cambios en el comportamiento y la pérdida de los vectores de dispersión (Tillman 1994, Forman 1995, van Dorp 1996, Zimmerman *et al.* 2000, Cubiña y Aide 2001, Vargas y Mora 2007, Aparicio 2008).

Metodología

Área de estudio

Una descripción extensa del área de estudio, se hace en el capítulo dos de este trabajo.

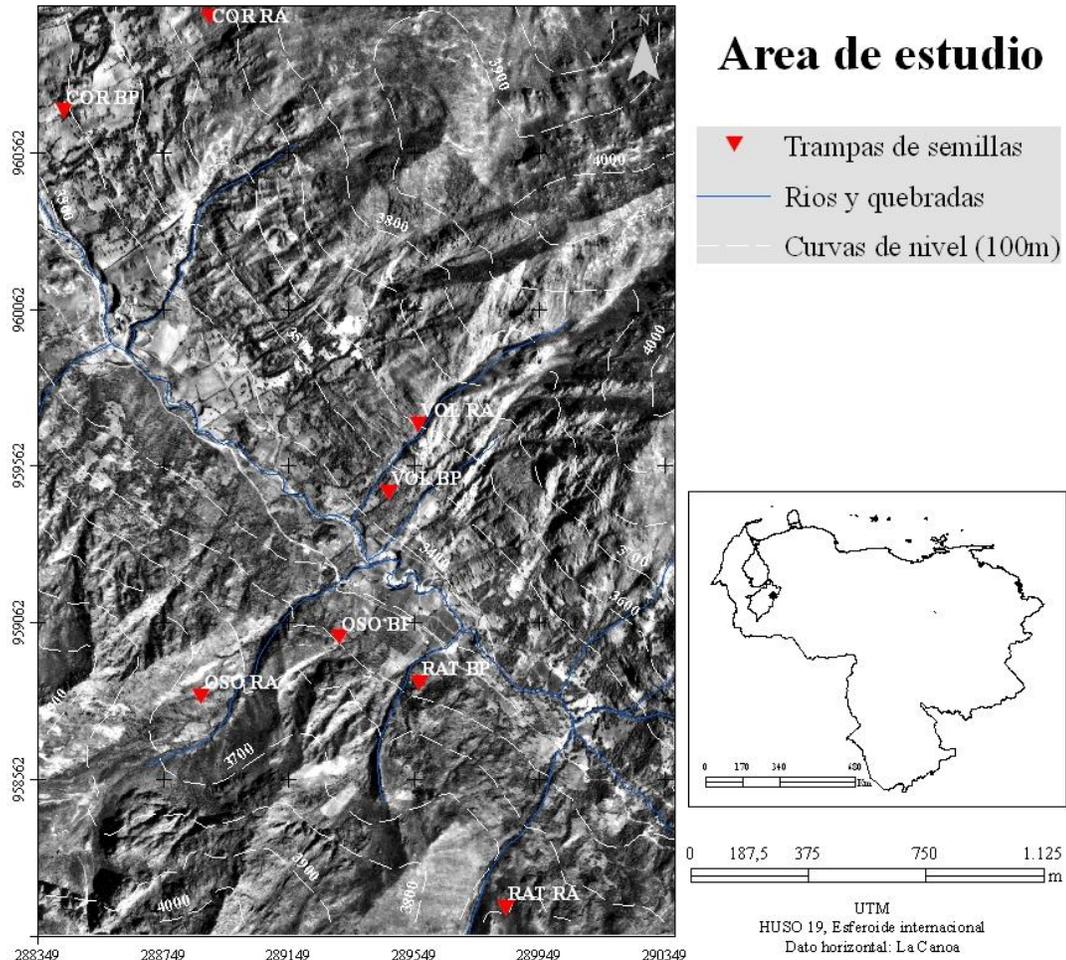


Figura 4.2. Detalle de la ubicación de las series de trampas en cada uno de los sectores analizados dentro del área de estudio en el valle de las Piñuelas, Páramo de Gavidia. COR=El Corbato, VOL=Los Volcanes, OSO=El Oso, RAT=El Ratón. RA: zona alta de Rosetal arbustal; BP: zona baja de Bosque paramero.

Diseño de muestreo

Para evaluar la lluvia de semillas, colocamos seis trampas dentro de parcelas sucesionales tempranas, en cada zona altitudinal y para cada uno de los sectores (El Oso, El Ratón, Los Volcanes y Los Corrales), para un total de 48 trampas de semillas (6 trampas x 2 zonas altitudinales x 4 sectores) (Fig. 4.2).

En cada una de las ocho parcelas seleccionadas, se colocaron seis trampas de semillas separadas dos metros (Fig. 4.3b). Las trampas fueron fabricadas con tela permeable, en forma de cono invertido con un área de 0.5 m² y una altura sobre el nivel del suelo de 0.5 m (Kollmann y Goetze, 1998) (Fig. 4.3a). Las trampas fueron aseguradas al suelo para evitar la pérdida de las muestras por la acción del viento o animales. De enero a diciembre de 2010, las trampas fueron monitoreadas mensualmente. Las semillas colectadas fueron almacenadas y etiquetadas en bolsas plásticas y almacenadas a temperatura ambiente, previamente secadas a 50°C durante tres días. Se hizo una colección de referencia con muestras vegetales en flor, frutos y semillas. Las semillas fueron separadas, contabilizadas y clasificadas hasta la categoría mas específica posible mediante la colección de referencia, comparación en herbario y bases de datos de semillas.

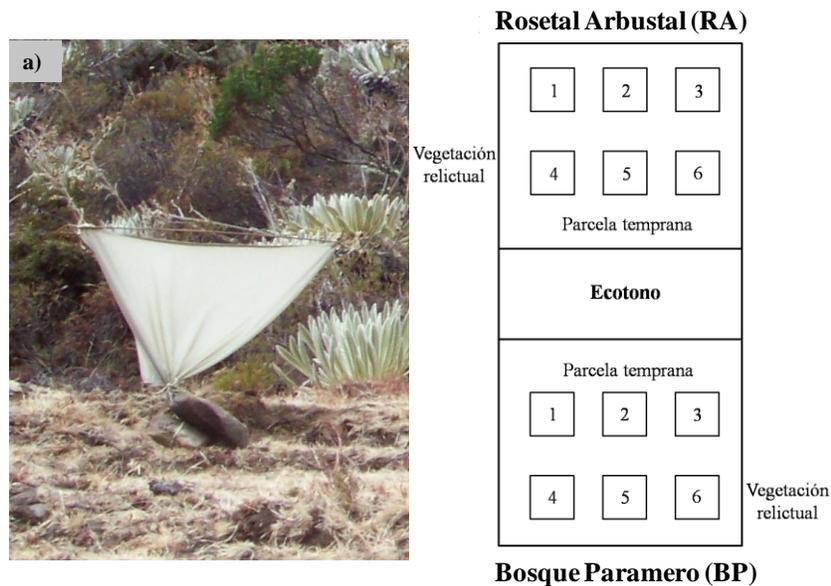


Figura 4.3.a) Estructura y montaje de las trampas de semillas, b) diseño experimental para la ubicación de las trampas de semillas.

Las trampas fueron ubicadas en parcelas en estadios tempranos sucesionales (1 a 2 años), para evaluar si las semillas de la vegetación relictual lograban llegar a las áreas en sucesión. Se escogieron parcelas en estadio sucesionales muy tempranos, para evitar “ruido” en los datos por semillas provenientes del interior de la parcela. Las parcelas seleccionadas tienen como requisito presentar fragmentos de vegetación relictual en sus bordes.

Análisis de datos

Con el uso del software estadístico Stimates 8.0 (Colwell 2005), se estimó la curva de rarefacción utilizando el índice de Mao-Tau y sus intervalos de confianza del 95%, y se comparó con el estimador Chao 2, para cada una de las zonas de estudio. La curva se elaboró con la riqueza anual acumulada, cada una de las trampas de cada uno de los cuatro sectores analizados.

A partir del número de semillas colectadas mensualmente en cada serie de trampas de la zona alta de Rosetal arbustal y de la zona baja de Bosque paramero (BP), se estimó la densidad de semillas (sem m⁻²), la riqueza total de especies (S) y la diversidad por el número de Hill (N₂).

$$N_2 = 1 / \sum p_i^2$$

donde p_i = es la abundancia proporcional de la especie i . Se realizó una prueba t de Student para determinar las diferencias entre estas dos variables entre las dos zonas altitudinales (BP y RA). Además se realizó un análisis probabilístico mensual para cada especie en cada una de las zonas, para determinar la probabilidad (P_{ijk}) de que sus semillas lleguen a las parcelas en sucesión y compararlo con la dinámica mensual, con la ecuación:

$$P_{ijk} = N_{ijk} / N_{tjk}$$

donde P_{ijk} = probabilidad que tiene una semilla de la especie i de caer en la zona j en el mes k , N_i = número de trampas en las que cayó la especie i , N_t = número total de trampas.

Las tendencias registradas en cada una de las formaciones de vegetación se resumen en gráficos y tablas. Para analizar las tendencias anuales se realizó un ANOVA de medidas repetidas de dos vías para buscar diferencias en la lluvia de semillas entre las zona altitudinal o formaciones de vegetación y/o por la variación anual. Este análisis fue realizado con el programa estadístico SPSS 17.0 para Windows.

Hicimos un análisis de correspondencia linearizado (ACL) con el programa estadístico CANOCO 4.5 (Ter Braak and Smilauer 2002), en el cual definimos como unidad de análisis el promedio de las seis trampas en cada uno de los sectores, en cada uno de los meses de muestreo (8 sectores x 12 meses = 96 unidades de muestreo). Por medio de este análisis se representan en el espacio de ordenación las relaciones entre la composición de especies y su abundancia, en las zonas analizadas durante el año de monitoreo.

Finalmente para comparar la proporción de especies en cada una de las categorías de los síndromes de dispersión, realizamos un análisis de tablas de contingencia con χ^2 . Para este análisis utilizamos una matriz de la proporción de especies en cada una de los síndromes de dispersión

Resultados

La saturación de especies registrada con nuestra curva de colector en cada una de las zonas analizadas (BP y RA), se encuentra por debajo de los intervalos de confianza para la curva de rarefacción estimada por el índice de Mao Tao (Fig. 4.4).

Observamos dos tendencias diferentes en nuestras curvas de colector. En el BP la curva de colector y de rarefacción muestran una tendencia a estabilizarse, sugiriendo que nuestro esfuerzo de muestro fue el adecuado para estimar la riqueza esperada de semillas en el BP. En los RA, la tendencia es diferente y las dos curvas difieren bastante entre sí, y no se observa una tendencia a estabilizarse, lo que sugiere que el esfuerzo de muestreo en esta zona fue menos eficaz para estimar la riqueza de especies esperada.

Al comparar nuestras curvas con los valores de riqueza máxima esperada de Chao 2 y sus intervalos de confianza, encontramos que nuestros resultados de riqueza observada están por debajo de los intervalos de confianza para este índice, lo que podría sugerir un esfuerzo de muestro insuficiente para estimar la riqueza de semillas en el valle. Sin embargo, ya que nuestro objeto de estudio no fue estimar la diversidad total de semillas en todo el valle, sino en cada una de las zonas altitudinales (BP y RA). Creemos que al encontrar nuestros valores de riqueza cercanos al intervalo inferior de Chao 2, podemos considerar que nuestro esfuerzo de muestreo es representativo de la diversidad de semillas.

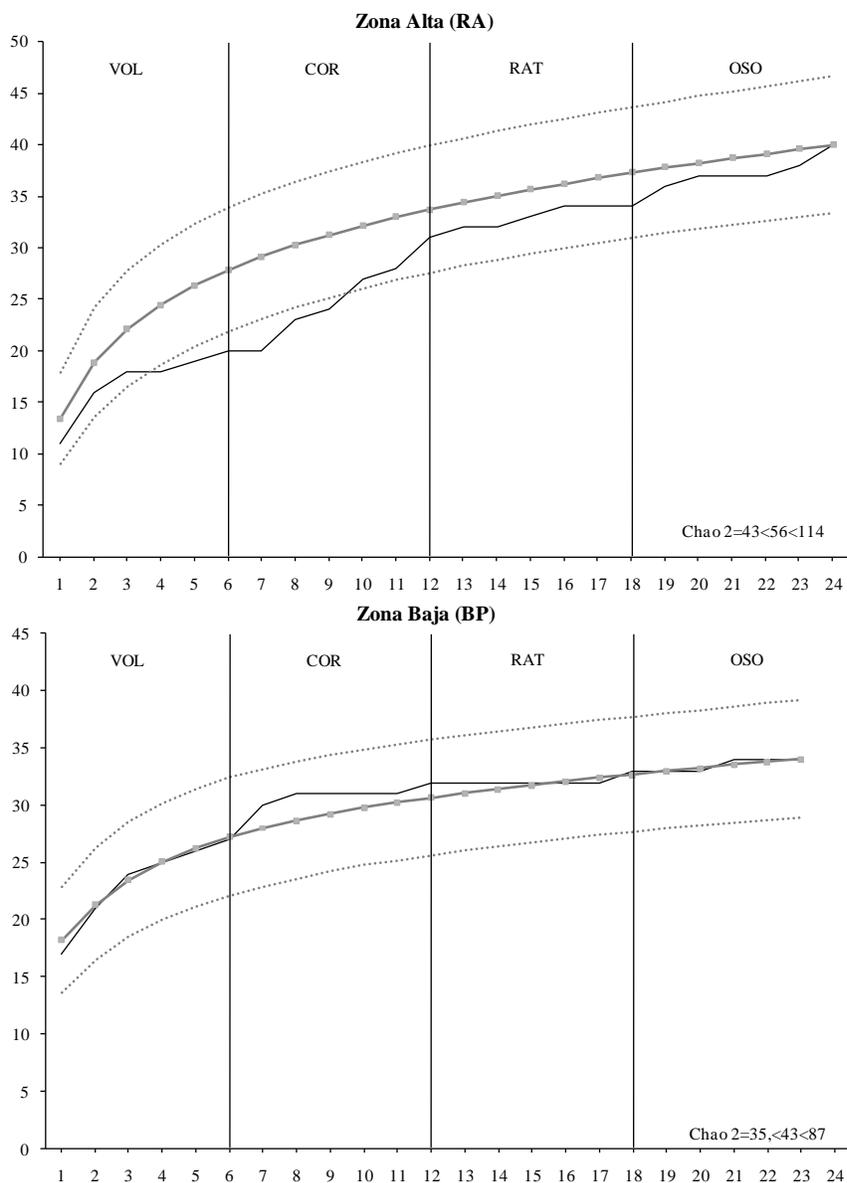


Figura 4.44. Curva de saturación de especies (línea negra), rarefacción (índice de Mao Tao; línea gris y sus intervalos de confianza; líneas punteadas) para la zona alta de RA y la zona baja BP en el Valle de las Piñuelas. La figura se realizó con la riqueza anual acumulada de semillas colectadas en cada una de las trampas en cada uno de los cuatro sectores (VOL: Los Volcanes, COR: El Corbato; RAT: El Ratón, OSO: El Oso).

Variación espacial y temporal de la lluvia de semillas: densidad, diversidad y riqueza

Registramos un total de 20406 semillas durante un año de muestreo, de las cuales el 75% fue colectado en el BP y el 25% en el RA (tabla 4.2).

Al comparar las variables analizadas (densidad, diversidad y riqueza) entre las dos altitudes, sólo se encontraron diferencias significativas para la densidad ($p < 0.05$) (tabla 4.2). Sin embargo a pesar de que no se registraron diferencias en riqueza y diversidad, los promedios fueron ligeramente mayores en los RA (tabla 4.1).

Los resultados del ANOVA de medidas repetidas (tabla 4.2) confirman las diferencias significativas en la dinámica anual de la densidad de semillas ($p = 0.024$) entre el BP y RA ($p = 0.001$). No se registró interacción entre la zona altitudinal y el mes de muestreo, de manera que las variaciones mensuales en la densidad son independientes de la zona altitudinal y del mes de muestro. Es decir que la no están afectadas por la zona ni por el mes.

Las variaciones mensuales de la riqueza de especies fueron significativas ($P < 0.001$), pero a diferencia de la densidad, no hubo diferencias significativas entre las dos zonas de estudio y no registró interacción entre los factores. Finalmente no se registraron diferencias significativas en la diversidad entre las zonas ni entre los doce meses de estudio (tabla 4.4).

Las variaciones mensuales en la densidad de semillas describen un patrón claramente definido en cada una de las zonas analizadas (Fig. 4.5a). En la zona baja, encontramos que la densidad aumenta al final de la época húmeda (octubre) y durante la época seca (noviembre-marzo, Fig. 4.5a y climadiagrama en la Fig. 2.2. Capítulo 2) alcanzando los máximos valores en los meses de diciembre y febrero, disminuyendo progresivamente a medida que entra la época húmeda (abril-septiembre), con un pequeño incremento en el mes de junio (Fig. 4.5a y Fig. 2.2. Capítulo 2). La mayor densidad de semillas fue registrada en el mes de febrero, con un total de 600.9 ± 241.7 sem m^{-2} , un incremento del 45% con respecto a enero, posteriormente disminuye hasta agosto, donde se registran tan solo 36.2 ± 15.7 sem m^{-2} .

Tabla 4.1. Abundancia, densidad ($\text{sem m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), diversidad (N2) y riqueza (S) de especies registradas durante un año, en las dos formaciones de vegetación en el valle de las Piñuelas (media y error estándar, $n=4$ por sitio), Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p<0.05$) según la prueba t de Student.

Formación de Vegetación	BP	RA
Total de semillas colectadas	15334	5072
Densidad de semillas ($\text{sem m}^{-2} \text{ año}^{-1}$)	2732.7±858.3a	1147.8±615.7b
Riqueza (S)	21.2±3.2a	24.5±2.38a
Diversidad (N2)	3.4±0.85a	4.7±3.08a

Un patrón similar se observa en la zona alta RA, en donde la densidad aumenta entre los meses de octubre–enero, coincidiendo con la época seca y disminuye gradualmente entre febrero–septiembre, con un ligero aumento en junio. La mayor densidad se registró en el mes de enero ($211.4\pm150.2 \text{ sem m}^{-2}$) y la mínima en el mes de agosto ($18.6\pm2.8 \text{ sem m}^{-2}$).

La riqueza de semillas en los BP tuvo los valores más altos al final de la época seca (enero-febrero) y los mínimos en la época húmeda (agosto-septiembre). En los RA los valores más altos de riqueza fueron registrados al final de la época seca y comienzo de la húmeda (febrero-marzo), mientras que el más bajo se registró durante la época húmeda (julio) (Fig. 4.5b).

Tabla 4.2. ANOVA de medidas repetidas de 2 vías (zona altitudinal o formación vegetal, $n=4$ y mes, $n=12$) de cada parámetro estimado. Zona= zona altitudinal (BP y RA). * Valor estadísticamente significativo ($\alpha<0,05$), ** Valor altamente significativo ($\alpha<0,001$), ns: no significativo.

Variable	Zona	Mes	Interacción
Densidad($\text{sem m}^{-2} \text{ año}^{-1}$)	0.02*	0.001**	0.38 ^{ns}
Riqueza (S)	0.16 ^{ns}	0.00**	0.7 ^{ns}
Diversidad (N2)	0.13 ^{ns}	0.28 ^{ns}	0.19 ^{ns}

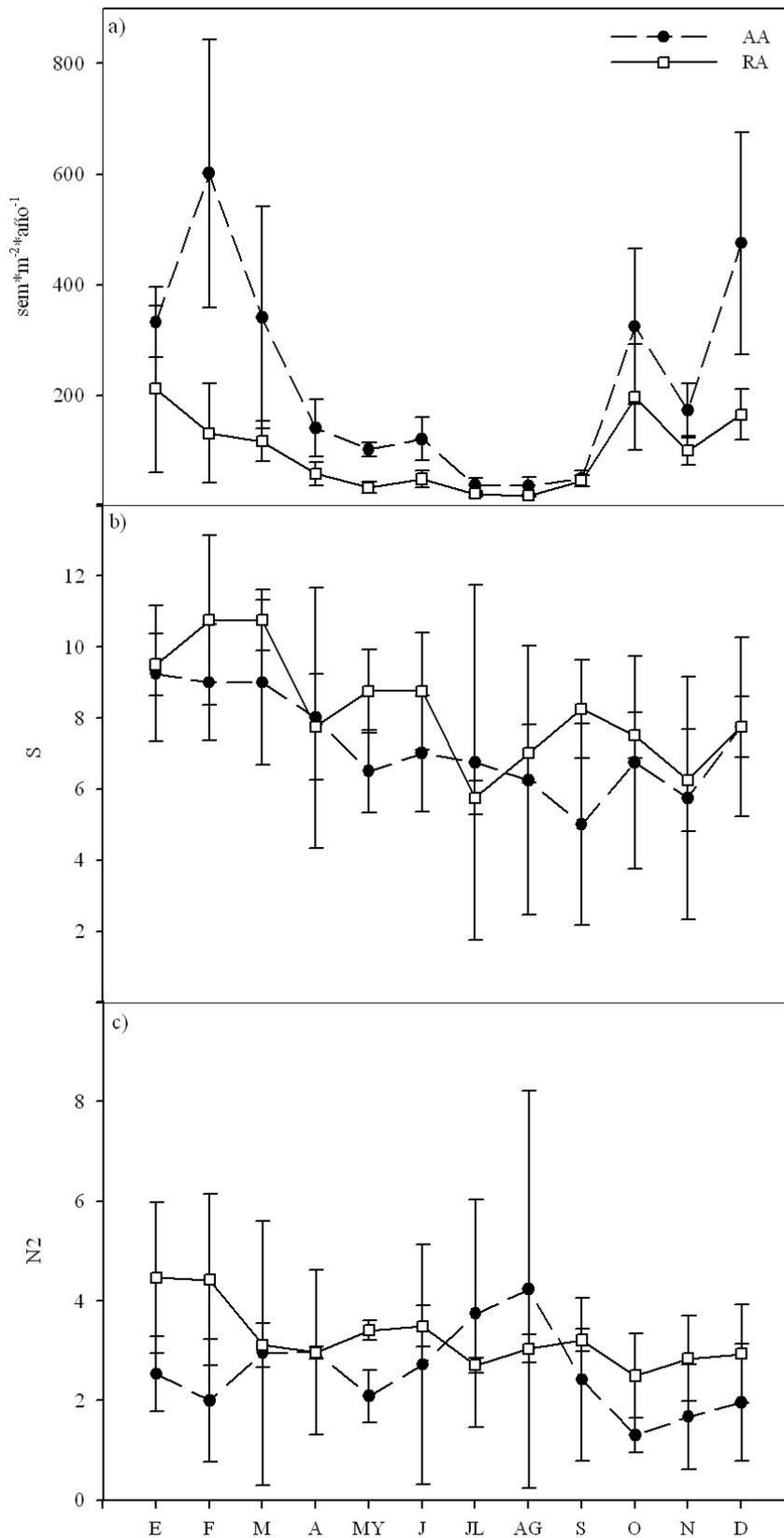


Figura 4.5. Variación mensual a) densidad de semillas (sem m⁻²), b) riqueza de especies (S) y c) diversidad medida con los números de Hill (N2) en la zona baja del valle (BP) y en la zona alta del valle (RA). Promedio y error estándar (n=4).

Composición de la lluvia de semillas y dinámica anual de las especies más abundantes

Al considerar ambas zonas altitudinales, obtuvimos un total de 47 especies en la lluvia de semillas (tabla 4.3), de las cuales 18 fueron determinadas hasta especie, ocho hasta género y 21 permanecen como morfotipos y no corresponden a ninguna de las especies con mayor cobertura en la vegetación en el BP y RA.

En la zona baja (BP), se registraron 34 especies, de las cuales siete (20%) fueron registradas únicamente en esta zona. El aporte de semillas de *Baccharis prunifolia* (31%) y *Ageratina jahnii* (23%) representó más de la mitad (54%) de la densidad total de semillas en esta zona; y las veinte especies con mayor densidad representan el 99% de la lluvia, mientras que las 14 restantes, sólo aportan un 0.6% (tabla 4.3). La dominancia en la densidad de semillas de las especies *B. prunifolia* y *A. jahnii* y un menor número de especies en esta zona (tabla 4.3), puede relacionarse (a pesar de no tener diferencias significativas) con valores más bajos de diversidad (tabla 4.1). Las especies exclusivas de esta formación aportaron el 8% a la lluvia de semillas, de las cuales Morfo 1, aportó el 7% y las 6 restantes el 1% (tabla 4.3).

En la zona alta (RA) registramos un total de 40 especies, de las cuales 13 (32%) fueron exclusivas de esta zona (tabla 4.3). *B. prunifolia* repite como la especie con mayor aporte a la densidad de semillas con el 43%, seguida del frailejón *Espeletia schultzii* con el 14%, juntas aportan el 57% (tabla 4.3). En esta zona las 20 especies con mayor densidad representaron el 98.6% de la lluvia de semillas, mientras que las 20 restantes, aportan tan solo el 1.4% (tabla 4.3).

Las especies exclusivas en esta zona aportaron el 1.4%, de las cuales ninguna aporta más del 1%. Un total de cinco especies exclusivas fueron registradas con tan sólo una semilla. 27 especies son compartidas entre las dos zonas, de las cuales 14 especies se encuentran entre las 20 más abundantes, en cada una de las diferentes unidades analizadas (tabla 4.3). Entre las que tenemos especies nativas de la alta montaña tropical como *B. prunifolia*, *Chaetolepis lindeniana* y *Senecio formosus*, pero también encontramos dos especies *Rumex acetosella* y *Vulpia* sp. de amplia distribución.

Al analizar la dinámica anual de las diez especies más abundantes en los BP (Fig. 4.6), observamos diferencias entre los picos de máxima densidad de semillas para las dos especies más abundantes. *B. prunifolia* es registrada durante todo el año (tabla 4.4), con un máximo de densidad para los meses de

octubre y noviembre, disminuyendo progresivamente hasta alcanzar los menores valores en los meses de julio y agosto. *A. jahnii* tuvo su máxima densidad para el mes de febrero, disminuyendo hasta el mes de abril, pero con un segundo pico, más pequeño que el primero en el mes de junio. Las semillas de esta especie estuvieron ausentes entre los meses de septiembre a diciembre. El morfotipo Morfo 1, tuvo una dinámica similar a *A. jahnii* pero su presencia en las trampas fue discontinua en el tiempo, siendo únicamente registrada para los meses de febrero a abril, en junio y julio.

R. acetosella y *Vulpia* sp., son registradas todos los meses, con patrones anuales similares, pero con diferencias importantes en su densidad. *R. acetosella* tuvo máximos valores de densidad en los meses de enero, marzo y mayo; mientras que *Vulpia* sp., obtuvo sus máximos valores para enero, febrero y abril. Por otra parte, las especies con menor densidad, no tienen un patrón definido, ya que sus valores de densidad no presenta diferencias contrastantes entre los diferentes meses, pudiéndose describir, como eventos de dispersión puntuales en el tiempo.

Al analizar en conjunto la lluvia de semillas, se puede reconocer que, para la mayoría de las especies más abundantes, se presenta un patrón de densidad unimodal, con valores más altos hacia la época seca (noviembre-febrero) y los mínimos hacía la época húmeda (mayo-octubre). Otras especies como *A. jahnii* presentan un patrón bimodal con dos picos de máxima densidad y otras como Morfo 1 y *Rubus* sp., que presentan un patrón de dispersión puntual con una duración de entre uno a dos meses.

El análisis probabilístico (probabilidad de que las semillas de una especie sean colectadas en las trampas) tiene la ventaja sobre el análisis de densidad de que no está sujeto a efectos locales en trampas particulares. Por ejemplo, para *E. schultzei*, la densidad obtenida en el mes de octubre en los rosetales arbustales (113 sem m^{-2}) se debe a su captura en sólo dos trampas de las 14 que estuvieron activas ese mes, en una de ellas se colectaron 339 semillas y en la otra 1 semilla, mientras que en las otras 12 no se colectaron semillas de esa especie. La alta captura de semillas en esa trampa en particular, probablemente se debió a la cercanía de un individuo adulto en dispersión. Cuando se analiza la probabilidad de llegada para esta especie en este mismo mes se obtiene un valor de 0.14 (2/14) que da una mejor perspectiva de la capacidad de dispersión.

Al analizar las variaciones en la probabilidad de llegada de las semillas, encontramos diferencias importantes en las especies más abundantes. Estas diferencias están asociadas al número de trampas en las que son registradas, ya que algunas veces pueden ser registradas en todas las trampas ($p=1$; tienen amplia

dispersión) p.ej. *B. prunifolia* en octubre a diciembre, y otros meses pueden ser registrada en la mitad de las trampas ($p \approx 0.5$). Algunas especies son registradas en menos de 10% de las trampas ($p < 0.1$). Esta probabilidad la asociamos a una baja capacidad de dispersión p.ej. Morfo 24 y *Achyrocline satureioides*. Entre las especies con baja probabilidad se presentan dos tendencias, la primera relacionada con una baja densidad de semillas durante todo el año p.ej. *Hypericum laricifolium* y la segunda con la disminución constante en la densidad, a partir del pico de mayor densidad p.ej. Morfo 1, *Lachemilla* sp. y *Calamagrostis* sp.

En la dinámica de las diez especies más abundantes en la zona alta (RA) (Fig. 4.7), *B. prunifolia* es nuevamente la especie más abundante, pero su dinámica es diferente a la registrada en el BP. Esta especie fue igualmente registrada durante todo el año, en donde su máxima densidad fue para el mes de enero, disminuyendo progresivamente hasta el mes septiembre, a partir del cual aumenta nuevamente su densidad; describiendo un claro patrón unimodal, con un pico de densidad en la época seca entre los meses de octubre-abril.

A pesar de no ser registrada en agosto, la segunda especie con mayor densidad fue *Vulpia* sp., con una dinámica anual similar a la de *B. prunifolia*, con un pico de densidad entre los meses de noviembre a enero. *Lachemilla* sp., tiene también un patrón unimodal, pero a diferencias de las anteriores, su pico de abundancia es en la época húmeda entre los meses de junio a agosto.

E. schultzei fue registrada durante todo el año de muestreo, con bajas densidades, con su pico entre los meses de septiembre a noviembre, en el cual se registró casi la totalidad de las semillas en el mes de octubre (Fig. 4.7). Al contrastar este pico de densidad con la probabilidad obtenida para este mes, observamos que es muy baja por la razón explicada anteriormente.

Tabla 4.3. Densidad (D), Síndrome (S), % de semillas y cobertura (cb) en las parcelas sucesionales de las especies presentes en la lluvia de semillas en el RA y en el BP (S: síndrome; D: densidad; cb: cobertura).

#	Especie	Abr.	S	BP			RA		
				D	%	cb	D	%	cb.
1	<i>Baccharis prunifolia</i>	Bac pru	Ane	4856	31.67	11.5	2436	48.03	4.87
2	<i>Vulpia sp.</i>	Vul sp	Ane	407	2.65	0	554	10.92	0.75
3	<i>Ageratina jahnii</i>	Age jah	Ane	3614	24.5	1.75	99	1.95	0
4	<i>Espeletia schultzii</i>	Esp shu	Bar	16	0.10	11.5	491	9.68	9.87
5	<i>Rumex acetosella</i>	Rum ace	Bar	2136	13.93	11.87	137	2.70	10.62
6	<i>Chaetolepis lindeniana</i>	Cha lin	Bar	787	5.13	0.62	450	8.87	0
7	<i>morfo1</i>	Mor1	Bar	1078	7.03	0	0	0	0
8	<i>Calamagrostis sp</i>	Cal sp	Ane	881	5.75	0	14	0.28	0
9	<i>Geranium sp.</i>	Ger sp	Bar	42	0.27	2.12	136	2.68	2
10	<i>Senecio formosus</i>	Sen for	Ane	214	1.40	0	133	2.62	0
11	<i>Lachemilla sp</i>	Lac sp	Zoo	84	0.55	0	129	2.54	0
12	<i>Luzula racemosa</i>	Luz rac	Zoo	330	2.15	0	8	0.16	1.75
13	<i>Acaena elongata</i>	Ace elo	Zoo	3	0.02	10.12	76	1.50	1.87
14	<i>aff Rubus sp</i>	aRub sp	Zoo	175	1.14	0	13	0.26	0
15	<i>morfo14</i>	Mor 14	Bar	1	0.01	0	70	1.38	0
16	<i>Hypericum laricifolium</i>	Hyp lar	Ane	154	1.00	12	66	1.30	34.62
17	<i>Stevia lucida</i>	Ste luc	Ane	143	0.93	18.75	7	0.14	2.62
18	<i>Orthrosanthus chimboracensis</i>	Ort chi	Bar	31	0.20	1.12	65	1.28	1.75
19	<i>Sisyrinchium tinctorium</i>	Sis tin	Bar	113	0.74	4.5	9	0.18	1.62
20	<i>Erodium cicutarum</i>	Ero cic	Ane	28	0.18	0	63	1.24	0
21	<i>morfo13</i>	Mor13	Ane	0	0	0	29	0.57	0
22	<i>morfo28</i>	Mor28	Zoo	81	0.53	0	0	0	0
23	<i>morfo9</i>	Mor9	Bar	2	0.01	0	20	0.39	0
24	<i>morfo6</i>	Mor6	Bar	44	0.29	0	5	0.1	0
25	<i>morfo5</i>	Mor5	Zoo	37	0.24	0	0	0	0
26	<i>morfo12</i>	Mor12	Ane	0	0	0	12	0.24	0
27	<i>Bromus sp.</i>	Bro sp	Bar	27	0.18	0	0.5	0	0
28	<i>morfo18</i>	Mor18	Bar	0	0	0	8	0.16	0
29	<i>Lupinus sp.</i>	Lup sp	Bar	14	0.09	0.62	7	0.14	0.75
30	<i>Noticastrum marginatum</i>	Not mar	Ane	10	0.07	2.87	3	0.06	0.75
31	<i>Pernettya sp</i>	Per sp	Zoo	2	0.01	3.62	7	0.14	6.12
32	<i>morfo16</i>	Mor16	Bar	8	0.05	0	1	0.02	0
33	<i>morfo15</i>	Mor15	Ane	7	0.05	0	0	0	0
34	<i>morfo19</i>	Mor19	Ane	0	0	0	5	0.1	0
35	<i>morfo17</i>	Mor17	Ane	5	0.03	0	1	0.02	0
36	<i>Trifolium repens</i>	Tri rep	Ane	0	0	0	5	0.1	0
37	<i>Alonsoa meridionalis</i>	Alo mer	Ane	0	0.25	0	3	0.06	0
38	<i>morfo21</i>	Mor21	Ane	2	0.01	0	1	0.02	0
39	<i>morfo20</i>	Mor20	Bar	0	0	0	2	0.04	0
40	<i>Gnaphalium sp</i>	Gna sp	Ane	0	1.5	0.75	2	0.04	0.62
41	<i>morfo24</i>	Mor24	Bar	1	0.01	0	0	0	0
42	<i>Achyrocline saturoides</i>	Ach sat	Bar	1	0.01	0	0	0	0.37
43	<i>morfo22</i>	Mor22	Ind	0	0	0	1	0.02	0
44	<i>morfo23</i>	Mor23	Bar	0	0	0	1	0.02	0
45	<i>morfo25</i>	Mor25	Ind	0	0	0	1	0.02	0
46	<i>morfo 26</i>	Mor26	Ane	0	0	0	1	0.02	0
47	<i>morfo 27</i>	Mor27	Bar	0	0	0	1	0.02	0
% de especies exclusivas				7	23%		13	35%	

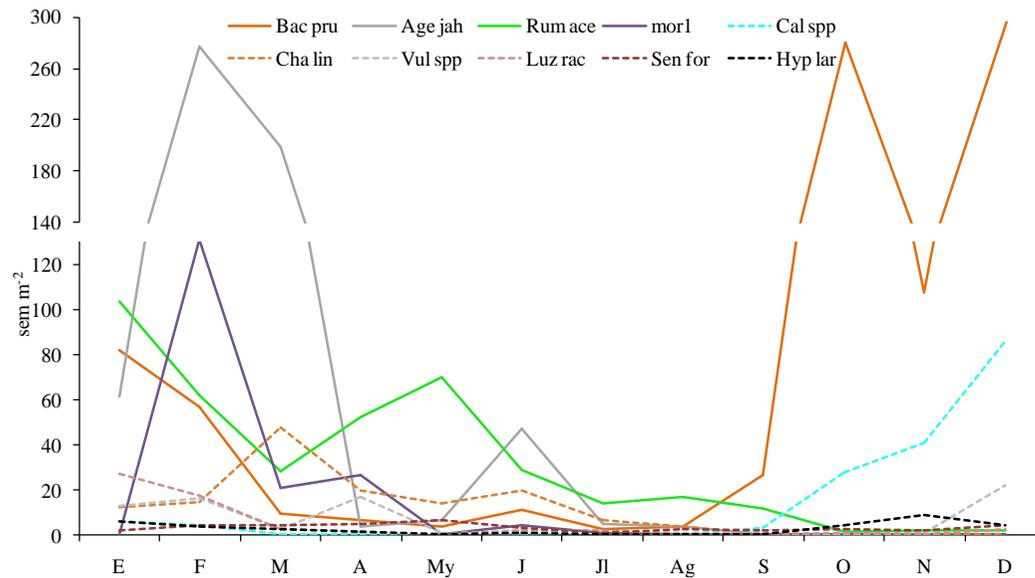
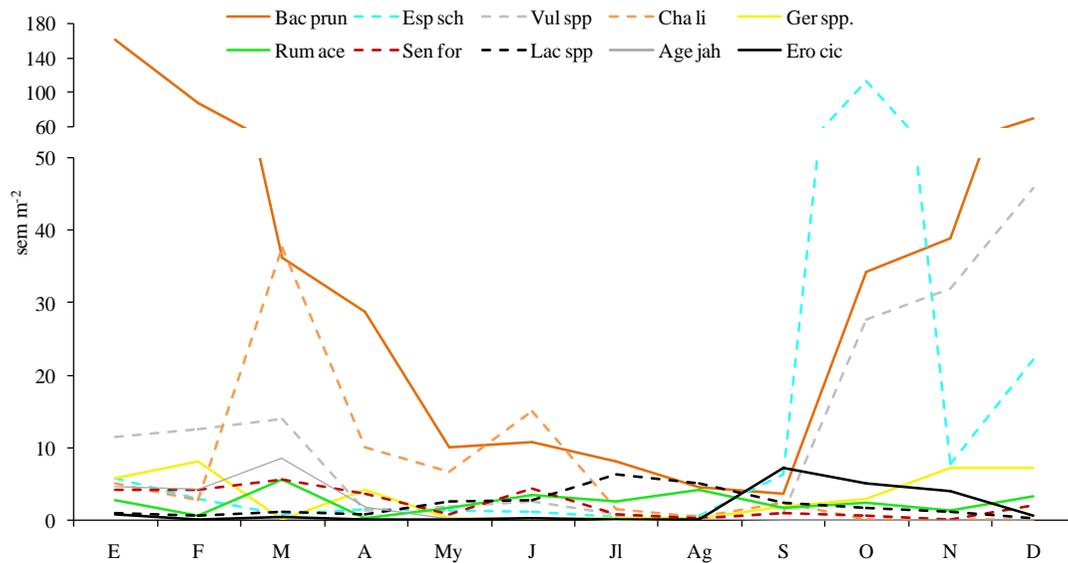


Figura 4.6. Variación mensual de la densidad de semillas de las 10 especies más abundantes en la zona baja del valle de la Piñuelas (BP).

Tabla 4.4. Probabilidad de caída de semillas de las especies registradas en las trampas de semillas, por mes de muestreo en la zona baja (BP).

#	Abr.	E	F	M	A	My	J	Jl	A	S	O	N	D
1	Age jah	0,55	0,48	0,57	0,39	0,81	0,58	0,24	0,24	0,00	0,00	0,00	0,00
2	Bac pru	0,60	0,61	0,57	0,52	0,52	0,63	0,33	0,43	0,90	1,00	1,00	1,00
3	Rum ace	0,55	0,61	0,61	0,70	1,00	0,63	0,57	0,43	0,50	0,13	0,15	0,17
4	Cha lin	0,30	0,43	0,78	0,61	0,90	0,67	0,43	0,48	0,05	0,00	0,00	0,00
5	Mor 1	0,00	0,09	0,17	0,09	0,00	0,13	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
6	Vul spp	0,10	0,22	0,30	0,26	0,10	0,13	0,19	0,14	0,10	0,04	0,08	0,21
7	Luz rac	0,40	0,30	0,13	0,09	0,00	0,17	0,19	0,00	0,00	0,04	0,00	0,04
8	Sen for	0,20	0,26	0,35	0,39	0,43	0,29	0,19	0,19	0,10	0,26	0,31	0,33
9	Lac spp	0,05	0,09	0,13	0,09	0,00	0,29	0,24	0,19	0,05	0,04	0,00	0,00
10	Ste luc	0,10	0,13	0,30	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04
11	Hyp lar	0,15	0,17	0,22	0,13	0,10	0,17	0,00	0,05	0,05	0,09	0,23	0,21
12	Ger spp	0,05	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,14	0,15	0,17	0,15	0,13
13	Ort chi	0,05	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00
14	Esp shu	0,10	0,04	0,00	0,04	0,14	0,04	0,00	0,00	0,00	0,04	0,08	0,00
15	Cal spp	0,45	0,35	0,04	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,10	0,26	0,31	0,38
16	Mor5	0,15	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
17	Mor6	0,05	0,13	0,00	0,17	0,00	0,08	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,08
18	Ero cic	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,10	0,04	0,15	0,13
19	Sis tin	0,05	0,00	0,17	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,25
20	Mor9	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00
21	Bro spp	0,05	0,04	0,00	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,04
22	Mor 14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
23	Lup spp	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,15	0,13
24	Mor15	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
25	Mor16	0,00	0,00	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,09	0,00	0,00
26	Mor17	0,15	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
27	Not mar	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,19	0,15	0,00	0,00	0,00
28	Ace elo	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04
29	Mor21	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
30	Mor24	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
31	Per sp	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,04
32	Rub spp	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,30	0,38	0,29
33	Ach sat	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00
34	Mor 28	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,25

Tabla 4.5. Probabilidades de caída de semillas de las especies registradas en las trampas de semillas por mes de muestreo en la zona alta (RA).



#	Abr.	E	F	M	A	My	J	Jl	A	S	O	N	D
1	Age jah	0,32	0,30	0,27	0,10	0,05	0,10	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00
2	Bac pru	0,68	0,75	0,73	0,65	0,70	0,62	0,45	0,30	0,33	0,79	0,82	0,73
3	Rum ace	0,21	0,20	0,23	0,05	0,20	0,48	0,40	0,35	0,22	0,29	0,18	0,07
4	Cha lin	0,11	0,25	0,91	0,35	0,35	0,48	0,30	0,10	0,17	0,00	0,00	0,00
5	Vul spp	0,32	0,35	0,41	0,15	0,25	0,43	0,05	0,00	0,11	0,43	0,27	0,40
6	Luz rac	0,05	0,05	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00
7	Sen for	0,21	0,25	0,36	0,20	0,15	0,38	0,15	0,05	0,06	0,07	0,00	0,20
8	Lac spp	0,11	0,10	0,14	0,10	0,35	0,33	0,50	0,60	0,39	0,29	0,27	0,07
9	Ste luc	0,00	0,00	0,14	0,05	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00
10	Hyp lar	0,16	0,25	0,23	0,15	0,15	0,10	0,15	0,05	0,06	0,14	0,18	0,27
11	Ger spp	0,42	0,35	0,00	0,15	0,05	0,00	0,05	0,05	0,28	0,29	0,27	0,33
12	Ort chi	0,05	0,05	0,05	0,10	0,20	0,19	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,13
13	Esp shu	0,42	0,30	0,18	0,20	0,15	0,10	0,10	0,15	0,22	0,14	0,18	0,13
14	Cal spp	0,00	0,10	0,09	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,18	0,20
15	Mor6	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
16	Ero cic	0,05	0,00	0,14	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,22	0,21	0,18	0,13
17	Sis tin	0,05	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00
18	Mor9	0,00	0,05	0,00	0,00	0,15	0,10	0,00	0,05	0,06	0,00	0,00	0,00
19	Mor12	0,05	0,15	0,09	0,05	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
20	Mor13	0,00	0,00	0,14	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,18	0,00
21	Mor14	0,00	0,05	0,09	0,05	0,15	0,10	0,10	0,00	0,22	0,21	0,18	0,13
22	Lup spp	0,05	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,28	0,00	0,00	0,00
23	Mor16	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00
24	Mor17	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
25	Mor18	0,00	0,10	0,00	0,00	0,15	0,10	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00
26	Not mar	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,14	0,09	0,00
27	Mor19	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
28	Tri rep	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00
29	Ace elo	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15	0,50	0,14	0,18	0,27
30	Alo mer	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,07
31	Mor20	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00
32	Mor21	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00
33	Mor22	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
34	Mor23	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00
35	Mor25	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
36	Per sp	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,07	0,18	0,13
37	aRub spp	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,13
38	Gna spp	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,09	0,00
39	Mor26	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00
40	Mor27	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00

Figura 4.7. Variación mensual de la densidad de semillas de las 10 especies más abundantes en la zona alta del valle de la Piñuelas (RA).

Análisis de ordenamiento de la lluvia de semillas

En el análisis de correspondencia linearizado (ACL) (Fig. 4.8), realizado con las densidades mensuales de semillas para cada parcela (4 parcelas x 2 alturas x 12 meses= 96 unidades de muestreo) observamos dos tendencias en el ordenamiento de nuestras unidades de muestreo y de las especies. En primer lugar se destaca una clara segregación de las unidades en el segundo eje del ordenamiento. Hacia la parte superior se segrega el 52% de las unidades de la zona alta (RA); de los sectores Volcanes, Oso y Ratón. Hacia la parte inferior del gráfico se observa una segregación del 47% de las unidades de la zona baja (BP) de los cuatro sectores (Fig. 4.8). En la parte central del gráfico se observa la aglomeración de diferentes unidades, que corresponden tanto a la zona alta como a la zona baja y de diferentes sectores.

La separación registrada en el eje 2, es acorde a las diferencias en la composición de especies en la lluvia de semillas, asociadas a las especies exclusivas de cada unidad. Hacia la parte superior, las unidades de muestreo se asocian a las especies morfo 27, *Gnaphalium* sp., *A. meridionalis* entre otras, mientras que en la parte inferior están asociadas a morfo1, *S. lucida* y *A. jahnii*. Hacia el centro de la nube de puntos, observamos la aglomeración de 39 unidades (40%) pertenecientes a diferentes zonas altitudinales y sectores, todas asociadas a *Lupinus* sp. y *B. prunifolia*.

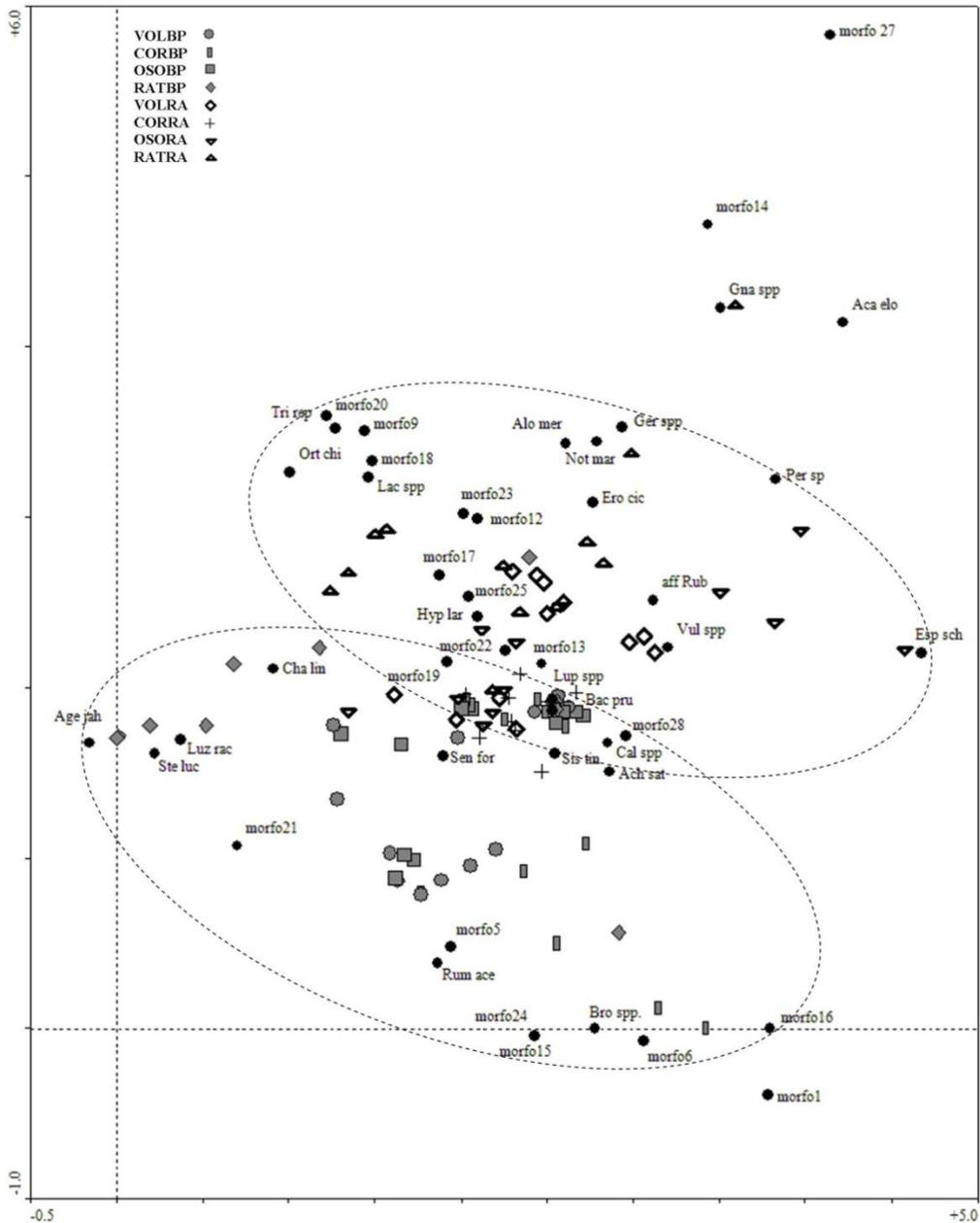


Figura 4.85. Análisis de ordenamiento (ACL) de la lluvia de semillas en la zona alta (RA) y la zona baja (BP) del valle de la Piñuelas. COR=El Corbato, VOL=Los Volcanes, OSO=El Oso, RAT=El Ratón, RA: zona alta de rosetal arbustal bajo, BP: zona baja de Bosque paramero. Para cada uno de los sectores hay 4 parcelas en 12 meses para un total de 96 unidades.

La separación de las unidades en el eje 1 puede relacionarse con diferencias en la composición de especies, en cada una de las dos unidades, que es donde principalmente se observan las diferencias. Estas diferencias son más obvias en algunos de los meses, mientras que para otros no lo son tanto y se aglomeran las unidades de muestro. En este sentido, las unidades más cercanas se dan por similitudes en la abundancia y composición de especies y la superposición de los picos de densidad. En este escenario

tenemos que algunos meses, la composición de especies es más afín entre unidades que pertenecen a diferentes zonas altitudinales, como p.ej. en la parte superior del gráfico, donde se observa una unidad RATBP (diamante gris), rodeada de varias unidades de VOLRA (triángulo blanco) (Fig. 4.8); esta similitud entre las diferentes zonas, pueden estar determinada al registro de seis especies abundantes, compartidas entre las dos zonas altitudinales. Otro factor a tener en cuenta, es que las divergencias observadas, pueden ser ocasionadas por especies con baja densidad y probabilidad, y que son registradas en sólo unas pocas trampas asociadas a un sector particular.

Síndromes de dispersión

En cuanto al número de especies por síndrome de dispersión, encontramos que en los BP, la mayor proporción de especies presentes en las trampas son dispersadas por barocoría (Fig. 4.9a) alcanzando un poco más del 40%. Mientras que las especies dispersadas por anemocoria, representan el 38%. Al hacer esta misma comparación, pero teniendo en cuenta la proporción de semillas registradas, las tendencia cambia, y encontramos que cerca del 50% de las semillas son dispersadas por el viento y por barocoria un poco más del 30% (Fig. 4.8b).

En los RA, la proporción de especies y de semillas dispersada por el viento corresponden a más del 50% y 70%, respectivamente. De manera que en esta zona altitudinal, este síndrome se consolida como el mejor representado en la vegetación.

Una importante proporción de las especies registradas en el área de estudio pertenecen a la familia Asteraceae, representada por el 23% y el 17% de las especies en la zona alta y baja respectivamente. *B. prunifolia*, la especie dominante en la lluvia de semillas (tabla 4.3) pertenece a esta familia.

En la zona baja la barocoria es el síndrome de dispersión mejor representado en número de especies con el 44%, mientras que en la zona alta, ocupa el segundo lugar con el 32%. En tercer lugar se encuentra la zoocoria en ambas zonas, con el 18% y 12% de las especies respectivamente (Fig. 4.9a). Sin embargo estas diferencias no fueron significativas ($p > 0.05$).

Los síndromes de dispersión para dos morfoespecies (morfo 22 y morfo 25) en la zona alta no pudieron ser determinados, y finalmente al estimar la proporción en la densidad de semillas registrada para cada

uno de los síndromes de dispersión (Fig. 4.9b) entre las zonas, no encontramos diferencias significativas ($p>0.05$).

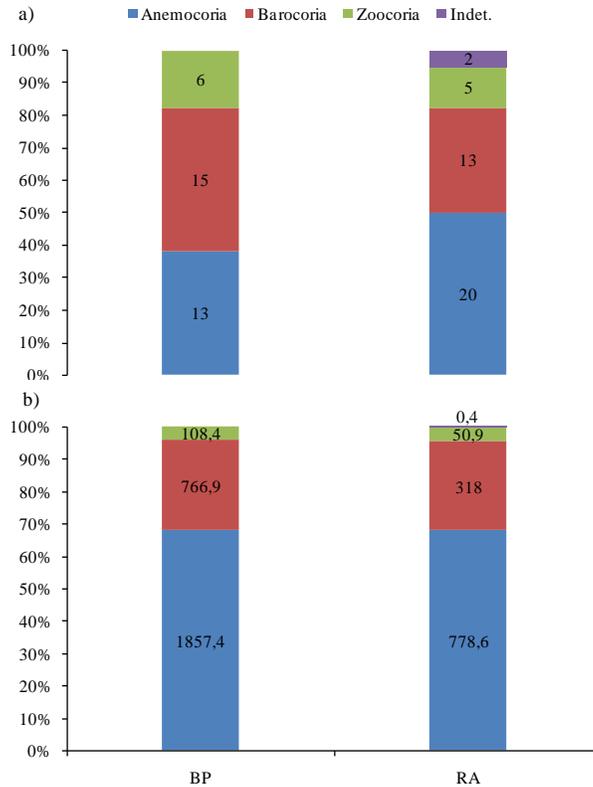


Figura 4.9. Proporción de los síndromes de dispersión presentes en la lluvia de semillas en las dos zonas altitudinales. a) Proporción del número de especies que pertenecen a un síndrome; b) proporción de la densidad de semillas (sem m⁻²). BP: zona baja de Bosque paramero, RA: zona alta de Rosetal arbustal bajo, Indet = síndrome indeterminado.

Discusión

Estructura espacial de la lluvia de semillas

Los resultados obtenidos indican claramente que hay un mayor flujo de semillas en la zona baja del valle. En particular, se registró una gran abundancia de semillas de especies que dominan la cobertura de la vegetación en la zona alta y son consideradas buenas y excelentes colonizadoras (Capítulo 3, este trabajo). Resultados similares fueron registrados por Díaz-Martín (2007) en diferentes tipos de vegetación en la alta montaña en Colombia, quien reportó mayor densidad de semillas en la vegetación de matorrales nativos

(similares en estructura y composición a la zona baja con vegetación de Bosque paramero), donde *B. prunifolia* fue la especie dominante en la lluvia de semillas.

En nuestra área de estudio la vegetación de las áreas sucesionales es más similar a la vegetación de Rosetal arbustal que domina en la zona alta. Esto es causado por las limitaciones, en la colonización de las especies de Bosque paramero, de manera que estas son reemplazadas por especies de la zona alta, con mayor capacidad de colonización y de establecimiento en áreas abiertas, como las parcelas sucesionales. Resultados similares han sido reportados en los Alpes en el trabajo de Chambers *et al.* (1991).

Otros estudios como el de Lyaruu (1999), reporta que la disminución de la cobertura de vegetación aumenta la importancia de la anemocoria y destaca su rol en los procesos de regeneración de la vegetación en laderas degradadas en montañas tropicales en Tanzania. Las adaptaciones morfológicas de las semillas anemócoras favorecen su dispersión por el viento, pudiendo alcanzar desde decenas, hasta cientos de metros, lo que favorece su dominancia en la lluvia de semillas. La eficacia de estos mecanismo en zonas abiertas, como los Rosetales arbustales de la zona alta y las parcelas sucesionales en la zona de Bosque paramero, probablemente favorezca la capacidad de dispersión (Bakker *et al.* 1996). Por otra parte una menor densidad de semillas en la zona alta, puede deberse a la influencia del viento, ya posiblemente en las zonas abiertas donde se pusieron las trampas, alcance mayores velocidades y arrastre las semillas por fuera de la parcela, disminuyendo la probabilidad de que caigan en las trampas de esta zona. Ya en la zona baja, es probable que el viento choque con la vegetación sucesional y reduzca su velocidad, aumentando la probabilidad de caída, similar una trampa de semillas, como lo describen para zonas áridas Bullock y Moy (2004).

La tendencia a una mayor densidad de semillas en zonas con vegetación de arbustal, como la que se desarrolla en la zona baja, son congruentes a los registrado para la Gran Sabana (Flores y Dezzio 2005) y para matorrales alto andinos (Diaz-Martin 2007), así como un descenso en densidad de semillas, con aumento de la altitud (Molau y Larson 2000).

Para la zona alta con vegetación de Rosetal arbustal (RA), no hay estudios previos sobre la lluvia de semillas. Por lo tanto este trabajo es una aproximación inicial en esta línea de investigación, en el conocimiento de los síndromes y la dinámica anual en la dispersión de semillas en ecosistemas de alta montaña tropical.

La densidad de semillas y la capacidad de los vectores de dispersión en cada una de las formaciones de vegetación analizadas, pueden incidir en la dinámica sucesional, influyendo en las rutas sucesionales. Sin embargo, la germinación y establecimiento van a depender de condiciones de los micrositios de implantación o sitios seguros con características de humedad y luz particulares (Chambers *et al.* 1991, Murdoch y Ellis 2000, Nathan y Landau 2000), que favorezcan al desarrollo de las plántulas de especies de Bosque paramero (Puentes 2010, Lambí *et al.* 2013). Por ejemplo, las semillas de *Chaetolepis lindeniana*, presentan una gran capacidad de dispersión, pero la especie presenta poca cobertura en la vegetación de áreas sucesionales, lo que puede interpretarse como evidencia de limitaciones a la germinación o a la sobrevivencia de plántulas y juveniles por las condiciones ambientales que pudieran ser más adversas en las áreas sucesionales.

La segregación de las unidades de muestreo en el ACL evidencia diferencias en riqueza y densidad en la lluvia de semillas entre las dos zonas analizadas durante nuestro muestro. Sin embargo su agregación hacia el centro de nuestro análisis de ordenamiento, permite suponer que las semejanzas observadas, pueden ser atribuibles los meses con baja densidad en la lluvia de semillas y donde se registran los picos de dispersión de las especies compartidas entre las dos unidades. Estos resultados son similares a los registrados por Díaz-Martín (2007) en un paisaje fragmentado de bosque altoandino en Colombia, en el cual la separación entre unidades de vegetación arbustiva y potrero, se debe a las variaciones en la importancia de semillas de especies leñosas y herbáceas en la lluvia de semillas.

Comparación de la estructura de la lluvia de semillas y la vegetación sucesional

Varios autores sugieren que en paisajes degradados, uno de los principales filtros que impiden la regeneración de la vegetación, es la ausencia de propágulos (Primack y Miao 1992, Holl 1999, Vargas 2007). En este trabajo tenemos especies que son abundantes en la vegetación y están presentes en la lluvia de semillas pero también el caso contrario de especies que si están presentes en la lluvia de semillas pero no se establecen. De manera que los cambios observados en la fisionomía de la vegetación, pueden estar relacionados con barreras al establecimiento y ausencia de micro sitios de implantación y no sólo con la capacidad de dispersión de las especies.

Pueden distinguirse varias tendencias si comparamos la importancia de una especie en la lluvia de semillas con su presencia en la vegetación sucesional. Tenemos especies como *E. schultzii*, que es buena

colonizadora pero sólo representa el 0.1% de las semillas en el BP, aumentando al 10 % en los RA, con coberturas cercanas al 10% en ambas zonas altitudinales. Otra especie a destacar es *Hypericum laricifolium*, que alcanza apenas un poco más del 1% de las semillas en ambas zonas pero es altamente colonizadora, llegando al tener hasta más del 30% de coberturas en los RA. La única especie que es excelente colonizadora y presenta una densidad importante en la lluvia de semillas, alcanzando entre el 10% y 11%, es *Rumex acetosella* cuyo origen es de zonas templadas del viejo mundo.

Dos especies *B. prunifolia* y *A. jahnii* fueron las especies con mayor densidad de semillas en la zona baja; ambas tienen una producción masiva de semillas y son principalmente dispersadas por el viento, pero tienen capacidad de colonización contrastantes, ya que *B. prunifolia* es excelente colonizadora, mientras que *A. jahnii* es mala. De manera que una alta densidad en la lluvia de semillas no implica una alta capacidad de colonización, por lo que podemos suponer la existencia de otro tipo de barreras en el establecimiento en esta especie (Vargas 2007, Murdoch y Ellis 2000). Otro caso de una especie que no es buena colonizadora pero está bien representada en la lluvia de semillas, es *Calamagrostis effusa*, que tuvo una alta densidad de semillas, pero a diferencia de las anteriores, las macollas de esta especie están ausente en las parcelas sucesionales en la zona baja, y en la zona alta sólo 0.25%, en parcelas sucesionales.

Especies buenas y excelentes colonizadoras como *Acaena elongata*, con una densidad en la lluvia de semillas de 0.2%; y *Geranium* sp., representada por el 2.6% de la lluvia de semillas; *Stevia lucida* con una densidad de 0.9% en la lluvia de semillas sugieren un “trade off” entre la capacidad de dispersión (densidad de semillas) y la habilidad de colonización (Thompson *et al.* 2001).

Dinámica temporal de la lluvia de semillas

Como lo hemos mencionado antes, varios autores han registrado variaciones importantes en la densidad y riqueza de la lluvia de semillas en otros tipos de vegetación, en donde la máxima densidad de semillas, se alcanza en la época seca y la mínima en la época de lluvias, cuyas diferencias pueden estar dadas por la fenología de la floración, sin descartar la acción mecánica de la lluvia sobre los frutos, que puede desprender los frutos y las semillas antes de ser dispersadas. Nuestros resultados son acordes a estas observaciones e indican que, en las zonas alta y baja existe una estrecha relación entre la dinámica anual de la lluvia de semillas y los periodos secos y húmedos (Wikander 1986, Mostacedo *et al.* 2001, Flores y Dezzeo 2005, Rodríguez-Santamaría *et al.* 2006, Díaz-Martín 2007). Además no descartamos que estas diferencias puedan estar relacionadas con la influencia del viento, como lo mencionamos previamente.

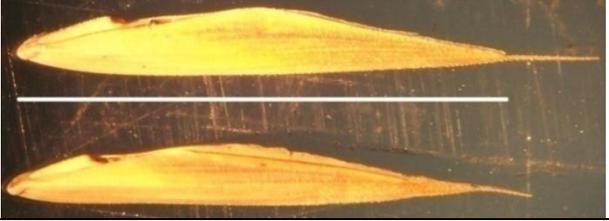
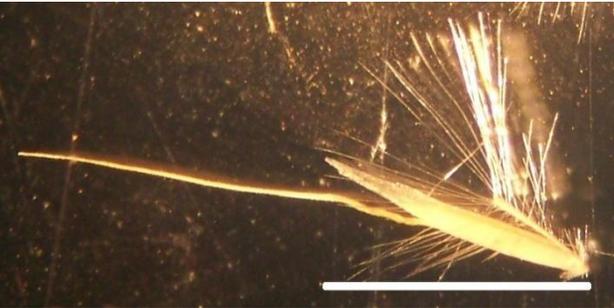
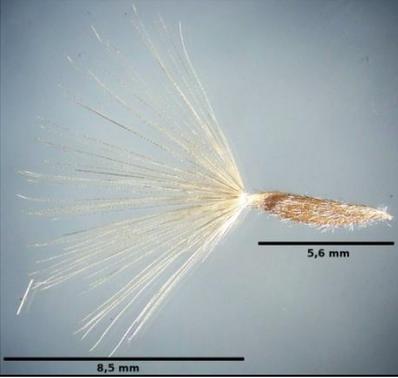
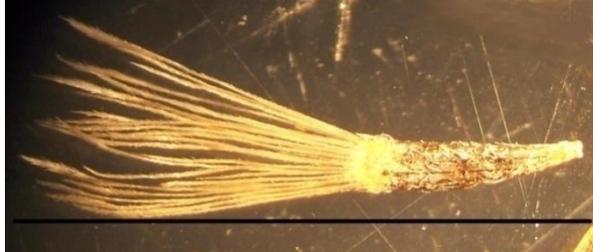
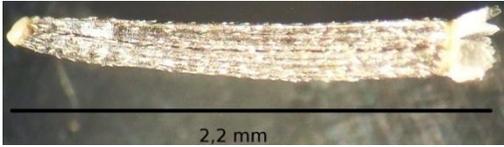
Limitaciones metodológicas

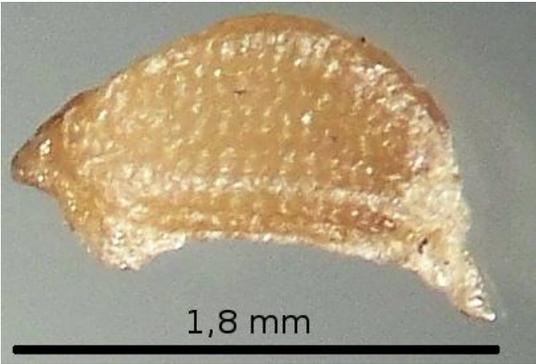
La baja densidad de semillas de especies abundantes en la vegetación de BP (tabla 4.4), como *Pernettya prostrata* que es dispersada por aves (endozoocoria), indica que nuestro método de muestreo no es eficaz para este tipo de semillas, ya que las aves prefieren los bordes de los arbustales, donde encuentran refugio y alimento, evitando atravesar las zonas abiertas, lo que genera limitaciones para su dispersión en las parcelas sucesionales.

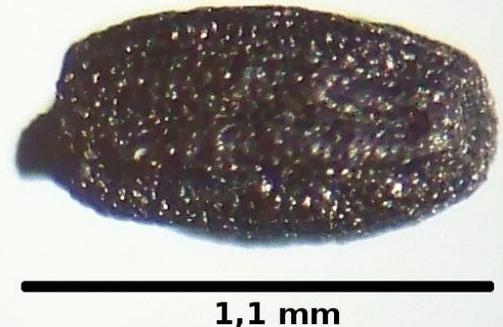
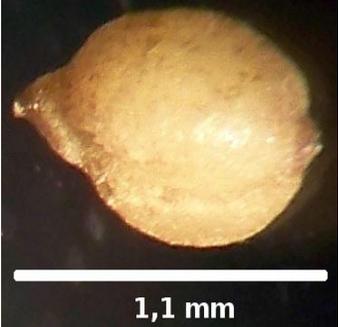
Finalmente, una de las mayores limitaciones en el análisis de los datos proviene de no haber podido identificar un porcentaje significativo de las semillas, lo cual hace difícil comparar la composición de la lluvia de semillas con la de las especies de ambos tipos de vegetación. De manera, que para continuar este tipo de estudios es prioritario generar un catálogo ilustrado de semillas de paramo, el cual comenzamos en este trabajo. Además, en base a nuestros resultados y al diseño de las trampas de semillas podemos considerar la probabilidad de sesgos en el registro de semillas dispersadas por la lluvia (hidrocoria).

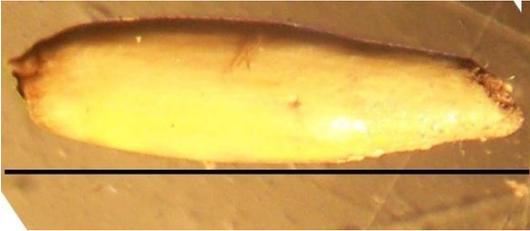
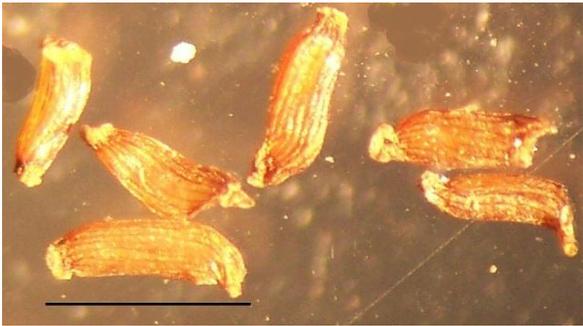
Además durante el análisis de las muestras, encontramos aproximadamente cerca del 25% de las semillas no eran fértiles (obs. pers). Igualmente nuestros resultados no incluyen las pérdidas por depredación y mortalidad postdispersión (Fig. 4.1). Aspectos que han de ser tenidos muy en cuenta al hacer generalizaciones sobre la dinámica sucesional. Por lo tanto recomendamos que para reducir este sesgo se hagan ensayos de germinación y sobrevivencia, lo que implica una perspectiva análoga a este estudio, así como análisis del banco de semillas.

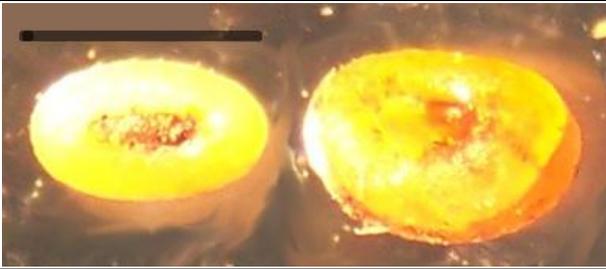
Anexo 4.1. Catálogo de semillas colectadas en la zona alta y zona baja del Valle de las Piñuelas. mm = milímetros.

	
<p><i>Bacharis prunifolia</i></p>	<p><i>Calamagrostis</i> sp.</p>
	
<p><i>Vulpia</i> sp.</p>	<p><i>Bromus</i> sp.</p>
	
<p><i>Calamagrostis</i> sp1</p>	<p><i>Noticastrum marginatum</i></p>
	
<p><i>Ageratina jahhni</i></p>	<p>Morfo 21</p>
	
<p>Morfo 5</p>	<p>Viento 3</p>

	 <p>2,2 mm</p>
<p><i>Senecio formosus</i></p>	<p><i>Senecio formosus</i></p>
	
<p><i>Achriocline saturoides</i></p>	<p><i>Nasella aff. linearifolia</i></p>
	
<p>Morfo 11</p>	<p><i>Erodium cicutarium</i></p>
	 <p>1,8 mm</p>
<p>Morfo 5</p>	<p><i>Orthosantus chimboracensis</i></p>

	
<p><i>S. tictorum</i></p>	<p>Morfo 15</p>
	
<p><i>Rumex acetosella</i></p>	<p><i>Luzula racemosa</i></p>
	
<p><i>Chaetolepis lindeniana</i></p>	<p><i>Espeletia shultzii</i></p>
	
<p>Morfo 6</p>	<p><i>Hypericum aricifolium</i></p>
	
<p><i>Alonsoa meridionalis</i></p>	<p>aff <i>Lachemilla</i> sp.</p>

 <p>1,6 mm</p>	
<p><i>Geranium sp.</i></p>	<p><i>Trifolium repens</i></p>
	
<p>Morfo 14</p>	<p>Morfo 9</p>
	
<p>Morfo 16</p>	<p>Morfo 21</p>
	
<p>Morfo 1</p>	<p><i>Lupinus sp.</i></p>

	
<p><i>Galium</i> sp.</p>	<p>Aff <i>Rubus</i> sp.</p>
	
<p><i>Pernetya prostrata</i></p>	

Capítulo 5. Síntesis final

Discusión de hipótesis y análisis integrado

En esta sección retomamos las hipótesis de trabajo planteadas en la introducción y, a partir de un análisis integrado, damos respuestas a las preguntas de investigación, analizando y discutiendo las evidencias experimentales.

Hipótesis 1: *Considerando que la colonización de las parcelas sucesionales depende entre otros factores de los síndromes de dispersión de las especies y la distancia a las fuentes de propágulos se espera que algunas de las especies presentes en ambos tipos de vegetación natural no logren colonizar las parcelas sucesionales, las cuales en consecuencia tendrían una menor diversidad o diferente estructura de la vegetación. Asimismo, se espera que las especies que no colonizan estén ausentes o sub-representadas en la lluvia de semillas por lo que, el espectro de síndromes de dispersión sería diferente entre las especies que colonizan y las que no lo hacen.*

Para la discusión de esta hipótesis nos basamos en un análisis integrado de los capítulos tres y cuatro, relacionando las diferentes categorías de habilidad de colonización de las especies con la lluvia de semillas, centrándonos en los diferentes mecanismos y estrategias de las plantas para dispersar sus semillas y colonizar las áreas abiertas por el disturbio agrícola. Encontramos que en efecto, la diversidad en las parcelas relictuales en la zona baja de Bosque paramero es mayor que en las parcelas sucesionales, lo que apoya la primera parte de nuestra hipótesis de trabajo. Resultados similares para el páramo fueron encontrados por González (2010) y González *et al.* (2011) en un Bosque preparamero en la vertiente llanera de la Sierra Nevada de Mérida, muy cerca de nuestro sitio de estudio; en este caso, las parcelas sucesionales eran “una mezcla en la que fisonómicamente es similar al páramo pero con algunas especies del ecosistema forestal original”. Este autor resalta la cobertura de especies en las parcelas sucesionales de los arbustos *Hypericum laricifolium* y *Espeletia schultzei* y la desaparición de especies trepadoras y de árboles como *Vallea stipularis*, tendencias similares a las nuestras.

Para la zona alta del valle encontramos que la diversidad y riqueza tienden a ser más altas en las zonas de vegetación relictual, pero las diferencias no son significativas. Esto difiere de lo encontrado

por Sarmiento *et al.* (2003) en el mismo sitio y por Jaimes y Sarmiento (2002) en un páramo colombiano, donde registraron una mayor diversidad en el páramo no cultivado, comparado con parcelas sucesionales de cualquier edad de abandono.

Analizando la relación entre la lluvia de semillas y la cobertura de las especies en categorías de colonización opuestas (categoría I y IV), podemos hacer algunas generalizaciones. Tenemos por una parte, especies que no colonizan las parcelas sucesionales (categoría I) y que están casi ausentes en la lluvia de semillas. Esto sugiere que la ausencia de colonización puede deberse a deficiencias en la dispersión, ya que especies comunes del bosque paramero, como *Myrsine dependens*, *Ribes canescens*, *Vaccinium floribundum*, *Stevia caracasana* y *Vallea stipularis* presentan una cobertura menor del 1% en las parcelas sucesionales (tabla 3.3) y no son registradas en la lluvia de semillas.

En contraste, otra especie leñosa del Bosque paramero, como es el árbol de pequeño porte *Chaetolepis lindeniana* que está ausente en la vegetación sucesional de la zona baja, pero sus semillas representan más del 5% del total colectado en esta zona. *C. lindeniana*, supera las barreras a la dispersión, pero su baja cobertura indica limitaciones al establecimiento y/o una baja viabilidad de sus semillas. Resultados similares han sido descritos para otros ecosistemas alpinos en los trabajos de Chambers y Haefner (1991) y Thompson *et al.* (1993), aunque también hay que tener en cuenta el efecto de borde generado por la fragmentación, que cambia las características microambientales del borde hacia el interior de los relictos de Bosque paramero, incidiendo en las características físicoquímicas y con consecuencias como la inhibición del desarrollo e implementación de sus semillas.

Este conjunto de factores pudieran estar generando un feedback negativo, que se pudiera caracterizar por la ausencia de núcleos de regeneración en las parcelas sucesionales, lo que explicaría los cambios en la estructura de la vegetación entre el BP y BPT. Sin embargo los Bosque parameros en línea podrían incidir positivamente en la formación de pequeños núcleos de regeneración, mediante los cuales se pudieran incrementar el flujo de semillas hacia el interior de la parcela. Y considerando que las condiciones microambientales en estos relictos creemos que se puede ver favorecido un desarrollo de la vegetación desde el borde hacia el interior de la parcela sucesional.

¿Por qué *C. lindeniana* si puede superar las barreras a la dispersión y otras especies arbóreas no? Según las características de sus frutos y semillas, *C. lindeniana* es dispersada por barocoria, pero dadas las características de sus semillas como su tamaño puede ser además dispersada por el viento, lo cual es común en el páramo, donde se han registrado numerosos síndromes de dispersión secundarios en varias especies (Melcher *et al.* 2000), los cuales según las condiciones ambientales (fuertes vientos o periodos de lluvia intensos) pueden tener mayor relevancia que los primarios. De manera que en el caso *C. lindeniana* la anemocoria como síndrome de dispersión secundario, pudiera ser más eficaz que la barocoria. Esto puede ser explicado, basándonos en los argumentos planteados por Wilson (1993) en los cuales destaca que la amplitud de la sombra de semillas anemócoras es más extensa que las de otros síndromes de dispersión, así carezcan de estructuras especializadas, lo que apoya nuestra hipótesis. Además la densidad de semillas registrada para esta especie, incrementa su potencial de dispersión. Nuestros resultados son congruentes con los resultados obtenidos, en la modelación del espectro de dispersión PAPPUS (Tackenberg *et al.* 2003), donde el potencial de dispersión está relacionado con la cantidad de propágulos dispersados, la altura en la cual se desprenden de la planta madre y de las condiciones climáticas.

La ausencia de otras especies dispersadas por barocoria como *Morella pubescens* y algunas dispersadas por animales como *Cestrum buxifolium* en la lluvia de semillas, sugeriría que estas no presentan síndromes de dispersión secundarios evidentes, que aumenten su capacidad de dispersión, y en caso de tenerlos estos no favorecen su aparición en las trampas de semillas.

En la zona alta de Rosetales arbustales también se observa que algunas especies, como los arbustos esclerófilos *Arcytophyllum nitidum* y *V. floribundum* no están representados en la lluvia de semillas ni en la vegetación de las parcelas sucesionales, sugiriendo nuevamente, la presencia de barreras a la dispersión. En esta zona la gramínea *Calamagrostis effusa*, registró el 0.3% de las semillas, con una cobertura del 0.28% en las parcelas sucesionales y de 20% en las relictuales. Mientras que para la zona baja, con tan sólo un 0.25% de la cobertura, estuvo representada por el 6% de las semillas registradas para esta zona, ubicándose entre las 10 especies más abundantes de la lluvia de semillas.

¿A qué se debe que *Calamagrostis* sp. esté mejor representada en la lluvia de semillas de la zona baja mientras que su cobertura sólo es importante en la zona alta? Es probable que la alta proporción de semillas de esta especie en la zona baja, sea consecuencia del amplio rango de dispersión de sus

semillas. Lo cual es acorde a lo registrado por Willson (1993) en donde reporto distancias de hasta cientos de metros para las semillas dispersadas por este síndrome.

En este sentido en las zonas abiertas típicas de la zona alta, la anemocoria es un síndrome de dispersión generalizado y con un amplio espectro de dispersión que puede disminuir la probabilidad de caída en nuestras trampas de semillas. Mientras que en la zona baja es posible que se forme un efecto de trampa de semillas por la vegetación, ya que las corrientes de aire cargadas con semillas chocan contra la vegetación, disminuyendo la velocidad del viento incrementando así, la caída de las semillas (Bullock y Moy 2004).

Es posible que la densidad de semillas se relacione con la distancia, teniendo una mayor probabilidad de caída en las trampas más cercanas a los relictos de vegetación (Fig. 4. 6 y 4.7). Sin embargo, en nuestro montaje experimental no tuvimos en cuenta la distancia de cada trampa, a la distancia al borde. Sin embargo, resultados reportados por Bullock y Moy (2004) en vegetación arbustiva (similar al Bosque paramero en sucesión) en Inglaterra, registraron variaciones significativas en el número de semillas, al evaluar la distancia a la fuente de semillas, arbustos de *Erica* sp. y *Calluna* sp. Estos resultados sugieren que en el área de estudio pudiera presentarse la misma tendencia y que la vegetación de Bosque paramero funcione como una trampa de semillas.

Algunas de las especies que no colonizan las parcelas sucesionales (categoría I) son dispersadas por el viento, ya sea como síndrome principal o secundario, logrando pasar las barreras a la dispersión y registran densidades considerables de semillas. En cambio las semillas dispersadas por barocoria, balocoria y zoocoria no son registradas por lo que suponemos que su dispersión está siendo limitada. Sin embargo, hay que tener en cuenta que el diseño de nuestras trampas pudiera favorecer la caída de semillas anemócoras. Es posible que en ocasiones el crecimiento de la inflorescencia, pudiera ubicarla por encima de alguna trampa y favorecer su caída, generando un aumento en la densidad de semillas, pero de manera puntual en tan sólo unas pocas trampas. Esto es precisamente lo que ocurre con *E. schultzei*, donde el aumento en su densidad de semillas es puntual, asociado a tan sólo una probabilidad de caída de 0.14.

En cambio *Berberis discolor* y *Vaccinium floribundum*, tienen semillas dispersadas por animales, específicamente por endozoocoria, lo que en teoría deberá aumentar su capacidad de dispersión al

ser transportadas por las aves cientos de metros, lo que supondría su escape a las barreras de dispersión en el Bosque paramero fragmentado. Esto se contradice con nuestros resultados ya que, su presencia es nula en las trampas de semillas. Lo anterior puede deberse a la ausencia de lugares de descanso para las aves dentro en las parcelas sucesionales de la zona baja, limitando la caída de semillas ornitócoras en esta área, así como a que nuestras trampas no son las adecuadas para muestrear este tipo de síndrome de dispersión.

En el trabajo de Velasco-Linares y Vargas (2007) se describe como la presencia de perchas para las aves dentro de los pastizales en sucesión detenida, aumenta la caída de semillas debajo de las perchas. Estas semillas son defecadas cuando las aves utilizan las perchas como sitio de descanso, de observación para la búsqueda de alimento o para avistar potenciales depredadores.

Estos resultados nos permiten afirmar que al nivel de síndromes de dispersión si hay diferencias importantes entre las especies que colonizan y las que no, pudiendo aceptar la segunda parte de nuestra hipótesis de trabajo. Sin embargo, entre las especies que logran atravesar las barreras a la dispersión, la germinación y el establecimiento de sus plántulas va a depender de que encuentren las condiciones oportunas para su desarrollo.

Por otra parte, las especies que son buenas y excelentes colonizadoras (categoría III y IV), como *Acaena elongata* y *Lachemilla moritziana*, representadas con menos del 1% en la lluvia de semillas, pero con importantes coberturas en las unidades sucesionales, no presentan limitaciones para su desarrollo y por el contrario su cobertura se estimula con el disturbio. En este sentido, al analizar el mecanismos de dispersión de *A. elongata* encontramos que es dispersada por zoocoria, específicamente por ectozoocoria, donde mediante ganchos en su testa se adhiere al pelaje de los animales y a la ropa de las personas, llegando a trasladarse cientos de metros (Melcher *et al.* 2000, Molinillo y Farji Brenner 1993). Por su parte, *L. moritziana* es dispersada por el viento. Sin embargo, es muy posible que esta especie presente síndromes de dispersión secundarios, como ha sido registrado en otra especie del género *Lachemilla*, donde sus semilla pueden flotar, siendo dispersadas cientos de metros en la temporada de lluvias, lo que soportaría en parte su capacidad de dispersión y colonización en las áreas sucesionales, indicando claramente que sus estrategias de vida corresponden a la de especies ruderales *sensu* Grime (1977).

Otra especie excelente colonizadora es *R. acetosella*, la cual es dispersada por barocoria. Además un análisis anatómico de sus semillas, mostró la presencia de cámaras de aire al interior (Melcher *et al.* 2000), lo que permite que también sea dispersada por hidrocoria, lo que pudiera aumentar su capacidad de dispersión en la época de lluvias. De modo que los dos síndromes de dispersión en esta especie (barocoria e hidrocoria) aumentan significativamente su capacidad de dispersión, al igual que rápido cremimiento favorece su colonización.

Hipótesis 2: Partiendo de la base de que el grado de fragmentación y la falta de conectividad entre los diferentes parches, son factores que podrían limitar la dispersión de las semillas en las áreas abiertas, porque inciden negativamente en la disponibilidad de individuos como fuente de semilla, esperaríamos que las áreas que presenten un menor grado de fragmentación, un menor número de parcelas y una mayor conectividad entre los fragmentos, sostengan mayor diversidad y fomenten la llegada de propágulos y el establecimiento de las especies tardías.

El grado de fragmentación de la zona baja de Bosque paramero tiene la típica estructura agrícola a manera de colcha de retazos (fig 1.1), mientras que en la zona alta, donde se encuentra la vegetación de Rosetal arbustal se observa una mayor continuidad del paisaje. Estas diferencias en la estructura del paisaje, son muy importantes a la hora de hacer interpretaciones sobre el efecto de la fragmentación.

Las diferencias registradas en los índices, en cada una de las formaciones de de vegetación analizadas (Bosque paramero y Rosetal arbustal), dificultan su análisis en conjunto, por lo tanto, para hacer generalizaciones recomendamos interpretar cada escenario por separado.

Al analizar las coberturas sucesionales entre las zonas altitudinales, la vegetación relictual y la lluvia de semillas, registramos una tendencia hacia una mayor diversidad y riqueza (sin diferencias significativas) en la lluvia de semillas en la zona alta, contrario a lo registrado para la vegetación. En este sentido la continuidad de la vegetación de Rosetales arbustales pudiera favorecer los procesos de dispersión y flujo de propágulos así como el mantenimiento de los niveles de diversidad, mientras que en áreas altamente fragmentadas como los BP, hay una pérdida de diversidad, la degradación de hábitats. Resultados similares han sido reportados por diferentes autores en ecosistemas de zonas templadas y tropicales (Bustamante y Grez 1995; Fagrig 2003; Leimu *et al.* 2010).

Como lo tratamos en el capítulo 2 de este trabajo, la fragmentación del Bosque paramero es alta, encontrándose fragmentos de diferente tamaño esparcidos en el paisaje y con algunas conexiones de Bosque paramero en línea, lo que pudiera facilitar el flujo de propágulos entre los diferentes parches a través de “corredores”, como se describe en varios trabajos (Harvey *et al.* 1994, Forman y Godron 1981, Bustamante y Grez 1995, Harvey *et al.* 2003). Pero a pesar de haber estas conexiones, los niveles de diversidad y riqueza, son menores, aunque si se presenta una mayor densidad de semillas.

Al mirar en detalle cuales son las especies que mayor aporte tienen a la lluvia de semillas encontramos en la zona baja a una especie que no coloniza *C. effusa*, entre las diez con mayor aporte a la lluvia de semillas. Esta misma situación se presenta con otra especie que no coloniza *C. lindeniana*, pero en la zona alta, con una cobertura menor al 1% (tabla 3.3). Esto nos indica que el origen de los propágulos registrados en nuestras trampas, no corresponde a vegetación autóctona, o a los relictos de vegetación circundantes, sino a la de zonas altitudinales diferentes, lo que implica un alto potencial de dispersión para estas especies, pero a la vez limitaciones durante el establecimiento. Tenemos entonces, que a pesar de estar tener dos tipos de vegetación separados altitudinalmente, hay un alto intercambio de propágulos, en particular de aquellas especies con un amplio espectro de dispersión. Esto apoya nuestra idea de la “rosetización” del Bosque paramero, cuyas áreas sucesionales son colonizadas por especies del Rosetal arbustal. Finalmente, aunque aparentemente el BP presenta una mayor densidad de semillas, una proporción importante de estas provienen de especies que no pertenecen a esta unidad como *C. effusa*, de especies compartidas entre las dos unidades, como *Baccharis prunifolia* y de especies con una producción masiva de semillas como *Ageratina jahnii*, que sin embargo no se establece en las áreas en sucesión. Esto indica que el espectro de especies en la lluvia de semillas puede estar bastante alejado del espectro de especies en la vegetación, ya que la lluvia de semillas vendría a ser un potencial que luego es modulado por las condiciones para el establecimiento y por las interacciones locales (competencia o facilitación) con las especies ya establecidas (ver Llambí *et al.* 2004).

Hipótesis 3: *Suponiendo, en base a lo reportado en la literatura sobre el fenómeno de paramización, de que algunas de las especies dominantes del rosetal arbustal paramero, sean mejores colonizadoras que las especies del bosque paramero, se espera que las parcelas sucesionales ubicadas en la zona original del bosque paramero presenten una mayor similitud con la vegetación de rosetal arbustal que con la vegetación circundante.*

Para discutir nuestra tercera hipótesis, nos basamos en el capítulo tres. En el cual efectivamente encontramos que especies como *H. laricifolium*, *B. prunifolia* y *S. lucida*, características del Rosetal arbustal, son buenas colonizadoras de las parcelas sucesionales de Bosque paramero, con gran capacidad de dispersión. Esta capacidad de dispersión asociada a estrategias adaptativas para evadir el estrés hídrico, evadir y/o resistir las temperaturas congelantes (Dulhose 2010) y la elevada radiación solar de la alta montaña tropical (Llabí *et al.* 2003, Azocar y Rada 2006, Bader *et al* 2007), pueden cambiar la fisionomía del BP, junto con otras especies exógenas/pioneras como *Rumex acetosella*, *Orthrosanthus chimboracensis* y *Sisyrinchium tinctorium* que se mantienen durante la sucesión (Sarmiento *et al.* 2003). Por lo tanto, la colonización de estas especies produce un aumento en la similitud de las parcelas sucesionales de ambas zonas altitudinales como lo ilustra nuestro análisis ACL y la ausencia de diferencias significativas en la diversidad y riqueza entre BPT, RA y RAT (Fig. 3.7). En este sentido la ausencia de las especies típicas del Bosque paramero en las parcelas sucesionales puede ser interpretado como la presencia de barreras en la dispersión de algunas especies con síndromes de dispersión asociados a la barocoria y a la zoocoría. Y con limitaciones en su establecimiento por cambios en la incidencia de radiación solar (Bader *et al* 2007) y su evasión a las temperaturas congelantes (Dulhouse 2010 y Puentes 2010). Lo que lleva a disminución y pérdida del componente leñoso característico del Bosque paramero y su reemplazo por arbustos esclerófilos, rosetas y hierbas, similar a lo reportado por González (2010).

En la literatura hay evidencia de procesos homólogos a la paramización. Por ejemplo, van der Hammen *et al.* (2002) registró que la cobertura original de páramos arbustivos en Colombia, bajo un régimen de disturbios por fuego y sistemas agrícolas, cambia su fisionomía, hacia una cobertura herbácea, dominada especies pioneras del páramo. Aunque este proceso no puede denominarse paramización, sí se da un cambio en la estructura de la vegetación como en nuestro caso, donde se observa la “rosetización” y “arbustización” del BP. Demostrando así, los cambios en la estructura de la vegetación en la alta montaña por los diferentes regímenes de disturbio. Igualmente, Vargas (2007) en zonas intervenidas de bosque altoandino, encontró sucesiones detenidas, por las prácticas agropecuarias extensivas, que dan origen a la “sabanización” del bosque altoandino. Otro tipo de sabanización ha sido registrada, pero a altitudes menores, por Dezzeo y Flores (2008), quienes describieron el cambio de la estructura del bosque seco hacia sabanas, por la recurrencia del disturbio fuego, en la Gran Sabana.

Igualmente, las prácticas agrícolas en el páramo tienden a homogenizar las características del suelo, lo cual puede incidir en la pérdida de sitios de implantación característicos para el desarrollo de algunas especies. El cambio de la cobertura vegetal hacia especies nativas influye en la recuperación de algunas características físicoquímicas del suelo, de modo que el reestablecimiento de la vegetación, con especies de la cobertura original, implica también la recuperación del suelo (Holl y Cairns 2002). En este mismo sentido, la implementación de estrategias para recuperar la microtopografía del paisaje, puede promover el establecimiento de especies tardías o ausentes en la sucesión secundaria (Simmons *et al.* 2012).

Implicaciones para la restauración

Para poder lograr mitigar las diferentes amenazas y los impactos antrópicos sobre el Bosque paramero, en el Valle de las Piñuelas, es necesario desarrollar a partir de la participación social estrategias de gestión y conservación, para establecer mecanismos y acciones consensuados para disminuir la presión o reparar el deterioro ambiental. La participación de la comunidad de Gavidia, ha de ser activa y generar lazos de confianza y compromiso en el mantenimiento de los objetos de conservación que se establezcan para poder generar la apropiación de los mismos como garantía de su sostenibilidad en el tiempo.

Para lograr estrategias exitosas de restauración en el Bosque paramero, es necesario considerar las características particulares de los relictos de vegetación y de las parcelas sucesionales adyacentes, pudiendo facilitar o limitar los procesos de regeneración. En este sentido destacamos que el nivel de degradación de los relictos va a tener una incidencia directa sobre las condiciones microclimáticas de humedad, radiación y temperatura, limitando o favoreciendo el desarrollo de plántulas de especies tardías o malas colonizadoras, ausentes en las parcelas sucesionales. Por lo tanto, a la luz de estos análisis es posible discernir entre los diferentes niveles de degradación, pudiendo seleccionar y priorizar las iniciativas de restauración más indicadas, para favorecer la colonización de la matriz por parte de las especies que presentan limitaciones en la colonización.

Sin embargo, dado que la investigación en restauración ecológica de los páramos es escasa, es común que se pueda encontrar el uso de especies inadecuadas para estas iniciativas, ya que en

general la mayoría de plantas juveniles, no resisten las condiciones extremas de la alta montaña tropical. De manera que para estas iniciativas, es fundamental la evaluación de la capacidad de supervivencia y el crecimiento de especies claves de estados avanzados de la sucesión ecológica y que son malas colonizadoras tanto en el BP como en el RA, como *A. nitidum*, *Calamagrostis* sp., *M. pubescens*, *B. discolor* y *V. stipularis* entre otras, las cuales pueden ser trasplantadas a parcelas sucesionales con el fin de crear núcleos de regeneración.

Experiencias de restauración en bosques altoandinos en Colombia (Vargas 2007) han tenido diferentes enfoques:

El primero de ellos hace referencia al uso de los relictos de bosque y los matorrales de vegetación como núcleos de regeneración, lo que permite aprovechar el máximo el potencial de regeneración existente. Aunque la presencia de relictos boscosos pudiera asegurar la disponibilidad de semillas, muchas de ellas no llegan a las áreas degradadas, debido a que son dispersadas por aves. Por lo tanto una forma usada para incrementar su llegada, es la instalación de perchas para aves en las áreas degradadas, incrementando su lluvia de estas semillas.

Otras estrategia que aun necesita mas investigación, buscan aprovechar las relaciones de facilitación que pueden darse entre las especies de borde, las especies formadoras de matorrales con especies de Bosque paramero.

Aportes y limitaciones de este trabajo

En este trabajo empleamos diferentes enfoques de la ecología que permitieron dar respuesta a nuestras preguntas de investigación y evidenciamos las dificultades metodológicas y conceptuales de un enfoque multiescalar. Sin embargo después de este esfuerzo, pudimos sintetizar una gran cantidad de información para dar respuesta a nuestras preguntas de investigación. Especialmente demostramos cómo diferentes aspectos se entrelazan en una red de interacciones que inciden en la limitaciones de la regeneración del Bosque paramero y del Rosetal arbustal, igualmente este trabajo es pionero y un punto de partida para los trabajos en dispersión y lluvia de semillas en el Páramo.

Entre las limitaciones de este trabajo encontramos que el uso de un solo método para la captura de las semillas no es suficiente para determinar todo el espectro de la dispersión de propágulos. Ya que

al usar un sólo método se puede generar un sesgo muestral, hacia un tipo determinado de síndrome de dispersión. En nuestro caso, las trampas en forma de cono invertido, las cuales son ampliamente utilizadas en este tipo de estudios, son muy efectivas para la captura de semillas dispersadas por el viento, pero no lo son para aquellas dispersadas por hidrocoria, barocoria y zoocoria (endozoocoria)

Además, registramos el deterioro progresivo de las trampas por vandalismo de las personas y el ganado, de manera que es importante para futuras investigaciones, aislar los lugares de muestro, para limitar el efecto de estos factores, de manera que para futuras investigaciones en esta línea sugerimos el uso de una combinación de diferentes trampas de cono invertido, trampas pegajosas y de caída.

A pesar de que un gran porcentaje de la vegetación registrada en los censos pudo ser relacionada con sus semillas, un porcentaje significativo de las semillas colectadas en las trampas no pudo ser determinado, lo que limitó el alcance de nuestras conclusiones.

Bibliografía

- Abadín J, S González, L Sarmiento, M Villar y T Carballas. 2002. Successional dynamics of soil characteristics in a long fallow agricultural system of the high tropical Andes. *Soil Biology and Biochemistry* 34: 1739-1748.
- Aide, T. M., Zimmerman, J., Herrera, L. Rosario, M. y M. Serrano. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*. 77 (1-3): 77-86.
- Aide, T.M. y Cavelier, J., 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology*, 2(4): pp.219-229.
- Almazán-Núñez, R. C., F. Puebla-Olivares & A. Almazán-Juárez. 2009. Diversidad de aves en bosques de pino-encino del centro de Guerrero, México. *Acta Zoológica Mexicana* 25: 123-142.
- Alvizu, P. 2004. Complejidad y respuesta funcional de la vegetación de páramo a lo largo de gradientes altitudinales. Tesis de Doctorado. Postgrado de Ecología Tropical. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida.
- Andren, H. 1994. Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat: A Review. *Oikos*, 71(3), 355. doi:10.2307/3545823.
- Aparicio, A., Albaladejo, R., Olalla-Tarraga, M., Carrillo, L., y Rodríguez, M. 2008. Dispersal potentials determine responses of woody plant species richness to environmental factors in fragmented Mediterranean landscapes. *Forest Ecology and Management*, 255(7), 2894-2906.
- Aranguren, A. Marquez, J. Prato, R y Yves Lesenfants. 1996. Use, collection, commercialization, and vulnerability of two species of the genus *Oritrophium* (*O. venezuelense* and *O. peruvianum*, Compositae) in a Venezuelan Andes. 1996. *Avta Bot. Venez.* 19(1):16-38.
- Astorga, Y. 2009. Capítulo 2. Impacto ambiental de la minería de oro a cielo abierto: caso crucitas. En Informe especial Minería Química a cielo abierto: el caso de Las Crucitas. Universidad de Costa Rica. <http://cu.ucr.ac.cr/document/InformeFinaldeCrucitas.pdf>
- Azócar, A. 1981. La flora de los páramos. En: Los páramos venezolanos. De Karl Weidman. Edición Librería Alemana S.R.L. pp. 6-27.
- Azócar, A. y F. Rada. 2006. Ecofisiología de plantas de páramo. Instituto de Ciencias Ambientales (ICAE). Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. 182p.
- Azócar, A. y M. Monasterio 1980. Estudio de la Variabilidad meso y micro climática en el Páramo de Mucubají. En: Monasterio, M (Ed). *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Editorial de la Universidad de Los Andes, Mérida, pp. 225-262.
- Azócar, A., Fariñas, M. 2003. Páramos. En: Aguilera, M., Azócar, A., González, E. (Eds). *Biodiversidad en Venezuela*. Ediciones Fundación Polar, Venezuela, pp. 716-733.
- Azócar, A., Monasterio, M. 1979. Variabilidad ambiental en el Páramo de Mucubají. En: Salgado-Labouriau, M.L. (Ed). *El Medio Ambiente Páramo*. Ediciones CIET-IVIC/MAB-UNESCO. Caracas, pp. 149-159.
- Bader, M., van Geloof, I., Rietkerk, M. 2007. High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant Ecol* 191:33-45.
- Bakker, J., Poschlod, P., Strykstra, R. Bekker, R., y K. Thompson 1996. Seed bank and seed dispersal important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica*, 45(4): 461-490.
- Boscán, K. 2003. Un aporte para la caracterización de las papas nativas merideñas. Tesis de Maestría. Postgrado en Biología Celular. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida.
- Brinson, M. M., y R. Rheinhardt. 1996. The role of reference wetlands in functional assessment and mitigation. *Ecological Applications* 6:69-76.
- Bullock, J. M. Y y L. Moy. 2004. Plants as seed traps: inter-specific interference with dispersal. *Acta Oecologica* 25: 35-41.
- Bussmann, R. W. 2006. Vegetation zonation and nomenclature of African Mountains - An overview *Lyonia*, Volume 11(1): 41-66.
- Bustamante, R. y A. Grez. 1995. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Ambiente y Desarrollo* 11 58-63.

- Camargo, G. & V. Salamanca. 2002. Protocolo Distrital de Restauración Ecológica: Guía para la restauración de ecosistemas nativos en las áreas rurales de Bogotá. DAMA. Fundación Estación Biológica Bachaqueros. Bogotá D. C. Colombia. p. 288.
- Cardenas, C., C. Posada y O. Vargas. 2002. Banco de semillas germinable de una comunidad vegetal de páramo húmedo sometido a quema y pastoreo (Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia). *Ecotrópicos* 15(1):51-60.
- Cardille, J.A., Turner, y M. G. 2002. Understanding landscape metrics. Pag. 85-100 En: S. E. Gergel y M. G. Turner, editores. *Learning landscape ecology: a practical guide to concepts and techniques*. Springer-Verlag, New York.
- Castro, L. y V. Vanegas 2000. Fragmentación de ecosistemas. En: Protocolo distrital de Restauración Ecológica: Guía para la restauración de ecosistemas nativos en las áreas rurales de Santa Fé de Bogotá. pp 201-205.
- Chambers, J. y MacMaho, J. y J. Haefner. 1991. Seed entrapment in alpine ecosystems: effects of soil particle size and diaspore morphology. *Ecology* 72:1668–1677.
- Chapman, C.A. and L.J. Chapman. 1999. Forest restoration in abandoned agricultural land: A case study from East Africa. *Conservation Biology* 13:1301-1311.
- Choler, P., Michalet, R., R. Callaway 2001. Facilitation and Competition on Gradients in Alpine Plant Communities. *Ecology* (82)12:3295-3308.
- Collinge, S. K. 1996. Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. *Landscape and Urban Planning* 36:59-77.
- Collins S.L., Glenn S.M. and Gibson D.J. 1995. Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect. *Ecology* 76:486–492.
- Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.0 User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates> Connel J. 1977. Mechanims of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *The American Naturalist* 11 (982): 1119-1144.
- Cook, W., Yao, J., Foster, B., Holt, R. & B. Patrick. 2005. Secondary succession in an experimentally fragmented landscape: community patterns across space and time. *Ecology*, 86(5): 1267–1279.
- Cramer, V., Richard J. y R. Standish. 2007. What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in Ecology and Evolution* 23(2): 104-112.
- Crawley, M.J. 1997. *Plant ecology*. Oxford ; Malden : Blackwell Science.
- Cubiña, A. y T Aide 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* 33: 260-267.
- Dalling, J. W. 2002. Ecología de semillas. Pp 345-375 en Guariguata M. R. y G. H. Kattan (Ed.). *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales*. Ediciones LUR, Costa Rica.
- del Moral R. 1995. Caprice and predictability during early primary succession on Mount St. Helens. *American Journal of Botany* 82: 33.
- Dezseo N., S. Flores y N. Chacón. 2008. Seedlings dynamics in undisturbed and adjacent fire disturbed forests in the Gran Sabana, southern Venezuela. *Interciencia* 33: 273-279.
- Díaz-Martín, R. M. 2007. Lluvia de semillas en áreas de alta montaña tropical con diferentes tipos de transformación: implicaciones para la restauración ecológica. En: Vargas O, GREUN (ed). *Restauración ecológica del bosque altoandino “Estudios diagnósticos y experimentales en los alrededores del embalse de Chisacá Localidad de Usme.”*. Bogotá D.C. pp. 146-177.
- Dulhoste 2010. Respuestas ecofisiológicas de plantas del límite arbóreo (selva nublada-páramo) al estrés térmico, hídrico y lumínico en Los Andes venezolanos. Tesis de Doctorado. Universidad de los Andes, Mérida.
- Duncan, S. y C. Chapman. 2002. Seed dispersal and frugivory : ecology, evolution, and conservation. Editado por D.J. Levey, W.R. Silva y M. Galetti. Reino Unido.
- Dunning J., Stewart D., Danielson B., Noon B., Root T., Lamberson R. and Stevens E. 1995. Spatially explicit population models: current forms and future uses. *Ecol. Appl.* 5:3–11.
- Ehleringer, J.R. y D. Sandquist. 2006. Ecophysiological constraints on plant responses in a restoration setting, p. 42-58. En D.A. Falk, M. Palmer, y J.B. Zedler (eds.), *Foundations of Restoration Ecology*, Island Press, New York.
- Evans, J. 1992, *Plantation forestry in the tropics*. 2nd. Edition Oxford. University press. New York.

- Fahrig, L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wildlife Management* 61:603-610.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:487-515.
- Fariñas, M. 1977. Análisis de la vegetación de páramo ordenamiento, clasificación y correlación con factores edáficos - climáticos. *Actas del IV Simposium Internacional de Ecología Tropical, Panamá. Tomo I: 346-378.*
- Fenner, M. y K. Thompson. 2005. *The Ecology of Seeds.* Cambridge University Press. New York.
- Flores, S. y N. Dezzee. 2005. Variaciones temporales en cantidad de semillas en el suelo y en lluvia de semillas en un gradiente bosque-sabana en la gran sabana, Venezuela. *Interciencia* 30 (1):39-43.
- Forman, R. y Godron, M. 1981. Patches and structural components for a landscape ecology. *BioScience* 31: 733-740.
- Forman, R.T.T. 1995. *Land Mosaics: The ecology of landscape and regions.* Cambridge. University Press. Cambridge, Great Britain. 632p.
- Fortuna, M. A. 2002. Selección de hábitat de la Perdiz Roja *Alectoris rufa* en período reproductor en relación con las características del paisaje de un agrosistema de la Mancha (España) *Ardeola* 49(1), 2002, 59-66.
- Galindo-González, J., S. Guevara & V. J. Sosa. 2000. Bat- and bird- generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conserv. Biol.* 14: 1693-1703.
- García, S., Rada, F. 2003. Freezing avoidance in juvenile plants of *Espeletia spicata* and *Espeletia timotensis* in a high tropical environment. *Acta Oecologica* 24: 165-167.
- Garwood, N. 1983. Seed Germination in a Seasonal Tropical Forest in Panama: A Community Study. *Ecological Monographs*, 53(2): 159-181.
- Glenn-Lewin, D.C. y Eddy van der Maarel. 1993. Pattern and processes of vegetation dynamics. En Glenn-Lewin, D.C.; Peet, R.K.; Veblen, T.T. editores. *Plant Succession: Theory and prediction. Series: Population and Community Biology Series, Vol. 11.*
- Goldstein, G., Rada, F., Azócar, A. 1985. Cold hardiness and supercooling along a altitudinal gradient in Andean giant rosette species. *Oecologia* 68: 147-152.
- González, W. 2010. Dinámica sucesional de la vegetación en la zona de transición bosque-páramo en los andes tropicales. Trabajo especial de grado de maestría. Universidad de los Andes, Mérida.
- González, W., Llambí, LD., Smith, J. y L. Gámez. 2011. Dinámica sucesional del componente arboreo en la zona de transición Bosque - Paramo En Los Andes Tropicales. *Ecotrópicos* 24(1):60-79.
- Greig-Smith P. 1983. *Quantitative Plant Ecology.* University of California Press, Berkeley.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist*, 111(982): 1169-1194.
- Guariguata, M. y Ázocar, A. 1988 Seed bank dynamics and germination ecology in *Espeletia timotensis* (Compositae), an Andean giant rosette. *Biotropica* 20(1): 54-59.
- Gustafson, E. J. 1998. Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art? *Ecosystems* 1:143-156.
- Halffter, G., C. Moreno y E. Pineda. 2001. Manual para la evaluación de la biodiversidad, Reservas de la Biosfera. Primera Edición, Manuales y Tesis Sea. Zaragoza - España.
- Hammer Ø., Harper, D.A.T. y Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistical Software for education and data analysis. *Paleontological Electronica*. 4(1): 9pp.
- Harrison, S., B. Inouye y H. Safford. 2003. Ecological Heterogeneity in the Effects of Grazing and Fire on Grassland Diversity. *Conservation Biology* 17(3): 837-845.
- Harvey, C.A., Nigel, I., J. Tucker y Alejandro Estrada. 1994. Live Fences, Isolated Trees and Windbreaks: Tools for Conserving Biodiversity en Fragmented Tropical Landscapes. Pag. 262 – 289. En Schroth, G editors, *Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes.*
- Harvey, C.A., C. Villanueva, J. Villacís, M. Chacon, D. Muñoz, M. López, M. Ibrahim, R. Gómez, R. Taylor, J. Martínez, A. Navas, J. Sáenz, D. Sánchez, A. Medina, S. Vilchez, B. Hernández, A. Pérez, F. Ruiz, F. López, I. Lang, S. Kunth y F. Sinclair. 2003. Contribución de las cercas vivas a la productividad e integridad ecológica de los paisajes agrícolas en América Central. *RAFA*. 10: 30-39.

- Hedberg, I. y O. Hedberg. 1979. Tropical alpine life form of vascular plants. *Oikos*, 33: 297–307.
- Herrera, J. M., y García, D. 2010. Effects of forest fragmentation on seed dispersal and seedling establishment in ornithochorous trees. *Conservation biology*, 24(4), 1089-98. doi:10.1111/j.1523-1739.2010.01459.x
- Herrerías, D. y Benitez-Malvido, J. 2005. Las consecuencias de la fragmentación de los ecosistemas. En E. P.-H. O. Sánchez, *Temas sobre restauración ecológica* (págs. 113-126). México: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, United States Fish and Wildlife Service, Unidos para la Conservación A. C.
- Hofstede, R. 2003. Los páramos en el mundo: su diversidad y sus habitantes. En: Hofstede, R., Segarra, P. y P. Mena (eds.). *Los Páramos del Mundo*. Global Peatland Initiative-UICN-Ecociencia. Quito.
- Hofstede, R. G. M. 1995. Effects of burning and grazing on a Colombian páramo ecosystem. Tesis de Doctorado. Universidad de Ámsterdam. Ámsterdam.
- Hofstede, R. G. M. 1997. La Importancia Hídrica del Páramo y Aspectos de su Manejo. [http://www.infoandina.org/sites/default/files/recursos/La Importancia Hídrica del Páramo y Aspectos de su Manejo.pdf](http://www.infoandina.org/sites/default/files/recursos/La%20Importancia%20H%C3%ADrica%20del%20P%C3%A1ramo%20y%20Aspectos%20de%20su%20Manejo.pdf)
- Hofstede, R. g., M. Modragon y C. Rocha. 1995. Biomass of grazed, burned and undisturbed páramo grasslands, Colombia. I Aboveground vegetation. *Artic and Alpine Research* 27:1-12.
- Holl, K. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate and soil. *Biotropica* 31 (2): 229-242.
- Holt, R.D., Robinson, G. & Gaines, M.S. 1995. Vegetation dynamics in an experimentally fragmented landscape. *Ecology*, 76(5): 1610-1624.
- Hopkins, M. y Graham, A. 1983 The species composition of soil seed banks beneath lowland tropical rainforests in nNorth Queensland, Australia. *Biotropica* 15(2), 90-99.
- Huston, M. y Smith, T. 1987. Plant succession: life history and competition *American Naturalist* 130: 168-1987.
- Jaimes V. 2000. Estudio ecológico de una sucesión secundaria y de los mecanismos de recuperación de la fertilidad en un ecosistema de páramo. Tesis de Maestría. Postgrado de Ecología Tropical. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida.
- Jaimes, V. y Sarmiento, L. 2002. Regeneración de la vegetación de páramo después de un disturbio agrícola en la cordillera oriental de Colombia. *Ecotropicos*, 15(1): 61-74.
- Jentsch, A. 2007. The challenge to restore processes in face of nonlinear dynamics on the crucial role of disturbance regimes. *Restoration Ecology* 15:334-339.
- Kasper Kok, PA Verweij, Hendrien Beukema. 1995. Effects of cutting and grazing on Andean treeline vegetation. En *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest*. The New York Botanical Garden.
- Kattan GH y Álvarez-López H. 1996. Preservation and management of biodiversity in fragmented landscapes in the Colombia Andes. pp. 3–18 en: Schelhas J y Greenberg R (eds) *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press, Washington DC.
- Kattan, G. H., Alvarez-López, H. y Giraldo, M. 1994. Forest Fragmentation and Bird Extinctions: San Antonio Eighty Years Later. *Conservation Biology*, 8: 138–146. doi: 10.1046/j.1523-1739.1994.08010138.x
- Klein, Bert C. 1989. Effects of forest fragmentation on Dung and Carrion Beetle Communities in Central Amazonia. *Ecology* 70:1715–1725. doi:http://dx.doi.org/10.2307/1938106
- Kollmann, J. and D. Goetze. 1998. Notes on seed traps in terrestrial plant communities. *Flora* 193:31–40.
- Laurance W. y H. Vasconcelos. 1994. Ecological effects of habitat fragmentation in the Tropics en *Fragmented Tropical Landscapes*. Pag. 33-49. En Schroth, G. editores, *Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes*
- Leimu, R, Vergeer, P, Angeloni, F. y Ouborg, N.J. 2010. Habitat fragmentation, climate change, and inbreeding in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences*. Eds. Ostfeld R.S. Schlesinger W.H. pp 84-98.
- Llambí, L.D y J. Smith 2004. Plan de acción para la conservación del páramo de Gavidia, Mérida, Venezuela. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Universidad de Los Andes. Informe técnico.
- Llambí, L.D. 2009. Algunas implicaciones de la diversidad socio-ambiental andina para una agricultura sustentable en los páramos. Foro electrónico: "Mejores

prácticas en los páramos andinos: contextos y ordenamiento territorial".

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

Llambí, L.D., Sarmiento, L. 1999. Ecosystem restoration during the long fallow periods in the traditional potato agriculture of the Venezuelan High Andes. En: Price, M. (Ed). *Global Change in the Mountains: Proceeding of the European Conference of Environmental and Societal Change in Mountain Regions*. Parthenon Publishing. New York, pp. 190-192.

Llambí, L.D. 2003. Old-field sucesion in the high tropical Andes: Ecophysiology, local spatial interactions and plant community development. PhD. Thesis, University of York, York.

Llambí, L.D., Smith, J.K., Silva, B., Toro, J y V. Cartaya. 2013. Una Estrategia Integrada de Conservación de los Páramos de Gavidia y Mixteque: participación, investigación y manejo del territorio. Proyecto Páramo Andino (PNUMA-FMAM), Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Universidad de los Andes. Mérida. 81 pp.

Llamoza, S., R. Duno de Stefano, W. Meier, R. Riina, F. Stauffer, G. Aymard, O. Huber & R. Ortiz. 2003. Libro rojo de la flora venezolana. Provita-Fundación Polar-Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser, Caracas.

Lotero, J; P. Velasco-Linares y A. Cardona. 2007. Restauración Ecológica en La Laguna del Otún, PNN Los Nevados. Pereira.

Lund, I. 1997. Germinable soil seed banks of anthropogenic native grasslands and grassy forest remnants in temperate south-eastern Australia. *Plant Ecology* 130: 21-34.

Lyaruu, H. V. M. (1999). Seed rain and its role in the recolonization of degraded hill slopes in semi-arid central Tanzania. *African Journal of Ecology* 37(2): 209-214.

Malagón D. 1982. Evolución de suelos en el páramo andino (NE del Edo. Mérida, Venezuela). Mérida, Venezuela: CIDIAT.

Malagón, C. 2002. Los Suelos de las Regiones Paramunas de Colombia y Venezuela. Congreso Mundial de Páramos. Paipa, Colombia (Memorias).

Matteucci Silva. D. 2004. Los índices de configuración del paisaje como herramienta para el estudio de las relaciones patrón-proceso. Memorias del primer Seminario Argentino de geografía Cuantitativa.

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

McGarigal, K., Marks, B.J. 1995. FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Quantifying Landscape Structure”, General Technical Reports, PNW-GTR-351, Portland.

McGarigal, K., SA Cushman, M.C Neel, and E Ene. 2002. FRAGSTATS v3: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available at the following website:<http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.htm>

Melcher, I. M., Bouman, F. y Cleef, A.M., 2004. Seed atlas of the monocotyledonous genera of the páramo. *Flora*, 308, pp.286-308.

Melcher, I. M., Bouman, F., y Cleef, a. M. 2000. Seed Dispersal in Páramo Plants: Epizoochorous and Hydrochorous Taxa. *Plant Biology*, 2(1): 40-52.

Molau, U. y Larsson, E. 2000. Seed rain and seed bank along an alpine altitudinal gradient in Swedish Lapland. *Canadian Journal of Botany* 78(6): 728-747.

Molinillo, M. y Farji Brener. 1993. Cattle as a dispersal agent of *Acaena elongata* (Rosaceae) in the cordillera of Mérida, Venezuela. *Journal of Range Management* 46: 557-561

Molinillo, M. y Monasterio, M. 1997. Pastoreo y Conservación en Áreas Protegidas de Páramo de la Cordillera de Mérida, Venezuela. En: Liberman, M., Baied, C. (Eds). *Desarrollo Sostenible de Ecosistemas de Montaña: Manejo de Áreas Frágiles en los Andes*. Universidad de Naciones Unidas, PI-480, pp. 93-109.

Molinillo, M., Monasterio, M. 1997. Pastoralism in Paramo environments; Practices, forage and Impact on vegetation in the Cordillera of Mérida, Venezuela. *Mountain Research and Development* 17(3): 197-211.

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

- Monasterio, M. 1980b. Poblamiento humano y uso de la tierra en los altos Andes de Venezuela. En: Monasterio, M. (Ed). Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Editorial de la Universidad de Los Andes, Mérida, pp. 170-198.
- Monasterio, M. y Reyes, S. 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes Venezolanos. En: M.
- Monasterio (Ed): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos, Editorial de la Universidad de Los Andes, Mérida, pp. 47-91.
- Monasterio, M., Molinillo, M. 2003. Venezuela. El Paisaje y su Diversidad. En: Hofstede, R., Segarra, P., Mena, P. (eds). Los Páramos del Mundo. Atlas Mundial de los Paramos. Global Peatland Initiative/NC-IUCN/EcoCiencia, Quito, pp. 205-236.
- Monasterio, M., Molinillo, M., Romero, L., Llambí, L.D. 2003. Los Páramos de Mérida como Reserva de Biosfera. Ambiente 25(62): 44-47.
- Mostacedo, B., Pereira, M. y T. Fredericksen. 2001. Dispersión de semillas anemócoras y autócoras durante época seca en áreas con aprovechamiento forestal en un bosque seco tropical. Ecología en Bolivia 36: 3-16
- Murdoch, A. y R. Ellis. 2000. Dormancy, viability and longevity Seeds: the ecology of regeneration in plant Communities. 2da. Ed.
- Nathan, R. y Muller-Landau, H. 2000. Spatial patterns of seed dispersal and their determinants and consequences for recruitment. TREE 15(7): 278-285.
- Neel MC, McGarigal K, Cushman SA (2004) Behavior of class-level landscape metrics across gradients of class aggregation and area. Landsc Ecol 19:435–455.
- Nepstad, D. C., C. Uhl, C. A. Pereira y J. M. Cardoso da Silva. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. OIKOS, 76: 25-39.
- Ortiz-Pulido, R., Laborde, J. & Guevara, S. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: consecuencias en la dispersión de semillas. Biotropica 32(3): 473-488.
- Pels, B. y P. A. Verweij. 1992. Burning and grazing in a bunchgrass Paramo ecosystem: Vegetation dynamics described by a transition model. En Paramo. An Andean ecosystem under human influence. Academic Press. Londres.
- Peña-Claros, M. 2003 Changes in Forest Structure and Species Composition during Secondary Forest Succession in the Bolivian Amazon. Biotropica 35(4): 450-461.
- Pérez Arriaga, R. 2000. Interpretación ecológica de la ganadería extensiva y sus interrelaciones con la agricultura en el piso agrícola del páramo de Gavidia. Andes venezolanos. Trabajo especial de grado de maestría. Universidad de los Andes, Mérida.
- Pickett, S. T. A., J. Kolasa, J. Armesto & S. L. Collins 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. Oikos 54(2): 129-136.
- Premauer, J. y O. Vargas. 2004. Patrones de diversidad en vegetación pastoreada y quemada en un páramo húmedo (Parque Natural Chingaza, Colombia) Ecotropicos 17(1-2):52-66.
- Primack, R. B. y S. L. Miao. 1992. Dispersal can limit local plant distribution. Conservation Biology 6(4): 513-519.
- Puentes 2010. Patrones y mecanismos de establecimiento de dos especies leñosas en la transición entre el bosque paramero y el páramo en los Andes tropicales. Trabajo especial de grado de Maestría. Universidad de los Andes, Mérida.
- Ramirez, L., Llambí, L., Schwarzkopf, T., Gamez, L. y J. Marquez. 2009. Vegetation structure along the forest-páramo transition belt in the Sierra Nevada de Mérida: implications for understanding treeline dynamics. Ecotropicos 22(2): 83-98.
- Rangel-Ch., J. O. 2000 (ed.). Colombia Diversidad Biótica III. La región Paramuna. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Instituto A. Von Humboldt, Bogotá. D.C
- Rees, M., Condit, R., Crawley, M., Pacala, S y D. Tilman. 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. Science 293: 650–655.
- Rodríguez-Santamaría, M. F., Puentes-Aguilar, J. M.; Cortés-Pérez, Francisco. 2006. Caracterización temporal de la lluvia de semillas en un bosque nublado del cerro de Mamapacha (Boyacá - Colombia). Rev. Acad. Colomb. Cienc.: Vol. 30, No. 117. pp. 619 – 624.
- Romero, L. 2003. Hacia una nueva racionalidad socio-ambiental en los Andes paperos de Mérida ¿De qué depende? Fermentum 13(36): 55-72
- Rutledge, D. 2003: Landscape indices as measures of the effects of fragmentation: can pattern reflect

process? DOC Science Internal Series 98. Department of Conservation, Wellington.

Sarmiento, G. 1986. Ecologically crucial features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier, F., Monasterio, M. (Eds): High Altitude Tropical Biogeography, Oxford University Press, Oxford, pp. 11-45.

Sarmiento J. y N. Gruber 2002, Sinks for anthropogenic carbon, *Physics Today* 55(8): 30-36.

Sarmiento L. & L.D. Llambí 2011. Regeneración del páramo después de un disturbio agrícola: síntesis de dos décadas de investigaciones en sistemas con descansos largos de la cordillera de Mérida. En: Herrera, F. (ed.). Experiencias de restauración ecológica en Venezuela. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas. Pp. 111-133.

Sarmiento, L. 2006. Grazing impact on vegetation structure and plant species richness in an old-field succession of the Venezuelan Páramos. In: Spehn, E., Liberman, M., Körner, C. (Eds): Land use changes and Mountain Biodiversity. CRC Press LLC, Boca Raton FL, USA. pp. 119-135.

Sarmiento, L. Monasterio, M., Montilla, M. 1993. Ecological bases, sustainability, and current trends in traditional agriculture in the Venezuelan high Andes. *Mountain Research and Development* 13(2): 167-176.

Sarmiento, L., Llambí, L.D. 2004. Secondary succession in the high tropical Andes: monitoring in mountain heterogeneous environments. Proceedings of the first thematic International workshop "Global Environmental and Social Change in Mountain Regions" of the project "Global Change in Mountain Regions". Vienna, Austria. Editado por UNESCO, pp. 57-67.

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

Sarmiento, L., Monasterio, M. 1993. Elementos para la interpretación ecológica de un sistema agrícola campesino de los páramos venezolanos. En: Rabey, M. (Ed). El Uso Tradicional de los Recursos Naturales en Montañas: Tradición y Transformación. UNESCO-ORCYT. Montevideo, pp. 55-77.

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

Sarmiento, L. Smith, J.K. 2011. Estado actual de las laderas degradadas por el cultivo de trigo en los Andes venezolanos y factores que limitan su restauración. En: Herrera, F., Herrera, I. (Eds): La restauración ecológica en Venezuela: fundamentos y experiencias. Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, Venezuela. 17-34

Saunders, D., R. Hobbs, y C. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystems fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18-32.

Schulze, E., Beck, E. y K. Müller-Hohenstein. 2005. *Plant Ecology*. Springer.

Segnini, S. 1995 Medición de la diversidad en una comunidad de insectos. *Boletín de Entomología Venezolana*, N.S. 10 (1):105-113.

Simpson, B. y Todzia, C. 1990. Patterns and processes in the development of the high Andean flora. *American Journal of Botany*, 77(11): 1419-1432.

Smith J.K. 1995. Die Auswirkungen der Intensivierung des Ackerbaus im Páramo de Gavidia – Landnutzungswandel an der oberen Anbaugrenze in den venezolanischen Anden. Diplomarbeit, University of Bonn, Germany.

SPSS Inc. Released 2008. SPSS Statistics for Windows, Version 17.0. Chicago: SPSS Inc .

Ter Braak C. F. y P. Smilauer. 1999. Canoco for Windows. Version 4.02. Centre for Biometry, CPRO-DLO, Wageningen.

ter Braak, C. J. F., y P. Smilauer. 2002. CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, New York, USA.

Thompson, K., R. Band, y J.G Hodgson. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology* 7 236-241.

Thompson, K., Rickard, L. Hodgkinson, D. y M. Rees. 2001. Dispersal ecology. 2001. British Ecological Society Symposium

Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75(1): 2-16.

Torrijos, P. & O. Vargas 2007. La sucesión temprana en potreros abandonados. Bancos de semillas y efectos de remoción. pp. 100-118. En: Vargas O y Grupo de Restauración Ecológica (Eds.) Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino- El caso

de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca. Grupo de Restauración Ecológica Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Colciencias. Bogotá, Colombia.

Turner, I. M. 1996. Loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *The Journal of Applied Ecology* 33:200-209.

Turner, M.G. 1990. Spatial and temporal analysis of landscape patterns. *Landscape Ecology*. 4 (1): 21-30.

Uuemaa, E., Antrop, M., Roosaare, J., Marja, R. y Ülo Mander. 2009. Landscape Metrics and Indices: An Overview of Their Use in Landscape Research. *Living Rev. Landscape Res.* (3) 1-28.

van der Hammen, T. 1974. The Pleistocene Changes of Vegetation and Climate in Tropical South America. *Journal of Biogeography* 1 (1): 3-26.

van der Hammen, T. 1997. Plan ambiental de la Sabana de Bogotá. Bogotá: CAR.

Van der Hammen; T. Pabón, J., Gutiérrez H.y J. Alarcón. 2002. Páramos y ecosistemas alto andinos de Colombia en condición hotspot y global climatic tensor. IDEAM. Bogotá.

van der Pijl, L. 1982. Principles of dispersal in higher plants. Third edition Springer, Berlin.

van dorp, D. 1996. Seed dispersal in agricultural habitats and the restoration of species-rich meadow. Wageningen: Landbouw universiteit Wageninen.

van Dorp, D. 1996. Seed dispersal mi agricultural habitats and the restoration of species-rich meadow. Wageningen: Landbouw universiteit Wageninen.

Vargas J.O. 2007. Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino. El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.

Vargas O y Grupo de Restauración Ecológica (Eds). 2007. Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino, el caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca. Grupo de Restauración Ecológica, Universidad Nacional de Colombia, Facultad de ciencias, Departamento de Biología, Colciencias. Bogotá, Colombia.

Vargas, J.O. 2000. Sucesión-regeneración del páramo después de quemas. Trabajo de Grado de Maestría. Postgrado en Ecología Tropical. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.

Vargas, O. 2002. Disturbios, patrones sucesionales y grupos funcionales de especies en la interpretación de matrices de paisaje en los páramos. Pérez – Arbelaezia 13: 73-89.

Vargas, O. y F. Mora. 2007. Barreras para la restauración ecológica. En: Estrategias para la restauración ecológica del bosque Altoandino. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.

Vargas, O., Díaz, A., Trujillo, L., Velasco-Linares, P., Díaz-Martín, R. León, O., Montenegro, A. 2007. Barreras para la restauración ecológica. En Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino. El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. p.57-82.

Vargas, O., J. Premauer y C. Cárdenas. 2002. Efecto del pastoreo sobre la estructura de la vegetación en un páramo húmedo de Colombia. *Ecotrópicos* 15(1): 33-48.

Velasco-Linares, P. y Vargas, O. 2004. Dinámica de la dispersión de plantas ornitocoras, reclutamiento y conectividad en fragmentos de bosque altoandino secundario. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

Velasco-Linares, P. y Vargas, O. 2007. Dispersión de semillas ornitócoras a zonas de potreros y potreros riparias del embalse de Chisacá. En Restauración ecológica del bosque altoandino. Estudios diagnósticos y experimentales en los alrededores del Embalse de Chisacá (Localidad de Usme, Bogotá D.C.). p.445-465.

Vicente-Serrano, S, Lasanta, T., y Cuadrat, J. 2000. Transformaciones en el paisaje del Pirineo como consecuencia del abandono de las actividades económicas tradicionales. *Pirineos*, 155: 111-133.

Vila, J., Varga, D., Llausàs, A. y A. Ribas. 2006. Conceptos y métodos fundamentales en ecología del paisaje (landscape ecology). Una interpretación desde la geografía. *Doc. Anàl. Geogr.* 48, 2006 151-166

Walker, L.R. & del Moral, R. 2003. Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation, Cambridge. Cambridge University Press.

Weiher, E. 2007. On the status of restoration science: obstacles and opportunities. *Restoration Ecology* 15:340-343.

Wikander, T. 1986. Mecanismos de Dispersión de Diásporas de una Selva Decidua en Venezuela. *Biotropica*, Vol. 16(4):276-283.

Willson, M. F. (1993). Dispersal Mode, Seed Shadows, and Colonization Patterns. *Vegetatio* 107: 260–280.

Wood, D.M. y R. del Moral. 1987. Mechanisms of early primary succession in subalpine habitats on Mount St. Helens. *Ecology* 68: 780-790.

Young, K., Ewel, J. y B. Brown. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Vegetatio* 71: 157-173.

Zimmerman, J.K., Pascarella, J.B. y Aide, T.M., 2000. Barriers to Forest Regeneration in an Abandoned Pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology*, 8(4): 350–360.