

DINÁMICA SUCESIONAL DE UN BOSQUE SUBANDINO EN LA RESERVA
NATURAL PRIVADA EL CHARMOLÁN, VEREDA HATOTONGOSOY, BUESACO,
NARIÑO.

GALO RAMIRO VELÁSQUEZ MALLAMA

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO
2010

DINÁMICA SUCESIONAL DE UN BOSQUE SUBANDINO EN LA RESERVA
NATURAL PRIVADA EL CHARMOLÁN, VEREDA HATOTONGOSOY, BUESACO,
NARIÑO.

GALO RAMIRO VELÁSQUEZ MALLAMA

Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar el título de
Biólogo

DIRECTORES:

Esp. AIDA ELENA BACA GAMBOA
MSc. JHON JAIRO CALDERÓN LEYTÓN

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO
2010

Las ideas y conclusiones aportadas en el trabajo de grado, son responsabilidad exclusiva de los autores.

Artículo 1 del acuerdo No 324 de octubre 11 de 1966, emanado del Honorable Consejo Directivo de la Universidad de Nariño.

Nota de aceptación

Director

Director

Jurado

Jurado

San Juan de Pasto, Febrero de 2010

AGRADECIMIENTOS

Agradezco especialmente a mi familia, a mis padres Vicente y Alicia, a mis hermanos Carlos, Raúl, Guillermo y Oscar, quienes me apoyaron incondicionalmente durante toda esta etapa de mi vida.

A Bernardo Ramiro Ramírez, por sus importantes aportes, recomendaciones y por toda su colaboración en la identificación del material vegetal colectado.

A la Asociación GAICA por ser una gran escuela de aprendizaje, y con quienes descubrí muchos secretos del mundo de la biología.

Al Centro para la Investigación y Desarrollo Social "CIDES", y a todo el personal que allí labora, por todo su apoyo logístico y técnico en la última etapa de elaboración de mi trabajo de grado.

A la Universidad de Nariño y a todos los profesores del departamento de Biología que me guiaron durante mi carrera. A mis jurados, Martha Sofía González y Guillermo Castillo por sus sugerencias, su tiempo y colaboración para culminar con este trabajo. A mis directores Aida Elena Baca y Jhon Jairo Calderón por sus aportes, recomendaciones, consejos y por todo su tiempo dedicado a mi formación profesional y a este trabajo.

A las personas de ASOUNIFICADOS por toda su colaboración y acompañamiento en la fase de campo y en todas las visitas realizadas a la reserva El Charmolán, gracias por compartir con nosotros ese pequeño paraíso.

A los compañeros y amigos que estuvieron presentes durante la fase de campo, a Sandrita, Elkin, Viviana, Ana María, Andrés, Mercedes, Claudia y Anita, gracias por su amistad, su compañía, sus palabras de apoyo y por todos los momentos de alegría y de risas interminables que compartimos.

A todas aquellas personas que nunca dudaron en brindarme su apoyo en los momentos difíciles, los que me acogieron como uno más de su familia y a los que siempre tuvieron algo para compartir conmigo, a Marian, Ana Lucía, Melissa, Diana, Zayda, Teresa, Anita, Nathalia y Sandra, mil gracias por su amistad, por ser mi familia todo este tiempo y por hacer más agradable mi estadía en la U y en esta ciudad, gracias a todos por todo.

TABLA DE CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN	15
1. OBJETIVOS	17
1.1 OBJETIVO GENERAL	17
1.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS	17
2. MARCO TEORICO	18
3. ANTECEDENTES	21
4. MATERIALES Y MÉTODOS	24
4.1 ÁREA DE ESTUDIO	24
4.1.1 Ubicación Geográfica	24
4.2 MÉTODOS	27
4.2.1 Fase de campo	27
4.2.2 Fase de Laboratorio	28
4.2.3 Análisis y procesamiento de la información	28
4.2.4 Distribución según clases de los parámetros (Altura y DAP)	30
4.2.5 Diversidad alfa	31
4.2.6 Diversidad beta	32
4.2.7 Análisis de coordenadas principales	33
4.2.8 Distancia taxonómica promedio	33
4.2.9 Análisis de componentes principales (PCA)	33
5. RESULTADOS	34

5.1 ESTRATO HERBÁCEO	34
5.2 ESTRATO ARBUSTIVO Y ARBÓREO	34
5.3 CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LOS BOSQUES	35
5.3.1 Bosque de cuatro años	35
5.3.2 Bosque de ocho años	35
5.3.3 Bosque de 18 años	37
5.3.4 Bosque de 24 años	37
5.4 RIQUEZA	38
5.5 COBERTURA DEL ESTRATO HERBÁCEO	39
5.5.1 Especies con hábito de crecimiento herbáceo	39
5.5.2 Especies con hábito de crecimiento arbustivo	40
5.5.3 Especies arbóreas en estado de plántula	42
5.6 ANÁLISIS DEL ESTRATO ARBUSTIVO Y ARBÓREO	44
5.6.1 Número de individuos	44
5.6.2 Altura (Distribución vertical)	51
5.6.3 Estructura de Diámetros (DAP).	52
5.6.4 Análisis de la estructura horizontal	54
5.6.5 Densidad	54
5.6.6 Densidad relativa	55
5.6.7 Frecuencia	55
5.6.8 Área basal relativa	56
5.6.9 Índice de Valor de Importancia (I.V.I.)	56
5.7 DIVERSIDAD ALFA	58

5.8 DIVERSIDAD BETA	60
5.9 ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (PCA)	66
6. DISCUSIÓN	71
7. CONCLUSIONES	77
8. RECOMENDACIONES	78
LITERATURA CITADA	79
ANEXOS	85

LISTADO DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Localización del área de estudio	25
Figura 2. Mapa de ubicación de las áreas de muestreo	26
Figura 3. Vista general de cada edad boscosa evaluada	36
Figura 4. Especies arbustivas y arbóreas representativas del bosque de cuatro años	45
Figura 5. Especies arbustivas y arbóreas representativas del bosque de ocho años	46
Figura 6. Especies arbustivas y arbóreas representativas del bosque de 18 años	48
Figura 7. Especies arbustivas y arbóreas representativas del bosque de 24 años	50
Figura 8. Distribución vertical de los individuos según clases de altura	51
Figura 9. Distribución de clases diamétricas en cada bosque	53
Figura 10. Histogramas de frecuencia absoluta para cada bosque	54
Figura 11. Densidad de individuos por cada 300 m ² de muestreo en cada Bosque	55
Figura 12. Gráficos del Índice de Valor de Importancia en cada bosque	57
Figura 13. Gráfico de abundancia-diversidad de los bosques de cuatro, ocho, 18 y 24 años	59
Figura 14. Cluster de similitud de las cuatro zonas boscosas, según el índice de Jaccard	61
Figura 15. Variación de los bosques de acuerdo a sus especies características, según análisis de coordenadas principales	64
Figura 16. Cluster de similitud de bosques según el coeficiente de distancia taxonómica promedio	66
Figura 17. Separación de los bosques según análisis de componentes principales	68
Figura 20. Ubicación de los bosques y las especies según análisis de correspondencia	70

LISTADO DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Categorías de cobertura de herbáceas	28
Tabla 2. Interpretación de la densidad relativa	29
Tabla 3. Interpretación de la frecuencia	30
Tabla 4. Clases de altura y su rango en metros	31
Tabla 5. Clases diamétricas y su rango en centímetros	
Tabla 6. Datos generales característicos de los bosques	38
Tabla 7. Riqueza de especies del estrato herbáceo en cada bosque	38
Tabla 8. Riqueza de especies del estrato arbustivo y arbóreo en cada bosque	39
Tabla 9. Cobertura en m ² de especies con hábito de crecimiento herbáceo en cada bosque	40
Tabla 10. Cobertura en m ² de especies con hábito de crecimiento arbustivo en cada bosque	42
Tabla 11. Cobertura en m ² de especies con hábito de crecimiento arbóreo en estado de plántula para cada bosque	44
Tabla 12. Número de individuos de las especies leñosas en cada bosque y totales para todos los bosques	49
Tabla 13. Clases diamétricas y distribución de individuos en cada bosque	52
Tabla 14. Especies con mayor densidad relativa en los bosques de “El Charmolán”	55
Tabla 15. Valores de diversidad según Shannon en las áreas boscosas	58
Tabla 16. Valores de similitud de los bosques según Jaccard	60
Tabla 17. Valores propios y porcentaje acumulado de coordenadas Principales	61
Tabla 18. Valores eigen que explican la variación de los bosques en cada coordenada	62
Tabla 19. Valores de similitud de los bosques de acuerdo a la distancia taxonómica promedio	65
Tabla 20. Valores de las diferentes variables en cada componente	67
Tabla 21. Valores de ubicación de los bosques en cada dimensión	68
Tabla 22. Valores de las especies en cada dimensión según análisis de correspondencia	69
Tabla 23. Comparación de la riqueza florística de El Charmolán con otras localidades ubicadas en el rango de altura en que se encuentra la reserva	72

LISTADO DE ANEXOS

	Pág.
Anexo A. Lista general de especies registradas en los cuatro bosques evaluados	85
Anexo B. Densidad relativa y frecuencia de las especies leñosas presentes en cada uno de los bosques en "El Charmolán"	88
Anexo C. Índice de Valor de Importancia para cada bosque	91
Anexo D. Dinámica de reemplazamiento de especies en el proceso de sucesión teniendo en cuenta presencia-ausencia	93

RESUMEN

Se estudio una cronosecuencia de bosques sucesionales en la reserva natural El Charmolán localizada en la vereda Hatotongosoy del municipio de Buesaco, Nariño, con el objeto de determinar la composición, estructura y los patrones de reemplazamiento de especies. Se muestrearon cuatro bosques con diferente edad de regeneración natural, comprendidos entre cuatro, ocho 18 y 24 años. En cada bosque se establecieron tres parcelas de 10 x 10 m para determinar densidades, alturas, frecuencias y áreas basales de árboles y arbustos, con subparcelas interiores de 5 x 5 m para estimar la cobertura de especies herbáceas, brinzales y plántulas en el estrato herbáceo. Se evaluó un área de 300 m² por bosque cubriendo un total de 0.12 Ha. Para el estrato arbustivo y arbóreo se registraron a todos los individuos con DAP \geq a 1 cm a una altura mínima de 1,50 m se reportaron un total de 687 individuos correspondientes a 34 especies. Los mayores valores de cobertura herbácea se presentan en los bosques de cuatro y ocho años, mientras que en los bosques de 18 y 24 años esta variable disminuye considerablemente con respecto a las etapas iniciales. El IVI de las especies cambia con la edad del bosque, *Dodonaea viscosa* y *Delostoma integrifolium* son los taxa con mayor valor de importancia ecológica en los bosques de cuatro y ocho años, y *Geisanthus sp.*, *Oreopanax floribundus* y *Senna pistaciifolia* en los bosques de 18 y 24 años. Estudios realizados en sucesiones secundarias demuestran que, las especies sombra-tolerantes reemplazan a las sombra-intolerantes, las herbáceas dominan las primeras etapas de una sucesión y las especies arbóreas las etapas tardías, se incrementa la biomasa, la cobertura de los estratos altos, la riqueza, la diversidad, los diámetros y la altura de los individuos a medida que los bosques maduran. En ese mismo sentido, los bosques de El Charmolán presentan una tendencia hacia mayor número de individuos, especies, estratos y diversidad; excepto en el bosque de 24 años en el que se presenta una disminución considerable en el número de individuos y especies.

ABSTRACT

Was studied a chronosequence of forest fragments in the nature reserve located in the Charmolán, sidewalk Hatotongosoy, Buesaco municipality, Nariño, in order to determine the composition, structure and patterns of species replacement. Shows four different age forests with natural regeneration, ranging between four, eight, 18 and 24 years. In each forest plots established three sample unites for 10 x 10 m to determine densities, heights, frequency and basal areas of trees and shrubs, with interior subplots of 5 x 5 m to estimate the coverage of herbaceous species, saplings and seedlings in the herbaceous . We evaluated an area of 300 m² of forest covering a total of 0.12 hectares for the shrub and tree were recorded for all individuals with DBH > 1 cm at a minimum height of 1.50 m was reported a total of 687 individuals distributed in 34 species. The highest values of herbaceous cover in forests presents four or eight years, while in the forests of 18 and 24, this variable will decrease considerably from the initial stages. The IVI of the species changes with age of the forest, *Dodonaea viscosa* and *Delostoma integrifolium* are the taxa with more ecologically significant value in the forests of four or eight years, and *Geisanthus sp.* *Oreopanax floribundus* and *Senna pistaciifolia* in the forests of 18 and 24. Studies show that in secondary succession, shade-tolerant species replace the shade-intolerant forbs dominate the early stages of succession and tree species later stages, the biomass increases, the coverage of the wealthy, the richness, diversity, the diameter and height of individuals as mature forests. In the same way, the forests of the Charmolán show a trend toward a higher number of individuals, species, strata and diversity, except in the forest in 24 years presented a significant decrease in the number of individuals and species.

INTRODUCCIÓN

Según Martínez Romero (2000) la problemática ambiental del mundo es el resultado de la explotación y el manejo inadecuado de los recursos naturales, en muchos casos debido al desconocimiento (prácticamente total) de los procesos ecológicos que ocurren en los ecosistemas. Debido a ello, actualmente, las comunidades vegetales no son en general, las que corresponden a la flora primitiva que existía antes de la fuerte intervención humana, sino que se encuentran en diferentes fases de la sucesión secundaria, que conduce a la vegetación potencial, la que existiría sin intervención humana durante muchos años (Vallés, 2000) .

Estudiando la sucesión de comunidades vegetales que tiene lugar a lo largo del tiempo en campos de cultivo abandonados y en otros espacios alterados, y teniendo en cuenta las características de la vegetación que cubre las escasas áreas que han sido históricamente poco alteradas, se puede tener una cierta idea de la vegetación potencial de una zona determinada (Vallés, 2000).

Desde el punto de vista de la ecología vegetal, los cambios en cuanto a los patrones de distribución de las plantas y la composición específica de las comunidades en el tiempo, fueron señalados históricamente como un fenómeno natural y común por diferentes autores desde tiempos remotos. Kandus (1997) afirma que fue Clements quien ofreció una primera teoría clara acerca del fenómeno de sucesión en plantas; esta última dominó el pensamiento científico durante la primera mitad del siglo pasado. Este autor, definió la sucesión vegetal como una secuencia de reemplazo de comunidades de plantas, en un proceso unidireccional y determinístico que involucra la convergencia de las comunidades hacia un estado de equilibrio "clímax", cuyas características son controladas exclusivamente por el clima regional.

Según Drury y Nisbet (1973) la visión contemporánea de los cambios de la vegetación puede ser concebida como una visión "dinámica" o "cinética" en la cual no hay una premisa de estabilidad a largo plazo o de existencia de un punto final en la sucesión. En este esquema se incorporan los disturbios como un factor de gran importancia y se acepta el cambio continuo de la vegetación como norma. De igual manera, en las dos últimas décadas un gran número de datos empíricos apoyan la idea actual de que el proceso de sucesión en un área determinada, puede seguir múltiples caminos (Kandus, 1997).

El concepto de sucesión secundaria como un proceso de restauración del ecosistema es fundamental en la teoría ecológica. Halpern (1989) ha postulado que a lo largo de la sucesión, los atributos del ecosistema maduro se restablecen, incluyendo la diversidad de especies, la complejidad estructural de la vegetación y

el tamaño de los compartimientos que conforman el ecosistema (fitomasa, materia orgánica del suelo, etc). La sucesión, vista como el cambio direccional de tales atributos en el tiempo, se muestra tan diversa como los mismos ecosistemas en los que ocurre, evidenciándose una gran variación en sus patrones, procesos y ritmos, lo que ha dificultado la construcción de una teoría sucesional unificada.

Suponiendo que la sucesión es tan diversa como los mismos ecosistemas en los que ocurre, se planteó estudiar este fenómeno en un área de bosque subandino, ubicado en el municipio de Buesaco vereda Hatotongosoy. Dichos bosques se extienden desde los 1900 hasta los 2700 metros de altura sobre las vertientes de las tres cordilleras. En ellos la temperatura media oscila entre 16° y 20°C. y en las vertientes menos húmedas la vegetación dominante son los Robledales (*Quercus*) tal como ocurre en ciertas áreas boscosas de la reserva natural “El Charmolán”.

Para la zona de estudio son desconocidos especialmente, los aspectos de regeneración y los procesos de sucesión después de impactos naturales o antrópicos. Estos bosques subandinos han recibido poco interés a pesar de su función ecológica y económica sumamente importante, por ejemplo, en la captación de agua y el control de la erosión. Debido a ese déficit de información y contando con un escenario en el que distintas etapas de sucesión están representadas en el espacio se planteó: Evaluar la dinámica sucesional de un bosque subandino, en una cronosecuencia comprendida entre cuatro, ocho, 18 y 24 años, caracterizando zonas de regeneración que anteriormente fueron zonas de cultivo; y teniendo en cuenta aspectos como la estructura, la diversidad y la flora de cada uno de los tipos de bosque.

Los resultados muestran que la cobertura de las especies herbáceas disminuye progresivamente a medida que la edad de los bosques aumenta y las especies leñosas aumentan en número y en proporción de individuos. Los mayores valores de diversidad se presentan en los estados intermedios de sucesión, las clases de altura y diamétricas muestran distribuciones en “J” invertida y el reemplazamiento de especies es más alto entre mayor sea la edad de separación de los bosques. Los resultados son similares a los patrones de sucesión encontrados en bosques secundarios tropicales y en bosques andinos.

1. OBJETIVOS

1.1 OBJETIVO GENERAL

Evaluar la dinámica sucesional que ocurre en las diferentes áreas de bosque subandino de la Reserva Natural privada el Charmolán, en zonas boscosas con edades de cuatro, ocho, 18 y 24 años.

1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Determinar la estructura y composición florística en las diferentes fases sucesionales del bosque de la zona de estudio, mediante la evaluación de alturas, diámetros y cobertura de las especies.

Identificar la riqueza y diversidad florística presentes en los diferentes estados sucesionales con la utilización de índices de diversidad.

Evaluar la tasa de reemplazamiento de especies en las diferentes fases sucesionales del bosque en cuestión utilizando índices de similitud y complementariedad.

2. MARCO TEÓRICO

La sucesión ha sido explicada desde muchos puntos de vista que a veces se complementan o se contraponen. En la primera mitad del siglo XX prevalecieron las ideas de Clements, quien desarrolla el concepto de sucesión como: “un conjunto de procesos ordenados y predecibles que ocurren a partir de distintas comunidades y que convergen por medio de la sucesión en una comunidad vegetacional clímax caracterizada por una gran estabilidad y en equilibrio con el clima de una región geográfica determinada (paradigma de equilibrio)”; sus ideas conforman la llamada “teoría clásica” (Segura, 1999).

Según Veblen *et al*, (2004) la teoría sucesional clásica enfatizaba la naturaleza predecible y ordenada de la sucesión con estados finales climáticos de la vegetación de máxima estabilidad y en equilibrio con el clima regional; con ella, se buscaban causas universales de sucesión que pudieran ser aplicadas de igual forma en todos los ecosistemas. Los mismos autores afirman que en contraposición a estos modelos determinísticos de desarrollo y equilibrio, las explicaciones contemporáneas y reduccionistas de la dinámica de la vegetación, asignan un rol importante a los procesos estocásticos o quasi-estocásticos de disturbio y dispersión, los gradientes de recursos, las fluctuaciones ambientales, las interacciones biológicas y las características de historia de vida de las especies.

Las aproximaciones actuales al estudio de la dinámica de la vegetación interpretan la heterogeneidad de los mosaicos de comunidades en función tanto de la discontinuidad espacial del ambiente abiótico subyacente como de la heterogeneidad espacial asociado a disturbios naturales o antropogénicos. Dentro de esta nueva perspectiva de cambio de la vegetación por dinámica de parches, ha surgido el concepto de régimen de disturbio como un paradigma integrador de estudios de dinámica de la vegetación tanto a escalas de rodal como de paisaje (Veblen *et al*, 2004).

La dinámica de bosques se centra en el estudio de los cambios sucesionales y de dinámica de regeneración que en ellos ocurre. En el primer caso, se trata de cambios direccionales en la composición de especies del bosque mientras que en el segundo se consideran los cambios estructurales y demográficos que mantienen la misma o similar composición de especies (Oliver y Larson 1990).

Según Begon *et al*. (1999) las sucesiones que se producen en terrenos que acaban de quedar al descubierto, y en ausencia de influencias abióticas gradualmente cambiantes, reciben el nombre de sucesiones autogénicas. Según Veblen *et al*. (2004), en la actualidad no se considera más a la sucesión como un proceso impulsado exclusivamente por el proceso de “reacción”, es decir la modificación ambiental autogénica. Las hipótesis actuales tienen una perspectiva

reduccionista que pone énfasis en la historia de vida e interacciones competitivas de las especies, más que en las propiedades emergentes de las comunidades.

Si la sucesión se desarrolla en un nuevo terreno que no ha sufrido anteriormente la influencia de una comunidad, entonces la secuencia de especies recibe el nombre de sucesión primaria. En los casos en que la vegetación de una zona ha sido eliminada de forma total o parcial, pero conservándose un suelo bien desarrollado y un buen número de semillas y esporas, la secuencia que se produce entonces se conoce como sucesión secundaria (Odum 1995).

En sucesiones secundarias se parte de condiciones iniciales diferentes a las de la sucesión primaria, ya que los suelos pueden poseer un alto grado de desarrollo y existir ya propágulos de plantas. Según Huston y Smith (1987) y Gleeson y Tilman (1990) las fuerzas que dirigen la sucesión secundaria no están dadas por los cambios en las características fisicoquímicas del suelo sino más bien por la dinámica de las historias de vida de las especies vegetales, las tasas máximas de crecimiento, capacidad de colonización, dinámica de las interacciones interespecíficas y la eficiencia en la captación de nutrientes.

De acuerdo con García (2008), la sucesión secundaria es aquella que se establece sobre una zona en la cual una comunidad ya existente ha sido eliminada por incendio, inundación, enfermedad, talas de bosques, cultivo, etc.; un ejemplo clásico de sucesión secundaria es el de los campos de cultivo abandonados. En muchos de estos campos que no están excesivamente degradados, las primeras especies en aparecer son hierbas anuales con una gran capacidad de dispersión y un crecimiento muy rápido. Posteriormente se desarrolla una secuencia de especies herbáceas perennes, arbustos y árboles. Estas especies crecen con mayor lentitud y suelen tener menor eficacia fotosintética, por lo que parece que nunca podrán desplazar a las invasoras iniciales. Sin embargo, las plantas tardías de la sucesión suelen ser más tolerantes a la sombra y requieren niveles más bajos de nutrientes para sobrevivir. Por lo tanto acaban imponiéndose lentamente en la sucesión por sus habilidades competitivas.

Según Pickett (1988) es casi imposible hacer un monitoreo de los cambios en un ecosistema por un período muy prolongado (décadas o siglos), entonces un método para aproximarse a la realidad es inferir tendencias sucesionales a partir de escenarios de distintas edades; esto, asumiendo que ellos se han desarrollado en condiciones de sitio similares y bajo los mismos disturbios, esta aproximación es conocida como cronosecuencia o sustitución espacio-temporal (en Barnes, 1998).

Las cronosecuencias son mediciones tomadas en lugares similares pero independientes que representan una secuencia temporal en el uso o la gestión de la tierra; por ejemplo, los años transcurridos desde su deforestación. Se realizan esfuerzos para controlar todas las demás diferencias existentes entre los sitios (p.

ej. seleccionando zonas con tipos de suelo, topografía y vegetación anterior similares). Con frecuencia, se utilizan las cronosecuencias como sustitutos de estudios o mediciones experimentales que se repiten a través del tiempo en el mismo lugar (Gytarsky *et al* 2006).

Según Begon *et al.* (1999), las plantas de las primeras fases de una sucesión tienen un estilo de vida fugitivo. Su supervivencia depende de la dispersión hacia otros lugares perturbados, no pueden persistir en competencia con las especies posteriores, y por ello deben crecer y consumir rápidamente los recursos disponibles.

La tolerancia frente a la sombra es uno de los factores del éxito de las especies tardías. Cuando la intensidad luminosa es baja, las especies de las etapas tardías de la sucesión son capaces de crecer, aunque con bastante lentitud, pero de todos modos más rápidamente que las especies a las que sustituyen (Begon *et al.*, 1999).

Según García (2008), las especie iniciales, tempranas o pioneras, presentan crecimiento y desarrollo rápido, pequeño tamaño y vida corta, capacidad de dispersión elevada y crecimiento poblacional alto. Mientras que las especies tardías presentan tasas de crecimiento individual y desarrollo reducidas, mayor tamaño, larga vida o longevidad, baja capacidad de dispersión y crecimiento poblacional lento. Por tal razón los procesos de colonización y extinción que se dan en la sucesión son rápidos al principio y lentos al final.

Según Veblen *et al.*, (2004) especies intolerantes a la sombra tienden a ser de crecimiento rápido y alta capacidad de dispersión mientras que especies tolerantes a niveles lumínicos menores tienden invariablemente a crecer más lentamente y alcanzar tamaños y edades mayores. Entre este tipo de aproximaciones encuentra la visión de la sucesión como el reemplazo de estrategias r por estrategias K.

3. ANTECEDENTES

En diferentes ecosistemas se han realizado estudios sobre sucesiones vegetales tanto primarias como secundarias, en la región de Suramérica se destacan los estudios de Arturi *et al.*, (1998), Montaldo (1999) y Aravena *et al.* (2002).

Arturi *et al.*, en 1998 estudiaron la composición y estructura de tamaños de las especies arbóreas en diferentes fisonomías boscosas de los "Bosques Montanos" de la Sierra de San Javier, en el subtrópico de Argentina entre 1600 y 1800 msnm. En un análisis de correspondencia, los sitios se ordenaron siguiendo un gradiente de riqueza y complejidad. Las especies características de los sitios más diversos como *Myrciastes mato* Griseb Mc Vaugh y *Blepharocalyx salicifolius* (H.B.K) O.Berg., mostraron distribuciones diamétricas en "J-invertida", lo que sugiere regeneración continua. Por el contrario, las especies características de los bosques menos diversos como *Alnus acuminata* H.B.K., *Podocarpus parlatoresi* Pilg. y *Crinodendron tucumanum* Lillo, presentaron distribuciones diamétricas unimodales con baja proporción de individuos menores. La densidad de individuos menores de 10 cm de DAP muestran que *A. acuminata* H.B.K., *P. parlatoresi* Pilg. y *C. tucumanum* Lillo constituyen especies pioneras que colonizarían áreas no arboladas originando bosques simples. Estas especies son progresivamente reemplazadas por especies tolerantes a la sombra durante la sucesión, originando diversas fisonomías. Encontraron que existen evidencias de cambios de pastizal a bosque, y que las tendencias de reemplazo de especies pone de manifiesto el carácter dinámico de las fisonomías de los bosques montanos.

Montaldo (1999) evaluó la sucesión secundaria desde 1965 a 1998 en un área excluida de ganado, en una pradera antropogénica de Ñadí, en la provincia de Valdivia, Chile. Se observó el número de especies, la dinámica de población, la composición de la comunidad vegetal, su fenología y su tendencia sucesional. Al inicio, la composición botánica de la pradera estaba representada por gramíneas perennes, juncáceas, cyperáceas, especies herbáceas perennes de hoja ancha y gramíneas anuales. Con el tiempo, el número de especies disminuyó hasta el tercer año, para luego, a partir del décimo año empezar a incrementarse. La pradera del complejo Agrostis-juncus fue invadida agresivamente por *Rubus constrictus* Muell. et Lef. (murra) hasta el décimo año, cuando cubrió el cuarenta por ciento del área. Desde el décimo quinto año, pasó a ser un bosque mixto para convertirse en una serie arbórea de *Maytenus boaria* Molina. Se esperaba que la etapa final estuviera compuesta por una asociación de mirtáceas.

Aravena *et al.*, (2002) estudiaron una cronosecuencia de bosques sucesionales en el norte de la Isla de Chiloé, Chile, con el objeto de determinar sus patrones de recuperación luego de perturbación antrópica por fuego. Evaluaron hipótesis referentes a las tendencias de cambio en la riqueza de especies arbóreas a lo largo de la sucesión, el reemplazo de especies sombra intolerantes por especies

sombra tolerantes, y el impacto de la perturbación en las propiedades edáficas de estos fragmentos. En contraste con la hipótesis que predice una disminución de la riqueza de especies arbóreas en rodales más antiguos, debido a la exclusión de especies pioneras, la riqueza de especies en el dosel aumentó de tres a trece a través de la cronosecuencia. Los cambios en riqueza de especies no estaban relacionados con las densidades de cada rodal, las cuales fueron máximas en los bosques de edad intermedia. Las especies sombra-tolerantes tienden a reemplazar a las especies sombra-intolerantes en los bosques de edad más avanzada. No se observó un reemplazo completo de estos dos grupos de especies, ya que los árboles sombra-intolerantes estaban presentes en el dosel y/o en el sotobosque de los rodales antiguos. Las propiedades del suelo fueron similares a través de la cronosecuencia, lo que sugiere que tanto los procesos ecosistémicos como la regeneración arbórea fueron capaces de recuperarse luego de incendios de intensidad moderada.

En Colombia sobresalen estudios como los realizados por Vargas-Ríos (1997) quien estudió los patrones y mecanismos iniciales de sucesión-regeneración de los páramos después de disturbios producidos por fuego. Se utilizó el modelo de historias de vida de las especies para conformar grupos con atributos vitales parecidos y establecer patrones de reemplazamiento de especies que junto con los mecanismos de sucesión-regeneración conforman un modelo conceptual explicativo de los factores causales más importantes que dirigen la sucesión en ecosistemas perturbados por fuego como son los páramos andinos.

Sánchez *et al.* (2004) estudiaron las fases serales de la selva Alto andina en la Reserva el Volcán, Norte de Santander. Se implementó un proyecto de restauración ecológica en la selva alto-andina, fomentando las especies de etapas sucesionales inmediatamente más avanzadas en comunidades de potrero, matorral, rastrojo y selva secundaria. La delimitación de las fases sucesionales, la composición y estructura de esas comunidades, se hizo a través de la metodología de parcelas comparándolas según su grado de similaridad y posterior relacionamiento por análisis de conglomerados. Fisionómicamente se delimitó cinco etapas serales, empezando por las comunidades potrero y continuando con matorral, rastrojo, selva secundaria hasta la selva alto-andina poco perturbada. Se encontró un total de 160 especies distribuidas en 104 géneros y 48 familias, las familias con mayor número de especies fueron Asteraceae con 29, Poaceae con trece, Rosaceae con nueve, Ericaceae y Melastomataceae con ocho especies cada una.

Días Espinosa y Vargas Ríos (2004) estudiaron la competencia con plantas nativas como estrategia de restauración en los potreros abandonados de alta montaña tropical en la reserva Forestal Cogua, Cundinamarca. Para ello evaluaron los rasgos de historia de vida de especies como *Lupinus bogotensis* Bent, *Phytolacca bogotensis* Kunth y *Muehlenbeckia tamnifolia* (Kunth) Meisn. Encontraron que *L. bogotensis* Bent y *P. bogotensis* Kunth presentan un

crecimiento rápido, por lo que las consideraron aptas para incrementar la competencia por luz y espacio dentro de los pastizales. Mientras que *M. tamnifolia* (Kunth) Meisn posee frutos que atraen a las aves, por lo cual también recomiendan utilizarla con el fin de incrementar la cantidad de semillas nativas dentro del pastizal.

Suescún *et al.*, (2004) caracterizaron florística y estructuralmente bosques en diferentes etapas de sucesión secundaria en los márgenes de los ríos Duda y Guayabero, Meta. Realizaron muestreos de vegetación por medio de transectos de 50 x 2 metros por estado sucesional, basados en imágenes satelitales e información local. Predominaron individuos con DAP < 10 cm. sin importar la edad del bosque. Árboles con DAP > 30 cm. se encontraron en bosques de sucesión tardía y bosques maduros. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas para la distribución de clases diamétricas entre los diferentes levantamientos.

Gutiérrez (2004) estudió la composición y estructura de la sucesión vegetal post aprovechamiento de plantaciones de coníferas en el área forestal Bremen-La Popa, Quindío, encontrando que la diversidad fue más alta en el cultivo de Pino que en el de Ciprés, existen diferencias entre edades mas no entre tipos de cultivos, principalmente en la estructura y no en la composición de los cultivos. Dentro del área aunque no muy extensa, se pudo notar como la composición de las especies va variando de acuerdo con la edad. Las especies que mayor número de individuos presentan en el área de estudio son *Palicourea acetosoides* Werham, *Cecropia telealba* Cuatrecasas, *Palicourea angustifolia* Kunth y *Oreopanax floribundus* Kunth.

Específicamente en Nariño, Colombia, pero no en bosques subandinos sino en un ecosistema paramuno, Armero (2004) analizó el efecto de la quema sobre algunos aspectos poblacionales de *Espeletia pycnophylla* Cuatrec. en el páramo de El Infiernillo (Mallama-Nariño) mediante un análisis de cronosecuencias de quema (la comparación de la población a través de parches de diferente edad post-quema). Se determinó que la quema genera: homogenización de la estructura de tamaños a causa del truncamiento de la clase de altura 0-30 cm; reducción de la densidad de los individuos, especialmente de plántulas y juveniles quienes presentan la mayor mortalidad; y cambios en la distribución espacial de los adultos, de un patrón agregado a un patrón uniforme provocado por el espaciamiento que genera la muerte de individuos y probablemente por la competencia intraespecífica post-quema.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

El presente trabajo fue concebido dentro de los proyectos: heterogeneidad espacial, oferta estacional de frutos y dinámica de comunidades aviarias en la reserva natural El Charmolán (Calderón J. & Álvarez S. 2006), y Charmolán: rostros y retos de la conservación. Serie “Un canto a la vida” (Calderón J., *et al.* 2009 en prensa).

4.1 ÁREA DE ESTUDIO

4.1.1 Ubicación Geográfica. La reserva natural El Charmolán se ubica en el municipio de Buesaco, veredas Cortijo y Hatotongosoy, al nor-orienté del departamento de Nariño. Ocupa un rango altitudinal entre 2120 y 2450 m. (Figura 1). La estación meteorológica del Aeropuerto Antonio Nariño cercana a la Reserva Natural Privada “El Charmolán” reporta entre 1987 y 2005 una Temperatura promedio anual de 19 °C, con una temperatura máxima de 27 °C y una temperatura mínima de 13 °C. La precipitación media anual es de 1167 mm., con una precipitación mínima de 16,4 mm., en el mes de agosto y una precipitación máxima de 163,1 mm en el mes de noviembre. Humedad relativa promedio anual de 76,8%, HR máxima de 90% y HR mínima de 47%.

La reserva queda a 38 Km. de la ciudad de Pasto, llegando hasta la cabecera municipal de Chachagüí y luego por una carretera destapada que conduce a las veredas Cortijo y Hatotongosoy, sector rural del municipio de Buesaco. Los terrenos se caracterizan por ser ondulados y fuertemente ondulados, con pendientes entre 5 y 60 grados. Comprende 80 ha. distribuidas así: zonas de cultivos, bosque de roble maduro y bosque de roble joven, bosque secos intervenidos, fragmentos en proceso de regeneración natural de diferentes lapsos de tiempo, potreros con árboles de sombrío, una huerta y pastizales.

La reserva se caracteriza por poseer bosque de galería (roble maduro); bosques secundarios con presencia de especies como *Quercus humboldtii* Bonpl. (Roble), *Lafoensia acuminata* Ruiz & Pav. (Guayacán), *Annona quinduensis* Kunth (Guanábano silvestre), *Geissanthus* sp. (Charmolán), entre otras; bosques secos intervenidos con vegetación como *Delostoma integrifolium* D. Don (Cajeto), *Dodonaea viscosa* Jacq. (Chamano), *Senna pistaciifolia* (Kunth) H. S. Irwin & Barneby (Pichuelo) y *Psidium guineense* Sw. (guayabilla).

Figura 1. Localización del área de estudio (Izquierdo 2007).

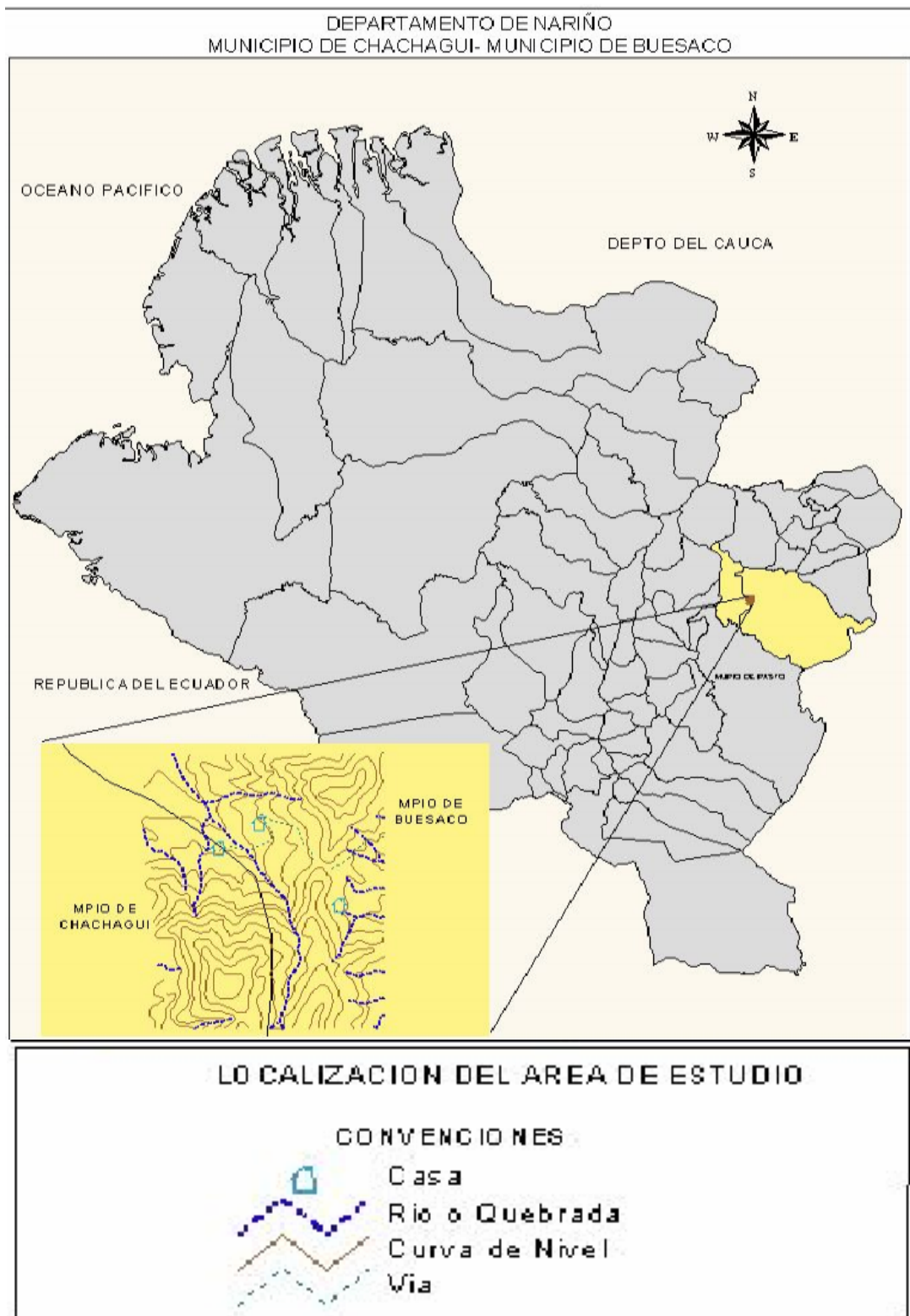
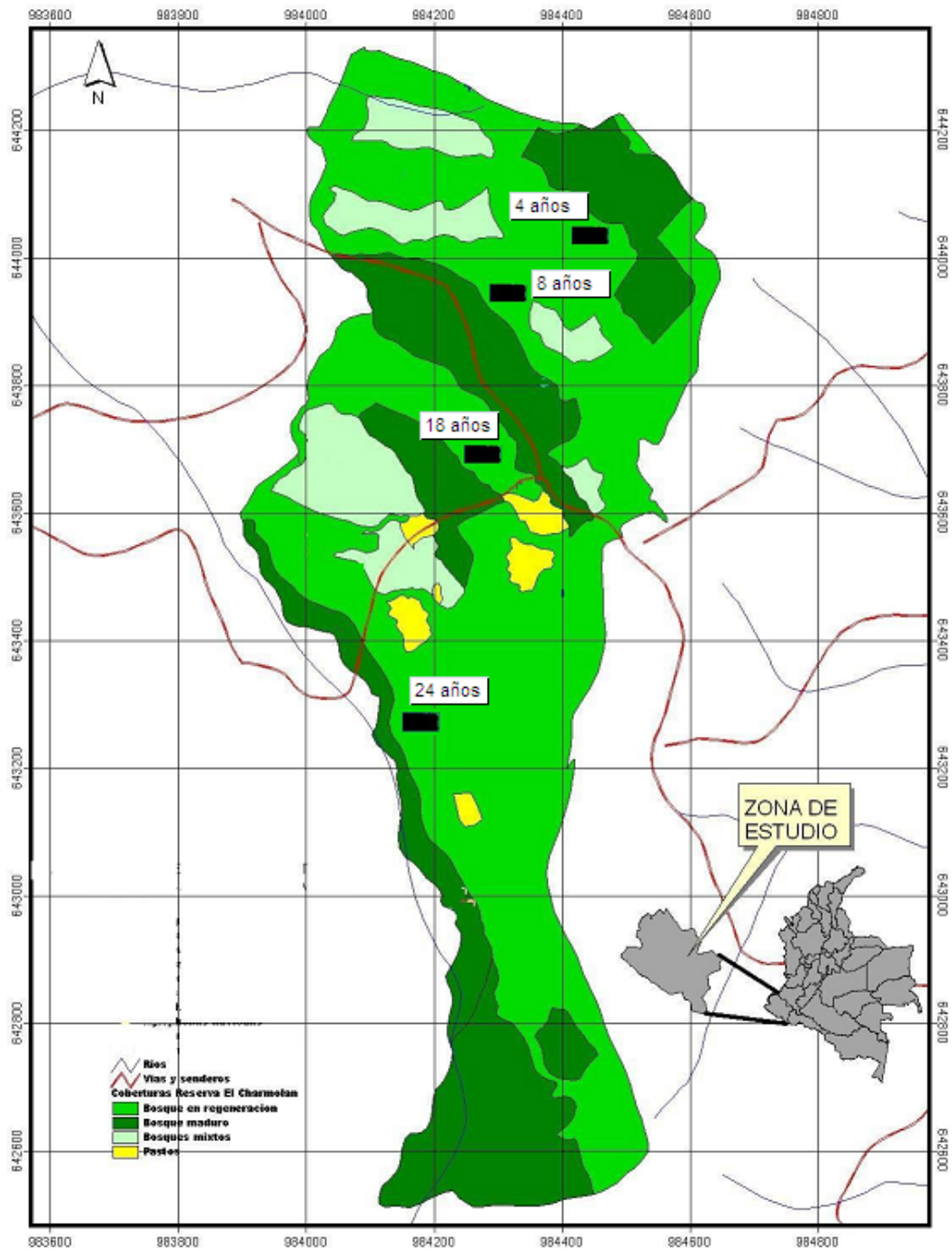


Figura 2. Mapa de ubicación de las áreas de muestreo (Tomado de Calderón J. & Álvarez S. 2006).



■ Áreas de muestreo.

4.2 MÉTODOS

4.2.1 Fase de campo. Para la selección de los sitios de muestreo se contó con la colaboración de los habitantes de la zona, quienes identificaron los lugares dónde se permitió la regeneración natural del bosque y la edad aproximada de cada lugar de muestreo. Se encontraron así cuatro bosques con diferentes edades de recuperación, la edad de cada uno de ellos es de cuatro, ocho, 18 y 24 años. En cada uno de los bosques se establecieron tres parcelas de 100 m², evaluando un área de 300 m² por bosque y un área total de 1200 m², de este modo fue posible realizar comparaciones entre las distintas áreas evaluadas.

Se evaluaron los estratos herbáceo, arbustivo y arbóreo. En el estrato herbáceo, comprendido entre 1 y 150 cm, se evaluó únicamente la cobertura de las especies allí presentes, la cual se calculó siguiendo el método de categorías de Daubenmire (1968). En dicho estrato se reconocieron especies con diferentes hábitos de crecimiento, como el herbáceo, el arbustivo y el arbóreo (leñoso) en estado de plántula o brinzal, y en cada uno de ellos se evaluó la cobertura por separado. Para estimar la cobertura de hierbas, sobre todo en un hábitat abierto, con pasto, hierbas y pequeños arbustos. Daubenmire (1968) sugiere el uso de un sistema de categorías de uno a seis. Cada categoría representa un rango de cobertura. Como el follaje de distintas especies puede traslaparse, el total de los porcentajes puede ser más de 100.

En el campo se apuntó solamente los números de categorías, luego se realizó los cálculos, no se utilizaron los números de las categorías, sino los puntos medios de los rangos de porcentaje (Tabla 1).

$$C_i = a_i / A$$

Donde

C_i: cobertura de la especie "i"

a_i: Área cubierta por la especie "i"

A: Área total. (Silverstone, 1992).

Tabla 1. Categorías de cobertura de herbáceas

Categoría	Rango de cobertura	Punto medio de categoría
1	0-5	2,5
2	5-25	15
3	25-50	37,5
4	50-75	62,5
5	75-95	85
6	95-100	97,5

Para el estrato arbustivo y arbóreo, se evaluaron todos los individuos mayores de 1.5 metros de altura y que presentaron un DAP mínimo de un centímetro. En cada parcela se realizó un censo de individuos e inventario de especies, se contó el número de individuos por especie y también se llevó a cabo un proceso de herborización, lo que facilitó la identificación de las especies vegetales.

4.2.2 Fase de laboratorio. Las especies vegetales colectadas en la zona de estudio se identificaron mediante el uso de guías como la Guía ilustrada de las plantas de las montañas del Quindío y los Andes centrales (Vargas 2002), Guía de frutos y semillas de la cuenca media del río Otún (Ríos *et al.* 2004), Flora de La Planada: Guía Ilustrada de Familias y Géneros (Mendoza-Cifuentes, y Ramírez-Padilla, 2000) y por comparación con material vegetal de los herbarios de investigación de la Universidad de Nariño y Universidad del Cauca. Los excicados fueron depositados en los respectivos herbarios y la nomenclatura de las especies fue consultada en la página web <http://www.tropicos.org/> del Missouri Botanical Garden.

4.2.3 Análisis y procesamiento de la información. Con base en los datos de campo se determinaron variables e índices ecológicos que permitieron analizar el comportamiento de la vegetación.

Teniendo en cuenta la metodología propuesta por Galindo *et al* (2003), en el presente estudio se aplicaron variables de carácter fisionómico como son:

4.2.3.1 Densidad (D). Se define como el número de individuos de una especie (N) determinada por unidad de superficie (A).

$$D = N/A$$

4.2.3.2 Densidad relativa (DR). La densidad relativa de una especie es el porcentaje con que aporta al número total de los individuos de todas las especies de la muestra.

$$DR = \frac{D_i}{\sum D_i} \times 100$$

D_i = Numero de individuos de una especie por unidad de muestreo

La densidad relativa se interpretó de acuerdo a lo propuesto por Caviedes (1998) en la siguiente tabla:

Tabla 2. Interpretación de la densidad relativa (Caviedes 1998)

Valores de Densidad	Característica
< 1	Pobre
> 1.0 - 10	Escasa
> 10 - 25	No numerosa
> 25 - 50	Abundante
> 50	Muy abundante

4.2.3.3 Área basal. Se refiere a la suma de las áreas del tronco determinadas a la altura del pecho para cada taxón; se expresa en unidades de superficie y refleja, en alguna medida, la biomasa o el volumen de madera de aquella.

$$AB = \frac{\pi}{4} \left(DAP^2 \right)$$

4.2.3.5 Área basal relativa. Es el porcentaje de área basal de una especie respecto al total de la muestra y, por lo tanto, depende de los registros de otras especies.

$$\left(\text{Área basal de una especie} / \text{Área basal total en la muestra} \right) \times 100$$

4.2.3.6 Frecuencia (F). Se define como la probabilidad de encontrar una especie en un área determinada utilizando una unidad de muestreo definida. Se expresa como el número de unidades de muestreo (P) donde se encuentra la especie, dividido por el número total de unidades muestrales (T).

$$F = \frac{P}{T} \times 100$$

4.2.3.7 Frecuencia Relativa (FR). Corresponde a la frecuencia de una especie referida a la frecuencia total de todas las especies. Se expresa como el porcentaje de unidades muestrales en las que al menos una planta de la especie se halla presente.

$$FR = \frac{F_i}{\sum F_i} \times 100$$

F_i = Frecuencia de una especie

La frecuencia de las especies se interpretó según lo propuesto por Caviedes (1998) en la siguiente tabla:

Tabla 3. Interpretación de la frecuencia (Caviedes 1998)

Frecuencia	Característica
> 0 - 20	Rara
> 20 - 40	Ocasional
> 40 - 60	Habitual
> 60 - 80	Frecuente
> 80	Común

4.2.3.8 Índice de Valor de Importancia. Utilizado para comparar la florística encontrada en los levantamientos llevados a cabo en una igual o diferente unidad paisajística.

$$IVI = \text{Densidad relativa (\%)} + \text{Área basal relativa (\%)} + \text{Frecuencia relativa (\%)}$$

La sumatoria de los valores del índice de Importancia (IVI) para todas las especies que se incluyen en un análisis tienen un valor máximo de 300 (Ramírez, 2006)

4.2.4 Distribución según clases de los parámetros (Altura y DAP)

4.2.4.1 Altura: la altura de los individuos, ya sea estimada con la ayuda de una vara graduada o medida con parámetros apropiados (clinómetros) es una medida útil para conocer la estratificación de la comunidad. Se estimó las alturas individuo por individuo y se realizó una distribución según clases de altura de acuerdo a la siguiente tabla.

Tabla 4. Clases de altura y su rango en metros

Clases de Altura	Rango en metros
I	1,5 – 4,5
II	4,51 – 7,5
III	7,51 – 10,5
IV	10,51 – 13,5
V	13,51 – 16,5

4.2.4.2 DAP: es una medida directamente relacionada con el cálculo del área basal, se utiliza para conocer el índice de valor de importancia. En los árboles se hizo la medición a 1.3 m. Se utilizó una cinta diamétrica, tomando la medición del diámetro a la altura del pecho (DAP) en centímetros. Se estableció y se elaboró una distribución según clases diamétricas de acuerdo a la siguiente tabla.

Tabla 5. Clases diamétricas y su rango en centímetros

Clases diamétricas	Rango en centímetros
I	1,3 – 3,9
II	4,0 – 6,9
III	7,0 – 9,9
IV	10,0 – 12,9
V	13,0 – 15,9
VI	16,0 – 18,9
VII	19,0 – 21,9
VIII	22,0 – 24,9
IX	25,0 – 27,9
X	28,0 – 30,9

4.2.5 Diversidad alfa. La diversidad comprende dos componentes: el número de especies (riqueza de especies) y la uniformidad de distribución de los individuos entre las especies.

4.2.5.1 Índice de Shannon – Wiener. El índice de Shannon mide la heterogeneidad de la comunidad, el valor máximo será indicador de una situación en la cual todas las especies son igualmente abundantes. Es utilizado cuando los datos son una muestra representativa de la comunidad, se puede utilizar cualquier base logarítmica, para este estudio se utilizó el logaritmo en base 10. Para el cálculo de diversidad Alfa, se utilizó el programa de análisis estadísticos PAST3.exe (Hammer *et al.*, 2005).

$$\text{(Shannon)} \quad H' = - \sum p_i * L_{10} p_i$$

Donde: $p_i = n_i / N =$ abundancia proporcional (relativa)

Se construyeron gráficos de abundancias relativas llamados de abundancia-diversidad. Para lo cual se calculó la proporción de los individuos de las especies en cada bosque de acuerdo a la ecuación:

$$P_i = n_i / N$$

Donde n_i es el número de individuos de i-ésima especie y N el número total de individuos de todas las especies de cada bosque. Luego, a cada valor de P_i se le calculó el logaritmo en base 10, el mismo logaritmo usado para el cálculo de diversidad con el índice de Shannon. Los valores obtenidos del $\text{Log}_{10}P_i$ son menores o iguales a 0.0. En el eje "x" se ubican las especies de la más abundante a la menos abundante y en el eje "y" los valores del $\text{Log}_{10}P_i$. (Feinsinger, 2004).

En los gráficos, las especies son mencionadas con las cuatro primeras letras de su nombre genérico y las dos primeras letras de su epíteto específico, la longitud de cada línea refleja la riqueza S o el número de especies en cada bosque, la pendiente es más plana entre mayor igualdad exista entre las especies, si la pendiente es pronunciada entonces existe dominancia numérica de ciertas especies.

4.2.6 Diversidad beta. La diversidad beta o diversidad entre hábitats es el grado de reemplazamiento de especies o cambio biótico a través de gradientes ambientales (Whittaker, 1972 en Moreno, 2001).

4.2.6.1 Índice de similitud de Jaccard. Para realizar comparaciones entre los diferentes tipos de bosques estudiados desde el punto de vista florístico, se empleó el coeficiente de similitud de Jaccard, el cual relaciona dos muestras y sirve para identificar si existe similitud o las especies encontradas en los bosques son distintas. Tiene en cuenta la relación de especies comunes y el total de especies encontradas en las dos muestras que se comparan, pero no tiene en cuenta la abundancia de las especies:

$$CC_{1,2} = 2 a/a+b+c$$

Donde:

- a = Números de especies comunes a 1 y 2.
- b = Número de especies exclusivas de la muestra 2.
- c = Número exclusivo de la muestra 1.

Utilizando este índice, se realizó un análisis de agrupamiento (Cluster), a través del cual se comparó la presencia de especies comunes. El índice presenta valores de cero (0) a uno (1), donde cero indica total diferencia y uno, total similitud.

4.2.7 Análisis de coordenadas principales. Se realizó como complemento al índice de similitud de Jaccard, este análisis indica las especies que caracterizan a cada bosque, y qué lo diferencia de los demás, para esto se utilizó el coeficiente de similitud de Jaccard entre bosques y la variable especies.

4.2.8 Distancia taxonómica promedio. Teniendo en cuenta datos cuantitativos de las variables de cobertura, número de individuos y número de especies tanto del estrato herbáceo como del estrato arbustivo y arbóreo, se realizó un análisis de agrupamiento utilizando un coeficiente de distancia, para ello se empleó la distancia taxonómica promedio, que tiene valores que van de cero (0) a infinito (∞), donde los valores cercanos a cero indican mayor similitud.

4.2.9 Análisis de componentes principales (PCA). Se realizó con el fin de determinar cuáles son las variables que hacen que los bosques sean diferentes, para ello se utilizó el coeficiente de similitud de correlación entre variables, los datos que se tuvieron en cuenta fueron la cobertura, el número de individuos y el número de especies en los diferentes estratos. Adicionalmente se realizó un análisis de correspondencias, el cual indica la separación de los bosques con base en las abundancias relativas de las especies.

5. RESULTADOS

Los diferentes estados sucesionales se ordenaron teniendo en cuenta la información suministrada por los habitantes del lugar, quienes desde el inicio de la creación de la reserva han trabajado en el lugar y conocen su historia. Las zonas boscosas evaluadas presentan edades de cuatro, ocho, 18 y 24 años.

Para la comprensión de la dinámica del bosque de la reserva “El Charmolán” se evaluaron variables de cobertura y número de especies en el estrato herbáceo; número de individuos, número de especies, diámetros y alturas en los estratos arbustivo y arbóreo.

5.1 ESTRATO HERBÁCEO.

El estrato herbáceo comprende individuos entre 1cm y 150 cm. de altura, en él se encontraron un total de 51 especies; quince con hábito de crecimiento herbáceo como tal, 25 especies arbustivas y once especies arbóreas en estado de plántula o brinzal.

Los mayores valores de cobertura se registran en las primeras etapas de sucesión (bosques de cuatro y ocho años), las familias botánicas con mayor representatividad de especies son Asteraceae y Poaceae con siete y seis especies respectivamente.

Entre las especies con los más altos valores de cobertura se encontraron *Andropogon bicornis* L. *Pennisetum clandestinum* Hochst. Ex Chiov. y *Paspalum macrophyllum* Kunth, las que también se encuentran en las dos primeras etapas de sucesión; en los bosques de 18 y 24 años el número de especies herbáceas y los valores de cobertura son bajos.

5.2 ESTRATO ARBUSTIVO Y ARBÓREO

Comprende a todos los individuos que cumplen con las características de poseer un DAP mayor o igual 1 cm y una altura mínima de 1,50 metros. En general, para todos los bosques, se evaluaron 687 individuos leñosos, pertenecientes a 34 especies, distribuidas en 20 familias y 29 géneros. El número de individuos y especies es bajo en la primera edad sucesional, luego aumenta progresivamente hasta los 18 años, finalmente disminuye relativamente en el bosque de 24 años de edad; tanto el número de especies como el número de individuos presentan el mismo comportamiento.

Las especies que sobresalen por su mayor número de individuos son *Geissanthus* sp., *Palicourea angustifolia* Kunth, *Oreopanax floribundus* Kunth, *Senna pistaciifolia* (Kunth) H. S. Irwin & Barneby y *Dodonaea viscosa* Jacq.; en el otro

extremo, las especies que presentan un solo individuo son *Baccharis latifolia* (Ruiz & Pav.) Pers., *Lepechinia betonicifolia* (Lam.) Epl., *Miconia theaezans* (Bonpl.) Cogn., *Psidium guineense* Sw., entre otras.

5.3 CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LOS BOSQUES

A continuación se describe de manera general cada uno de los bosques evaluados en la reserva natural El Charmolán, destacando aspectos como, especies predominantes, número de individuos, altura o estratos de los bosques y datos de abundancia y cobertura de algunas especies (Tabla 6). En la figura tres se pueden apreciar las diferencias en cuanto a altura de los individuos, diámetro de los tallos y algunas formas de vida predominantes (Figura 3).

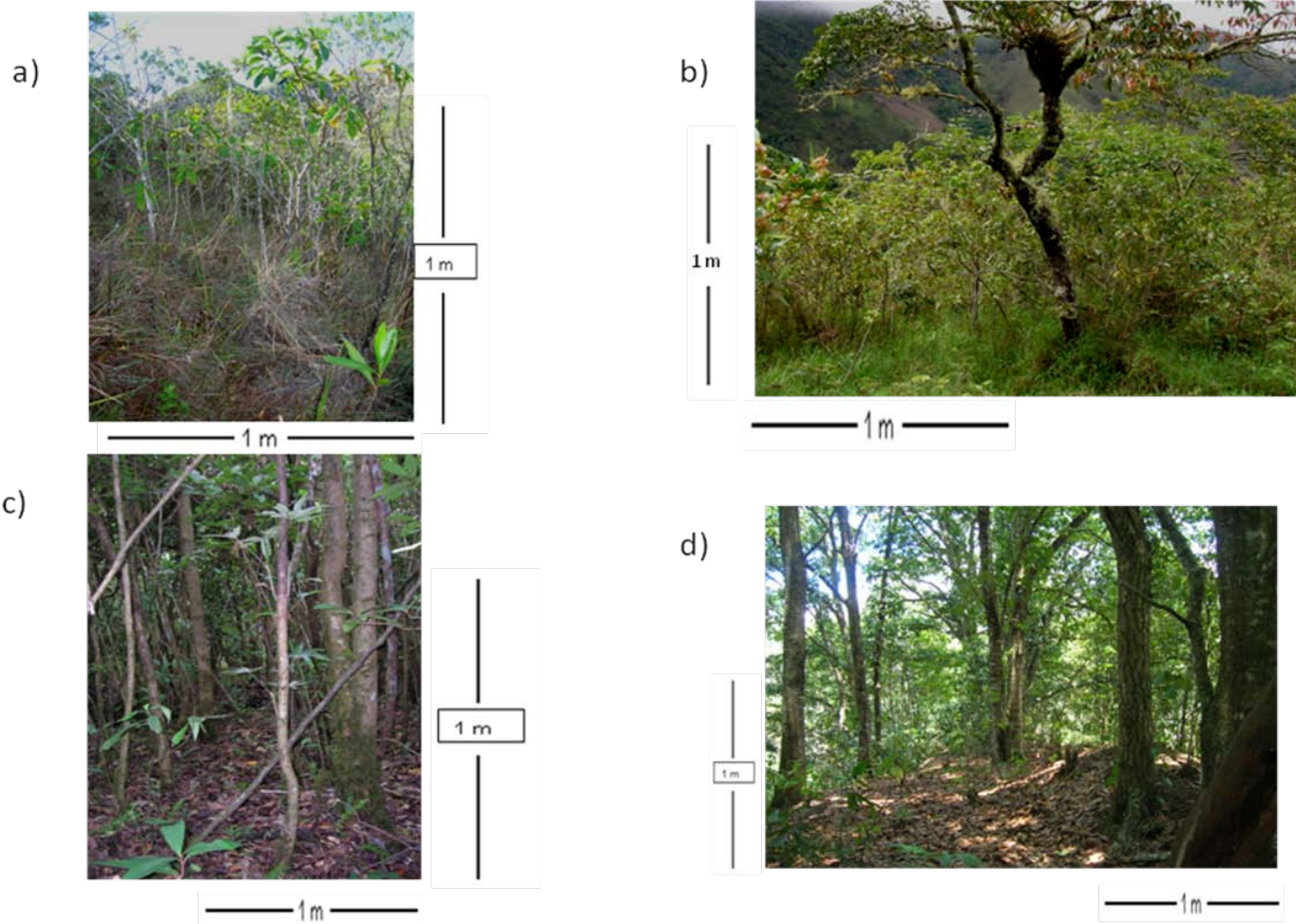
5.3.1 Bosque de cuatro años. Predominan principalmente especies del estrato herbáceo, entre ellas *Andropogon bicornis* L., *Escobedia grandiflora* (L. f.) Kuntze y *Lamourouxia virgata* Kunth; el porcentaje de cobertura en este estrato es el más alto y las especies arbustivas y arbóreas en estado de plántula también hacen un aporte representativo a la cobertura total de este estrato.

Las especies típicas del estrato arbustivo y arbóreo en este bosque son *Dodonaea viscosa* Jacq y *Delostoma integrifolium* D. Don, el número de individuos que las representa es bajo comparado con los demás bosques. Este bosque presenta la menor altura promedio entre todos los bosques (2.03 m.) y la mayoría de los individuos con DAP > a 1 cm. se distribuyen en el estrato arbustivo; presenta una baja densidad y el menor promedio en los valores de DAP (2.23 cm.).

D. viscosa Jacq y *D. integrifolium* D. Don también presentan los mayores valores de IVI, estas especies están representadas por seis y cinco individuos respectivamente, la otra especie reportada en este bosque es *Tecoma stans* (L.) Juss, la cual está representada por un solo individuo.

5.3.2 Bosque de ocho años. En este bosque el número y la cobertura de especies herbáceas disminuye con respecto al bosque de cuatro años, sin embargo especies como *Pennisetum clandestinum* Hochst. ex Chiov y *Paspalum macrophyllum* Kunth presentan altos valores de cobertura (44 y 39 m², respectivamente). El estrato herbáceo nuevamente presenta gran cobertura por parte de las especies arbustivas y arbóreas en estado de plántula, y se destacan por sus altos valores especies como *Mimosa albida* Humb. & Bonpl. ex Willd, *Calea glomerata* Klatt y *Rubus urticifolius* Poir.

Figura 3. Vista general de cada edad boscosa evaluada



a) Bosque de cuatro años b) Bosque de ocho años c) Bosque de 18 años d) Bosque de 24 años

El estrato arbustivo y arbóreo presenta 20 especies, las más abundantes son *D. viscosa* Jacq, *Lepidaploa canescens* (Kunth) H. Rob., *Senna pistaciifolia* (Kunth) H. S. Irwin & Barneby y *D. integrifolium* D. Don. En este bosque los individuos no superan los 7.5 metros de altura y la mayoría de individuos se concentra en la primera clase de altura que está entre 1.5 y 4.5 metros; el valor promedio de DAP es igual a 3.73 cm., superando en 1.5 cm. el valor promedio del bosque inicial. El número total de individuos asciende a 143 individuos, aumentando la densidad respecto al bosque de cuatro años, los mayores valores de IVI los presentan *D. integrifolium* D. Don., *D. viscosa* Jacq y *Senna pistaciifolia* (Kunth), y presenta la mayor diversidad de todos los bosques

5.3.3 Bosque de 18 años. En este bosque la disminución de cobertura herbácea es más evidente que en el bosque de ocho años, el número de especies del estrato herbáceo también disminuye, reportando los mayores valores de cobertura las especies arbustivas y arbóreas en estado de plántula. Una especie herbácea frecuente en este bosque es *Peperomia galioides* Kunth, le siguen *Anthurium pedatum* (Kunth) Endl. ex Kunth y *Salvia scutellarioides* Kunth, la suma de sus coberturas alcanza los catorce metros cuadrados, un valor muy bajo comparado con los anteriores bosques.

El estrato arbustivo y arbóreo presentó el mayor número de especies e individuos (21 spp y 301 individuos respectivamente) y la especie más abundante fue *Geissanthus* sp. Presenta cuatro clases de altura, el valor promedio de esta variable es de 4.16 metros, la mayoría de los individuos se distribuye en las dos primeras clases y solo dos individuos alcanzan la cuarta categoría de altura. El valor promedio de DAP también aumenta, llegando a los 4.19 cm.

5.3.4 Bosque de 24 años. Presenta el menor número de especies y menor valor de cobertura en el estrato herbáceo, especies arbustivas y arbóreas en estado de plántula hacen un importante aporte a la cobertura, sin embargo se reporta una única especie herbácea y su valor de cobertura en todo el bosque no es mayor a un metro cuadrado.

El estrato arbustivo y arbóreo presenta catorce especies, de ellas las que presentan mayor peso ecológico son *Geissanthus* sp., *Palicourea angustifolia* Kunth y *Oreopanax floribundus* Kunth; la especie más abundante en este bosque es *P. angustifolia* Kunth, ésta no se encuentra en etapas iniciales de regeneración, pero aumenta su frecuencia y abundancia a medida que aumenta la edad de regeneración de los bosques.

Presenta las cinco clases de altura, pero únicamente un individuo alcanza la categoría V, que está en el rango entre 13.51 – 16.5 metros, la mayoría de los individuos se distribuyen en las clases I y II, en los rangos comprendidos entre 1.5 – 4.5 y 4.51 – 7.5 metros respectivamente.

Tabla 6. Datos generales característicos de los bosques

Características generales	4 años	8 años	18 años	24 años
No. de especies en el estrato herbáceo	24	26	21	11
No. de especies en el estrato arbustivo y arbóreo	3	20	21	14
Cobertura total del estrato herbáceo en m ²	314	238	105	59
No. total de individuos del estrato arbustivo y arbóreo	12	143	301	231
No. de clases de altura	1	2	4	5
No. de clases diamétricas	3	9	9	9
Promedio de altura de los individuos	2,03	3,34	4,16	4,57
Promedio del diámetro de los individuos	3,96	5,1	4,18	4,93

5.4 RIQUEZA

Para los cuatro bosques se encontraron un total de 51 especies en el estrato herbáceo, de ellas quince son de forma de vida herbácea, 25 son arbustivas y once son arbóreas en estado de plántula; teniendo en cuenta las formas de vida se encontró que en cada bosque el número de especies se distribuyen de forma diferente, las herbáceas y arbustivas tienden a disminuir su número a medida que avanza la edad de regeneración de los bosques y las arbóreas en estado de plántula tienden a aumentar el número de especies hasta los 18 años y disminuye a los 24 años (Tabla 7).

Tabla 7. Riqueza de especies del estrato herbáceo en cada bosque

Formas de vida estrato herbáceo	4 años	8 años	18 años	24 años
Herbáceas	10	6	3	1
Arbustivas	10	14	11	7
Arbóreas en estado de plántula	4	6	7	3
Total	24	26	21	11

En general sin tener en cuenta las formas de vida, el mayor número de especies del estrato herbáceo se encontró en los bosques de cuatro y ocho años y disminuye en los bosques de 18 y 24 años.

Ninguna de las especies de hábito herbáceo se presentó en todos los bosques, a lo mucho se presentaron en dos zonas de edades contiguas; *Miconia versicolor*, de hábito arbustivo, pero presente en el estrato herbáceo en forma de plántula, fue la única especie que se reportó en todos los bosques y dos especies arbóreas en estado de plántula, *Delostoma integrifolium* y *Lafoensia acuminata*, se reportaron en las tres primeras etapas de regeneración.

En el estrato arbustivo y arbóreo de los cuatro bosques se reportaron un total de 34 especies, representando a 20 familias y 29 géneros. El bosque de 18 años presentó el mayor número de éstas (21 spp), en segundo lugar está el bosque de ocho años con 20 especies, seguidamente el bosque de 24 años con catorce y por último el bosque de cuatro años con tres especies.

Ninguna especie se presentó en todos los hábitats, las familias mayormente representadas en este estrato según el número de especies fueron Asteraceae con cuatro especies, Melastomataceae, Piperaceae y Fabaceae, con tres especies cada una (Tabla 8).

Tabla 8. Riqueza de especies del estrato arbustivo y arbóreo en cada bosque

Ítems	4 años	8 años	18 años	24 años
No. de especies	3	21	20	14
No. de géneros	3	18	18	12
No. de familias	2	14	15	11
No. de individuos	12	143	301	231

5.5 COBERTURA DEL ESTRATO HERBÁCEO

En el estrato herbáceo se evaluó la cobertura de las diferentes formas de vida, entre ellas, especies con hábito de crecimiento herbáceo como tal, especies de crecimiento arbustivo y especies de crecimiento arbóreo en estado de plántula.

5.5.1 Especies con hábito de crecimiento herbáceo. Se encontró un total de quince especies, diez en el bosque de cuatro años, entre ellas *Andropogon bicornis*, presenta la mayor cobertura con 53 metros cuadrados, le siguen en su orden *Calamagrostis sp.* y *Lamourouxia virgata* con 16 metros cuadrados de cobertura cada una, el menor valor de cobertura en esta etapa inicial lo presenta la especie *Isachne rigens* con dos metros cuadrados.

En el bosque de ocho años se reportaron seis especies, la familia Poaceae presenta tres de ellas, la mayor cobertura está dada por las especies *Pennisetum clandestinum* y *Paspalum macrophyllum* con 44 y 39 metros cuadrados respectivamente.

Para el bosque de 18 años se encontraron tres especies, pertenecientes a tres familias distintas, la familia Piperaceae, con la especie *Peperomia galioides* presenta el mayor valor de cobertura con diez metros cuadrados, las especies *Anthurium pedatum* y *Salvia scutellarioides* presentan valores de dos metros cuadrados cada una.

Anthurium pedatum, es la única especie herbácea para el bosque de 24 años, su valor de cobertura es de un metro cuadrado, siendo el valor más bajo registrado para las especies herbáceas en todos los bosques (Tabla 9).

Tabla 9. Cobertura en m² de especies con hábito de crecimiento herbáceo en cada bosque

Herbáceas	4 años	8 años	18 años	24 años
<i>Andropogon bicornis</i> L.	53			
<i>Calamagrostis</i> sp.	16			
<i>Escobedia grandiflora</i> (L . f.) Kuntze	14			
<i>Achyrocline satureoides</i> (Lam.) DC.	13			
<i>Uncinia hamata</i> (Sw.) Urban.	12			
<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Keguelen	9			
<i>Desmodium molliculum</i> (Kunth) DC.	6			
<i>Isachne rigens</i> (Sw.) Trin.	2	5		
<i>Desmodium sericophyllum</i> Schltldl.	13	3		
<i>Lamourouxia virgata</i> Kunth	16	3		
<i>Pennisetum clandestinum</i> Hochst. ex Chiov.		44		
<i>Paspalum macrophyllum</i> Kunth		39		
<i>Salvia scutellarioides</i> Kunth		2	2	
<i>Peperomia galioides</i> Kunth			10	
<i>Anthurium pedatum</i> (Kunth) Endl. ex Kunth			2	1
Cobertura total de cada bosque en m ²	154	96	14	1

5.5.2 Especies con hábito de crecimiento arbustivo. Se reportó un total de 25 especies, diez en el bosque de cuatro años, dos de ellas, *Calea glomerata* y *D. viscosa* presentan valores de cobertura iguales a 22 m², les sigue *Miconia versicolor* con 20 m². Las especies *Lepidaploa canescens* y *Steiractinia sodiroi* presentan los valores más bajos de cobertura con cuatro y tres metros cuadrados respectivamente.

El bosque de ocho años presentó catorce especies, Asteraceae y Piperaceae son las familias con mayor número de taxa con cuatro y tres especies respectivamente. El mayor valor de cobertura lo expresan *Mimosa albida*, *Rubus urticifolius* y *Calea glomerata*. Especies que se encuentran en el bosque de cuatro años como *M. albida*, *Lepidaploa canescens* y *Lepechinia betonicifolia* aumentan su valor, mientras que *C. glomerata*, *Miconia versicolor* y *Dodonaea viscosa*, por el contrario lo disminuyen.

En el bosque de 18 años se encontraron once especies, tres menos que en el bosque de ocho años, Melastomataceae es la única familia con dos especies, las demás familias poseen solo una. El mayor valor de cobertura lo expresan las especies *Salvia tortuosa*, *Piper subflavum* y *Palicourea angustifolia* con doce, once y nueve metros cuadrados respectivamente. Comparte en común cuatro especies con en el bosque de ocho años, y son: *Piper subflavum*, *Palicourea angustifolia*, *Rubus urticifolius* y *Miconia versicolor*, el valor de cobertura de *P. subflavum* disminuye en cuatro metros cuadrados, mientras que las especies *P. angustifolia*, *R. urticifolius* y *M. versicolor* aumentan su valor de cobertura en uno, nueve y tres metros cuadrados respectivamente.

El bosque de 24 años presentó siete especies, cuatro menos que en el bosque de 18 años, la familia mejor representada es Piperaceae con tres especies, las demás familias están representadas por una sola especie, el mayor valor de cobertura lo expresan las especies *Palicourea angustifolia* y *Annona quinduensis* con doce y diez metros cuadrados respectivamente.

Comparte cuatro especies con en el bosque de 18 años, entre ellas *P. angustifolia*, que aumenta su cobertura de nueve a doce metros cuadrados, *A. quinduensis* que también aumenta su cobertura de seis a diez metros cuadrados, *M. versicolor* que disminuye su cobertura de cuatro a dos metros cuadrados y *M. verticillata* que mantiene su valor de cobertura igual que en el bosque anterior (Tabla 10).

Tabla 10. Cobertura en m² de especies con hábito de crecimiento arbustivo en cada bosque

Arbustivas	4 años	8 años	18 años	24 años
<i>Psidium guineense</i> Sw.	7			
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br.	5			
<i>Chromolaena tacotana</i> (Klatt) R. M. King & H. Rob.	4			
<i>Calea glomerata</i> Klatt	22	15		
<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq.	22	5		
<i>Mimosa albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	17	30		
<i>Lepechinia betonicifolia</i> (Lam.) Epl.	6	9		
<i>Lepidaploa canescens</i> (Kunth) H. Rob.	4	11		
<i>Steiractinia sodiroi</i> (Hieron.) S. F. Blake	3	2		
<i>Miconia versicolor</i> Naudin	20	7	4	2
<i>Siparuna echinata</i> (Kunth) A. DC.		2		
<i>Baccharis latifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.		1		
<i>Rubus urticifolius</i> Poir.		16	7	
<i>Piper subflavum</i> C. DC.		7	11	
<i>Palicourea angustifolia</i> Kunth		10	9	12
<i>Piper bogotense</i> C. DC.		2	-	3
<i>Piper pubiovarium</i> C. DC.		1	-	4
<i>Salvia tortuosa</i> Kunth			12	
<i>Sida spinosa</i> L.			4	
<i>Leandra subseriata</i> (Naudin) Cogn.			1	
<i>Mimosa quitensis</i> Kunth			1	
<i>Triumfetta bogotensis</i> DC.			1	
<i>Annona quinduensis</i> Kunth			6	10
<i>Maytenus verticillata</i> (Ruiz & Pav.) DC.			1	1
<i>Piper lacunosum</i> Kunth				3
Cobertura total de cada bosque en m ²	110	118	57	35

5.5.3 Especies arbóreas en estado de plántula. En el bosque de cuatro años se encontraron cuatro especies arbóreas en este estado, *Myrsine guianensis* es la que presenta el mayor valor de cobertura (22 m²); la familia Bignoniaceae figura con dos especies que en conjunto aportan más del 45% a la cobertura total.

En el bosque de ocho años, el estrato herbáceo presenta seis especies, las cuatro del bosque de cuatro años también están presentes aquí, sin embargo todas disminuyen su valor de cobertura con respecto al anterior; *M. guianensis* reduce su cobertura de 22 a cinco metros cuadrados, *D. integrifolium* de catorce a doce metros cuadrados, *L. acuminata* y *T. stans* de cinco y nueve metros respectivamente a un metro cuadrado (Tabla 9). Las dos nuevas especies son *M. orthostemon* y *S. pistaciifolia*, su cobertura en conjunto es relativamente baja (5m^2), con respecto a *D. integrifolium* que es la especie con el mayor valor de la misma para este estado sucesional.

En el bosque de 18 años se encontraron siete especies, de las cuales cuatro se comparten con el bosque de ocho años de edad, entre ellas, *Delostoma integrifolium*, *Lafoensia acuminata*, *Myrcianthes orthostemon* y *Senna pistaciifolia*.

Con respecto al bosque de ocho años, los valores de cobertura disminuyen en *D. integrifolium* y *S. pistaciifolia* de doce a dos metros cuadrados en la primera y de dos a un metro cuadrado en la segunda, mientras que las especies *L. acuminata* y *M. orthostemon* aumentan su valor de cobertura en tres y un metro cuadrado respectivamente. Las especies con mayor valor de cobertura son *Geissanthus sp.* y *Oreopanax floribundus* con once y nueve metros cuadrados respectivamente, estas taxa al igual que *Clusia colombiana* no se encontraron en los anteriores bosques de cuatro y ocho años.

Para el bosque de 24 años se encontraron tres especies arbóreas en estado de plántula, dos de las cuales estaban presentes en el bosque de 18 años, entre ellas *Geissanthus sp.* que disminuye su valor de cobertura de once a nueve metros cuadrados y *O. floribundus* que aumenta su cobertura de nueve a trece metros cuadrados. La especie *C. pubescens* solo se registra en estado de plántula en esta etapa y su cobertura es de un metro cuadrado, la menor registrada para estas especies en este bosque (Tabla 11).

Tabla 11. Cobertura en m² de especies con hábito de crecimiento arbóreo en estado de plántula para cada bosque.

Especies arbóreas en estado de plántula	4 años	8 años	18 años	24 años
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss.	9			
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) O. Kuntze	22	5		
<i>Delostoma integrifolium</i> D. Don	14	12	2	
<i>Lafoensia acuminata</i> Ruiz & Pav.	5	1	4	
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss.		1	-	
<i>Myrcianthes orthostemon</i> (O. Berg) Grifo		3	4	
<i>Senna pistaciifolia</i> (Kunth) H. S. Irwin & Barneby		2	1	
<i>Clusia colombiana</i> Pipoly			3	
<i>Geissanthus</i> sp.			11	9
<i>Oreopanax floribundus</i> Kunth			9	13
<i>Cinchona pubescens</i> Vahl				1
Cobertura total de cada bosque en m ²	50	24	34	23

5.6 ANÁLISIS DEL ESTRATO ARBUSTIVO Y ARBÓREO

5.6.1 Número de individuos. El número de individuos en el bosque de cuatro años es el más bajo, solamente doce individuos leñosos en un área de 300 m², reportándose la menor densidad de individuos por área de muestreo. Las especies *Dodonaea viscosa* y *Delostoma integrifolium* presentan seis y cinco individuos respectivamente y *Tecoma stans* un solo individuo (Figura 4).

Las especies más abundantes en el bosque de ocho años fueron *Dodonaea viscosa* y *Lepidaploa canescens* con 36 y 25 individuos respectivamente. *Delostoma integrifolium*, presente en la etapa de cuatro años también se reporta a los ocho años, aumentando su número de cinco a 17 individuos. El número total de individuos, comparado con el bosque de cuatro años, aumenta de doce a 143, esto hace que incremente la densidad, ubicando a este bosque en tercer lugar con mayor número de individuos por área evaluada. Las especies más representativas de este bosque se observan en la figura siete (Figura 5).

Figura 4. Especies arbustivas y arbóreas representativas del bosque de cuatro años



Tecoma stans (L.) Juss.



Delostoma integrifolium D. Don



Dodonaea viscosa Jacq.

Figura 5. Especies arbustivas y arbóreas representativas del bosque de ocho años



Delostoma integrifolium D. Don



Dodonaea viscosa Jacq.



Senna pistaciifolia (Kunth) H. S. Irwin & Barneby



Myrsine guianensis (Aubl.) O. Kuntze



Steiractinia sodiroi (Hieron.) S. F. Blake

En el bosque de 18 años las especies más abundantes fueron *Geissanthus sp.* con 133 individuos, *Senna pistaciifolia* y *Miconia versicolor*, con 33 cada una; en la tabla once se resaltan los valores más altos de abundancia y también se puede establecer cómo es el comportamiento demográfico de las especies de un bosque a otro. El número total de individuos aumenta en 158 con respecto al bosque de ocho años, y es el valor más alto de todos los bosques (Tabla 12). Las especies más representativas de este bosque se observan en la figura ocho (Figura 6).

Para el bosque de 24 años las especies más abundantes fueron *P. angustifolia*, *Geissanthus sp.* y *O. floribundus* con 68, 55 y 53 individuos respectivamente. Comparando las especies presentes en los bosques de 18 y 24 años se encontró que comparten en común doce de ellas; en la tabla once se puede determinar cómo es el comportamiento demográfico de las especies que tienen en común estos bosques. Las especies más representativas de este bosque se observan en la figura siete (Figura 7).

El número total de individuos presentes en este bosque es menor al encontrado en el bosque de 18 años, el cual posee 70 individuos más, el valor de densidad también disminuye, ubicando a este bosque en el segundo lugar con mayor número de individuos arbustivos y arbóreos (Tabla 12).

Figura 6. Especies arbustivas y arbóreas representativas del bosque de 18 años

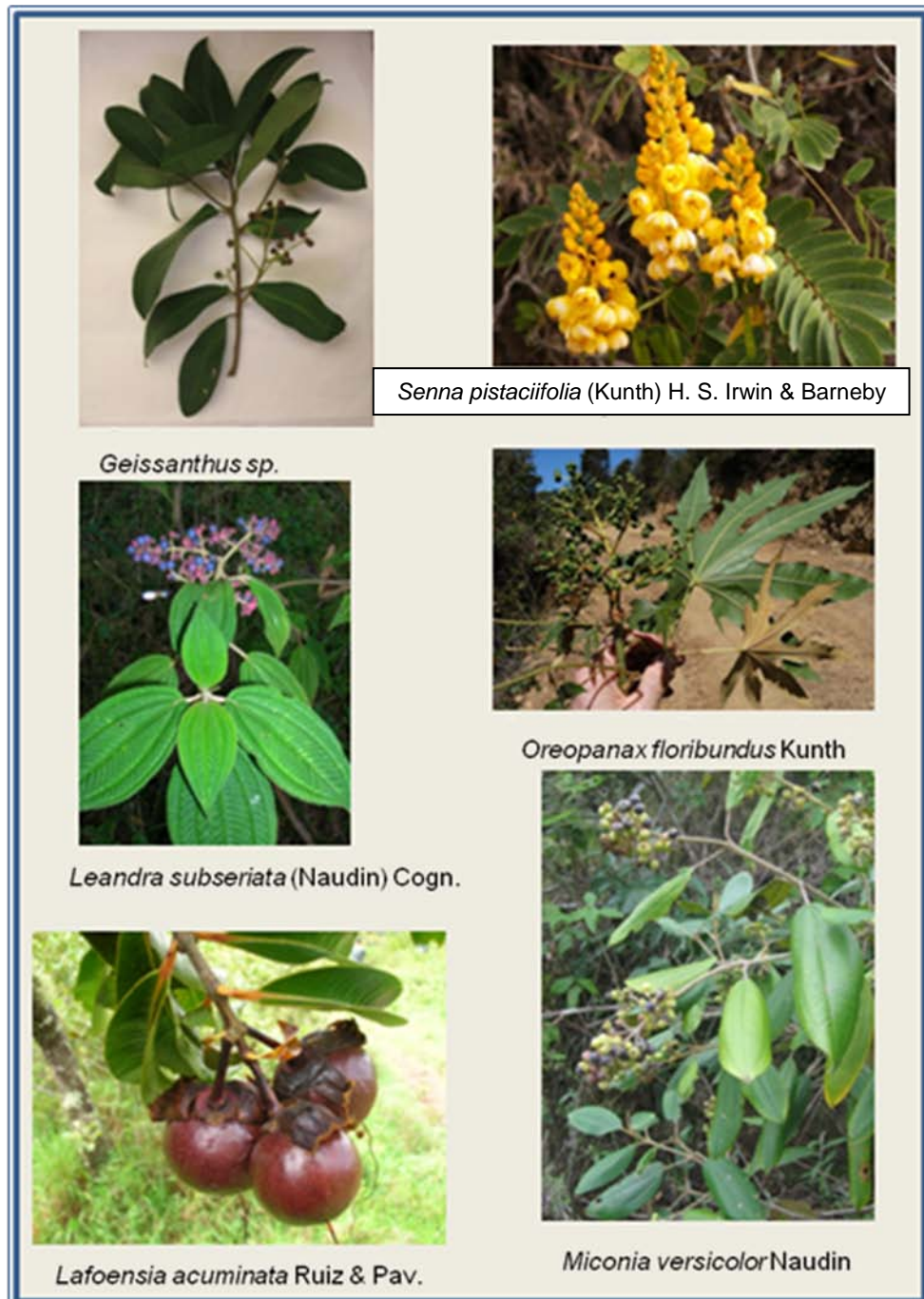


Tabla 12. Número de individuos de las especies leñosas en cada bosque y totales para todos los bosques

Especies	4 años	8 años	18 años	24 años	Total
<i>Geissanthus sp.</i>	-	4	133	55	192
<i>Palicourea angustifolia</i> Kunth	-	-	8	68	76
<i>Oreopanax floribundus</i> Kunth	-	-	12	53	65
<i>Senna pistaciifolia</i> (Kunth) H. S. Irwin & Barneby	-	23	33	2	58
<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq.	6	36	-	-	42
<i>Miconia versicolor</i> Naudin	-	5	33	4	42
<i>Annona quinduensis</i> Kunth	-	-	16	20	36
<i>Delostoma integrifolium</i> D. Don	5	17	3	-	25
<i>Lepidaploa canescens</i> (Kunth) H. Rob.	-	25	-	-	25
<i>Leandra subseriata</i> (Naudin) Cogn.	-	-	18	-	18
<i>Myrcianthes orthostemon</i> (O. Berg) Grifo	-	-	13	2	15
<i>Cinchona pubescens</i> Vahl	-	-	1	11	12
<i>Lafoensia acuminata</i> Ruiz & Pav.	-	2	10	-	12
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) O. Kuntze	-	9	-	-	9
<i>Piper subflavum</i> C. DC.	-	2	5	1	8
<i>Mimosa quitensis</i> Kunth	-	3	3	-	6
<i>Quercus humboldtii</i> Bonpl.	-	-	2	4	6
<i>Steiractinia sodiroi</i> (Hieron.) S. F. Blake	-	6	-	-	6
<i>Maytenus verticillata</i> (Ruiz & Pav.) DC.	-	-	1	4	5
<i>Mimosa albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	-	1	3	-	4
<i>Piper bogotense</i> C. DC.	-	-	-	4	4
<i>Piper lacunosum</i> Kunth	-	-	3	1	4
<i>Siparuna echinata</i> (Kunth) A. DC.	-	3	-	-	3
<i>Cordia sp.</i>	-	1	1	-	2
<i>Rhamnus sphaerosperma</i> Sw.	-	-	-	2	2
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss.	1	-	1	-	2
<i>Baccharis latifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	-	1	-	-	1
<i>Lepechinia betonicifolia</i> (Lam.) Epl.	-	1	-	-	1
<i>Lepidaploa sp.</i>	-	-	1	-	1
<i>Miconia theaezans</i> (Bonpl.) Cogn.	-	1	-	-	1
<i>Monnina sp.</i>	-	1	-	-	1
<i>Psidium guineense</i> Sw.	-	1	-	-	1
<i>Salvia tortuosa</i> Kunth	-	-	1	-	1
<i>Solanum barbulatum</i> Zahlbr.	-	1	-	-	1
Total individuos	12	143	301	231	687
No. total de especies	3	20	21	14	34

Figura 7. Especies arbustivas y arbóreas representativas del bosque de 24 años



Palicourea angustifolia Kunth



Geissanthus sp.



Oreopanax floribundus Kunth



Cinchona pubescens Vahl



Annona quinduensis Kunth

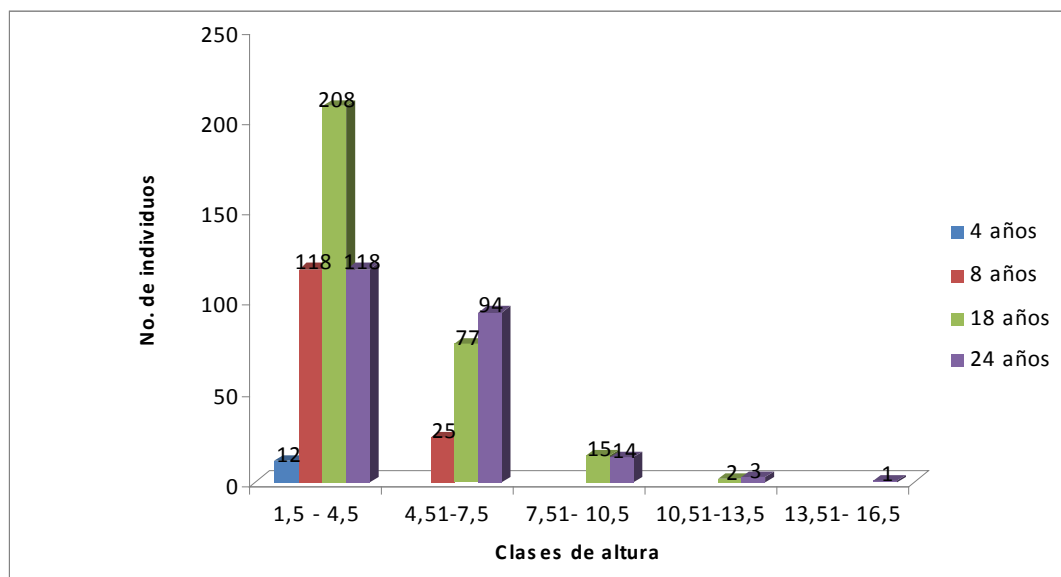


Quercus humboldtii Bonpl.

5.6.2 Altura (Distribución vertical)

En todos los bosques la distribución de los individuos mostró mayor concentración en la categoría de altura I en el rango comprendido entre 1,5 – 4,5 metros. Todos los individuos (687) están distribuidos en cinco clases de altura. Cerca del 95% de ellos (652) se distribuyen en las dos primeras clases de altura, mientras que el 5% restante (35 inds.) se distribuyen en las tres últimas categorías, alcanzando los 16 metros de altura solo un individuo. La menor altura en sus individuos la registran los bosques de cuatro y ocho años y la mayor altura los bosques de 18 y 24 años. La distribución vertical de los individuos revela la forma de “J” invertida, este comportamiento no se evidencia en el bosque de cuatro años, pues todos los individuos se presentan en la primera categoría de altura, pero si se manifiesta en los demás bosques (Figura 8).

Figura 8. Distribución vertical de los individuos según clases de altura



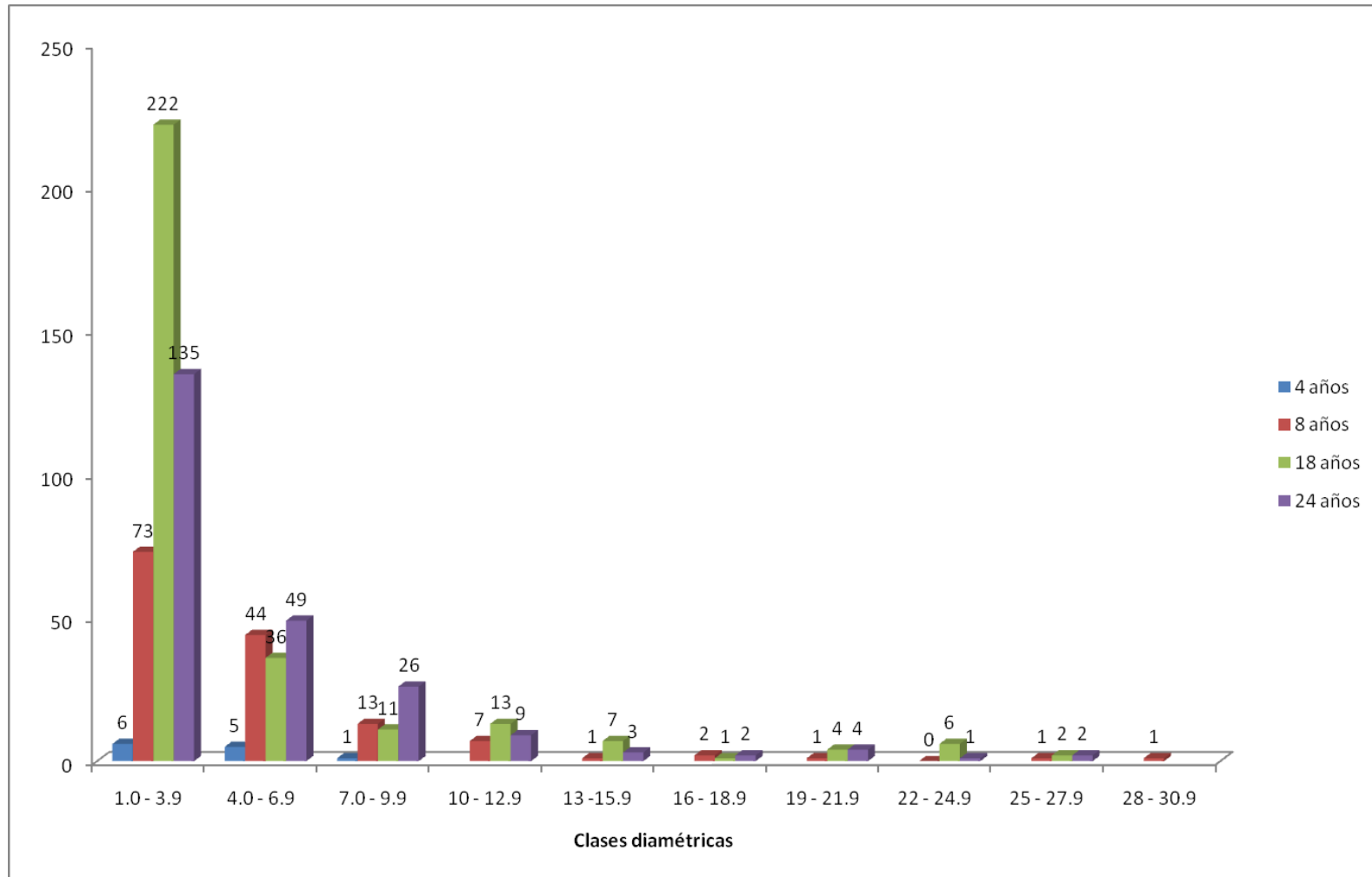
5.6.3 Estructura de diámetros (DAP). Al evaluar la distribución de diámetros se encontró que la mayor cantidad de individuos exhibe un DAP entre 1.0 – 3.9 cm., el número de individuos va disminuyendo progresivamente a medida que aumenta el rango diamétrico, lo que indica que las diferentes especies poseen distribuciones diamétricas en forma de “J” invertida; esta tendencia se conserva en todos los bosques (Figura 9).

En la tabla doce se puede observar el número de individuos por clase diamétrica en cada bosque y también el número total que suma cada una de ellas. El bosque de cuatro años presenta tres categorías, el bosque de ocho años diez, sin embargo no presenta individuos en la clase VIII y presenta únicamente un solo individuo en la última categoría. En los bosques de 18 y 24 años se presenta una disminución progresiva del número de individuos hasta la clase diamétrica VI, luego se presenta un leve aumento, sin embargo la tendencia a un menor número se mantiene (Tabla 13).

Tabla 13. Clases diamétricas y distribución de individuos en cada bosque

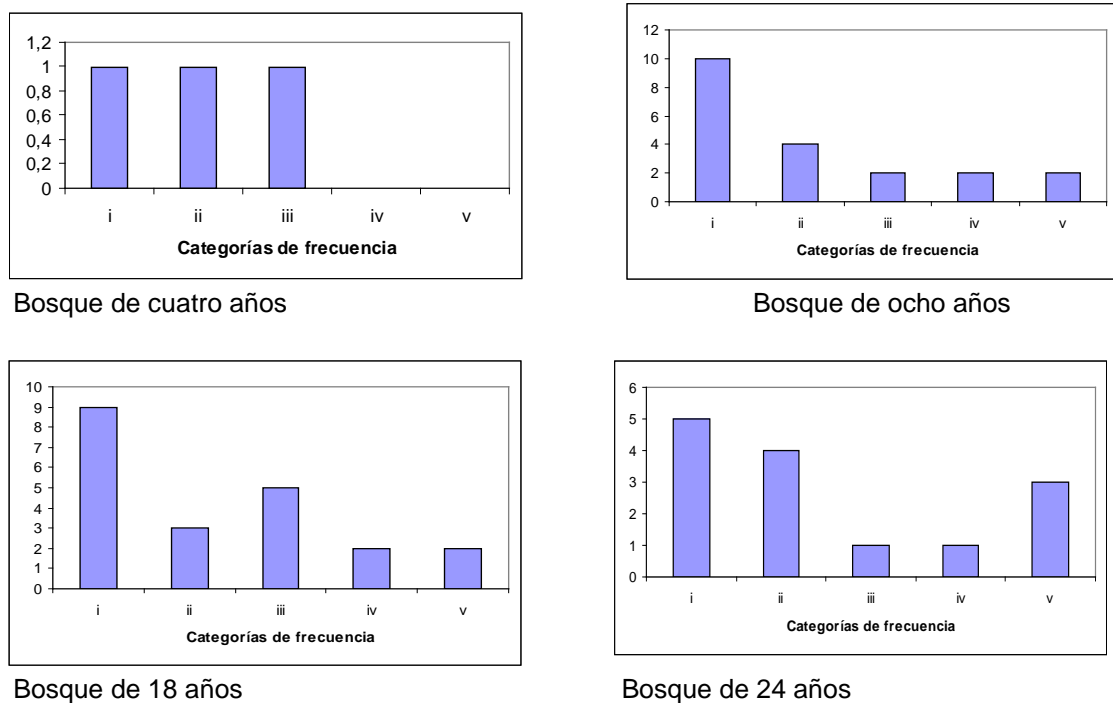
Categoría	Rango en cm	Número de individuos				Total
		4 años	8 años	18 años	24 años	
I	1.0 - 3.9	6	73	222	135	436
II	4.0 - 6.9	5	44	36	49	134
III	7.0 - 9.9	1	13	11	26	51
IV	10 - 12.9		7	13	9	29
V	13 -15.9		1	7	3	11
VI	16 - 18.9		2	1	2	5
VII	19 - 21.9		1	4	4	9
VIII	22 - 24.9		0	6	1	7
IX	25 - 27.9		1	2	2	5
X	28 - 30.9		1			1

Figura 9. Distribución de clases diamétricas en cada bosque



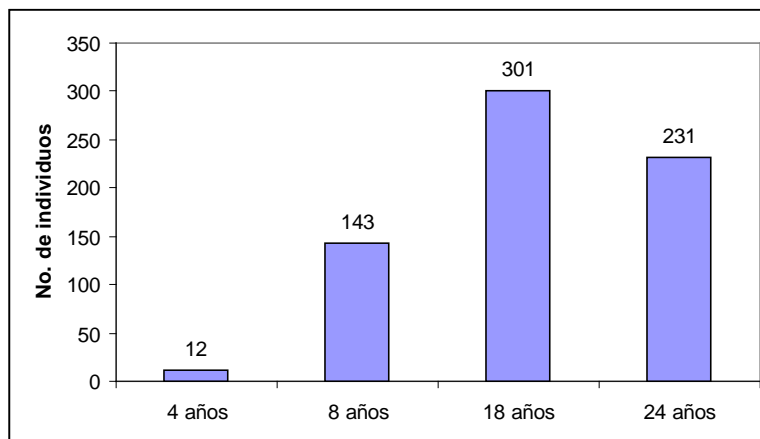
5.6.4 Análisis de la estructura horizontal. Se evaluó la estructura horizontal de los diferentes bosques con histogramas de frecuencia, que se generan a partir de la agrupación de las especies en cinco categorías o clases de frecuencia absolutas. Encontramos que el bosque de cuatro años presenta valores de frecuencia similares en las tres primeras clases y valores de cero en las últimas categorías de frecuencia, lo que indica una composición florística tendiente a ser homogénea, los bosques restantes presentan altos valores de frecuencia en las clases I y II y bajos valores de frecuencia en las clases IV y V indicando una composición florística con tendencia a la heterogeneidad (Figura 10).

Figura 10. Histogramas de frecuencia absoluta para cada bosque



5.6.5 Densidad: al evaluar la densidad como número de individuos por área muestreada en cada bosque, se tiene que por cada edad de regeneración se evaluaron 300 m². La densidad aumento progresivamente a medida que aumentaba la edad de los bosques, llegando a ser máxima en el bosque de 18 años, para luego presentar una leve disminución en el bosque de 24 años (Figura 11).

Figura 11. Densidad de individuos por cada 300 m² de muestreo en cada bosque.



5.6.6 Densidad relativa: al calcular la densidad relativa para cada una de las especies, se determinó que los porcentajes más altos los presentaron *Dodonaea viscosa* Jacq. con 50%, *Delostoma integrifolium* D. Don. con 41,66%, *Geissanthus sp.* con 44,18%, *Palicourea angustifolia* Kunth con 29,44%, y *Oreopanax floribundus* Kunth. con 22,94% (Tabla 12). En cada edad boscosa evaluada, la mayoría de las especies presenta bajos valores de densidad lo que las ubica en las categorías de escasa y pobre (Anexo B).

Tabla 14. Especies con mayor densidad relativa en los bosques de “El Charmolán”

Especies	N	D %	Característica	Edad del bosque
<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq.	6	50	Abundante	cuatro años
<i>Delostoma integrifolium</i> D. Don	5	41,666	Abundante	cuatro años
<i>Geissanthus sp.</i>	133	44,186	Abundante	18 años
<i>Palicourea angustifolia</i> Kunth	68	29,437	Abundante	24 años
<i>Oreopanax floribundus</i> Kunth	53	22,944	No numerosa	24 años

N = número de individuos. D % = densidad relativa

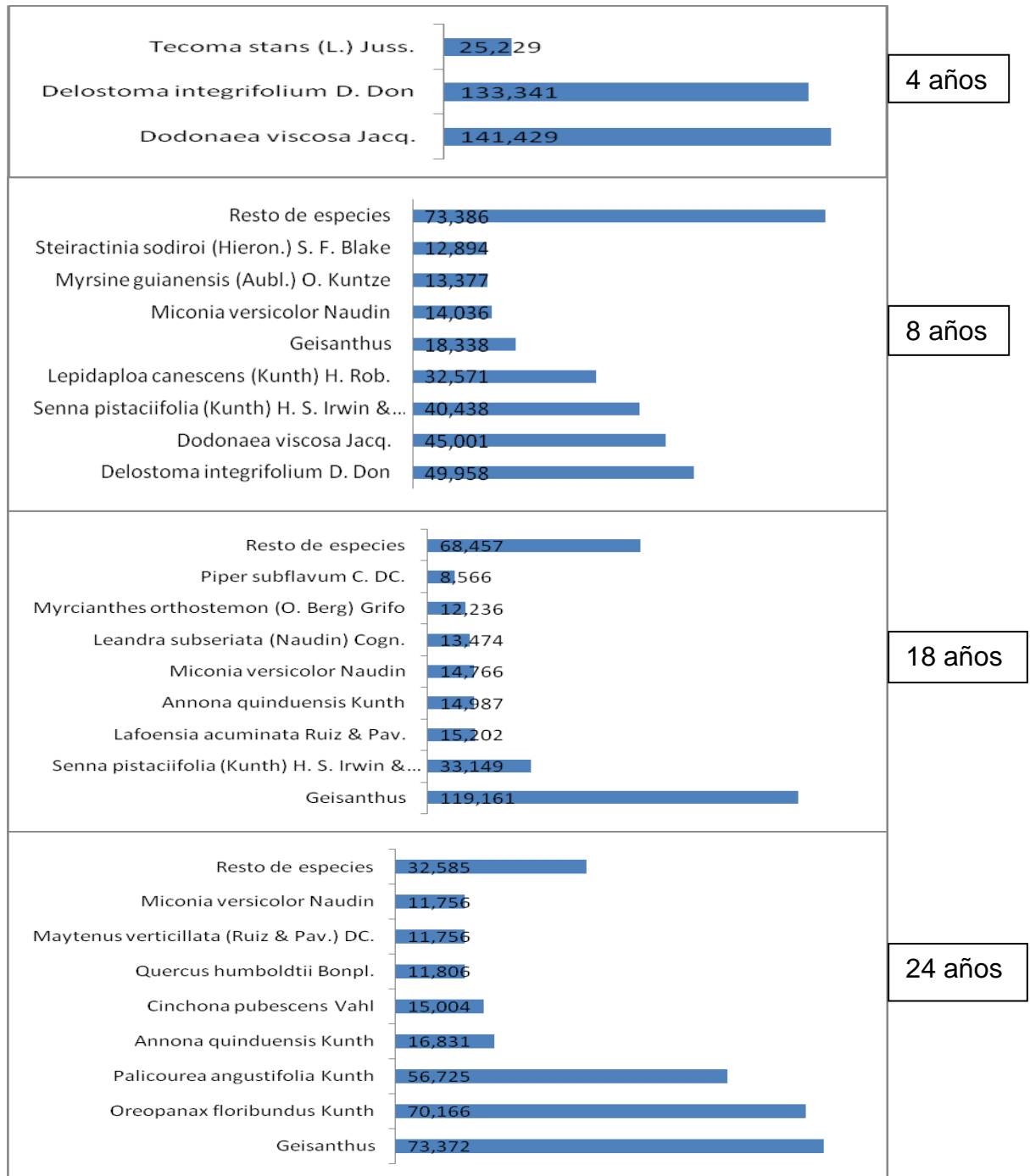
5.6.7 Frecuencia. La mayor frecuencia de las especies en cada bosque, también la presentan las especies más abundantes y con altos valores de densidad, solo dos especies, *Delostoma integrifolium* a los 18 años y *Piper bogotense* a los 24, se presentan como especies comunes sin ser las más abundantes en cuanto a número de individuos, sin embargo su presencia se reporta en todas las parcelas evaluadas en cada uno de esos bosques (Anexo B).

5.6.8 Área basal relativa. En el bosque de cuatro años las especies con mayor área basal son *Dodonaea viscosa* y *Delostoma integrifolium* con 58.09% y 41.67% respectivamente. En el bosque de ocho años sobresalen *D. integrifolium* (35.30%), *D. viscosa* (17.04%) y *Senna pistaciifolia* (16.02%). A los 18 años la especie con el valor mas alto es *Geissanthus sp.* (68.15%), seguida de *S. pistaciifolia* (19.91%). Y a los 24 años *Geissanthus sp.* y *Oreopanax floribundus* presentan valores de área basal cercanos con 39.56% y 37.22% respectivamente. Éstas son las especies que contienen el mayor porcentaje de biomasa acumulada en cada bosque, lo cual también repercute en la importancia ecológica de las especies.

5.6.9 Índice de Valor de Importancia (I.V.I.): Analizando el IVI para las especies arbustivas y arbóreas en cada tipo de bosque, se encontró que la especie con mayor peso ecológico en bosque de cuatro años es *D. viscosa*; en el bosque de ocho años, las especies con mayor IVI fueron *D. integrifolium* y *D. viscosa*. *Geissanthus sp.* presentó el mayor valor de IVI a los 18 años (119.16), destacándose mucho de especies como *S. pistaciifolia* (31.08) y *Miconia versicolor* (12.70). A los 24 años los mayores valores de IVI los presentaron *Geissanthus sp.*, *Oreopanax floribundus* y *Palicourea angustifolia* (Anexo C).

En la figura catorce se observa las especies con mayor peso ecológico en cada bosque y la variación de los valores de IVI de una misma especie de un bosque a otro, para el bosque de cuatro años se presentan las tres especies y sus valores respectivos de IVI, para los tres bosques restantes se presenta las ocho primeras especies con mayor índice de importancia, y al final se resume un valor con las especies restantes (Figura 12).

Figura 12. Gráficos del Índice de Valor de Importancia en cada bosque.



5.7 DIVERSIDAD ALFA

En la tabla quince se presentan los valores de riqueza y diversidad de especies leñosas calculada para cada uno de los bosques. El bosque de ocho años presenta la mayor diversidad de especies, seguido del bosque de 18 años que también presenta la mayor riqueza, le siguen el bosque de 24 años y por último el bosque de cuatro años.

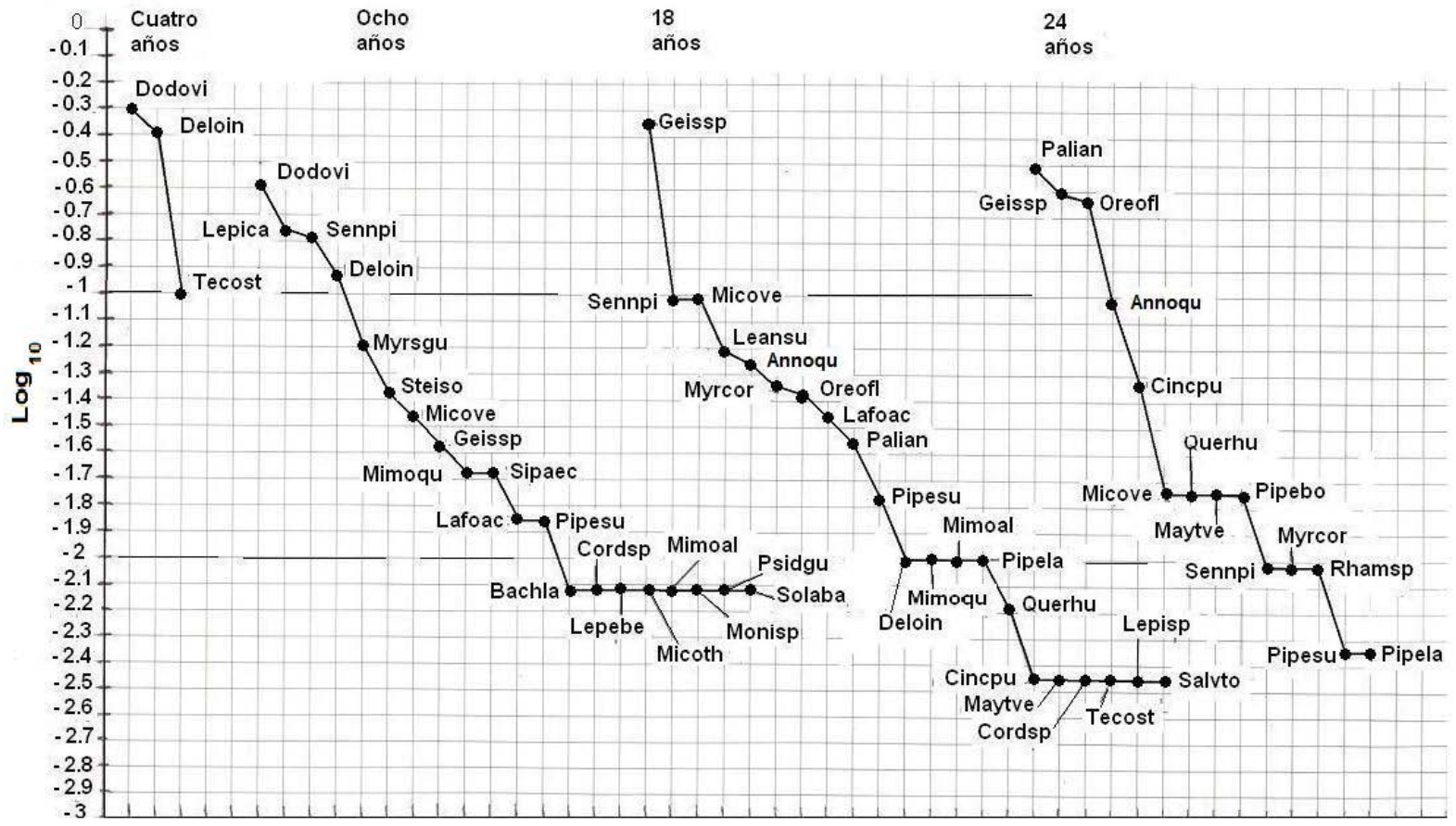
Tabla 15. Valores de diversidad según Shannon en las áreas boscosas

	Cuatro años	Ocho años	18 años	24 años
Riqueza S	3	20	21	14
Individuos	12	143	301	231
Shannon H	0,9184	2,283	2,043	1,848

Con el fin de tener en cuenta la composición de las especies, además de la medida de la diversidad, ésta se representó a través de gráficos de abundancias relativas también llamados de abundancia-diversidad (Feinsinger, 2004). En ellos, cada especie está identificada por la unión de las cuatro primeras letras de su nombre genérico y las dos primeras letras de su epíteto específico, la longitud de cada línea refleja la riqueza S o el número de especies en cada bosque.

Gráficamente se observa que el bosque de ocho años presenta la línea con pendientes no muy pronunciadas, lo que refleja mayor equitabilidad entre las especies y también mayor diversidad. En el bosque de 18 años se puede apreciar una marcada dominancia numérica en la especie *Geissanthus sp.*, luego se observa una relativa igualdad numérica y aunque es el más rico en especies es el segundo en diversidad. Los bosques de 24 y cuatro años presentan líneas con una pendiente pronunciada y pocas especies, por lo que se demuestra la predominancia de algunas especies y valores bajos de diversidad (Figura 13).

Figura 13. Gráfico de abundancia-diversidad de los bosques de cuatro, ocho, 18 y 24 años



5.8 DIVERSIDAD BETA

Teniendo en cuenta las especies tanto del estrato herbáceo como del estrato arbustivo y arbóreo, se evaluó la similitud de los bosques con el coeficiente de similitud de Jaccard, se encontró que la mayor similitud la comparten los bosques de 18 y 24 años con un valor de 0.43, en segundo lugar se ubican los bosques de cuatro y ocho años con un valor de 0.35, los bosques con los valores más bajos de similitud son el de cuatro y 24 años con un valor de 0.02 (Tabla 16).

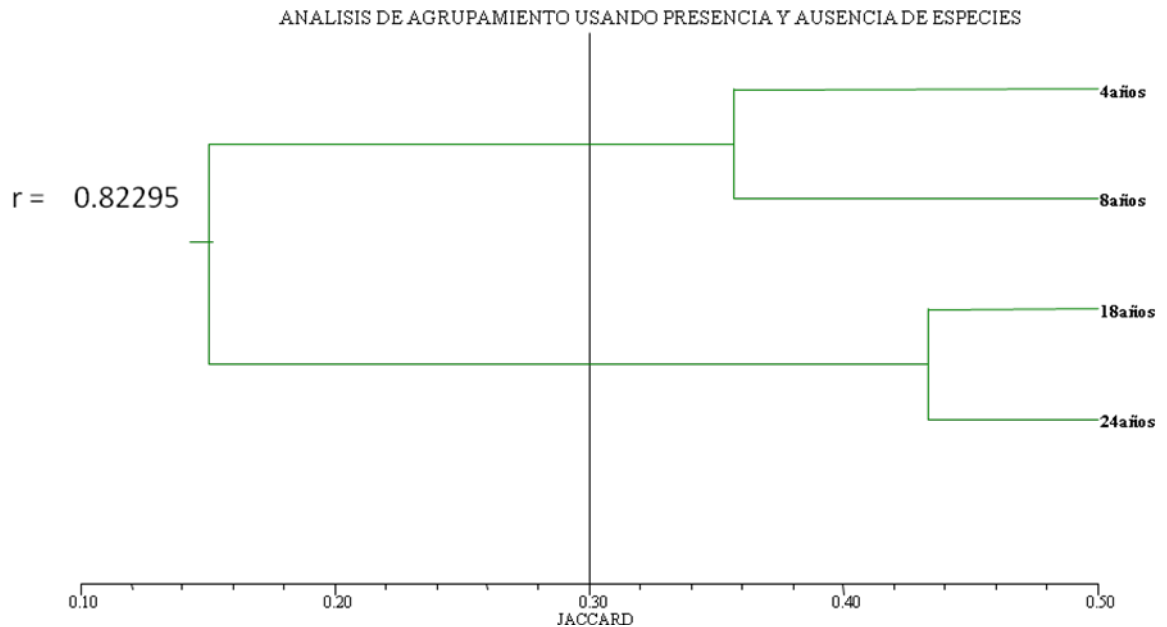
Tabla 16. Valores de similitud de los bosques según Jaccard

	4años	8años	18años	24años
4años	1			
8años	0.3571	1		
18años	0.1064	0.2979	1	
24años	0.0263	0.1707	0.4333	1

En la tabla se observan los valores de similitud entre los bosques, cuando los valores son cercanos a o iguales a uno, es porque las comunidades comparadas son iguales; si por el contrario los valores del índice son cercanos o iguales a cero las comunidades comparadas son totalmente diferentes. Se encontró que entre mayor es la separación de los bosques respecto a su edad, menor es la semejanza entre ellos.

Al construir el dendrograma de similitud se halló que los bosques de cuatro y ocho años forman un primer grupo, y los bosques de 18 y 24 años un segundo grupo de comunidades similares; las dos agrupaciones presentan un bajo grado de similitud, menor al 0.16 en el índice de Jaccard (Figura 14).

Figura 14. Cluster de similitud de las cuatro zonas boscosas, según el índice de Jaccard.



r = robustez del dendrograma

Se efectuó además un análisis de Coordenadas Principales empleando el coeficiente de similitud de Jaccard con el fin de indicar cuáles son las especies que caracterizan a cada bosque y que los hace diferentes a uno de otro. El valor acumulado de las dos primeras coordenadas explica el 76.65% del total de la variación y con la tercera coordenada se explica el 100% de la variación; si hasta la tercera coordenada la variación es superior al 70% se asume que no ocurrió azar (Tabla 17).

Tabla 17. Valores propios y porcentaje acumulado de coordenadas principales

i	Eigenvalue	Percent	Cumulative
1	1,1315	49,1096	49,1096
2	0,6347	27,5498	76,6594
3	0,5377	23,3406	100
4	0	0	0

En la tabla 18 se presentan los valores eigen que explican el peso con el cual cada variable influye en la ordenación (Tabla 18)

Tabla18. Valores eigen que explican el peso de las variables

Especies	C1	C2	C3	Especies	C1	C2	C3
Achyroclinesaturf	0.5455	0.6525	0.0543	Piperpubiovariumf	0.2129	-0.6923	-0.0108
Andropogonbicornf	0.5455	0.6525	0.0543	PiperbogotenseC.f	-0.0959	-0.3380	0.4665
Calamagrostissp.	0.5455	0.6525	0.0543	Siparunaechinataf	0.2129	-0.6923	-0.0108
Chromolaenatacotf	0.5455	0.6525	0.0543	Solanumbarbulatuf	0.2129	-0.6923	-0.0108
Desmodiummollicuf	0.5455	0.6525	0.0543	Cordiasp.	-0.2766	-0.3295	-0.2751
Escobediagrandidf	0.5455	0.6525	0.0543	MimosaquitensisKf	-0.2766	-0.3295	-0.2751
Myrsinecoriacea(f)	0.5455	0.6525	0.0543	Rubusurticifoliuf	-0.2766	-0.3295	-0.2751
Setariaparviflorf	0.5455	0.6525	0.0543	Salviascutellarif	-0.2766	-0.3295	-0.2751
Unciniahamata(Swf)	0.5455	0.6525	0.0543	Geissanthussp.	-0.4413	-0.1851	0.3438
CaleaglomerataKlf	0.5788	-0.1063	-0.0169	Myrcianthesortho	-0.4413	-0.1851	0.3438
Desmodiumsericopf	0.5788	-0.1063	-0.0169	Palicoureaangustf	-0.4413	-0.1851	0.3438
DodonaeviscosaJf	0.5788	-0.1063	-0.0169	PipersubflavumC.f	-0.4413	-0.1851	0.3438
Isachnerigens(Swf)	0.5788	-0.1063	-0.0169	Sennapistaciifol	-0.4413	-0.1851	0.3438
Lamourouxiavirgaf	0.5788	-0.1063	-0.0169	Clusiacolombiana	-0.6056	0.2498	-0.5679
Lepechiniaetoni	0.5788	-0.1063	-0.0169	Leandrasubseriat	-0.6056	0.2498	-0.5679
Lepidaploacanes	0.5788	-0.1063	-0.0169	Lepidaploasp.	-0.6056	0.2498	-0.5679
Myrsineguianensif	0.5788	-0.1063	-0.0169	Peperomiagalioidf	-0.6056	0.2498	-0.5679
Psidiumguineense	0.5788	-0.1063	-0.0169	SalviatortuosaKuf	-0.6056	0.2498	-0.5679
Steiractiniasodif	0.5788	-0.1063	-0.0169	SidaspinosaL.	-0.6056	0.2498	-0.5679
Delostomaintegrif	0.1076	-0.0440	-0.1911	Triumfettabogote	-0.6056	0.2498	-0.5679
Lafoensiaacumina	0.1076	-0.0440	-0.1911	Oreopanaxfloribu	-0.6835	0.2293	0.3732
MimosaalbidaHumb	0.1076	-0.0440	-0.1911	PiperlacunosumKuf	-0.6835	0.2293	0.3732
Tecomastans(L.)Jf	0.1076	-0.0440	-0.1911	Annonaquinduensif	-0.6835	0.2293	0.3732
Miconiaversicolof	-0.1089	-0.0027	0.2377	Anthuriumpedatum	-0.6835	0.2293	0.3732
Baccharislatifol	0.2129	-0.6923	-0.0108	Cinchonapubescen	-0.6835	0.2293	0.3732
Miconiatheaezans	0.2129	-0.6923	-0.0108	Maytenusverticil	-0.6835	0.2293	0.3732
Monninasp.	0.2129	-0.6923	-0.0108	Quercushumboldtif	-0.6835	0.2293	0.3732
Paspalummacrophy	0.2129	-0.6923	-0.0108	Rhamnussphaerosp	-0.2900	0.1357	0.5711
Pennisetumclandef	0.2129	-0.6923	-0.0108				

Al construir la grafica de coordenadas principales encontramos que cada bosque presenta un grupo característico de especies, en el bosque de cuatro años se agrupan *Chromolaena tacotana*, *Uncinia hamata*, *Andropogon bicornis*, *Setaria parviflora*, *Calamagrostis sp.* entre otras (Figura 15). En el bosque de ocho años se agrupan *Solanun barbulatum*, *Siparuna echinata*, *Piper pubiovarium*, *Paspalum macrophyllum*, entre otras.

Entre las especies características del bosque de 18 años están *Mimosa quitensis*, *Rubus urticifolius*, *Palicourea angustifolia*, *Geissanthus sp.* como las más representativas; y en el bosque de 24 años se agrupan las especies *Oreopanax floribundus*, *Annona quinduensis*, *Anthurium pedatum*, *Peperomia galioides* y *Quercus humboldtii*, entre otras.

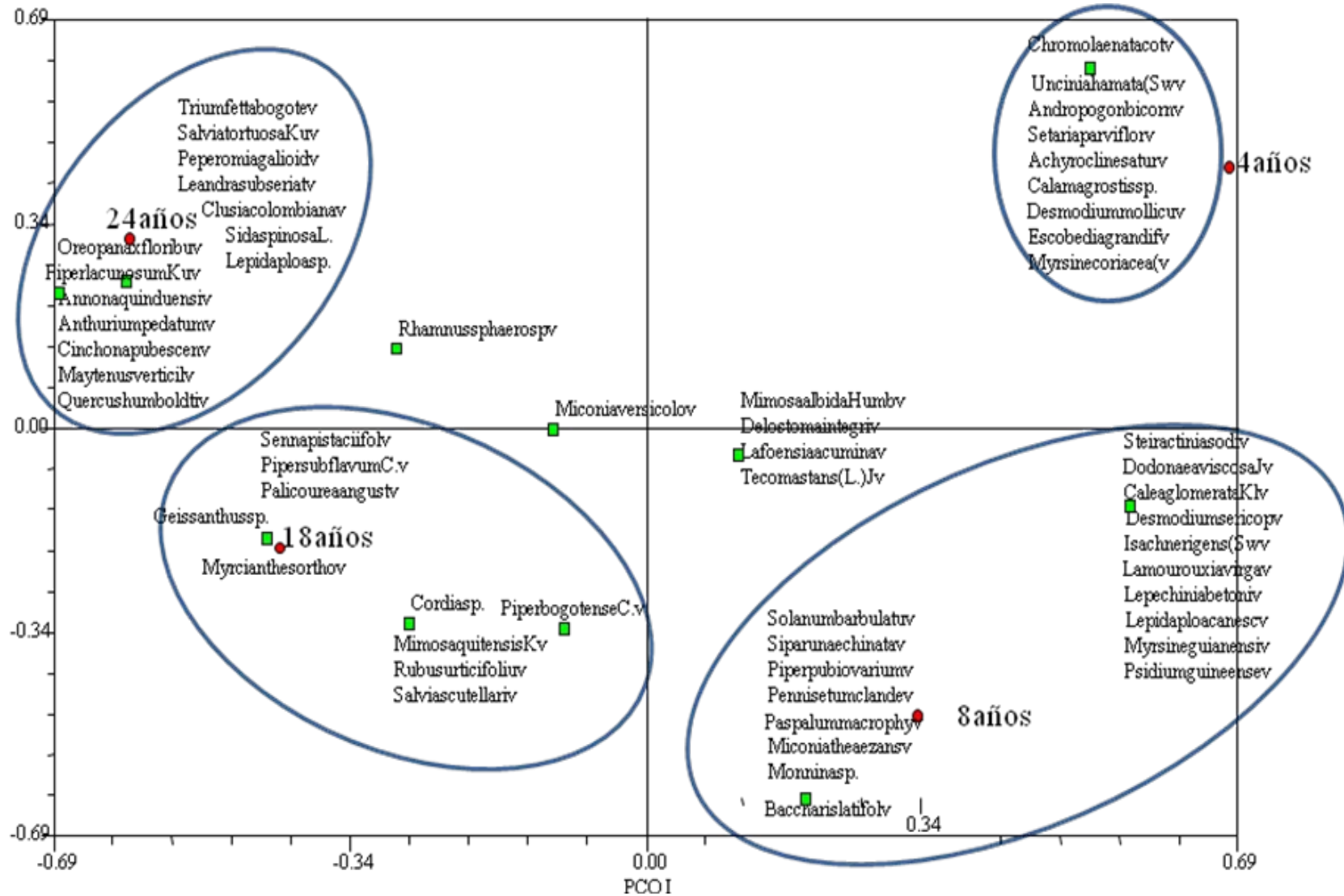
Al evaluar de manera general, la composición de especies en cada bosque, tanto de herbáceas como leñosas y teniendo en cuenta la presencia o ausencia de las mismas, se encontró que dependiendo de la edad de regeneración, cada zona evaluada presenta especies que la caracterizan; algunas propias de etapas iniciales, otras presentes únicamente en etapas tardías de la sucesión y otras que fluctúan entre fases tempranas y fases tardías. Anexo D.

Entre las especies presentes únicamente en el bosque de cuatro años están: *Achyrocline satureoides* y *Chromolaena tacotana* de la familia Asteraceae, *Andropogon bicornis*, *Calamagrostis sp.*, y *Setaria parviflora* de la familia Poaceae, todas ellas de hábito de crecimiento herbáceo, a excepción de *C. tacotana*, que es arbustiva.

Dentro de las especies que están presentes en los bosques de cuatro y ocho años se destacan *Desmodium sericophyllum* e *Isachne rigens* de hábito herbáceo, *Calea glomerata*, *Lamourouxia virgata* y *Steiractinia sodiroi* de hábito arbustivo y *Psidium guineense* de hábito arbóreo.

Existen especies que se encuentran en las tres primeras etapas de sucesión, es decir a los cuatro, ocho y 18 años, la característica de estas especies es que todas son de hábito de crecimiento arbóreo, entre ellas *Delostoma integrifolium*, *Lafoensia acuminata* y *Tecoma stans*. La única especie presente en las cuatro etapas de sucesión ya sea como plántula o como individuo adulto es *Miconia versicolor*.

Figura 15. Variación de los bosques de acuerdo a sus especies características, según análisis de coordenadas principales



En los bosques de ocho y 18 años están presentes especies como *Mimosa quitensis*, *Rubus urticifolius* y *Cordia sp.*. También se puede observar especies que están presentes en las tres últimas etapas de sucesión, es decir a los ocho, 18 y 24 años como son, *Palicourea angustifolia*, *Geissanthus sp.*, *Myrcianthes orthostemon* y *Senna pistaciifolia*.

Tanto para el bosque de 18 como para el de 24 años están presentes especies como *Oreopanax floribundus*, *Piper lacunosum*, *Annona quinduensis*, *Cinchona pubescens*, *Maytenus verticillata* y *Quercus humboldtii*. Para el bosque de 24 años se presenta una especie leñosa que no está presente en ninguna otra etapa sucesional, dicha especie es *Rhamnus sphaerosperma*, que presenta individuos jóvenes, de altura no superior a los seis metros y diámetros relativamente pequeños.

Teniendo en cuenta datos cuantitativos de las variables de cobertura, número de individuos y número de especies de los estratos herbáceo, arbustivo y arbóreo, se realizó un análisis de cluster empleando el coeficiente de distancia taxonómica promedio, se encontró que los bosques de 18 y 24 años son los más similares con un valor de 0.927, luego se ubican los bosques de ocho y 18 años con 0.930, los bosques más disímiles en este caso son los de 4 y 18 años con un valor de 1.835 (Tabla 19).

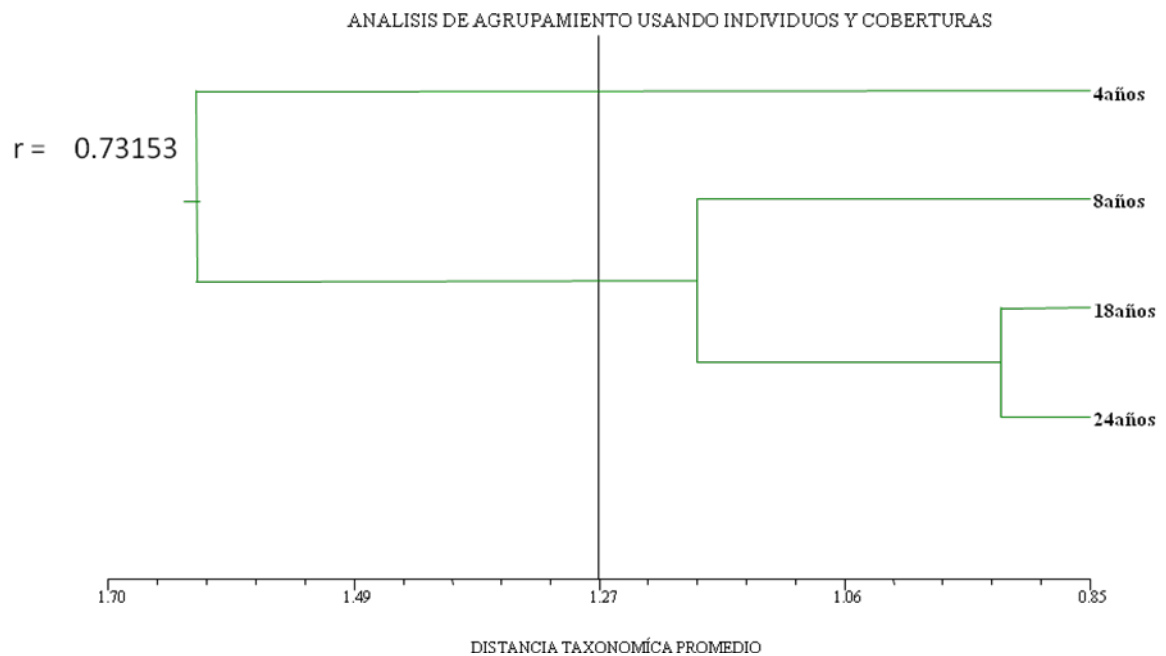
Tabla 19. Valores de similitud de los bosques de acuerdo a la distancia taxonómica promedio

	4años	8años	18años	24años
4años	0.0000			
8años	12.085	0.0000		
18años	18.356	0.9305	0.0000	
24años	18.279	14.502	0.9275	0.0000

La tabla muestra los valores de similitud entre los bosques, contrario al índice de Jaccard, en el coeficiente de distancia taxonómica promedio, los valores más altos indican que las comunidades son diferentes y los valores cercanos o iguales a cero que los bosques son iguales o muy similares debido a que se trabaja con datos cuantitativos.

Al construir el dendrograma de similitud se observó que los bosques de 18 y 24 años forman un grupo, cerca de este primer grupo se ubica el bosque de ocho años y alejado de los anteriores se ubica el bosque de cuatro años comportándose como un bosque diferente a los demás (figura 16)

Figura 16. Cluster de similitud de bosques según el coeficiente de distancia taxonómica promedio



r = robustez del dendrograma

5.9 ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (PCA)

Mediante el análisis de componentes principales se determinó las variables que hacen diferente a un bosque de otro, se utilizó un coeficiente de similitud de correlación entre las variables y se observó que en el primer componente la variable más determinante es la cobertura total, que permite separar a los bosques de cuatro y ocho años que poseen mayor cobertura que los de 18 y 24 años; igualmente en el primer componente influye la variable número de individuos, que permite separar a los bosques de 18 y 24 años que tienen mayor número de individuos que los de cuatro y ocho años que presentan un número menor.

En el segundo componente las variables más determinantes son el número de especies herbáceas que separa al bosque de ocho años que tiene mayor número de éstas, que el resto de bosques, y el número de especies arbustivas y arbóreas que separa al bosque de 18 años que presenta el mayor número de ellas que el bosque de 24 años.

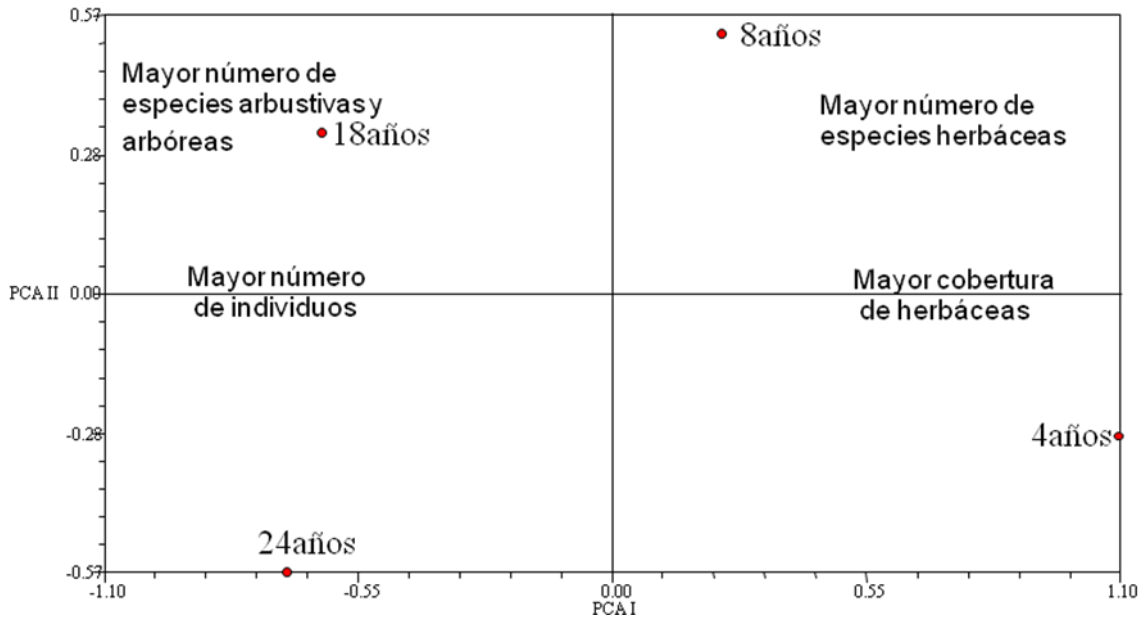
En la tabla 19 se observa los valores que toman las variables en cada componente, los mayores valores en el primer componente lo presentan la cobertura total de especies herbáceas y el número de individuos arbustivos y arbóreos en cada bosque; mientras que en segundo componente las variables con mayor peso son el número de especies herbáceas en primer lugar y luego el número de especies arbustivas y arbóreas (Tabla 19)

Tabla 20. Valores de las diferentes variables en cada componente

Variables	C1	C2	C3
Número de especies herbáceas	0.6809	0.7248	0.1052
Número de especies arbustivas y arbóreas	-0.7169	0.6794	-0.1564
Cobertura total de especies herbáceas	0.9800	0.1974	-0.0233
Número de individuos de especies arbustivas y arbóreas	-0.9639	0.2074	0.1670

En la figura 17 se puede observar la separación de los bosques de acuerdo a los datos expresados anteriormente en la tabla, la posición de los bosques de cuatro y ocho años, expresa la mayor cobertura de especies herbáceas, la posición de los bosques de 18 y 24 años el mayor número de individuos arbustivos y arbóreos. El bosque de ocho años es el más rico en especies herbáceas, mientras que el bosque de 18 años es el más rico en especies arbustivas y arbóreas (Figura 17).

Figura 17. Separación de los bosques según análisis de componentes principales



Mediante el análisis de correspondencias se puede observar la separación de los bosques con base en las abundancias relativas de las especies, para este caso se tuvo en cuenta las especies arbustivas y arbóreas en cada bosque. En la tabla 20 se presentan los valores que toman los bosques en las dimensiones C1 y C2 que van a indicar la posición de cada uno en la gráfica de análisis de correspondencias (Tabla 21).

Tabla 21. Valores de ubicación de los bosques en cada dimensión

Bosques	C1	C2	C3
4 años	1,1604	0,6862	0,3263
8 años	0,6451	-0,7644	-0,5854
18 años	-0,7035	-0,5442	0,7137
24 años	-1,102	0,6224	-0,4547

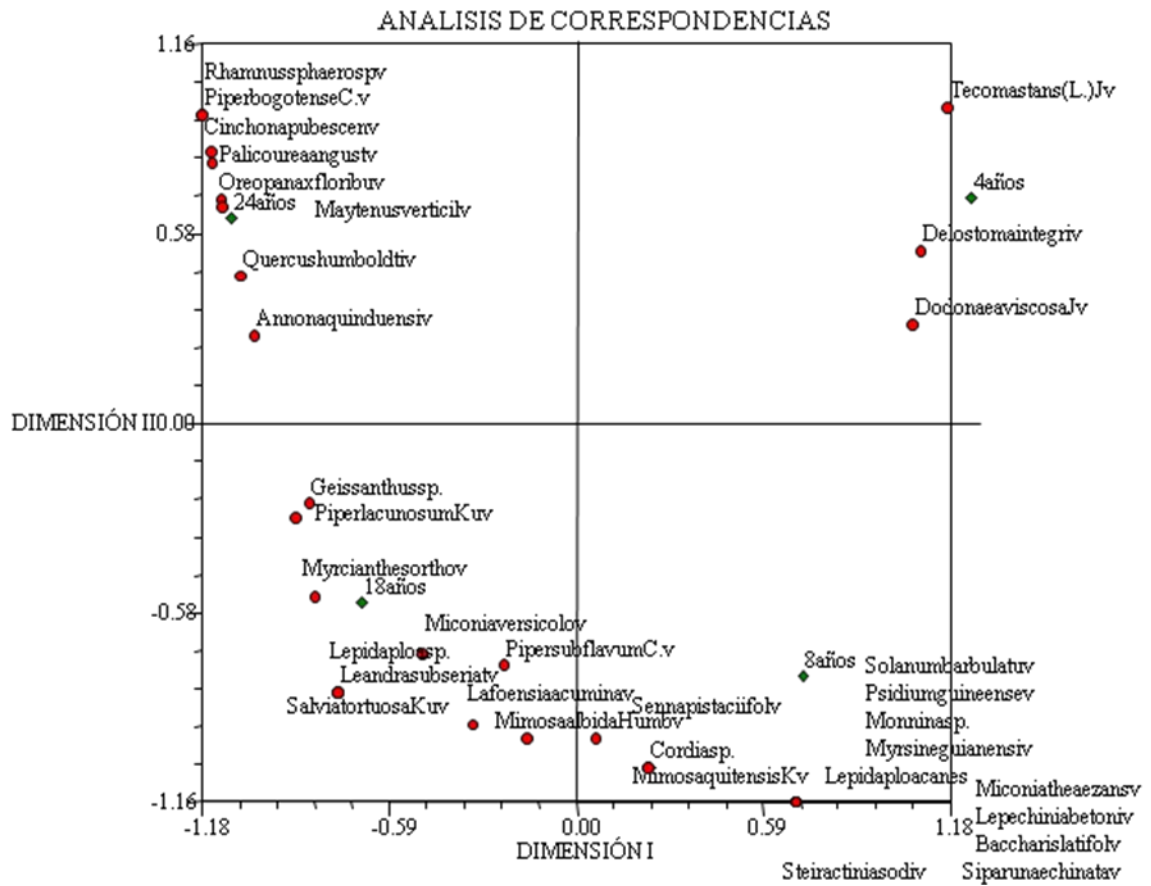
De forma similar a como se analizó la variación en la posición de los bosques, también se evaluó la variación en la posición de las especies arbustivas y arbóreas de acuerdo a su abundancia relativa, en la tabla 22 se puede observar los valores que toma cada especie en cada dimensión. Dependiendo de si estos valores son de signo positivo o negativo, también va ser la posición de las especies en las dimensiones verticales y horizontales (Tabla 22)

Tabla 22. . Valores de las especies en cada dimensión según análisis de correspondencia

Especies	C1	C2	Especies	C1	C2
Geissanthus sp.	-0.8418	-0.2435	Steiractinia sodi>	0.6924	-11.595
Palicourea angust>	-11.474	0.7975	Maytenus verticil>	-11.140	0.6592
Oreopanax floribu>	-11.195	0.6821	Mimosa albidaHumb>	-0.1582	-0.9631
Senna pistaciifol>	0.0657	-0.9630	Piper bogotenseC.>	-11.828	0.9440
Dodonaea viscosaJ>	10.603	0.3040	Piper lacunosumKu>	-0.8846	-0.2896
Miconia versicolor>	-0.4882	-0.7083	Siparuna echinata>	0.6924	-11.595
Annona quinduensi>	-10.201	0.2710	Cordia sp.	0.2262	-10.519
Delostoma integri>	10.884	0.5272	Rhamnus sphaerosp>	-11.828	0.9440
Lepidaploa canesc>	0.6924	-11.595	Tecoma stans(L.)J>	11.688	0.9692
Leandra subseriat>	-0.7551	-0.8254	Baccharis latifol>	0.6924	-11.595
Myrcianthes ortho>	-0.8265	-0.5299	Lepechinia betoni>	0.6924	-11.595
Cinchona pubescen>	-11.549	0.8286	Lepidaploa sp.	-0.7551	-0.8254
Lafoensia acumina>	-0.3262	-0.9243	Miconia theaezans>	0.6924	-11.595
Myrsine guianensi>	0.6924	-11.595	Monnina sp.	0.6924	-11.595
Piper subflavumC.>	-0.2285	-0.7398	Psidium guineense>	0.6924	-11.595
Mimosa quitensisK>	0.2262	-10.519	Salvia tortuosaKu>	-0.7551	-0.8254
Quercus humboldti>	-10.642	0.4534	Solanum barbulatu>	0.6924	-11.595

Al construir la gráfica de análisis de correspondencias se observa la distribución de las 34 especies arbustivas y arbóreas formando grupos de especies que caracterizan a cada bosque, en el bosque de cuatro años se observa la agrupación de las especies *Dodonaea viscosa*, *Delostoma integrifolium* y *Tecoma stans*; en el bosque de ocho años se agrupan las especies *Lepidaploa canescens*, *Senna pistaciifolia*, *Myrsine guianensis*, *Steiractinia sodiroi*, entre otras. En el bosque de 18 años sobresalen las especies *Geissanthus sp.*, *Piper lacunosum* y *Myrcianthes orthostemon*, mientras que en el bosque de 24 años están *Palicourea angustifolia*, *Annona quinduensis*, *Quercus humboldtii* y *Oreopanax floribundus* (Figura 18).

Figura 18. Ubicación de los bosques y las especies según análisis de correspondencia tomando como base la abundancia relativa



6. DISCUSIÓN

La Reserva Natural privada “El Charmolán” está ubicada en un rango de altura comprendido entre 2100 a 2500 metros de elevación, al comparar los resultados obtenidos en el presente estudio con otros estudios realizados por Gentry (1995), sobre composición florística en el neotrópico, en alturas comprendidas en el mismo rango, se encontró que los estudios de Gentry, reportan valores relativamente más altos en cuanto a número de familias y especies, si se tiene en cuenta que el área de muestreo es 0.1 Ha y el DAP mínimo de inclusión es de 2.5 cm. (Tabla 23); en el presente estudio el área de muestreo es de 0.12 Ha. y el DAP mínimo de inclusión es de 1 cm. Las diferencias encontradas pueden atribuirse a que en la reserva natural El Charmolán, las zonas estudiadas presentan diferentes grados de regeneración, y por lo tanto los bosques en etapas iniciales de sucesión van a tener un menor número de especies y su aporte a la riqueza total también va a ser menor, lo cual coincide con lo encontrado por Cuayal y Ramírez (1993). Estos autores afirman que las diferencias en cuanto a la composición florística dentro de un mismo rango altitudinal pueden deberse al tiempo de recuperación o estado sucesional del bosque (Tabla 23).

El número total de especies arbustivas y arbóreas en El Charmolán es igual al encontrado en un área similar de muestreo en el bosque el Común, municipio de Chachagüí, Nariño, realizado por Narváez y Rosero (2003); este bosque se ubica a una altura de 2600 m. y corresponde a una zona de vida de Bosque Húmedo Montano (BH –m). En esa localidad se realizó muestreos en bosque primario y bosque secundario, el número total de especies reportadas fue de 34 y la mayoría de ellas (21) se presentó en el bosque primario; mientras que para “El Charmolán” el mayor aporte a la riqueza de especies lo hacen los bosques de cuatro y ocho años, en conjunto, con 21 especies, y los bosques de 18 y 24 años aportan, en conjunto, las trece especies restantes. Las diferencias pueden deberse a que en el bosque el Común, la zona de bosque primario presenta menor impacto de intervención humana, mientras que las zonas de bosque evaluadas en El Charmolán, son el resultado de la regeneración vegetal post-disturbio.

Debido a que la cobertura vegetal de las zonas evaluadas se está desarrollando en áreas donde anteriormente se practicó agricultura tradicional, el tipo de sucesión en el presente estudio se clasifica como secundaria, pues tiene un suelo desarrollado, poco degradado y es un lugar donde anteriormente ya existió una comunidad vegetal. De acuerdo con García (2008), los campos de cultivo abandonados son un ejemplo clásico de sucesión secundaria; en este tipo de sucesiones, las condiciones iniciales son diferentes a la de la sucesión primaria, ya que el suelo tiene un alto grado de desarrollo o no está muy degradado y pueden existir en él semillas o propágulos de plantas.

Tabla 23. Comparación de la riqueza florística de El Charmolán con otras localidades ubicadas en el rango de altura en que se encuentra la reserva.

Localidad	Elevación	No. Familias	No. Especies	No. individuos
Benito Juarez, Chiapas(Méx)	2100	21	ca 30	233
Cedral, Risaralda (Col)	2140	43	ca 120	531
P.N. Braulio Carrillo (C.Ri)	2225	34	66	439
Sierra Juarez, Oaxaca (Méx)	2250	26	44	390
El Charmolán, Nariño (Col)*	2285	20	34	687
Cutervo, Cajamarca (Per)	2330	42	96	469
Carpanta (Siete Cuerales), Cundinamarca (Col)	2370	36	ca 75	354
Chorro Blanco, Cajamarca (Per)	2410	ca 20	ca 42	396
Montaña de Cuyas, Piura (Per)	2450	31	66	357
Sacramento, La Paz (Bol)	2450	33	91	572
Cerro Espejo, Guajira (Col)	2500	46	78	406
Bosque El Común, Nariño (Col)**	2600	27	34	783

* Resultados del presente estudio, solo con especies arbustivas y arbóreas.

** Estudio realizado en zona aledaña a la Reserva.

La mayor parte de los estudios sobre sucesiones secundarias se han realizado en ecosistemas forestales, por lo que se conocen menos los mecanismos sucesionales en sistemas herbáceos o arbustivos (Montilla *et al.* 2002). En el presente estudio se evaluó la cobertura de especies herbáceas, arbustivas y plántulas de especies arbóreas en los cuatro bosques, encontrando que las especies herbáceas y arbustivas presentan un patrón de cobertura que disminuye progresivamente a medida que avanza la edad de recuperación del bosque. Sin embargo, las plántulas de especies arbóreas no presentan un patrón muy definido, y se observa únicamente una tendencia hacia una menor cobertura. Autores como Walker *et al.* (2003) afirman que las plántulas disminuyen en etapas sucesionales tardías porque la baja incidencia de luz no permite una rápida germinación de semillas, aunque en la reserva natural “El Charmolán” no es muy notorio este comportamiento.

Autores como Fonseca & Vásquez (2006), Park (2003), Toledo *et al.* (2005) documentan la presencia de especies herbáceas en estados sucesionales tempranos. Éstas presentan altos valores de cobertura y riqueza en sitios recientemente perturbados; a medida que avanza la sucesión disminuyen progresivamente, sobreviviendo algunas especies que son tolerantes a la sombra. Dicho patrón se puede observar claramente en los diferentes bosques de la reserva El Charmolán, encontrando diez especies con una cobertura total de 154

m² en la etapa inicial y solamente una especie (*Anthurium pedatum*) con un metro cuadrado de cobertura en el bosque de 24 años.

Al evaluar la riqueza de especies arbustivas y arbóreas en los diferentes bosques, se observó un aumento progresivo hasta la edad de 18 años, luego disminuye en la edad de 24 años, este comportamiento es explicado por Grime (1979) y Huston (1994) mediante la hipótesis de que la riqueza de especies inicialmente aumenta a un máximo debido a la inmigración tras disturbios, y posteriormente disminuye en respuesta a la competencia por luz y nutrientes, por consiguiente, la riqueza de especies tiene un pico en etapas sucesivas intermedias. Tilman (1982) hace una explicación alternativa argumentando que las especies sombra-tolerantes deben sustituir o descartar árboles sombra-intolerantes en etapas avanzadas de sucesión conllevando a una disminución de la riqueza de especies.

Teniendo en cuenta lo explicado por Tilman (1982) se encontró que algunas especies pioneras o intolerantes tienden a ser reemplazadas por especies más tolerantes a la sombra, entre las primeras especies, *D. viscosa* es el caso más claro. Esta especie está ausente en los bosques de mayor edad (18 y 24 años) y es reconocida por su capacidad de colonizar sitios recientemente perturbados según Ortiz (2002). De acuerdo con lo propuesto por Vargas (2002) *Lepidaploa canescens* también presenta características de especie pionera ya que se la encuentra en sucesiones tempranas formando colonias densas. En el otro extremo del gradiente encontramos a especies como *Palicourea angustifolia*, *Geissanthus sp.*, y *Oreopanax floribundus*, que son especies típicas de bosques secundarios, y en La Reserva Natural El Charmolán, se encuentran con mayor densidad y frecuencia en los estados sucesionales de mayor edad. Estas especies reemplazan en los bosques de mayor edad a las especies pioneras, cobran mayor importancia ecológica y marcan la diferencia entre los bosques.

Bustamante *et al* (2005) plantean que si las especies más abundantes en el dosel fueran también las más abundantes como plántulas, existe el potencial para mantener la estructura del bosque, en ese caso el bosque de 24 años sería el único con ese potencial, ya que la mayoría de las especies arbóreas y arbustivas están presentes como plántulas y presentan valores de cobertura relativamente altos. Las demás zonas boscosas presentan especies en estado de plántula que no están en el dosel, no tienen el potencial para mantener su estructura, pero si tienen el potencial para reemplazar las especies, dichas tendencias de reemplazo de especies ponen de manifiesto el carácter dinámico de las fisonomías del Bosque subandino de El Charmolán.

Según Veblen *et al* (2004), las explicaciones actuales a la dinámica de la vegetación asignan un papel importante a los procesos de disturbio, dispersión, las interacciones biológicas y las características de historias de vida de las especies. Para El Charmolán se observó que el disturbio, común a todos los bosques, fue la práctica de agricultura tradicional. Si bien dentro de la reserva

cada bosque se presenta como un parche aislado, todos están siendo afectados de igual manera por las condiciones climáticas y meteorológicas de la zona. El proceso de dispersión es más alto en las especies pioneras que en las tardías, y en las primeras este proceso lo realiza el viento. Las interacciones biológicas se dan cuando ciertos animales (aves y mamíferos) que encuentran fuentes de alimento en el bosque también participan en el proceso de dispersión de semillas; y las características de historias de vida hacen referencia a que las plantas pioneras como *Andropogon bicornis*, *Setaria parviflora*(Poaceae), *Achyrocline satureoides* y *Chromolaena tacotana* (Asteraceae), presentan características como crecimiento y desarrollo rápido, pequeño tamaño, vida corta y crecimiento poblacional alto. Mientras que las especies de etapas tardías, presentan tasas de crecimiento y desarrollo reducidas, mayor tamaño, larga vida y crecimiento poblacional lento.

Según Villarreal *et al.* (2006), especies del género *Miconia* son una fuente importante de alimento de animales frugívoros, este hecho puede explicar el porqué la especie *Miconia versicolor* esté presente en todos los bosques, pues distintos animales, especialmente aves, podrían estar alimentándose de ella y dispersando sus semillas por las distintas áreas boscosas; lo cual también se relaciona con las interacciones biológicas que propone Veblen (2004).

Caso contrario al de *M. versicolor*, es el de *Rhamnus sphaerosperma*, que se encuentra únicamente en el bosque de 24 años. Si se considera lo propuesto por García (2008) que una de las características de las especies de etapas tardías es su longevidad, suponiendo que ese es el ambiente ideal para su posterior desarrollo y que la dinámica de reemplazamiento de especies continúa en el tiempo, entonces es probable que en el futuro, esta zona boscosa presente cierta predominancia de individuos de esta última especie.

Respecto a los resultados encontrados sobre estratificación vertical para especies arbóreas y arbustivas y teniendo en cuenta el arreglo propuesto por Rangel y Lozano (1986) se encontró que el bosque de 24 años presenta tres estratos (arbustivo, subarbóreo y arbóreo inferior); en los bosques de ocho y 18 años se observan dos (arbustivo y subarbóreo) y el bosque de cuatro años presenta únicamente el estrato arbustivo. Fonseca y Vásquez (2006) reportan un comportamiento similar con respecto al número de estratos, al estudiar cuatro fases de sucesión en La Reserva Forestal Monte Alto, encontrando que el potrero en recuperación y el bosque pionero se encuentran en el estrato inferior, mientras que el bosque secundario y primario intervenido presentan individuos en los estratos superiores.

Según Rollet (1980) la distribución de alturas en los bosques secundarios, presenta un progresivo descenso del número de árboles conforme aumenta la altura y en bosques tropicales la distribución de alturas por encima de cuatro metros se presenta en forma decreciente, lo que coincide con los resultados

encontrados en este estudio. Se encontró que en el estrato arbustivo se concentra la mayor cantidad de individuos que pertenecen a especies características de bosques en procesos de regeneración como *Palicourea angustifolia*, *Annona quinduensis*, *Geissanthus sp.*, y *Oreopanax floribundus*, lo cual concuerda con lo reportado por Narváez y Rosero (2003) para el bosque secundario en “El Común”.

En lo relacionado a la distribución de los árboles en clases diamétricas, se observó que los diferentes bosques siguen la tendencia de una “J” invertida, en la que se aprecia una forma decreciente con el aumento del diámetro. Igual comportamiento hallaron Arturi *et al.*, (1998) en los Bosques Montanos” de la Sierra de San Javier, en el subtrópico de Argentina entre 1600 y 1800 msnm quienes reportan que las especies mostraron distribuciones diamétricas en “J-invertida”, lo que sugiere regeneración continua. Según Uribe (1984) este tipo de distribución es el que existe en ecosistemas que presentan varios estados sucesionales. Según Lamprecht (1962), la distribución de “J” invertida constituye la mejor garantía para la sobrevivencia de una comunidad forestal, ya que los individuos de mayores dimensiones son eliminados ocasionalmente o sustituidos por individuos de clases diamétricas inferiores. En este sentido, todas las fisionomías boscosas de la reserva natural “El Charmolán” poseen la capacidad de sustituir los individuos de grandes dimensiones que por alguna razón sean eliminados, ya que en todas ellas se observa dicha distribución de las clases diamétricas.

Con respecto a la variable densidad, Lugo (1970) expresa que en bosques secundarios en proceso de regeneración, ésta puede ser mayor que en los primarios, ya que la cobertura de las copas de los árboles juveniles no es tan grande y permite el crecimiento de unos junto a otros, sin que la captación de luz se vea por ello afectada. Al evaluar la densidad en cada bosque se observa un aumento progresivo hasta la edad de 18 años y en el bosque de 24 años, que no puede catalogarse como primario, la densidad disminuye con respecto al bosque de 18 años (Figura 19). Dicha disminución puede deberse a la competencia intra e interespecífica que se presenta en bosques en procesos de sucesión, después de iniciarse la competencia el número de plantas en la comunidad va disminuyendo por la mortalidad, según Finegan (1998) a este proceso se le conoce como autorraleo. Este comportamiento también puede apoyar la hipótesis que predice una disminución de la riqueza de especies arbóreas en rodales más antiguos, debido a la exclusión de especies pioneras por especies propias de bosques maduros.

Según Fonseca y Vásquez (2006) en una cronosecuencia el índice de valor de importancia es diferente para cada especie, ya que en el proceso de transición las especies que dominan una etapa se tornan menos abundantes y frecuentes en la etapa siguiente. La importancia ecológica de las diferentes especies, evaluada mediante el índice de valor de importancia, permite observar que en las comunidades analizadas, pocas especies definen la estructura florística de cada

tipo de bosque, este comportamiento también es reportado por Narváez y Rosero (2003) en el bosque El Común

Al evaluar la diversidad beta, en términos de similitud, se encontró que los bosques con edades sucesivas son los más similares, sin embargo los valores de similitud son bajos (menores a 0.43 según índice de Jaccard), lo cual sugiere que cada uno de los bosques separadamente tiene un aporte significativo a la diversidad total del sistema; Fonseca y Vásquez (2006) reportan patrones similares de diversidad beta a los encontrados en este estudio, y coinciden en que los bosques con mayores valores de similitud son los de edades contiguas.

Estudios realizados en sucesiones secundarias por autores como Aravena *et al* (2002) demuestran que las especies sombra-tolerantes tienden a reemplazar a las especies sombra-intolerantes; Montaldo (1999) indica que las especies herbáceas dominan las primeras etapas sucesión y las especies arbóreas empiezan a dominar después de los diez años; y Arturi (1998), al hacer un análisis de correspondencia encontró que los sitios estudiados se ordenan siguiendo un gradiente de riqueza y complejidad y que existen evidencias de cambios de pastizal a bosques. De manera general, los resultados encontrados por dichos autores, también se presentan en El Charmolán.

Adicionalmente, los mismos autores, también analizaron los cambios en la composición florística y en la estructura de la comunidad vegetal. Evidenciando la existencia de tendencias sucesionales claras a nivel de la estructura, cambios en la composición específica y en las formas de vida dominantes a medida que transcurre la sucesión. El incremento en la biomasa, mayor cobertura de los estratos altos, aumento de la riqueza y diversidad, mayores promedios de DAP y altura a medida que los bosques maduran, son los aspectos que más resaltan en sus investigaciones; en ese mismo sentido, también se puede resaltar que los bosques de “El Charmolán” presentan una tendencia hacia mayor número de individuos, mayor número de especies, mayor número de estratos y mayor diversidad, a excepción del bosque de 24 años en el que se presenta una disminución considerable en el número de individuos, especies y la diversidad.

7. CONCLUSIONES

A medida que avanza la sucesión, los bosques de cuatro, ocho y 18 años presentan una tendencia a aumentar el número de estratos, incrementar la cantidad de individuos, a poseer mayor número de especies y una mayor diversidad, por el contrario el bosque de 24 años, por el fenómeno de autorraleo, disminuye el número de individuos, especies y la diversidad.

El proceso sucesional que se está desarrollando en la reserva, muestra un decrecimiento en cuanto a cobertura y número de especies de las formas de vida herbáceas y un incremento en el número de especies e individuos arbustivos y arbóreos a medida que la edad de los bosques aumenta, lo que se puede interpretar como el reemplazamiento de estrategias r por estrategias K.

El comportamiento de “J” invertida tanto de las clases diamétricas como de las clases de altura, de las especies arbustivas y arbóreas está garantizando la continuidad del proceso sucesional y el desarrollo y mantenimiento en el tiempo del ecosistema.

Los bajos valores de similitud entre los bosques reflejan la heterogeneidad de los mismos, la composición de especies diferente para cada uno, una alta tasa de reemplazamiento de un bosque a otro y un significativo aporte de cada edad boscosa a la diversidad total.

El comportamiento observado en el bosque de 24 años se ajusta a las explicaciones ofrecidas por la teoría cinética (actual) y no a las explicaciones ofrecidas por la teoría clásica o de equilibrio que predice un máximo de especies e individuos a mayor edad del bosque.

Para El Charmolán la mayoría de especies pioneras son de hábitos de crecimiento herbáceo como las especies *Achyrocline satureoides*, *Andropogon bicornis*, *Desmodium molliculum* entre otras, mientras que la mayoría de especies de etapas tardías son de hábito arbóreo, como *Oreopanax floribundus*, *Cinchona pubescens*, *Quercus humboldtii* y *Rhamnus sphaerosperma*.

Miconia versicolor y *Rhamnus sphaerosperma* son especies que revisten especial importancia en el proceso de sucesión, la primera por su importancia ecológica para las especies animales, la segunda por su posible influencia en el posterior desarrollo del ecosistema.

8. RECOMENDACIONES

Continuar con el seguimiento de las zonas de bosque estudiadas para poder tener un mayor acercamiento y mayor certeza de la sucesión secundaria y de los cambios que sufren los bosques en el tiempo. Esto permitirá crear modelos sucesión-regeneración, los cuales brindarán pautas para un manejo más adecuado del bosque y sus recursos.

Seguir conservando las diferentes zonas que se han destinado para regeneración natural, evitar la entrada de ganado para disminuir el efecto negativo del pisoteo sobre dichas zonas y manejar la regeneración natural como una estrategia para aumentar la cobertura arbórea en el agropaisaje.

Diversificar la composición de las cercas vivas con más especies arbóreas y promover que las cercas se conecten con parches de bosques, lo que probablemente puede hacer más hospitalaria la matriz agrícola para los animales y para especies vegetales que necesitan de ambientes con sombra para poder desarrollarse.

Se recomienda la propagación y mantenimiento de árboles aislados en zonas de potrero como una estrategia para acelerar el enriquecimiento de la vegetación en pastizales.

Recuperar zonas degradadas presentes en los alrededores de la reserva, incrementar la cobertura vegetal en dichos sitios utilizando especies de rápido crecimiento y buenas colonizadoras de estos ambientes, entre ellas especies como *Lepidaploa canescens*, *Calea glomerata*, *Steiractinia sodiroi*, *Dodonaea viscosa*, *Delostoma integrifolium*, entre otras.

BIBLIOGRAFÍA

ARAVENA, J. C., CARMONA, M. R., PEREZ, C. A. & ARMESTO J. J. 2002. Revista Chilena de historia natural. Changes in tree species richness, stand structure and soil properties in a successional chronosequence in northern Chiloé Island, Chile. Jun. 2002. vol. 75. no. 2, p. 339-360.

ARMERO, S. M., 2004. Efecto de la quema sobre algunos aspectos poblacionales de *Espeletia pycnophylla* Cuatrec. en el páramo el infiernillo (Mallama-Nariño). Universidad de Nariño. Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas. Programa de Biología. Trabajo de Grado

ARTURI, M. T., GRAW H. R., ACEÑOLAZA P. G. y BROWN A. D. 1998. Revista de Biología Tropical Vol. 46 (3) Septiembre 1998. Estructura y sucesión en bosques montanos de Argentina. 525 – 532.

BARNES, B., ZAK, D., DENTON, S. 1998. Forest Ecology 4Th ed. John Wiley and Sons, Inc. New York. 774 p.

BEGON, M., HARPER J.L. y TOWNSEND C.R. 1999. ECOLOGÍA. Individuos, poblaciones y comunidades. Ediciones Omega, Barcelona. España.

BUSTAMANTE, R., SIMONETTI, J. A., GREZ A. A., y SAN MARTÍN J. 2005. Fragmentación y dinámica de regeneración del bosque Maulino: diagnóstico actual y perspectivas futuras. Disponible en: http://www.ieb-chile.cl/publications/pdf/Bustamante_et_al_2005_Hist%20Biod%20y%20Ecol%20Bosques%20Costeros.pdf.

CALDERÓN, J. & ALVAREZ S. 2006. Heterogeneidad espacial, oferta estacional de frutos y dinámica de comunidades aviarias en la reserva natural El Charmolán. Informe presentado a Vicerrectoría de Investigaciones, Postgrados y Relaciones Internacionales VIPRI. Asociación GAICA. Pasto. Colombia.

CALDERÓN, J., ÁLVAREZ S., CASTILLO, G., NARVÁEZ G., RENGIFO J., SAMBONI, V., BASTIDAS, A., SARMIENTO, M., VELÁSQUEZ G., ORTEGA, M., IZQUIERDO, M., & REVELO V. 2009 en prensa. Charmolán: rostros y retos de la conservación. Serie “Un canto a la vida”. Asociación para el Desarrollo Campesino ADC – Universidad de Nariño. Pasto. Colombia.

CAVIEDES CONDE, B. M., 1998 Manual de métodos y procedimientos estadísticos.

CUAYAL, J. & RAMÍREZ, B. Especies vegetales nativas aptas para la recuperación de áreas de protección en cuencas altas del Municipio de Pasto.

Pasto, 1993. Escuela de Postgrado. Especialización de Ecología. Universidad de Nariño. Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas. Programa de Biología. Trabajo de grado. P. 323.

DÍAZ ESPINOSA, A. M. & VARGAS RÍOS, O. La competencia con plantas nativas como estrategia de restauración en los potreros abandonados de alta montaña tropical. Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá. En: RAMÍREZ PADILLA, B. R, MACIAS P. D. & VARONA B. G. (eds). 2004. Libro de Resúmenes Tercer Congreso Colombiano de Botánica. Universidad del Cauca, Popayán.

FEINSINGER, P. 2004. El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad. Editorial FAN-Bolivia. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 230 pp.

FINEGAN, B. 1998. Bases Ecológicas para el manejo de los Recursos Naturales la competencia vegetal. Centro Agronómico Tropical de Investigación y enseñanza. Turrialba, Costa Rica, p. 17.

FONSECA, K. M. y VÁSQUEZ, L. S. 2006. Restauracion de la cobertura vegetal en la reserva forestal Monte Alto. Hojanca, Guanacaste, Costa Rica. Revisión: Junio del 2006. Disponible en www.una.ac.cr/inis/docs/silvic/Fons.pdf.

GALINDO R., BETANCUR J & CADENA J. J. 2003. Caldasia Vol 25 No. 2. 2003. Estructura y composición florística de cuatro bosques andinos del Santuario de Flora y Fauna Guanentá-Alto Río Fonce, cordillera Oriental Colombiana. 313 – 335.

GARCÍA, D. 2008. Ecología de Sistemas Terrestres. Biomas y comunidades terrestres. Sucesión en sistemas terrestres. Universidad de Oviedo. España. Disponible en: www.uniovi.es/danielgarcia/TemasEST/Sucesion.pdf.

GENTRY, A. 1995. Patterns of Diversity and Floristic Composition in Neotropical Montane Forest. En: Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest. The New York Botanical Garden. p: 103-126.

GLEESON, S. y TILMAN D. 1990. Allocation and the transient dynamics of succession on poor soils. Ecology 71: 1144-1155.

GRIME, J. P. 1979. Plant strategies and Vegetation Processes. John Wile y and Sons. New York. 222 pp.

GUTIÉRREZ, R. 2004. Composición y estructura de la sucesión vegetal post-aprovechamiento de plantaciones de coníferas en el área forestal Bremen-La Popa, Quindío. Universidad de los Andes. Facultad de Ciencias. Departamento de Ciencias biológicas. Bogotá D.C., Trabajo de Grado.

GYTARSKY, M., HIRAIISHI, T., IRVING, W., KRUG, T. & PENMAN. J. 2006. Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático. Directrices del IPCC de 2006 para los inventarios nacionales de gases de efecto invernadero.

HALPERN, CH. 1989. Early successional patterns of forest species: interactions of life history traits and disturbance. *Ecology* 70: 704-720.

HAMMER, O., HARPER, D.A.T., RYAN, P.D. 2005. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9 ps. <http://folk.uio.no/ohammer/past/doc1.html>

HUSTON, M. y SMITH T. 1987. Plant succession: life history and competition. *American Naturalist*. 130: 168 - 198.

IZQUIERDO SANTACRUZ M. L., 2007. Composición de la comunidad de aves frugívoras y su relación con la oferta estacional de frutos en la reserva natural El Charmolán, vereda Hatotongosoy, municipio de Buesaco, Nariño. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Programa de Biología. Universidad de Nariño. Pasto. Trabajo de Grado.

KANDUS P., 1997. El concepto de sucesión vegetal y su aplicación en sistemas de humedales deltaicos. Laboratorio de Ecología Regional, Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina. Trabajo de grado. P. 162 – 177.

LAMPRECHT, H. 1962. Ensayo sobre unos métodos para el análisis estructural de los Bosques Tropicales. En: *Acta Científica Venezolana*. Vol.13, No.2 (1962); p. 57- 65.

LUGO, E.1970. Flow. Some Tropical Ecosystems Soil Crop. *Scien. Sol. Florida*. 53 p.

MENDOZA CIFUENTES, H. Y B. RAMÍREZ PADILLA. 2000. Flora de La Planada: Guía Ilustrada de Familias y Géneros. Instituto Alexander von Humboldt, Fundación para la Educación Superior, World Wildlife Fund. Bogotá, Colombia.

MONTILLA, M., MONASTERIO, M., Y SARMIENTO, L. 2002. Dinámica sucesional de la fitomasa y los nutrientes en parcelas en sucesión- regeneración en un agroecosistema de páramo. *ECOTROPICOS* 15(1) 2002. 75-84

MONTALDO, B., P. 1999. Treinta y cuatro años de una sucesión secundaria en pradera de Ñadi en la provincia de valdivia, Chile. *Agro sur*, Vol. 27, No. 2 jul. 1999, pp. 82-89.

MORENO, C. E. 2001. METODOS PARA MEDIR LA BIODIVERSIDAD. M&T- Manuales y Tesis. Vol.1. Cytod, Orcyt-Unesco y Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA). Zaragoza, España. 84 pp.

NARVÁEZ VASQUEZ, C. A. & ROSERO GUERRERO, R. 2004 Caracterización florística, fisonómica y estructural de la vegetación arbórea y arbustiva en el robledal de la reserva natural .bosque el Común, municipio de Chachagüí, Nariño – Colombia. Universidad de Nariño, Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas. Programa de Biología con énfasis en Ecología. Trabajo de Grado.

ODUM, E. P. 1995. ECOLOGÍA, Peligra la vida. Segunda edición. Interamericana-McGraw- Hill. México. 268 pp.

OLIVER, C.D., y LARSON, B.C 1990. Forest stand dynamics. McGraw Hill, New York. 544 pp.

ORTIZ, R. A. 2002. Caracterización de la reserva el Charmolán, municipios de Chachagüí y Buesaco, Nariño. Universidad del Tolima, Facultad de Ciencias, Programa de Biología, Ibagué.

PARK, A. 2003. Regeneración de especies comerciales y pioneras en una cronosecuencia de claros de aprovechamiento en La Chonta, Bolivia. Contrato USAID: 511-C-00-93-00027. Chemonics International Inc. USAID/Bolivia. Noviembre, 2003. Objetivo Estratégico de Medio Ambiente (USAID/Bolivia)

RAMÍREZ GONZÁLEZ A. 2006. Ecología, Métodos de muestreo y análisis de poblaciones y comunidades. Editorial: Pontificia Universidad Javeriana. Colección Biblioteca del Profesional 272 páginas

RANGEL, O y AGUILAR M. 1997. Colombia diversidad Biotica II. Ed. Guadalupe LTDA. 436 pp.

RANGEL, O. & LOZANO, G. 1986. Un perfil de la vegetación entre La Plata (Huila) y el Volcán Puracé. En: Revista Caldasia. Vol. 14, No. 68/70 (1986); p. 53-547.

RIOS, M., P. GIRALDO y D. CORREA. 2004. Guía de frutos y semillas de la cuenca media del río Otún. Fundación Ecoandina. Cali. Colombia. 238 pp.

ROLLET, B. 1980. Ecosistemas de los bosques tropicales. Informe sobre el estado del conocimiento. Roma: UNESCO / PNUMA / FAO. p.126-162.

SÁNCHEZ, L. R., GELVIZ, S. M. & GUERRERO E. D.. Fases serales de la Selva Alto-andina en la Reserva El Volcán, vereda Alto Grande-Pamplona, Norte de Santander. Universidad de Pamplona. En: RAMÍREZ PADILLA, B. R, MACIAS P.

D. & VARONA B. G. (eds). 2004. Libro de Resúmenes Tercer Congreso Colombiano de Botánica. Universidad del Cauca, Popayán.

SEGURA, A. 1999. Sucesión forestal en depósitos volcánicos del sur de Chile: una aproximación experimental a dos escalas espaciales. Pontificia Universidad Católica de Chile (PUC). Facultad de Ciencias Biológicas, Departamento de Ecología. Tesis para optar al grado de Dr. CS. Biológicas c/m Ecología. 163 p.

SILVERSTONE SOPKIN, P., 1992. Guía de campo de ecología vegetal. Universidad del Valle, Cali. Colombia.

SUESCUN, M., FRANCO, A. & MOLINA, E. Caracterización florística y estructural de bosques en diferentes etapas de sucesión secundaria en los márgenes de los ríos Duda y Guayabero (Parques Nacionales Naturales Serranía de la Macarena y Tinigua), Meta. Universidad de los Andes. . En: RAMÍREZ PADILLA, B. R, MACIAS P. D. & VARONA B. G. (eds). 2004. Libro de Resúmenes Tercer Congreso Colombiano de Botánica. Universidad del Cauca, Popayán.

TILMAN, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 296 pp.

TOLEDO, M., FREDERICKSEN, T., & USLAR, I. 2003. Comparación de la estructura y composición florística en tres áreas de aprovechamiento forestal en un bosque húmedo de Santa Cruz, Bolivia. Documento Técnico 115/2003. Chemonics International Inc. USAID/Bolivia

URIBE, G. 1984. Comportamiento de las distribuciones diamétricas de frecuencias de bosques disetáneos. Medellín, Seminario (Ingeniería forestal). Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Agropecuarias. 90 p.

VALLÈS F., BADIA J., & OMS O. 2000. El Medinatural del Bages, historia de la vegetación 1. La sucesión vegetal. España.
URL:<http://www.iecat.net/institucio/societats/icHistoriaNatural/Bages/successio/csucsessio.htm>

VARGAS, R. O. 1997. Un modelo de sucesión-regeneración de los páramos después de quemadas. Caldasia Vol. 19 No. 1 – 2. Abril de 1997. 331 – 345.

VARGAS, W. G. 2002. Guía ilustrada de las plantas de las montañas del Quindío y los andes centrales. Editorial Universidad de Caldas (Colección Ciencias Agropecuarias). Manizales (Colombia). 813 pp.

VEBLEN, T. T., KITZBERGER T. y VILLALBA R. 2004. Nuevos paradigmas en ecología y su influencia sobre el conocimiento de la dinámica de los bosques del sur de Argentina y Chile.

www.colorado.edu/geography/biogeography/publications/Veblen_et_al_2004.pdf.

VILLARREAL H., M. ÁLVAREZ, S. CÓRDOBA, F. ESCOBAR, G. FAGUA, F. GAST, H. MENDOZA, M. OSPINA y A.M. UMAÑA.. 2006. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. Segunda edición 236 pp.

WALKER, L. R., LODGE J., GUZMÁN GRAJALES S. M., and FETCHER N. 2003. Species-specific seedling responses to hurricane disturbance in a Puerto Rican Rain Forest. BIOTROPICA. Volume 35 Number 4.

ANEXOS

Anexo A. Lista general de especies registradas en los cuatro bosques evaluados

Especie	Nombre común
ANNONACEAE	
1. <i>Annona quinduensis</i> Kunth	Guanábano silvestre
ARACEAE	
2. <i>Anthurium pedatum</i> (Kunth) Endl. ex Kunth	Sacha col
ARALIACEAE	
3. <i>Oreopanax floribundus</i> Kunth	Pumamaque
ASTERACEAE	
4. <i>Achyrocline satureoides</i> (Lam.) DC.	
5. <i>Baccharis latifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	
6. <i>Calea glomerata</i> Klatt	
7. <i>Chromolaena tacotana</i> (Klatt) R. M. King & H. Rob.	
8. <i>Lepidaploa canescens</i> (Kunth) H. Rob.	
9. <i>Lepidaploa</i> sp.	
10. <i>Steiractinia sodiroi</i> (Hieron.) S. F. Blake	Reventador
BIGNONIACEAE	
11. <i>Delostoma integrifolium</i> D. Don	Cajeto
12. <i>Tecoma stans</i> (L.) Juss.	Quillotocto
BORAGINACEAE	
13. <i>Cordia</i> sp.	
CELASTRACEAE	
14. <i>Maytenus verticillata</i> (Ruiz & Pav.) DC.	
CLUSIACEAE	
15. <i>Clusia</i> sp.	Ímpamo

CYPERACEAE

16. *Uncinia hamata* (Sw.) Urban.

FABACEAE

17. *Senna pistaciifolia* (Kunth) H. S. Irwin & Barneby

Pichuelo

18. *Desmodium molliculum* (Kunth) DC.

19. *Desmodium sericophyllum* Schldtl.

20. *Mimosa albida* Humb. & Bonpl. ex Willd.

Zarza

21. *Mimosa quitensis* Kunth

Guarango

FAGACEAE

22. *Quercus humboldtii* Bonpl.

Roble

LAMIACEAE

23. *Lepechinia betonicifolia* (Lam.) Epl.

24. *Salvia scutellarioides* Kunth

Mangapaca

25. *Salvia tortuosa* Kunth

Flor de quinde

LYTHRACEAE

26. *Lafoensia acuminata* Ruiz & Pav.

Guayacán

MALVACEAE

27. *Sida spinosa* L.

MELASTOMATACEAE

28. *Leandra subseriata* (Naudin) Cogn.

29. *Miconia theaezans* (Bonpl.) Cogn.

30. *Miconia versicolor* Naudin

Morochillo

MONIMIACEAE

31. *Siparuna echinata* (Kunth) A. DC.

Hurapanga

MYRSINACEAE

32. *Geissanthus* sp.

Charmolán

33. *Myrsine coriacea* (Sw.) R. Br.

Cucharillo

34. *Myrsine guianensis* (Aubl.) O. Kuntze

Cucharó

MYRTACEAE

35. *Myrcianthes orthostemon* (O. Berg) Grifo

Arrayán

36. *Psidium guineense* Sw.

Guayabilla

PIPERACEAE

- | | |
|--------------------------------------|-------------|
| 37. <i>Peperomia galioides</i> Kunth | Congonilla |
| 38. <i>Piper bogotense</i> C. DC. | Cordoncillo |
| 39. <i>Piper lacunosum</i> Kunth | Cordoncillo |
| 40. <i>Piper pubiovarium</i> C. DC. | Cordoncillo |
| 41. <i>Piper subflavum</i> C. DC. | Cordoncillo |

POACEAE

- 42. *Andropogon bicornis* L.
- 43. *Calamagrostis* sp.
- 44. *Isachne rigens* (Sw.) Trin.
- 45. *Paspalum macrophyllum* Kunth
- 46. *Pennisetum clandestinum* Hochst. ex Chiov.
- 47. *Setaria parviflora* (Poir.) Keguelen

POLYGALACEAE

- 48. *Monnina* sp.

RHAMNACEAE

- 49. *Rhamnus sphaerosperma* Sw.

ROSACEAE

- | | |
|-------------------------------------|------|
| 50. <i>Rubus urticifolius</i> Poir. | Mora |
|-------------------------------------|------|

RUBIACEAE

- | | |
|--|------------|
| 51. <i>Cinchona pubescens</i> Vahl | Cascarillo |
| 52. <i>Palicourea angustifolia</i> Kunth | |

SAPINDACEAE

- | | |
|-----------------------------------|---------|
| 53. <i>Dodonaea viscosa</i> Jacq. | Chamano |
|-----------------------------------|---------|

SCROPHULARIACEAE

- 54. *Escobedia grandiflora* (L. f.) Kuntze
- 55. *Lamourouxia virgata* Kunth

SOLANACEAE

- 56. *Solanum barbulatum* Zahlbr.

TILIACEAE

- 57. *Triumfetta bogotensis* D. C.
-

Anexo B. Densidad relativa y Frecuencia de las especies leñosas presentes en cada uno de los bosques en “El Charmolán”.

Bosque de cuatro años

Especies	D %	Característica	F	Característica
<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq.	50	Abundante	100	Común
<i>Delostoma integrifolium</i> D. Don	41,666	Abundante	66,66	Frecuente
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss.	8,333	Escasa	33,33	Ocasional

Bosque de ocho años

Especies	D %	Característica	F	Característica
<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq.	25,18	Abundante	100	Común
<i>Lepidaploa canescens</i> (Kunth) H. Rob.	17,48	No numerosa	100	Común
<i>Senna pistaciifolia</i> (Kunth) H. S. Irwin & Barneby	16,08	No numerosa	100	Común
<i>Delostoma integrifolium</i> D. Don	11,89	Escasa	100	Común
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) O. Kuntze	6,294	Escasa	100	Común
<i>Steiractinia sodiroi</i> (Hieron.) S. F. Blake	4,196	Escasa	66,6	Frecuente
<i>Miconia versicolor</i> Naudin	3,497	Escasa	66,7	Frecuente
<i>Geissanthus</i> sp.	2,797	Escasa	66,7	Frecuente
<i>Mimosa quitensis</i> Kunth	2,098	Escasa	66,7	Frecuente
<i>Siparuna echinata</i> (Kunth) A. DC.	2,098	Escasa	66,7	Frecuente
<i>Lafoensia acuminata</i> Ruiz & Pav.	1,399	Escasa	33,3	Ocasional
<i>Piper subflavum</i> C. DC.	1,399	Escasa	66,6	Frecuente
<i>Baccharis latifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	0,699	Pobre	33,3	Ocasional
<i>Cordia</i> sp.	0,699	Pobre	33,3	Ocasional
<i>Lepechinia betonicifolia</i> (Lam.) Epl.	0,699	Pobre	33,3	Ocasional
<i>Miconia theaezans</i> (Bonpl.) Cogn.	0,699	Pobre	33,3	Ocasional
<i>Mimosa albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	0,699	Pobre	33,3	Ocasional
<i>Monina</i> sp.	0,699	Pobre	33,3	Ocasional
<i>Psidium guineense</i> Sw.	0,699	Pobre	33,3	Ocasional
<i>Solanum barbulatum</i> Zahlbr.	0,699	Pobre	33,3	Ocasional

Continúa...

Bosque de 18 años

Especies	D %	Característica	F	Característica
<i>Geissanthus sp.</i>	44,186	Abundante	100	Común
<i>Senna pistaciifolia</i> (Kunth) H. S. Irwin & Barneby	10,963	No numerosa	100	Común
<i>Miconia versicolor</i> Naudin	10,963	No numerosa	100	Común
<i>Leandra subseriata</i> (Naudin) Cogn.	5,98	Escasa	100	Común
<i>Annona quinduensis</i> Kunth	5,316	Escasa	100	Común
<i>Myrcianthes orthostemon</i> (O. Berg) Grifo	4,319	Escasa	100	Común
<i>Oreopanax floribundus</i> Kunth	3,987	Escasa	66,6	Frecuente
<i>Lafoensia acuminata</i> Ruiz & Pav.	3,322	Escasa	100	Común
<i>Palicourea angustifolia</i> Kunth	2,658	Escasa	100	Común
<i>Piper subflavum</i> C. DC.	1,661	Escasa	66,6	Frecuente
<i>Mimosa albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	0,997	Pobre	66,6	Frecuente
<i>Mimosa quitensis</i> Kunth	0,997	Pobre	66,6	Frecuente
<i>Delostoma integrifolium</i> D. Don	0,997	Pobre	100	Común
<i>Piper lacunosum</i> Kunth	0,997	Pobre	33,3	Ocasional
<i>Quercus humboldtii</i> Bonpl.	0,664	Pobre	66,6	Frecuente
<i>Cordia sp.</i>	0,332	Pobre	33,3	Ocasional
<i>Lepidaploa sp.</i>	0,332	Pobre	33,3	Ocasional
<i>Maytenus verticillata</i> (Ruiz & Pav.) DC.	0,332	Pobre	33,3	Ocasional
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss.	0,332	Pobre	33,3	Ocasional
<i>Salvia tortuosa</i> Kunth	0,332	Pobre	33,3	Ocasional
<i>Cinchona pubescens</i> Vahl	0,332	Pobre	33,3	Ocasional

Continúa...

Bosque de 24 años

Especies	D %	Característica	F	Característica
<i>Palicourea angustifolia</i> Kunth	29,44	Abundante	100	Común
<i>Geissanthus sp.</i>	23,81	No numerosa	100	Común
<i>Oreopanax floribundus</i> Kunth	22,94	No numerosa	100	Común
<i>Annona quinduensis</i> Kunth	8,658	Escasa	100	Común
<i>Cinchona pubescens</i> Vahl	4,762	Escasa	100	Común
<i>Quercus humboldtii</i> Bonpl.	1,732	Escasa	66,6	Frecuente
<i>Maytenus verticillata</i> (Ruiz & Pav.) DC.	1,732	Escasa	66,6	Frecuente
<i>Miconia versicolor</i> Naudin	1,732	Escasa	66,6	Frecuente
<i>Piper bogotense</i> C. DC.	1,732	Escasa	100	Común
<i>Myrcianthes orthostemon</i> (O. Berg) Grifo	0,866	Pobre	33,3	Ocasional
<i>Senna pistaciifolia</i> (Kunth) H. S. Irwin & Barneby	0,866	Pobre	33,3	Ocasional
<i>Rhamnus sphaerosperma</i> Sw.	0,866	Pobre	66,6	Frecuente
<i>Piper lacunosum</i> Kunth	0,433	Pobre	33,3	Ocasional
<i>Piper subflavum</i> C. DC.	0,433	Pobre	33,3	Ocasional

Anexo C. Índice de Valor de Valor de Importancia para cada bosque

Valores de IVI para las especies del bosque de cuatro años

Especies	N	D	F	Dm	IVI
<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq.	6	50	33,333	58,095	141,429
<i>Delostoma integrifolium</i> D. Don	5	41,666	50	41,674	133,341
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss.	1	8,333	16,666	0,229	25,229
Total	12	100	100	100	300

Valores de IVI para las especies del bosque de ocho años

Especies	N	D	F	Dm	IVI
<i>Delostoma integrifolium</i> D. Don	17	11,888	2,778	35,292	49,958
<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq.	36	25,175	2,778	17,049	45,001
<i>Senna pistaciifolia</i> (Kunth) H. S. Irwin & Barneby	23	16,084	8,333	16,021	40,438
<i>Lepidaploa canescens</i> (Kunth) H. Rob.	25	17,483	8,333	6,755	32,571
<i>Geissanthus</i> sp.	4	2,797	5,556	9,985	18,338
<i>Miconia versicolor</i> Naudin	5	3,497	8,333	2,206	14,036
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) O. Kuntze	9	6,294	2,778	4,306	13,377
<i>Steiractinia sodiroi</i> (Hieron.) S. F. Blake	6	4,196	2,778	5,920	12,894
<i>Cordia</i> sp.	1	0,699	8,333	0,675	9,708
<i>Miconia theaezans</i> (Bonpl.) Cogn.	1	0,699	8,333	0,040	9,073
<i>Siparuna echinata</i> (Kunth) A. DC.	3	2,098	5,556	0,097	7,750
<i>Baccharis latifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	1	0,699	5,556	0,755	7,010
<i>Psidium guineense</i> Sw.	1	0,699	5,556	0,103	6,358
<i>Monina</i> sp.	1	0,699	5,556	0,036	6,291
<i>Mimosa albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	1	0,699	5,556	0,003	6,258
<i>Mimosa quitensis</i> Kunth	3	2,098	2,778	0,599	5,475
<i>Piper subflavum</i> C. DC.	2	1,399	2,778	0,032	4,208
<i>Lafoensia acuminata</i> Ruiz & Pav.	2	1,399	2,778	0,028	4,205
<i>Solanum barbulatum</i> Zahlbr.	1	0,699	2,778	0,090	3,567
<i>Lepechinia betonicifolia</i> (Lam.) Epl.	1	0,699	2,778	0,006	3,483
TOTAL	143	100	100	100	300

Valores de IVI para las especies del bosque de 18 años

Especies	N	D	F	Dm	IVI
<i>Geissanthus sp.</i>	133	44,186	6,818	68,157	119,161
<i>Senna pistaciifolia</i> (Kunth) H. S. Irwin & Barneby	33	10,963	2,273	19,913	33,149
<i>Lafoensia acuminata</i> Ruiz & Pav.	10	3,322	6,818	5,062	15,202
<i>Annona quinduensis</i> Kunth	16	5,316	6,818	2,854	14,987
<i>Miconia versicolor</i> Naudin	33	10,963	2,273	1,530	14,766
<i>Leandra subseriata</i> (Naudin) Cogn.	18	5,980	6,818	0,676	13,474
<i>Myrcianthes orthostemon</i> (O. Berg) Grifo	13	4,319	6,818	1,099	12,236
<i>Piper subflavum</i> C. DC.	5	1,661	6,818	0,087	8,566
<i>Mimosa albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	3	0,997	6,818	0,005	7,820
<i>Quercus humboldtii</i> Bonpl.	2	0,664	6,818	0,006	7,488
<i>Cordia sp.</i>	1	0,332	6,818	0,004	7,154
<i>Oreopanax floribundus</i> Kunth	12	3,987	2,273	0,266	6,525
<i>Mimosa quitensis</i> Kunth	3	0,997	4,545	0,126	5,668
<i>Delostoma integrifolium</i> D. Don	3	0,997	4,545	0,011	5,553
<i>Piper lacunosum</i> Kunth	3	0,997	4,545	0,010	5,552
<i>Palicourea angustifolia</i> Kunth	8	2,658	2,273	0,107	5,037
<i>Lepidaploa sp.</i>	1	0,332	4,545	0,008	4,886
<i>Maytenus verticillata</i> (Ruiz & Pav.) DC.	1	0,332	4,545	0,006	4,884
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss.	1	0,332	2,273	0,065	2,670
<i>Salvia tortuosa</i> Kunth	1	0,332	2,273	0,006	2,611
<i>Cinchona pubescens</i> Vahl	1	0,332	2,273	0,003	2,608
TOTAL	301	100	100	100	300

Valores de IVI para las especies del bosque de 24 años

Especies	N	D	F	Dm	IVI
<i>Geissanthus sp.</i>	55	23,810	10,000	39,562	73,372
<i>Oreopanax floribundus</i> Kunth	53	22,944	10,000	37,222	70,166
<i>Palicourea angustifolia</i> Kunth	68	29,437	10,000	17,288	56,725
<i>Annona quinduensis</i> Kunth	20	8,658	6,667	1,506	16,831
<i>Cinchona pubescens</i> Vahl	11	4,762	6,667	3,575	15,004
<i>Quercus humboldtii</i> Bonpl.	4	1,732	10,000	0,074	11,806
<i>Maytenus verticillata</i> (Ruiz & Pav.) DC.	4	1,732	10,000	0,025	11,756
<i>Miconia versicolor</i> Naudin	4	1,732	10,000	0,024	11,756
<i>Myrcianthes orthostemon</i> (O. Berg) Grifo	2	0,866	6,667	0,044	7,576
<i>Piper lacunosum</i> Kunth	1	0,433	6,667	0,007	7,107
<i>Piper bogotense</i> C. DC.	4	1,732	3,333	0,089	5,154
<i>Senna pistaciifolia</i> (Kunth) H. S. Irwin & Barneby	2	0,866	3,333	0,574	4,773
<i>Rhamnus sphaerosperma</i> Sw.	2	0,866	3,333	0,008	4,207
<i>Piper subflavum</i> C. DC.	1	0,433	3,333	0,001	3,768
TOTAL	231	100	100	100	300

Anexo D. Dinámica de reemplazamiento de especies en el proceso de sucesión teniendo en cuenta presencia-ausencia.

Especies	EDAD DE LOS BOSQUES			
	4 años	8 años	18 años	24 años
<i>Achyrocline satureoides</i> (Lam.) DC.	x			
<i>Andropogon bicornis</i> L.	x			
<i>Calamagrostis</i> sp.	x			
<i>Chromolaena tacotana</i> (Klatt) R. M. King & H. Rob.	x			
<i>Desmodium molliculum</i> (Kunth) DC.	x			
<i>Escobedia grandiflora</i> (L. f.) Kuntze	x			
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br.	x			
<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kegel	x			
<i>Uncinia hamata</i> (Sw.) Urban.	x			
<i>Calea glomerata</i> Klatt	x	x		
<i>Desmodium sericophyllum</i> Schtdl.	x	x		
<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq.	x	x		
<i>Isachne rigens</i> (Sw.) Trin.	x	x		
<i>Lamourouxia virgata</i> Kunth	x	x		
<i>Lepechinia betonicifolia</i> (Lam.) Epl.	x	x		
<i>Lepidaploa canescens</i> (Kunth) H. Rob.	x	x		
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) O. Kuntze	x	x		
<i>Psidium guineense</i> Sw.	x	x		
<i>Steiractinia sodiroi</i> (Hieron.) S. F. Blake	x	x		
<i>Delostoma integrifolium</i> D. Don	x	x	x	
<i>Lafoensia acuminata</i> Ruiz & Pav.	x	x	x	
<i>Mimosa albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	x	x	x	
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss.	x	x	x	
<i>Miconia versicolor</i> Naudin	x	x	x	x
<i>Baccharis latifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.		x		
<i>Miconia theaezans</i> (Bonpl.) Cogn.		x		
<i>Monnina</i> sp.		x		
<i>Paspalum macrophyllum</i> Kunth		x		
<i>Pennisetum clandestinum</i> Hochst. ex Chiov.		x		
<i>Piper pubiovarium</i> C. DC.		x		
<i>Piper bogotense</i> C. DC.		x		x
<i>Siparuna echinata</i> (Kunth) A. DC.		x		
<i>Solanum barbulatum</i> Zahlbr.		x		
<i>Cordia</i> sp.		x	x	

<i>Mimosa quitensis</i> Kunth		x	x	
<i>Rubus urticifolius</i> Poir.		x	x	
<i>Salvia scutellarioides</i> Kunth		x	x	
<i>Geissanthus</i> sp.		x	x	x
<i>Myrcianthes orthostemon</i> (O. Berg) Grifo		x	x	x
<i>Palicourea angustifolia</i> Kunth		x	x	x
<i>Piper subflavum</i> C. DC.		x	x	x
<i>Senna pistaciifolia</i> (Kunth) H. S. Irwin & Barneby		x	x	x
<i>Clusia colombiana</i> Pipoly			x	
<i>Leandra subseriata</i> (Naudin) Cogn.			x	
<i>Lepidaploa</i> sp.			x	
<i>Peperomia galioides</i> Kunth			x	
<i>Salvia tortuosa</i> Kunth			x	
<i>Sida spinosa</i> L.			x	
<i>Triumfetta bogotensis</i> DC.			x	
<i>Oreopanax floribundus</i> Kunth			x	x
<i>Piper lacunosum</i> Kunth			x	x
<i>Annona quinduensis</i> Kunth			x	x
<i>Anthurium pedatum</i> (Kunth) Endl. ex Kunth			x	x
<i>Cinchona pubescens</i> Vahl			x	x
<i>Maytenus verticillata</i> (Ruiz & Pav.) DC.			x	x
<i>Quercus humboldtii</i> Bonpl.			x	x
<i>Rhamnus sphaerosperma</i> Sw.				x