

SUCESIÓN ECOLÓGICA Y RESTAURACIÓN EN PAISAJES FRAGMENTADOS DE LA AMAZONIA COLOMBIANA

TOMO 1

Composición, estructura y función
en la sucesión secundaria



SUCESIÓN ECOLÓGICA Y RESTAURACIÓN EN PAISAJES FRAGMENTADOS DE LA AMAZONIA COLOMBIANA

TOMO 1: Composición, estructura y función
en la sucesión secundaria



EDITORES

Carlos Hernando Rodríguez
Armando Sterling Cuéllar, Ph.D

SUCESIÓN ECOLÓGICA Y RESTAURACIÓN EN PAISAJES FRAGMENTADOS DE LA AMAZONIA COLOMBIANA

TOMO 1: Composición, estructura y función en la sucesión secundaria

EDITORES

Carlos Hernando Rodríguez
Armando Sterling Cuéllar, Ph.D



Rodríguez León, Carlos Hernando, Sterling Cuellar, Armando (Editores)

Sucesión ecológica y restauración en paisajes fragmentados de la Amazonia colombiana. Tomo 1. Composición, estructura y función en la sucesión secundaria. Carlos Hernando Rodríguez León, Armando Sterling Cuellar, (Eds.). Bogotá, Colombia: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI, 2020

1. SUCESIÓN ECOLÓGICA 2. RESTAURACIÓN ECOLÓGICA. 3. BOSQUES SECUNDARIOS 4. PIEDEMONTE AMAZÓNICO 5. BOSQUE HÚMEDO TROPICAL 6. AMAZONIA COLOMBIANA

Sucesión ecológica y restauración en paisajes fragmentados de la Amazonia colombiana
ISBN Obra Completa: 978-958-5427-26-6

Composición, estructura y función en la sucesión secundaria
ISBN Tomo 1: 978-958-5427-27-3

Buenas prácticas para la restauración de los bosques
ISBN Tomo 2: 978-958-5427-28-0

© Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI
Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible
Primera edición: diciembre de 2020
Revisión técnica: Iván Camargo Rodríguez, Ph.D
Juan Carlos Suárez Salazar, PhD

Fotografías: Bernardo Eusebio Betancurt, Carlos Hernando Rodríguez, Clara Patricia Peña, Daniel Castro Torres, Diego Ferney Caicedo, Luis Eduardo Rivera, Mónica María Peñuela, Natasha Valentina Garzón, Néstor Raúl Espejo, Nicolás Castaño.

Coordinación de la producción editorial:
Diana Patricia Mora Rodríguez, Jefe Oficina de Comunicaciones

Corrección, diseño, diagramación e impresión:
Imagen editorial S.A.S

Reservados todos los derechos
Disponible en: Instituto SINCHI, Calle 20 No. 5-44 Bogotá, Colombia
Tel.: 4442084
www.sinchi.org.co

Impreso en Colombia
Printed in Colombia



LUZ MARINA MANTILLA CÁRDENAS
Directora General

MARCO EHRLICH
Subdirector Científico y Tecnológico

DIEGO FERNANDO LIZCANO BOHÓRQUEZ
Subdirector Administrativo y Financiero

URIEL GONZALO MURCIA GARCÍA
*Coordinador Programa Modelos de Funcionamiento
y Sostenibilidad*

CARLOS HERNANDO RODRIGUEZ LEÓN
Coordinador Sede Florencia



FABIO BURITICÁ BERMEO
Rector

WILFRAND FERNEY BEJARANO HERRERA
Vicerrector de Investigaciones y Posgrados

JAVIER MARTÍNEZ PLAZAS
Vicerrector Académico

LIS MANRIQUE LOSADA
Decana Facultad de Ciencias Básicas



Asociación de Reforestadores y Cultivadores de Caucho del Caquetá

YAMILE MENDOZA CASANOVA
Representante legal

Junta Directiva

JOSÉ RICARDO GUTIÉRREZ ROJAS
Presidente

GREYCIOMARA CASANOVA MARÍN
Vicepresidente

JAIME GUEVARA CALDERÓN
Secretario

JESÚS ARCENIO ROJAS RIVERA
HÉCTOR EDUARDO DIAZ GALLEGU
Miembros principales



Federación Departamental de Ganaderos del Caquetá

JOSÉ ANTONIO PENAGOS
Representante legal

**SUCESIÓN ECOLÓGICA Y RESTAURACIÓN EN PAISAJES FRAGMENTADOS
EN LA AMAZONIA COLOMBIANA**

Tomo 1. Composición, estructura y función en la sucesión secundaria

EQUIPO TÉCNICO

Carlos Hernando Rodríguez León
Investigador Principal

Co-investigadores I. SINCHI

Armando Sterling Cuéllar
Bernardo Betancurt Parra
Diego Ferney Caicedo Rodríguez
Maolenmarx Tatiana Garzón
Uriel Gonzalo Murcia García
Clara Patricia Peña Venegas
Marcela Núñez Avellaneda
Mariela Osorno Muñoz

Co-investigadores contratistas

Alejandro Camargo García
Alejandro Gerena
Alix Rosa Mary Solano Figueroa
Angélica Trujillo Acosta
Angelino Gualtero
Armín Francisco Javier López
Blanca Stella Monroy
Carlos Alape
Carlos Andrés Díaz Tello
Carlos Fernández
Dalia Marcela Alvear Pacheco
Diego Castro Gaviria

Diego Omar Romero Martínez

Dorman Daza
Edna Milena Castro
Erick López
Fernando Gasca
Henry Zambrano Gómez
Iván Camilo Torres
Jair Restrepo
Javier Enrique López Gómez
Javier Orlando Alvarado Jiménez
Jessica Rubio
Julián Andrés Rojas Morales
Lilia L. Roa-Fuentes
Lilian Andrea Barrios
Luis Eduardo Rivera Martin
Luis Urbina
María Ximena Valero
Mónica María Peñuela
Natasha Valentina Garzón
Néstor Espejo
Sergio Muñoz
Víctor Hugo Vanegas
Yasodhara Marieth Salas
Yenny Virgüéz

Instituciones participantes

Instituto SINCHI
Corporación Suna Hisca
Fundación Alma
Red Colombiana de Restauración -REDCRE-

Presentación

El período entre 2021 y 2030, fue declarado como la Década de las Naciones Unidas para la Restauración de los Ecosistemas. Una estrategia global para incrementar los procesos enfocados al restablecimiento de las funciones ecológicas esenciales para la vida, al tiempo que permitan enfrentar el cambio climático, garantizando el alimento para la humanidad, el suministro de agua y la supervivencia de la biodiversidad. Una apuesta que además busca acelerar el cumplimiento del desafío de Bonn, a través del cual los países miembro de las Naciones Unidas acordaron restaurar para el 2030, 350 millones de hectáreas degradadas; objetivo al que Colombia se comprometió con un millón de hectáreas y que fue ratificado en el Plan Nacional de Desarrollo 2018-2022 “Pacto por Colombia, pacto por la equidad”, donde se amplió la meta del país a 1,4 millones de hectáreas bajo prácticas de restauración ecológica multifuncional para el desarrollo sostenible de los territorios.

En respuesta a los compromisos de Colombia en el marco internacional, las metas y propósitos de país y las demandas regionales de conocimiento como soporte al desarrollo sostenible de la región; el Instituto Amazónico de Investigaciones científicas SINCHI, entidad vinculada al Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, en su Plan de investigación (PICIA) priorizó el desarrollo de acciones que contribuyan al fortalecimiento de la capacidad regional para afrontar los problemas de la deforestación y degradación de los ecosistemas.

Una de las líneas de investigación del Instituto que apuntan a este propósito, es la de Restauración ecológica del programa Modelos de Funcionamiento y Sostenibilidad, en la cual se genera conocimiento sobre los principales disturbios que afectan la integridad de los sistemas naturales y los procesos ecológicos determinantes de su funcionamiento a fin de proponer lineamientos para su restauración. En este sentido, el SINCHI aborda la restauración bajo los enfoques definidos en el Plan Nacional de Restauración Ecológica que integra acciones de restauración, rehabilitación y recuperación, y que reconoce a la restauración como una herramienta para la recuperación de las funciones ecológicas perdidas y una oportunidad de desarrollo económico y generación de bienestar para las comunidades locales.

Desde el mismo proceso de formulación del Plan Nacional de Restauración Ecológica en el año 2012, el Instituto SINCHI, asumiendo las responsabilidades encargadas a los institutos de investigación, suscribió con la Gobernación del Caquetá el convenio 060 de 2013, para la ejecución del proyecto de investigación “Restauración de Áreas Disturbadas por Implementación de Sistemas Productivos Agropecuarios en zonas de Alta

Intervención en el Caquetá”, financiado con recursos Fondo de Ciencia, Tecnología e Innovación - FCTeI del Sistema General de Regalías – SGR; contando la Universidad de la Amazonia, la Asociación de Reforestadores y Cultivadores de Caucho del Caquetá y la Federación Departamental de Ganaderos del Caquetá como co-ejecutores.

Producto de la investigación realizada, se presenta al país y en especial a la Amazonia colombiana, los resultados alcanzados en la generación de conocimiento sobre los principales aspectos ecológicos que determinan la sucesión en los bosques secundarios en zonas de alta fragmentación de Caquetá. Además, y como herramienta para el ordenamiento agroambiental y la gestión del cambio climático se proponen lineamientos para la restauración de los relictos de bosque primario degradado, los bosques secundarios formados a partir de pasturas abandonadas y las áreas de protección de cauces hídricos y humedales; considerados como los ecosistemas más disturbados a escala regional en el paisaje.

Finalmente, como producto del desarrollo de un proceso piloto de restauración de 1.100 hectáreas a escala del paisaje, donde se contó con la participación de 248 familias campesinas, se proponen marcos metodológicos para la participación social y el monitoreo comunitario; aspectos centrales en

la construcción de procesos de gobernanza para la restauración ecológica en el territorio

El Instituto SINCHI expresa sus sinceros y profundos agradecimientos al Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, al Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación y su Órgano Colegiado de Administración y Decisión (OCAD), al Fondo de Ciencia, Tecnología e Innovación - FCTeI del Sistema General de Regalías – SGR, al Departamento Nacional de Planeación DNP, a la Gobernación del Caquetá en cabeza de los señores gobernadores: Víctor Isidro Ramírez Loaiza, Álvaro Pacheco Álvarez y Arnulfo Gasca Trujillo, a las Secretarías de Agricultura Departamental representadas por los secretarios: Alina Vanesa Aguilar, Torres, Bellanire Soler Herrera, Lorena Plazas Rodríguez y Jhon Fredy Criollo Arciniegas, a la Universidad de la Amazonia, a Asoheca, a Fedeganca, a la Escuela de Científicos Locales, a cada uno de los 248 socios del proyecto a través de la implementación de 1100 hectáreas de prácticas de restauración, al nodo amazónico de la Red Colombiana de Restauración Ecológica -RED-CRE y a todas las personas que hicieron posible el desarrollo de esta investigación.

Luz Marina Mantilla Cárdenas
Directora General

Introducción

En el libro *SUCESIÓN ECOLÓGICA EN PAISAJES FRAGMENTADOS DE LA AMAZONIA COLOMBIANA* se presentan los principales avances, en la generación de conocimiento, sobre la sucesión ecológica en los bosques secundarios, en áreas con alto grado de fragmentación en la Amazonia colombiana. A partir de dicho conocimiento, se muestran los diseños y las consideraciones técnicas y sociales para la implementación de acciones de restauración ecológica. La síntesis aquí presentada es una fuente de información académica para la formación de recurso humano y es el punto de partida para investigaciones futuras en torno a la sucesión ecológica, en bosques secundarios y su restauración. Adicionalmente, se constituye en una oferta tecnológica relevante para la Amazonia nor-occidental, para el desarrollo de procesos de restauración ecológica de las áreas de pasturas degradadas por uso ganadero y las áreas de protección de fuentes hídricas y humedales, consideradas como los ecosistemas más impactados en la intervención agropecuaria de la Amazonia y de mayor vulnerabilidad ante los efectos del cambio climático.

Los resultados contenidos en esta publicación se obtuvieron en desarrollo del proyecto de investigación “Restauración de Áreas Disturbadas por Implementación de Sistemas Productivos Agropecuarios en zonas de Alta Intervención en el Caquetá” ejecutado mediante el Convenio No. 60-2013 suscrito entre la Gobernación del Caquetá y el Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI; co-ejecutado con la Universidad de la Amazonia, la Asociación de Reforestadores y Cultivadores de Caucho de Caquetá, (Asoheca) y la Federación Departamental de Ganaderos del Caquetá, (Fedeganga); cofinanciado con recursos del Fondo de Ciencia, Tecnología e Innovación - FCTeI del Sistema General de Regalías – SGR.

La publicación consta de diez capítulos que se presentarán en dos tomos. en el **Capítulo 1**, a manera de introducción, se describe la dinámica de uso del suelo como principal factor de transformación y degradación del paisaje en la Amazonia, dando paso a la sucesión ecológica de bosques secundarios como su componente más dinámico, resaltándose el estudio de la sucesión como aspecto clave en el diseño de estrategias para la intervención del paisaje bajo un escenario de la adaptación y mitigación al cambio climático y la necesidad apremiante de generar opciones ecológica y económicamente viables para revertir la tendencia dominante de deforestación- degradación.

El **Capítulo 2** presenta generalidades del estado y funcionamiento de los ecosistemas perturbados a lo largo de la cronosecuencia, como *proxi* a la sucesión vegetal. Los bosques poco intervenidos o maduros son interpretados como referencia ecológica y funcional y se presenta la caracterización de las trayectorias florísticas de la regeneración, riqueza y biomasa, y se

establecen estimaciones para su recuperación como base para el diseño de propuestas de intervención dirigidas a superar las barreras o limitantes de la regeneración natural.

En el **Capítulo 3** se analiza el potencial de regeneración natural de los bosques secundarios a partir de los patrones reproductivos, y el potencial de regeneración a partir de la lluvia de semillas, del banco de semillas en el suelo y de la composición y diversidad del banco plántulas. Los aspectos antes mencionados son indispensables para entender cómo se estructuran las comunidades vegetales en su proceso de recuperación luego de los disturbios; adicionalmente, se genera información que contribuye a estimar la capacidad de resiliencia de los ecosistemas ante los disturbios.

El **Capítulo 4** presenta una aproximación a la diversidad funcional de especies vegetales, tendiente a reconocer sus funciones dentro del ecosistema y en el ensamble constituido a lo largo de trayectoria sucesional. Esta información resulta útil para el diseño de los modelos de restauración en cuanto a las composiciones deseadas y en la tarea de acelerar la trayectoria sucesional. Se presentan los grupos funcionales y especies claves en la provisión de hábitat y/o alimento para fauna; dada su importante función en los procesos de dispersión.

En el **Capítulo 5** se resume la caracterización del suelo, en sus variables físicas, químicas, bioquímicas y biológicas (Especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares y macrofauna) a lo largo de la cronosecuencia; se analizan las posibles interacciones como soporte para el diseño de estrategias de restauración y la identificación de indicadores de recuperación y el monitoreo de las prácticas de restauración.

En el **Capítulo 6** se presenta la evaluación comparativa de diferentes atributos de composición, estructura y función de las comunidades de *aves* y *murciélagos* y, dada su función en el control biológico, dispersión de semillas y polinización, sus interacciones con especies vegetales en los estadios sucesionales a fin de identificar estrategias para facilitar y promover sus beneficios en las estrategias de restauración.

En el **Capítulo 7**, que encabeza el Tomo 2 de la presente obra, se inicia la fase propositiva de la publicación. Se presentan 16 fichas técnicas de la

propagación de especies clave en los modelos de restauración propuestos. Las fichas fueron construidas a partir del estudio de la fenología reproductiva, sexualidad y morfología floral, morfometría de frutos y semillas; recolección, manejo y procesamiento de frutos y semillas; pruebas de calidad física y fisiológica; germinación de semillas; propagación y manejo en vivero y ensayos de adaptabilidad de las especies a condiciones de campo.

El **Capítulo 8** contiene la descripción detallada de 14 modelos de restauración aplicables para la restauración de bosques maduros y bosques secundarios jóvenes de 0 a 10 años y 10 a 20 años de edad, bosques secundarios intermedios, bosques secundarios maduros, áreas de protección de cauces hídricos y humedales (Cananguchales). Cada modelo contiene los aspectos de: objetivo, estrategia de intervención, la descripción de las especies principales y sustitutas por función ecológica, el diseño espacial de la intervención, diseño de siembra y los aspectos relacionados con costos, ingresos y balance de costo beneficio de acuerdo al ciclo productivo estimado de las especies con uso conocido. Con base en los modelos propuestos se desarrollaron cinco núcleos piloto para evaluación y monitoreo a escala de paisaje en 1.100 hectáreas distribuidas en 248 fincas.

En el **Capítulo 9** se propone la guía metodológica de estructuración participativa de sistemas de monitoreo de restauración ecológica en paisajes dominados por sistemas productivos agropecuarios y de alto grado de fragmentación en la Amazonia colombiana. La guía fue estructurada a partir de la documentación de la experiencia desarrollada con la *Escuela de Científicos Locales* (grupo de jóvenes líderes campesinos) y su participación en el diseño de un sistema de Monitoreo y Evaluación comunitario (M&E) de estrategias de restauración implementadas en el proyecto “Restauración ecológica de áreas disturbadas por la implementación de sistemas productivos agropecuarios en el departamento del Caquetá”

Finalmente, en el **Capítulo 10** se expone una estrategia integral de educación, comunicación y articulación socio-institucional (ECO), dirigida a promover la apropiación social de los desarrollos científicos y la gestión mancomunada de la restauración ecológica en los territorios; como base fundamental de programas y proyectos de Restauración ecológica en la región.

Agradecimientos

Agradecemos a todo el personal directivo y administrativo del Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI vinculado al Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, por su apoyo y acompañamiento permanentemente en la presente investigación, en especial a la doctora Luz Marina Mantilla Cárdenas, Directora General, al doctor Diego Fernando Lizcano Bohórquez, Subdirector Administrativo y Financiero y al doctor Marco Ehrlich, Subdirector Científico y Tecnológico. Así mismo agradecemos a la Oficina de Comunicaciones por su apoyo en la producción editorial de esta obra.

A la Gobernación del Caquetá, a todo el personal directivo, técnico y administrativo, en especial al doctor Arnulfo Gasca Trujillo Gobernador del Caquetá, al doctor Jhon Fredy Criollo Arciniegas Secretario Ambiental y de Agricultura Departamental y Fabio Jaramillo, funcionarios de la Secretaría Ambiental y de Agricultura Departamental por su valioso apoyo y colaboración al desarrollo del convenio 59-2013 Suscrito entre la Gobernación del Caquetá y el Instituto SINCHI.


Al doctor Fabio Buriticá Bermeo rector de la Universidad de la Amazonia, al doctor Wilfrand Ferney Bejarano Herrera Vicerrector de Investigaciones y Posgrados, Al doctor Javier Martínez Plazas Vicerrector Académico, a Lis Manrique Losada de la Facultad de Ciencias Básicas y a todo el personal directivo, administrativo y personal técnico por su apoyo y contribución al proyecto

A la ingeniera Yamile Mendoza Casanova, Representante Legal de la Asociación de Reforestadores y Cultivadores del Caquetá (Asoheca) y a todo el personal directivo, técnico y administrativo por su apoyo y contribución al proyecto.

A la Federación Departamental de Ganaderos del Caquetá (FEDEGANCA), su representante legal José Antonio Penagos y todo el personal directivo técnico y administrativo por su apoyo y contribución al proyecto

A la Fundación Ozono, su representante legal Ingeniero Jhon Emil Correa y el recurso humano técnico, encargados de efectuar la interventoría al convenio 060 de 2013, mediante el cual se desarrolló el proyecto

A la Escuela de Científicos Locales, grupo formado en el desarrollo del proyecto como una estrategia facilitadora de la gobernanza de la restauración, con un papel protagónico en el sostenimiento del proyecto durante la fase crítica de la restricción de la movilidad en el territorio por la pandemia del COVID-19.



Finalmente expresamos nuestros agradecimientos al Fondo de Ciencia, Tecnología e Innovación - FCTeI del Sistema General de Regalías – SGR por la financiación de la presente investigación, al De-

partamento Administrativo de Ciencia, Tecnología e Innovación COLCIENCIAS y al Departamento Nacional de Planeación DNP.

Contenido

TOMO 1: Composición, estructura y función en la sucesión

1. INTRODUCCIÓN A LA SUCESIÓN ECOLÓGICA Y LA RESTAURACIÓN DEL BOSQUE HÚMEDO TROPICAL EN CAQUETÁ: PROYECCIÓN PARA EL DESARROLLO REGIONAL	19
1.1. Introducción	19
1.2. Pérdida y fragmentación del bosque	22
1.3. Degradación de pasturas y vegetación secundaria	23
1.4. Patrón de la sucesión en la cronosecuencia de pasturas abandonadas a bosque secundario maduro	25
1.5. La cronosecuencia como promotora de la restauración ecológica	26
1.6. La restauración ecológica en el escenario de cambio climático	30
1.7. La restauración ecológica como estrategia de desarrollo local y regional	31
1.8. Conclusiones	32
1.9. Literatura citada	33
2. TRAYECTORIAS SUCESIONALES DEL BOSQUE SECUNDARIO EN PAISAJES FRAGMENTADOS	37
2.1. Introducción	37
2.2. Composición y estructura de los bosques secundarios en los paisajes fragmentados de Caquetá	40
2.2.1. Bosque primario (BP)	41
2.2.2. Bosques secundarios maduros (BSM)	42
2.2.3. Bosques secundarios intermedios (BSI)	43
2.2.4. Bosques secundarios jóvenes (BSJ)	44
2.3. Trayectorias sucesionales durante la sucesión ecológica	45
2.3.1. Trayectorias florísticas a partir de la regeneración natural	48
2.3.2. Trayectorias sucesional para la biomasa aérea y estimaciones para su recuperación	50
2.3.3. Trayectorias sucesional para riqueza y estimaciones para su recuperación	56
2.4. Literatura citada	59
3. POTENCIAL DE REGENERACIÓN NATURAL DE LOS ECOSISTEMAS DISTURBADOS	65
3.1. Introducción	65
3.2. Patrones reproductivos durante la regeneración natural de los bosques secundarios	67
3.2.1. Patrones de Floración durante la sucesión	69
3.2.2. Patrones de fructificación durante la sucesión	70
3.2.3. Variación funcional de rasgos reproductivos durante la sucesión ecológica	72
3.3. Potencial de regeneración natural de la lluvia de semillas durante la sucesión del bosque secundario	79
3.3.1. Variables asociadas a los atributos estructurales y florísticos durante la sucesión	81
3.3.1.1. Densidad de semillas	81
3.3.1.2. Riqueza específica	82

3.3.1.3. Biomasa de semillas	83
3.3.2. Atributos funcionales e interacciones bióticas	85
3.3.2.1. Tamaño de las semillas	85
3.3.2.2. Síndromes de dispersión	85
3.4. Potencial de regeneración del banco de semillas germinable del suelo en los bosques secundarios	89
3.4.1. Composición florística del banco germinable del suelo	90
3.4.2. Riqueza y Diversidad Alfa	93
3.4.3. Densidad del banco de semillas	97
3.4.4. Grupos de colonización	98
3.5. Potencial de regeneración de bancos de plántulas a partir de la composición y diversidad florística	101
3.5.1. Composición Florística e Índice de Valor de Importancia (IVI) en las distintas etapas sucesionales	102
3.5.1.1. Composición florística e IVI de la etapa de bosque secundario joven	106
3.5.1.2. Composición florística e IVI de la etapa de bosque secundario intermedio	108
3.5.1.3. Composición florística e IVI de la etapa de bosque secundario maduro	110
3.5.2. Diversidad alfa de plántulas en los distintos estadios sucesionales	113
3.6. Literatura citada	117

4. APROXIMACIÓN FUNCIONAL PARA IDENTIFICACIÓN DE ESPECIES DE PLANTAS CLAVE EN LA RESTAURACIÓN ECOLÓGICA DEL BOSQUE HÚMEDO TROPICAL EN LA AMAZONIA COLOMBIANA127

4.1. Introducción	127
4.2. Grupos funcionales de plantas	128
4.3. Análisis de los rasgos funcionales por GFP	129
4.3.1. Variación de GFP en las unidades geomorfológicas de lomerío y montaña	131
4.3.2. GFP asociados a provisión de hábitat y/o alimento para fauna	133
4.3.2.1. GFP Pro-Emergente	133
4.3.2.2. GFP Pro-alimentación	133
4.3.2.3. GFP Pro-canopi	134
4.3.2.4. GFP Pro-hábitat	135
4.4. Implicaciones para la restauración ecológica	135
4.5. Especies prioritarias para la restauración ecológica	136
4.6. Literatura citada	137

5. COMPORTAMIENTO DE VARIABLES DEL SUELO EN LA SUCESIÓN DE BOSQUES SECUNDARIOS141

5.1. Introducción	141
5.2. Metodología	143
5.2.1.1. Variables físico-químicas	143
5.2.1.2. Variables biológicas	144
5.2.2. Análisis de la información	144
5.3. Resultados y discusión	144
5.3.1. Cambios en el perfil del suelo	144
5.3.2. Densidad aparente, porosidad total y penetrabilidad	146
5.3.3. Cambios en la composición química del suelo en la cronosecuencia evaluada	148

5.3.3.1. pH	148
5.3.3.2. Capacidad de intercambio catiónico y saturación de bases	149
5.3.3.3. Conductividad eléctrica y carbono orgánico del suelo	150
5.3.3.4. Fósforo disponible	152
5.3.4. Cambios en la composición biológica del suelo en relación con cambios en las variables fisicoquímicas	153
5.3.4.1. Biomasa microbiana del suelo	153
5.3.4.2. Variaciones enzimáticas del suelo	153
5.3.4.3. Comunidad de hongos formadores de micorrizas arbusculares	155
5.3.4.4. Comunidades de la macrofauna edáfica	162
5.3.4.4.1. Comunidades de lombrices de tierra (Oligoquetos)	162
5.3.4.4.2. Comunidades de la macrofauna edáfica (No Oligochetos)	165
5.4. Conclusiones	170
5.5. Literatura citada	170

6. COMUNIDADES DE AVES Y MURCIÉLAGOS EN BOSQUES SECUNDARIOS EN LA AMAZONIA NOROCCIDENTAL COLOMBIANA Y SU ROL COMO MODULADORES DE LA SUCESIÓN ECOLÓGICA	175
6.1. Introducción	175
6.1.1. Comunidades de aves, relaciones ecológicas, diversidad taxonómica y funcional en bosques fragmentados	176
6.1.2. El papel de la quiropteroфаuna en la sucesión de bosques fragmentados	176
6.2. Comunidades de aves en la sucesión de bosques secundarios	176
6.2.1. Composición y estructura de la avifauna	176
6.2.2. Diversidad funcional de la avifauna	181
6.2.3. Redes de interacción trófica	187
6.3. Comunidades de murciélagos en la sucesión de bosques secundarios	191
6.3.1. Composición y estructura de murciélagos y semillas dispersadas en ecosistemas fragmentados	191
6.3.1.1. Diversidad y representatividad de murciélagos en ecosistemas de Lomerío	191
6.3.1.2. Diversidad y representatividad de murciélagos en la unidad geomorfológica de montaña	193
6.3.1.3. Diversidad y representatividad de semillas dispersadas por murciélagos en la unidad geomorfológica de lomerío	194
6.3.1.4. Diversidad y representatividad de semillas dispersadas por murciélagos en unidad geomorfológica de montaña	194
6.3.2. Rasgos funcionales de la quiropteroфаuna	195
6.3.3. Redes de interacción trófica	197
6.3.4. Importancia de los murciélagos en la regeneración natural de bosques	198
6.3.5. Murciélagos y restauración	199
6.4. Literatura citada	200
6.5. Anexos	204
<i>Anexo 1. Avifauna registrada en los bosques de diferentes edades sucesionales y sus respectivas abundancias</i>	<i>204</i>
<i>Anexo 2. Especies de plantas con frutos, consumidas por la avifauna en diferentes edades sucesionales y su respectivo método de registro</i>	<i>210</i>

<i>Anexo 3. Especies de plantas consumidas y defecadas por la avifauna en los bosques de diferentes edades sucesionales</i>	215
<i>Anexo 4. Quiroptero fauna encontrada en las edades sucesionales muestreadas</i>	224
<i>Anexo 5. Especies de murciélagos encontradas en los muestreos realizados en ecosistemas con diferentes edades sucesionales en unidades geomorfológicas de montaña y lomerío</i>	225
<i>Anexo 6. Morfotipos de semillas encontradas en las muestras de material fecal de las edades sucesionales muestreadas</i>	231
<i>Anexo 7. Morfotipos de semillas encontradas en las muestras de materia fecal de los quirópteros que potencialmente las dispersan en las unidades geomorfológicas de lomerío y montaña</i>	232
<i>Anexo 8. Rangos funcionales de la quiroptero fauna encontrada en los sitios de muestreo</i>	240

The image features a decorative graphic on the left side, consisting of a vertical white bar and a horizontal bar at the top. The horizontal bar is divided into two segments: a light green segment on the left and a darker green segment on the right. The main content area is a dark green rectangle on the right side of the page.

TOMO 1

**Composición, estructura
y función en la sucesión
secundaria**

1

Introducción a la sucesión ecológica y la restauración del bosque húmedo tropical en Caquetá: proyección para el desarrollo regional

Carlos Hernando Rodríguez León^{1*}Lilia L. Roa-Fuentes²

1.1. Introducción

A nivel mundial, la superficie de tierras se estima en 13.200 millones de hectáreas de las cuales un 25% aproximadamente están degradadas, y de no desarrollar acciones para direccionar las tendencias, para el año 2050 este porcentaje ascenderá al 90% como respuesta a la demanda de tierras para la producción de alimentos (FAO, 2011).

La expansión y la gestión inadecuada de las tierras agrícolas es considerado el factor más importante de la degradación de los suelos, y la ampliación de áreas para el pastoreo ha sido el principal detonante (IPBES, 2018). En este sentido, se estima que alrededor de dos billones de hectáreas de tierras con vocación forestal deben ser objeto de restauración ecológica (Seddon *et al.*, 2014).

La magnitud de la degradación a escala planetaria, sus implicaciones ecológicas, sociales y económicas, así como el potencial de beneficios de su restauración han llevado a la comunidad internacional a firmar, de forma voluntaria, compromisos puntuales de restauración. Un ejemplo es el Desafío de Bonn (2011) con una meta de 350 millones de hectáreas para el 2030, de las cuales 20 millones se proyectan para América Latina a través de la Iniciativa 20×20 (WRI, 2016), en la que Colombia asumió el compromiso de restaurar un millón de hectáreas.

¹ Investigador del Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI, Sede Florencia

² Co-Investigador del proyecto – Convenio 060-2013 – Gobernación Caquetá-Instituto SINCHI; Departamento de Ecología y Territorio de la Facultad de Estudios Ambientales y Rurales de la Pontificia Universidad Javeriana

* Autor para correspondencia: crodriguez@sinchi.org.co

Durante la última década, la tendencia de expansión de tierras para pastoreo ha disminuido a nivel mundial; sin embargo, Latinoamérica es la única región donde esta tendencia sigue creciendo y en donde la deforestación para el establecimiento de pasturas y cultivos es el fenómeno que direcciona la degradación de las tierras (FAO, 2010; IPBES, 2018). La magnitud y el desequilibrio existente entre la velocidad de deforestación y la regeneración del bosque, sus implicaciones sobre el ciclo global del carbono, el agua y los múltiples servicios ecosistémicos (Chazdon *et al.*, 2016), han llevado a los países de la cuenca amazónica a priorizar esfuerzos para disminuir las tasas de deforestación y restaurar la integridad ecológica o recuperar la capacidad productiva de áreas degradadas (Hobbs *et al.*, 2009).

En el escenario global y regional descrito, el presente capítulo refiere la dinámica del uso del suelo como principal factor de degradación en la Amazonia colombiana, y cómo ocurre la transfor-

mación del paisaje mediante la sucesión ecológica en su componente más dinámico, los bosques secundarios (Figuras 1.1 y 1.2).

En el presente documento se destaca el estudio de la sucesión ecológica como aspecto clave en el diseño de estrategias para la intervención del paisaje, puntualizando los alcances del método de la cronosecuencia utilizada para su estudio. Finalmente, se abordan tres aspectos esenciales en la coyuntura contemporánea: a) el papel de la restauración ecológica en la construcción de estrategias regionales para la adaptación y mitigación al cambio climático; b) el potencial de las prácticas de restauración para generar, más allá de los beneficios ecológicos, el mejoramiento de la calidad de vida y la generación de ingresos económicos en el marco de la actual pandemia del COVID-19; y c) la adopción de la restauración ecológica como una estrategia para la toma de decisiones en el manejo del territorio a escala regional.

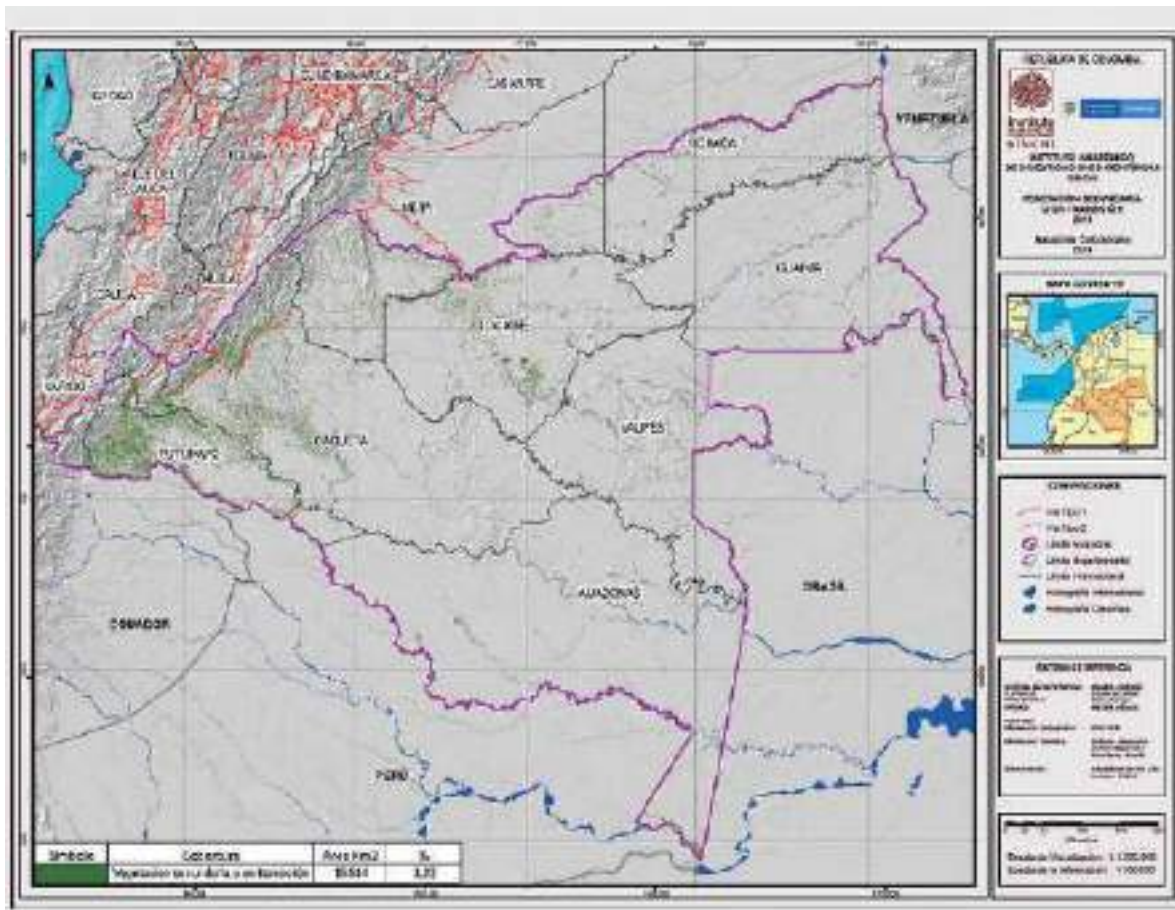


Figura 1.1. Distribución espacial de la vegetación secundaria en la Amazonia colombiana *Fuente:* SIAT-AC (2020).

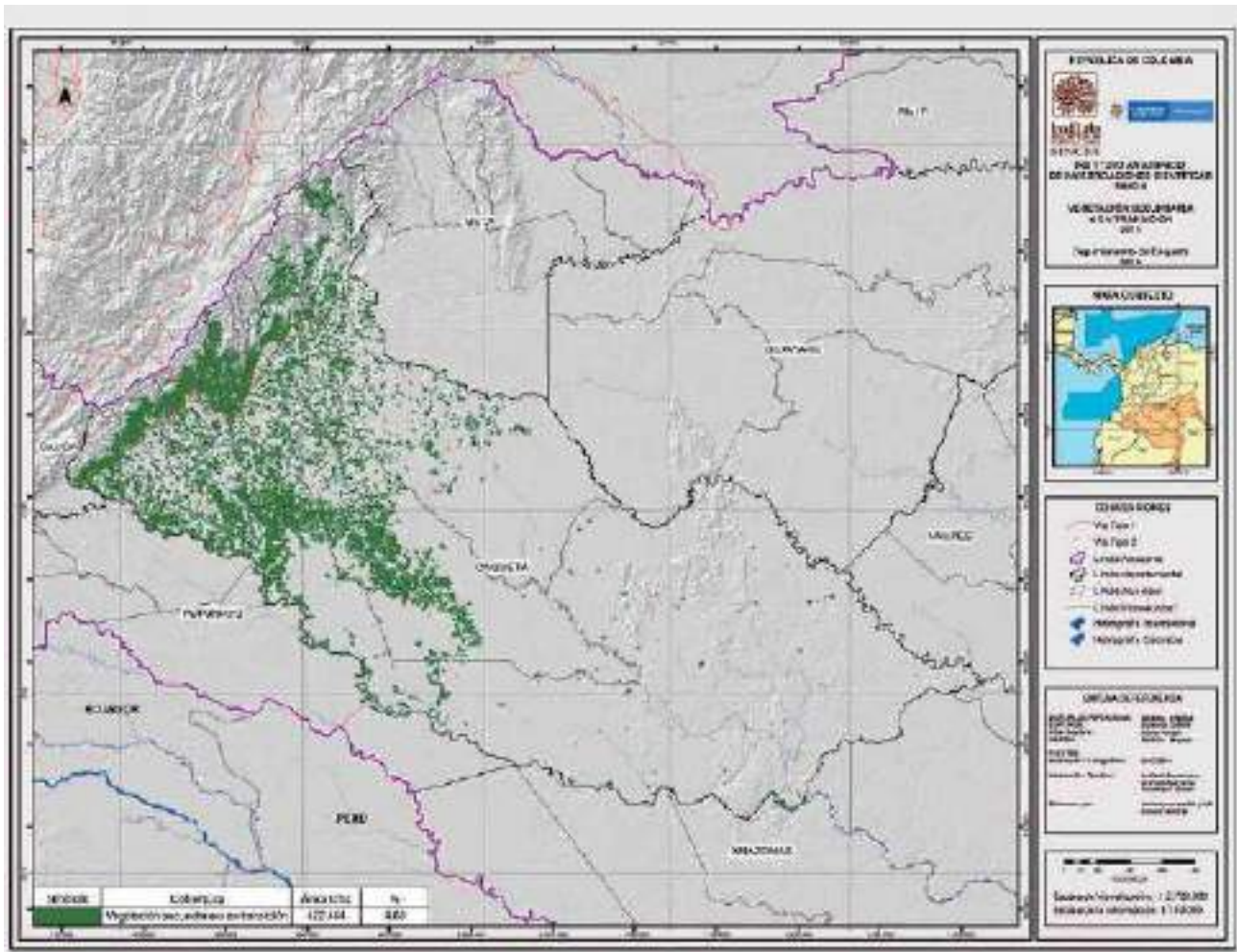


Figura 1.2. Distribución espacial de la vegetación secundaria en el departamento de Caquetá
Fuente: SIAT-AC (2020).

1.2.1. Modelo predominante de uso del suelo con fines agropecuarios en la Amazonia colombiana

En el periodo comprendido entre los años 2002 hasta 2018, 1.545.644 hectáreas con cobertura boscosa de elevada diversidad se deforestaron en la Amazonia colombiana (SIATAC, 2020). Estas coberturas fueron configuradas en paisajes con predominio de matrices de pasturas con diferentes estados de degradación y edades de abandono, parches de vegetación secundaria y algunos remanentes de bosque maduro (ibíd.).

Es posible describir la dinámica de uso del suelo como un modelo secuencial de acción y efecto: a)

la tala selectiva de especies maderables en bosque primario (degradación de bosque), b) la tumba y quema para establecimiento de pasturas (fragmentación), c) el manejo de pastoreo de ganado bovino (degradación del suelo y de la composición florística de la pastura), d) el abandono de tierras (inicio de la trayectoria sucesional hacia bosques secundarios), e) los ciclos de tumba de vegetación secundaria (deforestación de bosques secundarios), f) el restablecimiento de pasturas (re-praderización y degradación crítica del suelo), g) ciclos recurrentes de sucesión interrumpida (pérdida de resiliencia) e h) incremento de la vegetación secundaria madura (ganancia de bosque en la matriz) (Figura 1.3.).



Figura 1.3. Dinámica general de uso del suelo con fines agropecuarios en la Amazonia colombiana.
Fuente: Elaboración propia.

1.2. Pérdida y fragmentación del bosque

La pérdida y fragmentación de bosques es un proceso a escala del paisaje que resulta en parches remanentes de vegetación de distinto tamaño y forma, dispersos en una matriz de hábitat modificado (García, 2011; Andrén, 1994). En términos ecológicos, este proceso incide negativamente en la persistencia de las especies, en la diversidad de las comunidades y en el funcionamiento de los ecosistemas (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2016; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2015; van Breugel *et al.*, 2013; García, 2011; Arroyo-Rodríguez, 2007).

La fragmentación del bosque provoca incremento del riesgo de extinción local en especies animales y vegetales a través de tres mecanismos: a) la disminución directa en los tamaños de las poblaciones provocadas por la pérdida neta del hábitat (Farigh, 2003; Andrén, 1994); b) la disminución indirecta en los tamaños poblacionales debido a la dificultad de dispersión entre sub-poblaciones impuesta por el incremento del aislamiento entre fragmentos (Hanski, 1998; Farigh & Merriam, 1994); y c) la disminución en la eficacia biológica de las especies de los fragmentos, al verse cada vez más sometidas a condiciones ambientales nocivas que impone la matriz circundante (relación perímetro/superficie de los fragmentos) (Santos & Tellería, 2006; Murcia, 1995).

De acuerdo con lo anterior, la conservación de remanentes de bosque maduro lo suficientemente grandes y numerosos para albergar la diversidad local de fuentes de propágulos, es imprescindible para los procesos de sucesión y regeneración de áreas agropecuarias abandonadas adyacentes (Chazdon & Uriarte 2016; Chazdon & Guariguata, 2016; Strassburg *et al.*, 2016; Bongers *et al.*, 2015; Dent & Wright, 2009; Muñoz-Castro, 2008).

En la Amazonia colombiana la fragmentación del bosque a escala de paisaje genera pequeños parches remanentes de vegetación secundaria y primaria, dispersos en una matriz dominante de pasturas para ganadería (Murcia *et al.*, 2016). Estos parches, de alta importancia ecológica, han sido objeto de una histórica intervención, especialmente de tala selectiva, con alta incidencia en la diversidad florística y funcional afectando la provisión de servicios socioambientales (SINCHI, 2019). Producto de este proceso, un elevado número de poblaciones de especies maderables grandes como *Cedrela odorata* (cedro), *Erisma uncinatum* (milpo), *Dialium guianense* (tres tablas), *Cedrelinga cateniformis* (achapo), *Ocotea sp* (comino), *Couma macrocarpa* (perillo), *Minuartia guianensis* (ahumado), *Lecythis pisonis* (carguero), *Brosimum rubescens* (granadillo), entre otras, se encuentran diezmadadas y presentan estructuras poblacionales con alto riesgo de ser inviables biológica y ecológicamente (ibíd).

Especies emblemáticas como canelo de los Andaquies (*Ocotea quixos*) y Palorosa (*Aniba roseadora*) están catalogadas como En Peligro Crítico (CR) y cedro (*Cedrela odorata*) como En Peligro (EN) (Cárdenas *et al.*, 2015; Cárdenas & Salinas, 2007). Tomando como referencia la composición florística de los bosques amazónicos bien conservados, los remanentes de bosque primario ubicados en la zona de alta intervención del Caquetá, presentan un número bajo de especies pertenecientes a las familias Sapotaceae, Fabaceae, Lecythidaceae, Humiriaceae, Caryocaraceae y Chrysobalanaceae; familias conformadas por especies que, como se argumentará en los capítulos de sucesión y regeneración natural (capítulo 2 y 3), son claves en la estructuración de los ensamblajes de las comunidades vegetales durante la sucesión y en la estructuración de estrategias para la restauración de los bosques primarios degradados y secundarios intermedios y maduros (SINCHI, 2019).

Los bosques secundarios maduros, formados a partir del abandono de pasturas en zonas de alta intervención, logran recuperar cerca del 50% de la riqueza del bosque primario después de 22 a 30 años de abandono. Luego de ese periodo, la recuperación se torna más lenta y los atributos del bosque secundario en las etapas sucesionales avanzadas resultan distantes de los atributos estructurales y florísticos de los relictos de bosques primarios presentes en los bosques fragmentados y sometidos a presión selectiva.

De acuerdo con lo anterior, es utópico pensar que sin la intervención de prácticas de enriquecimiento activa se pueda llegar a valores de riqueza similares al bosque primario. La situación descrita es menos caótica en la unidad geomorfológica de montaña en donde los parches de bosque son más grandes y cercanos. En estos parches existe una menor presión selectiva de especies por parte de los propietarios de las fincas, por lo que los modelos evaluados permiten proyectar una recuperación del 90% de la riqueza de especies en un tiempo cercano a los 80 años.

A pesar de los impactos de la deforestación y la fragmentación del bosque primario y la sucesión en los bosques secundarios, en el presente capítulo, y en los capítulos 2 y 3, se expondrán los principales argumentos que soportan la importancia de los

bosques secundarios en unidades geomorfológicas con alta intervención antrópica (áreas con bosque primario que no supera el 30% de la superficie del paisaje). Asimismo, se discutirá la relevancia de los bosques secundarios en los procesos ecológicos, en el reordenamiento productivo (alternativas productivas distintas a la ganadería) y en los servicios ecosistémicos suministrados por estos.

1.3. Degradación de pasturas y vegetación secundaria

La conversión del bosque a pasturas cambia drásticamente las características del suelo (Grimaldi *et al.*, 2010; De Souza-Braz *et al.*, 2013). Bajo condiciones naturales, tanto la vegetación como las características del suelo se mantienen en equilibrio dinámico con las condiciones climáticas; una vez el bosque es intervenido, se pierde ese equilibrio y los suelos quedan sujetos a la degradación (Amézquita & Escobar 1996).

El proceso de degradación consiste en la reducción o pérdida de una o más características productivas del suelo causadas por la intervención humana (Amézquita, 1994). Dado que la fertilidad de los suelos amazónicos depende directamente de la materia orgánica que se deposita en el horizonte superficial y de su transformación por los diversos organismos del suelo, la remoción de la materia orgánica por la erosión y la compactación debida al pisoteo del ganado, conllevan a la degradación de las áreas en pasturas al cabo de pocos años de uso (Martínez & Zinck, 2004).

Para 1993 se estimó que un millón de hectáreas de pasturas presentaban degradación ligera, 400 mil hectáreas un grado moderado y 1,1 millones presentaban un grado severo de degradación (IGAC 1993). En el año 2016 se realizó la evaluación de la degradación de los suelos en Caquetá y se estableció que cerca del 82% de los suelos bajo cobertura de pastura, correspondientes a 1.857.000 hectáreas presentarían valores de cambio de la densidad aparente, lo que permitió clasificarlos como suelos en alto estado de degradación por compactación (SINCHI, 2016) (Figura 1.4)

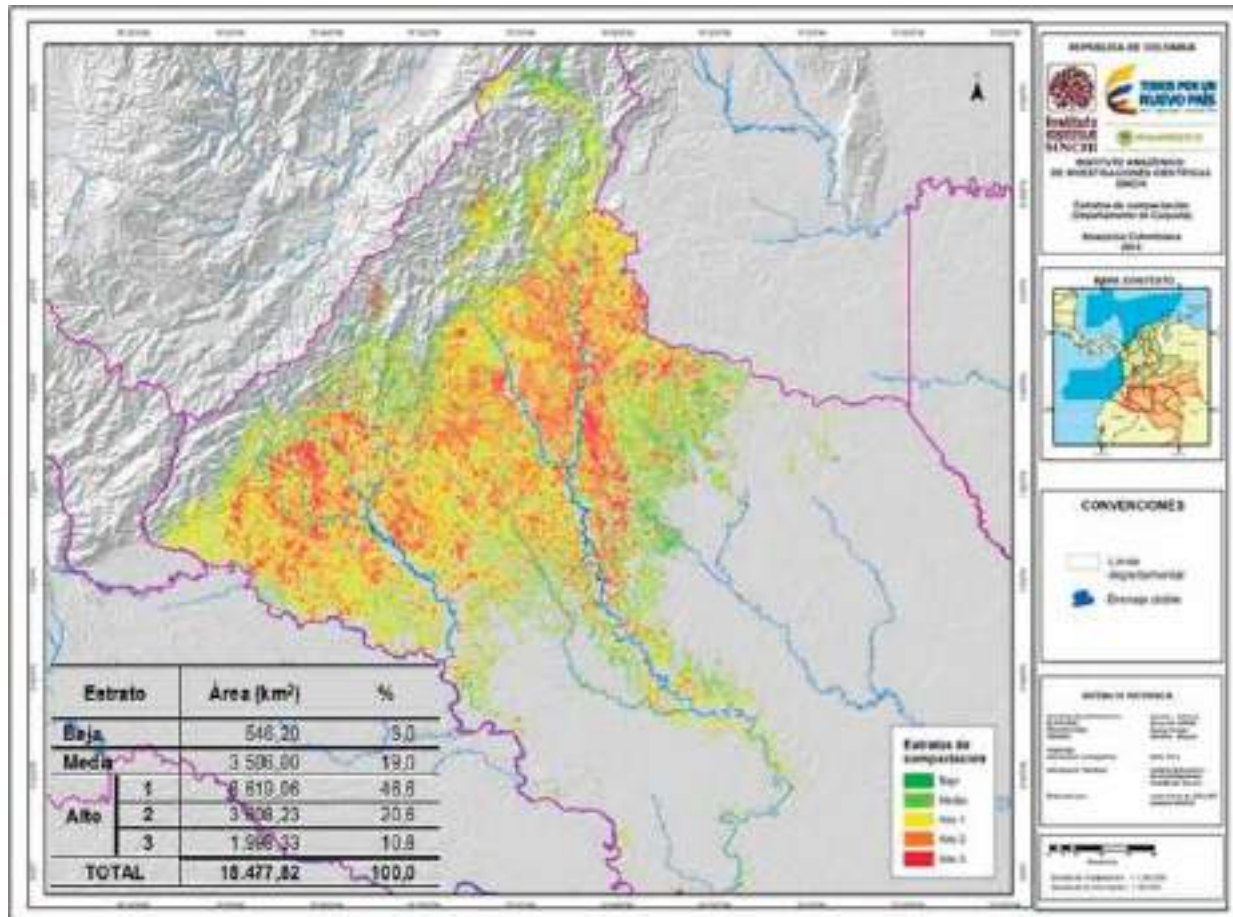


Figura 1.4. Mapa de estratos de degradación de suelos por compactación en el área intervenida del departamento del Caquetá. Fuente: Elaboración propia. (SINCHI, 2016)

A medida que las condiciones bióticas y abióticas del suelo cambian de manera severa, las pasturas pierden capacidad competitiva frente a otras especies mejor adaptadas a los suelos degradados, lo que implica una menor producción de biomasa forrajera y una mayor inversión para su control.

Luego de un lapso que puede oscilar entre 15 y 30 años dependiendo de la carga animal y del sistema de manejo, los potreros son abandonados, permitiendo el inicio de un proceso de sucesión ecológica (Betancurt, 2012; Etter *et al.*, 2008, Martínez & Zinck, 2004). El monitoreo de cambio de coberturas de uso del suelo en la Amazonia colombiana permitió establecer entre los años 2002 y 2018, que 1.188.722 hectáreas de pasturas fueron transformadas a vegetación secundaria. De éstas, cerca de 716.786 hectáreas (60%) estuvieron asociadas a bosque con menos del 30% de cobertura del paisaje, en áreas

donde la actividad agropecuaria está fuertemente consolidada (SINCHI, 2020) (Tabla 1.1.).

De forma tradicional, ante la ausencia de otras alternativas de manejo de los bosques secundarios y como una práctica usual de los ganaderos, las áreas de vegetación secundaria son reincorporadas a la producción ganadera a partir de un nuevo ciclo de tumba y quema, generalmente, antes que el rastrojo alcance el estado de bosque secundario maduro (Betancurt, 2012; Etter *et al.*, 2006).

En los años 2002 y 2018, cerca de 1.037.987 hectáreas de vegetación secundaria migraron a la cobertura de pasturas, de las cuales 710.437 hectáreas (68%) estaban ubicadas en zona de alta intervención agropecuaria, incrementando en un 42.5% las cifras de praderización en la región (SIAT-AC, 2020) (Tabla 1.1).

Tabla 1.1. Cobertura de origen de áreas transformadas en pastos, vegetación secundaria y bosques secundarios maduros, entre los años 2002 hasta 2018, por estrato de intervención agropecuaria, en la Amazonia colombiana

CAMBIO	AREA (ha) 2002 - 2007			AREA (ha) 2007 - 2012			AREA (ha) 2012 - 2014			AREA (ha) 2014 - 2016			AREA (ha) 2016 - 2018		
	Alta	Media	Baja	Alta	Media	Baja	Alta	Media	Baja	Alta	Media	Baja	Alta	Media	Baja
Bosques a pastizales	145.462	166.666	90.525	92.728	102.030	57.333	67.481	60.148	25.411	36.212	37.247	19.157	64.793	57.670	39.257
Bosques a vegetación secundaria	32.357	27.505	20.846	27.154	23.318	18.391	22.333	12.952	6.673	14.266	7.329	6.066	6.269	5.008	3.722
Pastizales a vegetación secundaria	58.990	25.669	7.391	129.273	53.214	24.032	158.798	88.193	42.227	122.225	69.040	32.161	247.500	98.325	31.684
Vegetación secundaria a bosques	3.811	3.631	3.098	3.426	3.096	1.856	1.435	1.965	754	962	3.623	5.203	2.040	3.487	3.459
Vegetación secundaria a pastizales	266.237	96.193	25.820	101.218	40.293	11.388	139.638	46.192	12.377	109.711	38.682	13.084	93.633	30.559	12.964

Tabla 1.2. Pérdida de bosque primario y vegetación secundaria, entre los años 2002 hasta 2018, por estrato de intervención agropecuaria, en la Amazonia colombiana.

Estrato de intervención antrópica	Perdida de bosque (ha) 2002 - 2007	Perdida vegetación secundaria (ha) 2002 - 2007	Perdida de bosque (ha) 2007 - 2012	Perdida vegetación secundaria (ha) 2007 - 2012	Perdida de bosque (ha) 2012 - 2014	Perdida vegetación secundaria (ha) 2012 - 2014	Perdida de bosque (ha) 2014 - 2016	Perdida vegetación secundaria (ha) 2014 - 2016	Perdida de bosque (ha) 2016 - 2018	Perdida vegetación secundaria (ha) 2016 - 2018
Alta	209.434	270.339	146.818	102.985	133.311	140.492	56.692	111.923	83.703	97.027
Media	250.467	98.151	161.681	41.561	111.693	46.811	50.671	40.108	71.582	31.720
Baja	143.568	26.784	104.155	12.038	48.662	12.668	30.605	13.893	49.049	14.070
Bosque continuo	150.662	12.569	128.725	10.221	59.861	10.315	40.624	10.343	34.588	8.774
Total	754.130	407.843	541.379	166.805	353.526	210.285	178.592	176.268	238.923	151.591

El patrón “degradación - vegetación secundaria”, se constituye en el componente más dinámico del paisaje en la región (Figuras 1.3 y 1.4). De acuerdo con esto, el núcleo más activo de pérdida de vegetación secundaria es el área de alta intervención con un aporte del 34% en la deforestación del bosque primario (Tabla 1.2), una situación que genera una necesidad urgente de diseñar e implementar acciones enfocadas a revertir la dinámica de cambio de las coberturas de los bosques primarios y secundarios de manera complementaria a las desarrolladas en las zonas de media y baja intervención, enfocadas principalmente en los bosques primarios.

1.4. Patrón de la sucesión en la cronosecuencia de pasturas abandonadas a bosque secundario maduro

Con el abandono de tierras agrícolas y pecuarias se ha incrementado la aparición de coberturas vegetales en diferentes estadios de sucesión ecológica (Chazdon 2003). En las últimas dos décadas la vegetación secundaria ha sido objeto de atención de numerosos ecólogos e investigadores a nivel mundial (Chazdon, 2014), en busca de entender los fenómenos relacionados con la sucesión vegetal en el contexto de paisajes dinámicos y con diversos grados de fragmentación, condiciones sociales, económicas y políticas.

La gran heterogeneidad de factores que rodean la sucesión ecológica conlleva a una gran variación de posibles trayectorias sucesionales, las cuáles es necesario conocer para diseñar estrategias efectivas para su conservación y restauración ecológica (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017). Adicionalmente, el estudio de la sucesión como un insumo para la planeación y el diseño de la restauración ecológica es promovido como un estándar para las buenas prácticas en restauración (Gann *et al.*, 2019)

La sucesión ecológica entendida como los cambios de la vegetación que se presentan después de un disturbio (Guariguata & Ostertag 2002), incluye el remplazo gradual de especies y poblaciones que se establecen en estados iniciales por otras que se establecen en estados tardíos configurando diversos ensamblajes de comunidades (Norden *et al.*, 2011). Dependiendo del contexto ecológico o el nivel de disturbio en el que se desarrolle la vegetación, se genera un mayor o menor potencial para la regeneración y el ensamblaje de las comunidades que caracterizan la sucesión (Chazdon, 2014).

Sitios muy cercanos con historias de uso y condiciones ambientales similares pueden llevar a cabo diversos procesos de sucesión con altos niveles de incertidumbre acerca de las posibles trayectorias (Norden *et al.*, 2015). Variaciones en la topografía, la calidad del suelo y del drenaje, la distancia entre parches de vegetación, los cambios continuos en el paisaje circundante, en las especies y en la composición florística y funcional, entre otras, influyen también en las tasas de cambio de la vegetación durante la sucesión (Norden *et al.*, 2015; Mora *et al.*, 2015; Vandermeer *et al.*, 2004). Sin embargo, y a partir de los resultados obtenidos en Caquetá en bosques primarios con un alto grado de fragmentación, permiten intuir de manera casi predecible, que los bosques secundarios tienden a converger hacia una composición y estructura similares a las del bosque maduro intervenido.

Si bien puede existir esta tendencia en la trayectoria sucesional, las particularidades de cada sitio, la historia de uso del suelo y colonización de las especies son determinantes en el tiempo transcurrido, requerido para que un estadio sucesional temprano pueda alcanzar un estado sucesional tardío o de bosque maduro.

El establecimiento de las especies vegetales en un lugar determinado depende de diversos filtros ecológicos: por un lado, el uso de los recursos y la capacidad competitiva de las especies que deben adaptarse a las condiciones ambientales locales (*i.e.*, filtro abiótico) (Chesson 2000); por otro lado, las especies tienen restricciones interespecíficas para establecerse (*i.e.*, filtro biótico) (Cavender-Bares *et al.*, 2006).

Finalmente, siguiendo procesos estocásticos, se asume que todos los individuos tienen la misma capacidad para utilizar recursos y colonizar, y el establecimiento en un área determinada dependerá de eventos aleatorios (Hubbell 2001). Tanto los procesos deterministas como los estocásticos pueden actuar de forma individual o sinérgica para estructurar comunidades (Kraft *et al.*, 2008; Swenson y Enquist, 2009). Determinar cómo estos procesos afectan el ensamblaje de la comunidad y cuantificar su importancia, es muy importante para comprender los patrones de distribución de la biodiversidad en ambientes naturales y alterados (Cavender-Bares *et al.*, 2004; Norden *et al.*, 2017), como los descritos para la zona de alta intervención agropecuaria en la Amazonia colombiana.

1.5. La cronosecuencia como promotora de la restauración ecológica

La información generada sobre los aspectos más relevantes de la sucesión ecológica hacia bosques secundario, citada en los capítulos 2, 3, 4 y 5 del presente documento, fueron obtenidos a partir del estudio de parcelas de monitoreo de 2.500 m² (0.25 h).

Los sitios de ubicación de las parcelas se seleccionaron según la edad de abandono (cronosecuencia). Estas parcelas se delimitaron en una ventana de 3000 km², en áreas representativas de las unidades geomorfológicas de lomerío y montaña en el departamento de Caquetá (Figura 1.5). Esta zona de estudio forma parte de la ecorregión denominada bosque húmedo de Caquetá - NT0107, zona de confluencia de los biomas Andes-Amazonia, y corresponde al enclave de colonización más grande y antiguo de toda la Amazonia noroccidental (Finer & Mamani, 2020).

La unidad geomorfológica de lomerío presenta un relieve plano a ondulado, mientras que la unidad de montaña está caracterizado por relieves ondulados y moderadamente abruptos (IGAC, 2014). Ambas unidades corresponden a la zona de vida Bosque Húmedo Tropical (BhT), con régimen unimodal y precipitación de 3500 mm año⁻¹ (Rodell *et al.*, 2004).

De acuerdo con los índices de similaridad florísticos, las unidades de lomerío y montaña, presentan alta similitud en la composición de la vegetación hasta la cota de 800 m.s.m.m, límite altitudinal definido para el estudio. En lomerío, se manifiesta la mayor fragmentación del paisaje con un remanente de 10-20% de la cobertura forestal, mientras que en montaña se alcanza un remanente de 40- 50%

de cobertura forestal (SINCHI, 2019). En común, ambas unidades geomorfológicas presentan una matriz dominada por pasturas dedicadas a la ganadería extensiva, con una mayor intensidad de uso y degradación del suelo en lomerío.

En la cronosecuencia, el panorama general de la comunidad vegetal permite reconocer diferentes atributos de composición y estructura, y la dinámica de cambio a través del tiempo, como una aproximación a la sucesión. Dicho conocimiento ofrece los insumos necesarios para el diseño y ejecución de actividades de restauración ecológica, favoreciendo acciones de enriquecimiento de parches de bosques jóvenes, hasta acciones encaminadas al rastreo de especies raras y de gran porte en bosques con mayor edad de abandono (Chazdon, 2014).

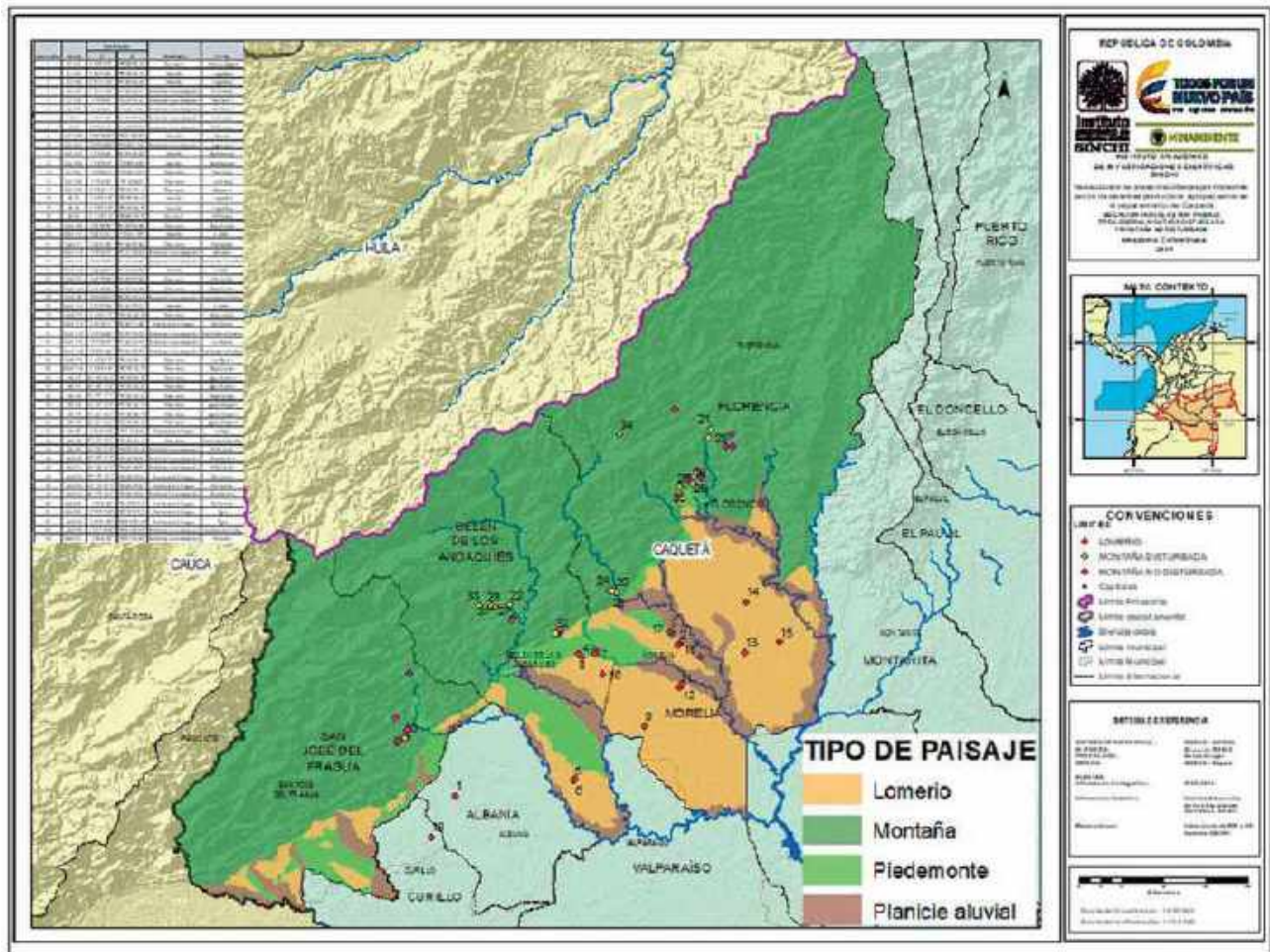


Figura 1.5. Localización de las parcelas empleadas para los estudios de sucesión en bosques secundarios en los municipios de Florencia, Morelia, Belén de los Andaquíes y San José del Fragua en el departamento de Caquetá. Fuente: SINCHI (2019).

El escenario de la cronosecuencia ofrece un rango de condiciones de referencia que es muy útil como modelo para la planeación de la restauración ecológica; tanto a escala de sitio, en cuanto a la composición de especies; como a escala del paisaje, por la distribución geográfica de los atributos de composición y estructura encontrados. Aunque estos enfoques permiten estudiar múltiples trayectorias sucesionales, la aproximación hacia una única trayectoria sucesional podría simplificar e integrar la toma de decisiones en términos de implementar diversas acciones de restauración. Cada edad de la cronosecuencia se configura, entonces, como un posible resultado esperado cuando se emprenden acciones de restauración en pastura abandonadas.

El cambio de un ecosistema es impulsado por factores externos como el clima, pero también por procesos de sucesión y muchos tipos de ecosistemas muestran etapas sucesionales múltiples. Por esta razón, se debe considerar la etapa sucesional del sitio de restauración al seleccionar los sitios de referencia. Por ejemplo, es probable que los ecosistemas de sucesión tardía (bosques de 1000 años) sean sitios de referencia inadecuados para las fases iniciales de la restauración de bosques de sucesión temprana, aunque pueden ser útiles para sustentar un modelo de referencia multifase a largo plazo, y establecer un rango amplio de metas del proyecto.

Así mismo, en algunos sitios es posible esperar resultados potenciales de sucesión, basados en eventos aleatorios como disturbios naturales, o en los

tiempos de establecimiento de las especies (Chase, 2003). En lugar de asumir que el sistema siempre seguirá una única trayectoria sucesional, puede ser útil desarrollar un conjunto de modelos de referencia para múltiples trayectorias potenciales.

En algunos casos en los que la recuperación secuencial es una característica del ecosistema, es posible que las especies de sucesión más tempranas deban reintroducirse antes que las especies de sucesión tardía (Temperton *et al.*, 2004). Sin embargo, en ecosistemas que no exhiben estos patrones de sucesión, es posible que sea necesario introducir todas las especies desde el principio (Rokich, 2016).

Las unidades geomorfológicas de montaña y lomerío en el departamento de Caquetá muestran un mosaico de parches con diferentes edades después del abandono de la actividad ganadera. El análisis de la composición y la estructura de los bosques secundarios muestra la importancia de este mosaico como albergue de una gran diversidad de especies vegetales (montaña: 1444; lomerío: 463) (Figuras 1.6 y 1.7), que se recambian a lo largo de la cronosecuencia.

De igual forma, en las unidades de montaña y lomerío la comunidad vegetal ha mostrado un incremento en el número de especies por hectárea al aumentar la edad del sitio (montaña: $r = 0.51$, $p = 0.1342$; lomerío: $r = 0.73$, $p = 0.01$) (Figura 1.8), y alcanzan un mayor DAP y Altura Máxima (montaña: $r = 0.88$, $p = 0.0006$; $r = 0.76$, $p = 0.009$; lomerío: $r = 0.86$, $p = 0.001$, $r = 0.51$, $p = 0.12$, DAP Max y Altura Max, respectivamente) (Figura 1.9).

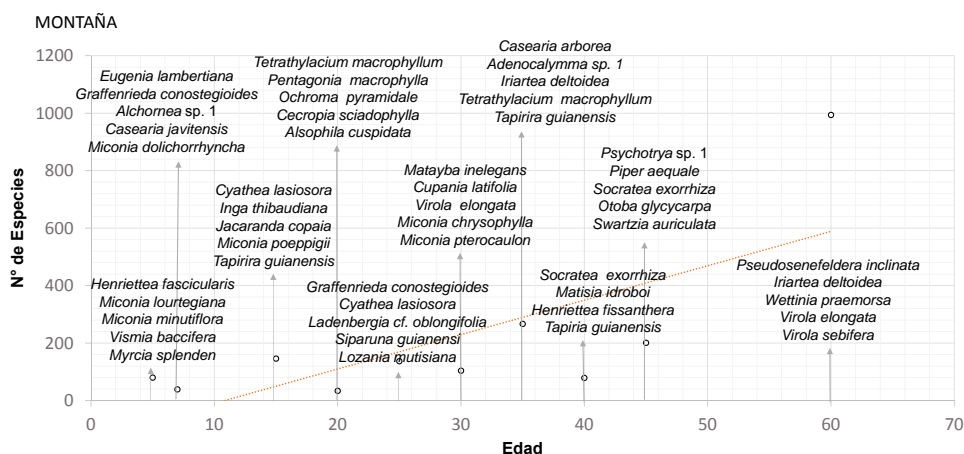


Figura 1.6. Recambio de especies en la comunidad vegetal a lo largo de la cronosecuencia de pasturas abandonadas a bosque húmedo tropical en el paisaje de montaña, Caquetá. Fuente: Elaboración propia.

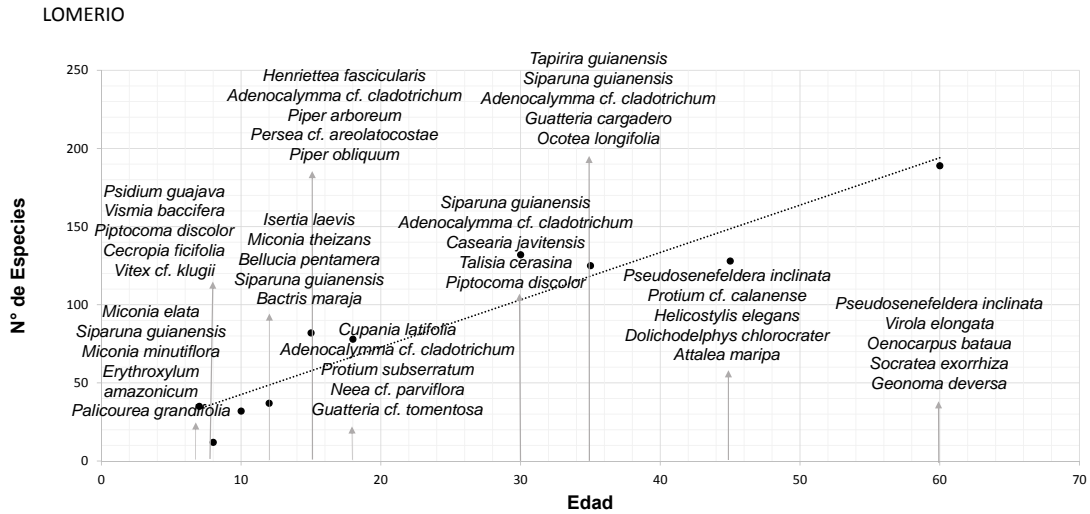


Figura 1.7. Recambio de especies en la comunidad vegetal a lo largo de la cronosecuencia de pasturas abandonadas a bosque húmedo tropical en el paisaje de lomerío, Caquetá. *Fuente:* Elaboración propia.

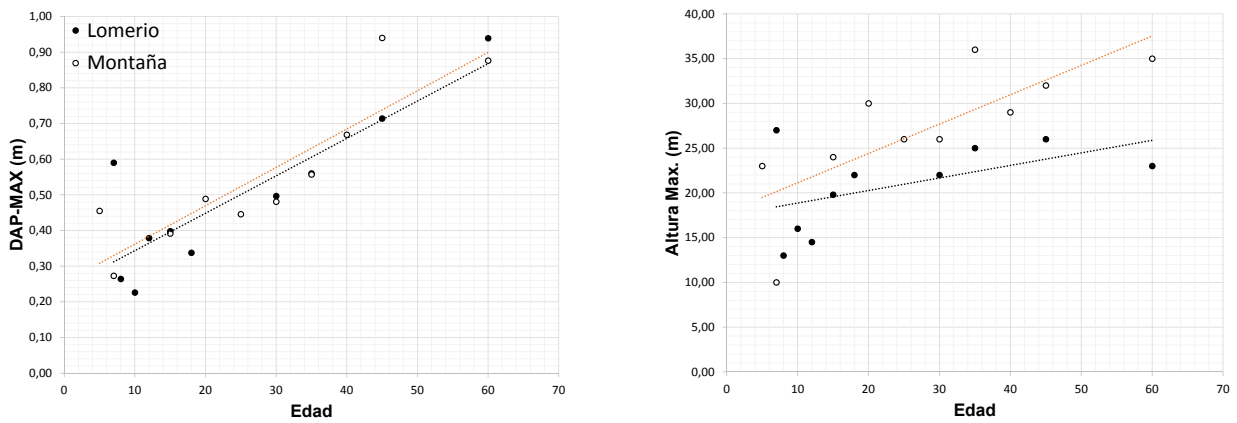


Figura 1.8. Variación densidad de especies y densidad de individuos en la comunidad vegetal a lo largo de la cronosecuencia de pasturas abandonadas a bosque húmedo tropical. *Fuente:* Elaboración propia.

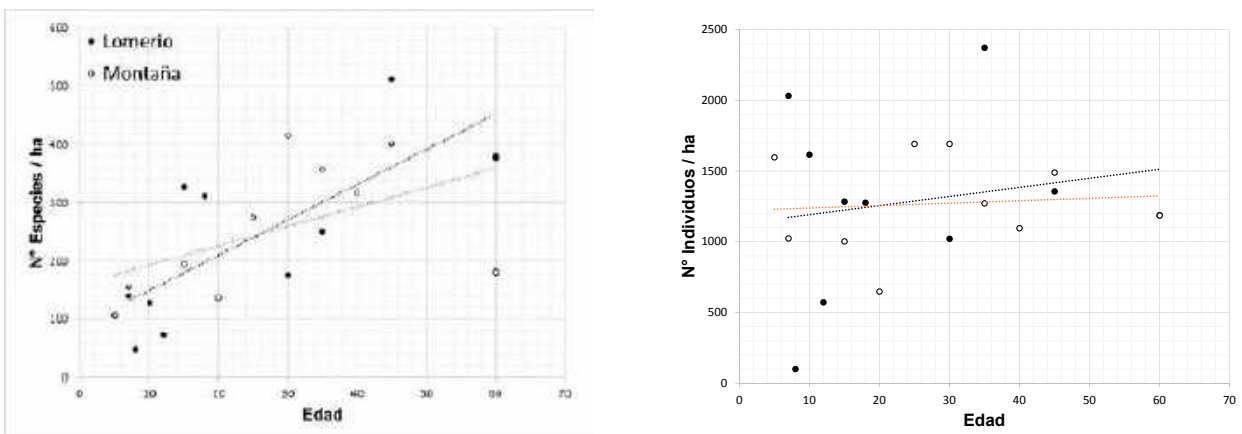


Figura 1.9. Variación en la estructura de la comunidad vegetal a lo largo de la cronosecuencia de pasturas abandonadas a bosque húmedo tropical. *Fuente:* Elaboración propia.

Los patrones encontrados sugieren una tendencia determinista en el ensamble de las comunidades; es decir, se observa un patrón en el cambio de atributos de la comunidad que tienen a la mayor diversidad y estructuración del bosque con el aumento en la edad de abandono. Dicho patrón genera un panorama claro para el diseño y planeación del manejo del bosque secundario en términos de conservación y restauración ecológica.

1.6. La restauración ecológica en el escenario de cambio climático

El cambio climático incorpora incrementos en las concentraciones de dióxido de carbono atmosférico con consecuencias en la precipitación la temperatura, que influyen directa e indirectamente en los ecosistemas terrestres. Estos cambios han generado gran interés en la comunidad científica que intenta evaluar los efectos actuales y futuros del cambio climático sobre la estructura el funcionamiento de los ecosistemas y la provisión de los servicios ecosistémicos (Root *et al.*, 2003; Peñuelas *et al.*, 2013).

A nivel global, se espera que el cambio climático influya significativamente en la distribución global de las especies en las próximas décadas (Dawson *et al.*, 2011; Pereira *et al.*, 2010). Además de la composición de las especies surge la pregunta: ¿Cómo este cambio climático puede afectar los rasgos de la comunidad vegetal dominante y la productividad en los biomas?

La respuesta ambiental de las especies en función del valor de sus características ecológicas a escala de bioma, puede variar desde la extinción hasta la adaptación a las nuevas condiciones (Moritz & Agudo, 2013). Las plantas pueden adaptarse al cambio climático alterando el valor de sus rasgos físicos (Moritz & Agudo, 2013) o reubicándose en regiones con condiciones ambientales más adecuadas (Crimmins *et al.*, 2011; Kelly & Goulden, 2008).

En este sentido, la restauración ecológica puede ser utilizada como una herramienta para la reconstrucción de ecosistemas adaptados a las condiciones cambiantes, actuales y futuras, a partir del diseño de estrategias de restauración que identifiquen la

tolerancia climática de las especies y su capacidad de dispersión, entre otros atributos. Favorecer la capacidad de absorbanza de perturbaciones (resistencia) o la capacidad de recuperar funciones (resiliencia) (Balvanera & Cotler *et al.*, 2009; Casanoves *et al.*, 2011) de los ecosistemas es una meta de la restauración ecológica y puede aportar a la adaptación al cambio climático.

El estudio de la cronosecuencia con enfoque funcional incluye la medición de rasgos asociados a funciones de soporte y regulación del ecosistema, las cuales garantizan procesos ecológicos esenciales que pueden favorecer la regeneración natural determinante de su resiliencia (Camacho & Ruiz, 2012).

De acuerdo con los resultados presentados en los capítulos 2 y 3 de la presente publicación, los bosques secundarios ubicados en la zona de alta intervención poseen un nivel de resiliencia plausible que puede ser potenciada mediante el uso de prácticas de restauración activa, con un efecto importante en la capacidad regional de adaptación al cambio climático y su mitigación.

Los bosques secundarios, por ejemplo, tienen una fijación neta de carbono anual de 2.81 Mg C ha⁻¹ año⁻¹ en bosque secundario joven, 2.25 Mg C ha⁻¹ año⁻¹ en los secundarios intermedios y 1.8 Mg C ha⁻¹ año⁻¹ en los secundarios maduros. La tasa de fijación de carbono muestra un potencial 11.7 veces superior a la estimada para los bosques primarios de la región; requiriéndose al menos 27 años para alcanzar el 50% (141,5 Mg ha⁻¹) del valor medio de la biomasa que albergan los bosques primarios mejor conservados del área de estudio (degradados), y 86 años para alcanzar el 90% (254,7 Mg ha⁻¹) (SINCHI, 2019).

Esta capacidad de fijación toma mayor relevancia si se visualizan 1.188.722 hectáreas de vegetación secundaria formadas a partir de pasturas degradadas en la Amazonia colombiana entre los años 2002 hasta 2018, las que representan un enorme potencial de contribución a los esfuerzos enfocados en la mitigación al cambio climático, basados en la conservación y la restauración de los bosques secundarios para la toma de decisiones políticas en la planificación regional.

1.7. La restauración ecológica como estrategia de desarrollo local y regional

Los reportes nacionales e internacionales han evidenciado las consecuencias económicas de la degradación de los ecosistemas. Adicionalmente, bajo las circunstancias actuales de cambio climático, al igual que la vulnerabilidad de la población humana ante eventos de salud pública como el presentado en 2020 con el COVID-19, surge la necesidad urgente de generar estrategias innovadoras de manejo ambiental que se constituyan, a su vez, en oportunidades de ocupación de mano de obra e ingreso para los habitantes de la región, como el pago por servicios ambientales.

La restauración ecológica ofrece una estrategia de manejo del territorio donde las comunidades locales tienen la alternativa de ser sujetos activos para la planeación, diseño e implementación de acciones concretas para transformar el territorio. Adicionalmente, los gobiernos nacional y regional han manifestado el interés en la recuperación de los ecosistemas naturales, lo cual se hace evidente a través de las metas registradas en los planes de gobierno. De tal forma que cualquier acción, enmarcada en las buenas prácticas de restauración ecológica, debería ser una estrategia para activar la economía regional.

Es importante destacar que las comunidades locales están llamadas a participar activamente en el proceso de la restauración ecológica a través del intercambio de saberes para favorecer el proceso de educación ciudadana. Educación que puede promover el empoderamiento y la autogestión en busca de garantizar el bienestar humano en las localidades vulnerables. Pensar en la restauración ecológica como un proceso que surja desde las comunidades locales, encontrando el apoyo requerido

en los entes de gobierno, es la principal estrategia para garantizar la continuidad a través del tiempo y el establecimiento de bosques legítimos para los usuarios directos del territorio.

En general, existe poca información acerca de los beneficios de una economía basada en la restauración de los ecosistemas. En 2014, en países como Estado Unidos el sector de la restauración ecológica alcanzó inversiones de casi 11 billones de dólares (Forbes 2014³). Un dato interesante es que la restauración de ecosistemas generó entre 10.9 y 39.7 puestos de trabajo por millón de dólares invertido, frente a los 5.3 puestos de trabajo que genera el sector del petróleo y gas (Forbes 2014).

BenDor *et al.*, (2015) afirman que la restauración ecológica tiene una contribución evidente en la generación de empleo directo (~ 126.000 trabajadores al año) y en el crecimiento económico (~ \$ 9.500 millones en producción económica). Esta actividad llega a generar unos 95.000 puestos de trabajo adicionales y 15.000 millones de dólares en producción económica a través de vínculos indirectos (de empresa a empresa) y un mayor gasto familiar (BenDor *et al.*, 2015).

El análisis de relación costo: beneficio para los 14 modelos de restauración presentados en el capítulo 7 de esta publicación, muestran un balance muy positivo para el desarrollo económico local y regional. Es decir, cualquiera de las prácticas analizadas ofrecerá beneficios entre \$167.953.545 y \$248.831.754 como valor presente neto (VPN) a una razón costo: beneficio de 1:5 y 1:17. Lo anterior, más atractivo y superior a la actividad ganadera bajo las condiciones de manejo en la Amazonia (Tabla 1.3).

³ <https://www.forbes.com/sites/ashoka/2014/01/08/now-this-is-what-we-call-green-jobs-the-restoration-industry-restores-the-environment-and-the-economy/?sh=55d1591e63dc>

Tabla 1.3. Relación costo - beneficio para 14 modelos de restauración en el departamento de Caquetá

MODELO	VPN BENEFICIOS	VPN COSTOS	VPN TOTAL	RELACIÓN COSTO/BENEFICIO
Modelo No 1	\$ 139.830.176	\$ 9.026.320	\$ 170.019.471	1:15
Modelo No 2	\$ 137.913.970	\$ 8.457.489	\$ 167.953.545	1:16
Modelo No 3	\$ 273.868.937	\$ 54.490.074	\$ 219.378.863	1:5
Modelo No 4	\$ 111.123.206	\$ 2.198.076	\$ 159.288.999	1:52
Modelo No 5	\$ 199.811.355	\$ 11.803.505	\$ 188.007.851	1:17
Modelo No 6	\$ 206.015.995	\$ 19.524.377	\$ 186.491.618	1: 11
Modelo No 7	\$ 231.162.577	\$ 14.841.427	\$ 216.321.150	1:16
Modelo No 8	\$300.922.537	\$52.090.783	\$248.831.754	1:6
Modelo No 9	\$233.385.744	\$7.748.969	\$225.636.775	1:30
Modelo No 10	\$233.707.766	\$28.609.072	\$205.098.694	1:8
Modelo No 11	\$231.850.821	\$25.058.498	\$206.792.322	1:9
Modelo No 12	\$240.878.277	\$29.978.322	\$210.899.955	1:8
Modelo No 13	\$236.333.966	\$26.758.816	\$209.575.151	1:9
Modelo No 14	\$253.377.415	\$36.327.962	\$217.049.453	1:7

1. Revegetación de áreas forestales protectoras de cauces hídricos con cobertura predominante de *U. decumbens* sin franja remanente de bosque, 2. Revegetación de áreas forestales protectoras de cauces hídricos con cobertura de pastura degradada sin franja de remanente de bosque 3. Ampliación activa de bordes de bosque no inundables en áreas forestales protectoras de cauces hídricos, 4. Ampliación pasiva de bordes de bosque no inundables en áreas forestales protectoras de cauces hídricos pasiva bordes de bosque 5. Revegetación de áreas forestales protectoras de humedales contiguos a sistema lotico con inundación frecuente, 6. Revegetación de áreas forestales protectoras de humedales permanentes, 7. Enriquecimiento florístico de bosques maduros degradados, 8. Ampliación de bordes de bosque maduro primario degradado, 9. Enriquecimiento florístico de bosques maduros degradados, 10. Enriquecimiento florístico de vegetación secundaria intermedia con fines de conservación, 11. Enriquecimiento florístico de vegetación secundaria intermedia con fines de conservación y producción, 12. Enriquecimiento de áreas de vegetación secundaria joven intermedio (11 a 19 años de edad) con fines de conservación, 13. Enriquecimiento de áreas de vegetación secundaria joven intermedio (11 a 19 años de edad) para fines de conservación y producción y 14. Enriquecimiento de áreas de vegetación secundaria joven intermedio (0a 10 años de edad) para fines de conservación y producción

1.8. Conclusiones

La historia de pérdida de bosques en la región Amazónica ha sido ampliamente documentada, con un patrón de tendencia a la pérdida de cobertura vegetal. El panorama no es diferente en Caquetá. Sin embargo, ahora es necesario diseñar acciones concretas que cambien las tendencias historias de degradación en los ecosistemas amazónicos.

En este sentido, el manejo para la conservación y la restauración ecológica de los bosques secundarios, en las unidades geomorfológicas de lomerío y montaña de Caquetá, ofrece una enorme oportunidad para la consolidación de acciones orientadas a reducir la vulnerabilidad actual y futura a escenarios de cambio global, e incrementarla mitigación y la adaptación al cambio climático. De igual forma, se configuran como una posibilidad para el diseño de

una nueva economía, basada en el manejo de los bosques que brinde un mayor bienestar y fortalecimiento económico de las comunidades asentadas en el territorio.

El bosque secundario en Caquetá muestra una trayectoria sucesional de cambio determinista, con una tendencia a converger en sistemas ecológicos de mayor diversidad y heterogeneidad conforme se incrementa la edad de abandono de las áreas disturbadas por las prácticas pecuarias extensivas. Asimismo, el aumento en la complejidad del bosque secundario se traduce en un alto potencial para la acumulación de biomasa e incremento en los reservorios de carbono capturado, como soporte a los esfuerzos enfocados en la mitigación de los gases de efecto invernadero (GEI).

Finalmente, es importante resaltar que la restauración ecológica ha sido entendida y aceptada hoy, como una estrategia fundamental para contener los efectos del cambio climático. Lo anterior se evidencia cada vez en un mayor nivel de apropiación en los planes de gobierno nacional y regional, y en los instrumentos de planificación territorial, ambiental y sectorial, reconociéndose la mejor relación costo: beneficio que implica restaurar los ecosistemas disturbados.

Es el momento de actuar integrando las iniciativas de las comunidades locales y su conocimiento, como un insumo fundamental para construir una propuesta de restauración regional que, con el respaldo de las entidades gubernamentales y no gubernamentales, incorpore el conocimiento generado y proyecte la recuperación de los bosques resilientes de la Amazonia colombiana.

1.9. Literatura citada

- Amézquita Collazos, E., & Escobar, C. J. (1996). Degradación de tierras en regiones húmedas, [Soil degradation in humid regions]. Congreso Latinoamericano de Ciencia do Solo. Solo Suelo-96, SP, Brasil.
- Amézquita, E. (1994). Las propiedades físicas y el manejo productivo de los suelos. Fertilidad de suelos, diagnóstico y control. Sociedad Colombiana de Ciencias del Suelo. Santa Fé de Bogotá, Colombia, 137-154.
- Arroyo-Rodríguez, V., Andresen, E., Bravo, S., y Stevenson, P. (2015). Seed Dispersal by Howler Monkeys: Current Knowledge, Conservation Implications, and Future Directions. *Springer Science*, 111–139. <https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1960-4>
- Arroyo-Rodríguez, Víctor, Melo, F. P. L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J. A., ... Tabarelli, M. (2017). Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*, 92(1), 326–340. <https://doi.org/10.1111/brv.12231>
- Balvanera, P., y Cotler, H. (2009). Estado y tendencias de los servicios ecosistémicos, en Capital natural de México. In *Estado de conservación y tendencias de cambio* (Vol. II, pp. 185–24). <https://doi.org/10.1038/315283b0>
- BenDor T, Lester TW, Livengood A, Davis A, Yonavjak L (2015) Estimating the Size and Impact of the Ecological Restoration Economy. *PLoS ONE* 10(6): e0128339. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128339>
- Cárdenas López, Dairon; Castaño Arboleda, Nicolás; Sua Tunjano, Sonia; Quintero Barrera, Lorena [et. al.] Planes de Manejo para la Conservación de Abarco, Caoba, Cedro, Palorosa, y Canelo de los Andaquíes. Bogotá, Colombia: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas - SINCHI, 2015.
- Casanoves, F, Pla, L., y Di Rienzo, J. A. (2011). *Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos*. (C. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Ed.). Turrialba, Costa Rica
- Cavender-Bares, J., Keen, A., & Miles, B. (2006). Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, 87(sp7), S109-S122.
- Cavender-Bares, J., Kitajima, K., & Bazzaz, F. A. (2004). Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species. *Ecological Monographs*, 74(4), 635–662.
- Chazdon, R. L. (2003). Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, evolution and systematics*, 6(1-2), 51-71.

- Chazdon, R. L. (2014). *Second growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. University of Chicago Press.
- Chazdon, Robin, y Uriarte, M. (2016). The Role of Natural Regeneration in Large-scale Forest and Landscape Restoration: Challenge and Opportunity. *Biotropica*, 48(6), 709–715. <https://doi.org/10.1111/btp.12409>
- Chazdon, R. L., & Guariguata, M. R. (2016). Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: Prospects and challenges. *Biotropica*, 48, 716–730.
- Chazdon, R. L., Brancalion, P. H., Laestadius, L., Bennett-Curry, A., Buckingham, K., Kumar, C., Moll-Rocek, J., Guimarães V. I. C., Wilson, S. J., 2016. When is a forest? Forest concepts and definitions in the era of forest and landscape restoration. *Ambio*. 45: 538-550.
- Chesson, P. (2000) General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical Population Biology*, 58, 211-237
- Crimmins, T., Crimmins, M., Bertelsen, C.D. 2011. Onset of summer flowering in a 'Sky Island' is driven by monsoon moisture. *New Phytologist* 191: 468–479. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03705.x
- Dawson T.P., Jackson S.T., House J.I., Prentice I.C. y Mace G.M. 2011. Beyond predictions: biodiversity conservation in a changing climate. *Science* 332:53-58
- De Souza-Braz, A. M., Fernandes, A. R., & Alleoni, L. R. F. (2013). Soil attributes after the conversion from forest to pasture in Amazon. *Land Degradation & Development*, 24(1), 33-38.
- Etter, A., McAlpine, C., & Possingham, H. (2008). Historical patterns and drivers of landscape change in Colombia since 1500: a regionalized spatial approach. *Annals of the Association of American Geographers*, 98(1), 2-23.
- Etter, A., McAlpine, C., Wilson, K., Phinn, S., & Possingham, H. (2006). Regional patterns of agricultural land use and deforestation in Colombia. *Agriculture, ecosystems&environment*, 114(2-4), 369-386.
- FAO. 2011. El estado de los recursos de tierras y aguas del mundo para la alimentación y la agricultura. La gestión de los sistemas en situación de riesgo. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, Roma, y Mundi-Prensa, Madrid.
- FAHRIG, L. (2003): «Effects of habitat fragmentation on biodiversity». *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 487-515
- Forbes, 2014. <https://www.forbes.com/sites/ashoka/2014/01/08/now-this-is-what-we-call-green-jobs-the-restoration-industry-restores-the-environment-and-the-economy/?sh=55d1591e63dc>
- Gann, G. D., McDonald, T., Walder, B., Aronson, J., Nelson, C. R., Jonson, J., ...& Hua, F. (2019). International principles and standards for the practice of ecological restoration. *Restoration Ecology*, 27(S1), S1-S46.
- Grimaldi, M., del Pilar Hurtado, M., de Sartre, X. A., Assis, W., Decaëns, T., Delgado, M., Desjardins, T., Dolédec, S., Feijoo, A., Gond, V., Gonzaga, L. Lopes, M., Marichal, R., Martins, M., Michelotti, F., Miranda, I., Mitja, D., Noronha, N., Oszwald, J., Pava, B., Rodriguez, G., Lindoso de Souza, S., Lima, T., Veiga, I., Velasquez, E. & Lavelle, P. (2010). Soil ecosystem services in Amazonian pioneer fronts: Searching for socioeconomic, landscape and biodiversity determinants. In 19th World Congress of Soil Science. Brisbane, Australia 1-6 August 2010.
- Gann, G. D., McDonald, T., Walder, B., Aronson, J., Nelson, C. R., Jonson, J., ...& Hua, F. (2019). International principles and standards for the practice of ecological restoration. *Restoration Ecology*, 27(S1), S1-S46.
- Grimaldi, M., del Pilar Hurtado, M., de Sartre, X. A., Assis, W., Decaëns, T., Delgado, M., Desjardins, T., Dolédec, S., Feijoo, A., Gond, V., Gonzaga, L. Lopes, M., Marichal, R., Martins, M., Michelotti, F., Miranda, I., Mitja, D., Noronha, N., Oszwald, J., Pava, B., Rodriguez, G., Lindoso de Souza, S., Lima, T., Veiga, I., Velasquez, E. & Lavelle, P. (2010). Soil ecosystem services in Amazonian pioneer fronts: Searching for socioeconomic, landscape and biodiversity determinants. In 19th World Congress of Soil Science. Brisbane, Australia 1-6 August 2010
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41–49
- Hobbs, R., Higgs, E., & Harris, J. A. (2009). Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends in Ecology and Evolution*,

- 24(11), 599–605. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.05.012>
- Hubbell, S. P. (2001). The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32) (Vol. 32). Princeton University Press
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. (2005). Atlas climatológico de Colombia. <http://documentacion.ideam.gov.co/openbiblio/bvirtual/019711/preliminares>
- Instituto Geográfico Agustín Codazzi (1993) Aspectos ambientales para el ordenamiento territorial del occidente del departamento de Caquetá. Tomo I. Instituto Geográfico Agustín Codazzi.
- IGAC. (2014). *Estudio general de suelos y zonificación de tierras del Departamento de Caquetá, escala 1:100.000*. Bogotá D.C.: Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC) - Departamento Administrativo Nacional de Estadística (DANE).
- IPBES (2018): The IPBES assessment report on land degradation and restoration. Montanarella, L., Scholes, R., and Brainich, A. (eds.). Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Bonn, Germany. 744 pages. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3237392>
- Kraft, N. J., Valencia, R., & Ackerly, D. D. (2008). Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322(5901), 580-582.
- Laestadius, L., Reyntar, K., Maginnis, s. & Saint-Laurent, C. 2015. Demystifying the world's forest landscape restoration opportunities. World Resources Institute Blog (disponible en: <http://www.wri.org/blog/2015/03/demystifying-worlds-forest-landscape-restoration-opportunities>) (consultado el 03/08/2015).
- Martinez, L. J., & Zinck, J. A. (2004). Temporal variation of soil compaction and deterioration of soil quality in pasture areas of Colombian Amazonia. *Soil and Tillage Research*, 75(1), 3-18.
- Muñiz-Castro, M. (2008). *Sucesión secundaria y establecimiento de especies arbóreas nativas para restauración de bosque mesófilo de montaña en potreros abandonados del centro de Veracruz*. Instituto de Ecología A.C, Xalapa, Veracruz, México.
- Mora, F., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Pérez-Jiménez, A., Trilleras, J., y Balvanera, P. (2015). Testing Chronosequences through Dynamic Approaches: Time and Site Effects on Tropical Dry Forest Succession. *Biotropica*, 47(1), 38–48. <https://doi.org/10.1111/btp.12187>
- Moritz C, Agudo R. The Future of Species Under Climate Change: Resilience or Decline?. *Science*. 2013; 341:504- 508
- Murcia, C. (1995): «Edge effects in fragmented forests: implications for conservation». *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58–62.
- Murcia-García, U., Jaramillo, O., Cañón, F., y Latorre, J. P. (2016). Mapa de ecosistemas de la Amazonia colombiana del año 2012, segunda versión. Convenio Instituto SINCHI – Parques Nacionales Naturales. Bogotá, D. C. Incluye mapa impreso y síntesis de la memoria técnica. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. Bogotá D.C.
- Norden, Natalia, Angarita, H. A., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., Cerda, I. G. D. La, Van Breugel, M., ... Chazdon, R. L. (2015). Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(26), 8013–8018. <https://doi.org/10.1073/pnas.1500403112>
- Norden, Natalia, Mesquita, R. C. G., Bentos, T. V., Chazdon, R. L., & Williamson, G. B. (2011). Contrasting community compensatory trends in alternative successional pathways in central Amazonia. *Oikos*, 120(1), 143–151. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18335.x>
- Norden, N., Boukili, V., Chao, A., Ma, K. H., Letcher, S. G., & Chazdon, R. L. (2017). Opposing mechanisms affect taxonomic convergence between tree assemblages during tropical forest succession. *Ecology letters*, 20(11), 1448-1458.
- Root, T. L., Price, J. T., Hall, K. R., Schneider, S. H., Rosenzweig, C., & Pounds, J. A. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421: 57-60.
- Rokich, D. P. (2016). Melding of research and practice to improve restoration of Banksia woodlands after sand extraction, Perth, Western Australia. *Ecological Management & Restoration*, 17(2), 112-123.
- Santos, T. & Tellería, J.L. (2006): «Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies». *Ecosistemas* 2: 3-12.

- SINCHI. 2016. Evaluación de la compactación de suelos en el Departamento del Caquetá. Informe técnico. 38p
- SINCHI. 2018. Sistema de Información Ambiental de la Amazonia Colombiana.
- SINCHI, 2019. Proyecto Restauración de áreas disturbadas por uso agropecuario en áreas de lata intervención del departamento del Caquetá. Informe técnico anual. 285 p.
- SINCHI, 2020. Sistema de Información Ambiental de la Amazonia Colombiana.
- Swenson, N. G., & Enquist, B. J. (2009). Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, 90(8), 2161-2170.
- Temperton, V. M., R. J. Hobbs, T. Nuttle y S. Halle. 2004. *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice*. Island Press, Washington. 439 p
- Van Breugel, M. (2007). *Dynamics of secondary forests*. Retrieved from <http://edepot.wur.nl/121899>
- WRI. (2016). <https://www.wri.org/news/2014/12/release-pa%C3%ADses-de-latinoam%C3%A9rica-y-el-caribe-lanzan-la-iniciativa-20x20-para-restaurar>

2

Trayectorias sucesionales del bosque secundario en paisajes fragmentados

Luis Eduardo Rivera¹, Carlos Hernando Rodríguez-León²
Autor para correspondencia: crodriguez@sinchi.org.co

2.1. Introducción

La sucesión secundaria entendida como los cambios de la vegetación que se presentan después de una perturbación (Figura 2.1), suelen ser afectados por fuerzas que operan en múltiples escalas espacio-temporales (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017; Guariguata y Ostertag, 2001). Además de los efectos de la fragmentación, el tipo y grado de perturbación del bosque original tiene repercusiones en la capacidad de resiliencia de los ecosistemas, lo que define distintos ritmos y trayectorias sucesionales (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017; Chazdon, 2014; Norden, Mesquita, Bentos, Chazdon, & Williamson, 2011). Sitios muy cercanos, con historias de uso y condiciones ambientales similares pueden desencadenar en procesos de sucesión variables y con altos niveles de incertidumbre acerca de las posibles trayectorias (Mora *et al.*, 2015; Norden *et al.*, 2015; Vandermeer, Odling-Smee, Laland & Feldman, 2004).

El surgimiento de ecosistemas que difieren en composición o función con respecto a aquellos ecosistemas históricos es cada vez más reconocido, a consecuencia de modificaciones en la distribución de especies por alteraciones ambientales del cambio climático y uso del suelo (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017; Collier & Devitt, 2015). Estos cambios han ocasionado que muchos ecosistemas se transformen rápidamente en configuraciones no históricas, a causa de procesos bióticos de extinción o invasión (Figura 2.2). De aquí el surgimiento de los “ecosistemas híbridos” que conservan algunos elementos del ecosistema original así como elementos novedosos y los “nuevos ecosistemas” con distintas especies, interacciones y funciones (Hobbs *et al.*, 2014; Hobbs, Higgs & Harris, 2009).

¹ Co-investigador del proyecto Convenio 60-2013, Gobernación del Caquetá – Instituto SINCHI

² Investigador Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI Sede Florencia

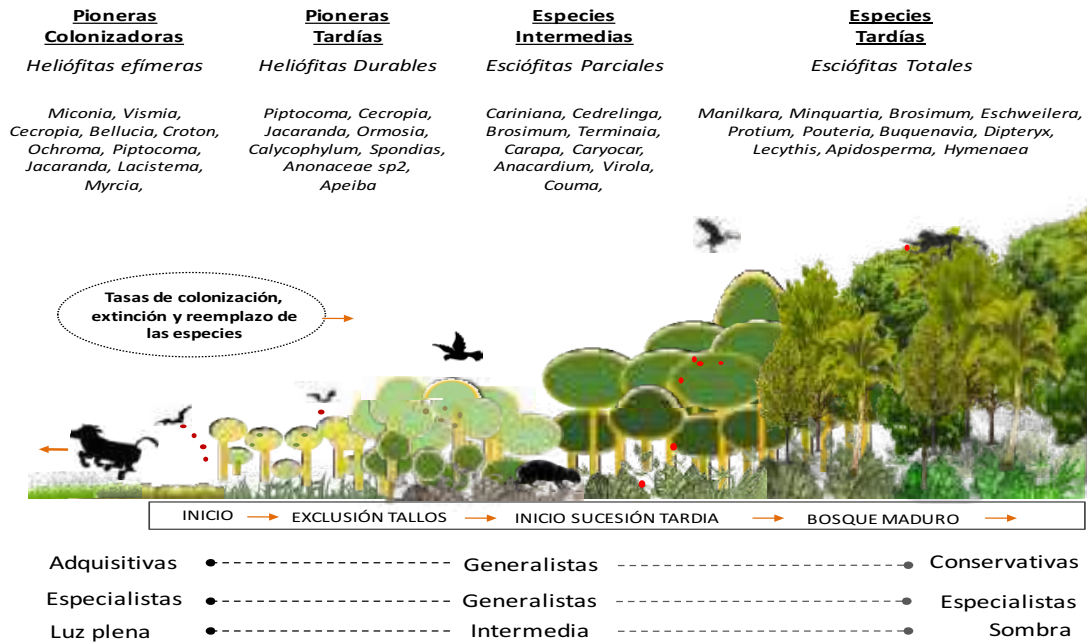


Figura 2.1. Modelos determinísticos para los principales atributos estructurales y de diversidad en la sucesión secundaria. Se presentan los cambios previstos desde que un área de pastura es abandonada y la trayectoria de la sucesión. *Fuente:* Elaboración propia

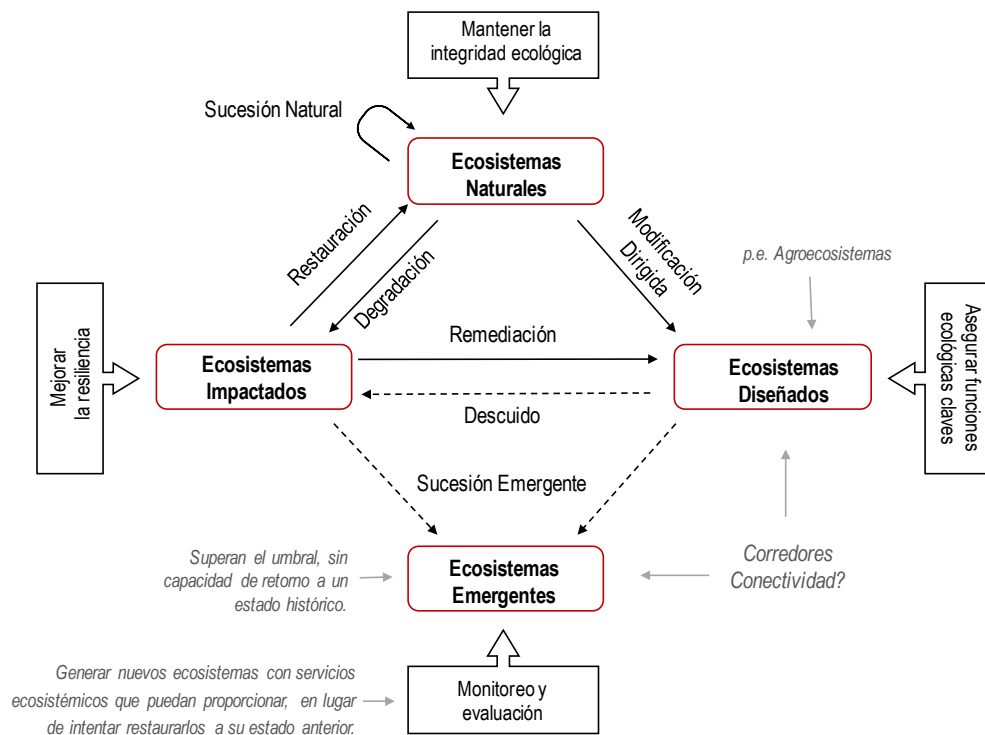


Figura 2.2. Diagrama de los distintos ecosistemas posibles en paisajes fragmentados, la capacidad de resiliencia y las estrategias dirigidas a su gestión y manejo. La asignación a uno de los ecosistemas estaría sujeta a la capacidad de resiliencia, y a la demanda de servicios ecosistémicos en contextos ecológicos y socioeconómicos cada vez más dinámicos y complejos. *Fuente:* Modificado de (Morse *et al.*, 2015; Naranjo, 2015).

Morse *et al.*, (2015) definen un nuevo ecosistema como un conjunto único de biota y condiciones ambientales resultado directo de la alteración intencional o no intencional por parte de los seres humanos, que sobrepasa el umbral ecológico e inhibe su retorno a una condición natural anterior o histórica (Figura 2.2). Estos autores plantean distintas posibilidades definiendo así cuatro estados posibles: ecosistemas naturales, ecosistemas impactados, ecosistemas diseñados y ecosistemas nuevos o emergentes, los cuales definen distintas estrategias de gestión (Figura 2.2).

Estos planteamientos sugieren, además, que un ecosistema debe ser auto-sostenible en términos de composición de especies, estructura, biogeoquímica y servicios de los ecosistemas. Este nuevo concepto de ecosistema sugiere que las sociedades invertirían tiempo de manera más eficiente, esfuerzo y recursos financieros, una vez se centran en la gestión de nuevos ecosistemas para los servicios de los ecosistemas que éstos pueden proporcionar, en lugar de intentar restaurarlos a su estado anterior o histórico. A pesar de que estos nuevos enfoques y definiciones han recibido cierta aceptación por la comunidad científica (Hobbs *et al.*, 2014; Miller & Bestelmeyer, 2016), así como contradictores (Kattan, Aronson, y Murcia, 2016; Murcia *et al.*, 2014), el

esquema planteado en la Figura 2.3 se soporta en las consideraciones expuestas por Hobbs *et al.*, (2009).

La dinámica ecológica respecto a la capacidad de resiliencia de cada ecosistema en un entorno socioeconómico dado, sugiere distintas estrategias para su gestión sostenible, en paisajes modificados o diseñados como alternativas de conservación, restauración y manejo de la biodiversidad, como podría ser el caso en el piedemonte andino-amazónico (Figura 2.1). La identificación de nuevos ecosistemas es una herramienta de clasificación importante a la hora de decidir cómo asignar alguna estrategia de restauración de los ecosistemas (Morse *et al.*, 2015; Naranjo, 2015). En este sentido, el estudio de sucesión que es abordado en el presente documento evalúa el estado y funcionamiento de los ecosistemas perturbados a lo largo de la sucesión vegetal, tomando los bosques poco intervenidos o maduros como una referencia ecológica y funcional, más que como un punto de llegada en sí mismo. Los resultados del presente estudio, aportan información para la toma de decisiones respecto al futuro de las distintas trayectorias de los ecosistemas perturbados, que conllevan al planteamiento de propuestas de intervención dirigidas a superar las barreras o limitantes de la regeneración natural de pasturas abandonadas.

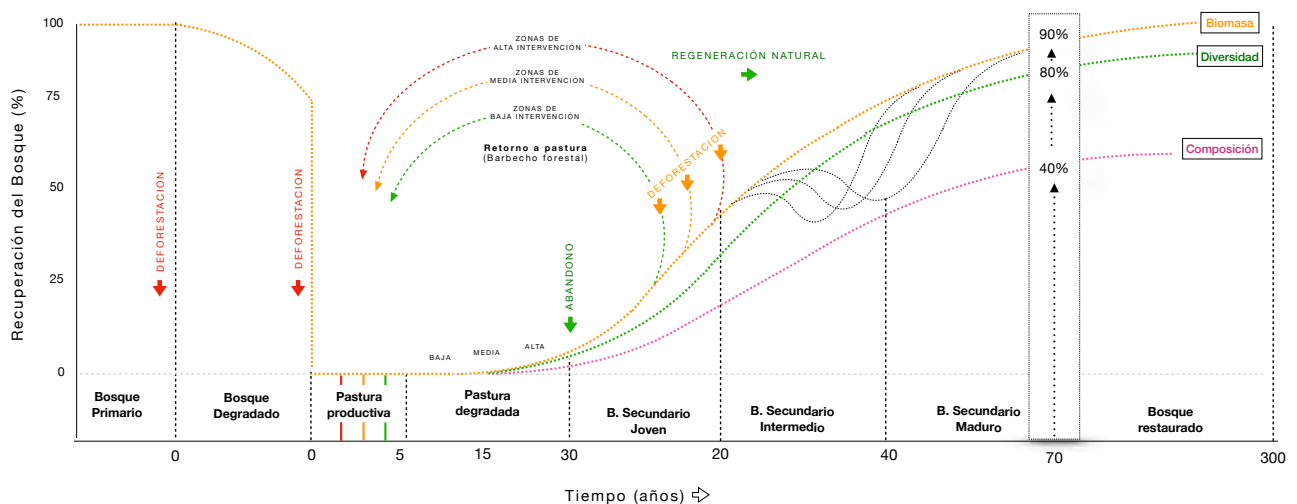


Figura 2.3. Dinámica de cambio de las coberturas naturales y antropofizadas, y dinámica de la sucesión de los bosques secundarios luego del abandono de pasturas degradadas en paisajes fragmentados del Departamento de Caquetá, Colombia. Fuente: Elaboración propia.

En el trópico algunos autores reportan que la riqueza, la composición florística y las características estructurales como la distribución diamétrica, el área basal y la biomasa aérea, pueden ser similares a las observadas en un bosque primario durante los primeros 30 a 50 años de la sucesión (De Walt, Maliakal & Denslow, 2003; Ferreira, Piedade, Wittmann & Franco, 2010). Por el contrario, pueden diferir ampliamente por lo menos durante un siglo, dependiendo de la intensidad del uso histórico del suelo (Guariguata & Ostertag, 2001). Dado que los bosques secundarios tienen gran importancia ecológica porque proveen numerosos bienes y servicios ambientales, conocer la trayectoria sucesional es importante para planificar estrategias de restauración.

2.2. Composición y estructura de los bosques secundarios en los paisajes fragmentados de Caquetá

Para el agrupamiento florístico se realizó un análisis de conglomerados empleando el método de

promedio no ponderado (UPGMA) y la distancia obtenida a partir del índice de similitud de Horn, (1966) el cual involucra las especies compartidas y la abundancia. Un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) ($R = 0,757$ y $p = 0,0001$) [PAST versión 4.03 (Hammer, Harper & Ryan, 2001)], permitió visualizar los cuatro grupos florísticos obtenidos en el análisis de conglomerados a partir de los ecosistemas boscosos de los paisajes fragmentados (Figura 2.4), y un análisis de similaridad permitió comparar los centroides entre los cuatro grupos (Tabla 2.1). Todos los parches de bosques primarios (BP) de ambos paisajes mostraron alta similaridad florística, y alta disimilaridad con las demás parcelas de bosques secundario.

Un primer grupo florístico corresponde a todos los parches de bosques primarios (BP), mientras que los tres restantes corresponden a bosques de sucesión secundaria (Figura 2.4). Con respecto a los BP, la mayor disimilaridad y distancia se produce con parcelas de bosques de sucesión temprana que definimos como bosques secundarios jóvenes

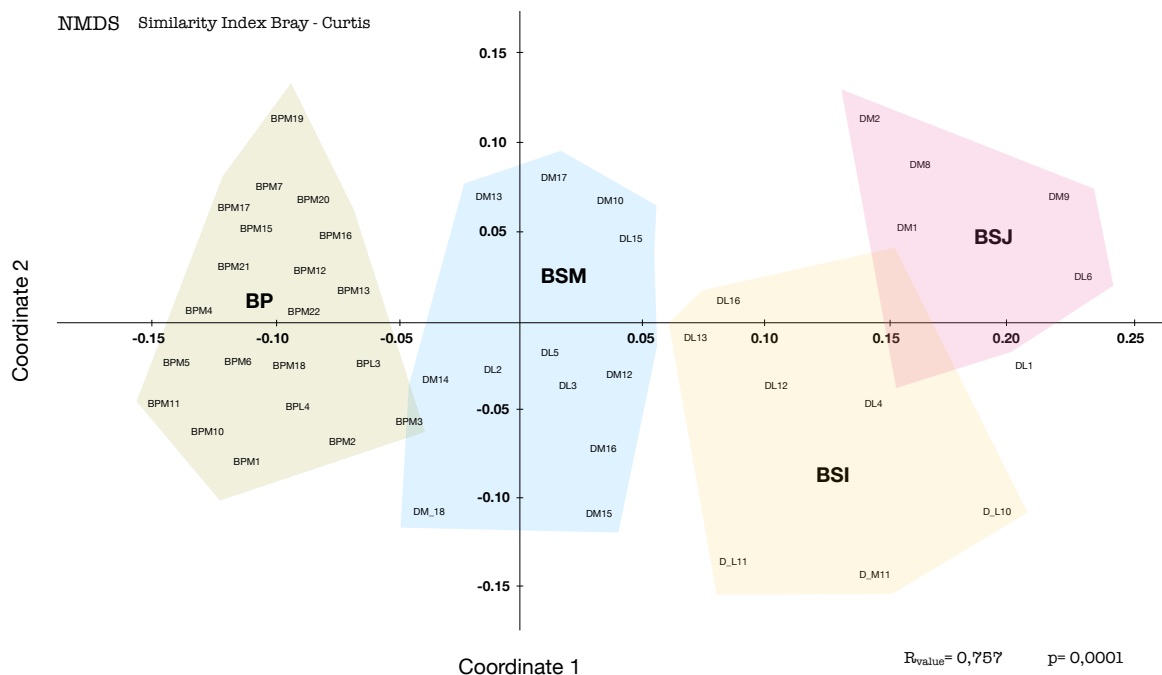


Figura 2.4. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) para el ordenamiento de comunidades vegetales procedentes de distintos estados sucesionales de bosque de los paisajes fragmentados de montaña y lomerío. Se empleó la distancia obtenida a partir del índice de similaridad de Bray-Curtis. Stress de Kruskal = 0,2854 [Excelente representación, basado en Clarke, (1993)]. Fuente: Elaboración propia.

(BSJ) y que correspondió a parcelas con edades de abandono menores a 20 años. El bosque secundario maduro (BSM) fue el más similar al BP ($R=0,6174$ y $p=0,0001$). La etapa sucesional localizada en entre las dos composiciones anteriores fue denominada como bosque secundario intermedio (BSI) y es donde habitualmente se presenta la fase sucesional de eliminación de tallos (Chazdon, 2014; Finegan *et al.*, 2009), suceso que puede ocurrir alrededor de los 30 años, cuando varias de las especies arbóreas secundarias iniciales que dominaban el dosel empiezan a morir, dando paso a la regeneración avanzada hacia los bosques maduros (Chazdon, 2014).

Tabla 2.1. Análisis de similaridad (ANOSIM) entre grupos florísticos descritos en el análisis NMDS que compara las medias de las diferencias clasificadas entre grupos con las medias de las diferencias clasificadas dentro de los grupos (Warton, Wright, y Wang, 2012). Se presenta la matriz de disimilaridad de Bray-Curtis. Valores cercanos a 1 son indicativos de disimilaridad entre grupos. Valor del estadístico R en negrilla y nivel de significancia entre paréntesis.

GRUPOS	BP	BSM	BSI	BSJ
BP		0,6174 (0,0001)	0,9302 (0,0001)	0,9877 (0,0001)
BSM	0,6174 (0,0001)		0,4400 (0,0001)	0,8441 (0,0001)
BSI	0,9302 (0,0001)	0,4400 (0,0001)		0,4099 (0,0016)
BSJ	0,9877 (0,0001)	0,8441 (0,0001)	0,4099 (0,0016)	

Los resultados de ordenación ecológica, apoyan la idea de que la sucesión es un proceso predecible y gobernado por reglas de ensamblaje de nichos, lo que confiere alta resiliencia a estos ecosistemas después de una perturbación tanto en términos de

estructura como de composición de especies (Finegan *et al.*, 2009; Terborgh, Feeley, Silman, Nuñez, & Balukjian, 2006). La forma como los distintos factores actúan sobre la composición de especies y la diversidad durante la sucesión como la edad de abandono, el pool regional de especies, la matriz forestal remanente y el tipo e intensidad de uso, ya han sido valorados para los bosques secundarios neotropicales (Rozendaal *et al.*, 2019).

2.2.1. Bosque primario (BP)

Los relictos de bosques primarios (BP) presentan la mayor complejidad estructural y florística, caracterizados por una mayor altitud y continuidad del dosel bien estratificado y por la presencia de árboles de gran porte y longevidad, varios de ellos emergentes el dosel. En esta composición se destaca una amplia variedad de hábitos como árboles, palmas, lianas, epífitas y helechos arbóreos. En este estudio, la composición florística de familias con el mayor número de especies fue dominada por Myristicaceae (11,3%), Euphorbiaceae (10,3%), Arecaceae (7,9%), Sapotaceae (6,0%), Lauraceae (5,0%) y Moraceae (5,0).

Las especies de árboles más representativas fueron *Pseudos enefelderia inclinada* (2,98%), *Virola elongata* (2,13%), *Virola sebifera* (1,38%), *Virola pavanis* (1,11%), *Compsonera capitellata* (1,11%), *Hevea guianensis* (1,09%) y *Theobroma subincanum* (1,06%) (Tabla 2.2). También se destaca la presencia de las palmas *Iriarteia deltoidea* (2,36%), *Oenocarpus bataua* (1,07%) y *Socratea exorrhiza* (1,05%). Se reportaron también otras especies consideradas típicamente raras en condiciones naturales de bosques primarios (Fauset *et al.*, 2015), principalmente aquellas de uso maderable que suelen presentar bajas densidades y un alto grado de deterioro poblacional por efecto de tala selectiva y la pérdida de hábitat como *Erisma uncinatum*, *Brosimum rubescens*, *Minquartia guianensis*, *Hymenaea oblongifolia*, *Dipteryx* sp., *Dialium guianensis*, *Couma macrocarpa*, *Cedrelinga cateniformis* entre otras.

Tabla 2.2. Valores del índice de valor de importancia (IVI) (%) de especies en parches de bosques primarios (BP) de los paisajes fragmentados de lomerío y montaña en Caquetá. Se presentan los valores de IVI para las primeras 20 especies.

Especies	Abun_Abs	Abun_Rel	Frec_Abs	Frec_Rel	Dom_Abs	Dom_Rel	IVI %
<i>Pseudosenefeldera inclinata</i>	245	5,0883	18	0,8246	5,5637	3,039	2,98404
<i>Iriartea deltoidea</i>	179	3,7175	10	0,4581	5,3192	2,906	2,36046
<i>Viola elongata</i>	142	2,9491	18	0,8246	4,8131	2,629	2,13431
<i>Viola sebifera</i>	105	2,1807	11	0,5039	2,6561	1,451	1,37850
<i>Viola pavonis</i>	57	1,1838	19	0,8704	2,3338	1,275	1,10968
<i>Compsoeura capitellata</i>	72	1,4953	18	0,8246	1,7757	0,970	1,09662
<i>Hevea guianensis</i>	55	1,1423	8	0,3665	3,2278	1,763	1,09067
<i>Oenocarpus bataua</i>	58	1,2046	14	0,6413	2,5153	1,374	1,07332
<i>Theobroma subincanum</i>	67	1,3915	22	1,0078	1,4512	0,793	1,06400
<i>Socratea exorrhiza</i>	86	1,7861	12	0,5497	1,5149	0,828	1,05444
<i>Tapirira guianensis*</i>	42	0,8723	19	0,8704	2,3854	1,303	1,01524
<i>Cedrelinga cateniformis</i>	38	0,7892	9	0,4123	2,7561	1,506	0,90235
<i>Micropholis guyanensis</i>	39	0,8100	13	0,5955	2,2518	1,230	0,87852
<i>Eschweilera coriacea</i>	32	0,6646	18	0,8246	1,6257	0,888	0,79241
<i>Chrysophyllum bombycinum</i>	31	0,6438	11	0,5039	1,8644	1,018	0,72207
<i>Brosimum utile</i>	26	0,5400	11	0,5039	1,9028	1,039	0,69444
<i>Protium subserratum</i>	33	0,6854	15	0,6871	1,2149	0,664	0,67871
<i>Matisia ochrocalyx</i>	41	0,8515	16	0,7329	0,7552	0,413	0,66566
<i>Dialium guianense</i>	15	0,3115	12	0,5497	2,0694	1,130	0,66390
<i>Caryocar glabrum</i>	19	0,3946	9	0,4123	2,1440	1,171	0,65936

2.2.2. Bosques secundarios maduros (BSM)

Este ecosistema presenta atributos muy similares a los de bosques primarios correspondientes al bosque alto denso de tierra firme en paisaje fragmentado de montaña, especialmente en cuanto a la estructura, diversidad y función. Estos ecosistemas combinan especies longevas del bosque secundario, junto con árboles juveniles de especies de sucesión tardía. En esta investigación, las familias más representativas en número de especies fueron Mimosaceae (9,3%), Melastomataceae (7,9%), Flacourtiaceae (6,5%), Lauraceae (6,5%), Myrstickaceae (6,5%), Euphorbiaceae (5,0%), Moraceae (5%), Arecaceae (3,6%),

Clusiaceae (2,92), Fabaceae (2,9%) y Lecythidaceae (2,9%) (Tabla 2.3). Las especies de árboles más representativas fueron *T. guianensis* (3,52%), *Casearia arborea* (2,96%), *Inga thibaudiana* (2,77%), *V. elongata* (2,52%), *Guatteria boliviana* (2,09%), *Trattinnickia boliviana* (1,59%). También se destaca la presencia de las palmas *Attalea maripa* (2,35%), *Iriartea deltoidea* (1,32%). Para esta etapa, ya se encuentran presentes fustales de especies típicas maderables de alto valor comercial en el dosel y subdosel. La estructura vertical puede ser tan compleja como la de los bosques maduros, con varios estratos y algunos árboles emergentes. También se evidencian algunos claros por la caída de algunos árboles senescentes o aún remanentes de las etapas de BSI, lo que genera la presencia ocasional de claros en el bosque.

Tabla 2.3. Valores del índice de valor de importancia IVI (%) de especies en parches de bosques secundarios maduros (BSM) en los paisajes fragmentados de lomerío y montaña en Caquetá. Se presentan los valores de IVI para las primeras 20 especies.

Especies	Abun_Abs	Abun_Rel	Frec_Abs	Frec_Rel	Dom_Abs	Dom_Rel	IVI %
<i>Tapirira guianensis</i>	61	4,6142	10	2,0284	1,7069	4,6285	3,5249
<i>Casearia arborea</i>	63	4,7655	8	1,6227	1,1309	3,0665	2,9587
<i>Inga thibaudiana</i>	44	3,3283	8	1,6227	1,4408	3,9070	2,7696
<i>Virola elongata</i>	42	3,1770	11	2,2312	0,9817	2,6621	2,5350
<i>Attalea maripa</i>	24	1,8154	5	1,0142	1,7484	4,7409	2,3580
<i>Guatteria boliviana</i>	31	2,3449	9	1,8256	0,9222	2,5007	2,0943
<i>Trattinnickia boliviana</i>	17	1,2859	7	1,4199	0,8806	2,3879	1,5977
<i>Iriartea deltoidea</i>	25	1,8911	3	0,6085	0,6479	1,7568	1,3293
<i>Cespedesia spathulata</i>	18	1,3616	2	0,4057	0,8938	2,4235	1,3042
<i>Protium subserratum</i>	24	1,8154	4	0,8114	0,5294	1,4355	1,2721
<i>Virola sebifera</i>	18	1,3616	6	1,2170	0,5221	1,4158	1,2556
<i>Miconia dolichorrhyncha</i>	24	1,8154	5	1,0142	0,3503	0,9499	1,1878
<i>Trattinnickia peruviana</i>	17	1,2859	5	1,0142	0,5440	1,4752	1,1848
<i>Pseudoxandra leiophylla</i>	13	0,9834	4	0,8114	0,6256	1,6963	1,0930
<i>Guatteria tomentosa</i>	14	1,0590	2	0,4057	0,7398	2,0061	1,0810
<i>Ladenbergia oblongifolia</i>	18	1,3616	3	0,6085	0,4651	1,2612	1,0111
<i>Balizia pedicellaris</i>	16	1,2103	4	0,8114	0,4371	1,1853	1,0060
<i>Ocotea longifolia</i>	21	1,5885	3	0,6085	0,3535	0,9584	0,9884
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	15	1,1346	4	0,8114	0,3968	1,0760	0,9487
<i>Eschweilera coriacea</i>	18	1,3616	5	1,0142	0,2241	0,6077	0,9406

2.2.3. Bosques secundarios intermedios (BSI)

Es un ecosistema de transición del bosque secundario, siendo comúnmente identificado por la presencia de varias especies arbóreas secundarias iniciales dominantes del dosel, muchas de ellas incluso legando a la senectud, pero alternándose con otras especies y en un dosel menos dominante. En este trabajo, algunas familias botánicas se presentaron como las más representativas en número de especies, pero menos dominantes que en los bosques jóvenes, como fue el caso de Melastomataceae (10,4%). Otras familias relevantes fueron Clusiaceae (8%), Mimosaceae (7,2%), Rubiaceae (6,4%), Burseraceae (5,4%), Moraceae (5%), Euphorbiaceae (5,6%), Chrysobalanaceae (4,6%), Sapotaceae (3,2%) y Eleocarpaceae (2,4%), siendo estas más representativas de las etapas más tardías de la sucesión.

Las especies con mayor IVI son *Henriettea fascicularis* (14,60%), *Bellucia grossularioides* (6,3%),

Astrocaryum chambira (3,89%), *I. thibaudiana* (3,27%), *Attalea maripa* (2,54%), *copaia* (2,53%), *T. guianensis* (2,35%) y *Ormosianobilis* (2,28%) (Tabla 2.4). Hacia el final de esta etapa varias especies típicamente secundarias iniciales alcanzan la senectud, y empiezan a morir dinamizando la apertura de claros. Algunas especies indicadores de este estado de transición, el cual abre paso a la trayectoria sucesional hacia bosques maduros son las especies emergentes y de dosel fueron *Croton matorurensis*, *Annonaneoe amazonica*, *Coussapoa orthoneura*, *Miconia pioeppigi*, *Pseudoxandra leiophylla*, *Guatteria boliviana*, *Cecropiascia dophylla*, *Tapirira guianensis*, *Jacaranda copaia*, *Ochroma pyramidale*, *Apeiba membranaceae*, las cuales alcanzan los 50 cm de DAP. Algunas especies de sucesión intermedia empiezan a estar presentes en el dosel como son *Sloanea floribunda*, *Ormosia coarctata*, *Couma macrocarpa*, *Virola sebifera*, *Diplostropis martiusii*, *Otoba glycyarpa*, *Cedrelinga cateniformis* entre otras.

Tabla 2.4. Valores del índice de valor de importancia IVI (%) de especies en parches de bosques secundarios intermedios (BSI) de los paisajes fragmentados de lomerío y montaña en Caquetá. Se presentan los valores de IVI para las primeras 20 especies.

Especies	Abun_Abs	Abun_Rel	Frec_Abs	Frec_Rel	Dom_Abs	Dom_Rel	IVI %
<i>Henriettea fascicularis</i>	111	22,46964	7	4,8951	1,6668	16,4440	14,6029
<i>Belluciagros sularioides</i>	44	8,90688	2	1,3986	0,8791	8,6732	6,3262
<i>Astrocaryum chambira</i>	13	2,63158	3	2,0979	0,7054	6,9595	3,8963
<i>Inga thibaudiana</i>	18	3,64372	3	2,0979	0,4145	4,0892	3,2769
<i>Attalea maripa</i>	7	1,41700	3	2,0979	0,4189	4,1329	2,5493
<i>Jacaranda copaia</i>	13	2,63158	1	0,6993	0,4335	4,2765	2,5358
<i>Tapirira guianensis</i>	12	2,42915	2	1,3986	0,3273	3,2290	2,3522
<i>Ormosia nobilis</i>	6	1,21457	2	1,3986	0,4295	4,2373	2,2835
<i>Aegiphila parviflora</i>	14	2,83401	1	0,6993	0,3285	3,2408	2,2580
<i>Guatteria tomentosa</i>	17	3,44130	2	1,3986	0,1408	1,3889	2,0763
<i>Casearia arborea</i>	12	2,42915	3	2,0979	0,1234	1,2174	1,9148
<i>Guatteria punctata</i>	10	2,02429	1	0,6993	0,2717	2,6805	1,8014
<i>Lacistema nena</i>	11	2,22672	3	2,0979	0,1056	1,0414	1,7887
<i>Cecropia sciadophylla</i>	6	1,21457	3	2,0979	0,1871	1,8457	1,7194
<i>Ocotea floribunda</i>	12	2,42915	2	1,3986	0,1184	1,1685	1,6654
<i>Miconia dolichorrhyncha</i>	7	1,41700	4	2,7972	0,0663	0,6544	1,6229
<i>Piptocoma discolor</i>	7	1,41700	2	1,3986	0,2056	2,0281	1,6146
<i>Hierony maalchorneoides</i>	6	1,21457	2	1,3986	0,1746	1,7222	1,4451
<i>Trattinnickia peruviana</i>	6	1,21457	1	0,6993	0,2279	2,2487	1,3875
<i>Byrsoni makrukoffii</i>	7	1,41700	2	1,3986	0,1301	1,2837	1,3664

2.2.4. Bosques secundarios jóvenes (BSJ)

Este tipo de bosque comprende la primera etapa sucesional, principalmente dominados por especies adquisitivas, altamente dominantes principalmente arbustivas y secuencialmente especies arbóreas secundarias iniciales, las cuales dominan el dosel al llegar a la madurez. Este tipo de bosque se encuentra una mayor representatividad en número de especies de las familias Melastomataceae (17%), Euphorbiaceae (11,4%), Lauraceae (8,6%), Urticaceae (5,7%), Fabaceae (5,7%), Mimosaceae (5,7%) y Myrtaceae (5,7%). Las primeras especies en establecerse y por lo tanto con el mayor IVI son *Piptocoma discolor* (13,8%), *Ochroma pyramidale* (4,67%), *Jacaranda*

copaia (3,65), *Cecropia sciadophylla* (3,56%), *Vismia baccifera* (2,29%), *Maprounea guianensis* (2,11%), *Henriettea fascicularis* (2,09%) y *Bellucia grossularioides* (2,06%) (Tabla 2.5). Estos ecosistemas al inicio se caracterizan por la predominancia de arbustales, los cuales van siendo sustituidos por individuos de mayor porte, los cuales van formando un dosel relativamente homogéneo, dependiendo de la predominancia de especies. Dependiente de la configuración del paisaje y de la disponibilidad de semillas en la matriz del paisaje, puede presentarse mono dominancia de algunas especies como *Piptocoma discolor*, *Ochroma pyramidale*, *Bellucia pentamera*, *Vismia baccifera*.

Tabla 2.5. Valores del índice de valor de importancia (%) de especies en parches de bosques secundarios jóvenes (BSJ) en los paisajes fragmentados de lomerío y montaña en Caquetá. Se presentan los valores de IVI para las primeras 20 especies.

Especies	Abun_Abs	Abun_Rel	Frec_Abs	Frec_Rel	Dom_Abs	Dom_Rel	IVI %
<i>Piptocoma discolor</i>	87	17,7914	6	6,0606	1,76899	20,46555	13,8450
<i>Ochroma pyramidale</i>	11	2,2495	1	1,0101	1,07147	12,39583	4,6743
<i>Jacaranda copaia</i>	14	2,8630	2	2,0202	0,60709	7,02345	3,6510
<i>Cecropia sciadophylla</i>	16	3,2720	2	2,0202	0,54113	6,26035	3,5660
<i>Lozania mutisiana</i>	20	4,0900	1	1,0101	0,22116	2,55863	2,4353
<i>Vismia baccifera</i>	11	2,2495	3	3,0303	0,16361	1,89275	2,2888
<i>Maprounea guianensis</i>	15	3,0675	1	1,0101	0,22760	2,63315	2,1161
<i>Henriettea fascicularis</i>	10	2,0450	3	3,0303	0,12473	1,44303	2,0902
<i>Bellucia pentamera</i>	13	2,6585	2	2,0202	0,15312	1,77143	2,0599
<i>Ladenbergia oblongifolia</i>	11	2,2495	1	1,0101	0,27611	3,19436	2,0061
<i>Erythrina poeppigiana</i>	6	1,2270	2	2,0202	0,25555	2,95652	1,9264
<i>Tetrorchidium macrophyllum</i>	13	2,6585	1	1,0101	0,20787	2,40480	1,9135
<i>Ficus insipida</i>	5	1,0225	3	3,0303	0,09197	1,06399	1,6395
<i>Inga pezizifera</i>	5	1,0225	1	1,0101	0,19280	2,23050	1,3176
<i>Inga thibaudiana</i>	4	0,8180	2	2,0202	0,11362	1,31445	1,3139
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	3	0,6135	3	3,0303	0,03297	0,38142	1,3052
<i>Vochysia lomatophylla</i>	5	1,0225	1	1,0101	0,17232	1,99363	1,2490
<i>Inga sapindoides</i>	7	1,4315	1	1,0101	0,13129	1,51891	1,2476
<i>Coussapoa orthoneura</i>	6	1,2270	1	1,0101	0,12262	1,41865	1,1504
<i>Palicourea grandifolia</i>	7	1,4315	1	1,0101	0,07255	0,83933	1,0506

2.3. Trayectorias sucesionales durante la sucesión ecológica

Las trayectorias pueden ser definidas por alguno o varios atributos que pueden estar relacionados con la densidad de tallos, la densidad de especies, el área basal, la riqueza, la diversidad o cualquier otro fuente de variación como la edad de abandono (Norden *et al.*, 2015). En los bosques neotropicales, una rápida recuperación del área basal, la densidad o la riqueza no implica necesariamente una recuperación de rasgos como la biomasa aérea (Poorter *et al.*, 2016). Esto debido a que las especies pioneras tienen menor densidad de madera y menor altura que las especies dominantes de bosque maduro (Muñiz-Castro, 2008). En este estudio se analizaron de manera preliminar un conjunto de atributos estructurales, florísticos y de diversidad, en cada uno de los paisajes disturbados de montaña y lomerío

con la finalidad de explorar posibles tendencias sucesionales.

El grado y la velocidad a la que se recupera un bosque dependen de los indicadores o atributos que sean considerados para medir la recuperación (Guariguata & Ostertag, 2001; Mora *et al.*, 2015; Van Breugel, Martínez-Ramos & Bongers, 2006). Sitios muy cercanos, con historias de uso y condiciones ambientales similares pueden desencadenar en procesos de sucesión variables y con altos niveles de incertidumbre acerca de las posibles trayectorias (Norden *et al.*, 2015). Variaciones en la topografía, calidad de suelo y drenaje, distancia a otros parches de vegetación, cambios continuos en el paisaje circundante, especies y composición florística y funcional, entre otras influyen también en las tasas de cambio de la vegetación durante la sucesión (Mora *et al.*, 2015; Norden *et al.*, 2015; Vandermeer *et al.*, 2004).

Tabla 2.6. Análisis de la varianza multivariado (MANOVA) para los distintos atributos del bosque en los distintos estados sucesionales del bosque primario y los bosques secundarios

Estado	Taxa_S	Individuos	Dominancia	Simpson 1-D	Margalef	Chao-1	Biomasa	n	Sig
BP	80,36	176,28	0,03	0,97	15,35	153,77	234,53	25	a
BSM	36,67	115,44	0,08	0,92	7,51	66,95	88,72	9	b
BSI	22,67	72,67	0,12	0,88	5,12	33,32	49,31	6	b
BSJ	11,40	60,20	0,31	0,69	2,68	21,95	28,54	5	c

El análisis de la varianza multivariado (MANOVA) mostró que los estados sucesionales de los relictos de bosques en los paisajes fragmentados fueron significativamente distintos en sus atributos estructurales y florísticos ($F = 49,21$ y $p < 0,0001$) (Tabla 2.6). El estado sucesional de BP se diferenció del resto de categorías de bosques secundarios (Tabla 2.3). En los bosques secundarios, el estado de BSJ fue distinto a las dos etapas siguientes de BSI y BSM las cuales fueron más similares entre sí (Tabla 2.3). De igual manera, se evidenció que los atributos del bosque secundario en las etapas sucesionales avanzadas pueden resultar distantes de los atributos estructurales y florísticos de los relictos de BP aún presentes en los bosques fragmentados.

La riqueza específica en la sucesión ecológica fue evaluada a partir del índice de Riqueza específica (S) y el índice de Margalef (Magurran, 1988; Moreno, 2001). El índice S aumentó conforme se consolidaron los procesos sucesionales del bosque ($F = 44,90$ y $p < 0,0001$) (Figuras 2.5a, e). Las mayores diferencias se presentaron entre las etapas de BSJ, BSM y BP, mientras que los valores de SenBSI mostraron transición de las etapas sucesionales iniciales a las etapas avanzadas. Éstas contrastaron notablemente con los valores de riqueza encontrados en los parches de bosques primarios (Figura 2.5a). En el caso del índice de Margalef, se encontró una menor proporción de especies en la etapa sucesional BSJ, superior a la observado en BP. Según Chazdon *et al.*, (2010) factores de competencia inter específica pueden reducirla dominancia de especies, dado que con el avance de la sucesión, los bosques se hacen más complejos y con ello alcanzan una mayor heterogeneidad ambiental y diversos filtros ambientales entran a operar. Bajo esta premisa y como era de esperarse, las primeras etapas sucesionales son poco

diversas, debido principalmente a la homogeneidad del ambiente perturbado, que limita a que unas pocas especies tengan mayores oportunidades para establecerse bajo esas condiciones.

Con el fin de medir la diversidad basada en la abundancia proporcional de las especies, se calcularon el índice de Dominancia de Simpson (D) ($D=1-\text{Simpson}$) (Figura 2.5d) y el Índice no paramétrico de Chao-1 (Figura 2.5f) (rarefacción de especies) (Moreno, 2001). Los valores de dominancia fueron significativamente mayores en la primera etapa sucesional con respecto a las demás etapas ($F = 19,20$ y $p < 0,0001$), los cuales descienden inmediatamente en BSI.

Las condiciones adversas de los sitios recién abandonados especialmente aquellos relacionados con la plena exposición del suelo (por ejemplo, debido al deterioro generado por la actividad ganadera), conlleva a que solo las especies más resistentes y oportunistas puedan establecerse en estos lugares. El oportunismo de las especies pioneras y la configuración del paisaje (calidad ambiental), hace posible que en éstas formen comunidades mono dominantes que incluyen géneros como *Vismia*, *Bellucia*, *Maprounea*, *Henriettea*, *Piptocoma*, *Ochroma*, entre otras. Dicha dominancia tiende a disminuir rápidamente en la etapa de BSI, que converge hacia los estados sucesionales más avanzados (Figura 2.5d). Es posible que la mono dominancia de algunas especies pueda, de alguna manera, condicionan el establecimiento de la regeneración natural futura, una vez que estas especies desaparezcan.

En cuanto a la abundancia de especies raras, el método no paramétrico de Chao-1 mostró que éstas fueron significativamente distintas durante la sucesión ($F=30,71$ y $p < 0,0001$). Como era de esperar para los ecosistemas amazónicos (Fauset *et al.*, 2015), en los BP se presentó la mayor abundancia (Figura 2.5b), por lo que alrededor de 150 especies (Figura

2.5f) estarían representadas por una (*singleton*) y máximo dos individuos (*doubleton*). Estos valores fueron superiores a los encontrados en el estadio de bosque secundario de BSM donde la proporción de especies raras se redujo.

Referente a la acumulación de la biomasa aérea, esta aumentó conforme cambió la composición florís-

tica de las especies a lo largo de la sucesión (($F=51,30$ y $p<0,0001$) (Figura 2.5c). El mayor almacenamiento de biomasa se presenta en los bosques primarios que alcanzan valores cercanos a los 250 Mg ha^{-1} en los paisajes fragmentados, cinco veces superior que lo reportado en los bosques secundarios.

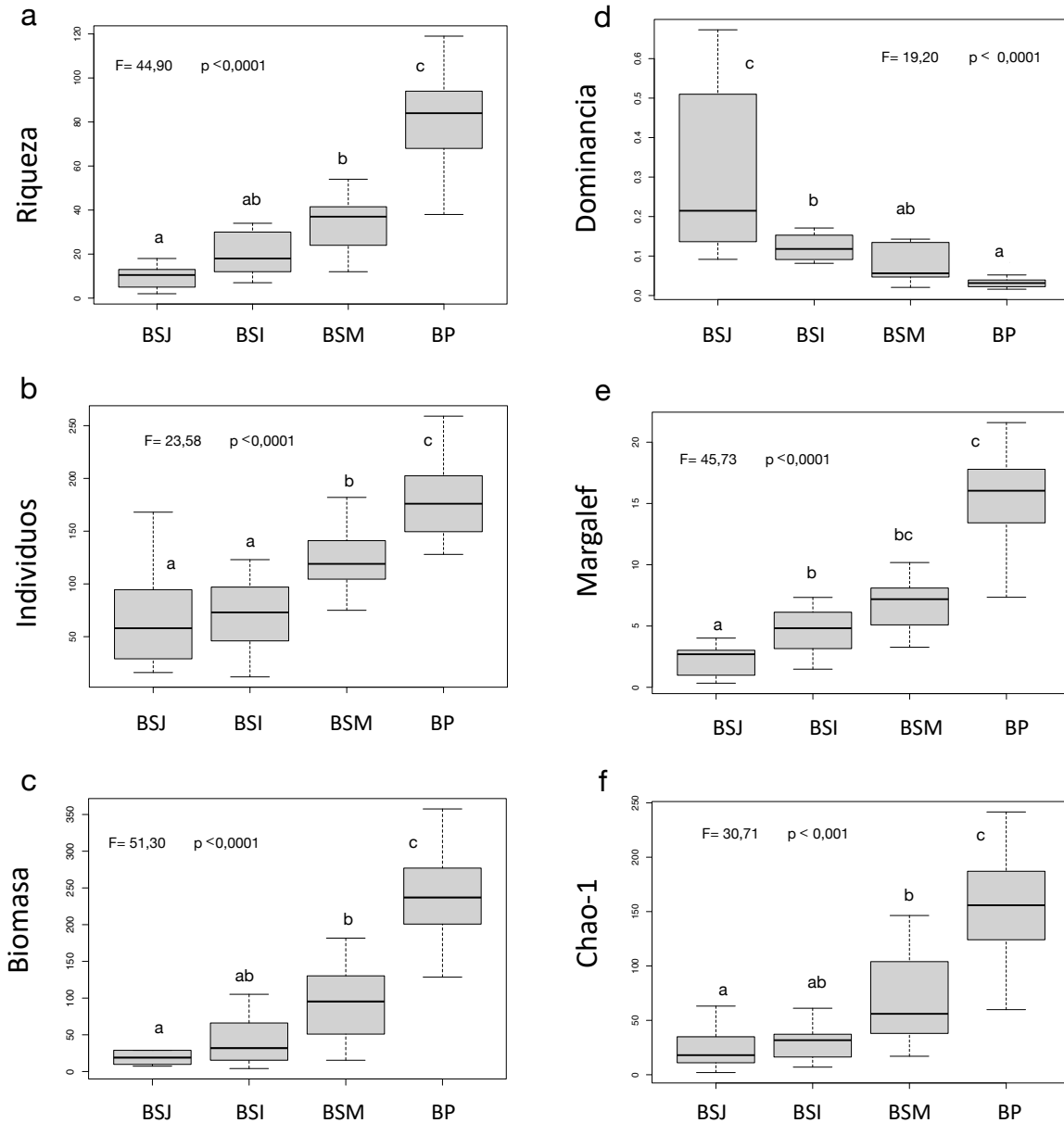


Figura 2.5. Medias de los distintos atributos estructurales y florísticos estimadas en bosques con distintos estados sucesionales de la unidad de lomerío y montaña. Las barras representan el error estándar de la media. Cajas con letras diferentes indican diferencias significativas, Prueba LSD Fisher ($P<0,05$).

Fuente: Elaboración propia.

2.3.1. Trayectorias florísticas a partir de la regeneración natural

Definir si los bosques secundarios de los paisajes fragmentados de Caquetá convergen hacia bosques naturales es necesario para la adopción de estrategias de restauración más acertadas y eficientes (Figura 2.6). Una de las formas de hacerlo, es examinando la regeneración de árboles de los estadios inferiores del sotobosque (Norden, Chazdon, Chao, Jiang & Vélchez-Alvarado, 2009). Aunque la recuperación del bosque puede medirse a partir de rasgos funcionales, estructurales y florísticos, son los relacionados con la composición de especies los que parecen más difíciles de restaurar (Rozendaal *et al.*, 2019).

De este modo, entender si la sucesión vegetal avanza hacia bosques maduro o hacia una cobertura similar a los remanentes de bosques primarios, puede ser examinado al analizar las trayectorias sucesionales. Si los bosques secundarios presentan en la regeneración natural una alta similaridad en la composición florística con los árboles adultos reproductivos pertenecientes a los bosques primarios remanentes, habría alta probabilidad de que éstos converjan. En caso contrario, si la similaridad es baja, podrían presentarse estados sucesionales alternativos o de sucesión detenida donde las tra-

yectorias sucesionales se vuelven más divergentes respecto a los bosques de referencia.

En el presente estudio se comparó la composición florística de la regeneración natural de los estados sucesionales del bosque secundario maduro y el bosque secundario intermedio frente a la composición de árboles de dosel de todo el conjunto de parcelas del bosque primario. En el caso de la regeneración natural, se incluyeron dos componentes, el primero de latizales altos que corresponde a todos aquellos individuos con $DAP < 10$ cm y $DAP \geq 5$ cm, y los latizales bajos con $DAP < 5$ cm y $DAP \geq 1$ cm.

Un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) permitió visualizar los componentes de regeneración a partir de los ecosistemas boscosos de los paisajes fragmentados (Figura 2.7), y un análisis de similaridad (ANOSIM) (distancia Bray-Curtis) realizado entre estos componentes resultó significativo ($R = 0,4357$ y $p = 0,0001$) (Tabla 2.7). En general, para ambos paisajes, la regeneración natural del sotobosque de los bosques secundarios maduros (BSM) presentó una mayor similaridad en relación con la composición de los árboles de dosel de los bosques primarios. Para este mismo estado sucesional, aunque los dos componentes de regeneración analizados son representativos de la composición de árboles adultos, se advierte una

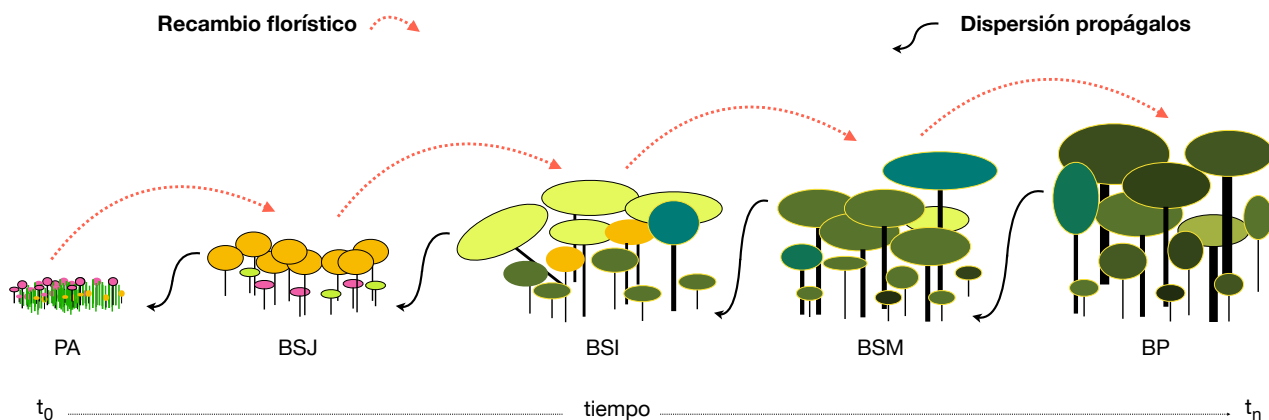


Figura 2.6. Representación esquemática de la sucesión ecológica y regeneración natural de los bosques secundarios en paisajes fragmentados del departamento de Caquetá. Tasas de colonización a partir de la dispersión de propágulos y avance sucesional a partir del recambio florístico. La mayor parte de los procesos ecológicos asociados están mediados por la distancia entre parches y por el tiempo de los mismos. PA= Pastura abandonada; BSJ= Bosque secundario joven. BSI= Bosque secundario intermedio; BSM= Bosque secundario maduro; BP; Bosques primarios degradados. *Fuente:* Elaboración propia.

mayor similitud en los latizales altos más que en los latizales bajos. En el caso de los latizales altos, los árboles de dosel estuvieron representados en el 59% en lomerío y 52% en montaña, y los latizales bajos en un 47% y 40% para montaña y lomerío, respectivamente. Esta condición podría explicarse a partir del mayor tiempo de permanencia de los latizales altos en el sotobosque, lo que produce una mayor acumulación de especies a la espera de mejores condiciones para activar el crecimiento (Finegan *et al.*, 2009). También es posible considerar mejores condiciones de la matriz de paisaje cuando se establecieron los actuales latizales altos. Para el caso de la regeneración de los bosques secundarios intermedios (BSI), hubo poca representatividad de las especies de dosel, siendo en todos los casos de

montaña y lomerío, así como de latizales altos y bajos entre un 30 y 40%, respectivamente.

Dadas las condiciones de mayor fragmentación disímiles en los paisajes fragmentados (SINCHI, 2020), en lomerío los valores menores de riqueza de especies genera una mayor probabilidad de alcanzar valores más altos de similitud con el sotobosque. Por otro lado, la distribución de la regeneración natural examinada únicamente entre los estados de sucesión secundaria permitió evidenciar una mayor uniformidad en la regeneración en lomerío en comparación con lo observado en montaña. También se evidenció una mayor amplitud del rango de distancias entre unidades fisiográficas de montaña respecto a lomerío, lo que tendría implicaciones importantes en el potencial de regeneración de los bosques.

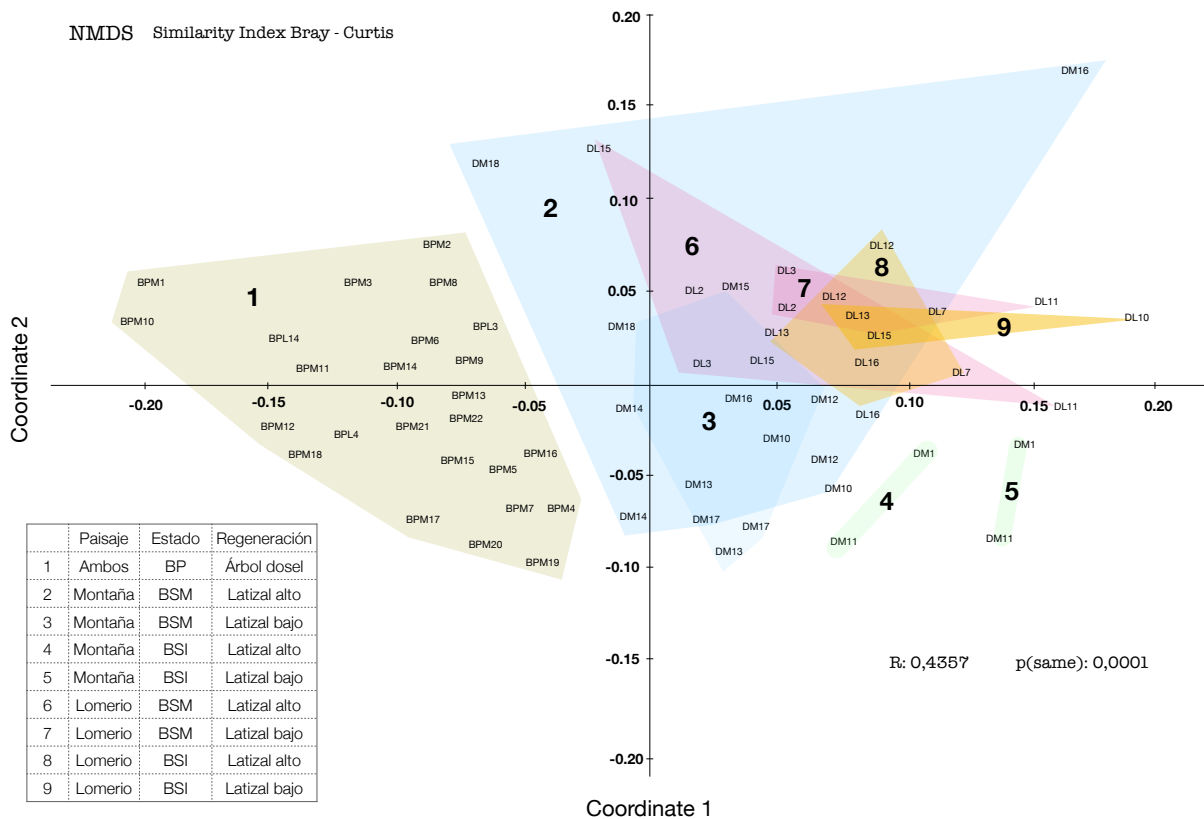


Figura 2.7. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMS) para el ordenamiento de las parcelas de muestreo de las unidades de montaña y lomerío. Se empleó la distancia obtenida a partir del índice de similitud de Bray- Curtis. Stress de Kruskal = 0,3682 [Excelente representación, basado en Clarke, (1993)]. Fuente: Elaboración propia.

Tabla 2.7. Análisis de similaridad (ANOSIM), entre grupos florísticos obtenidos del análisis NMDS donde se compara la media de las diferencias clasificadas entre grupos con la media de las diferencias clasificadas dentro de los grupos (Warton *et al.*, 2012). Se presenta los resultados parciales de la matriz de disimilaridad de Bray-Curtis. Los valores de R fueron transformados al 1-D, por lo que valores cercanos a 1 son indicativos de similaridad entre grupos.

Unidad Fisiográfica	Montaña				Lomerío			
	BSM		BSI		BSM		BSI	
Estado	Lat. Alto	L. Bajo	Lat. Alto	Lat. Bajo	Lat. Alto	L. Bajo	Lat. Alto	Lat. Bajo
Regeneración								
Valor de R	0,52	0,47	0,32	0,35	0,59	0,40	0,39	0,36
Valor de p	0,0001	0,0001	0,0023	0,0001	0,0003	0,0001	0,0001	0,0001

2.3.2. Trayectorias sucesional para la biomasa aérea y estimaciones para su recuperación

Paisajes fragmentados pueden generar un desacoplamiento de los componentes estructurales, florísticos y funcionales que pueden desencadenar en respuestas particulares en la recuperación del bosque (Letcher & Chazdon, 2009). Los bosques de Caquetá no son la excepción, al menos para la recuperación de la biomasa. De este modo, la expansión de los bosques secundarios en áreas deforestadas y degradadas puede compensar parcialmente las elevadas pérdidas de carbono y otros servicios ecosistémicos. En este estudio se evidenciaron diferentes procesos inherentes a las etapas tempranas de la sucesión como el aclareo dependiente de la densidad y la acumulación del área basal como consecuencia del aumento del reclutamiento de árboles. Con el avance de la sucesión, aumenta la competencia entre especies, lo que reduce las tasas de colonización de muchas de las especies pioneras colonizadoras de maderas blandas, especialmente a limitaciones en el establecimiento.

Poorter *et al.*, (2016) analizaron 1468 parcelas en 45 sitios distribuidos a lo largo de distintos ambientes del neotrópico americano, apoyándose en el estudio de 45 cronosecuencias y en 28 parcelas en bosques maduros. En dicho estudio, la tasa de acumulación de biomasa varió 11,3 veces a través de los sitios (de 20 a 225 mg ha⁻¹), mientras que la tasa de recuperación relativa respecto a la biomasa de un bosque maduro de referencia, varió de 20 a 85% en todos los sitios.

Diversos modelos plantean que en un tiempo medio de 66 años es posible recuperar el 90% de la biomasa antigua e incluso algunos sitios con una sucesión entre 40 a 100 años han alcanzado mayores tasas que el bosque maduro (Figura 2.8). Esto último lo han atribuido probablemente a una alta abundancia de árboles remanentes de especies pioneras de larga vida, los cuales tienden a ser grandes, con altas cantidades de carbono almacenado antes de morir. Letcher y Chazdon, (2009) en una cronosecuencia estudiada en Costa Rica con parcelas en siete bosques primarios y 23 secundarios post-pasturas encontraron que la biomasa aérea se recuperó rápidamente después de 21-30 años, sin afectación del tiempo en uso de pasturas, mientras que la riqueza si se vio afectada negativamente.

En los bosques secundarios la biomasa varía en función de los atributos estructurales, florísticos y funcionales suscitados por el ensamble comunitario (Lohbeck *et al.*, 2013; Norden *et al.*, 2015), donde se presenta una mayor especialización de hábitat y distinción florística hacia los estadios extremos de sucesión temprana y tardía (Letcher *et al.*, 2015). El número de tallos y el área basal fueron las variables que presentaron los valores de correlación positiva más altos respecto a la edad de abandono, describiendo una curva de saturación con un fuerte incremento al inicio de la sucesión ($R^2 = 0,76$ y $p < 0,001$) y ($R^2 = 0,97$ y $p = 0,032$), respectivamente. En la primera fase sucesional de BSJ, el número de tallos fue más bajo con 232 ind. ha⁻¹ (ds = 16,8) y aumenta progresivamente a 437,3 (ds = 21,7) en los BSI y 730,8 ind. ha⁻¹ (ds = 16,2) en BSM.

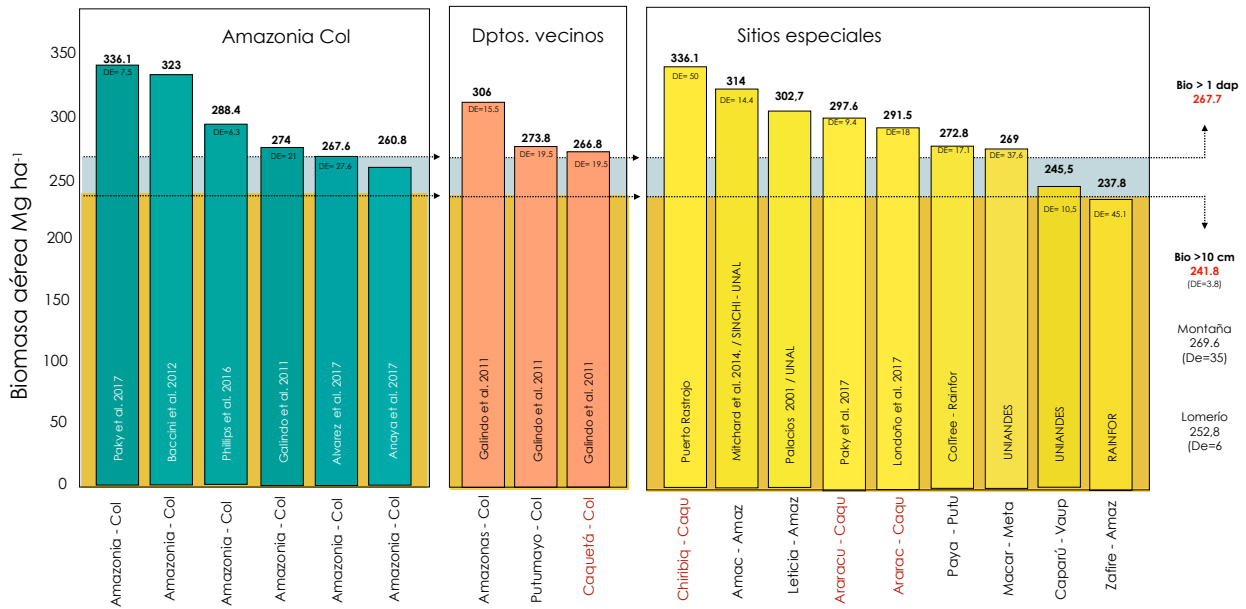


Figura 2.8. Contenidos de biomasa en distintos ecosistemas de la región de la Amazonia en Colombia. Se muestran los valores en Mg ha^{-1} para la Amazonia en general (Azul), por departamentos (naranja) y en sitios emblemáticos como parques naturales y estaciones biológicas (amarillo). Fuente: Elaboración propia.

En el caso del área basal, los BSJ alcanzan $5,81 \text{ m}^2$ ($ds = 0,91$), en los BSI $10,1 \text{ m}^2$ ($ds = 1,18$) y en los BSM un total de $18,5 \text{ m}^2$ ($ds = 1,33$). En los BP, el área basal presentó valores de $27,85 \text{ m}^2$ ($ds = 0,98$), relativamente inferiores a los reportados para otros bosques mejor conservados del departamento de Caquetá como Chiribiquete con $30,8 \text{ m}^2$ ($ds = 8,4$) y Araracuara con $29,8 \text{ m}^2$ ($ds = 0,97$) (Álvarez-Dávila *et al.*, 2017). En este estudio se evidenció que una reducción de los valores de área basal, suelen estar influenciados por los procesos de degradación forestal producto de la extracción selectiva de especies maderables, los cuales se han presentado históricamente en el área de influencia (Sinchi, 2020). La competencia inter e intraespecífica es sin duda uno de los mayores impulsores ecológicos del aumento de tallos y de la acumulación del área basal (Letcher y Chazdon, 2009; Poorter *et al.*, 2016; Van Breugel *et al.*, 2013). De acuerdo con Norden *et al.*, (2015) las tasas de cambio del área basal tienden a aumentar por efecto de reclutamiento y acumulación en el tiempo.

Un análisis no paramétrico de la varianza permitió evidenciar diferencias significativas en la mediana de la biomasa entre los estados sucesionales

($H=41,36$ y $p<0,001$) (Figura 2.9). En los primeros 20 años, la biomasa alcanza una media de $40,49 \text{ Mg ha}^{-1}$ ($ds = 27,79$), duplicándose al llegar a la etapa d BSI $83,73 \text{ Mg ha}^{-1}$ ($ds=10,51$) y BSM con $158,52 \text{ Mg ha}^{-1}$ ($ds = 11,91$). En los BP la media de biomasa fue de $241,89$ ($ds = 7,43$) siendo distinto al valor alcanzado en los BSM. En la mayoría de los casos, los valores de biomasa por estadio fueron superiores en el paisaje de montaña respecto al de lomerío ($H = 6,67$ y $p < 0,0093$).

En general, en montaña se alcanzó una media de 164 Mg ha^{-1} ($ds = 91,21$) mientras que en lomerío la media fue de $87,69 \text{ Mg ha}^{-1}$ ($ds = 73,73$). Aunque estos valores estuvieron fuertemente influenciados por una mayor proporcionalidad de parcelas de bosque primario en relación a las parcelas de bosque secundario en el paisaje de montaña, se presumen además que una mayor presencia de especies maderables de sucesión tardía en este paisaje, favorecería dicha tendencia

A partir de modelos lineales mixtos se generaron ecuaciones para predecir la biomasa aérea a partir de diversos parámetros biológicos y funcionales (Tabla 2.8). Se encontró que los mejores modelos predictivos para la biomasa aérea, incluyeron como

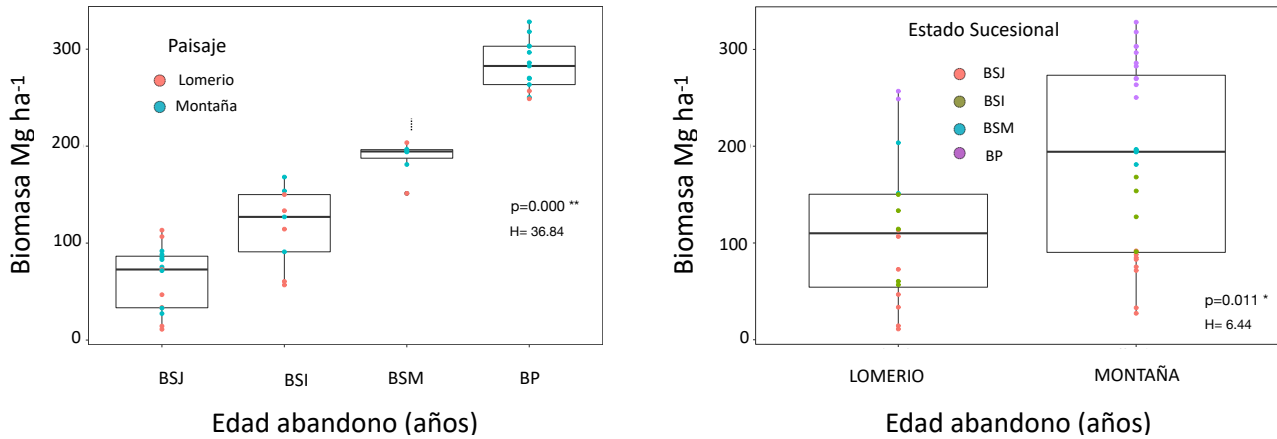


Figura 2.9. Análisis de varianza no paramétrica de la biomasa aérea entre los distintos estados sucesionales de bosque y entre los paisajes fragmentados de Caquetá. A. Valores de biomasa aérea entre los distintos estados sucesionales. B. Valores de la media para los dos paisajes fragmentados en estudio. Fuente: Elaboración propia.

variables independientes la edad y la riqueza específica, además del número de tallos y la densidad de la madera. Cuando se incluyó la edad, la riqueza y la densidad de la madera, el poder predictivo fue muy alto cercano al 94% (RMSE = 22,9; R² = 0,94; MAE=19,08). De acuerdo a este modelo, una vez las pasturas son abandonadas y se convierten en

bosques secundarios al cabo de 10 a 20 años, pueden almacenar entre 44,4 y 112,2 Mg ha⁻¹ de biomasa aérea. Estos valores son similares a los reportados por Vester & Cleef (1998) para bosques secundarios en áreas bien conservadas de la Amazonia Colombiana con 95,25 Mg ha⁻¹ (DE = 36,19).

Tabla 2.8. Coeficientes y valores de *p* para cada uno de los mejores modelos de predicción de la biomasa aérea en los bosques secundarios de Caquetá. Los valores fueron obtenidos mediante la función tidy del paquete broom de R versión 0.70 (Robinson & Hayes, 2020).

(1) Biomasa aérea (%) = Ln(Edad) + Riqueza_sp + (Media_Densidad madera)^2 + (1/Paisaje)								
	effect	group	term	estimate	std.error	statistic	df	p.value
1	fixed	NA	(Intercept)	157,28	8,76	17,95	0,89	0,0474
2	fixed	NA	EST_LN_EDAD	52,83	9,85	5,36	39,90	0,0000
3	fixed	NA	EST_Wood_Media	8,83	6,07	1,45	39,23	0,1538
4	fixed	NA	EST_Riqueza_sp	32,47	11,51	2,82	39,74	0,0074
5	random	Unidad Fisiográfica	sd_(Intercept)	11,17	NA	NA	NA	NA
6	random	Residual	sd_Observation	24,25	NA	NA	NA	NA

(2) Biomasa aérea (%) = Ln(Edad) + Riqueza_sp + (Tallos)^2 + (1/Unidad Fisiográfica)								
	effect	group	term	estimate	std.error	statistic	df	p.value
1	fixed	NA	(Intercept)	158,16	6,34	24,93	0,71	0,0638
2	fixed	NA	EST_LN_EDAD	47,18	10,58	4,46	37,63	0,0001
3	fixed	NA	EST_Riqueza_sp	36,37	11,31	3,22	39,97	0,0026
4	fixed	NA	EST_Tallos	10,55	9,38	1,12	38,29	0,2681
5	random	Unidad Fisiográfica	sd_(Intercept)	7,14	NA	NA	NA	NA
6	random	Residual	sd_Observation	24,71	NA	NA	NA	NA

(3) Biomasa aérea (%) = Ln(Edad) + Riqueza_sp + (CWM_Densidad madera)^2 + (1/Unidad Fisiográfica)								
	effect	group	term	estimate	std.error	statistic	df	p.value
1	fixed	NA	(Intercept)	157,25	8,90	17,67	0,89	0,0490
2	fixed	NA	EST_LN_EDAD	54,83	10,25	5,35	39,98	0,0000
3	fixed	NA	EST_CWM_Abun_Wood	7,46	7,03	1,06	39,51	0,2950
4	fixed	NA	EST_Riqueza_sp	43,78	10,87	4,03	40,00	0,0002
5	random	Unidad Fisiográfica	sd_(Intercept)	11,35	NA	NA	NA	NA
6	random	Residual	sd_Observation	24,54	NA	NA	NA	NA

Poorter *et al.*, (2016), indicaron que en los bosques secundarios neotropicales donde la precipitación es mayor a los 2500 mm, éstos podrían almacenar entre 75 y 121,8 Mg ha⁻¹ para este mismo rango de edad. Aunque estas diferencias parecen no ser significativamente distintas, sería previsible un mayor tiempo de recuperación en los bosques de Caquetá, donde los incendios han sido una práctica de manejo circunscrita al manejo de pasturas, retrasando la recuperación del sitio (De Faria *et al.*, 2020). Adicionalmente, la fuerte compactación del suelo por actividad del ganado y periodos de descanso del barbecho forestal cada vez más cortos, son fuertes condicionantes de la capacidad de recuperación del sitio (Garzón, 2019).

Aunque estos valores son altamente promisorios al inicio de la sucesión, estos tienden a decrecer con el avance sucesional (Figura 2.8). Mientras que para alcanzar el 50% (141,5 Mg ha⁻¹) del valor medio de la biomasa que albergan los bosques primarios mejor conservados del área de estudio (degradados), se requerirían al menos 27 años para alcanzar el 90% (254,7 Mg ha⁻¹) se requerirán de 86 años. Para los bosques mejor conservados de toda la Amazonia colombiana, varios estudios han reportado valores promedio de biomasa aérea de 281,7 Mg ha⁻¹ (DS = 13,8) (Galindo *et al.*, 2011; Londoño, 2011; Parky, Moreno, & Álvarez-Dávila, 2017; Phillips *et al.*, 2016), mientras que para el caso particular del departamento de Caquetá, Parky *et al.*, (2017) reportan valores de biomasa de 336 Mg ha⁻¹. Si tomamos estos niveles de conservación como referencia, los ecosistemas perturbados del departamento tardarían alrededor de 36 años para alcanzar el 50% de la biomasa (168Mg ha⁻¹) y 140 años para alcanzar el 90% (302,1Mg ha⁻¹).

Estas predicciones pueden considerarse bastante congruentes, si se tiene en cuenta que para los bos-

ques primarios bien conservados se han realizado estimaciones que oscilan entre los 300 y 500 años de edad (Martin *et al.*, 2016). Este fue el principal argumento por el cual Poorter *et al.*, (2016), propusieron que para las estimaciones de recuperación de la biomasa en bosques secundarios, fuera tomando como referencia el 90% de la biomasa, debido a la curva asintótica (Figura 2.8). Sin duda, la colonización rápida de especies de sucesión tardía y la activación más temprana de la fase de regeneración avanzada hacia bosques maduros (luego de la fase de eliminación de tallos), sería un factor determinante. Dichas especies son aportantes importantes a la biomasa y el carbono, debido a un mayor tamaño del árbol y alta densidad de la madera (Poorter *et al.*, 2019). Sin embargo, estas especies son raras (escasas), lo que justifica la necesidad de recuperar su diversidad. Es importante resaltar que el 50% del carbono que se almacena en los bosques de la Amazonia comprende el 1% de las especies arbóreas (Fauset *et al.*, 2015).

Con referencia a la disimilaridad en la cuantificación de la biomasa a nivel de paisaje, los modelos no mostraron mayor significancia (Figura 2.10). Pese a ello, se conoce que la riqueza de especies presentó el mayor efecto en los modelos, además que ha sido descrita como un fuerte impulsor de la biomasa, por lo que se presumen efectos diferenciales a nivel de paisaje (Poorter *et al.*, 2016).

Para el caso de la unidad de montaña que presentó menor fragmentación y un mayor pool de especies (SINCHI, 2020), alcanzar una recuperación del 50% de la biomasa podría tardar alrededor de 25 años, mientras que para lomerío, esto podría implicar unos 34 años. Este distanciamiento en tiempo para un mismo valor de recuperación de la biomasa sería mayor en la medida que aumente la edad del bosque en su trayectoria hacia los bosques secundarios maduros o primarios. De Faria *et al.*, (2020) en un

estudio de recuperación de la biomasa para toda la Amazonia (resolución 300 ha), demostró que los incendios, y la combinación de tala e incendios pueden reducir el tiempo de recuperación hasta en un 19 y 46%, respectivamente. Esta condición implicaría más tiempo de recuperación en la unidad de lomerío, donde los incendios, los periodos de descanso y la compactación del suelo, en todos los casos son mayores.

Las tasas de crecimiento anual de la biomasa fueron altamente variables entre las distintas etapas sucesionales, más altas en los BSJ con $5,6 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, leves en los BSI con $4,5 \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y más bajas en los BSM con $3,7 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Figura 2.8).

En todos los casos, estas estimaciones superaron las indicadas por el Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC), donde las tasas de acumulación de los bosques secundarios jóvenes (< 20 años) es de $5,2 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, mientras que los bosques secundarios antiguos (> 20 años) lo harían a una tasa de $2,7 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$.

De acuerdo al factor de conversión de la biomasa a carbono de 0.47 sugerido por el IPCC (Aalde *et al.*, 2006), los bosques secundarios del área estudiada tendrían una fijación neta de carbono anual de la atmósfera de $2.81 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en BSJ, $2.25 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en BSI y $1.8 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en BSM. Mientras que Poorter *et al.*, (2016) señalaron que

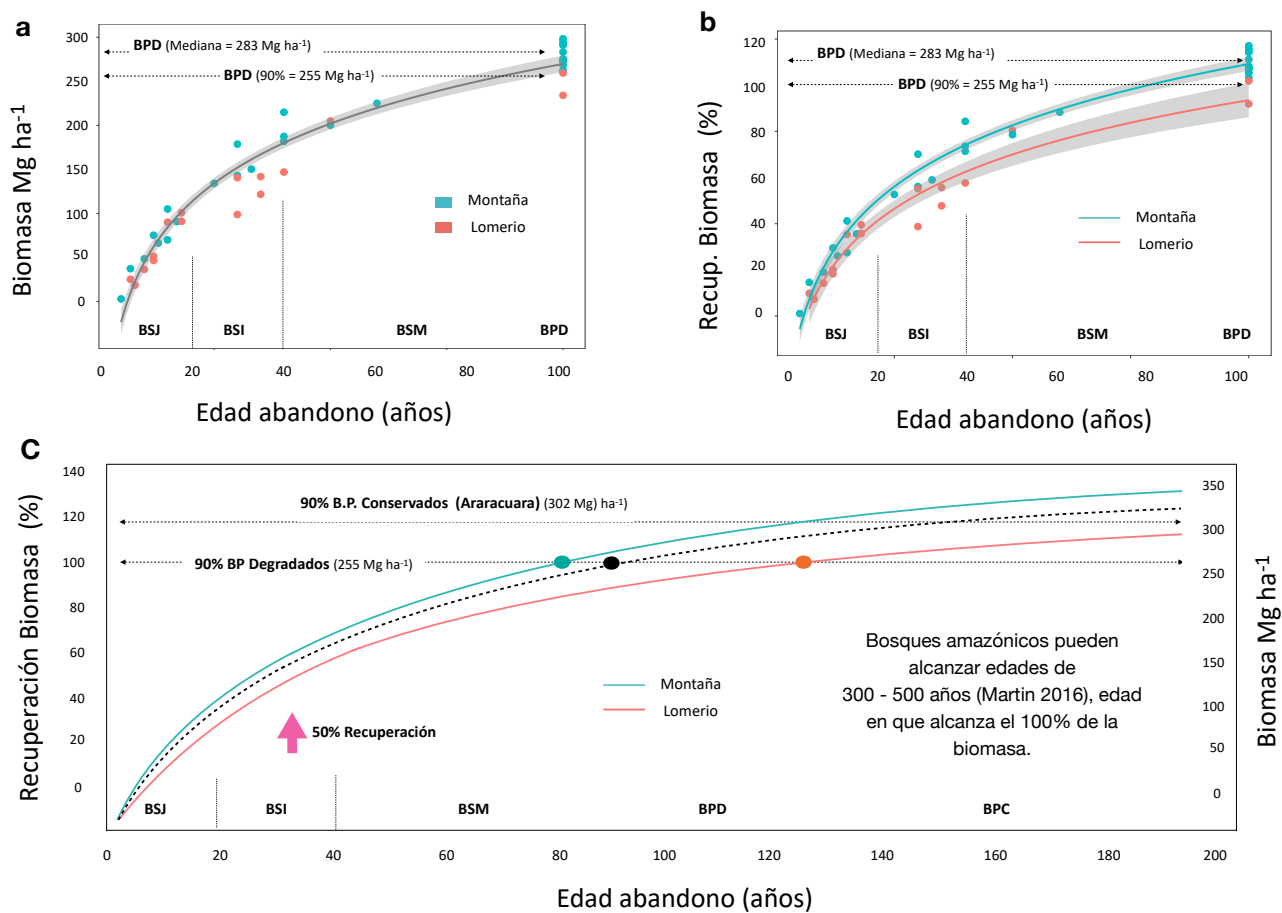


Figura 2.10. Modelos lineales generales y mixtos de recuperación de la biomasa de bosques secundarios en paisajes fragmentados del departamento de Caquetá. a. Recuperación de la biomasa absoluta en función de la edad de abandono. b. Recuperación de la biomasa relativa del BS en cada uno de los paisajes fragmentados. c. Modelo predictivo para la recuperación de la biomasa a largo plazo. Las puntuaciones verdes, negro y roja corresponden a las predicciones para alcanzar el 90% de la biomasa de los bosques primarios los cuales fueron tomados como referencia. Fuente: Elaboración propia.

hasta los 20 años, los bosques secundarios presentaban una absorción neta de carbono de 3,05 Mg C ha⁻¹ año⁻¹. Cook-Patton *et al.*, (2020) y Griscom *et al.*, (2017) estimaron para los bosques tropicales un promedio ponderado de 3,58 Mg C ha⁻¹ año⁻¹ y 3.16 Mg C ha⁻¹ año⁻¹.

A pesar del alto grado de degradación de los suelos y ecosistemas presentes en la zona de alta intervención de la Amazonia colombiana, estos valores resultan potenciales para recuperar la biomasa y el carbono liberado a la atmósfera por deforestación en la Amazonia (IDEAM, 2016). Cabe destacar que mientras que el balance de carbono que incluye las pérdidas por deforestación y emisión fósil resulta positiva principalmente por el papel que cumple la fijación de carbono por las extensas coberturas de bosques primarios, y en menor proporción por la

regeneración de los bosques secundarios (Phillips *et al.*, 2017), cuando se analiza a nivel de Caquetá, este mismo balance resulta negativo (SINCHI, 2020).

En este estudio en las primeras etapas sucesionales el BSJ absorbe 11,7 veces más carbono que el fijado anualmente por una hectárea de bosque primario bien conservado en la Amazonia con tasas de fijación de biomasa de 0,40 Mg ha⁻¹ año⁻¹ (Phillips *et al.*, 2017). Para el caso de las tasas anuales en las etapas intermedias (BSI) y etapas avanzadas de sucesión (BSM), éstas representan hasta 9,4 y 7,6 veces la tasa de absorción del bosque primario. Estos valores son bastante potenciales para recuperar carbono y otras propiedades ecosistémicas en programas de restauración ecológica. Si bien los valores presentados son prometedores, en todos los casos estarían soportados en prácticas de restauración pasiva.

Tabla 2.9. Modelos lineales mixtos para la biomasa aérea en función de la edad de abandono y atributos estructurales, funcionales y florísticos del bosque secundario. Se presentan los valores para los parámetros de las variables predictoras. La selección se realizó mediante el criterio de información de Akaike (AIC) utilizando la función `model.sel` del paquete MuMIn de R versión 1.43.17 (Bartoñ, 2020).

Rankin	Modelos	(Intercept)	Edad	CWM_Abund Densidad_madera	Tallos	Riqueza_sp	Margalef	Densidad madera	df	logLik	AIC	delta	weight
1	Modelo_8	157,281	52,831	NA	NA	32,466	NA	8,830	6	-191,12	396,516	0,000	0,2804
2	Modelo_11	158,158	47,180	NA	10,546	36,370	NA	NA	6	-191,14	396,568	0,052	0,2732
3	Modelo_4	157,252	54,831	7,458	NA	43,784	NA	NA	6	-191,46	397,199	0,683	0,1993
4	Modelo_13	157,861	49,314	NA	15,555	NA	29,074	NA	6	-192,32	398,927	2,411	0,0840
5	Modelo_9	156,699	57,847	NA	NA	NA	24,608	11,256	6	-192,33	398,946	2,430	0,0832
6	Modelo_5	156,554	61,015	7,113	NA	NA	36,182	NA	6	-193,38	401,040	4,524	0,0292
7	Modelo_10	157,549	51,972	NA	NA	40,608	NA	NA	5	-194,88	401,351	4,835	0,0250
8	Modelo_7	156,842	66,160	NA	14,230	NA	NA	13,924	6	-193,84	401,953	5,437	0,0185
9	Modelo_12	156,843	58,469	NA	NA	NA	32,951	NA	5	-196,76	405,099	8,584	0,0038
10	Modelo_3	157,045	72,149	4,971	23,713	NA	NA	NA	6	-195,93	406,134	9,618	0,0023

Modelo_3 <- lmer(BTOTAL ~ EST_LN_EDAD + EST_CWM_Abun_Wood^2 + EST_Tallos^2 + (1 | Unidad Fisiográfica), data = BIOMAX)

Modelo_4 <- lmer(BTOTAL ~ EST_LN_EDAD + EST_CWM_Abun_Wood^2 + EST_Riqueza_sp + (1 | Unidad Fisiográfica), data = BIOMAX) # 3

Modelo_5 <- lmer(BTOTAL ~ EST_LN_EDAD + EST_CWM_Abun_Wood^2 + EST_Margalef + (1 | Unidad Fisiográfica), data = BIOMAX)

Modelo_7 <- lmer(BTOTAL ~ EST_LN_EDAD + EST_Wood_Media^2 + EST_Tallos^2 + (1 | Unidad Fisiográfica), data = BIOMAX)

Modelo_8 <- lmer(BTOTAL ~ EST_LN_EDAD + EST_Wood_Media^2 + EST_Riqueza_sp + (1 | Unidad Fisiográfica), data = BIOMAX) # Ranki1

Modelo_9 <- lmer(BTOTAL ~ EST_LN_EDAD + EST_Wood_Media^2 + EST_Margalef + (1 | Unidad Fisiográfica), data = BIOMAX)

Modelo_10 <- lmer(BTOTAL ~ EST_LN_EDAD + EST_Riqueza_sp + (1 | Unidad Fisiográfica), data = BIOMAX)

2.3.3. Trayectorias sucesional para riqueza y estimaciones para su recuperación

El grado y la tasa de recuperación de un bosque dependen de los indicadores o atributos que sean considerados para medir la recuperación (Guariguata y Ostertag, 2001; Mora *et al.*, 2015; Michiel Van Breugel *et al.*, 2006). Por ejemplo, para la diversidad y la composición de especies, la vegetación remanente puede ser más importante que la edad, así como en las propiedades de la matriz del bosque alrededor de los sitios (Norden *et al.*, 2009; Van Breugel *et al.*, 2013). Por ejemplo, Aidé en una cronosecuencia de bosques secundarios en pasturas abandonadas en Puerto Rico, determinaron que la riqueza de especies se produce rápidamente, pero no la composición de las especies en comparación con los sitios más antiguos. En general, son varios los estudios que coinciden en que el tiempo que puede tardar la sucesión secundaria en recuperar una composición similar a la de los bosques maduros llega a ser no inferior a 80 o 100 años (Aide *et al.*, 2000; Denslow y Guzman, 2000; Poorter *et al.*, 2016; Saldarriaga, 1994).

En la presente investigación se encontró que los paisajes fragmentados del Caquetá albergan alrededor de 1200 especies representadas principalmente por árboles y palmas. La unidad de montaña presentó los mejores valores en términos de diversidad con

una mediana por sitio (parcela) de 56 especies ($0,25 \text{ ha}^{-1}$, $ds = 31,3$), mientras que los bosques de la unidad de lomerío presentaron 30 especies ($ds = 22,5$) ($H = 6,31$ y $p=0,012$). Crouzeilles *et al.*, (2020) demostraron que una baja desviación estándar dentro de un paisaje significaría mayores posibilidades de que varios sitios en regeneración natural, recuperen con éxito la biodiversidad en comparación con los bosques de referencia. Sin embargo, en este estudio se encontró una desviación más baja en lomerío, lo que por el contrario podría representar una homogeneización florística producto de una mayor abundancia de especies pioneras y de la pérdida de especies maderables de sucesión tardía por tala selectiva.

De acuerdo con los estados sucesionales, en ambas unidades se presentaron incrementos diferenciales en el número de especies conforme aumentó la edad de abandono ($H=35,9$ y $p<0,001$) (Figura 2.11). Una vez las pasturas son abandonadas, las especies herbáceas colonizan las áreas degradadas generando condiciones propicias para el establecimiento de especies de tipo arbusto y arbóreo. Durante esta primera etapa sucesional la riqueza alcanzó una mediana 16,9 ($ds = 11,8$), con predominancia de especies de rápido crecimiento demandantes de luz. Luego, la riqueza se incrementa en las etapas de BSI (mediana=34,2 y $ds = 11,4$) debido principalmente al cierre del dosel que limita el establecimiento y la dominancia de algunas especies pioneras aún tardías

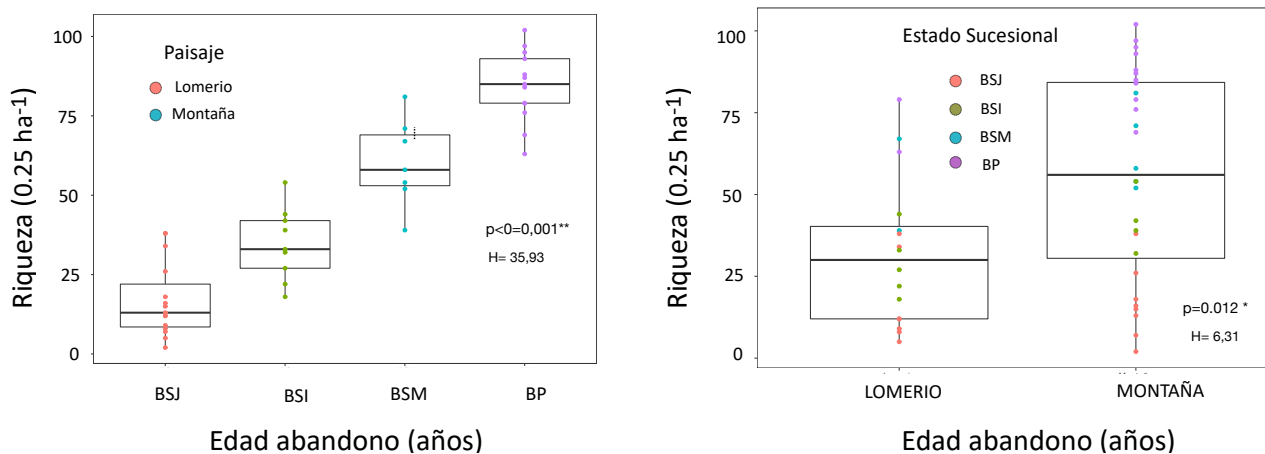


Figura 2.11. Análisis de varianza de la riqueza específica en paisajes fragmentados de Caquetá. Variación de la riqueza por estado sucesional (izquierda). Variación de la riqueza por unidades fisiográficas (derecha). Prueba de Kruskal-Wallis ($p < 0,05$).

de las etapas anteriores, lo que implica que otras especies más tolerantes a la sombra se establezcan en el sotobosque.

En esta investigación se encontraron en los bosques valores similares a los reportados en las etapas de sucesión avanzada como los BSM, debido a la fase de eliminación de tallos en la etapa anterior, asociada a las especies de fase madura que dominaron la riqueza de especies (mediana = 60,3 y $ds = 13,9$). La transición hacia bosques primarios de referencia se produce de manera gradual y a tasas más lentas que el resto de etapas que previas. Esto evidencia que la diversidad y la composición de las comunidades vegetales suelen ser deterministas, cuya velocidad es impulsada por la variación en que las especies que se reclutan y desaparecen de los bosques secundarios en todo el paisaje (Van Breugel *et al.*, 2013). Durante estos estados, la competencia se hace más fuerte y muchas especies de los bosques primarios sufren serias limitaciones de semillas, lo que restringe procesos de dispersión y colonización de forma eficiente (San-José, Arroyo-Rodríguez, Jordano, Meave, y Martínez-Ramos, 2019). Adicionalmente, los efectos antropogénicos como la tala selectiva de especies arbóreas de sucesión tardía, los efectos de la fragmentación que reducen los parches y amplían la distancia entre ellos, y los efectos de borde, entre otros, promueven esta dinámica sucesional (Arroyo-Rodríguez, Andresen, Bravo, y Stevenson, 2015; Phillips *et al.*, 2017).

Varios estudios han señalado que los valores de diversidad se recuperan rápidamente en los bosques secundarios tropicales (Letcher y Chazdon, 2009; Rozendaal *et al.*, 2019; Van Breugel *et al.*, 2013). En efecto los bosques secundarios en paisajes fragmentados de Caquetá recuperan valores de diversidad rápidamente, incluso a niveles similares a los de recuperación de la biomasa aérea. Los modelos obtenidos en el presente estudio tuvieron una alta capacidad predictiva para la recuperación de la riqueza específica ($RMSE=9,85$; $R^2=0,89$; $MAE=8,36$) (Figura 2.12).

Las variables con mayor capacidad predictiva fueron la edad de abandono, la densidad de madera, la media ponderada de la comunidad y el número de tallos [(Riqueza (%)) = $\ln(\text{Edad}) + (\text{CWM_Densidad-}$

$\text{Madera_Abund}) + (\text{Tallos})^2 + (1/\text{Unidad Fisiográfica})]$ (Tablas 2.10 y 2.11). Rozendaal *et al.*, (2019) en un estudio de bosques secundario del neotrópico determinó que la edad de abandono fue la que más influyó en las tasas de recuperación de la diversidad, siendo más fuerte que otros predictores asociados a la cobertura forestal del paisaje y el uso del suelo.

En esta investigación los bosques secundarios de Caquetá recuperaron el 50% de la riqueza del bosque primario después de 24 años de abandono, mientras que el 90% se alcanza después de 85 años de abandono. Estos valores a pesar de denotar rápidos incrementos al inicio de la sucesión, también exponen tiempos relativamente prolongados para el restablecimiento de la riqueza florística del bosque original, más específicamente de la composición de aquellas especies de sucesión tardía. R

Rozendaal *et al.*, (2019) para un amplio conjunto de parcelas del bosque neotropical, indicaron que después de tan solo 20 años de sucesión era posible recuperar hasta un 80% de la riqueza de especies de crecimiento antiguo, mientras que para Martin, Newton, y Bullock, (2013), estos se recuperarían después de 50 años. Es muy probable que exista sesgo en los valores de la media estadística al incluir muestras relativamente grandes por una parte y también que las condiciones de degradación del sitio o del paisaje no sean tan severas como ocurre en la zona bajo estudio, tal vez la zona más intervenida de toda la región en la Amazonia colombiana (SINCHI, 2018).

A nivel de sitio, se ha definido que la recuperación relativamente rápida de la riqueza de especies es facilitada por legados forestales (Letcher y Chazdon, 2009; Rozendaal *et al.*, 2019). Sin embargo, estos legados salen muy mal librados luego del uso intensivo y prolongado como pasturas ganaderas (Garzón, 2019). De otra parte, también se ha encontrado la fuerte influencia de la configuración y calidad del paisaje sobre la recuperación de la riqueza (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2015). Un paisaje muy fragmentado como sucede en Caquetá, no permite que muchas de las especies de árboles logren dispersar sus semillas de forma eficiente; cuando lo hacen, los efectos de borde cobran importancia limitando el reclutamiento de las mismas.

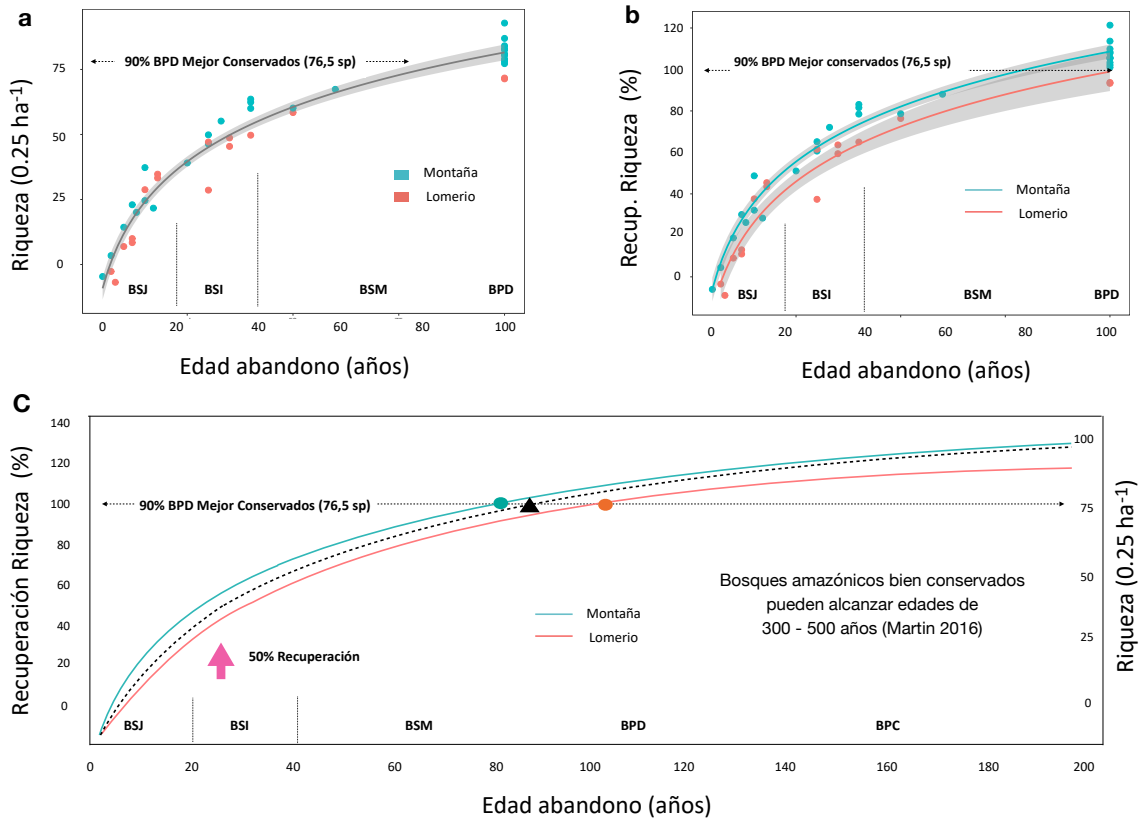


Figura 2.12. Modelos lineales generales y mixtos de recuperación de la riqueza específica de bosques secundarios en paisajes fragmentados del departamento de Caquetá. a. Recuperación de la riqueza absoluta en función de la edad de abandono. b. Recuperación de la riqueza relativa del BS en cada uno de los paisajes fragmentados. c. Modelo predictivo para la recuperación de la riqueza a largo plazo. Las puntuaciones verdes, negro y roja corresponden a las predicciones para alcanzar el 90% de la riqueza de los bosques primarios degradados tomados como referencia. Fuente: Elaboración propia.

Tabla 2.10. Coeficientes y valores de p para cada uno de los mejores modelos de predicción de la biomasa aérea en los bosques secundarios de Caquetá. Los valores fueron obtenidos mediante la función tidy del paquete broom de R versión 0.70 (Robinson y Hayes, 2020).

	effect	group	Término	estimate	std. error	statistic	df	p.value
1	fixed	NA	Intercepto	61,64	2,63	23,41	61,64	2,63
2	fixed	NA	Ln (Edad)	21,40	4,65	4,61	21,40	4,65
3	fixed	NA	CWM_Abundancia_Madera	-5,34	3,91	-1,36	-5,34	3,91
4	fixed	NA	Tallos	12,31	4,89	2,52	12,31	4,89
5	random	Unidad Fisiográfica	Desviación estándar intercepto	2,29	NA	NA	NA	NA
6	random	Residual	Desviación estándar observaciones	13,55	NA	NA	NA	NA

Debido a una alta corrección de las variables asociadas a los distintos atributos estructurales y de diversidad, los tiempos de recuperación fueron altamente similares a los de recuperación de la biomasa. La unidad de lomerío tendría tiempos de recuperación de la riqueza de especies superiores a los de montaña. Luego de ser abandonados los BS de montaña requerirán de 22 años para alcanzar el 50% y 80 años para alcanzar el 90%. Entre tanto en lomerío, se requerirá de 28 años para alcanzar el 50% de la riqueza de especies y 103 años para alcanzar el 90%.

Los bosques secundarios mostraron alto valor para la conservación de la biodiversidad, sin embargo, a nivel de riqueza de especies difícilmente lograrían alcanzar valores similares a los del bosque primario original o remanente mejor conservado del área bajo estudio. Es probable pensar que recuperar la biodiversidad en términos de composición de especies puede ser utópico en el lomerío, dados los altos niveles de degradación del paisaje y la extinción local de especies valiosas y de muchos mecanismos ecológicos asociados a ellas.

Tabla 2.11. Modelos lineales mixtos para la recuperación de la riqueza de especies en función de la edad de abandono y atributos estructurales, funcionales y florísticos del bosque secundario. Se presentan los valores para los parámetros de las variables predictoras. La ponderación se realizó mediante el criterio de información de Akaike (AIC) utilizando la función `model.sel` del paquete MuMIn de R versión 1..43.17 (Bartoñ, 2020).x

Rankin	Modelos	(Intercept)	Edad	EST_CWM_Abun_Wood	EST_Tallos	EST_CWM_Area_Wood	df	logLik	AIC	delta	weight
1	Modelo_3	61,6444	21,4047	-5,3355	12,3094	NA	6	-167,355	348,981	0,000	0,669
2	Modelo_5	61,4648	22,8223	NA	13,2759	-2,4572	6	-168,125	350,520	1,539	0,310
3	Modelo_2	60,8259	29,2427	-8,0598	NA	NA	5	-172,461	356,500	7,519	0,016
4	Modelo_4	60,5353	31,5734	NA	NA	-5,1002	5	-173,597	358,774	9,793	0,005
5	Modelo_1	60,3690	35,3704	NA	NA	NA	4	-176,814	362,654	13,674	0,001

Modelo_3 <- lmer (REC_RIQ ~ EST_LN_EDAD + EST_CWM_Abun_Wood^2 + EST_Tallos^2 + (1 | Unidad Fisiográfica), data = BIOMAX)
 Modelo_5 <- lmer (REC_RIQ ~ EST_LN_EDAD + EST_CWM_Area_Wood^2 + EST_Tallos^2 + (1 | Unidad Fisiográfica), data = BIOMAX)
 Modelo_2 <- lmer (REC_RIQ ~ EST_LN_EDAD + EST_CWM_Abun_Wood^2 + (1 | Unidad Fisiográfica), data = BIOMAX)
 Modelo_4 <- lmer (REC_RIQ ~ EST_LN_EDAD + EST_CWM_Area_Wood^2 + (1 | Unidad Fisiográfica), data = BIOMAX)
 Modelo_1 <- lmer (REC_RIQ ~ EST_LN_EDAD + (1 | Unidad Fisiográfica), data = BIOMAX)

2.4. Literatura citada

- Aalde, H., Gonzalez, P., Gytarsky, M., Krug, T., Kurz, W., Ogle, S., ... Ravindranath, N. H. (2006). Tierras Forestales. In *Directrices del IPCC de 2006 para los inventarios nacionales de gases de efecto invernadero*. IGES, Japón.
- Aide, T., Zimmerman, L., Herrera, M., Rosario, A., y Serrano, M. (2000). Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: Implications for restoration ecology. *Restoration Ecology*, 8(4), 328–338. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2000.80048.x>
- Álvarez-Dávila, E., Cayuela, L., González-Caro, S., Aldana, A. M., Stevenson, P. R., Phillips, O., ... Rey-Benayas, J. M. (2017). Forest biomass density across large climate gradients in northern South America is related to water availability but not with temperature. *PLoS ONE*, 12(3), 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171072>
- Arroyo-Rodríguez, V., Andresen, E., Bravo, S., y Stevenson, P. (2015). Seed Dispersal by Howler Monkeys: Current Knowledge, Conservation Implications, and Future Directions. *Springer Science*, 111–139. <https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1960-4>

- Arroyo-Rodríguez, Víctor, Melo, F. P. L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J. A., ... Tabarelli, M. (2017). Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*, 92(1), 326–340. <https://doi.org/10.1111/brv.12231>
- Bartoń, K. (2020). MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.43. Retrieved from <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf>.
- Chazdon, R., Finegan, B., Capers, R., Salgado-Negret, B., Casanoves, F., Boukili, V., & Norden, N. (2010). Composition and Dynamics of Functional Groups of Trees During Tropical Forest Succession in Northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 42(1), 31–40. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00566.x>
- Chazdon, Robin. (2014). *Second growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. University of Chicago Press.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 117–143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Collier, M. J., y Devitt, C. (2015). Novel ecosystems: Challenges and opportunities for the Anthropocene. *Anthropocene Review*, 3(3), 231–242. <https://doi.org/10.1177/2053019616662053>
- Cook-Patton, S. C., Leavitt, S. M., Gibbs, D., Harris, N. L., Lister, K., Anderson-Teixeira, K. J., ... Griscom, B. W. (2020). Mapping carbon accumulation potential from global natural forest regrowth. *Nature*, 585, 545–550. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2686-x>
- Crouzeilles, R., Maurenza, D., Prieto, P. V., Barros, F. S. M., Jakovac, C., Ferreira, M. S., ... Guariguata, M. R. (2020). Associations between socio-environmental factors and landscape-scale biodiversity recovery in naturally regenerating tropical and subtropical forests. *Conservation Letters*, 1–9. <https://doi.org/10.1111/conl.12768>
- De Faria, B., Marano, G. ., Piponiot, C., Rattis, L. ., Rech, A. ., y Collalti, A. (2020). Model-based estimation of Amazonian forests recovery time after drought and fire events. *Preprints*, 1–19. <https://doi.org/10.20944/preprints202007.0750.v1>
- De Walt, S., Maliakal, S., y Denslow, J. (2003). Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: Implications for wildlife. *Forest Ecology and Management*, 182(1–3), 139–151. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00029-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00029-X)
- Denslow, J., y Guzman, S. (2000). Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *Journal of Vegetation Science*, 11(2), 201–212. <https://doi.org/10.2307/3236800>
- Fauset, S., Johnson, M. O., Gloor, M., Baker, T. R., Monteagudo M., A., Brienen, R. J. W., ... Phillips, O. L. (2015). Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nature Communications*, 6, 1–9. <https://doi.org/10.1038/ncomms7857>
- Ferreira, C., Piedade, M., Wittmann, A., y Franco, A. (2010). Plant reproduction in the Central Amazonian floodplains: challenges and adaptations. *AoB PLANTS*, 1–14. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plq009>
- Finegan, B., Pinillos, M., Ojima, D., Lozanoff, J., Menezes, R., Noellemeyer, E., ... Sarmiento, G. (2009). Shared Functions and constraints of natural and managed systems: implications for human well-being in a changing environment.
- Galindo, G., Cabrera, E., Vargas, D., Pabón, H., Yepes, A., Phillips, J. F., ... Ordoñez, M. F. (2011). *Estimación de la biomasa aérea usando datos de campo e información de sensores remotos*. Retrieved from <http://documentacion.ideam.gov.co/openbiblio/bvirtual/022105/PARTE3.pdf>
- Garzón, M. (2019). *Indicadores de pasturas degradadas para el monitoreo de la actividad ganadera en áreas de lomerío del departamento del Caquetá*. Pontificia Universidad Javeriana.
- Griscom, B., Adams, J., Ellis, P. W., Houghton, R. A., Lomax, G., Miteva, D. A., ... Fargione, J. (2017). Natural climate solutions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(44), 1–6. <https://doi.org/10.1073/pnas.1710465114>
- Guariguata, M., y Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148(1–3), 185–206. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00535-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00535-1)
- Hammer, Ø., Harper, D., y Ryan, P. D. (2001). Past: Paleontological Statistics Software Package for

- Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, *Current Science*, 4(1), 4–9.
- Hobbs, R., Higgs, E., Hall, C. M., Bridgewater, P., Chapin, F. S., Ellis, E. C., ... Yung, L. (2014). Managing the whole landscape: Historical, hybrid, and novel ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12(10), 557–564. <https://doi.org/10.1890/130300>
- Hobbs, R., Higgs, E., y Harris, J. A. (2009). Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(11), 599–605. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.05.012>
- Horn, H. S. (1966). Measurement of “Overlap” in Comparative Ecological Studies. *The American Naturalist*, 100(914), 419–424. <https://doi.org/10.1086/282436>
- IDEAM. (2016). Monitoreo y seguimiento al fenómeno de la deforestación en Colombia. Retrieved from <http://www.ideam.gov.co/web/bosques/deforestacion-colombia>
- Kattan, G. H., Aronson, J., y Murcia, C. (2016). Does the novel ecosystem concept provide a framework for practical applications and a path forward? A reply to Miller and Bestelmeyer. *Restoration Ecology*, 24(6), 714–716. <https://doi.org/10.1111/rec.12453>
- Letcher, S., y Chazdon, R. L. (2009). Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in Northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 41(5), 608–617. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00517.x>
- Letcher, Susan, Lasky, J., Chazdon, R., Norden, N., Wright, J., Meave, J., ... Williamson, B. (2015). Environmental gradients and the evolution of successional habitat specialization: A test case with 14 Neotropical forest sites. *Journal of Ecology*, 103(5), 1276–1290. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12435>
- Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J., Paz, H., ... Bongers, F. (2013). Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*, 94, 1211–1216. <https://doi.org/10.1890/12-1850.1>
- Londoño, A. C. (2011). *Flora and dynamics of an upland and a floodplain forest in Peña Roja, Colombian Amazonia*. Amsterdam: Universiteit van Amsterdam.
- Magurran, A. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. New Jersey: Princeton University Press.
- Martin, P. A., Newton, A. C., y Bullock, J. M. (2013). Carbon pools recover more quickly than plant biodiversity in tropical secondary forests. *Royal Society*, 280, 1–8. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2236>
- Martin, P., Jung, M., Brearley, F. Q., Ribbons, R. R., Lines, E. R., y Jacob, A. L. (2016). Can we set a global threshold age to define mature forests? *PeerJ*, 2016(2), 1–15. <https://doi.org/10.7717/peerj.1595>
- Miller, J. R., y Bestelmeyer, B. T. (2016). What’s wrong with novel ecosystems, really? *Restoration Ecology*, 24(5), 577–582. <https://doi.org/10.1111/rec.12378>
- Mora, F., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Pérez-Jiménez, A., Trilleras, J., y Balvanera, P. (2015). Testing Chronosequences through Dynamic Approaches: Time and Site Effects on Tropical Dry Forest Succession. *Biotropica*, 47(1), 38–48. <https://doi.org/10.1111/btp.12187>
- Moreno, C. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. *M&T-Manuales y Tesis SEA, Vol. 1*. Retrieved from <https://ejournal.poltektegal.ac.id/index.php/siklus/article/view/298%0Ahttp://repositorio.unan.edu.ni/2986/1/5624.pdf%0Ahttp://dx.doi.org/10.1016/j.jana.2015.10.005%0Ahttp://www.biomedcentral.com/1471-2458/12/58%0Ahttp://ovidsp.ovid.com/ovidweb.cgi?T=JS&P>
- Morse, N., Pellissier, P. A., Cianciola, E. N., Brereton, R. L., Sullivan, M. M., Shonka, N. K., ... McDowell, W. H. (2015). Novel ecosystems in the Anthropocene: A revision of the novel ecosystem concept for pragmatic applications. *Ecology and Society*, 19(2), 1–11. <https://doi.org/10.5751/ES-06192-190212>
- Muñiz-Castro, M. (2008). *Sucesión secundaria y establecimiento de especies arbóreas nativas para restauración de bosque mesófilo de montaña en potreros abandonados del centro de Veracruz*. Instituto de Ecología A.C, Xalapa, Veracruz, México.
- Murcia, U., Medina, R., Rodríguez, J., Hernández, A., Herrera, E., y Castellanos, H. (2014). Cambio de uso del suelo: Monitoreo de los bosques y otras coberturas de la Amazonia Colombiana, a escala 1:100.000. Cambios multitemporales 2002 al 2012, con énfasis en el periodo 2007-

2012. Bogotá, D.C: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI.
- Naranjo, L. (2015). Paisajes diseñados y ecosistemas emergentes : alternativas de manejo de la biodiversidad en agroecosistemas. In *Taller Procesos de fragmentación, conectividad y permeabilidad de paisajes en Colombia* (p. 18). WWF Colombia.
- Norden, N, Chazdon, R. L., Chao, A., Jiang, Y. H., y Vilchez-Alvarado, B. (2009). Resilience of tropical rain forests: Tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters*, 12(5), 385–394. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01292.x>
- Norden, Natalia, Angarita, H. A., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., Cerda, I. G. D. La, Van Breugel, M., ... Chazdon, R. L. (2015). Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(26), 8013–8018. <https://doi.org/10.1073/pnas.1500403112>
- Norden, Natalia, Mesquita, R. C. G., Bentos, T. V., Chazdon, R. L., & Williamson, G. B. (2011). Contrasting community compensatory trends in alternative successional pathways in central Amazonia. *Oikos*, 120(1), 143–151. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18335.x>
- Parky, E., Moreno, F., y Álvarez-Dávila, E. (2017). Contenido de carbono en un bosque de tierra firme del resguardo Nonuya-Villazul, amazonia Colombiana. *Colombia Forestal*, 20(2), 144–157. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2017.2.a04>
- Phillips, J., Duque, Á., Scott, C., Wayson, C., Galindo, G., Cabrera, E., ... Yepes, A. (2016). Live aboveground carbon stocks in natural forests of Colombia. *Forest Ecology and Management*, 374, 119–128. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.05.009>
- Phillips, O. L., Brienen, R. J. W., Gloor, E., Baker, T. R., Lloyd, J., Lopez-Gonzalez, G., ... Ricardo, J. (2017). Carbon uptake by mature Amazon forests has mitigated Amazon nations' carbon emissions. *Carbon Balance and Management*, 12(1), 1–9. <https://doi.org/10.1186/s13021-016-0069-2>
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T. M., Almeyda Zambrano, A., Balvanera, P., Becknell, J. M., ... Rozendaal, D. M. A. (2016). Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature*, 530(7589), 211–214. <https://doi.org/10.1038/nature16512>
- Poorter, L., Rozendaal, D. M. A., Bongers, F., Almeida-cortez, J. S., Zambrano, María, A., Álvarez, F. S., ... Westoby, M. (2019). Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. *Nature Ecology & Evolution*, 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0882-6>
- Robinson, D., y Hayes, A. (2020). broom: Convert Statistical Analysis Objects into Tidy Tibbles. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=broom> .
- Rozendaal, D. M. A., Bongers, F., Aide, T. M., Álvarez-Dávila, E., Ascarrunz, N., Balvanera, P., ... Poorter, L. (2019). Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Science Advances*, 5(3). <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau3114>
- Saldarriaga, J. (1994). *Recuperación de la selva de “tierra firme” en el alto Río Negro Amazonia colombiana-venezolana. Estudios en la Amazonia Colombiana*. Bogotá (Colombia): Editorial Presencia.
- San-José, M., Arroyo-Rodríguez, V., Jordano, P., Meave, J. A., y Martínez-Ramos, M. (2019). The scale of landscape effect on seed dispersal depends on both response variables and landscape predictor. *Landscape Ecology*, 34(5), 1069–1080. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00821-y>
- SINCHI. (2018). Informe de Gestión 2018 “Investigación científica para el desarrollo sostenible de la Amazonía colombiana”. Bogotá, D.C. Retrieved from <https://datos.siatac.co/pages/coberturas>
- SINCHI. (2020). Informe de Gestión 2019 “Investigación científica para el desarrollo sostenible de la Amazonía colombiana”. Bogotá, D.C.
- Terborgh, J., Feeley, K., Silman, M., Nuñez, P., y Balukjian, B. (2006). Vegetation dynamics of predator-free land-bridge islands. *Journal of Ecology*, 94(2), 253–263. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01106.x>
- Van Breugel, M., Hall, J. S., Craven, D., Bailon, M., Hernandez, A., Abbene, M., y Van Breugel, P. (2013). Succession of ephemeral secondary forests and their limited role for the conservation of floristic diversity in a human-modified tropical landscape. *PLoS ONE*, 8(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082433>
- Van Breugel, Michiel, Martínez-Ramos, M., y Bongers, F. (2006). Community dynamics during early sec-

- secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 22(6), 663–674. <https://doi.org/10.1017/S0266467406003452>
- Vandermeer, F., Odling-Smee, F., Laland, K., y Feldman, M. (2004). *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution (MPB-37)*. Princeton; Oxford: Princeton University. <https://doi.org/10.2307/j.ctt24hqpd>
- Warton, D., Wright, S., y Wang, Y. (2012). Análisis multivariados basados en la distancia de dispersión y ubicación confusos. *Métodos Ecol Evol*, 3(1), 89–101.

3

Potencial de regeneración natural de los ecosistemas disturbados

Luis Eduardo Rivera¹, Carlos Hernando Rodríguez-León²
Autor para correspondencia: crodriguez@sinchi.org.co

3.1. Introducción

En la Amazonia nor-occidental colombiana, la pérdida y fragmentación del hábitat es un proceso a escala de paisaje que resulta en parches remanentes de vegetación, dispersos en una matriz de pasturas producto de la ganadería extensiva (Armenteras, Murcia, Gonzales, Barón & Arias 2019; Meza-Elizalde & Armenteras, 2018; Murcia-García, Jaramillo, Cañón & Latorre, 2016). Múltiples repercusiones están asociadas a la diversidad y persistencia de las especies, el funcionamiento de los ecosistemas y el bienestar humano que se beneficia de servicios que éstos proveen (Armenteras & Vargas, 2016; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017).

Menos evidentes son las afectaciones a procesos ecológicos esenciales para la regeneración natural, los cuales en su mayoría configuran múltiples interacciones planta-animal, así como con las condiciones abióticas del sitio (Camacho & Ruiz, 2012; Jordano *et al.*, 2011) (Figura 3.1). En paisajes fuertemente fragmentados como los del Caquetá, la capacidad de absorbanza de perturbaciones (resistencia), así como la capacidad de recuperar funciones (resiliencia) (Balvanera & Cotler, 2009; Casanoves, Pla & Di Rienzo, 2011), son descifrados a partir de la capacidad de regeneración que presentan todos aquellos sitios degradados y posteriormente abandonados.

Son varios los factores emergentes a escala regional y local que pueden favorecer o limitar la regeneración natural bajo las anteriores condiciones (Chazdon, 2014; Jakovac, Peña-Claros, Kuyper & Bongers, 2015). Entre estos se destacan: a) la diversidad funcional y representación de especies generalistas en el pool regional de especies (Chazdon *et al.*, 2010; Norden *et al.*, 2017); b) la configuración de la fragmentación definida por la cali-

¹ Co-investigador del proyecto Convenio 60-2013, Gobernación del Caquetá – Instituto SINCHI

² Investigador Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI Sede Florencia

dad, tamaño, forma y distribución espacial de los remanentes de vegetación (Carneiro, Furtado, Beijo & Ramos, 2016; Hill & Curran, 2003); c) la cobertura forestal y cantidad de remanentes de bosque (Arroyo-Rodríguez, Pineda, Escobar & Benítez-Malvido, 2009); d) la disponibilidad de propágulos y mecanismos eficientes para la dispersión (Emer *et al.*, 2020; Jordano *et al.*, 2011); e) la topografía y condiciones del suelo pre y post-disturbio (Flores *et al.*, 2019); f) el tipo e intensidad de uso de la tierra entre otras (Chazdon, 2012; Saatkamp, Poschlod & Venable, 2014).

Asimismo, existen otros factores de variación como la cacería de fauna que afecta directamente la movilidad de frutos y semillas (Gardner, Bicknell, Baldwin-Cantello, Struebig, y Davies, 2019); la disminución de fuentes semilleras producto de la tala selectiva (De Carvalho, D'Oliveira, Putz & de Oliveira, 2017) y los efectos del calentamiento global (Pearce, 2017) son también determinantes importantes para la restauración natural de los ecosistemas y paisajes degradados (Chazdon & Uriarte, 2016).

En un paisaje dominado por una matriz de pasturas ganaderas y pequeños parches de bosque aislados como en los paisajes fragmentados del departamento de Caquetá, la mayor parte de los procesos ecológicos asociados a la sucesión y regeneración natural de los bosques secundarios están mediados por la distancia entre parches, estado sucesional, tamaño, forma y calidad de los mismos. La teoría de limitación de semillas (*i.e.*, producción, dispersión, establecimiento) que opera en los bosques neotropicales, sustentando la coexistencia y diversidad de especies en los paisajes fragmentados se torna más caótica. Una mayor eficiencia en la producción y dispersión de semillas desde parches de bosques maduros hacia parches en estados sucesionales intermedios o juveniles será determinante para que la transición florística se produzca de forma más rápida. El efecto borde también cobra relevancia para el establecimiento de especies, particularmente de aquellas de sucesión tardía, más tolerantes a la sombra, pero menos resistentes a condiciones de plena luz y altas temperaturas. Fauna de mayor tamaño

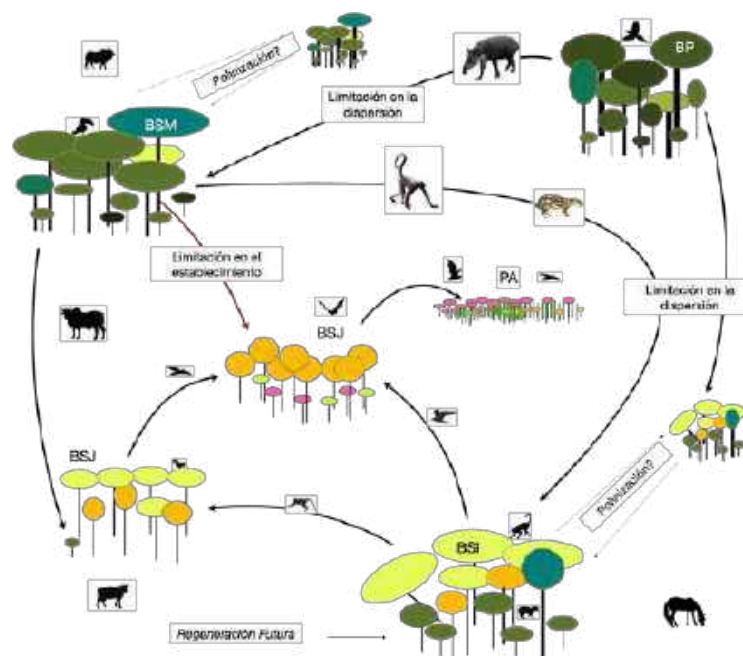


Figura 3.1. Representación esquemática de la sucesión ecológica y regeneración natural de los bosques secundarios en paisajes fragmentados del departamento de Caquetá. Procesos y mecanismos de regeneración natural en un paisaje dominado por una matriz de pasturas ganaderas y pequeños parches de bosque aislados. Abreviaturas: Pastura abandonada (PA), Bosque secundario joven (BSJ), Bosque secundario intermedio (BSI), Bosque secundario maduro (BSM), Bosque primario degradado (BPD). Fuente: Elaboración propia

capaz de movilizar semillas grandes es condicionada por la matriz de pasturas, siendo además vulnerable a la cacería (Figura 3.1).

Bajo cualquier condición, la regeneración natural es un proceso gradual mediante el cual los bosques mantienen o recuperan la estructura, función y composición del ecosistema (Chazdon, 2014; Mesquita, Massoca, Jakovac, Bentos & Williamson, 2015). Durante el transcurso sucesional, las condiciones del bosque receptor, suelen afectar de distintas formas los procesos de regeneración, debido a la operación de distintos filtros abióticos o bióticos que permiten que ciertos atributos se transfieran, se modifiquen o desaparezcan (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017; Cadotte & Tucker, 2017; Jordano *et al.*, 2011).

Igualmente, determinante para la regeneración natural son los procesos inherentes a los ciclos de vida de especies y poblaciones de plantas, y que corresponden a una concatenada de eventos, muchos de ellos probabilísticos e interdependientes. Del éxito de procesos como la polinización, producción de semillas, dispersión, establecimiento, reclutamiento y crecimiento de las plántulas podrá garantizarse transiciones adecuadas de regeneración natural durante la sucesión (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017; Chazdon, 2014).

En paisajes fuertemente fragmentados y ecosistemas altamente degradados como sucede en el departamento de Caquetá (Barrera, Giraldo & Rodríguez, 2019; Murcia-García *et al.*, 2016), el manejo de la regeneración natural es un enfoque rentable y tal vez más apropiado para una gestión de paisajes multifuncionales sostenibles (Bloomfield, 2012; Chazdon, Wilson, Brondizio, Guariguata & Herbohn, 2020; Chazdon & Uriarte, 2016; Martínez-Ramos, Ortiz-Rodríguez, Piñero, Dirzo & Sarukhán, 2016; Sabogal, Besacier & McGuire, 2015). Sin embargo, la consideración de estrategias de restauración activas o pasivas a partir del estudio del potencial de regeneración no debe ser mutuamente excluyente.

En la mayoría de los casos, puede ser técnica y financieramente viable considerar la actuación combinada de ambas estrategias al mismo tiempo o considerar su alternancia. Disponer de un amplio y diverso conjunto de especies con múltiples funciones ecológicas y sociales, además del conocimiento empírico y científico de los ecosistemas y manejo de

las especies, abre todo un arsenal de posibilidades para restaurar no solo funciones y servicios ecosistémicos, sino también para mejorar los medios de vida de la población local más vulnerable.

3.2. Patrones reproductivos durante la regeneración natural de los bosques secundarios

Mucho se ha señalado acerca de la importancia de la producción de semillas y su dispersión como procesos críticos en la dinámica de poblaciones y comunidades arbóreas en los bosques neotropicales (Gallery, 2014; Muller-Landau, Wright, Calderón, Condit & Hubbell, 2008; Stoner & Henry, 2010). Durante la dinámica natural del bosque, serias limitaciones de semillas condicionan la regeneración natural de muchas especies, siendo anterior a este proceso promotor de la coexistencia y diversidad a múltiples escalas (Muller-Landau & Hardesty, 2005; Reid, Holl & Zahawi, 2015).

En los paisajes fragmentados de Caquetá, la pérdida de hábitat, el mayor grado de aislamiento entre parches y la tala selectiva de especies de sucesión tardía, repercuten gravemente en la producción de frutos y semillas, debido a una menor disponibilidad de fuentes y probablemente menores tasas de polinización (Sargent & Ackerly, 2008). Los efectos en los patrones reproductivos de las especies por parte de las modificaciones al paisaje, las influencias de variaciones climáticas y estadios sucesionales han sido poco estudiadas en los bosques secundarios tropicales de la Amazonia (Figura 3.2).

Se ha reconocido que en el neotrópico, la modificación en la disponibilidad de recursos durante las distintas etapas sucesionales conllevan a un recambio florístico y estructural de la comunidad vegetal (Letcher *et al.*, 2015; Norden *et al.*, 2015; Rozendaal *et al.*, 2019). Esta condición implica que las especies evolutivamente se han adaptado con estrategias reproductivas disímiles, que les permiten competir y coexistir sobre los mismos hábitats (Boukili & Chazdon, 2016; Muller-Landau *et al.*, 2008). La frecuencia y distribución de las características reproductivas de las especies en comunidades arbóreas como aquellas asociadas al sistema sexual, tipos de flores y frutos, síndromes de polinización

y dispersión, tipo y tamaño de frutos (Bruijning *et al.*, 2017; Chazdon, 2014) cambian a lo largo de la sucesión, y son consecuencia de procesos evolutivos de interacción abiótica, biótica, factores endógenos y relaciones filogenéticas, entre otras (Boukili & Chazdon, 2016).

Se ha reconocido los efectos del clima sobre la fenología de las especies como un factor importante que determina el momento, la intensidad, la duración y la periodicidad de las fases fenológicas (Morellato *et al.*, 2000; Rivera & Borchert, 2001; Stevenson, Castellanos, Cortés & Link, 2008). Sin embargo, también las respuestas fisiológicas y de crecimiento de las especies al calentamiento, varían según el estado de sucesión, pero las implicaciones de esta variación para dinámica sucesional y restauración

forestal aún no son claras (Uriarte, Lasky, Boukili & Chazdon, 2016). Es probable cambios de hábitat causados por la sucesión y el recambio de especies son factores adicionales que afectan los patrones fenológicos (Cardoso, Zwiener & Marques, 2019), lo que estaría acorde con la teoría del filtrado ambiental (Letcher *et al.*, 2015).

Bajo el supuesto de patrones disimiles reproductivos y funcionales durante la sucesión, se presentan los principales argumentos relacionados con el potencial de regeneración de un conjunto de 255 especies de árboles y palmas y 441 individuos de los cuales 229 se localizaron en el paisaje de montaña y 212 en el paisaje de lomerío en el departamento de Caquetá.



Figura 3.2. Árbol maderable reproductivo de la especie *Cedrelinga cateniformis* localizado al borde de un parche de bosque secundario maduro en el municipio de Morelia, Caquetá. La permanencia de estos individuos adultos es clave para favorecer procesos de polinización y producción de frutos, los cuales sirven de fuente abastecedora de propágulos hacia áreas disturbadas en regeneración natural como pasturas abandonadas o bosques secundarios más jóvenes. Foto: Archivo Instituto SINCHI.

3.2.1 Patrones de floración durante la sucesión

La abundancia relativa de especies en floración presentó diferencias significativas entre los estados sucesionales de bosque ($F = 6.55$; $p = 0.000$), pero no entre las unidades de paisaje ($F = 0.89$; $p = 0.349$) (Figura 3.3). La mayor floración se presentó en las primeras etapas sucesionales de BSJ donde se alcanzó una media mensual de 16.25% ($de=1.89$) y luego disminuyó gradualmente hasta 11.85% en BSI, 8.39% en BSM y 9.01% en BP. La temporalidad no influyó como efecto principal ($F = 1.59$; $p = 0.11$) ni en la interacción con el paisaje ($F=1.64$; $p = 0.09$) ni con el estado sucesional ($F = 0.60$; $p = 0.95$) (Figura 3.4).

En los primeros estados sucesionales de **BSJ** la abundancia relativa de especies en floración no presentó variaciones significativas a lo largo del año ($H = 16.2$; $p = 0.132$). La ausencia de efecto de la variación climática, obedece a los patrones de floración primordialmente continuos que presentan las especies pioneras colonizadoras más dominantes en esta etapa sucesional (Bentos, Nascimento & Williamson, 2013). Una mayor disponibilidad de recursos principalmente luz y agua permitirían

una mayor construcción de aparato fotosintético y con ello mayor posibilidad de producir abundante número de flores a lo largo del año (Finegan, 1992).

Para las etapas **BSI** y **BSM**, la cantidad de especies en floración no varió a lo largo del año ($H = 16.2$; $p = 0.132$; $H = 10.76$; $p = 0.456$, respectivamente). Aunque en ambos casos se observó una tendencia a que la floración disminuyera hacia el mes de mayor precipitación, esta fue más acentuada en el BSM con retraso temporal de 30 días ($r_{Sperman} = -0.47$; $p = 0.028$), que con el BSI ($r_{Sperman} = -0.39$; $p = 0.000$). En la etapa de BSI, la presencia de especies arbóreas iniciales obliga a que el patrón representativo continúe siendo el continuo, mientras que el BSM el patrón más representativo es el anual y supranual, debido a la presencia de algunas especies de sucesión intermedia y tardía.

Para el **BP** la fase de floración de las especies de dosel presenta variaciones a lo largo del año ($H = 22.0$; $p = 0.024$). La mayor floración se presenta en el segundo semestre del año, con una acentuada disminución hacia el mes más lluvioso del año, presentando una correlación moderada y negativa ($r_{Sperman} = -0.38$ y $p = 0.009$). Estudios recientes en éstos mismos ecosistemas, indicaron que el patrón fenológico principal en estos estadios de vegetación

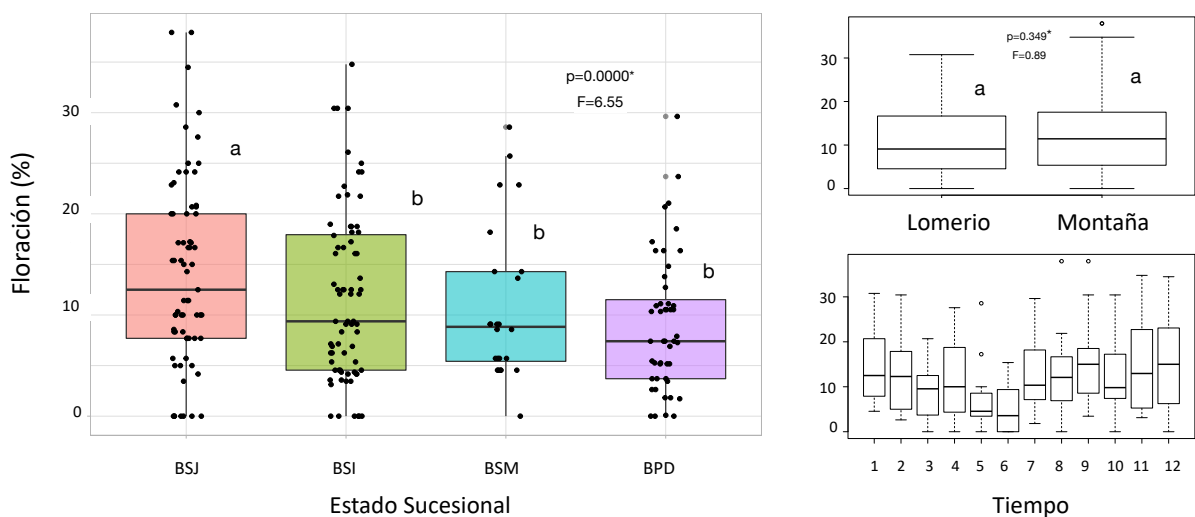


Figura 3.3. Medias de la abundancia relativa (%) de especies en floración en función del estado sucesional (izquierda) y del paisaje y la temporalidad (derecha). Los puntos describen la acumulación de puntos sobre la caja. Medias con una letra común no son significativamente diferentes según la prueba LSD Fischer ($p < 0.05$). Abreviaturas: Bosque secundario joven (BSJ), Bosque secundario intermedio (BSI), Bosque secundario maduro (BSM), Bosque primario degradado (BPD).

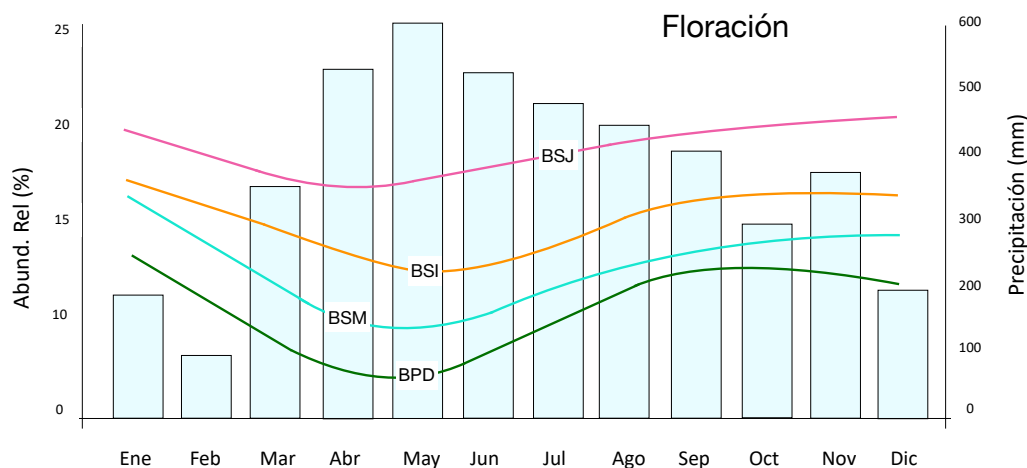


Figura 3.4. Variación mensual de la abundancia relativa (%) de especies en floración en los distintos estados sucesionales del bosque en paisajes fragmentados de lomerío y montaña en Caquetá. Se presenta el valor de la media climática obtenida para tres sitios (parcelas) por estado sucesional. Bosque secundario joven (BSJ) Bosque secundario intermedio (BSI) Bosque secundario maduro (BSM) Bosque primario degradado (BPD). Datos climáticos obtenidos de Google Earth Engine (https://developers.google.com/earth-engine/datasets/catalog/UCSB_CHIRPS_DAILY).

fue el anual y supranual, patrones típicos de las especies de sucesión tardía. Se considera que dicho patrón se encuentra en sincronía para favorecer la movilización del polen en épocas secas principalmente donde se lograría mayor efectividad de la polinización por entomofilia y anemofilia.

La floración en los estados sucesionales avanzados es fuertemente influenciada por la variación climática anual de la precipitación. Sin embargo, el factor gatillo que desencadena la floración parece estar más asociado a la temperatura máxima, con la cual presenta alta correlación positiva (Schaik, Terborgh & Wright, 1993). Es así como para los bosques de tierra firme en la Amazonia colombiana. Stevenson *et al.*, (2008) encontraron que la manifestación de antesis en la floración se correlacionó con la temperatura máxima con varios retrasos temporales, indicando fuerte influencia en las fases de aparición de las primeras yemas florales.

3.2.2. Patrones de fructificación durante la sucesión

La abundancia relativa de especies en fructificación es distinta entre los diferentes estadios sucesionales ($F = 3.51; p = 0.016$) al igual que entre los dos paisajes

($F = 5.39; p = 0,025$), siendo mayor en montaña con una media de 17% ($ds = 1.91$) y menor en lomerío con 13.6% ($ds = 1.91$). El fructificación fue mayor al inicio de la sucesión en los BSJ con una media mensual de 18.8% ($ds = 1.95$). A partir de allí, la fructificación relativa se reduce gradualmente en el BSI con 16.1% ($ds = 1.95$), BSM con 13.4% ($ds = 2.17$) y BPD con 12.9% ($ds=2.69$). La variación mensual también fue altamente significativa ($F=4.15; p = 0.000$), siendo mayor donde se presentan los valores más bajos (Media = 4.4; $ds = 2.99$).

En el estadio BSJ, el 75% de las especies manifestó actividad de fructificación. Especies pioneras de porte arbustivo de las familias Melastomataceae (17%), Euphorbiaceae (11,4%), Lauraceae (8,6%), Urticaceae (5,7%), Fabaceae (5,7%), Mimosaceae (5,7%) y Myrtaceae (5,7%) dominaron este estadio. Estos grupos presentan como estrategia reproductiva una gran producción de semillas y dispersión eficiente de propágulos, con lo que propicia rápidamente la regeneración natural de hábitats perturbados (Albuquerque, Aquino, Costa, y Miranda, 2013). Esta manifestación se presenta de manera similar durante el año, aunque se presenta un periodo de menor fructificación entre abril y mayo ($H = 13.33; p = 0.270$). En relación a la variación climática se

presenta una correlación negativa y baja con la precipitación mensual ($r_{\text{Sperman}} = -0.24$; $p=0.042$) lo que podría estar asociado a una mayor cantidad de frutos secos indehiscentes (Figura 3.5 y 3.6).

Para el estadio **BSI**, el 65% manifestó actividad de fructificación, involucrando especies secundarias iniciales las cuales suelen presentar una a dos manifestaciones de floración anuales, coincidentes con los periodos más secos, así como en el momento en que las precipitaciones empiezan a descender. A esta etapa de vegetación también incluyó algunas especies secundarias intermedias, las cuales principalmente se caracterizan por manifestaciones florales sub-anales y anuales. Este conjunto variado de especies, alberga una combinación de especies que combinan estrategias de las pioneras, así como especies con estrategias mejor adaptadas para mejorar su oportunidad de adelantarse a los hábitats superiores en la sucesión.

Los patrones fenológicos tienden a ser anuales a subanales principalmente y se presentaron de forma distinta en el transcurso del año ($H = 22.7$; $p = 0.004$). La menor cantidad se presenta entre mayo-agosto, periodo que coincide con un descenso de las precipitaciones máximas. En este sentido, se observó una correlación moderada y negativa con la precipitación ($r_{\text{Sperman}} = -0.45$; $p = 0.000$), al igual que

con retraso temporal de 30 días ($r_{\text{Sperman}} = -0.56$; $p = 0.000$) y 60 días ($r_{\text{Sperman}} = -0.43$; $p = 0.000$).

Para el estadio **BSM**, el 58% de las especies arbóreas presenta actividad fértil. Este estadio reúne especies secundarias tardías y algunas intermedias las cuales tienden a presentar manifestaciones anuales a supranuales. Las especies de este estadio por lo general son más conservativas, de crecimiento lento y tolerantes a la sombra (Chazdon *et al.*, 2010; Norden *et al.*, 2015). Un amplio esfuerzo reproductivo, implica una mayor asignación de recursos los cuales en las etapas sucesionales de bosque suelen ser más limitados por competencia interespecífica. Sin embargo, dichas condiciones también traen serias compensaciones como son producir estacionalmente, y madurar frutos más grandes con semillas capaces de germinar bajo condiciones de sombra.

Según Salguero-Gómez (2018), existiría un amplio espectro de estrategias de historias de vida, las cuales se correlacionan de forma negativa con el tamaño del árbol y la velocidad de crecimiento, algo que pone en desventaja a las especies de bosque maduro frente a las especies pioneras y secundarias iniciales.

Para el caso de la fructificación en **BSM**, se presenta de forma distinta en el transcurso del año ($H = 17.5$; $p = 0.049$). El periodo con la menor

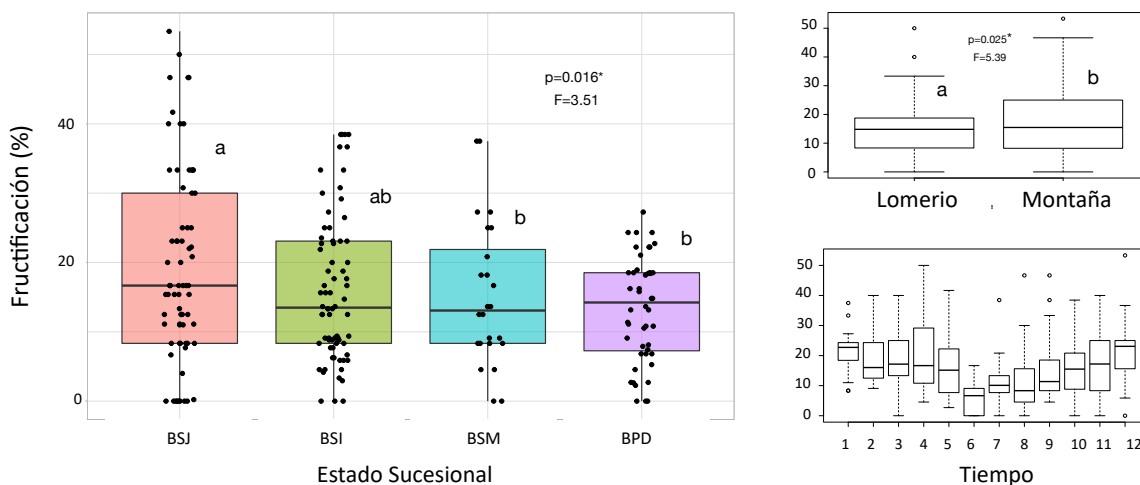


Figura 3.5. Medias de la abundancia relativa (%) de especies en fructificación en función del estado sucesional (izquierda) y del paisaje y la temporalidad (derecha). Los puntos describen la acumulación de puntos sobre la caja. Medias con una letra común no son significativamente diferentes según la prueba LSD Fischer ($p < 0.05$). Abreviaturas: Bosque secundario joven (BSJ), Bosque secundario intermedio (BSI), Bosque secundario maduro (BSM), Bosque primario degradado (BPD).

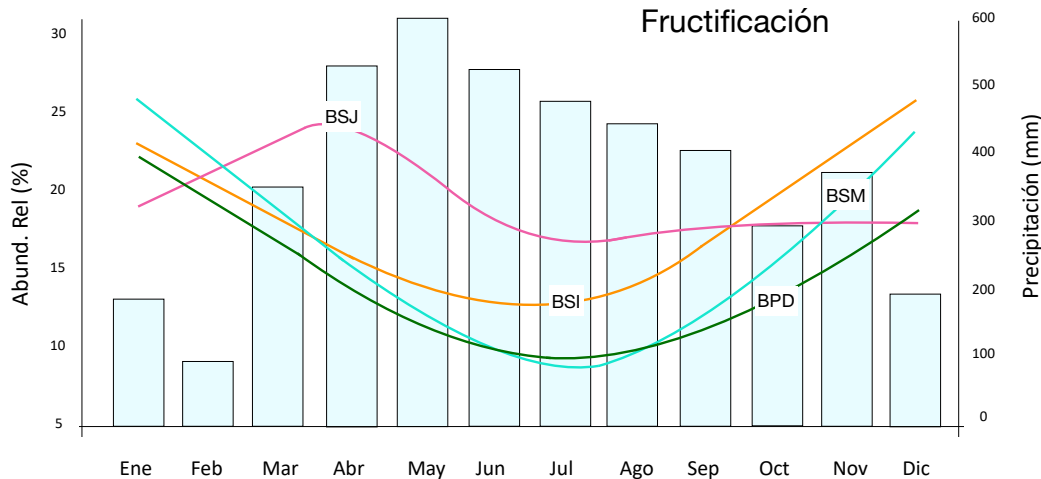


Figura 3.6. Variación mensual de la abundancia relativa (%) de especies en fructificación en los distintos estados sucesionales del bosque en las unidades del paisaje de lomerío y montaña en Caquetá. Se presenta el valor de la media climática obtenida para tres sitios (parcelas) por estado sucesional. Datos climáticos obtenidos de Google EarthEngine (https://developers.google.com/earth-engine/datasets/catalog/UCSB_CHG_CHIRPS_DAILY).

cantidad de especies con frutos se presenta entre junio-agosto, periodo que coincide con un descenso de las precipitaciones máximas, mientras que los mayores valores se presentan en forma ascendente desde octubre-enero, periodo coincidente con la disminución de lluvias.

En efecto se encontró una correlación moderada y negativa con la precipitación ($r_{\text{Sperman}} = -0.45$; $p = 0.028$), al igual que con retraso temporal de 30 días ($r_{\text{Sperman}} = -0.48$; $p = 0.017$). En el caso de los BP la fructificación es estacional, por lo tanto, los patrones de fructificación cambiaron durante el transcurso del año ($H = 18.0$; $p = 0.032$). El periodo de menor actividad se presenta entre junio-julio, periodo que coincide con un descenso de las precipitaciones, mientras que la mayor actividad se produce entre diciembre y enero. De acuerdo a los análisis de correlación, la precipitación fue la variable que más influencia la manifestación ($r_{\text{Sperman}} = -0.29$; $p = 0.042$), al igual que con un retraso temporal de 30 días ($r_{\text{Sperman}} = -0.32$; $p = 0.029$).

Según Mendoza *et al.*, (2018), el pico de fructificación ocurre durante el pico de la temporada de lluvias, lo cual es típico en la Amazonia central y oriental. Dunham, Erhart, Overdorff & Wright, (2008) aborda los efectos de la lluvia usando la feno-

logía de la fructificación de 12 años para 69 especies de árboles en un bosque lluvioso de Madagascar, encontrando que los frutos aumentaron en los años más húmedos y que un aumento de la lluvia en la estación seca afectaría la producción de frutos. Esta condición agrega más evidencia de la influencia del cambio climático sobre la fenología de los árboles y frugívoros dispersores asociados especialmente en los bosques maduros de la Amazonia.

3.2.3. Variación funcional de rasgos reproductivos durante la sucesión ecológica

Se ha demostrado que durante la sucesión secundaria de los bosques neotropicales el filtrado ambiental y biótico influye en la rotación funcional de las especies (Boukili & Chazdon, 2016; Chazdon *et al.*, 2020; Letcher *et al.*, 2015). De este modo, estrategias de supervivencia, crecimiento y reproducción cambian para que ciertas especies puedan aparentemente existir en ciertos hábitats, aunque algunas veces es la naturaleza aleatoria de rasgos la regla que se impone (Norden *et al.*, 2015; Salguero-Gómez, 2018). También se ha indicado que incluso para muchas especies, puede ser más importante la variación de

las estrategias que la misma forma de crecimiento rápido a lento (Salguero-Gómez, 2018). De este modo, la comprensión de los mecanismos que inducen la sucesión secundaria a partir de los patrones reproductivos de las plantas ayudaría a anticipar la respuesta de los ecosistemas a las perturbaciones antropogénicas, así como al cambio climático global (Couralet, Van Den Bulcke, Ngoma, Van Acker & Beeckman, 2013; Poorter *et al.*, 2019). En este estudio se evaluaron los patrones reproductivos para los árboles de dosel, a partir de seis rasgos, se definieron los tipos funcionales de plantas, y se examinó su distribución a lo largo de la sucesión de los bosques secundarios.

Fueron definidos cuatro tipos funcionales de plantas de acuerdo con la distinción de sus rasgos reproductivos (Correlación cofenética = 0.51), empleando valores de similitud de Jaccard ($\text{Sqrt}(1-S)$).

El TF1 agrupó el 21,6% de las especies, el TF2 el 17,9%, el TF3 el 28,7% y el TF4 el 35,8%. Un análisis de correspondencia (Figura 3.7), capturó con el eje 1 una inercia de 0.36 y separó el TF3 asociado a frutos secos y dispersión anemócora y barócora (Tabla 3.1). El eje 2 con una inercia de 0.26 separó los tres grupos restantes, así: el TF1 con especies dioicas, frutos pequeños, polinización por quiropterofilia y entomofilia. El TF2 con especies monoicas, patrón fenológico anual, subanuales de frutos carnosos y grandes, dispersión por zoocoria. El TF4 agrupó las especies hermafroditas con frutos de tamaño mediano y polinización por ornitofilia-entomofilia. Un análisis de contingencia evidenció que todas las variables cualitativas fueron útiles en la separación de TFPs al mostrar asociaciones significativas ($p < 0,05$), con excepción de los síndromes de polinización ($X^2 = 6.77$; $p = 0,34$). Ver Tabla 3.2.

Análisis de Correspondencia Canonica

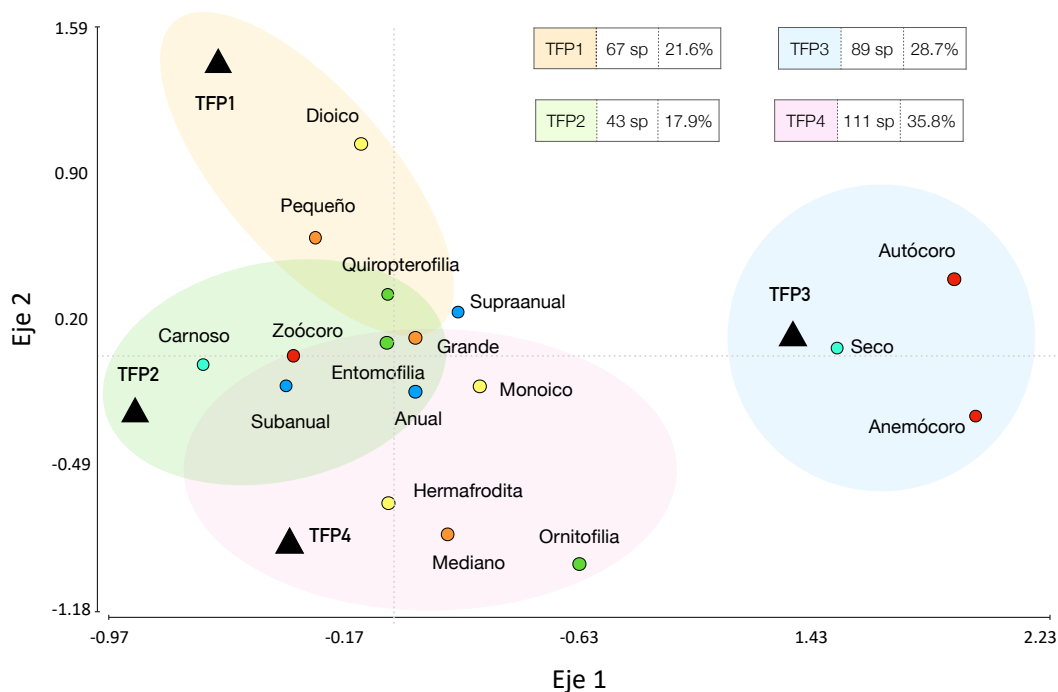


Figura 3.7. Análisis de correspondencia entre los TFPs y los rasgos reproductivos de árboles de dosel relacionados con patrón fenológico (continuo, anual, supranual), tipo sexual (dioico, hermafrodita), tamaños de fruto (grande, mediano, pequeño), tipo de fruto (carnoso, seco) y síndrome de dispersión (zoocoria, anemocoria, autocoria). Fuente: Elaboración propia.

Tabla 3.1. Descripción de los TFPs de acuerdo al número de especies y al conjunto de estrategias reproductivas predominantes de árboles de dosel.

Tipo funcional	Estrategias reproductivas
TFP1	Especies de tipo sexual hermafroditas, con frutos carnosos de tamaño grande dispersados por animales y patrón fenológico es supra-anual y anual.
TFP2	Especies de tipo sexual dioico, con frutos secos de tamaño grande y mediano, dispersados por autocoria/anemocoria y patrón fenológico
TFP3	Especies de tipo sexual hermafrodita, con frutos carnosos de tamaño pequeño, dispersados por animales y patrón fenológico continuo.
TFP4	Especies de tipo sexual dioico, con frutos carnosos de tamaño pequeño y mediano, dispersados por animales y patrón fenológico continuo.

En la Tabla 3.2 se presentan los valores absolutos y relativos por rasgo funcional cualitativo para cada TFP.

Tabla 3.2. Análisis de contingencia con frecuencias absolutas y relativas por tipo funcional y categoría de rasgo funcional. Estadístico de Chi Cuadrado de Pearson ($p < 0,05$).

Variable	Categoría	No. Esp.	Tipo	TF1	TF2	TF3	TF4	X ²	p
Patrón Fenológico	Subanual	80 (25,8%)	Absol	10	23	16	31	36.01	<0.0001
			Relat	13	29	20	39		
	Anual	156 (50,3%)	Absol	31	20	49	56		
			Relat	20	13	31	36		
	Supranual	74 (23,9%)	Absol	26	0	24	24		
			Relat	35	0	32	32		
Tipo Sexual	Dioico	111	Absol	60	0	31	20	139.98	<0.0001
			Relat	54	0	28	18		
	Monoico	34	Absol	4	0	13	17		
			Relat	12	0	38	50		
	Hermafrodita	165	Absol	3	43	45	74		
			Relat	2	26	27	45		
Síndrome Polinización	Entomofilia	299	Absol	67	43	85	104	6.77	0.3426
			Relat	22	14	28	35		
	Ornitofilia	8	Absol	0	0	3	5		
			Relat	35	0	32	32		
	Quiropterofilia	3	Absol	0	0	1	2		
			Relat	35	0	32	32		
Tipo Fruto	Seco	87	Absol	0	0	87	0	300.32	<0.0001
			Relat	35	0	32	32		
	Carnoso	223	Absol	67	43	2	111		
			Relat	35	0	32	32		
Tamaño Fruto	Grande	86	Absol	24	0	24	38	143.39	<0.0001
			Relat	35	0	32	32		
	Mediano	104	Absol	5	0	33	66		
			Relat	35	0	32	32		
	Pequeño	120	Absol	38	43	32	7		
			Relat	35	0	32	32		
Síndrome Dispersión	Zoocora	271	Absol	67	43	50	111	114.04	<0.0001
			Relat	35	0	32	32		
	Anemocora	20	Absol	0	0	20	0		
			Relat	35	0	32	32		
	Autocora	19	Absol	0	0	19	0		
			Relat	35	0	32	32		

Un análisis de la varianza multivariado (MANOVA) permitió evidenciar diferencias significativas entre las medias de la proporción de la abundancia relativa y la proporción del área basal entre los distintos TFPs (Tablas 3.3 y 3.4). Luego un análisis de varianza, se encontró que para el rasgo patrón fenológico, las categorías continuo (F = 18,12 y $p = 0,0001$), anual (F = 9,46 y $p = 0,0001$) y supranual (F = 4,23 y $p = 0,0028$) presentaron diferencias significativas. En cuanto a la sexualidad de las plantas, los sistemas dioicos (F = 29,29 y $p = 0,0001$) y hermafroditas (F = 25,14 y $p = 0,0001$) fueron distintos. El tipo de fruto presentó diferencias en carnoso (F

= 1411 y $p = 0,0001$) y seco (F = 1411 y $p = 0,0001$). Los tamaños de fruto como grande (F = 5,42 y $p = 0,0004$), mediano (F = 11,01 y $p = 0,0001$) y pequeño (F=33,95 y $p = 0,0001$) fueron distintos. El tipo de dispersión también contribuyó con la separación de grupos siendo distintos para zoocoría (F = 17,83 y $p = 0,0001$), anemocoria (F = 11,52 y $p = 0,0001$) y autocoria (F = 3,00 y $p = 0,0201$). Las categorías Patrón subanual, sistema monoico, así como todos los síndromes de polinización no mostraron diferencias significativas, y por lo tanto no aportaron a la separación de los TFPs. Ver Tabla 3.5.

Tabla 3.3. Análisis de la varianza multivariada (MANOVA) para la abundancia entre estadios sucesionales y TFPs. Para los cálculos los datos fueron transformados a rango. Letras distintas indican diferencia significativa entre estadios. Prueba de Hotelling ($p < 0.05$).

MANOVA - TFP_Abundancia						
FV	Estadístico	F	gl(num)	gl(den)	p	
Estadio	0.08	6.71	4	344	<0.0001	
Estado Sucesional	TFP1	TFP2	TFP3	TFP4	n	Sig.
BSJ	0,28	0,28	0,28	0,43	74	a
BSI	0,27	0,28	0,35	0,56	106	a
BSM	0,29	0,18	0,34	0,33	73	b
BPD	0,24	0,04	0,43	0,42	96	b

Tabla 3.4. Análisis de la varianza multivariada (MANOVA) para el área basal entre estadios sucesionales y TFPs. Para los cálculos los datos fueron transformados a rango. Letras distintas indican diferencia significativa entre estadios. Prueba de Hotelling ($p < 0.05$).

MANOVA - TFP_Area_Basal						
FV	Estadístico	F	gl(num)	gl(den)	p	
Estadio	0.25	21.74	4	344	<0.0001	
Estado Sucesional	TFP1	TFP2	TFP3	TFP4	n	Sig.
BSJ	6,15	1,83	3,85	6,58	74	a
BSI	1,14	1,31	1,85	1,80	106	b
BSM	0,81	0,45	1,38	0,92	73	b
BPD	0,54	0,07	1,61	1,02	96	b

Tabla 3.5. Análisis de la varianza de las distintas categorías por rasgo funcional entre los distintos TFPs de bosques en el paisaje fragmentado de montaña y lomerío. Se presentan los valores de la media para cada categoría de rasgo reproductivo por TFP. *significativo con $p < 0,05$ y **altamente significativo con $p < 0,005$.

Rasgo	Categoría	TFP1	TFP2	TFP3	TFP4	TFP5	F	p<0,05
Patrón Fenológico	Continuo	0,20b	0,16b	0,94a	0,21b	0,00b	18,12	0,0001**
	Subanual	0,09a	0,18a	0,00a	0,17a	0,00a	1,80	0,1307
	Anual	0,31b	0,41b	0,06a	0,34b	1,00c	9,46	0,0001**
	Supranual	0,39b	0,25b	0,00a	0,28b	0,00a	4,23	0,0028**
Sistema Sexual	Dioico	0,20b	0,39c	0,00a	0,97d	0,00ab	29,29	0,0001**
	Monoico	0,15a	0,12a	0,00a	0,03a	0,00a	1,72	0,1483
	Hermafrodita	0,65c	0,49b	1,00d	0,00a	1,00d	25,14	0,0001**
Síndrome Polinización	Entomofilia	0,91a	0,94a	1,00a	1,00a	1,00a	1,37	0,2477
	Ornitofilia	0,06a	0,06a	0,00a	0,06a	0,00a	0,88	0,4752
	Quiropterofilia	0,04a	0,00a	0,00a	0,00a	0,00a	1,03	0,3910
Tipo Fruto	Carnoso	0,98b	0,00a	1,00b	1,00b	1,00b	1411,4	0,0001**
	Seco	0,02a	1,00b	0,00a	0,00a	0,00a	1411,4	0,0001**
Tamaño Fruto	Grande	0,30b	0,22b	0,00a	0,00a	0,00a	5,42	0,0004**
	Mediano	0,57c	0,31b	0,00a	0,14ab	0,00a	11,01	0,0001**
	Pequeño	0,13b	0,47b	1,00c	0,86c	1,00c	33,95	0,0001**
Síndrome Dispersión	Zoocoria	1,00b	0,61a	1,00b	1,00b	1,00b	17,83	0,0001**
	Anemocoria	0,00a	0,29b	0,00a	0,00a	0,00a	11,52	0,0001**
	Autocoria	0,00a	0,10b	0,00a	0,00a	0,00ab	3,00	0,0201*

Para explicar la relación de dependencia entre la variación de los TFP y la edad de abandono, se probaron distintos modelos predictivos lineales generales y mixtos para cada uno de los TFPs en función de valores ponderados de la abundancia de las especies y el área basal en cada parcela. Todos los modelos fueron significativos ($p < 0.05$) con coeficientes de determinación $R^2 > 47\%$ (Figura 3.8). Los TFP1 y TFP4 presentaron modelos logarítmicos asociados a curvas de saturación, mientras que el modelo para TFP3 mostró una tendencia lineal positiva. El TFP2 siguió una trayectoria con incremento hacia el inicio de la sucesión y luego descendió. El efecto del paisaje en los modelos fue significativo para el TFP2 el cual agrupó especies de tipo sexual dioico y frutos secos de tamaño grande y mediano, y en el TFP3 que agrupó especies hermafroditas con frutos carnosos de tamaño pequeño.

Se encontró para la variable patrón fenológico fue similar para la etapa de BSJ. El patrón continuo se presentó en el 35,74% de las especies, seguido de subanual (28,33%), anual (20,19%) y supranual (15,74%). En la etapa de BSI también fue similar, siendo los valores de mayor a menor como continuo (31,55%), subanual (23.5%), anual (24.6%) y supranual (20.3%). En BSM tampoco fue distinto ($F = 3,34$ y $p = 0,0767$) con el mayor valor para supranual con (41.3%), anual (23.1%), subanual (18.7) y continuo (16.9%). Estos valores coinciden con lo reportado por Chazdon *et al.*, (2010) y Kang & Bawa, (2003), quien manifiesta que incluso en las etapas tempranas de bosque donde prevalece una mayor dominancia de ciertas especies pioneras, pueden presentarse patrones fenológicos muy variables desde continuos a supranuales. En los climas tropicales débilmente estacionales o climas con

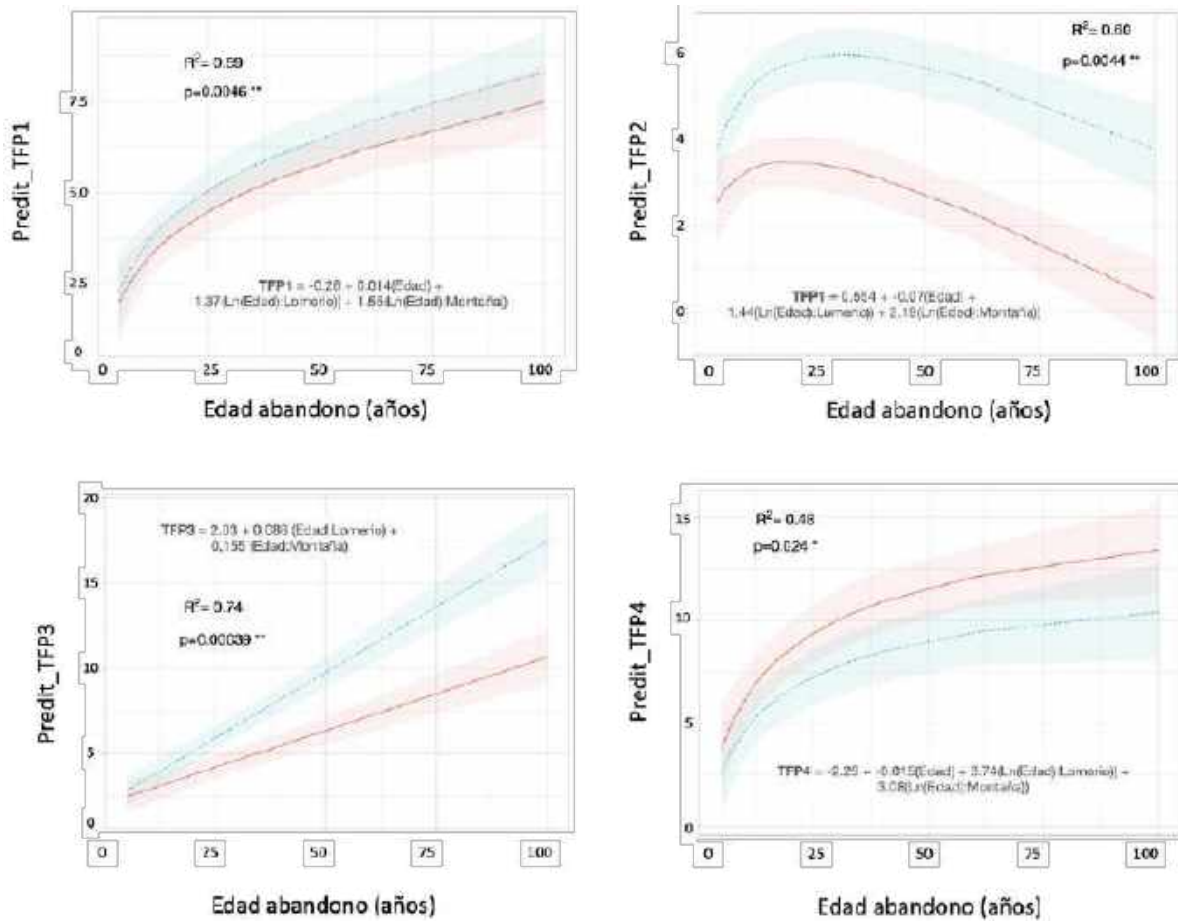


Figura 3.8. Modelos predictivos lineales generales y mixtos para los tipos funcionales explicados en función de la edad de abandono de los bosques secundarios. En todos los modelos se empleó la interacción de la edad con el paisaje condicionando distintas pendientes, pero el mismo intercepto en todos los modelos. Fuente: Elaboración propia.

bajo estrés hídrico durante la estación seca inducen alta plasticidad fenológica y la gran diversidad de estrategias fenológicas (Borchert, 1999).

La variable tipo sexual fue distinta para la etapa de BSJ donde las especies hermafroditas conformaron el 58,89% de las especies, seguido de dioico (37,50%) y monoico (3,61%). En la etapa de BSI también fue distinta siendo el tipo sexual el hermafrodita con 55% de las especies, seguido de dioico (28,61%) y monoico (9,60%). En BSM el mayor valor fue para especies hermafroditas que conformaron el 55,11%, seguido de dioico (35,65%) y monoico (9,25%). Estos resultados son contundentes, al señalar que sin importar el estadio sucesional, el tipo hermafrodita domina en alrededor del 50% de las especies de dosel, las cuales, a pesar de la incompatibilidad de

autopolinización, dispondría de un mayor número de individuos para el cruzamiento de polen.

En segundo lugar, la representación de las especies dioicas se presenta de forma similar a lo largo de los estadios. Se ha señalado que estas especies presentarían ciertas desventajas, debido a una severa limitación de polen, al solo poder producir semillas en el 50% de los individuos (Ohya, Nanami & Itoh, 2017). Sin embargo, este mismo autor, atribuye compensaciones, como lo es adoptar rasgos ecológicos la polinización por insectos y la dispersión con animales, además de la producción más precoz de flores en comparación con las otras dos estrategias. Al respecto, cabe señalar que, si bien pueden considerarse ventajas, estas fueron similares para los tres grupos sexuales a lo largo de la sucesión, no

siendo explicativo de la estrategia de vida adoptada por este grupo de especies. Finalmente, las especies monoica, conformaron un grupo mínimo y constante a lo largo de la sucesión, siendo esta aparecer una estrategia poco ventajosa, si se tiene en cuenta la incompatibilidad de autofecundación, pero más ventajosa que las dioicas, por cuanto ampliaría la frecuencia de visita de polinizadores a flores masculinas y femeninas en el mismo árbol.

La polinización no fue distinta entre los distintos estados sucesionales de bosque, siendo mayoritariamente entomofilia, y en menor proporción ornitofilia y quiropterofilia. En la etapa sucesional de BSJ fue mayoritariamente entomofilia (97,22%), y en menor proporción ornitofilia (2,78%). En los BSI el mayor valor fue para entomofilia (94,16%), ornitofilia (3,28%) y quiropterofilia (2,56%). En los BSM el patrón no cambia respecto a los estados anteriores ($F = 1546,20$ y $p = 0,0358$), encontrándose la misma proporcionalidad de entomofilia (96,68%), ornitofilia (2,56%) y quiropterofilia (0,76%). Cabe resaltar entonces la absoluta dependencia del mantenimiento de un conjunto de interacciones ecológicas vitales con la fauna, especialmente del grupo funcional de los insectos, los cuales serían vulnerables a las modificaciones del hábitat, especialmente la fragmentación con lo que se ampliarían las distancias visita, así como el transporte de polen. A esto se sumaría el efecto previsible del cambio climático global, el cual modificaría los patrones de sincronía de floración y ciclos vitales en insectos.

Es de esperar que, en los bosques húmedos de la Amazonia, un mayor generalismo de polinizadores sería más estratégico para la supervivencia de múltiples especies de árboles. Sin desconocer el papel fundamental de aves y murciélagos en la polinización de algunas plantas, la polinización para estos dos grupos, por el contrario, sería más especialista, lo que otorgaría cierta vulnerabilidad para las especies de árboles a los cuales ellos polinizan. De acuerdo a los tipos sexuales y su relación con grupos de polinizadores, es posible presumir que las especies más vulnerables a la modificación del hábitat por humanos podrían ser las especies dioicas, las cuales existiría una mayor limitación en el desplazamiento de polen de individuos machos a individuos hembras.

Se encontró que el tipo de fruto carnoso fue dominante en todas las etapas sucesionales. En los bosques jóvenes fue absolutamente mayor los frutos tipo carnoso (77,69%) y secos (22,31%). En los bosques intermedios la proporción fue mayor para carnosos (75,44%) con respecto a los frutos secos (24,56%). Para los bosques maduros, aunque se mantienen una misma dominancia, ésta se reduce abriendo paso a más frutos secos en la etapa final de la sucesión Bosque. Los frutos carnosos estuvieron representados en el 64,85% de las especies, mientras que el fruto seco lo hizo en el 35,15%. Un aumento de frutos secos en los estadios de sucesión de bosque maduro, sería más ventajoso por cuanto los árboles cobrarían mayor altitud lo que favorecería que aquellas especies cuya dispersión se realizada por anemocoria sea impactada fuertemente por el viento. En la región de la Amazonia, Rivera, Peñuela, y Moreno, (2014) encontraron que las especies de *Cariniana micrantha* era dispersada por el viento, se vería favorecido por la condición de árbol emergente lo que permitiría el impacto directo del viento y la obtención de mayores distancias de dispersión.

Se encontró que el tamaño del fruto predominante en los tres estadios fue el pequeño y en menor proporción los tamaños mediano y grande. Para la etapa de BSJ el tamaño más representativo fue pequeño (63,33%), y en menor proporción el mediano (20,19 %) y grande (16,48%). En la etapa de BSI el mayor tamaño fue pequeño (44,12%), mediano (27,94 %) y grande (27,94 %). En bosques maduros se presentó el mismo patrón con el mayor valor para tamaño pequeño (47,39%), mediano (26,30 %) y grande (26,30%). En general se evidencia cierta tendencia a que los frutos pequeños a pesar de ser mayoría, disminuyan conforme aumenta la etapa sucesional y que los frutos grandes aumenten conforme aumenta la edad de los bosques. Esto concuerda con lo reportado por Brown *et al.*, (2011) quien indicó que las especies pioneras tienden a presentar semillas más pequeñas que las especies tolerantes a la sombra. Evolutivamente las especie pioneras deben dispersar las semillas hacia claros del bosque o áreas desprovistas de vegetación, con lo que una reducción en tamaño se vería compensada en la producción de un número muy alto de semillas.

Los síndromes de dispersión varían con el avance sucesional, pero en general mantienen la y están distintivamente estructurados. En todos los estadios sucesionales la dispersión de semillas por animales es la mayor, seguida por anemocoria y autocoria. Mientras la zoocoria cobra mayor importancia con el avance sucesional, la anemocoria tiene a disminuir notablemente. En los BSJ la zoocoria se presentó en el 65,19% de las especies, seguido de anemocoria (28,33%) y autocoria (6,48%). En la etapa de BS intermedio la zoocoria se presentó en el 85,74% de las especies, seguido de anemocoria (12,67%) y autocoria (1,96%). En bosques maduros la zoocoria se presentó en el 90,61% de las especies, seguido de anemocoria (6,42 %) y autocoria (2,96%). La supremacía de las especies de árboles dispersados por animales es constante entre las etapas sucesionales. Para las primeras etapas donde predominan frutos de tamaño pequeño existirían interacciones más generalistas planta-dispersor que en el caso de los bosques maduros. Para los BS jóvenes, los principales grupos de dispersores de semillas son las aves y los quirópteros quienes son estratégicos en la recuperación de áreas abiertas dando paso al inicio de la sucesión secundaria.

3.3. Potencial de regeneración natural de la lluvia de semillas durante la sucesión del bosque secundario

El cambio de uso de la tierra influye en la biodiversidad de manera no aleatoria, afectando más a algunas especies y grupos funcionales con importantes impactos negativos en procesos ecológicos clave como la dispersión de semillas (Bovo *et al.*, 2018; Laurance *et al.*, 2018). En bosques de la Amazonia donde cerca del 90% de las especies leñosas producen frutos carnosos (Almeida-Neto, Campassi, Galetti, Jordano & Oliveira-filho, 2008; Correa-Gómez *et al.*, 2013), los patrones de alimentación de frugívoros dispersores es condicionado por la abundancia y distribución de recursos en el paisaje fragmentado (Arroyo-Rodríguez, Mandujano, Benítez-Malvido & Cuende-Fanton, 2007; Herrera y García, 2010). En consecuencia, el potencial de regeneración natural de un sitio estaría dado por la complejidad de relaciones tróficas que interactúan y se acoplan

a nivel de paisaje gracias a la alta movilidad de los animales (Gonzalez-Varo, Diaz-Garcia, Arroyo & Jordano, 2020; Lundberg y Moberg, 2003; Rumeu, Donoso, Rodríguez-Pérez & García, 2020) y que podrían verse reflejadas en la composición de la lluvia de semillas.

Se conoce que la cantidad de propágulos que llegan a un sitio se reduce, cuando los parches de vegetación están más alejados entre sí (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017). Sin embargo, atributos relacionados con la composición florística y funcional de la lluvia de semillas podrían resultar más decisivos en la capacidad de resiliencia de un sitio degradado (Baraloto *et al.*, 2012; Brudvig, Damschen, Tewksbury, Haddad & Levey, 2009; Knörr & Gottsberger, 2012). Por ejemplo, una gran cantidad de semillas pequeñas y con un amplio espectro de dispersores, favorecerían la regeneración natural durante las primeras etapas de la sucesión. Por el contrario, semillas de tamaño más grandes, pero con grupos de dispersores más restringidos, serían fundamentales para dirigir recambios florísticos desde bosques de sucesión temprana hacia bosques de sucesión tardía (Bovo *et al.*, 2018).

Por otra parte, en el caso de zoocoria, la deposición de semillas en el paisaje, está influenciada además del tamaño, por el tiempo de paso intestinal, el patrón de defecación (frecuencia), el movimiento y el uso del hábitat (Russo, Portnoy & Augspurger, 2006), mientras que con el síndrome de dispersión anemócora estarían más dados por la aerodinámica, peso y contenido de grasas de las semillas (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Saatkamp *et al.*, 2019). Los rasgos funcionales son elementos clave que determinan la regeneración de los árboles en bosques maduros (Chazdon *et al.*, 2010). Si bien estos componentes son muy dinámicos en una comunidad, también pueden ser altamente heterogéneos a lo largo de los distintos estadios sucesionales del bosque secundario (Butler y Chazdon, 1998; Hopfensperger, 2007). En los paisajes fragmentados, luego del abandono de pasturas para regeneración natural, se espera que una mayor cantidad de dispersores actúen intensamente dispersando semillas de especies pioneras generalmente de tamaño pequeño. También, si los bosques maduros son más diversos en especies, se espera que la lluvia de semillas que

cae al suelo en un bosque secundario, contenga atributos florísticos y funcionales similares a los del bosque maduro, y que éstos se vean reflejados en un aumento progresivo durante la sucesión. En muchos casos, más allá de la cercanía de un parche a otro, la oferta de recursos será decisiva para definir los patrones de remoción y posterior deposición de semillas por parte de los frugívoros.

Paisajes altamente fragmentados como los de Caquetá pueden condicionar la composición de la

lluvia de semillas y con ello los procesos de regeneración natural de las áreas degradadas, debido al efecto combinado de procesos de deforestación, degradación, fragmentación y defaunación. Es posible que producto de procesos de fragmentación diferenciales entre paisajes, puedan impactar más la composición florística y funcional de la lluvia de semillas más que la cantidad de semillas que puedan caer en un sitio determinado.



Figura 3.9. Aspectos metodológicos para la evaluación de la lluvia de semillas. a. Diseño de trampas de semillas con estructura de tubo plástico y malla de polietileno fina (1 mm²). Cada trampa con un área efectiva de 1 m², localizada a 1 metro sobre el nivel del suelo. b. Captura mensual de semillas en un bosque secundario maduro en el municipio de Belén de los Andaquíes; c. Medición del tamaño de la semilla de un fruto tipo drupa (Urticaceae) de dispersión zoócora (biótica); d. Medición del tamaño de un fruto tipo samara, dispersado por el viento (abiótica). Se utilizaron los síndromes de dispersión descritos por Cornelissen *et al.*, (2003). Para el tamaño, los propágulos se clasificaron como pequeño (<0,6 cm de longitud), mediano (0,6–1,5 cm), grande (>1,5 cm) (Tabarelli & Peres, 2002). e. Almacenamiento de muestras secas de semillas por morfotipo. Se conformó una germoteca la cual es utilizada como referencia para comparación morfológica de semillas y frutos de los bosques secundarios en paisajes fragmentados del Caquetá. *Fuente:* Elaboración propia.

El estudio de la regeneración natural a partir de la lluvia de semillas puede generar aproximaciones importantes para conocer la resiliencia de la comunidad ante un disturbio, las posibles direcciones de la sucesión y las herramientas para su restauración (Saatkamp *et al.*, 2014; Vieira & Scariot, 2006).

En el presente estudio se evaluó la lluvia de semillas en un total de 31 parcelas (50x50 m) de bosques secundarios y primarios en los paisajes fragmentados de lomerío y montaña en Caquetá. En cada parcela se monitoreó con una frecuencia mensual nueve trampas de semillas (1m² c/u) para un total de 309 trampas por año (Figura 3.9). En cada sitio se determinaron atributos de densidad de semillas, riqueza y biomasa, y en términos funcionales se evaluó la composición de frutos asociados a rasgos funcionales como tamaño de propágulo y síndrome de dispersión (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

En los paisajes fragmentados la composición de la lluvia de semillas en los BP y los BSM estuvieron asociados a una mayor riqueza de morfotipos, a un mayor número de frutos de tamaño mediano a grande y a síndromes de dispersión principalmente

bióticos. Entre tanto, los BSJ y BSI estuvieron más asociados a un alto número de semillas, a frutos de tamaño pequeño y a síndromes de dispersión principalmente abióticos.

Un análisis de componentes principales evidenció que las dos primeras componentes (CP) explicaron el 91,1% de la variabilidad (59,3y 31,8%, respectivamente) (Figura 3.10). De acuerdo con la matriz de autovectores, las variables más importantes para la CP1 fueron el número de morfotipos, el número de individuos, los tipos de dispersión biótico y abiótico y la biomasa. Para el CP2, los rasgos más importantes fueron los tamaños de los propágulos en su orden: mediano, pequeño y grande.

3.3.1. Variables asociadas a los atributos estructurales y florísticos durante la sucesión

3.3.1.1. Densidad de semillas

La densidad de individuos en la lluvia de semillas fue similar entre paisajes ($F = 0,03$; $p = 0,8670$) con un promedio anual de 191,13 semillas en lomerío (ds

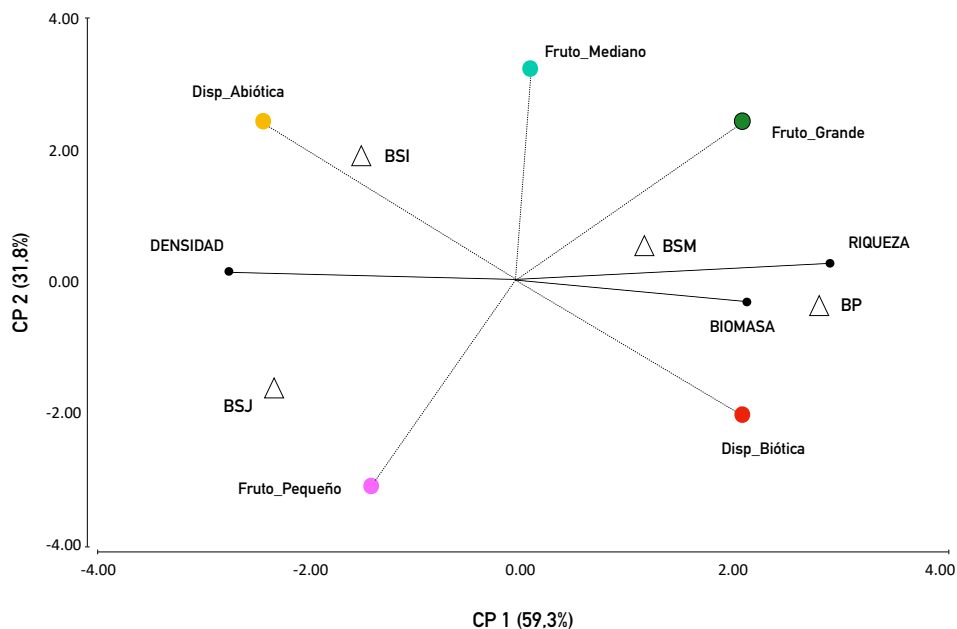


Figura 3.10. Análisis de componentes principales para variables estructurales, de riqueza y funcionales de la lluvia de semillas asociadas a los distintos estadios sucesionales de bosques secundarios y bosques primarios. Fuente: Elaboración propia.

= 14,29) y 187,69 semillas en montaña (ds = 14,12) (Figura 3.11). Caso contrario se presentó cuando se compararon los valores medios de densidad entre estadios sucesionales ($F = 3,73$; $p = 0,0391$). La mayor cantidad de semillas se presentó en los BSJ con 227,28 semillas m^2 (ds = 15,13) seguido de los bosques secundarios maduros e intermedios con 200,64 (ds = 24,26) y 175 (ds = 22,87) semillas, respectivamente (Figura 3.11). La menor cantidad de semillas se presentó en los BP con 154,61 semillas m^2 (ds = 16,57). De manera general, anualmente los bosques primarios (BP) arrojan al suelo un total de 1'546.100 semillas ha^{-1} , valor relativamente bajo, si se consideran las 2'272.800 semillas que caen en las primeras etapas sucesionales de BSJ. Los modelos teóricos sugieren que en los bosques tropicales el número de individuos de porte arbóreo disminuye con el aumento de la edad de abandono (Norden, Chazdon, Chao, Jiang & Vélchez-Alvarado, 2009). En este estudio se observó cómo el número de individuos disminuyó conforme avanzó la sucesión ecológica hacia los bosques primarios de referencia (Figura 3.11). Esto evidenció una alta dominancia de especies pioneras las cuales presentaron hábitos reproductivos más frecuentes y masivos en comparación con los bosques primarios en donde suelen ser anuales a supranuales, y menos abundantes.

De acuerdo con los valores de correlación de Spearman, la densidad se correlacionó negativamente

con la cantidad de morfotipos de fruto grande ($r_s = -0,66$; $p = 0,0015$) y de fruto mediano ($r_s = -0,49$; $p = 0,0258$). Una correlación también inversa se observó con la cantidad de frutos de dispersión biótica ($F = -0,20$; $p = 0,4030$). El efecto de la interacción entre el paisaje y el estado sucesional no fue significativa ($F = 0,24$; $p = 0,8652$).

3.3.1.2. Riqueza específica

La riqueza específica en la lluvia de semillas no fue distinta entre los paisajes evaluados ($F = 1,78$; $p = 0,1961$), con valores de 126,65 morfotipos en lomerío (ds = 8,03) y 11,76 morfotipos en montaña (ds = 7,73) (Figura 3.12). En general, la riqueza específica aumenta de manera progresiva con el avance en el estado sucesional ($F = 5,03$; $p = 0,0088$). En los estados iniciales la riqueza específica de 93,73 morfotipos en BSJ (ds = 7,81) y 106,50 morfotipos en BSI (ds = 11,14). En estados sucesionales avanzados la riqueza aumentó significativamente con medias de 138,10 (ds = 11,16) y 138,50 (ds = 13,34) morfotipos en los BSM y BP, respectivamente. Estos incrementos progresivos de riqueza en la lluvia de semillas, presentaron un valor de correlación moderado y significativo con la biomasa ($R_s = 0,49$; $p = 0,0087$). El efecto de la interacción de paisaje y estado sucesional sobre la riqueza de la lluvia de semillas no fue significativamente distinta ($F = 0,57$; $p = 0,6385$).

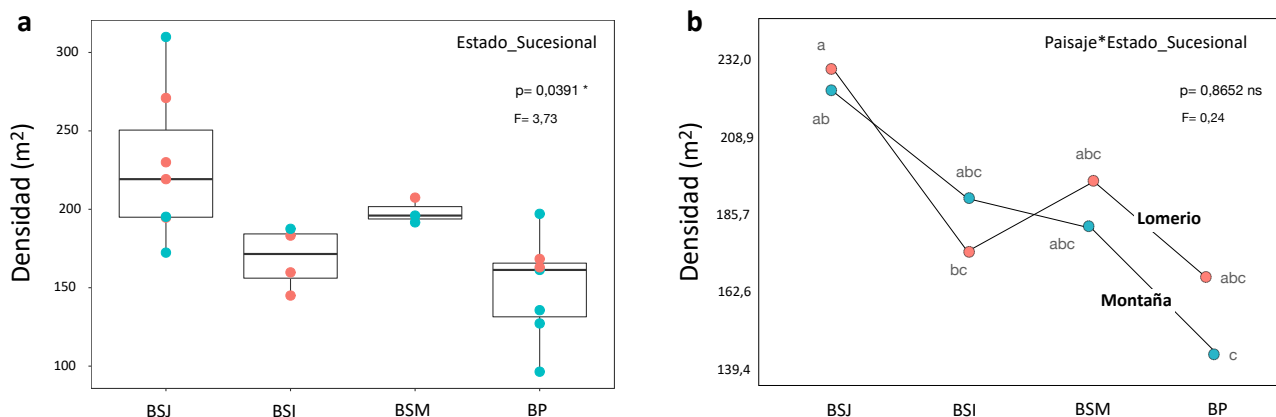


Figura 3.11. Medias de la densidad de semillas (m^2) para cada uno de los estados sucesionales en bosques fragmentados de montaña y lomerío. A. Efecto del estado sucesional del bosque sobre el modelo y prueba de comparación LSD Fisher entre los distintos estados sucesionales de bosques. B. Efecto del paisaje sobre el modelo y prueba de comparación LSD Fisher entre los paisajes. Fuente: Elaboración propia.

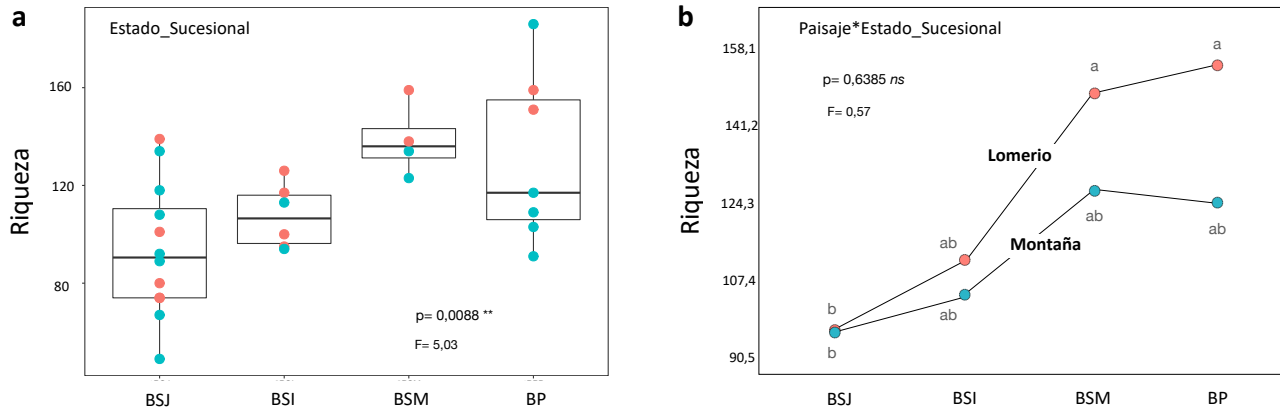


Figura 3.12. Medias de la riqueza específica para cada uno de los estados sucesionales en bosques fragmentados de montaña y lomerío en Caquetá (Colombia). a. Efecto del estado sucesional del bosque. b. Efecto de la interacción paisaje *estado sucesional. Medias con la misma letra no difieren estadísticamente. Prueba LSD de Fisher ($p < 0,05$). Fuente: Elaboración propia.

3.3.1.3. Biomasa de semillas

Con el avance sucesional del bosque secundario el efecto del paisaje sobre la biomasa en la lluvia de semillas no fue significativa ($F = 0.41$; $p = 0.5314$) (Figura 3.13). En montaña la lluvia de semillas aportó al suelo de los bosques fragmentados $208,47 \text{ kg ha}^{-1}\text{año}^{-1}$ ($ds = 37,64$) y en lomerío $230,65 \text{ kg ha}^{-1}\text{año}^{-1}$ ($ds = 45,11$). La biomasa aérea de los bosques secundarios que ha sido estrechamente vinculada con el avance sucesional de los bosques secundarios (Poorter *et al.*, 2016; SINCHI, 2019), a nivel de la lluvia de semillas no presentó diferencias ($F = 0.5$;

$p = 0,6813$). El valor más alto de biomasa parece aportarlo los BP y el BSM con un total de $24,33 \text{ kg}$ ($ds = 5.15$) y $23,46 \text{ kg}$ ($ds = 5.95$), y en un valor relativamente inferior los BSI y BSJ con $20,75 \text{ kg}$ ($ds = 4.54$) y $17,55 \text{ kg}$ (3.48). Estos valores pueden ser explicados por un aumento de la riqueza específica ($R_s = 0.49$; $p = 0.0087$) más que por la densidad de semillas ($R_s = 0.28$; $p = 0.2308$).

Se encontró que la lluvia de semillas de los bosques secundarios y primarios a nivel de paisajes presentó alta similaridad en los componentes estructurales, de riqueza y funcionales. Las contribuciones de los efectos fijos a nivel de paisaje, así como la

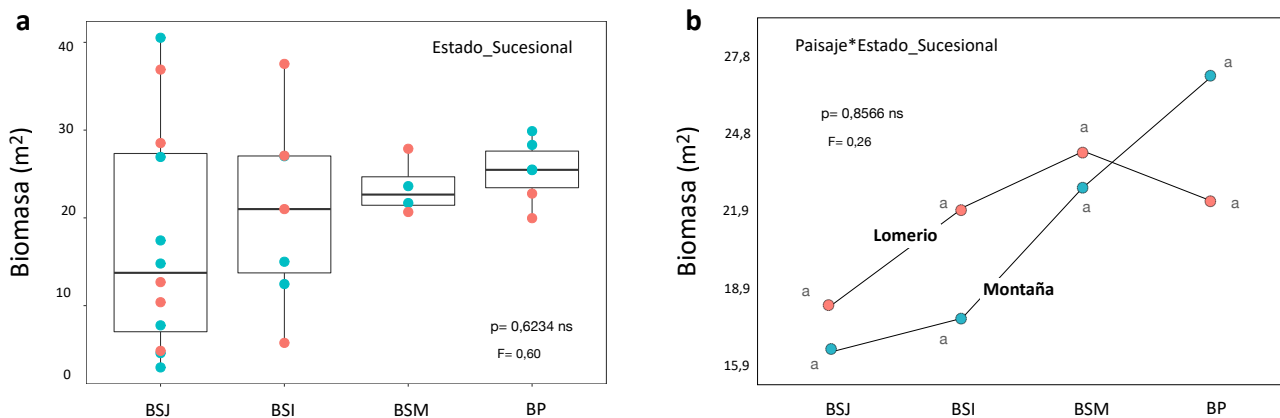


Figura 3.13. Medias de la biomasa para cada uno de los estados sucesionales en bosques fragmentados de montaña y lomerío en Caquetá (Colombia). a. Efecto del estado sucesional del bosque. b. Efecto de la interacción paisaje *estado sucesional. Medias con la misma letra no difieren estadísticamente. Prueba LSD de Fisher ($p < 0,05$). Fuente: Elaboración propia.

interacción paisaje*estado sucesional en ninguno de los casos fue significativo. Esto probablemente puede estar relacionado con una alta similitud florística (diversidad beta) entre las dos unidades de paisaje (SINCHI, 2020), como resultado de fuerzas dinamizadoras y modeladoras compartidas al momento de producir y dispersar semillas.

Disponer de un importante acervo regional de especies que pueda alcanzar alrededor de unas 1200 especies sólo en el componente forestal, podría incrementar la disponibilidad de fuentes de semillas para los procesos de regeneración natural (SINCHI, 2019). No menos importante, estarían las fuerzas homogenizadoras ejercidas por diversos vectores de dispersión capaces de movilizar semillas no solo entre parches de bosques, sino través de grandes paisajes a escala regional en la Amazonia colombiana.

En cuanto a la diversidad alfa de la lluvia de semillas, se encontró que el número de morfotipos fue mayor en los bosques de lomerío especialmente hacia los estadios maduros del bosque (Figura 3.13). Esta condición sugiere posibles efectos de una mayor fragmentación en la regeneración natural (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2009) como son efecto de borde, parches más pequeños (Magnago *et al.*, 2014), menos frecuentes (Laurance *et al.*, 2011) y más alejados (Henao, Torres, Tafur & Guevara, 2018) que suelen encontrarse en el paisaje de lomerío.

Debido al efecto de borde, se esperaría una mayor disponibilidad de fuentes de semillas de especies adquisitivas en el paisaje de lomerío afectando la presencia de muchas especies conservativas (Laurance *et al.*, 2018; Laurance & Curran, 2008). Bajo este panorama, parches de bosque más pequeños en etapas sucesionales maduras o de bosques primarios, permitirían una mayor combinación de especies adquisitivas y conservativas, lo que incrementaría los valores de riqueza. Esta condición es similar a lo reportado por Benítez-Malvido & Martínez-Ramos, (2003) en bosques fragmentados de la Amazonia central donde encontraron que la regeneración forestal (banco de plántulas) fue orientada hacia una comunidad pobre en especies de bosques antiguos amenazando el mantenimiento de la biodiversidad.

Por otra parte, es posible que, debido a una menor cantidad de parches de bosque en lomerío, los mismos puedan funcionar como impulsores

para que especies dispersoras principalmente aves transiten o utilicen estos pequeños parches en el tránsito hacia la llanura amazónica mejor conservada y viceversa hacia los andes a manera de embudo, por lo que la riqueza específica de morfotipos tendería a concentrarse aún más. Se conoce que un mayor grado de aislamiento entre parches de vegetación disminuye la efectividad para dispersar semillas, por lo que muchas especies como las aves suelen utilizar pequeños parches o árboles aislados como escalones mejorando así la conectividad (Boscolo, Candia-Gallardo, Awade & Metzger, 2008). Como resultado de un mayor tránsito de especies, podría generarse una mayor concentración de morfotipos en la lluvia de semillas, independientemente de que dichas especies puedan o no establecerse posteriormente bajo esas condiciones abióticas luego de la deposición en el suelo.

Cambios en la dinámica en la lluvia de semillas en relación con los distintos estados sucesionales de los bosques secundarios también han sido sugeridos por Laurance *et al.*, (2018). En este estudio, distintas trayectorias sucesionales fueron identificadas en Caquetá, las cuales contribuyen principalmente al ensamblaje de las comunidades vegetales de los bosques fragmentados. De esta manera, mientras la densidad de semillas disminuyó con el avance sucesional, la riqueza específica de morfotipos y la biomasa aumentaron. Este resultado coincide con Martínez-Ramos & García-Orth, (2007) pero difiere con los mismos autores en la cantidad de semillas.

Nuestros resultados indican que un mayor aporte en el número de semillas durante el avance sucesional, no implica necesariamente un mayor número de morfotipos, ni tampoco al parecer una mayor biomasa. Dichas correlaciones, permiten que otras puedan ser las variables más explicativas del comportamiento de la lluvia de semillas, como por ejemplo el tamaño de los frutos entre otros rasgos funcionales asociados a estrategias regenerativas.

Así, por ejemplo, en las etapas iniciales con alta dominancia de algunas especies de los géneros *Annona* (Anonaceae), *Bellucia* (Melastomataceae), *Cecropia* (Cecropiaceae), *Croton* (Euphorbiaceae), *Goupia* (Meliaceae), *Solanum* (Solanaceae), *Vismia* (Hypericaceae), *Pouroma* (Urticaceae), *Miconia* (Melastomataceae), entre otras, es de esperarse que la

cantidad de semillas sea mayor debido a manifestaciones reproductivas más frecuentes y masivas durante el año. Por el contrario, hacia el otro extremo sucesional donde suelen primar especies de sucesión tardía, las manifestaciones reproductivas suelen ser más episódicas y menos abundantes.

Cambios encontrados en atributos morfológicos como el tamaño de los propágulos, fueron preponderantes en la regeneración natural. Esto debido a la influencia que poseen como recursos alimenticios, síndromes de dispersión, almacenamiento de reservas de nutrientes en la germinación y el establecimiento de plántulas, los cuales poseen implicaciones en la estructura y composición forestal del bosque (Baraloto *et al.*, 2012).

Los frutos de tamaño pequeño estuvieron presentes en todos los estadios, siendo los más abundantes, pero con una mayor representatividad en las etapas sucesionales tempranas. Entre tanto, los frutos de tamaño mediano y especialmente los grandes fueron relativamente más importantes en las etapas sucesionales de BSM, así como en los BP.

Las semillas pequeñas son más fáciles de dispersar mientras que las semillas grandes como las de especies de sucesión tardía tienden a presentar limitaciones debido en parte a su dependencia de mamíferos grandes para su dispersión (Costa *et al.*, 2012). Por otra parte, semillas de tamaño grande tienen mayores contenidos de reservas y, por lo tanto, mayores probabilidades para sobrevivir bajo condiciones limitantes de oscuridad, como sucede en el sotobosque en etapas de BSM o BP. De acuerdo con lo anterior, es plausible considerar entonces que una importante presencia de frutos de tamaño mediano y grande en los estadios iniciales, mostrarían un alto potencial de regeneración y una alta convergencia hacia los bosques en estados sucesionales maduros.

3.3.2. Atributos funcionales e interacciones bióticas

3.3.2.1. Tamaño de las semillas

Al comparar cada uno de los atributos de tamaño de los propágulos entre paisajes, se pudo constatar que no fueron distintos ($F = 0,11$; $p = 0,7387$). Sin embargo, el tamaño predominante fue el pequeño con

una media de 57,45 morfotipos ($ds = 26,66$), seguido del mediano y grande con una media de 26,2 ($ds = 18,95$) y 22,89 ($ds = 20,17$), respectivamente. De acuerdo a lo modelos lineales para cada atributo de tamaño, el efecto del paisaje y el efecto combinado de paisaje y montaña no fue significativo (Figura 3.14).

Por otra parte, cuando se evaluaron los efectos del tamaño de las semillas sobre el gradiente sucesional de los bosques secundarios, se observó en las tres categorías un aumento en el tamaño de estas. En el caso de los frutos grandes se observaron cambios significativos durante la sucesión ($F = 4,87$; $p = 0,0101$) (Figura 3.14), cuya trayectoria se correlacionó positivamente con los síndromes de dispersión biótica ($R_s = 0,71$) y negativamente con la densidad de semillas ($R_s = -0,66$). Entre tanto, los frutos medianos también se correlacionaron de forma negativa y moderada con la densidad de semillas ($R_s = -0,49$), mientras que en los frutos pequeños la mayor correlación se presentó en la dispersión abiótica ($R_s = 0,37$). Particularmente, cuando se compararon ambos paisajes en el estadio de bosque maduro y especialmente en bosques primarios se observó un descenso significativo en el paisaje de lomerío (Figura 3.14).

3.3.2.2. Síndromes de dispersión

El modo de dispersión ejercida por animales fue hasta tres veces mayor que la dispersión ejercida por el viento en los bosques fragmentados del Caquetá. Para los medios bióticos en el paisaje de montaña se obtuvo una media de 61,68 morfotipos ($ds = 8,69$) y para lomerío 55,95 morfotipos ($ds = 7,25$), las cuales fueron no fueron significativamente diferentes ($F = 0,26$; $p = 0,6176$). En el caso de los medios abióticos tampoco se presentaron diferencias entre paisajes. En el caso de montaña se obtuvo una media de 19,74 morfotipos ($ds = 1,84$) y para lomerío una media de 18,9 morfotipos ($ds = 2,24$). La existencia de valores similares en los modos de dispersión entre los dos paisajes y con la misma proporcionalidad tanto de modos bióticos como abióticos, permite inferir una alta congruencia funcional y similaridad florística entre ambas unidades de paisaje (SINCHI, 2019).

En cada unidad de paisaje la desagregación de los modos de dispersión en los distintos estados

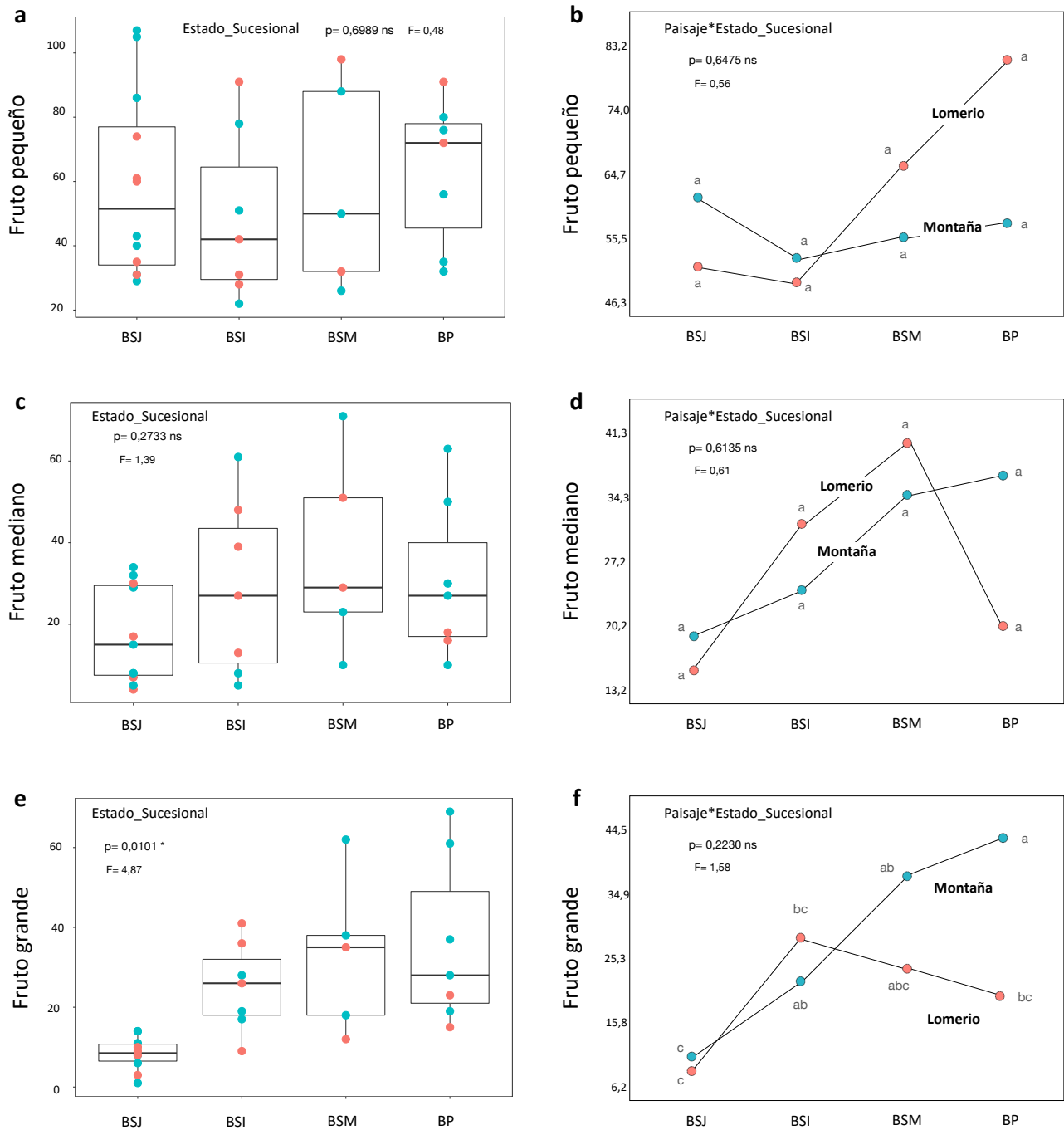


Figura 3.14. Variación de los modos de dispersión en los bosques secundarios de los paisajes fragmentados de Caquetá; a y b. Valores de la media de morfotipos con frutos de tamaño pequeño en los distintos estadios sucesionales y de la interacción paisaje y estado sucesional. c y d. Valores de la media de morfotipos con tamaño mediano en los distintos estadios sucesionales y de la interacción paisaje y estado sucesional. e y f. Valores de la media de morfotipos con tamaño grande en los distintos estadios sucesionales y de la interacción paisaje y estado sucesional. Los puntos de color naranja corresponden a parcelas del paisaje de lomerío y puntos de color azul a parcelas del paisaje de montaña. Medias con la misma letra no difieren estadísticamente. Prueba LSD de Fisher ($p < 0,05$). Fuente: Elaboración propia.

sucesionales del bosque mostraron el mismo comportamiento en términos abióticos ($F = 0.81$; $p = 0.5040$), contrario a lo evidenciado a nivel biótico ($F = 3.95$; $p = 0.0208$) (Figura 3.15). Los mayores valores promedio en el nivel abióticos se presentaron en el estado sucesional BSI que podría estar asociado a una mayor dominancia de especies secundarias iniciales con dispersión entomocora como *Jacaranda copaia*, *Ochroma pyramidale*, *Piptocoma discolor*, entre otras.

A nivel biótico, el efecto más notorio de la fauna dispersora se evidenció en los estados sucesionales avanzados con medias de 111.50 (ds = 11.34) en bosque maduro y 101.25 (ds = 10,39) en bosque primario (Figura 3.15). En los estadios sucesionales iniciales BSJ y BSI el número de morfotipos dispersados por animales fue de 73.94 (ds = 7.27) y 76.83 (ds = 9,49), respectivamente. Finalmente, el efecto de la interacción entre el paisaje y el estado

sucesional del bosque para este parámetro no fue significativo en ninguno de los casos. No obstante, en los bosques primarios en el paisaje de lomerío se presentó un descenso significativo de la dispersión biótica (Figura 3.15).

La forma como los mecanismos de dispersión estructuran un tipo de bosque en particular tiene profundas implicaciones sobre la capacidad de las especies de migrar en el espacio y en el tiempo para evitar su extinción por fragmentación (Duque, Manguaje, Cárdenas & Moreno, 2012). Dentro de los síndromes de dispersión, la biótica fue mucho más alta que la dispersión abiótica en todos los estadios sucesionales. Éstos resultados estarían asociados a que en la Amazonia se han reportado que hasta un 83% de la dispersión es producida por animales, de las cuales 44.2% es por mamalocoria y 38.9% es por ornitocoria (Duque *et al.*, 2012).

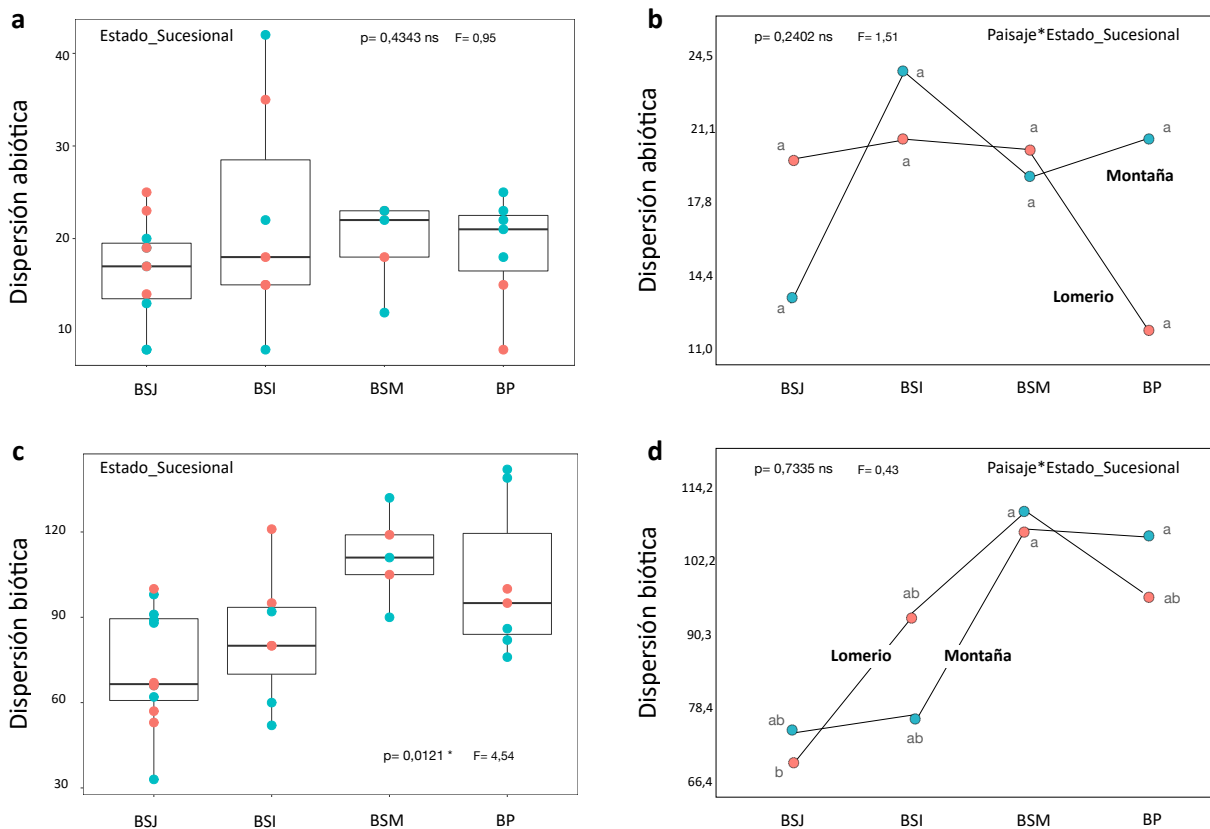


Figura 3.15. Medias del número de morfotipos dispersos en los bosques secundarios de los paisajes fragmentados de Caquetá; a y b. Morfotipos con modo de dispersión abiótica. c y d. Morfotipos con modo de dispersión biótica. Los puntos de color naranja corresponden a parcelas del paisaje de lomerío y puntos de color azul a parcelas del paisaje de montaña. Medias con la misma letra no difieren estadísticamente. Prueba LSD de Fisher ($p < 0,05$). Fuente: Elaboración propia.

En las etapas iniciales de BSJ y BSI se presentaron los mayores valores relativos de dispersión abiótica, mientras que en los estados de sucesión avanzada como los BSM y los BP se presentaron los mayores valores relativos de dispersión biótica. De este modo, el hecho de que los frutos en las etapas sucesionales más avanzadas como las de BSM y BP suelen ser más grandes, esto implicaría que los requerimientos de dispersión pueden estar asociados a síndromes bióticos. Entre tanto, los frutos pequeños presentaron una mayor correlación con los síndromes de dispersión abiótica ($F = 0.37$; $p = 0.0446$), a pesar de presentar una mayor correlación cuando se involucraron valores absolutos.

Los síndromes de dispersión presentes en la lluvia de semillas en los dos paisajes bajo estudio parecen comportarse de forma similar, siendo evidencia del importante papel en la determinación de la composición florística en los distintos estados sucesionales de bosque. Varios estudios han señalado que en sitios abiertos como las pasturas recién abandonadas son dominadas principalmente por especies anemócoras, mientras que la lluvia de semillas de bosques maduros es dominada por especies zoócoras (Carlo, García, Martínez, Gleditsch & Morales, 2013; Wieland, Mesquita, Bobrowiec, Bentos & Williamson, 2011).

En este estudio se evidenció que los modos de dispersión bióticos están presentes en todos los estadios y con una mayor participación proporcional que los modos de dispersión abiótica. Una mayor homogeneidad en el tamaño de semillas en el paisaje de lomerío podría ser consecuencia de un mayor grado de aislamiento entre fragmentos que puede provocar una homogeneización funcional, restringiendo la calidad de esos fragmentos a lo largo del tiempo (Clavel, Julliard & Devictor, 2010). Las diferencias evidenciadas en el tamaño de los frutos en las etapas de BSM y BP entre los paisajes dejan en evidencia posibles efectos de una mayor fragmentación en el paisaje de lomerío. Varios son los estudios que han encontrado que la reducción del tamaño de los parches afecta la composición de rasgos funcionales de comunidades de frugívoros, lo que dificulta potencialmente la dispersión de semillas especialmente en el caso de árboles con

frutos grandes (Arroyo-Rodríguez, Andresen, Bravo & Stevenson, 2015; Bovo *et al.*, 2018).

Este estudio concluyó que los ecosistemas de montaña y lomerío comparten atributos estructurales y funcionales que permiten apreciar una operancia mutua de procesos ecológicos fundamentales para el funcionamiento de estos dos paisajes especialmente en la capacidad de resiliencia ante las perturbaciones antropogénicas. Se encontró un alto potencial de la regeneración natural a partir del componente de la lluvia de semillas en los paisajes fragmentados de montaña y lomerío del Caquetá especialmente en las etapas tempranas de la sucesión ecológica. Para la mayor parte de los atributos de la lluvia de semillas se evidenció una alta convergencia de las etapas sucesionales de los bosques secundarios con los bosques secundarios maduros y bosques primarios utilizados como referencia.

Los modos de dispersión presentes en la lluvia de semillas durante la sucesión muestran lo imprescindible de conservar los parches de bosques maduros y restaurar aquellos bosques secundarios maduros que se encuentran en algún estado de degradación. Estas acciones de restauración contribuirán a la mejora la calidad de los parches y permitirá un mayor potencial de regeneración de los parches de vegetación o áreas descubiertas aledañas. Bajo este contexto, la contribución de los animales a la estructuración y el ensamblaje de comunidades, es clave en los paisajes fragmentados de Caquetá.

La reducción evidenciada en el tamaño de los frutos de tamaño grande en los estadios intermedios y maduros del bosque secundario en lomerío puede conducir a trayectorias sucesionales divergentes o detenidas. La acumulación de intervenciones antrópicas históricas como la tala selectiva podría representar la causa más probable. Por lo tanto, para iniciar un proceso de restauración en áreas disturbadas en este paisaje, es importante el enriquecimiento de bosques secundarios de etapas secundarias intermedias con especies vegetales nativas de semillas grandes, que aporten mayor diversidad y funcionalidad al ecosistema en recuperación. Asimismo, se deberían incrementar los corredores de conectividad entre parches y paisajes que permitan aumentar la movilidad de frugívoros

potenciales dispersores especialmente de semillas de tamaño mediano y grande.

Enfocados en modelos de restauración y/o en algunos casos específicos de rehabilitación de áreas desprovistas de vegetación arbórea dominadas por pasturas, se recomienda permitir que la resiliencia natural de éstos ecosistemas actúe de forma pasiva, permitiendo la colonización masiva de especies adquisitivas dispersadas por aves pequeñas y quirópteros, las cuales puedan entrar o no a ser manejadas posteriormente.

Finalmente, se resalta la importancia de preservar parches de hábitats grandes o interconectados y promover la restauración del hábitat de las áreas despejadas para garantizar que se mantenga una diversidad funcional de propágulos, lo que a su vez aumentará la diversidad funcional de la fauna capaz de movilizar semillas de especies más sensibles a la fragmentación.

3.4. Potencial de regeneración del banco de semillas germinable del suelo en los bosques secundarios

En la Amazonia colombiana la actividad de ganadería intensiva no solo ha sido identificada como uno de los principales motores de deforestación (Armenteras *et al.*, 2019; Murcia-García *et al.*, 2016) sino también se le atribuye la degradación de los suelos (Mora, Ríos, Río & Almario, 2017). Con la deforestación y la quema no solo se trunca el aporte de materia orgánica sino también la afectación a toda actividad biológica previa (Peña-Venegas *et al.*, 2015), incluyendo un sin número de semillas que allí se encontraban.

Por otro lado, se ha reportado que los efectos más graves al suelo podrían estar asociados a la compactación del suelo, con lo que además se limitan las posibilidades de emergencia de semillas y con ello el potencial de regeneración. La pérdida del banco de semillas y plántulas tiene repercusiones negativas para el reclutamiento de la vegetación, conducentes a que la sucesión se detenga, retrase o tome estados alternativos (Guariguata y Ostertag, 2001; Wieland *et al.*, 2011) afectando la capacidad de resiliencia de las áreas degradadas.

Los bancos de semillas del suelo corresponden a semillas viables que se encuentran enterradas en el suelo o en la hojarasca, los cuales pueden permanecer allí de forma transitoria o persistente (Dalling, 2002; Fenner y Thompson, 2005; Muller-Landau, Wright, Calderón, Hubbell & Foster, 2002). Su importancia radica en la capacidad de resguardar la memoria ecológica del sitio, y con ella la composición y funcionalidad de especies presentes antes del disturbio. Sin embargo, su importancia es relativa con respecto al aporte de semillas producido en la lluvia de semillas (Gomes, Oliveira, Rocha Miranda, Costa & Loiola, 2019). De este modo, mientras en las primeras etapas sucesionales parece ser más importante el banco de semillas debido a la persistencia de algunas especies pioneras (Baskin & Baskin, 2014; Dalling & Brown, 2009), la lluvia de semillas parece ser más importante hacia los estadios de sucesión tardía donde los mecanismos de dispersión zoocora pueden resultar más relevante (Castillo & Ríos, 2008; Thompson, 2002).

Distintos aspectos del banco de semillas como la densidad, composición, persistencia en el suelo y su similitud florística con la vegetación establecida permiten entender mejor la dinámica de la sucesión secundaria y su respuesta frente a las perturbaciones (Bakker, Poschlod, Strykstra, Bekker & Thompson, 1996; Saatkamp *et al.*, 2014). La composición de especies en los primeros estadios permite reflejar las tasas de colonización y recambio de especies hacia la población adulta y dominante del lugar (Martínez-Ramos & García-Orth, 2007). En condiciones naturales, la heterogeneidad espacial y temporal de los bosques influyen en la riqueza y la densidad del banco de semillas del suelo, pero existen evidencias de que tal influencia puede cambiar en áreas fuertemente perturbadas donde se esperaría encontrar menor riqueza y densidad de semillas en relación con el banco de semillas de los bosques maduros (Brasil-Mendes *et al.*, 2014; Hopfensperger, 2007).

La importancia potencial de los bancos de semillas también ha sido reconocida por sus posibles contribuciones a la conservación y restauración de poblaciones y comunidades (Adams, Marsh & Knox, 2005; Bakker *et al.*, 1996; CATIE, 2015; Faist, Ferrenberg & Collinge, 2013; Martínez-Ramos & García-Or-

th, 2007; Wieland *et al.*, 2011). Sin embargo, muchos estudios han encontrado que los bancos de semillas son ‘efectos indirectos’ de la vegetación existente de relativamente poco valor para la conservación o restauración de los recursos naturales poblaciones o comunidades (Bossuyt & Hermy, 2003; Dolle y Schmidt, 2009). Por su parte Plue, Colas, Auffret & Cousins, (2016); Vandvik, Klanderud, Meineri, Måren & Töpper, (2015) afirman que la percepción de que los bancos de semillas son menos diversos que las comunidades de plantas establecidas se ha basado más en una muestra inadecuada que en la realidad biológica.

En la presente investigación se presentan los resultados de la evaluación del banco de semillas germinable del suelo en bosques secundarios y primarios de un conjunto de 36 parcelas distribuidas en los paisajes de montaña y lomerío. En cada una

de las parcelas, se obtuvo un total de 15 pseudo-rélicas de muestras de suelo de manera sistemática para formar una muestra compuesta de suelo. La pseudo-réplica consistió en una porción de suelo obtenida con un cilíndrico metálico de 10 cm de diámetro y 5 cm de profundidad excluyendo la capa de hojarasca gruesa para un volumen de 392.8 cm³ (Shen, Liu, Li & Guan, 2014). Las 15 submuestras (pseudo-rélicas) de suelo obtenidas por cada una de las parcelas fueron mezcladas uniformemente para su traslado al vivero (Figura 3.16).

3.4.1. Composición florística del banco germinable del suelo

En los bosques secundarios y primarios del paisaje de montaña se encontró un total de 19 familias botánicas, 28 especies y 238 individuos entre especies



Figura 3.16. Casa de germinación del banco de semillas del suelo. En camas de germinación estéril y con aislamiento de fuentes externas fueron depositadas muestras de suelo obtenidas del conjunto de parcelas de bosques secundarios y primarios de los paisajes de lomerío y montaña en Caquetá. Fuente: Elaboración propia.

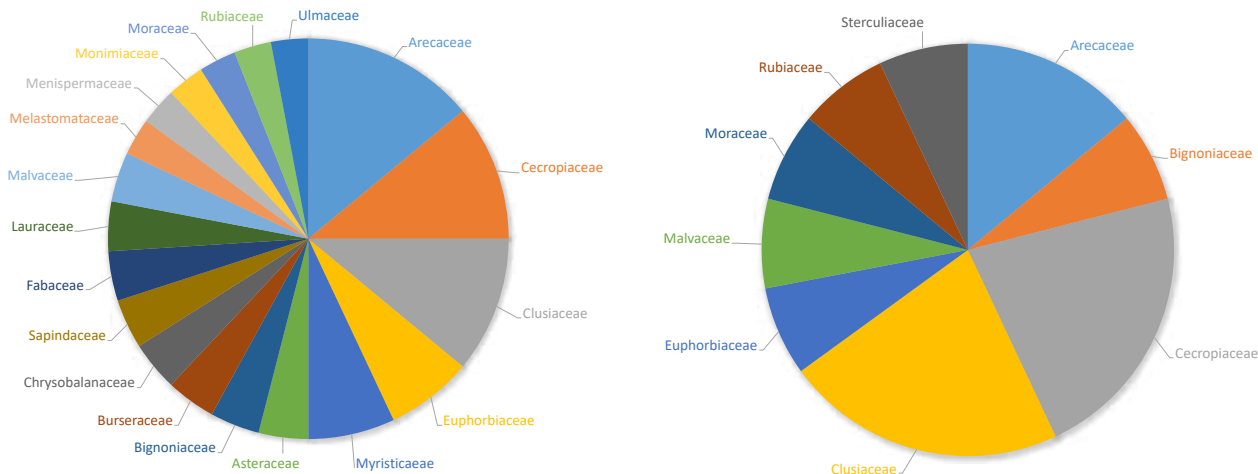


Figura 3.17. Familias botánicas representativas del banco de semillas germinable de bosques secundarios y primarios del paisaje de montaña (A) y lomerío (B). Fuente: Elaboración propia

arbóreas y palmas. La familia mejor representada fueron las palmas con cuatro especies (14%), seguida por Cecropiaceae y Clusiaceae con tres especies (11%) y Myristicaceae con dos (7%) (Figura 3.17). Todas las demás familias Asteraceae, Bignoniaceae, Burseraceae, Chrysobalanaceae, Sapindaceae, Fabaceae, Lauraceae, Malvaceae, Melastomataceae, Menispermaceae, Monimiaceae, Moraceae, Rubiaceae y Ulmaceae estuvieron representadas por una sola especie. Las especies más abundantes fueron *Cecropia cf. ficifolia* (28,6%), *Piptocoma discolor* (17,6%), *Pouroma* sp3 (14,7%), *Ochroma pyramidale* (8,8%), *Vismia baccifera* (4,6%) y *Miconia minutiflora* (4,6%), *Iriartea deltoidea* (3,4%), *Trema micrantha* (2,1%), *Vismia* sp3 (1,7%). Del restante, tres especies estuvieron representadas por tres individuos cada una, ocho especies por dos individuos y ocho especies por un solo individuo constituyendo grupo de especies raras en el banco germinable de semillas.

En los bosques secundarios y primarios del paisaje disturbado de lomerío se encontró en el banco de semillas germinable un total de 10 familias botánicas, 18 especies de las cuales dos fueron indeterminadas y 55 individuos. Las familias más representativas fueron Cecropiaceae (22%) y Clusiaceae (22%) con dos especies cada una, seguida por Arecaceae (14%) con dos especies. Las demás familias botánicas presentes como Bignoniaceae, Sterculiaceae, Rubiaceae, Moraceae, Malvaceae y Euphorbiaceae estuvieron representadas únicamente por una sola especie.

Entre las especies más abundantes se encontraron *Pouroma* sp (24,6%), *Cecropia cf. ficifolia* (12,3%), *Pittocaulon* sp (9,2%), *Piptocoma discolor* (7,7%), *Bignoniaceae* sp (6,2%) y *Alchornea triplinervia* (6,2%). Las 12 especies restantes, que incluyen a dos especies de palmas (*Iriartea deltoidea* y *Euterpe precatatoria*) estuvieron representadas con un solo individuo. Se destacan en este conjunto de especies que la gran mayoría corresponden a especies típicas de los primeros estados sucesionales, con abundante producción de frutos de tamaño pequeño, con alta representación de especies anemócoras.

Los ecosistemas de paisajes de montaña y lomerío a pesar de compartir un alto número de especies, parecen mostrar tendencias distintas de las trayectorias sucesionales. Un análisis de componentes principales (ACP) para el paisaje de montaña, mostró que las dos primeras componentes representaron el 63% de la variabilidad (CP1 = 39% y CP2 = 22,9%) (Figura 3.18). La representación de los puntos en el plan mostró una alta agregación de algunos sitios los cuales pueden ser agrupados en cuatro conjuntos para el caso de montaña y cuatro conjuntos en el caso de lomerío.

Para el caso de montaña es posible indicar agrupamientos como: Grupo 1: Bs 0-10 y Bs 10-20; Grupo 2: Bs 20-30 y Bs 30-40; Grupo 3: Bs +40; Grupo 4: BPI. Para el caso de lomerío las dos primeras componentes capturaron el 90% de la variación total (CP 1= 68% y CP 2 = 22%), con lo que pueden iden-

tificarse cuatro conjuntos de parcelas con atributos florísticos distintos (Figura 3.18). Entre los grupos se distinguieron las parcelas del Grupo 1 Bs 0-10, Bs 10-20 y Bs 30-40 y separadamente Grupo 2: Bs 20-30 años, Grupo 3: Bs+40 y Grupo 4: BPI.

Para ambos casos es clara el grado de aislamiento entre los primeros estadios de la sucesión secundaria y la composición de las parcelas de edad madura secundarias y primarias, lo que podría señalar cierta convergencia florística hacia estadios maduros con la edad de abandono. Los grupos obtenidos parecen agruparse de forma similar lo cual fue mucho más evidente en las parcelas de bosques del paisaje de montaña, donde se evidencia mayor similitud florística entre las parcelas maduras de bosque secundario y las parcelas de bosque primario, mientras que para las parcelas de lomerío estas diferencias fueron más amplias.

Un análisis de conglomerados jerárquicos (método UPGMA y la distancia estimada a partir del índice de similitud de Jaccard) sobre la matriz de presencia/ausencia de las especies en cada uno de los paisajes (Figura 3.19) permitió soportar mejor los agrupamientos florísticos observados en el ACP. En la unidad de montaña fue posible la diferenciación

florística de las seis parcelas en tres grupos, y en el paisaje de lomerío en cuatro grupos.

En el paisaje de montaña los bancos de semillas se agruparon en pares con edades consecutivas, lo que implica aparentes trayectorias sucesionales acordes a lo esperado. Esto podría indicar que la composición florística cambia a lo largo de la sucesión, lo que coincide con lo reportado por SINCHI (2020) en donde mediante un análisis similar se reportó un agrupamiento del conjunto de especies mayores a 10 cm DAP en tres unidades de vegetación. La primera unidad de vegetación estuvo conformada por las parcelas entre 5 y 20 años, un segundo grupo en las parcelas con edades de abandono entre 20 y 40 años, y un tercer grupo asignado para las especies de bosque secundario maduro mayores a 40 años junto con las parcelas de bosque primario. Para el caso del paisaje de lomerío, los resultados son aún un poco más variables y algo divergentes. Las dos parcelas de bosques secundarios iniciales se separan marcadamente al inicio de la sucesión, sin embargo, las parcelas de bosque secundario maduro guardaron mayor similitud hacia los bosques primarios maduros.

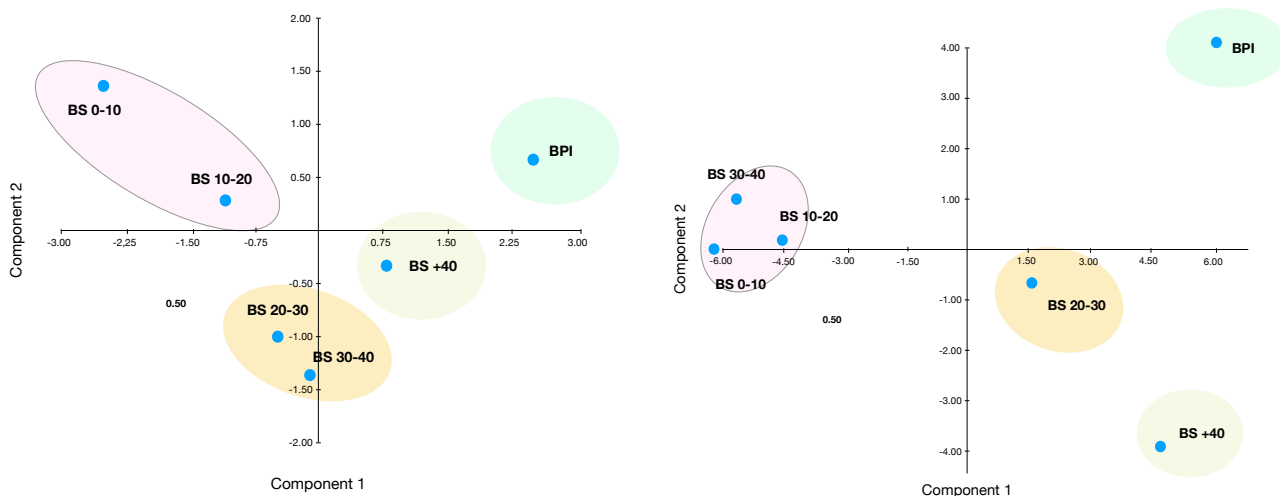


Figura 3.18. Análisis de componentes principales para la composición florística del banco de semillas germinable para distintos estadios de bosque primario (BP) y secundario (BS) en paisajes de montaña y de lomerío disturbado en Caquetá (Colombia). Fuente: Elaboración propia.

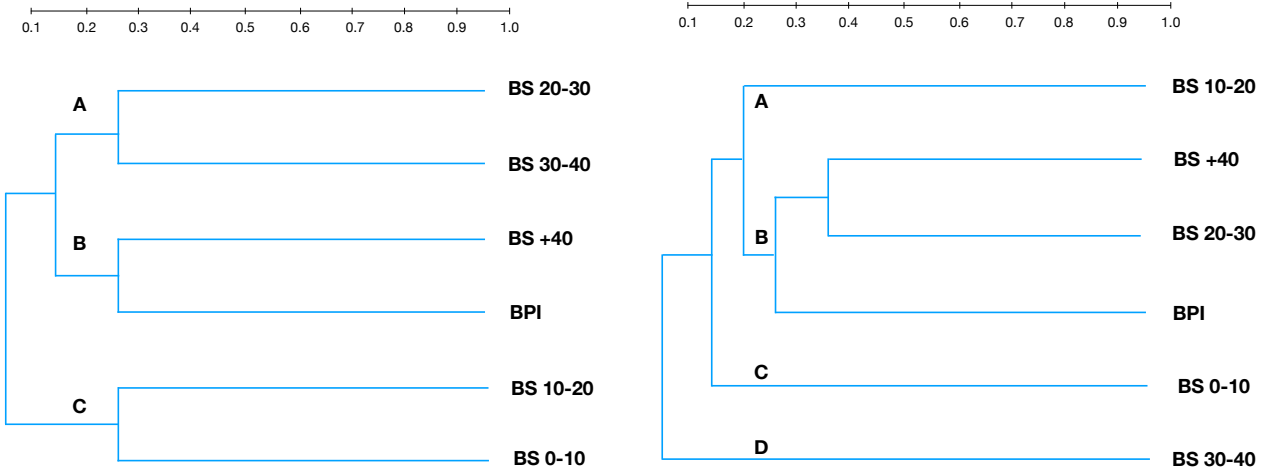


Figura 3.19. Dendrograma de la composición florística del banco de semillas germinable en paisajes de Montaña y Lomerío disturbado. El análisis de conglomerados se basó en valores de presencia/ausencia, empleando como criterio de jerarquía el método UPGMA (Unweighted pair-group method) y la distancia estimada a partir del índice de similitud de Jaccard. Fuente: Elaboración propia.

3.4.2. Riqueza y diversidad Alfa

La diversidad alfa hace referencia a la riqueza particular de un área que consideramos particularmente homogénea (Magurran, 1988) y que para este estudio se trata de cada uno de los sitios muestreados en cada paisaje con edad de abandono diferencial. Se ha postulado que la diversidad aumenta con el avance sucesional dadas las condiciones abióticas y bióticas más complejas que permiten que un mayor número de especies puedan establecerse (Norden *et al.*, 2009). Con el fin de determinar la diversidad alfa de cada una de las parcelas, se calcularon índices de Dominancia (D), Riqueza Específica (S), así como los índices de Inverso de Simpson (1-D) y Shannon (H) (Tabla 3.5). Los análisis preliminares se realizaron empleando el Software libre PAST Versión 3.5 (Hammer, Harper & Ryan, 2001) representados mediante graficados en función de la edad de abandono en cada uno de los paisajes.

Para el conjunto de muestras, los bancos de semillas germinables en el paisaje de Montaña se encontraron un total de 192 individuos, correspondientes a 27 morfo tipos. La especie más abundante correspondió a *Piptocoma discolor* (47), seguida de la morfoespecie 1 (35), morfoespecie 17 (34), *Ochroma pyramidale* (20) y *Vismia* sp (10), las cuales en conjunto representaron el 76% del total de especies registradas.

En cuanto al número de individuos por tipo de bosque se encontró una alta correlación positiva con la edad de abandono con un mayor ajuste a la función polinómica de orden 2 ($R^2 = 0.93$). El mayor número de individuos se presentó en los bosques maduros mayores a 40 años (43), seguido de los bosques de 30-40 años (42), bosques de 20-30 (36), bosques de 10-20 (33) y bosques de 0-10 (10) (Tabla 3.5). De manera similar a la riqueza expresada como el número de especies en cada hábitat, la correlación fue alta y positiva ajustándose a la función polinómica de orden 1 ($R^2 = 0.97$) (Tabla 3.5).

Tabla 3.5. Valores calculados de diversidad para los bancos de semillas germinable en el paisaje disturbado de montaña en el Departamento de Caquetá, Colombia.

Atributos	BS 0-10	BS 10-20	BS 20-30	BS 30-40	BS +40	B. Primario
Especies	4	5	8	9	12	13
Individuos	10	33	36	42	43	28
Dominancia_D	0.52	0.2525	0.534	0.22	0.2169	0.1122
Simpson_1-D	0.48	0.7475	0.466	0.78	0.7831	0.8878
Shannon_H	0.9404	1.482	1.115	1.772	1.92	2.361
Evenness_e^H/S	0.6403	0.8803	0.3812	0.6533	0.5682	0.8158
Brillouin	0.6579	1.288	0.8994	1.517	1.611	1.87
Menhinick	1.265	0.8704	1.333	1.389	1.83	2.457
Margalef	1.303	1.144	1.953	2.14	2.925	3.601
Equitatividad_J	0.6784	0.9208	0.5362	0.8063	0.7725	0.9206
Fisher_alpha	2.471	1.639	3.189	3.514	5.521	9.43
Berger-Parker	0.7	0.3636	0.7222	0.3571	0.3953	0.1786
Chao-1	7	5	9.5	9.2	33	16

Se contempló la abundancia como un índice de diversidad alfa encontrando que los valores más altos se ubicaron hacia el comienzo de la sucesión vegetal y éste aumentó hacia el final de mismo (Figura 3.20). El bosque de 0-10 años presentó altos valores de abundancia debido a la presencia de la especie *Vismia* sp. (punta de lanza), la cual es común en los primeros estadios sucesionales, y que según varios trabajos es una especie dominante de sitios degradados de pasturas que fueron sometidos a quemadas intensivas.

Los bosques de 10-20 años fueron dominados por la especie *Ochroma pyramidale* (balso), de 20 a 30, bosques de 30 a 40 años por la especie *Piptocomma discolor* (indio viejo) y bosques de más de 40 años por el morfotipo sp 1. En bosques primarios intervenidos la dominancia se distribuyó en las tres especies más abundantes.

El índice inverso de Simpson señala una mayor diversidad hacia los estadios más avanzados de la sucesión secundaria con valores muy cercanos a los de los bosques primarios tomados como referencia, lo que se aprecia a lo largo de toda la sucesión secundaria (Figura 3.20). Se puede apreciar que los bosques secundarios maduros de 30 a 40 años, y aquellos mayores a 40 años presentaron valores de 0,78, mientras que para el bosque maduro intervenido los valores fueron de 0,89.

La diversidad basada en el índice de Shannon se comportó de manera similar, y determinó los valores más altos con la mejor distribución de los individuos entre las especies presentes en los bosques primarios de referencia ($H = 2,36$), y los menores valores asociados a los primeros estadios de la sucesión. Los valores de diversidad de Shannon aumentaron de manera positiva con la sucesión secundaria, la cual continuó hacia los bosques primarios tomados como punto de llegada de la sucesión o como referencia.

El comportamiento de los atributos evaluados para el banco de semillas del suelo mostró un comportamiento esperado para los bosques húmedos tropicales. En general, los valores de diversidad aumentaron en función de la edad sucesional mientras que la dominancia disminuyó, lo que se ajusta a las trayectorias sucesionales sugeridas para ecosistemas secundarios tropicales (Norden *et al.*, 2009; Norden *et al.*, 2015). Sin embargo, dicho modelos también suponen una disminución en el número de tallos, que para este caso estaría relacionado con el número de individuos el cual no disminuyó con el aumento de la edad. Estos resultados suponen para los ecosistemas de montaña un mayor efecto de los bancos de semillas temporales, siendo el efecto de los bancos persistentes de poco valor ecológico para dinámica sucesional de estos ecosistemas perturbados.

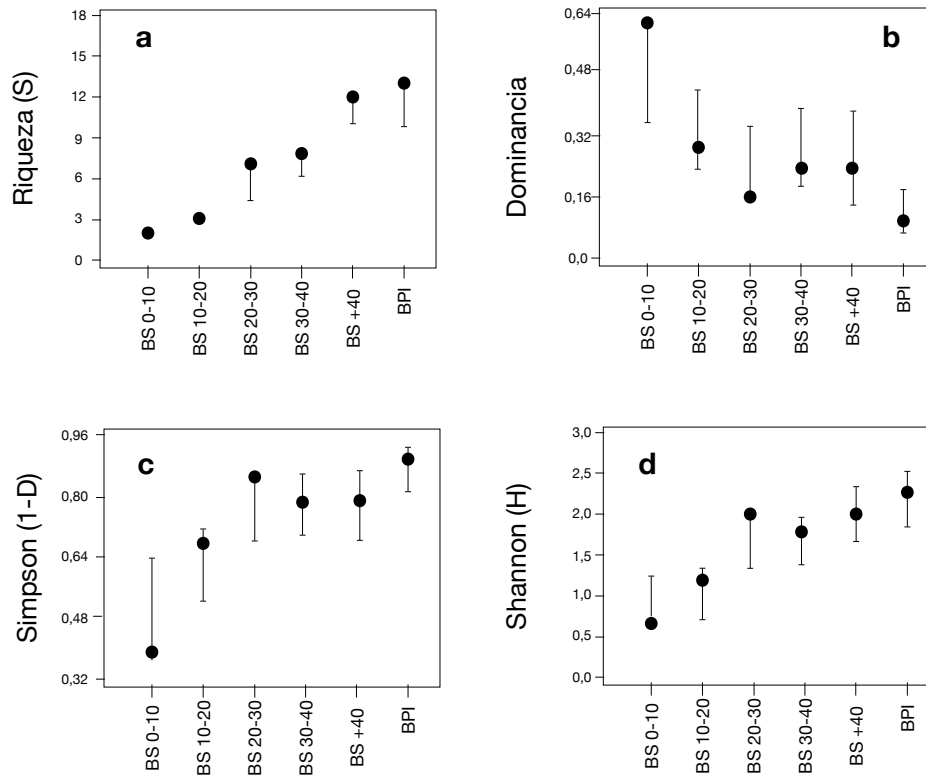


Figura 3.20. Estimativos de la diversidad alfa en bosques secundarios en distintas edades de abandono y en bosques primarios intervenidos del paisaje disturbado de montaña. Los puntos representan las parcelas, y las líneas el resultado de la regresión de mínimos cuadrados. A. Riqueza. B. Dominancia. C. Índice Simpson. C. Índice de Shannon. Fuente: Elaboración propia.

Los bancos de semillas de bosques en lomerío mostraron valores relativos muy por debajo de los alcanzados para los ecosistemas de montaña. Para el conjunto de los cuatro ecosistemas evaluados se obtuvieron datos para número de individuos que aumentaron notablemente con el incremento de la edad sucesional acentuándose hacia los bosques primarios tomados como referencia (Tabla 3.6). La menor cantidad de individuos se presentó en el ecosistema de 0 a 10 años (4), seguido por BS

10 a 20 (17), BS 20 a 30 (18) y B. Primario (44). Esta relación se ajusta de manera positiva y altamente correlacionada a la función exponencial ($R^2=0,92$). Comportamiento similar presentó la variable riqueza con valores que aumentaron desde los primeros estadios hacia los estadios de sucesión madura, finalmente acentuándose en los bosques primarios. Esta relación fue positiva y altamente correlacionada, la cual se ajustó a un modelo exponencial ($R^2 = 0,87$).

Tabla 3.6. Valores calculados de diversidad para los bancos de semillas germinable en el paisaje disturbado de lomerío en el departamento de Caquetá, Colombia.

Atributos	BS 0-10	BS 10-20	BS 20-30	B. Primario
Riqueza_S	4	5	11	11
Individuos	7	17	18	44
Dominancia_D	0.3878	0.3564	0.1914	0.2397
Simpson_1-D	0.6122	0.6436	0.8086	0.7603
Shannon_H	1.154	1.262	2.057	1.823
Evenness_e^H/S	0.7925	0.7067	0.7109	0.5628
Brillouin	0.7639	0.9901	1.51	1.542
Menhinick	1.512	1.213	2.593	1.658
Margalef	1.542	1.412	3.46	2.643
Equitatividad_J	0.8322	0.7843	0.8577	0.7603
Fisher_alpha	3.878	2.387	12.01	4.708
Berger-Parker	0.5714	0.5294	0.3889	0.4318
Chao-1	7	5.5	29	26

Los índices de diversidad presentaron una consistencia similar a la de los bancos de semillas en el paisaje de montaña. Para los bosques de lomerío, el índice de dominancia mostró una tendencia a disminuir con el avance de la sucesión; sin embargo, dicha relación fue más débil (Figura 3.21). Los valores más altos se presentaron hacia el inicio de la sucesión hasta los 20 años, y luego dicha dominancia disminuyó al pasar a estadios de bosque secundario maduro y bosque primario intervenido.

Los valores de diversidad inverso de Simpson mostraron una variabilidad menor cuyos valores más bajos se presentaron de manera similar para los estadios de 0 a 10 años ($1-D = 0.61$) y para el estadio de 10 a 20 años ($1-D = 0.64$) y aumentó hacia los bosques de 20 a 30 años ($1-D = 0.81$), logrando mantener valores similares hasta los bosques maduros o de referencia ($1-D = 0.76$). En el caso del índice de Shannon, los valores evidenciaron una variación de la diversidad similar con valores más bajos hacia los estadios iniciales y más altos hacia los bosques secundarios intermedios y bosques primarios intervenidos.

Para el caso de la riqueza, en ambos aumentó en forma positiva con la edad de abandono de cada uno de los sitios. Los valores cobran un mayor contraste con muy pocas especies en los bosques jóvenes, la

cual se incrementa de forma lineal hacia los estadios maduros de la vegetación secundaria (Figura 3.21). Para el caso de la Dominancia los valores muestran una relación inversa con la edad de abandono, siendo muy alta la dominancia de especies en los primeros estadios y muy baja hacia estadios de bosque secundario maduro y bosques primarios (Figura 3.21). Estos valores son consistentes con las condiciones abióticas de alta luminosidad que permite que especies adquisitivas se establezcan y dominen los primeros estadios de la sucesión.

El índice Inverso de Simpson ($1-D$) aumentó con la edad sucesional en ambos paisajes (Figura 3.21). Valores menores en los bosques secundarios iniciales, suponen una menor probabilidad de que dos individuos tomados al azar correspondan a especies distintas, mientras que valores altos indican una mayor probabilidad de que estos dos individuos sean distintos. Estos resultados demuestran alta dominancia de pocas especies al inicio de la sucesión, la cual disminuye progresivamente hacia estados de bosques secundarios maduros. Este resultado muestra claramente trayectorias sucesionales hacia bosques más diversos con el aumento de la edad de abandono.

El Índice de Shannon-Weiner expresa la uniformidad de los valores de importancia a través

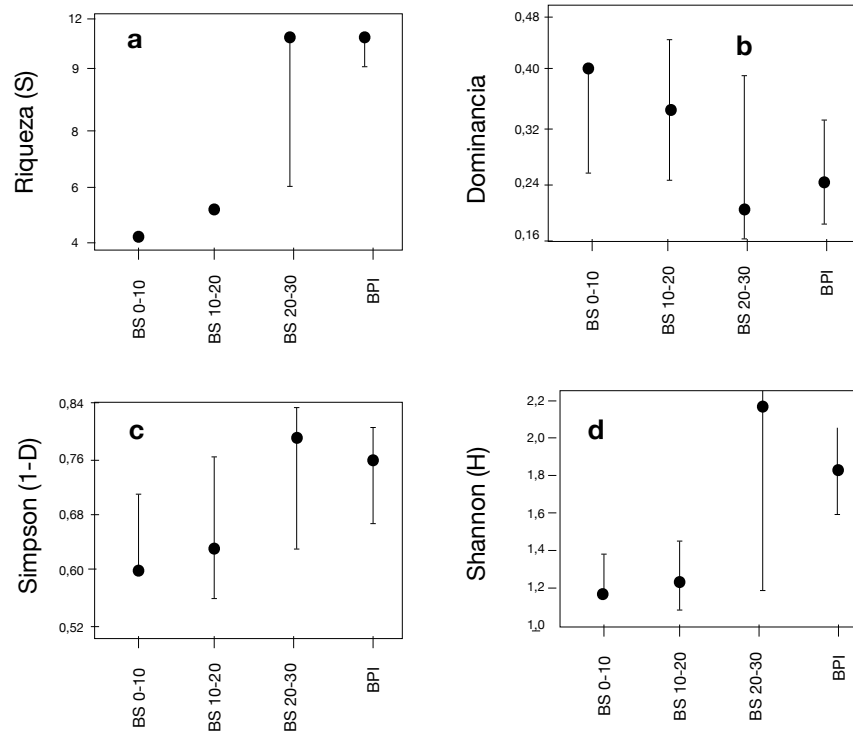


Figura 3.21. Estimativos de la diversidad alfa en bosques secundarios en distinta edad de abandono y bosques primarios intervenidos del paisaje disturbado de lomerío. Los puntos negros son las parcelas, y la línea roja es resultado de la regresión de mínimos cuadrados. A. Riqueza. B. Dominancia. C. Índice Simpson. C. Índice de Shannon. Fuente: Elaboración propia.

de todas las especies de la muestra, midiendo el grado promedio de incertidumbre en predecir a que especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una colección (Magurran, 1988; Villarreal *et al.*, 2004). En este estudio se encontró que el grado de incertidumbre aumentó con la edad sucesional, siendo más predecible en los primeros estadios sucesionales donde existe una mayor mono dominancia de especies (Figura 3.21). Este parámetro indica para los ecosistemas secundarios de montaña una recuperación de la riqueza ligada con la edad de abandono, aparentemente independiente del grado de aislamiento en la configuración del paisaje.

3.4.3. Densidad del banco de semillas

Una mayor densidad de semillas en el suelo suele ser considerado un signo de mayor potencial para

la regeneración natural de los ecosistemas (Martínez-Ramos & García-Orth, 2007). Con la sucesión se ha postulado una mayor densidad de semillas con el aumento de la sucesión secundaria y entre los bosques secundarios y los bosques primarios (Figura 3.22).

Los resultados mostraron mayores densidades en los primeros estadios en los ecosistemas boscosos del paisaje de montaña, mientras que hacia los estadios de bosque maduros una mayor densidad de semillas se presenta en los ecosistemas boscosos del paisaje de lomerío (Figura 3.22). Esta condición puede darse en razón a que la cantidad de especies pioneras colonizadoras son más abundantes en los ecosistemas de lomerío las cuales presentan estrategias de dispersión de propágulos por el viento, además de producir manifestación de producción de frutos continua a lo largo del año y de manera abundante.

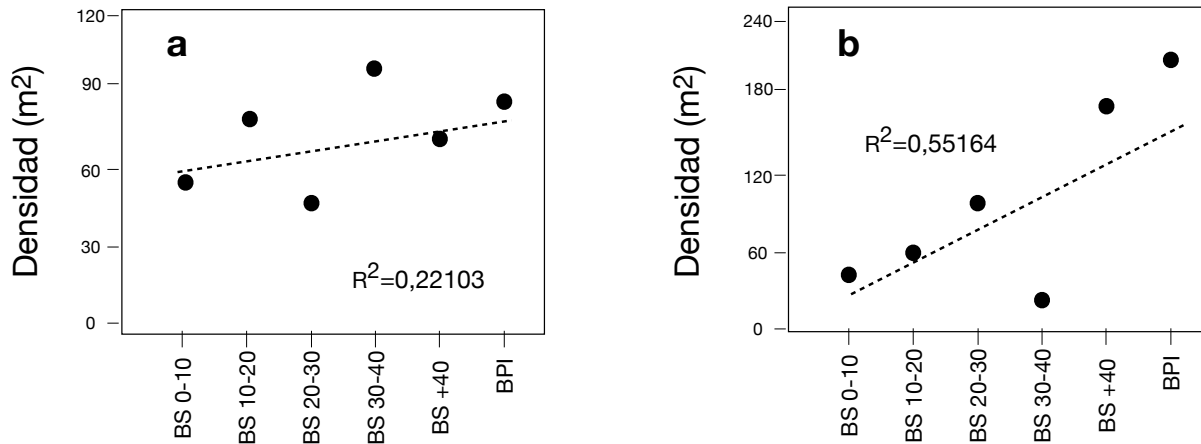


Figura 3.22. Cálculo de la densidad de plántulas provenientes del banco de semillas germinables del suelo en bosques secundarios en distinta edad de abandono y bosques primarios intervenidos del paisaje disturbado de montaña y lomerío en Caquetá. *Fuente:* Elaboración propia

3.4.4. Grupos de colonización

Se ha señalado que la fragmentación y la dispersión de semillas disminuyen la densidad de plántulas y riqueza de especies de todas las especies de sucesión tardía, y aumentan reclutamiento de especies de sucesión temprana (Osuri *et al.*, 2017). La colonización es una de las estrategias de las plantas para colonizar sitios favorables para la germinación y establecimiento de plántulas. Tres grupos de colonización fueron establecidos basados en muestras obtenidas de árboles de dosel definidos como árboles potencialmente fértiles y las plántulas emergidas del banco de semillas germinable en cada uno de los sitios. Para cada uno de los sitios, se asignaron valores de presencia y ausencia de las especies, independientemente de la abundancia tanto de adultos como de plántulas (Chazdon *et al.*, 2010). Cada una de las especies se clasificó en uno de los tres grupos de colonización como:

- I. Grupo A: Pioneros regenerativos, como aquellas especies presentes tanto en estado adulto como de plántulas.
- II. Grupo B: Pioneros no regenerativos, como aquellos presentes en un estado adulto, pero ausentes en el estado de plántulas.
- III. Grupo C: Colonizadores forestales, como aquellos presentes en estado de plántulas y ausentes en estado adulto.

Del total de las nueve parcelas evaluadas y un conjunto de 148 especies, el 80.4% (119) de las especies adultas estuvieron ausentes en el banco de semillas germinable (pioneros no colonizadores), 14.2% (21) estuvieron presentes solamente como plántulas (colonizadores forestales) y 5.4% (8) de las especies del dosel estuvieron presentes tanto como árboles adultos y plántulas (pioneros colonizadores).

Para el paisaje de montaña, el grupo con la mayor parte de las especies fue el de especies pioneras no regenerativas (Grupo B), seguido por los Colonizadores forestales (Grupo C) y finalmente los pioneros regenerativos (Grupo A) (Figuras 3.23 y 3.24). En cuanto a la edad de abandono en relación con los grupos de colonización se presentó una relación altamente positiva con los pioneros no regenerativos, leve con los colonizadores forestales, y casi imperceptible el grupo de pioneros regenerativos. Esta condición se hace evidente para el caso de los pioneros no regenerativos, debido a que el muestreo no incorpora la variación de oferta de semillas a lo largo del año, y a la baja presencia de bancos de semillas persistentes en los bosques amazónicos.

Un aumento significativo de las especies colonizadoras forestales con la sucesión y bajas tasas de las especies pioneras regenerativas señala una alta dinámica en las tasas de migración de especies a nuevos sitios con el aumento de la edad de abandono. Un mayor grado de dispersión y arribo de semillas

con el aumento de la edad, puede ser originado por mayores tasas de dispersión de las especies. Una mayor diversidad de oferta alimenticia por parte de los árboles del dosel, puede ser un atractivo para distintos grupos de fauna dispersora, la cual se ha señalado aumenta con la edad de abandono.

Para el caso del paisaje de lomerío disturbado, del total de las nueve parcelas evaluadas y un conjunto de 122 especies, el 84,5% (104) de las especies adultas estuvieron ausentes en el banco de semillas germinable (pioneros no regeneradores), 10.6% (13) estuvieron presentes solamente como plántulas (Colonizadores forestales) y 4.1% (5) de las especies del dosel estuvieron presentes tanto en su estado adulto y plántulas (pioneros regeneradores).

A pesar de que los muestreos de los bancos de semillas aún no son equiparables en la cantidad de ecosistemas muestreados es posible encontrar algunas tendencias de la contribución a las posibles trayectorias hacia bosques maduros.

En ambos paisajes el comportamiento del banco de semillas germinable parece coincidir el comportamiento de las trayectorias sucesionales para los atributos de abundancia, riqueza y diversidad tanto en los paisajes de montaña y lomerío.

Para el caso de la abundancia y la riqueza en ambos casos aumentaron con el avance de la sucesión

secundaria. Los valores alcanzados en los bosques primarios de referencia en lomerío son semejantes a los alcanzados en el bosque secundario maduro de montaña, lo que podría señalar una mayor capacidad de resiliencia para los bosques de montaña.

El inicio de la sucesión se muestra de similar tanto en número de especies como en número de individuos. El índice de dominancia con tendencias similares, muestra que la dominancia en el paisaje de montaña muestra más dinamismo, con valores más altos al inicio de la sucesión y valores más bajos hacia el final lo que sería consecuencia de tasas más altas de recambio florístico en este paisaje.

Para el caso de los índices de diversidad de Simpson y Shannon, los valores más altos se alcanzan en el paisaje de montaña. Dichos valores se muestran más estables en los bosques de lomerío lo que permite inferir de forma preliminar una sucesión detenida o más lenta en el paisaje de lomerío.

Se espera que estos análisis preliminares, sirvan de base para el desarrollo de la siguiente fase de campo que involucra un re-muestreo de las distintas parcelas en condiciones análogas para ambos ecosistemas, lo que permitirá obtener información estadísticamente más fiable sobre la dinámica de la regeneración. De igual forma estos análisis en función de la dinámica de las especies involucradas

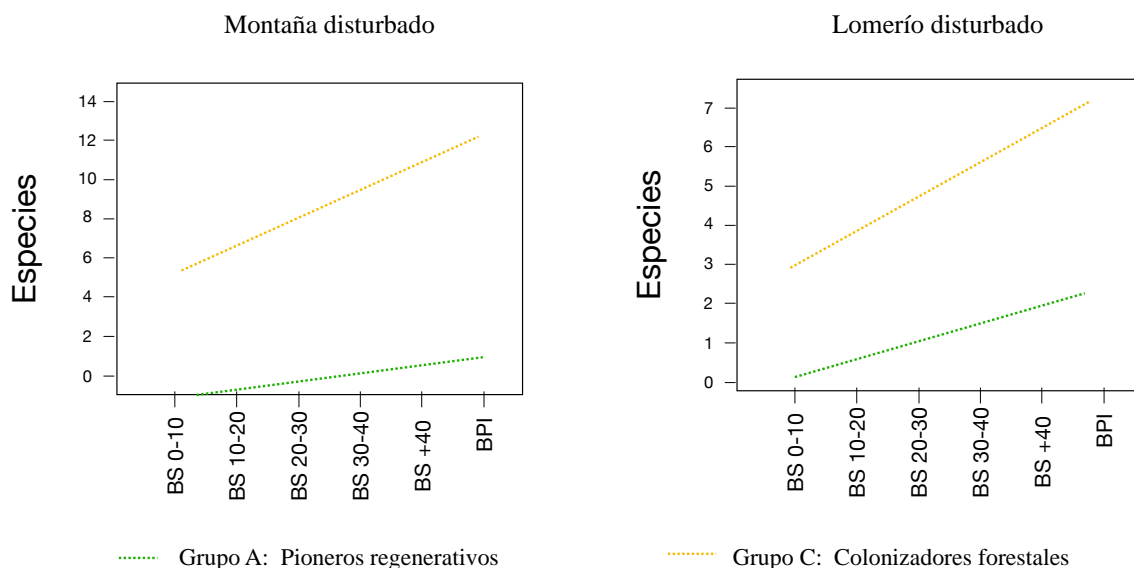


Figura 3.23. Variación la cantidad de especies colonizadoras forestales (Grupo C) y Pioneras no colonizadoras a lo largo de la sucesión secundaria y bosques primarios intervenidos en el paisaje disturbado de montaña, Caquetá. Fuente: Elaboración propia.

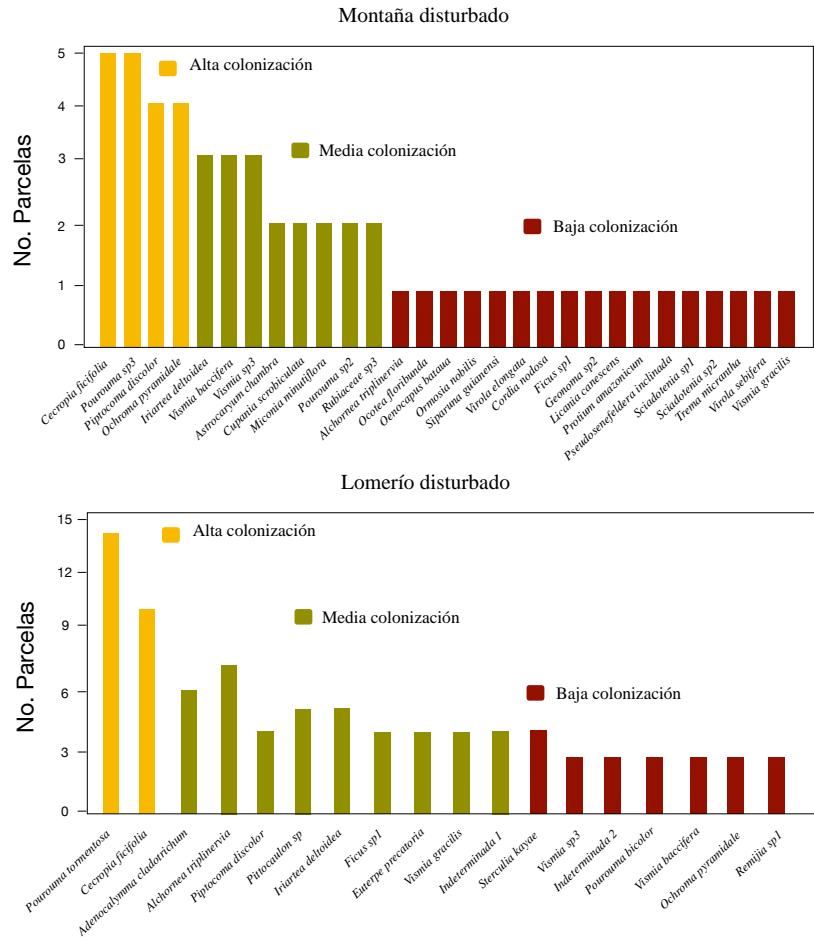


Figura 3.24. Especies con distintos niveles de colonización en relación al número de sitios ocupados a lo largo de la sucesión en bosques secundarios y bosques primarios en cada uno de los paisajes disturbados de montaña y lomerío en Caquetá. Alta colonización se refiere a la ocupación de entre cinco y seis sitios, Medias de colonización a tres y dos sitios, y baja colonización cuando solo se encontraron en un sitio.

Fuente: Elaboración propia.

en los bancos de plántulas o grupos funcionales permitirá determinar las principales estrategias de vida involucradas y su dinámica en cada uno de los paisajes. Los tipos funcionales de plantas, así como las estrategias de colonización determinadas al comparar la composición florística y funcional del banco de semillas frente a la de los árboles adultos arrojará información más precisa del comportamiento y limitaciones de este componente de la regeneración natural, en cada uno de los paisajes involucrados en el proyecto.

Finalmente, los aspectos discutidos aquí podrían sugerir que en lugares donde los dispersores son abundantes, la lluvia de semillas a los claros podría

ser de mayor importancia en la dinámica temprana de regeneración respecto a la encontrada en este estudio. Sin embargo, serán necesarios más estudios detallados en otros lugares, para probar si una comunidad particular de dispersores pueda modificar el patrón encontrado en este estudio. Asimismo, es importante estudiar si el proceso de regeneración sería mucho más rápido con una mayor abundancia de animales dispersores, pues, el banco se estaría enriqueciendo con un mayor número de semillas de estadios sucesionales tardíos. Para corroborar esto, es necesario hacer estudios similares en bosques tropicales que crecen en suelos más ricos en nutrientes, donde se espera que la comunidad de dispersores sea más abundante.

3.5. Potencial de regeneración de bancos de plántulas a partir de la composición y diversidad florística

La mayoría de bosques secundarios tienen una fuerte tendencia a alcanzar una estructura y composición florística semejante a la de los bosques primarios (Boukili y Chazdon, 2016; Mesquita *et al.*, 2015; Norden *et al.*, 2009). Sin embargo, el tiempo transcurrido para lograr esto puede variar dependiendo de las condiciones de historia e intensidad de uso, y al grado de fragmentación del paisaje (Norden *et al.*, 2009).

Cambios en comunidades vegetales después de una perturbación indican un cambio secuencial de las especies pioneras por otras más tolerantes a la sombra (Chazdon, 2014; Kitajima y Poorter, 2008). Según Kitajima & Fenner (2000) las primeras etapas de la sucesión ecológica son dominadas por especies pioneras de vida corta (5-20 años), luego reemplazadas por especies pioneras de vida larga (20 – 100 años), hasta finalmente estar dominadas por algunas especies más tolerantes a la sombra (esciófitas). Esta condición marca la dominancia por parte de especies adquisitivas demandantes de luz dominan hacia los primeros estadios y especies conservativas tolerantes a la sombra hacia los estadios maduros (Boukili y Chazdon, 2016; Chazdon *et al.*, 2010; Norden *et al.*, 2009). Un amplio pool de especies intermedias generalistas contribuyen más a la convergencia de los ecosistemas durante la sucesión (Norden *et al.*, 2017).

La regeneración natural juega un papel fundamental en la diversidad de los bosques tropicales la cual es determinada principalmente por la luminosidad disponible, la cual varía según la edad de abandono o el estadio sucesional del bosque (Chazdon, 2014; Kitajima, 2002; Uriarte, Muscarella & Zimmerman, 2017). Sin embargo, el recambio florístico a partir de procesos de colonización es indispensable para promover la regeneración natural de especies más tolerantes a la sombra y con ello el avance de la sucesión ecológica hacia estadios de bosque maduro (Chazdon *et al.*, 2010).

Son diversos los trabajos que han argumentado que el mejor camino para llevar a una restauración a gran escala y a largo plazo es aprovechar la capa-

cidad que tienen muchos bosques para recuperarse naturalmente (Chazdon *et al.*, 2017; Chazdon y Uriarte, 2016; Lamb, 2014). En este sentido, la alta presencia de fuentes de semillas, los mecanismos eficientes de dispersión (viento, agua, animal) y las condiciones bióticas y abióticas adecuadas en cada ecosistema disturbado, harán posible que las estrategias de restauración pasiva puedan tener una mayor probabilidad de éxito (Chazdon, 2014; Kitajima, 2002).

Algunos estudios señalan que en paisajes altamente fragmentados, la sucesión secundaria y la regeneración de las especies podría estar más limitada entre otras por la escasa dispersión de semillas o por las condiciones abióticas o bióticas inapropiadas del sitio (Dalling y Hubbell, 2002). Para los bosques neotropicales de Bajura como los de la Amazonia se ha considerado que gran parte del potencial de regeneración natural se encuentra en los bancos de plántulas luego de superar varias de las restricciones en su medio natural (Kitajima y Fenner, 2000).

El presente estudio describió los bancos de plántulas en bosques secundarios con distinta edad de abandono y bosques primarios, analizando la composición florística y la variación estructural y de diversidad con respecto a un gradiente sucesional aproximado. Esta investigación enmarcada en la ecología de restauración aporta información que contribuye con el conocimiento del componente de regeneración inicial de los ecosistemas, aspecto que resulta fundamental para evaluar la capacidad de resiliencia y las posibles trayectorias sucesionales de los ecosistemas disturbados en el paisaje fragmentado de montaña en el departamento de Caquetá.

Con el fin de caracterizar la composición y la diversidad florística de los bancos de plántulas en un amplio gradiente sucesional de bosques primarios y secundarios localizados en dos paisajes fragmentados del Caquetá: lomerío y montaña (Figura 3.25). En cada parcela (50 x 50 m) se realizaron dos levantamientos de 1 x 50 metros para el muestreo de plántulas de árboles con una altura total mayor a 30 cm y un diámetro a la base del tallo < 1 cm. Para este estudio se definió la etapa sucesional I correspondió a bosques secundarios con edades de abandono comprendidas entre 0 y 19,9 años; la

etapa II a bosques secundarios con edad de abandono intermedia entre 20 y 39,9 años y la etapa III a bosques maduros mayores a 40 años de abandono junto con los remanentes de bosques primarios.

3.5.1. Composición Florística e Índice de Valor de Importancia (IVI) en las distintas etapas sucesionales

Para el paisaje de lomerío se registró un total 231 especie y 55 familias botánicas. La familia que tuvo mayor abundancia fue Melastomataceae con 146 individuos, sin embargo Rubiaceae fue la que más especies presentó con 25 especies (Figura 3.26). Albuquerque *et al.*, (2013) reportan que la gran abundancia de la familia Melastomataceae se soporta en

gran parte a la estrategia de producción de semillas y altas tasas de germinación típica de las especies pioneras arbustivas, lo que permite clasificarla como una familia de gran importancia para procesos de restauración ecológica.

Por otro lado, la familia Rubiaceae fue la más diversa por estar asociada a una variabilidad micro climática y ecológica en las que existen condiciones únicas para el florecimiento de una alta biodiversidad (Navarro, Ferreira, Antezana, Vargas & Arrázola, 2004). Chrysobalanaceae fue la familia que presentó un número de especies más bajo con siete especies debido principalmente a que por lo general presenta manifestaciones reproductivas supranuales y poco abundantes lo que limita un mayor número de especies establecidas en el banco de plántulas. Calderón,



Figura 3.25. Plántulas de regeneración natural en condiciones sucesionales contrastantes. A la izquierda una especie pionera creciendo sobre suelos desnudos y plenamente expuesta a la luz. A la derecha, plántula de bosques maduros con suelos recubiertos con hojarasca y condiciones de penumbra. *Fuente:* Elaboración propia.

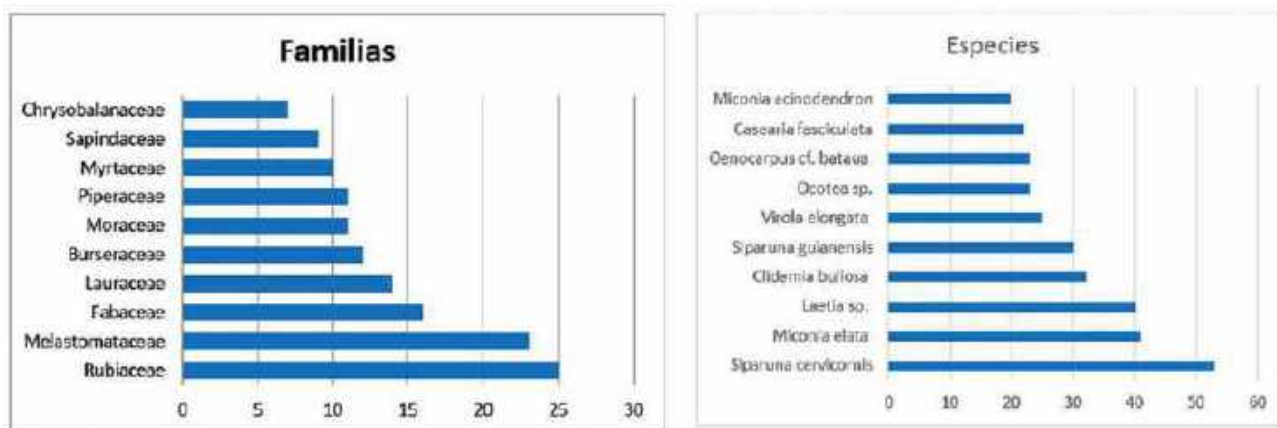


Figura 3.26. Familias y especies más representativas en número de especies e individuos respectivamente en los bosques secundarios y primarios del paisaje fragmentado de lomerío en Caquetá, Colombia.

Fuente: Elaboración propia

Galeano & García, (2002) reportan en el Libro Rojo de las Plantas Fanerógamas de Colombia. Volumen 1, que 34 especies de esta familia se encuentran en alguna categoría de amenaza; De las cuales 18 especies son exclusivas para el país. 45 especies presentes en la región amazónica y ninguna exclusiva de Colombia se encuentran en preocupación menor (LC), es decir, se considera fuera de peligro o por lo menos a nivel de especie.

Las familias Melastomataceae, Siparunaceae, Fabaceae, Rubiaceae y Lauraceae conformaron el 41,24% del total de individuos hallados durante este estudio. El 32,72% de las familias estuvieron representadas por una sola especie. De conjunto de especies, 156 se hallaron en una parcela, por lo que se infiere que son especialistas de hábitat. Cabe aclarar que ninguna especie estuvo presente en todas las parcelas, debido a que la fragmentación del hábitat afecta la dispersión, establecimiento y supervivencia de las plántulas (Merino, 2017).

Las especies con mayor abundancia fueron *Siparuna cervicornis*, *Miconia elata* y *Laetia* sp con 53, 41 y 40 individuos, respectivamente (Figura 3.26). Esto puede deberse a que son especies ampliamente distribuidas en la Amazonia, siendo especialmente abundantes en rastrojos y bordes de bosque (Cardenas-López *et al.*, 2011). Entre las especies más abundantes, *Siparuna cervicornis* representó la mayor abundancia y dominancia relativa cuando logró distanciarse de la segunda especie en dominancia (*Miconia elata*).

La abundancia relativa indica que el mayor volumen de biomasa vegetal se concentra en la especie *S. cervicornis*. Renner y Won (2001) a partir del análisis de datos moleculares y morfológicos encontraron que la margen de la hoja parece haber evolucionado tres veces en Siparunaceae. Esta especie suele encontrarse en diferentes regiones del país, entre ellas, la región suroccidental de Orinoquía (Meta) y el Caquetá.

Por otro lado, las especies menos abundantes fueron *Oenocarpus cf. bataua* (23), *Casearia fasciculata* (22) y *Miconia acinodendron* (20). Este estudio coincide con lo reportado por Castaño-Arboleda, Cárdenas, y Rodríguez, (2007) quienes afirman que *Oenocarpus cf. bataua* presenta valores bajos de abundancia debido a la tala selectiva que realizan los indígenas a la palma milpesos (*O. bataua*) para su aprovechamiento como elemento de construcción. De igual manera este resultado puede deberse a lo encontrado por Játiva y Alarcón, (1994) quienes explicaron que la semilla germina después de los seis meses de sembrada.

Según los valores del IVI las especies de mayor importancia ecológica fueron: *Siparuna cervicornis* (86.6), *Piper sp.3* (30.2), *Miconia elata* (29.1), *Laetia* sp. (25.9), *Clidemia bullosa* (20.4), estas cuatro familias representan el 62,4% del IVI total (Figura 3.27). Las especies *Clidemia bullosa*, *Siparuna guianensis* y *Virola elongata* representaron el 21,1% del IVI total con valores entre 20 al 17 y las especies *Casearia fasciculata*, *Ocotea* sp2 y *Oenocarpus cf. bataua* con valores

de IVI de 15,3, 15,2 y 14,6 representaron el 16,4% del total del IVI para las distintas sucesiones objeto de estudio. La primera especie fue encontrada en cuatro parcelas que se relacionaron con las unidades de vegetación A y B, mientras que *M. elata* solo se encontró en una parcela de la unidad A.

En el paisaje fragmentado de montaña se encontró un total 231 especies y 53 familias botánicas. La familia más representativa fue Fabaceae con 96 individuos y 29 especies, seguida de la familia Melastomataceae la cual presentó 199 individuos y 28 especies (Figura 3.28).

Cano & Stevenson (2009) encontraron también que las familias más importantes fueron Fabaceae, Myristicaceae, Euphorbiaceae, Sapotaceae y Lauraceae lo que sugiere que se trata de taxones con especies capaces de colonizar distintos ambientes. Stevenson & Rodríguez (2008) encontraron en bosques fragmentados del departamento del Guaviare (Colombia), se presentó una mayor ocurrencia proporción de plantas de sucesión temprana, la cual puede haber ocurrido por los procesos antrópicos de uso y fragmentación. De igual forma, reportaron que en bosques fragmentados la familia Fabaceae fue la tercera más representativa de acuerdo al IVI.

Estos resultados permiten establecer diferencias considerables en las distintas etapas sucesionales

de bosques en los paisajes fragmentados de montaña. De igual forma es evidente que los procesos de antropización y disturbios en los ecosistemas ocasionados por la fragmentación del bosque, están ocasionando cambios en términos de la composición florística. Aunque no fue evaluado el efecto de la fragmentación sobre la composición de la regeneración natural temprana, las tasas de recambios parecen estar más determinadas por el efecto intrínseco de filtros abióticos y bióticos naturales durante la sucesión secundaria.

Se encontró que el número de familias se incrementó desde 16 en los estados de BS Joven, hacia los estados de BS. intermedio y B. maduro con 42 y 34 familias respectivamente. Solo 10 de las 53 familias estuvieron presentes en las tres unidades de vegetación, en las cuales se destacaron Fabaceae, Melastomataceae, Rubiaceae, entre otras. De igual manera 19 familias estuvieron presentes en dos de las tres etapas sucesionales, destacándose familias como Annonaceae, Arecaceae, Lauraceae y 24 familias estuvieron presente en una sola etapa sucesional, en las cual se identificaron familias como Lauraceae, Solanaceae, Malpighiaceae, entre otras (Tabla 3.7).

La especie más representativa en todos los estadios sucesionales fue *Guatteria megalophylla* de la familia Anonaceae con 61 individuos, comprendiendo

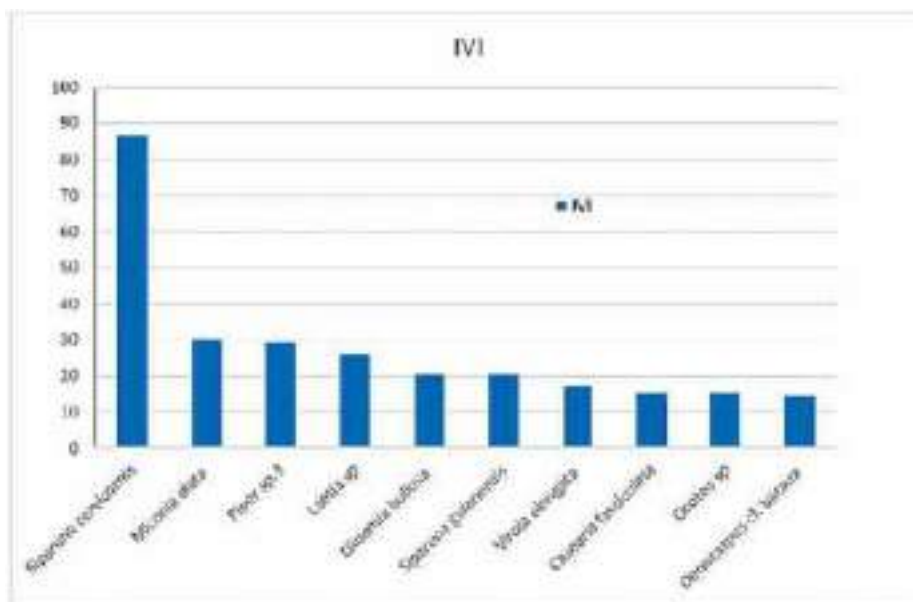


Figura 3.27. Índice de valor de importancia (IVI) para las especies encontradas en distintas etapas sucesionales de bosque en el paisaje disturbado de lomerío en Caquetá, Colombia. Fuente: Elaboración propia.

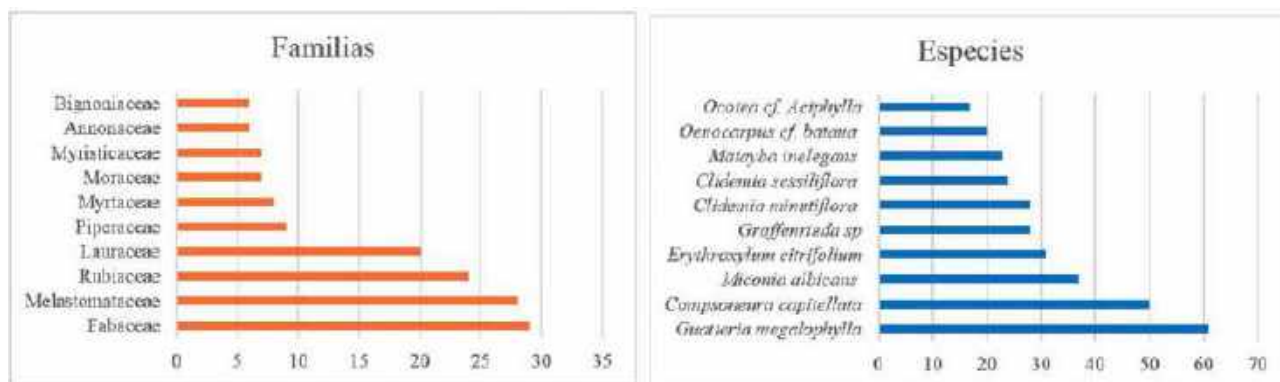


Figura 3.28. Familias y especies de la regeneración natural temprana más representativas del paisaje fragmentado de montaña en Caquetá. El color Naranja corresponde al número de familias por especies, mientras que el color azul corresponde al número de especies por individuo. Fuente: Elaboración propia.

el 6.4% de todos los individuos registradas en el presente estudio. *Compsoeura capitellata* ocupó el segundo lugar con 50 individuos y el 5.3% de todos los individuos determinados. De acuerdo con Chazdon y Uriarte (2016) existe un vacío de información para los estadios de regeneración temprana ya que las investigaciones normalmente se centran en los estadios adultos, lo que se ha demostrado colombiana y para el departamento (Cárdenas, Arias & Sua, 2007).

En total se determinaron 231 especies arbóreas, de las cuales 24 especies corresponden al 50% del total. Solamente cinco especies pueden considerarse generalistas de los tres estadios sucesionales, 35 especies como poco generalistas al estar presentes

solamente en dos unidades de vegetación y 192 especies fueron más especialistas al estar presentes en una unidad de vegetación. Las especies con más presencia en las tres unidades de vegetación fue la *Erythroxylum citrifolium* con 31 individuos, seguida de *Matayba inelegans* con 23 individuos y *Schizocalyx bracteosa* con seis individuos. Ninguna especie estuvo presente en todos los estadios sucesionales en cuanto a las tres las edades de abandono.

En el paisaje de montaña, las especies con mayor IVI fueron *Guatteria megalophylla* (44,4%), seguido de *Compsoeura capitellata* (37,5%), *Clidemia minutiflora* (14,0%) y *Miconia albicans* (12,3). Las diez especies representaron el 33,6% de la abundancia relativa de los individuos (Tabla 3.7).

Tabla 3.7. Índice de Valor de Importancia (IVI) de las especies en el paisaje disturbado de montaña en Caquetá, Colombia. El IVI fue calculado a partir de la suma de la abundancia relativa, frecuencia relativa y dominancia relativa de las especies.

Especies	Abundancia Relativa	Frecuencia relativa	Dominancia relativa	IVI
<i>Guatteria megalophylla</i>	6.4	0.3	37.6	44.4
<i>Compsoeura capitellata</i>	5.2	0.7	31.6	37.6
<i>Clidemia minutiflora</i>	2.9	0.7	10.3	14.0
<i>Miconia albicans</i>	3.9	0.3	8.1	12.3
<i>Clidemia sessiliflora</i>	2.5	0.7	7.7	10.9
<i>Oenocarpus cf. bataua</i>	2.1	0.3	7.0	9.5
<i>Matayba inelegans</i>	2.4	1.1	3.8	7.2
<i>Ocotea cf. aciphylla</i>	1.7	0.3	2.7	4.8
<i>Erythroxylum citrifolium</i>	3.2	1.1	0.1	4.5
<i>Protium cf. calanense</i>	1.3	0.7	2.2	4.3

En la Tabla 3.7 podemos observar las diez especies con mayor IVI de las tres unidades de vegetación, cada unidad con dos parcelas con diferentes edades de abandono para el paisaje fragmentado de montaña. Se observó que la especie *Guatteria megalophylla* de la familia Annonaceae fue la de mayor IVI con un 44.4%, una abundancia del 6.4%, una frecuencia del 0.3% (sólo en la unidad de vegetación B) y una dominancia del 37.6%. *Compsonaura capitellata* de la familia Myristicaceae registró el segundo IVI más alto con un 37.6%, una abundancia del 5.2%, una frecuencia del 0.7 (presente en las unidades de vegetación B y C).

También se logra observar especies como *Matayba inelegans* y *Erythroxylum citrifolium* que estuvieron presentes en las tres unidades de vegetación con una frecuencia relativa del 1.1% pero su dominancia y abundancia tuvieron valores bajos.

3.5.1.1. Composición florística e IVI de la etapa de bosque secundario joven

En la etapa sucesional I en lomerío que comprende los individuos con estadios de abandono entre los 0- 19.9 años se colectaron un total de 591 individuos distribuidos en 26 familias y 53 géneros; donde las familias Rubiaceae, Melastomataceae (familia más abundante con 124 individuos muestreados) y Fabaceae presentan la mayor diversidad (Figura 3.29). Las familias menos diversas fueron Annonaceae, Siparunaceae y Lauraceae. Los datos corroboran lo reportado por Cárdenas *et al.*, (2007) quienes realizaron un estudio de la diversidad biológica y cultural

del sur de la Amazonia colombiana reportando que la familia Rubiaceae presentó la mayor riqueza con 198 especies, seguida de Melastomataceae con 126 y Fabaceae con 107 para el departamento de Caquetá.

Por otro lado a pesar de que las familias Annonaceae y Lauraceae son familias con una distribución cosmopolita propia de regiones tropicales y subtropicales pudieron presentar los valores más bajos de diversidad a la degradación de estas familias por su importancia en uso ya sea maderero, comestible o medicinal (Bocanegra-González, Fernández-Méndez & Galvis-Jiménez, 2015; Campos *et al.*, 2018; Murillo, 2001).

Para el índice de valor de importancia en la etapa sucesional I (Figura 3.30) se obtuvo que las especies con el valor más alto fueron *Miconia elata*, *Siparuna cervicornis* y *Clidemia bullosa* con valores de 86.4; 36.7 y 25.6, respectivamente demostrando que estas especies desempeñan un papel importante en la tipología de vegetación mientras que el IVI más bajo para esta etapa fue para las especies *Endlicheria pyriformis* (14,2), *Guatteria ferruginea* (13,5) y *Dolioscarpus dentatus* (6.2). Según Baldizán, (2004) y Berroterán, (1994) estas variaciones en la composición florística están influenciadas por el tipo de vegetación y a su vez por diversas asociaciones establecidas entre las especies.

Por otro lado, las especies con valores altos de abundancia fueron *Miconia elata*, *Clidemia bullosa* y *Miconia acinodendron*; mientras que las especies con los valores más bajos de abundancia fueron *Vismia gracilis*, *Dolioscarpus* sp. y *Casearia* sp. (Figura 3.29). Esto es debido a que los valores de Índice de Valor Importancia (IVI)

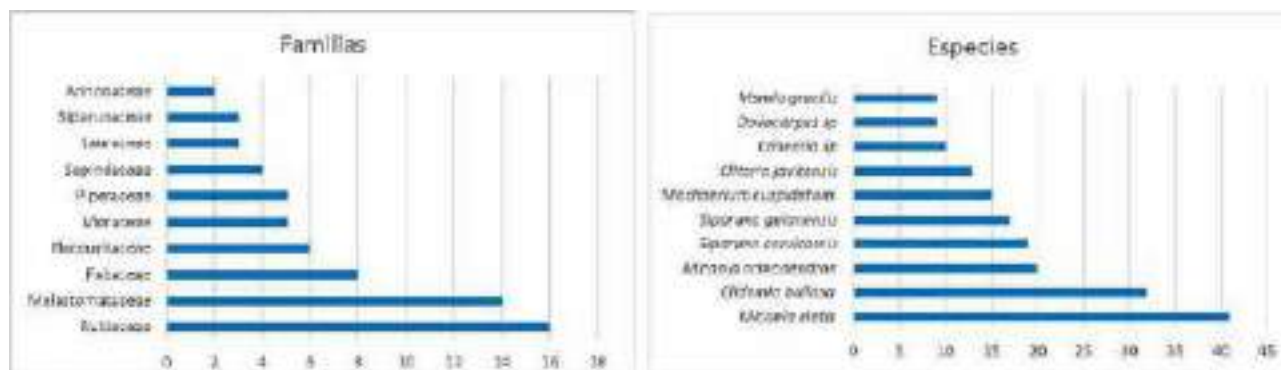


Figura 3.29. Familias y especies más representativas en número de especies e individuos respectivamente en la etapa de BS Joven del paisaje fragmentado de lomerío en Caquetá, Colombia.

Fuente: Elaboración propia.

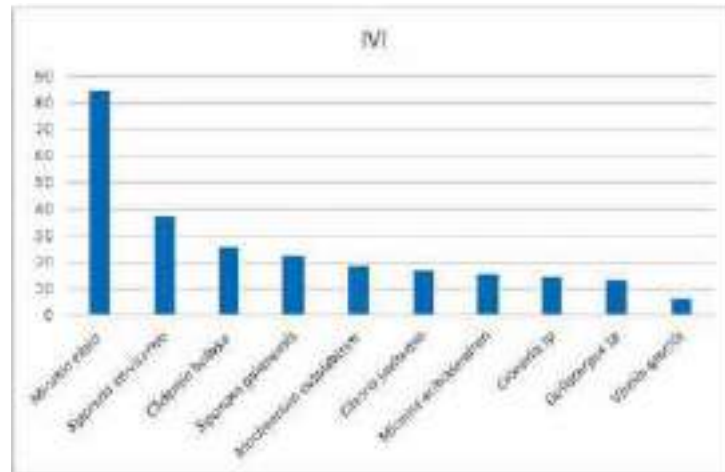


Figura 3.30. Índice de valor de importancia (IVI) para las especies encontrados en la etapa sucesional de BS Joven en el paisaje disturbado de lomerío en Caquetá, Colombia. Fuente: Elaboración propia.

o peso ecológico son la sumatoria de las abundancias, frecuencias y dominancias (Dubois, 1980).

En el paisaje de montaña a la etapa sucesional de BS joven que incluyó parcelas con edades de abandono de 5-20 años, se encontró un total de 172 individuos con alturas ≥ 30 cm y con diámetros de tallo ≤ 1 cm, pertenecientes a 16 familias y 40 especies (Figura 3.31). La familia más representativa fue Melastomataceae con 11 especies y 96 individuos, seguido de la familia Lauraceae con 11 especies y 15 individuos y la familia Rubiaceae con 4 especies y 8 individuos. Estas tres familias comprenden 55% de

las familias registradas para la etapa sucesional más joven de la cronosecuencia (Figura 3.31).

Por otro lado, la especie más representativa fue *Miconia albicans* de la familia Melastomataceae, con 37 individuos lo que representó el 21.5% del total. La especie *Graffenrieda* sp. con 28 individuos (16.2%), *Miconia minutiflora* con 11 individuos (6.3%), *Erythroxylum citrifolium* con 10 individuos (5.8%) y *Maprounea guianensis* con 8 individuos (4.6%). En conjunto éstas cinco especies comprendieron el 54% de todas las especies registradas y las diez primeras el 74.4% para dicha etapa sucesional.

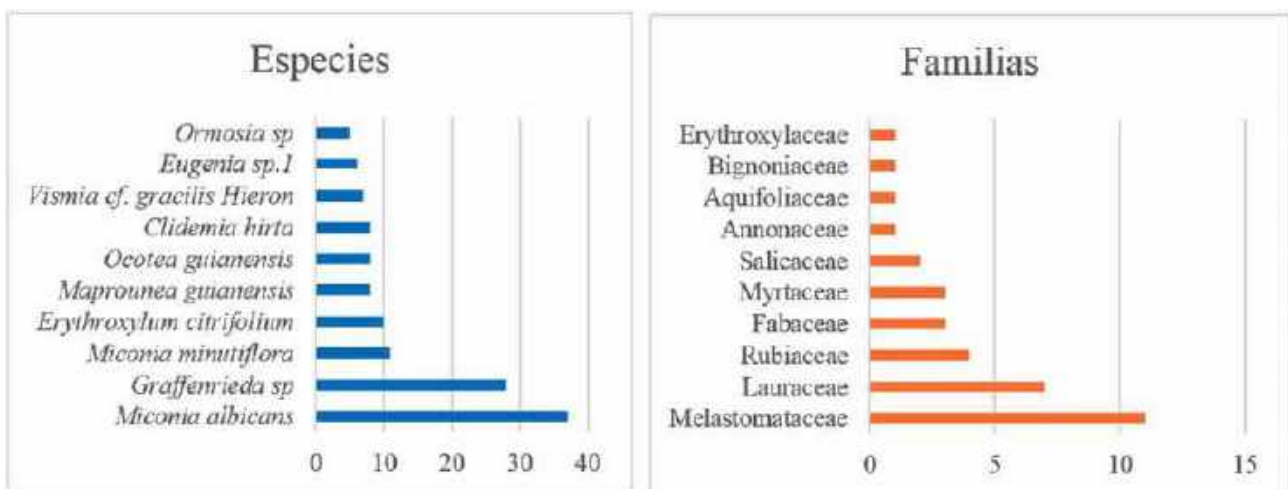


Figura 3.31. Familias y especies de la regeneración natural más representativas del paisaje fragmentado de montaña en Caquetá para etapa sucesional de BS joven. El color naranja corresponde al número de familias por especies, mientras que el color azul corresponde al número de especies por individuo.

Fuente: Elaboración propia.

Las especies con mayor IVI fueron *Miconia albicans* con un 97.67%, seguida de *Miconia minutiflora* con 21.33%, *Graffenrieda* sp con 20.33% y *Maprounea guianensis* con 16.21%. En conjunto estas 10 especies representaron el 73.4% de la abundancia relativa de los individuos (Tabla 3.8).

En la Tabla 3.8 se presentan las diez especies con mayor índice de valor de importancia (IVI) para la etapa sucesional de BS Joven, teniendo en cuenta que esta etapa está dividida en dos subparcelas de bosques secundarios con edades de abandono comprendidas entre 5 y 20 años. La especie *Miconia albicans* de la familia Melastomataceae fue la especie con mayor (IVI) con un 97.6%, una abundancia de 21.5% y una dominancia del 73.4%. *Miconia minutiflora* de la familia Melastomataceae registró el segundo IVI más alto con una abundancia del 6.4% y una frecuencia del 5.6%.

La composición florística para esta etapa sucesional, demuestra una alta dominancia de especies de la familia Melastomataceae las cuales presentan estrategias de vida y adaptaciones reproductivas más eficientes como gran producción de semillas, dispersión eficiente de propágulos, altas tasas de germinación y crecimiento rápido que pueden propiciar la activación de los procesos ecológicos involucrados en la regeneración natural de hábitats perturbados (Albuquerque *et al.*, 2013).

3.5.1.2. Composición florística e IVI de la etapa de bosque secundario intermedio

En los bosques de lomerío, la etapa sucesional II que comprendió los individuos con la edad de abandono entre los 20-39,9 años (Bosques secundarios) se reportaron un total de 365 individuos comprendidos en 30 familias y 60 géneros. De acuerdo a la Figura 3.32 las familias con mayor número de especies presentes en el muestreo fueron Fabaceae, Lauraceae y Rubiaceae; mientras que las familias Chrysobalanaceae, Siparunaceae y Myrtaceae presentaron el menor número de especies. Los resultados de mayor diversidad a nivel de especies concuerdan con Baldizán *et al.*, (2006) quienes afirman que el bosque tropical cuenta con gran diversidad de familias, géneros y especies botánicas entre las que se destacan Fabaceae, Bignoniaceae, Boraginaceae y Rubiaceae. La poca presencia de especies en la familia Myrtaceae coincide con Cabrera & Willink, (1980) quienes afirman que la familia Myrtaceae sus especies dominan en bosques de estadios tardíos o bosques maduros.

Con relación al Índice de Valor de Importancia para la etapa sucesional II las especies con mayor importancia ecológica es *Siparuna cervicornis* (78,5), *Ocotea* sp (11,7) y *Casearia fasciculata* (11,1) representando estas tres especies el 68,1% del IVI

Tabla 3.8. Índice de Valor de Importancia de las especies en Bosque secundario intermedio en el paisaje disturbado de Montaña en Caquetá, Colombia. EL IVI fue calculado a partir de la suma de las abundancia, frecuencia y dominancia de las especies.

Especies	Abundancia Relativa	Frecuencia Absoluta	Dominancia Relativa	IVI
<i>Miconia albicans</i>	21.5	2.8	73.4	97.6
<i>Miconia minutiflora</i>	6.4	5.6	9.4	21.3
<i>Graffenrieda</i> sp	16.2	2.8	1.3	20.3
<i>Maprounea guianensis</i>	4.6	2.8	8.8	16.2
<i>Ocotea guianensis</i>	4.6	2.8	6.0	13.4
<i>Clidemia hirta</i>	4.6	2.8	3.1	10.4
<i>Schizocalyx bracteosa</i>	2.3	5.6	1.5	9.3
<i>Vismia cf. gracilis</i>	4.0	2.8	2.4	9.2
<i>Erythroxylum citrifolium</i>	5.8	2.8	0.1	8.7
<i>Eugenia</i> sp	3,4	2,8	0,0	6,2

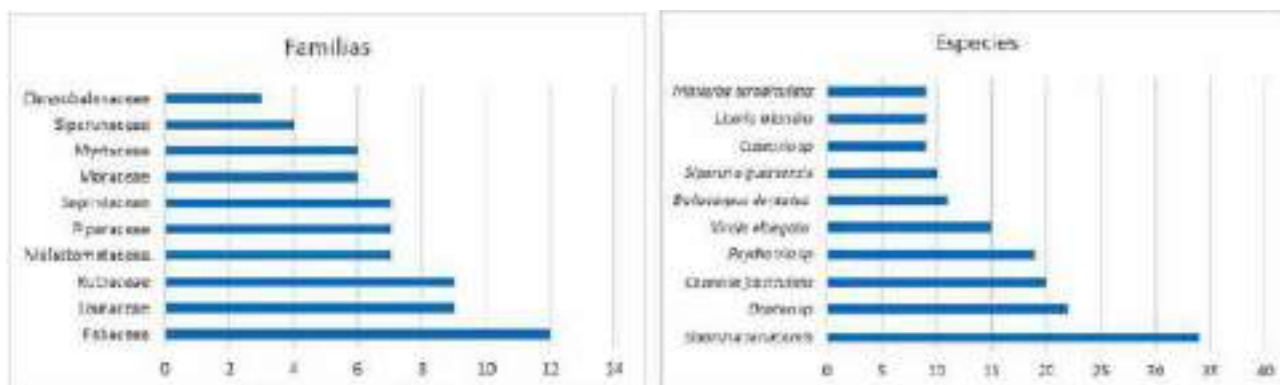


Figura 3.32. Familias y especies más representativas en número de especies e individuos respectivamente en la etapa de BS Intermedio del paisaje fragmentado de lomerío en Caquetá, Colombia.

Fuente: Elaboración propia.

total. Mientras que las familias con menor valor de importancia fueron *Casearia* sp, *Licaria triandra* y *Matayba scrobiculata* con valores de 5.3; 5.2 y 5.3, respectivamente.

El 21.3% del IVI total está representado por cuatro especies. Estas mismas especies presentaron los valores más altos y bajos de abundancia equitativamente. Asimismo la especie de *Siparuna cervicornis* fue la especie más abundante para la etapa sucesional I Y II, que coincidió con Foster & Tilman, (2000) en donde esta especie presentó la mayor abundancia por ser especies características de tierras firmes y no de la llanura del río, y el 44% de la especie se encontraban en estadios juveniles. La abundancia relativa indica que el mayor volumen de biomasa vegetal se concentra en la especie *Siparuna cervicornis* similar a lo reportado por Renner & Won, (2001).

En montaña se encontró un total de 489 individuos, las cuales pertenecen a 42 familias y 129 especies. La familia más representativa fue Fabaceae con 16 especies y 39 individuos, seguido de la familia Melastomataceae con 14 especies y 68 individuos y la familia Rubiaceae con 14 especies y 33 individuos. Estas tres familias comprendieron el 34% del total de los individuos registrados para esta etapa sucesional (Figura 3.33).

En cuanto a especies, las cinco más representativas fueron la *Guatteria megalophylla* con 61 individuos que representó el 12.4% del total para esta etapa. La especie *Clidemia minutiflora* con 28 individuos (5.5%), *Erythroxylum citrifolium* con 20 individuos (4.0%), *Oenocarpus cf. bataua* con 20 individuos (4.0%) y *Ocotea cf. Sciphylla* con 17 individuos (3.4%). En conjunto estas cinco especies comprendieron el 29% de las especies totales y las diez primeras el 42.7% las registradas.

Se encontró que las especies con mayor IVI fueron *Guatteria megalophylla* con un 94,1%, seguido de *Clidemia minutiflora* con 31.1%, *Oenocarpus cf. bataua* con 23% y *Erythroxylum citrifolium* con 16.3% (Tabla 3.9).

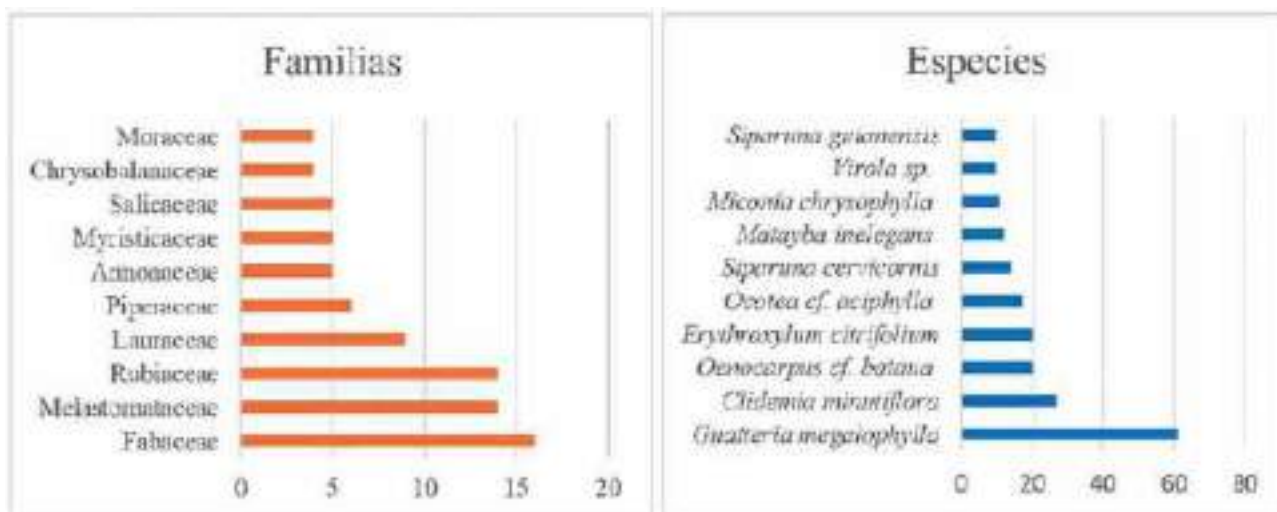


Figura 3.33. Familia y especies de la regeneración natural más representativas del paisaje fragmentado de montaña en Caquetá para la unidad de vegetación B. El color naranja corresponde al número de especies por familias, mientras que el color azul corresponde a los individuos por especies. Fuente: Elaboración propia.

Tabla 3.9. Índice de Valor de Importancia de las especies en la unidad de vegetación (B) en el paisaje disturbado de montaña en Caquetá, Colombia. El IVI fue calculado a partir de la suma de las abundancia, frecuencia y dominancia de las especies.

Especies	Abundancia relativa	Frecuencia relativa	Dominancia Relativa	IVI
<i>Guatteria megalophylla</i>	12.5	0.8	86.8	94.1
<i>Clidemia minutiflora</i>	5.5	0.8	24.8	31.2
<i>Oenocarpus cf. bataua</i>	4.1	0.8	18.1	23.0
<i>Erythroxylum citrifolium</i>	41	0.8	11.5	16.4
<i>Ocotea cf. aciphylla</i>	3.5	0.8	6.9	11.1
<i>Siparuna cervicornis</i>	2.9	0.8	4.9	8.5
<i>Virola sp.</i>	2.0	0.8	3.7	6.6
<i>Matayba inelegans</i>	2.5	0.8	3.3	6.6
<i>Protium cf. calanense</i>	1.6	0.8	2.9	5.4
<i>Miconia chrysophylla</i>	2.2	0.8	1.9	4.9

Las 10 especies representaron el 40.9% de la abundancia relativa de los individuos (Tabla 3.9), siendo notable la presencia de palmas como *O. cf. bataua* la cual es típicamente de etapas sucesionales maduras del bosque secundario y bosques amazónicos bien conservados. De igual manera la especie *Ocotea cf. sciphylla* la cual también suele presentarse en la composición florística de bosques amazónicos en buen estado de conservación.

3.5.1.3. Composición florística e IVI de la etapa de bosque secundario maduro

En lomerío, la etapa sucesional III que incluye los individuos en etapa de abandono mayor a 40 años se inventarió un total de 498 individuos, 41 familias, 68 géneros y dos indeterminados. La edad de abonado es importante como variable cuando se quiere caracterizar una unidad de vegetación per-

teneciente a paisaje de Lomerío. Siendo el Bosque Secundario el ecosistema que contiene dicho paisaje, se localizaron seis veredas, la mayoría ubicadas en Belén de los Andaquíes. En la Figura 3.34 se muestran las familias con mayor y menor diversidad para esta etapa sucesional dando como resultado que las familias Moraceae, Lauraceae y Burcearacea. Estas familias típicamente son las que dominan taxonómicamente los bosques que han pasado por algún proceso de antropización como la de roza, tumba y quema (Cecon, Olmsted & Campo-Alves, 2002; Cruz, 2000; Levy, Aguirre, García & Martínez, 2006; Levy, Hernández, García & Castillo, 1991) y sitios tropicales algún tipo de manejo (González-Iturbe, Olmsted & Tun-Dzul, 2002; Romero-Duque, Jaramillo & Pérez-Jiménez, 2007).

Por otro lado, las familias con menor número de especies fueron Rubiaceae, Myrticaceae y Myristicaceae. Un dato específico es que para esta etapa sucesional la familia Rubiaceae aparece en menor diversidad, mientras que para las etapas sucesionales I y II suele ser la más diversa.

De acuerdo con la Figura 3.35, los mayores IVIs se reportaron para las especies *Laetia* sp (292,2) *Oenocarpus cf. bataua* (159,5) y *Brosimum longifolium* (126,7) mientras que las especies con menor valor de importancia fueron *Tapirira guianensis* (78,5), *Couepia cf. macrophylla* (77,9) y *Pseudosenefeldera inclinata* (64,4). Las tres primeras especies representaron el 46,7% del IVI total mientras que las tres últimas representaron el 17,6%. El 35,7% restante estuvo representado

por cuatro especies. De igual manera estas especies mostraron los valores más altos y bajos de abundancia (Figura 3.34).

Lo anterior permite apreciar que la unidad de lomerío en el bosque secundario está constituida por diferentes familias, especies, individuos y poblaciones. En este sentido, una unidad de vegetación más antigua, etapa III, por ejemplo, pierde mayor biomasa vegetal y gana altura, lo que significa que abre espacio para que las unidades de vegetación más jóvenes se reproduzcan.

García, Mendoza, y Galicia, (2005) afirmaron que la diversidad de los subsistemas de paisajes se debe a diferencias altitudinales, morfológicas y litológicas que se correlacionan con cambios en la sensibilidad de las laderas. A diferencia del sistema de montaña, la morfología suave de las lomas favorece la accesibilidad, la expansión de los usos del suelo, la deforestación y la expansión de las coberturas secundarias (de 64 a 82%) en todos los subsistemas de paisajes.

Para el estadio de B maduro en montaña que incluyó parcelas de bosques secundarios con más de 40 años de abandono y remanentes de bosques primarios, se encontró un total de 287 individuos, pertenecientes a 107 especies y 34 familias. La familia más representativa fue la Fabaceae con 17 especies y 49 individuos, seguido de la familia Melastomataceae con 11 especies y 36 individuos y la familia Rubiaceae con 11 especies y 16 individuos. Estas tres familias albergaron el 26% de las especies registradas para esta etapa (Figura 3.36).

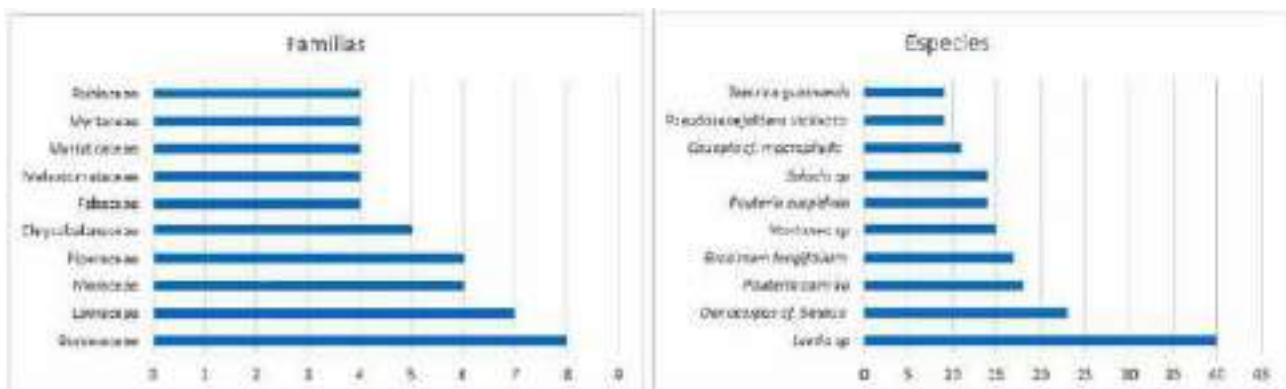


Figura 3.34. Familias y especies más representativas en número de especies e individuos respectivamente en la etapa de B. maduro en el paisaje fragmentado de lomerío en Caquetá, Colombia. Fuente: Elaboración propia.

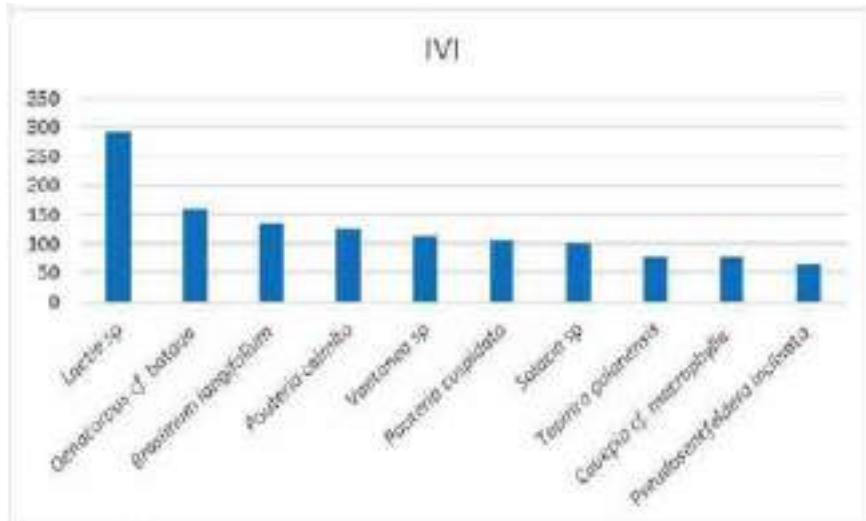


Figura 3.35. Índice de valor de importancia (IVI) para las especies encontradas en la etapa sucesional de B. Maduro en el paisaje disturbado de lomerío en Caquetá, Colombia. Fuente: Elaboración propia.

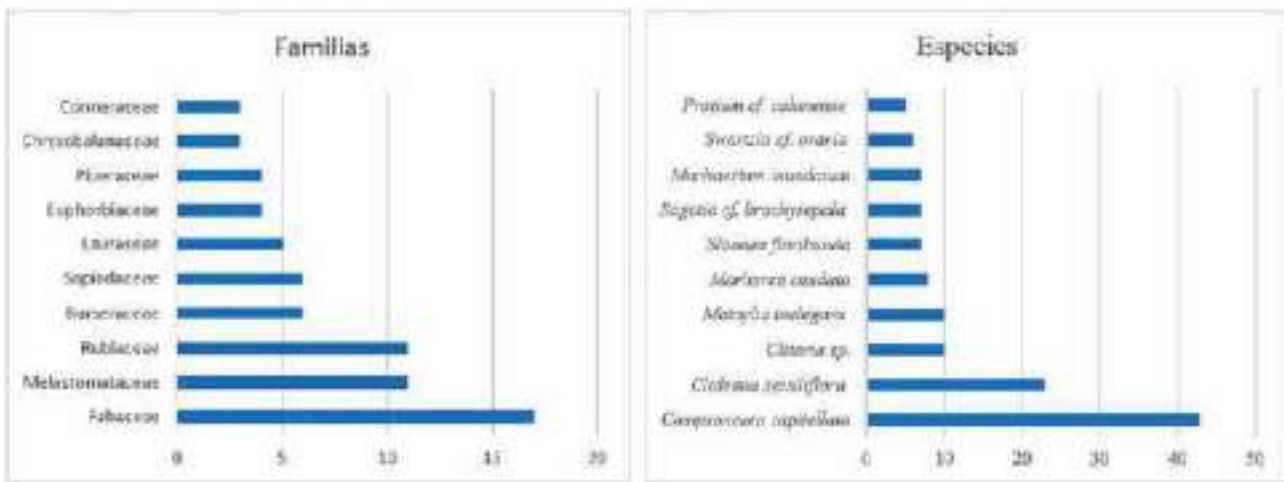


Figura 3.36. Familia y especies de la regeneración natural más representativas del paisaje fragmentado de montaña en Caquetá para la etapa de B. maduro. El color naranja corresponde al número de familias, mientras que el color azul corresponde a los individuos por especies.

En cuanto a especies, las cinco especies más representativas fueron la *Compsonera capitellata* con 43 individuos que correspondió al 14.9% del total, seguida de la especie *Clidemia sessiliflora* con 23 individuos (8%), *Clitoria* sp con 10 individuos (3.4%), *Matayba inelegans* con 10 individuos (3.4%) y *Marlierea caudata* con 8 individuos (2.7%). Estas especies comprendieron el 32% del total para este estadio sucesional.

Se encontró que las especies con mayor IVI fueron *Compsonera capitellata* con un 78.8%, seguido de *Clidemia sessiliflora* con 27.7%, *Clitoria* sp con 6.4% y *Matayba inelegans* con 6.0%. Las 10 primeras especies representaron el 43.5% del total del IVI, siendo la primera una especie del dosel y las restantes especies arbóreas de sotobosque (Tabla 3.9).

Tabla 3.9. Índice de Valor de Importancia (IVI) de las especies en la etapa sucesional de B maduro en el paisaje disturbado de montaña en Caquetá, Colombia. El IVI fue calculado a partir de la suma de las abundancia, frecuencia y dominancia de las especies.

Especies	Abundancia relativa	Frecuencia relativa	Dominancia relativa	IVI
<i>Compsonaura capitellata</i>	15.0	1.9	61.9	78.8
<i>Clidemia sessiliflora</i>	8.0	1.0	18.8	27.8
<i>Clitoria sp.</i>	3.5	1.0	2.0	6.4
<i>Matayba inelegans</i>	3.5	1.0	1.6	6.1
<i>Sloanea floribunda</i>	2.4	1.0	2.3	5.7
<i>Marlierea caudata</i>	2.8	1.0	0.9	4.6
<i>Machaeriu minundatum</i>	2.4	1.0	1.2	4.6
<i>Sagotia cf. brachysepala</i>	2.4	1.0	0.7	4.1
<i>Swartzia cf. oraria</i>	2.1	1.0	0.9	4.0
<i>Inga sp.1</i>	1.4	1.9	0.4	3.7

La especie *Compsonaura capitellata* de la familia Myristicaceae, fue la especie con mayor (IVI) con un 78.8%, (43) individuos registrados, una abundancia del 15.0%, una frecuencia del 1.9% teniendo en cuenta que se presentó en las dos subparcela y una dominancia del 61.9%. *Clidemia sessiliflora* de la familia Melastomatacea registro el segundo IVI más alto con un 27.8%, una abundancia del 8.8% con (23) individuos determinados, una frecuencia del 1.0%, puesto que estuvo presente en una subparcela y una dominancia del 18.8%.

3.5.2. Diversidad alfa de plántulas en los distintos estadios sucesionales

En lomerío se encontró que la riqueza de especies fue mayor en los bosques intermedios y maduros, en comparación de los BS jóvenes, a pesar de no presentar significancia estadística ($p > 0,05$) (Figura 3.37). Cuando se analizó el número de familias, éstas mostraron una fuerte tendencia a incrementarse conforme avanzó la sucesión siendo más baja en la etapa de BS joven, seguida de la etapa de BS Intermedio y B maduro. Esta condición puede resultar en una baja tasa de inmigración de especies de los bosques maduros hacia los bosques intermedios, y

de los bosques intermedios hacia los bosques más jóvenes.

El número de individuos fue muy similar en las tres etapas sucesionales (Figura 3.37), con lo que se puede inferir que las especies en esta clase de tamaño no compiten al parecer por espacio. Según la teoría sucesional el número de individuos disminuye con el avance sucesional, pero en las clases de tamaño mayores a 10 cm de DAP (Norden *et al.*, 2009). De este modo, Saldarriaga, (1994) en bosques de la Amazonia colombiana encontró esta misma tendencia para esta misma clase de tamaño, pero para las clases de tamaño pequeño encontró que el número aumentaba debido a una elevada similaridad en el número de especies en cada estado sucesional.

De acuerdo a los resultados del índice de dominancia de Simpson, se pudo observar leve incremento con la etapa sucesional, sin embargo, no fue significativo (Figura 3.37). De modo similar, el índice de Chao mostró cambios aparentemente contrastantes, pero no significativos (Figura 3.37). Esta condición puede estar soportada en el amplio grado de aislamiento de parches de bosque maduro en el paisaje disturbado de lomerío, que impiden la colonización de semillas y posterior establecimiento de plántulas en los bosques más jóvenes.

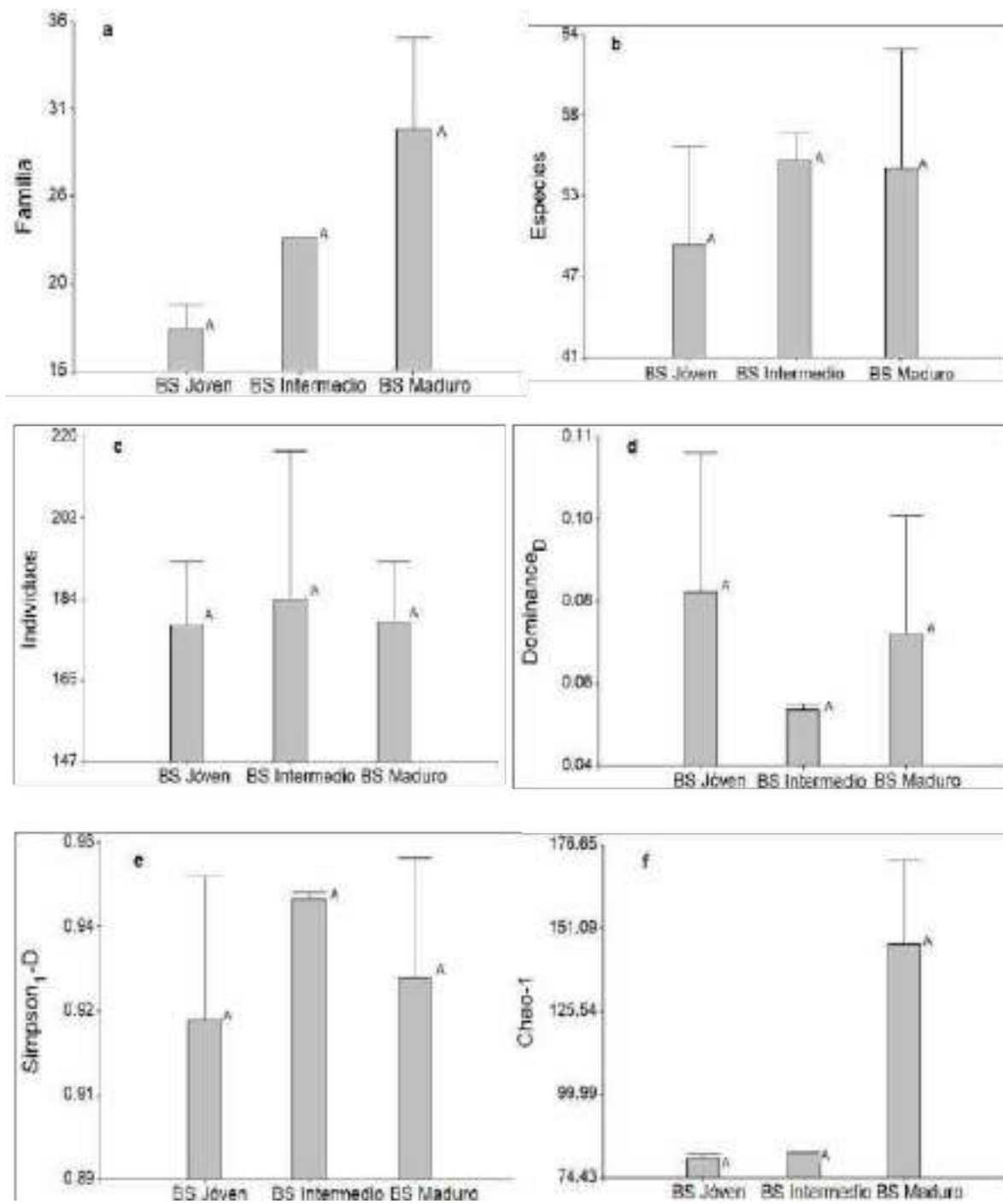


Figura 3.37. Medias de los diferentes parámetros de diversidad estimados para las distintas etapas sucesionales. Medias con la misma letra no difieren estadísticamente. Prueba LSD (p 0,05).

Fuente: Elaboración propia.

En el paisaje de montaña, la dominancia presentó una correlación relativamente fuerte con la edad de abandono ($R^2 = 0,51$), sin diferencias significativas (Figura 3.38). Una mayor competencia entre indivi-

duos generaría la eliminación progresiva de tallos, que abrirían espacio para que los mejor adaptados crezcan y alcancen los estratos más altos del bosque. Esta condición apoya idea de la elevada dinámica de

los bosques secundarios (Lasky *et al.*, 2014; Letcher *et al.*, 2015; Van Breugel, 2007).

El Índice de Simpson (1-D) aumentó en relación con la edad sucesional (Figura 3.38). Valores menores en los bosques secundarios iniciales como los de BS Joven, suponen una menor probabilidad de que dos individuos tomados al azar correspondan a especies distintas, mientras que valores altos como en los bosques maduros indicarían una mayor probabilidad de que estos dos individuos sean distintos (Melo & Vargas, 2003; Moreno, 2001; Villarreal *et al.*, 2004). Estos resultados demuestran poca dominancia de pocas especies al inicio de la sucesión, la cual disminuye progresivamente hacia estados de bosques secundarios maduros, y muestran trayectorias sucesionales dirigidas hacia bosques más diversos con el aumento de la edad de abandono.

El Índice de Shannon-Weiner fue distinto en las tres etapas sucesionales de bosque, siendo significativamente menor en la etapa de BS. joven, frente a las etapas de BS. intermedio y B. Maduro (Figura 3.38). De acuerdo a este resultado, en estas dos últimas

etapas, se presentaría una alta heterogeneidad en las especies, con una distribución más uniforme, restringiendo la presencia de especies dominantes que reduzcan la diversidad.

Estos resultados coinciden con Villarreal *et al.*, (2004) quienes encontraron que el grado de incertidumbre aumenta con la edad sucesional, siendo más predecible en los primeros estadios sucesionales donde existe una mayor mono dominancia de especies (Figura 3.38). Este parámetro reivindica una recuperación de la riqueza ligada con la edad de abandono, aparentemente independiente del grado de aislamiento en la configuración del paisaje. Se ha reportado que cambios en la composición de las especies impulsan la convergencia entre las distintas edades del bosque (Norden *et al.*, 2015). De esta manera, en los bosques del paisaje fragmentado de montaña, las etapas trascendentales para la convergencia hacia bosques maduros o de referencia, estarían comprendidas entre el BS joven y el BS intermedio.

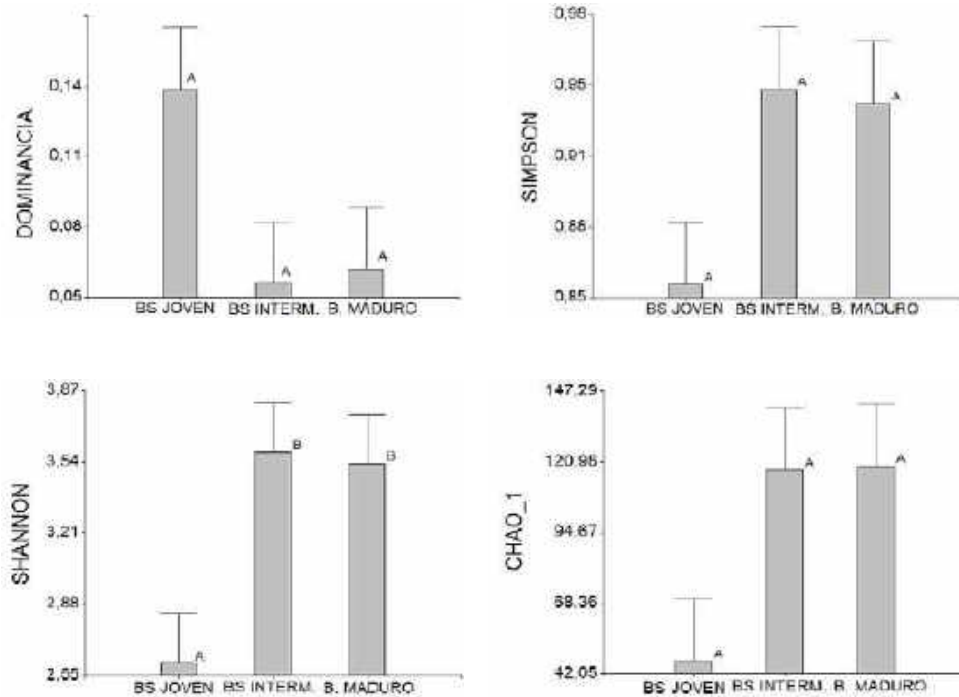


Figura 3.38. Análisis de varianza entre las distintas etapas sucesionales de bosques en el paisaje fragmentados de montaña. Se incluyen para cada etapa los valores calculados para cada una de tres parcelas tomadas como réplicas. Arriba, Índice de Dominancia e Índice de Chao_1. Abajo, Índice de diversidad de Shannon e Índice diversidad de Simpson. Fuente: Elaboración propia.

El estimador basado en abundancias de Chao_1 aunque no mostró diferencias significativas, demuestra una tendencia de aumento con la edad de abandono. Para la etapa sucesional de BS. joven se presentó un valor muy bajo, mientras que para las etapas de BS. intermedio y B. maduro los valores fueron más altos y similares entre sí (Figura 3.38). De acuerdo a lo anterior, en los BS. intermedio y maduro presentan un mayor número de especies raras en comparación con las etapas de bosque secundario joven. Estas tendencias muestran una mayor similitud florística entre los bosques intermedios y maduros, confiando así un mejor estado de conservación y además trayectorias sucesionales convergentes hacia bosques maduros.

Algunos de los efectos de la fragmentación no se pueden entender completamente sin considerar la influencia de estos fenómenos a gran escala. Por lo tanto, los impactos de la fragmentación en la biodiversidad amazónica y los procesos de los ecosistemas parecen ser una consecuencia no solo de las características del sitio local, sino también de los cambios más amplios que ocurren a escala de paisaje, regional e incluso global, estos cambios favorecen el éxito de especies de regeneración temprana sobre especies de viejo crecimiento, y son más que consistentes con los efectos de fragmentación.

La abundancia y riqueza de especies de plántulas en los distintos estados de desarrollo de la regeneración natural, constituyen una importante base de recursos para la conservación y el mantenimiento de especies dentro de áreas transformadas o degradadas. La estructura y composición de la cobertura de plántulas dentro de los distintos estados de desarrollo de la regeneración natural es el resultado de las interacciones entre las estrategias de regeneración de las especies nativas presentando una alta riqueza y diversidad de plántulas respecto a árboles más maduros.

Estas etapas presentaron una equitatividad mayor respecto a la distribución de abundancia de especies indicando una menor presión de selección de las plántulas juveniles sobre las plantas más adultas. Las especies presentes como plántulas juveniles en cada una de las etapas de desarrollo de la regeneración natural en paisaje de montaña han superado las dos primeras barreras para la regeneración arbórea de

áreas perturbadas: la dispersión y la germinación de semilla; por lo tanto, ya están establecidas allí.

Uno de los atributos más sobresalientes de los bosques secundarios fue la alta variabilidad florística que presentaron tanto a nivel de dosel como de vegetación de sotobosque. Esta condición es dependiente principalmente de una elevada capacidad de colonización de especies al momento de abandono del terreno. En estados superiores, la disponibilidad de fuentes semilleras y organismos que las dispersen serán estratégicas para procesos de restauración.

Otros factores como el uso anterior de la tierra, fertilidad del suelo y proximidad a fuentes de propágulos, interactúan para ejercer un papel crítico en la recuperación del sitio, ya sea en términos estructurales (biomasa, altura, o área basal) o florísticos. Es importante indicar que el tipo e intensidad de uso anterior en el paisaje de lomerío, condiciona que el recambio de especies y que la recuperación de atributos estructurales y de diversidad alfa típicos de los bosques maduros, no se produzca de forma rápida. El valor de diversidad alfa similares en los bosques maduros a los bosques secundarios más jóvenes evidencia un alto potencial de diversidad en las primeras etapas sucesionales. Sin embargo, una alta dominancia de especie pioneras, podría impedir el surgimiento de especies más tolerantes a la sombra.

Para la recuperación de la estructura, composición y riqueza de especies, se requieren estrategias de restauración activa en estos ecosistemas de lomerío. Muchas especies vitales y que son características de los bosques maduros de la Amazonia, se encuentran ausentes de los bosques secundarios y maduros. Talas históricas, así como la degradación a nivel poblacional, impediría que procesos de polinización se lleven a cabo, y con ello la producción de semillas sea muy baja o incierta. En estadios iniciales, la presencia de aquellas especies capaces de tolerar suelos compactados son claves en la recuperación estructural y florística en cada sitio. Sin embargo, se requiere aumentar la composición florística, para lo que deben implementarse repoblamiento con plántulas o semillas de especies más tolerantes a la sombra, obtenidas de regiones mejor conservadas de la Amazonia colombiana.

3.6. Literatura citada

- Adams, V., Marsh, D., y Knox, J. (2005). Importance of the seed bank for population viability and population monitoring in a threatened wetland herb. *Biological Conservation*, 124(3), 425–436. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.02.001>
- Albuquerque, L. B., Aquino, F. G., Costa, L. C., y Miranda, Z. J. (2013). Espécies de melastomataceae juss. com potencial para restauração ecológica de mata ripária no cerrado. *Polibotánica*, 35, 1–19.
- Almeida-neto, M., Campassi, F., Galetti, M., Jordano, P., y Oliveira-filho, A. (2008). Vertebrate dispersal syndromes along the Atlantic forest: Broad-scale patterns and macroecological correlates. *Global Ecology and Biogeography*, 17(4), 503–513. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00386.x>
- Armenteras, D., Murcia, U., Gonzales, T. M., Barón, O. J., y Arias, J. E. (2019). Scenarios of land use and land cover change for NW Amazonia : Impact on forest intactness. *Global Ecology and Conservation*, 17. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00567>
- Armenteras, D., & Vargas, O. (2016). Patrones del paisaje y escenarios de restauración : acercando escalas. *Acta Biológica Colombiana*, 21(1), 229–239.
- Arroyo-Rodríguez, V., Pineda, E., Escobar, F., y Benítez-Malvido, J. (2009). Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conservation Biology*, 23(3), 729–739. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01120.x>
- Arroyo-Rodríguez, V., Andresen, E., Bravo, S., y Stevenson, P. (2015). Seed Dispersal by Howler Monkeys: Current Knowledge, Conservation Implications, and Future Directions. *Springer Science*, 111–139. <https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1960-4>
- Arroyo-Rodríguez, Víctor, Mandujano, S., Benítez-Malvido, J., y Cuende-Fanton, C. (2007). The influence of large tree density on howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) presence in very small rain forest fragments. *Biotropica*, 39(6), 760–766. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00330.x>
- Arroyo-Rodríguez, Víctor, Melo, F. P. L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J. A., ... Tabarelli, M. (2017). Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*, 92(1), 326–340. <https://doi.org/10.1111/brv.12231>
- Bakker, J., Poschlod, P., Strykstra, R., Bekker, R., y Thompson, K. (1996). Seed banks and seed dispersal: Important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica*, 45(4), 461–490. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1996.tb00806.x>
- Baldizán, A. (2004). *Producción de biomasa y nutrimentos de la vegetación del bosque seco tropical y su utilización por rumiantes a pastoreo en los Llanos Centrales de Venezuela*. Universidad Central de Venezuela. Maracay, Ven.
- Baldizán, A., Domínguez, C., García, D., Chacón, E., Aguilar, L., García, D., y Aguilar Alfaro, L. (2006). Metabolitos secundarios y patrón de selección de dietas en el bosque deciduo tropical de los llanos centrales venezolanos. *Zootecnia Tropical*, 24(3), 213–232.
- Balvanera, P., y Cotler, H. (2009). Estado y tendencias de los servicios ecosistémicos, en Capital natural de México. In *Estado de conservación y tendencias de cambio* (Vol. II, pp. 185–24). <https://doi.org/10.1038/315283b0>
- Baraloto, C., Hérault, B., Paine, T., Massot, H., Blanc, L., Bonal, D., ... Sabatier, D. (2012). Contrasting taxonomic and functional responses of a tropical tree community to selective logging. *Journal of Applied Ecology*, 49(4), 861–870. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02164.x>
- Barrera, G., Giraldo, B., y Rodríguez, C. (2019). Modelo de intervención territorial a nivel de paisajes productivos en la amazonia colombiana. *Instituto SINCHI*. Bogotá D.C. Colombia.: ISSN: 2665-345.
- Baskin, C., y Baskin, J. (2014). *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. San Diego: Academic Press.
- Benítez-Malvido, J., y Martínez-Ramos, M. (2003). Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in amazonia. *Conservation Biology*, 17(2), 389–400. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01120.x>
- Bentos, T., Nascimento, H., y Williamson, B. (2013). Tree seedling recruitment in Amazon secondary forest: Importance of topography and gap micro-site conditions. *Forest Ecology and Manage-*

- ment, 287, 140–146. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.09.016>
- Berroterán, J. (1994). *Ecología de sistemas nativos y agroecosistema maíz en los Llanos Altos Centrales de Venezuela*. Universidad Central de Venezuela. Maracay, Ven.
- Bloomfield, G. (2012). Introducción a la perturbación, regeneración y sucesión de bosques tropicales. Environmental Leadership & Training Initiative.
- Bocanegra-González, K., Fernández-Méndez, F., y Galvis-Jiménez, J. (2015). Grupos funcionales de árboles en bosques secundarios de la región bajo calima (Buenaventura, Colombia). *Boletín Científico Del Centro de Museos*, 19(1), 17–40. <https://doi.org/10.17151/bccm.2015.19.1.2>
- Borchert, R. (1999). Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA*, 20(3), 239–247. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000687>
- Boscolo, D., Candia-Gallardo, C., Awade, M., y Metzger, J. P. (2008). Importance of interhabitat gaps and stepping-stones for lesser woodcreepers (*Xiphorhynchus fuscus*) in the Atlantic forest, Brazil. *Biotropica*, 40(3), 273–276. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00409.x>
- Bossuyt, B., y Hermy, M. (2003). The potential of soil seedbanks in the ecological restoration of grassland and heathland communities. *Belgian Journal of Botany*, 136(1), 23–34. <https://doi.org/10.2307/20794511>
- Boukili, V., y Chazdon, R. (2016). Environmental filtering, local site factors and landscape context drive changes in functional trait composition during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 24, 37–47. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2016.11.003>
- Bovo, A., Ferraz, K. M., Magioli, M., Alexandrino, E., Hasui, É., Ribeiro, M., y Tobias, J. (2018). Habitat fragmentation narrows the distribution of avian functional traits associated with seed dispersal in tropical forest. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 16(2), 90–96. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2018.03.004>
- Brasil-Mendes, L., Da Andrade, K., Dos Melo, D., Dos Falcão, J., De Albuquerque, U., y De Lima, E. (2014). What happens to the soil seed bank 17 years after clear cutting of vegetations? *Revista de Biología Tropical*, 63(2), 321–332. <https://doi.org/10.15517/rbt.v63i2.14683>
- Brown, C., Schoeman, D., Sydeman, W., Brander, K., Buckley, L., Burrows, M., ... Richardson, A. J. (2011). Quantitative approaches in climate change ecology. *Global Change Biology*, 17(12), 3697–3713. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02531.x>
- Brudvig, L., Damschen, E., Tewksbury, J., Haddad, N., y Levey, D. (2009). Landscape connectivity promotes plant biodiversity spillover into non-target habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(23), 9328–9332. <https://doi.org/10.1073/pnas.0809658106>
- Bruijning, M., Visser, M., Muller-Landau, H., Wright, J., Comita, L., Hubbell, S., ... Jongejans, E. (2017). Surviving in a cosexual world: A cost-benefit analysis of dioecy in tropical trees. *American Naturalist*, 189(3), 297–314. <https://doi.org/10.1086/690137>
- Butler, B. J., y Chazdon, R. (1998). Species richness, spatial variation, and abundance of the soil seed bank of a secondary tropical rain forest. *Biotropica*, 30(2), 214–222. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1998.tb00056.x>
- Cabrera, A., y Willink, A. (1980). Biogeografía de América Latina. Washington D. C.: Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, serie de Biología.
- Cadotte, M., y Tucker, C. (2017). Should Environmental Filtering be Abandoned? *Trends in Ecology and Evolution*, 32(6), 429–437. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.004>
- Calderón, E., Galeano, G., y García, N. (2002). *Libro Rojo de las Plantas Fanerógamas de Colombia. Volumen 1: Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae y Lecythidaceae. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia*. Bogotá, Colombia. Retrieved from Instituto Alexander von Humboldt, Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente.
- Camacho, V., y Ruiz, A. (2012). Marco Conceptual y Clasificación De Los Servicios Ecosistémicos. *Bio Ciencias*, 1(4), 3–15. Retrieved from <http://revistabiociencias.uan.mx/index.php/BIOCIENCIAS/article/view/19/17>
- Campos, R., Solís, O., Velázquez, A., Cruz, L., Cruz, D., Vázquez, M., y Rodríguez, L. (2018). Saber etnobotánico, riqueza y valor de uso de plantas

- medicinales en Monterrey, Villa Corzo, Chiapas (México). *Boletín Latinoamericano y Del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas*, 17(4), 350–362. Retrieved from <https://biblat.unam.mx/en/revista/boletin-latinoamericano-y-del-caribe-de-plantas-medicinales-y-aromaticas/articulo/saber-etnobotanico-riqueza-y-valor-de-uso-de-plantas-medicinales-en-monterrey-villa-corzo-chiapas-mexico>
- Cano, A., y Stevenson, P. R. (2009). Diversidad Y Composición Florística De Tres Tipos De Bosque En La Estación Biológica Caparú, Vaupés. *Colombia Forestal*, 12(0), 63–80. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2009.1.a06>
- Cardenas-López, D., Cordero, Z., Salinas, N., Zuluaga-Tróchez, A., Barreto, J., Arias, J., ... Sua, S. (2011). Composición florística de diez hectareas de la parcela de Amacayacu Amazonia colombiana. *Colombia Amazonica*, 5, 141–177.
- Cárdenas, D., Arias, J., y Sua, S. (2007). La flora desde los registros biológicos - Diagnóstico. In *Diversidad biológica y cultural del sur de la Amazonia colombiana* (Corpoamazo, p. 637). Bogotá D. C. – Colombia: Fotomecánica Ltda.
- Cardoso, F. C., Zwiener, V. P., y Marques, M. C. M. (2019). Tree phenology along a successional gradient of tropical Atlantic Forest. *Journal of Plant Ecology*, 12(2), 272–280. <https://doi.org/10.1093/jpe/rty020/5037701>
- Carlo, T., García, D., Martínez, D., Gleditsch, J., y Morales, J. (2013). Where do seeds go when they go far? Distance and directionality of avian seed dispersal in heterogeneous landscapes. *Ecology*, 94, 301–307. <https://doi.org/10.1890/12-0913.1>
- Carneiro, M. S., Furtado, C. C., Beijo, L. A., y Ramos, F. N. (2016). Anthropogenic Matrices Favor Homogenization of Tree Reproductive Functions in a Highly Fragmented Landscape. *PloS ONE*, 11(10), 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164814>
- Casanoves, F., Pla, L., y Di Rienzo, J. A. (2011). *Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos*. (C. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Ed.). Turrialba, Costa Rica.
- Castaño-Arboleda, N., Cárdenas, D., y Rodríguez, E. (2007). *Ecología, aprovechamiento y manejo sostenible de nueve especies de plantas del departamento del Amazonas, generadoras de productos maderables y no maderables*. (I. A. de I. C. –SINCHI-. C. para el Desarrollo & C. Sostenible del Sur de la Amazonia, Eds.). Bogotá, Colombia. Retrieved from <https://books.google.com/books?id=RAFQAwAAQBAJ&pgis=1>
- Castillo, R., y Ríos, M. (2008). Changes in seed rain during secondary succession in a tropical montane cloud forest region in Oaxaca, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 24(4), 433–444. <https://doi.org/10.1017/S0266467408005142>
- CATIE. (2015). Bosques secundarios en potreros abandonados-Potencial para la recuperación de la biodiversidad y provisión de productos de madera en la península de Nicoya, Costa Rica. Retrieved from http://infobosques.com/portal/wpcontent/uploads/2016/01/Bosques_secundarios_en_potreros_abandonados.pdf.
- Ceccon, E., Olmsted, I., y Campo Alves, J. (2002). Vegetación y propiedades del suelo en dos bosques tropicales secos de diferente estado regeneracional en Yucatán. *Agrociencia*, 36(5), 621–631.
- Chazdon, R. L., Wilson, S. J., Brondizio, E., Guariguata, M. R., y Herbohn, J. (2020). Land Use Policy Key challenges for governing forest and landscape restoration across different contexts. *Land Use Policy*, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2020.104854>
- Chazdon, R., Bodin, B., Guariguata, M., Lamb, D., Walder, B., Unna, C., y Shono, K. (2017). *Partnering with nature: The case for natural regeneration in forest and landscape restoration*. *Partnering with nature*. Montreal, Canada.: FERI Policy Brief. Retrieved from www.feri-biodiversity.org/resources
- Chazdon, R., Finegan, B., Capers, R., Salgado-Negret, B., Casanoves, F., Boukili, V., y Norden, N. (2010). Composition and Dynamics of Functional Groups of Trees During Tropical Forest Succession in Northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 42(1), 31–40. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00566.x>
- Chazdon, Robin. (2012). Regeneração de florestas tropicais. *Bol. Mus. Para. Emilio Goeldi. Cienc. Nat*, 7(3), 195–218.
- Chazdon, Robin. (2014). *Second growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. University of Chicago Press.
- Chazdon, Robin, y Uriarte, M. (2016). The Role of Natural Regeneration in Large-scale Forest and

- Landscape Restoration: Challenge and Opportunity. *Biotropica*, 48(6), 709–715. <https://doi.org/10.1111/btp.12409>
- Clavel, J., Julliard, R., y Devictor, V. (2010). Worldwide decline of specialist species: Toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(4), 222–228. <https://doi.org/10.1890/080216>
- Cornelissen, J., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., ... Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), 335–380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- Correa-Gómez, D., Stevenson, P., Álvarez, E., Aldana, A., Umaña, M., Cano, A., ... Hildebrand, C. (2013). Patrones de frecuencia y abundancia de sistemas de dispersión de plantas en bosques colombianos y su relación con las regiones geográficas del país. *Colombia Forestal*, 16(1), 33. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2013.1.a03>
- Costa, L., Maher, C., Hancock, M., McAuley, J., Herbert, R., y Costa, L. (2012). The prognosis of acute and persistent low-back pain: a meta-analysis. *Cmaj*, 184(11), 1229–1230. <https://doi.org/10.1503/cmaj.120627>
- Couralet, C., Van Den Bulcke, J., Ngoma, L., Van Acker, J., y Beeckman, H. (2013). Phenology in functional groups of central african rainforest trees. *Journal of Tropical Forest Science*, 25(3), 361–374.
- Cruz, S. (2000). *Estructura y aprovechamiento de vegetación secundaria en X-Hazil Sur y Anexos, un ejido de la zona maya de Quintana Roo*. Instituto Tecnológico de Chetumal, Quintana Roo, México.
- Dalling, J. (2002). Ecología De Semillas. In *Ecología Y Conservación De Bosques Neotropicales*. (Universidad, pp. 345–375). Costa Rica.
- Dalling, J., y Brown, T. (2009). Long-term persistence of pioneer species in tropical rain forest soil seed banks. *American Naturalist*, 173(4), 531–535. <https://doi.org/10.1086/597221>
- Dalling, J., y Hubbell, S. (2002). Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology*, 90(3), 557–568. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2002.00695.x>
- De Carvalho, A., D'Oliveira, M., Putz, F., y de Oliveira, L. (2017). Natural regeneration of trees in selectively logged forest in western Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 392, 36–44. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.049>
- Dolle, M., y Schmidt, W. (2009). The relationship between soil seed bank, above-ground vegetation and disturbance intensity on old-field successional permanent plots. *Applied Vegetation Science*, 12(4), 415–428. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2009.01036.x>
- Dubois, J. (1980). Los tipos de inventarios empleados en el manejo de los bosques tropicales, por sistemas naturales y seminaturales.
- Dunham, A., Erhart, E., Overdorff, D., y Wright, P. (2008). Evaluating effects of deforestation, hunting, and El Niño events on a threatened lemur. *Biological Conservation*, 141(1), 287–297. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.10.006>
- Duque, A., Maniguaje, L., Cárdenas, D., y Moreno, F. (2012). Síndromes de dispersión en ecosistemas boscosos contratantes de Colombia: mecanismos y potencial de migración de especies arbóreas. Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín.
- Emer, C., Jordano, P., Pizo, M. A., Ribeiro, M. C., da Silva, F. R., y Galetti, M. (2020). Seed dispersal networks in tropical forest fragments: Area effects, remnant species, and interaction diversity. *Biotropica*, 52(1), 81–89. <https://doi.org/10.1111/btp.12738>
- Faist, A., Ferrenberg, S., y Collinge, S. (2013). Banking on the past: Seed banks as a reservoir for rare and native species in restored vernal pools. *AoB Plants*, 5, 1–11. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plt043>
- Fenner, M., y Thompson, K. (2005). *The Ecology of Seeds*. *BMC Public Health* (Vol. 5). United States of America: Cambridge University Press. Retrieved from <https://ejournal.poltektegal.ac.id/index.php/siklus/article/view/298%0Ahttp://repositorio.unan.edu.ni/2986/1/5624.pdf%0Ahttp://dx.doi.org/10.1016/j.jana.2015.10.005%0Ahttp://www.biomedcentral.com/1471-2458/12/58%0Ahttp://ovidsp.ovid.com/ovidweb.cgi?T=JS&P>
- Finegan, B. (1992). The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management*, 47, 295–321.

- Flores, B. M., Staal, A., Jakovac, C. C., Hirota, M., Holmgren, M., y Oliveira, R. S. (2019). Soil erosion as a resilience drain in disturbed tropical forests. *Plant and Soil*, 1–15. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04097-8>
- Foster, B., y Tilman, D. (2000). Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology*, 146, 1–10. <https://doi.org/10.1023/A:1009895103017>
- Gallery, R. (2014). Ecology of Tropical Rain Forests. *Ecology and the Environment, The Plant Sciences* 8, 249–269. <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7501-9>
- García, A., Mendoza, K. I., y Galicia, L. (2005). Valoración del paisaje de la selva baja caducifolia en la cuenca baja del río Papagayo (Guerrero), México. *Investigaciones Geográficas*, 56, 77–100.
- Gardner, C., Bicknell, J., Baldwin-Cantello, W., Struebig, M., y Davies, Z. (2019). Quantifying the impacts of defaunation on natural forest regeneration in a global meta-analysis. *Nature Communications*, 10(1), 1–7. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12539-1>
- Gomes, F., Oliveira, C., Rocha Miranda, R., Costa, R., y Loiola, M. (2019). Relationships between soil seed bank composition and standing vegetation along chronosequences in a tropical dry forest in north-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 35(4), 173–184. <https://doi.org/10.1017/S0266467419000130>
- González-Iturbe, J. A., Olmsted, I., y Tun-Dzul, F. (2002). Tropical dry forest recovery after long term Henequen (sisal, *Agave fourcroydes* Lem.) plantation in northern Yucatan, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 167(1–3), 67–82. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00689-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00689-2)
- Gonzalez-Varo, J., Diaz-García, S., Arroyo, J., y Jordano, P. (2020). Seed dispersal by dispersing juvenile animals: A source of functional connectivity in fragmented landscapes. *Biology Letters*, 15(7), 1–5. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0264>
- Guariguata, M., y Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148(1–3), 185–206. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00535-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00535-1)
- Hammer, Ø., Harper, D., y Ryan, P. (2001). Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 9. Retrieved from http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Henao, N., Torres, A. M., Tafur, J. C., y Guevara, L. (2018). ¿Existe un efecto de borde sobre la estructura vegetal y el potencial de regeneración en fragmentos de bosque seco tropical? *Biota Colombiana*, 19(1), 3–20. <https://doi.org/10.21068/c2018.v19n01a01>
- Herrera, J., y García, D. (2010). Effects of forest fragmentation on seed dispersal and seedling establishment in ornithochorous trees. *Conservation Biology*, 24(4), 1089–1098. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01459.x>
- Hill, J., y Curran, P. (2003). Area, shape and isolation of tropical forest fragments: Effects on tree species diversity and implications for conservation. *Journal of Biogeography*, 30(9), 1391–1403. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00930.x>
- Hopfensperger, K. N. (2007). A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. *Oikos*, 116(9), 1438–1448. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15818.x>
- Jakovac, C. C., Peña-Claros, M., Kuyper, T. W., y Bongers, F. (2015). Loss of secondary-forest resilience by land-use intensification in the Amazon. *Journal of Ecology*, 103(1), 67–77. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12298>
- Játiva, M., y Alarcón, R. (1994). Sobre la botánica y la comercialización de la unguirahua, *Oenocarpus bataua* (Arecaceae), en la zona alta del Napo, Ecuador. In *Etnobotánica, Valoración Económica y Comercialización de Recursos Florísticos Silvestres en el Alto Napo, Ecuador. Ecociencia* (p. 204). Quito.
- Jordano, P., Forget, P., Lambert, J. E., Böhning-Gaese, K., Traveset, A., y Wright, S. J. (2011). Frugivores and seed dispersal: mechanisms and consequences for biodiversity of a key ecological interaction. *Biology Letters*, 7, 321–323. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0986>
- Kang, H., y Bawa, K. (2003). Effects of successional status, habit, sexual systems, and pollinators on flowering patterns in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany*, 90(6), 865–876. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.6.865>
- Kitajima, K. (2002). Do shade-tolerant analysis growth Functional longer on seed reserves? species of three Bignoniaceae species. *Functional Ecology*,

- 16(4), 433–444. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00641.x>
- Kitajima, K., y Fenner, M. (2000). Ecology of seedling regeneration. In *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities, 2nd edition* (p. 331).
- Kitajima, K., y Poorter, L. (2008). Functional basis for resource niche partitioning by tropical trees. In *Ecology, Tropical forest community* (p. 536).
- Knörr, U., y Gottsberger, G. (2012). Differences in seed rain composition in small and large fragments in the northeast Brazilian Atlantic Forest. *Plant Biology*, 14(5), 811–819. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2011.00558.x>
- Lamb, D. (2014). Large-scale ecological restoration of degraded tropical forest lands: the potential role of timber plantations. *Restoration Ecology*, 6(3), 271–279. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.1998.00632.x>
- Lasky, J., Uriarte, M., Boukili, V. K., Erickson, D. L., John Kress, W., y Chazdon, R. L. (2014). The relationship between tree biodiversity and biomass dynamics changes with tropical forest succession. *Ecology Letters*, 17(9), 1158–1167. <https://doi.org/10.1111/ele.12322>
- Laurance, W., Camargo, J., Fearnside, P., Lovejoy, T., Williamson, B., Mesquita, R., ... Laurance, S. (2018). An Amazonian rainforest and its fragments as a laboratory of global change. *Biological Reviews*, 93(1), 223–247. <https://doi.org/10.1111/brv.12343>
- Laurance, W., Camargo, J., Luizão, R., Laurance, S., Pimm, S., Bruna, E., ... Lovejoy, T. E. (2011). The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation*, 144(1), 56–67. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.021>
- Laurance, W., y Curran, T. J. (2008). Impacts of wind disturbance on fragmented tropical forests: A review and synthesis. *Austral Ecology*, 33(4), 399–408. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2008.01895.x>
- Letcher, S., Lasky, J., Chazdon, R., Norden, N., Wright, J., Meave, J., ... Williamson, B. (2015). Environmental gradients and the evolution of successional habitat specialization: A test case with 14 Neotropical forest sites. *Journal of Ecology*, 103(5), 1276–1290. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12435>
- Levy, T., Aguirre, J., García, J., y Martínez, M. (2006). Aspectos florísticos de Lacanhá Chansayab, Selva Lacandona, Chiapas. *Acta Botanica Mexicana*, 77, 69–98. <https://doi.org/10.21829/abm77.2006.1026>
- Levy, T., Hernández, X., Garcia, M., y Castillo, M. (1991). Sucesión secundaria bajo roza-tumba quema en Yucatán. *Agrociencia*, 1(3), 7–24.
- Lundberg, J., y Moberg, F. (2003). Mobile link organisms and ecosystem functioning: Implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems*, 6(1), 87–98. <https://doi.org/10.1007/s10021-002-0150-4>
- Magnago, L., Edwards, D. P., Edwards, F. A., Magrath, A., Martins, S. V., y Laurance, W. F. (2014). Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *Journal of Ecology*, 102(2), 475–485. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12206>
- Magurran, A. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. New Jersey: Princeton University Press.
- Martínez-Ramos, M., y García-Orth, X. (2007). Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Botanical Sciences*, 80(80S), 69. <https://doi.org/10.17129/botsci.1758>
- Martínez-Ramos, M., Ortiz-Rodríguez, I., Piñero, D., Dirzo, R., y Sarukhán, J. (2016). Anthropogenic disturbances jeopardize biodiversity conservation within tropical rainforest reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(19), 5323–5328. <https://doi.org/10.1073/pnas.1602893113>
- Melo, O., y Vargas, R. (2003). *Evaluación ecológica y silvicultural de ecosistemas boscosos*. Ibagé Colombia: Universidad del Tolima.
- Mendoza, I., Condit, R., Wright, J., Caubère, A., Châtelet, P., Hardy, I., y Forget, P. (2018). Inter-annual variability of fruit timing and quantity at Nouragues (French Guiana): insights from hierarchical Bayesian analyses. *Biotropica*, 50(3), 431–441. <https://doi.org/10.1111/btp.12560>
- Merino, B. (2017). *Efectos de la fragmentación del hábitat sobre la biodiversidad de plantas gipsícolas*. Universidad Miguel Hernández. Retrieved from http://dspace.umh.es/bitstream/11000/3581/1/TFG_Merino_Turiso%2C_Bruno.pdf
- Mesquita, R., Massoca, P., Jakovac, C., Bentos, T., y Williamson, G. (2015). Amazon Rain Forest

- Succession: Stochasticity or Land-Use Legacy? *BioScience*, 65(9), 849–861. <https://doi.org/10.1093/biosci/biv108>
- Meza-Elizalde, M. C., y Armenteras, D. (2018). Uso del suelo y estructura de la vegetación en paisajes fragmentados en la amazonia, Colombia. *Colombia Forestal*, 21(2), 205–223.
- Mora, A., Ríos, M., Ríos, L., y Almario, L. (2017). Impacto de la actividad ganadera sobre el suelo en Colombia. *Ingeniería Y Región*, 17, 1-12. <https://doi.org/10.25054/22161325.1212>
- Morellato, P., Talora, D., Takahasi, A., Bencke, C., Romera, E., y Zipparro, V. (2000). Phenology of Atlantic rain forest trees: A comparative study. *Biotropica*, 32(4 B), 811–823. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00620.x>
- Moreno, C. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. *M&T-Manuales y Tesis SEA, Vol. 1*. Retrieved from <https://ejournal.poltektegal.ac.id/index.php/siklus/article/view/298%0Ahttp://repositorio.unan.edu.ni/2986/1/5624.pdf%0Ahttp://dx.doi.org/10.1016/j.jana.2015.10.005%0Ahttp://www.biomedcentral.com/1471-2458/12/58%0Ahttp://ovidsp.ovid.com/ovidweb.cgi?T=JS&P>
- Muller-Landau, H, Wright, S., Calderón, O., Hubbell, S., y Foster, R. (2002). Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest. *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*, 35–53. <https://doi.org/10.1079/9780851995250.0035>
- Muller-Landau, Helene, y Hardesty, B. (2005). *Seed dispersal of woody plants in tropical forests: concepts, examples and future directions. Biotic Interactions in the Tropics*. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511541971.012>
- Muller-Landau, Helene, Wright, S., Calderón, O., Condit, R., y Hubbell, S. (2008). Interspecific variation in primary seed dispersal in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 96(4), 653–667. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01399.x>
- Murcia-García, U., Jaramillo, O., Cañón, F., y Latorre, J. P. (2016). Mapa de ecosistemas de la Amazonia colombiana del año 2012, segunda versión. Convenio Instituto SINCHI – Parques Nacionales Naturales. Bogotá, D. C. Incluye mapa impreso y síntesis de la memoria técnica. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas. Bogotá D.C.
- Murillo, J. (2001). Las Annonaceae de Colombia. *Biota Colombiana*, 2(1), 49–58. <https://doi.org/10.21068/bc.v2i1.89>
- Navarro, G., Ferreira, W., Antezana, C., Vargas, S., y Arrázola, R. (2004). Biocorredor Amboró Madidi, Zonación Ecológica. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia: Asociación con CISTEL/WWF/ED FAN.
- Norden, N, Chazdon, R. L., Chao, A., Jiang, Y. H., y Vélchez-Alvarado, B. (2009). Resilience of tropical rain forests: Tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters*, 12(5), 385–394. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01292.x>
- Norden, Natalia, Angarita, H. A., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., Cerda, I. G. D. La, Van Breugel, M., ... Chazdon, R. L. (2015). Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(26), 8013–8018. <https://doi.org/10.1073/pnas.1500403112>
- Norden, Natalia, Boukili, V., Chao, A., Ma, K. H., Letcher, S. G., y Chazdon, R. L. (2017). Opposing mechanisms affect taxonomic convergence between tree assemblages during tropical forest succession. *Ecology Letters*, 20(11), 1448–1458. <https://doi.org/10.1111/ele.12852>
- Norden, Natalia, Chave, J., Belbenoit, P., Caubère, A., Châtelet, P., Forget, P. M., ... Thébaud, C. (2009). Interspecific variation in seedling responses to seed limitation and habitat conditions for 14 Neotropical woody species. *Journal of Ecology*, 97(1), 186–197. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01444.x>
- Ohya, I., Nanami, S., y Itoh, A. (2017). Dioecious plants are more precocious than cosexual plants: A comparative study of relative sizes at the onset of sexual reproduction in woody species. *Ecology and Evolution*, 7(15), 1–9. <https://doi.org/10.1002/ece3.3117>
- Osuri, A., Chakravarthy, D., Mudappa, D., Raman, S., Ayyappan, N., Muthuramkumar, S., y Parthasarathy, N. (2017). Successional status, seed dispersal mode and overstorey species influence tree regeneration in tropical rain-forest fragments in Western Ghats, India. *Journal of Tropical Ecology*, 33(4), 270–284. <https://doi.org/10.1017/S0266467417000219>

- Pearce, F. (2017). *Return of the trees: how restoring natural forests can stem climate change and revive rural communities*. (E. Fenton, Ed.). Fern. Retrieved from www.fern.org
- Peña-venegas, C. P., Mendoza, E. R., Rodríguez, C. H., Betancourt, B., Garzón, M. T., & Cardona, G. I. (2015). Relictos de bosque y praderas de fincas del departamento del Caquetá (Colombia), (2), 41–54.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167–234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Plue, J., Colas, F., Auffret, A., y Cousins, S. (2016). Methodological bias in the seed bank flora holds significant implications for understanding seed bank community functions. *Plant Biology*, 19(2), 201–210. <https://doi.org/10.1111/plb.12516>
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T. M., Almeyda Zambrano, A., Balvanera, P., Becknell, J. M., ... Rozendaal, D. M. A. (2016). Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature*, 530(7589), 211–214. <https://doi.org/10.1038/nature16512>
- Poorter, L., Rozendaal, D. M. A., Bongers, F., Almeida-cortez, J. S., Zambrano, María, A., Álvarez, F. S., ... Westoby, M. (2019). Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. *Nature Ecology & Evolution*, 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0882-6>
- Reid, J., Holl, K., y Zahawi, R. (2015). Seed dispersal limitations shift over time in tropical forest restoration. *Ecological Applications*, 25(4), 1072–1082. <https://doi.org/10.1890/14-1399.1>
- Renner, S. S., y Won, H. (2001). Repeated evolution of dioecy from monoecy in siparunaceae (Laurales). *Systematic Biology*, 50(5), 700–712. <https://doi.org/10.1080/106351501753328820>
- Rivera, G., y Borchert, R. (2001). Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod : evidence from field observations and herbarium specimens. *Tree Physiology*, 21, 201–212.
- Rivera, L. E., Peñuela, M. C., y Moreno, F. (2014). Intra annual seed production and availability of two morphotypes of *Brosimum rubescens* taubert in forests of the Colombian Amazon. *Biota Neotropica*, 14(4), 1–13. <https://doi.org/10.1590/1676-06032014007313>
- Romero-Duque, L., Jaramillo, V. J., y Pérez-Jiménez, A. (2007). Structure and diversity of secondary tropical dry forests in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management*, 253(1–3), 38–47. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.07.002>
- Rozendaal, D. M. A., Bongers, F., Aide, T. M., Alvarez-Dávila, E., Ascarrunz, N., Balvanera, P., ... Poorter, L. (2019). Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Science Advances*, 5(3). <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau3114>
- Rumeu, B., Donoso, I., Rodríguez-Pérez, J., y García, D. (2020). Frugivore species maintain their structural role in the trophic and spatial networks of seed dispersal interactions. *Journal of Animal Ecology*, 89(9), 2168–2180. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13281>
- Russo, S., Portnoy, S., y Augspurger, C. (2006). Incorporating animal behavior into seed dispersal models: Implications for seed shadows. *Ecology*, 87(12), 3160–3174. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[3160:IABISD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[3160:IABISD]2.0.CO;2)
- Saatkamp, A., Cochrane, A., Commander, L., Guja, L. K., Jimenez-Alfaro, B., Larson, J., ... Walck, J. L. (2019). *A research agenda for seed-trait functional ecology*. *New Phytologist* (Vol. 221). <https://doi.org/10.1111/nph.15502>
- Saatkamp, A., Poschlod, P., y Venable, D. (2014). The functional role of soil seed banks in natural communities. *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 3, 263–295. <https://doi.org/10.1079/9781780641836.0263>
- Sabogal, C., Besacier, C., y McGuire, D. (2015). Forest and landscape restoration: Concepts, approaches and challenges for implementation. *Unasylva*, 66(245), 52–63.
- Saldarriaga, J. (1994). *Recuperación de la selva de “tierra firme” en el alto Río Negro Amazonia colombiana-venezolana*. *Estudios en la Amazonia Colombiana*. Bogotá (Colombia): Editorial Presencia.
- Salguero-Gómez, R. (2018). Implications of clonality for ageing research. *Evolutionary Ecology*, 32(1), 9–28. <https://doi.org/10.1007/s10682-017-9923-2>
- Sargent, R., y Ackerly, D. (2008). Plant-pollinator interactions and the assembly of plant communities.

- Trends in Ecology and Evolution*, 23(3), 123–130. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.11.003>
- Schaik, C., Terborgh, J., y Wright, J. (1993). The Phenology of Tropical Forests: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 353–377. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.002033>
- Shen, Y., Liu, W., Li, Y., y Guan, H. (2014). Large sample area and size are needed for forest soil seed bank studies to ensure low discrepancy with standing vegetation. *PLoS ONE*, 9(8), 1–8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105235>
- SINCHI, 2019. Proyecto Restauración de áreas disturbadas por uso agropecuario en áreas de alta intervención del departamento del Caquetá. Informe técnico anual. 285 p.
- Stevenson, P, y Rodríguez, M. (2008). Determinantes de la Composición Florística y Efecto de Borde en un Frangmento de Bosque en el Guaviare, Amazonía Colombiana. *Colombia Forestal*, 11(0), 5. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2008.1.a01>
- Stevenson, Pablo, Castellanos, M., Cortés, A., y Link, A. (2008). Flowering patterns in a seasonal tropical lowland forest in western Amazonia. *Biotropica*, 40(5), 559–567. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00417.x>
- Stoner, K., y Henrry, M. (2010). Seed dispersal and frugivory in tropical ecosystems. In *Encyclopedia of Life Support Systems: Tropical Biology and Natural Resources*. (p. 19). UNESCO.
- Tabarelli, M., y Peres, C. (2002). Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. *Biological Conservation*, 106(2), 165–176.
- Thompson, K. (2002). The functional ecology of soil seed banks. In *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (pp. 215–235). Wallingford: CABI.
- Uriarte, M., Muscarella, R., y Zimmerman, J. (2017). Environmental heterogeneity and biotic interactions mediate climate impacts on tropical forest regeneration. *Global Change Biology*, 1–33. <https://doi.org/10.1111/ijlh.12426>
- Uriarte, María, Lasky, J., Boukili, V., y Chazdon, R. (2016). A trait-mediated, neighbourhood approach to quantify climate impacts on successional dynamics of tropical rainforests. *Functional Ecology*, 30(2), 157–167. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12576>
- Van Breugel, M. (2007). *Dynamics of secondary forests*. Retrieved from <http://edepot.wur.nl/121899>
- Vandvik, V., Klanderud, K., Meineri, E., Måren, I., y Töpper, J. (2015). Seed banks are biodiversity reservoirs: species–area relationships above versus below ground. *Oikos*, 1–26. <https://doi.org/10.1111/oik.02022>
- Vieira, D., y Scariot, A. (2006). Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology*, 14(1), 11–20.
- Villarreal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., ... Umaña, A. M. (2004). *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa Inventarios de Biodiversidad; Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt*.
- Wieland, L., Mesquita, R., Bobrowiec, P., Bentos, T., & Williamson, B. (2011). Seed rain and advance regeneration in secondary succession in the Brazilian Amazon. *Tropical Conservation Science*, 4(3), 300–316. <https://doi.org/10.1177/194008291100400308>

4

Aproximación funcional para la identificación de especies de plantas clave en la restauración ecológica del bosque húmedo tropical en la Amazonia colombiana

Lilia L. Roa-Fuentes¹, Diego Castro-Gaviria²,
Carlos Hernando Rodríguez León^{3*}

*Autor para correspondencia: crodriguez@sinchi.org.co

4.1. Introducción

La orientación tradicional hacia la diversidad de especies está cambiando por una perspectiva enfocada a la variación en el valor de los rasgos de las especies; rasgos que se relacionan con el desempeño de los individuos y, a su vez, con el funcionamiento de los ecosistemas (Gibert *et al.*, 2015). La ventaja del enfoque en rasgos funcionales es concebir diferencialmente a las especies, de acuerdo con sus características funcionales, las cuales están relacionadas con la dinámica de los ecosistemas. La diversidad taxonómica, por el contrario, considera a las especies como equivalentes en términos de reproducción y supervivencia (Tilman *et al.*, 1997; Chave, 2004; Mouchet *et al.*, 2010; Cadotte *et al.*, 2011).

En la actualidad se reconoce el amplio rango de estrategias de los organismos para usar los recursos, así como la forma en la que generan transformaciones del ambiente. La ecología funcional o ecología basada en rasgos (Shipley *et al.*, 2016) se fundamenta en la premisa que se puede revelar una relación predictiva entre la comunidad de plantas y los gradientes ambientales mediante el uso de rasgos funcionales, es decir, rasgos que afectan la aptitud de la especie (Shipley *et al.*, 2016). De tal manera, el valor

¹ Co-Investigador del proyecto – Convenio 060-2013 – Gobernación Caquetá-Instituto SINCHI; Departamento de Ecología y Territorio de la Facultad de Estudios Ambientales y Rurales de la Pontificia Universidad Javeriana

² Co-Investigador del proyecto – Convenio 060-2013 – Gobernación Caquetá-Instituto SINCHI

³ Investigador del Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI, Sede Florencia

de los rasgos funcionales de las plantas puede usarse para definir el papel ecológico de las especies (Díaz *et al.*, 1999; Lavorel y Garnier, 2002) y su respuesta a los cambios ambientales (Lavorel *et al.*, 1997).

Los rasgos funcionales se definen como las características morfológicas, fisiológicas y/o fenológicas que impactan directamente la supervivencia, crecimiento y reproducción de los organismos. Por tanto, los rasgos son funcionales en la medida en que determinan la aptitud (“*fitness*” o desempeño reproductivo) del individuo (Shipley *et al.*, 2016). Estos caracteres se consideran relevantes para la **respuesta** de dichos organismos al ambiente y/o sus **efectos** sobre las propiedades del ecosistema (Violle *et al.*, 2007).

Por tal razón es que los rasgos funcionales nos permiten ver a los organismos como una variedad de formas, que se relacionan con la manera en la que estos utilizan los recursos, pero también como transforman el ambiente (Salgado-Negret & Paz, 2016). Dado que los rasgos representan los vínculos entre las especies y sus funciones en el ecosistema, permiten una aproximación más precisa al estudio de los mecanismos y procesos que generan los patrones de distribución de la diversidad en diferentes escalas espaciales y temporales, la estructura de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas (Tilman *et al.*, 1997; Chapin *et al.*, 2000; Díaz & Cabido, 2001; Naeem & Wright, 2003).

La variación de las condiciones abióticas a escala local podría determinar qué rasgos funcionales de la planta facilitarán la persistencia de las especies en una comunidad (Hobbs y Norton, 2004). Por lo tanto, las condiciones abióticas ejercen control entre y dentro de las comunidades que afectan la dispersión de los valores de los rasgos funcionales (Grime, 2006). Así, los rasgos funcionales pueden variar en **respuesta** a los cambios en las condiciones ambientales (*i.e.* rasgos respuesta) y/o reflejar los **efectos** de las plantas en las condiciones ambientales, comunidades o las funciones clave del ecosistema (Nock *et al.*, 2016).

4.2. Grupos funcionales de plantas

Los mecanismos de respuestas y efecto de las especies vegetales sobre los ecosistemas dependen

de los caracteres funcionales; así mismo, un conjunto de especies podrá exhibir respuestas al ambiente y efectos similares en el funcionamiento del ecosistema. Los diferentes grupos de especies de plantas que responden de manera similar ante los estímulos del ecosistema, se clasifican, dentro del contexto de diversidad funcional, como grupos funcionales de plantas (GFP) (Díaz & Cabido, 1997). El enfoque central de los GFP es la idea que la historia de vida, la asignación de recursos y los rasgos fenológicos, fisiológicos, arquitectónicos y reproductivos de las especies vegetales están asociados en un número limitado de combinaciones y determinan fuertemente la estructura de la vegetación y el funcionamiento del ecosistema (Díaz & Cabido, 2001). En los últimos años se ha enfatizado en la búsqueda de clasificar especies dentro de GFP (Deckers *et al.*, 2004; Bermeo, 2010). Los GFP generados pueden ser utilizados para planificar medidas innovadoras de manejo para la conservación y la restauración ecológica.

En Colombia la evaluación de grupos funcionales en bosque húmedo tropical es incipiente (Bocanegra-González *et al.*, 2015). El rápido crecimiento de la ecología funcional durante las últimas dos décadas promovió el desarrollo de una gran cantidad de índices para medir la diversidad funcional (Laureto *et al.*, 2015).

Teniendo en cuenta que la biodiversidad abarca varias clasificaciones de los organismos (taxonómicas, funcionales y filogenéticas) y niveles de organización (de genes a ecosistemas), la identificación de los componentes de la biodiversidad está estrechamente relacionada con el funcionamiento de los ecosistemas (Díaz *et al.*, 2006). En este sentido, la diversidad funcional ha demostrado jugar un papel importante, ya que afirma que es la medida de la diversidad más eficaz para detectar un efecto positivo de la biodiversidad en el funcionamiento y los servicios de los ecosistemas (Balvanera *et al.*, 2006; Díaz *et al.*, 2006). Es común encontrar grupos de especies o grupos funcionales de plantas, los cuales se pueden interpretar como un conjunto de especies que cumplen una función en un espacio definido (Vásquez & Solorza-Bejarano, 2018).

En restauración ecológica, las características de los grupos funcionales se emplean como indicadores del funcionamiento del ecosistema y de

los cambios generados por los disturbios, cuando se contrastan los grupos funcionales presentes en sistemas conservados *vs.* sistemas degradados. Por otro lado, en términos de manejo, los GFP son útiles como facilitadores y orientadores para la selección de especies para plantaciones con fines de restauración ecológica (Vásquez & Solorza-Bejarano, 2018). Cuando se realiza el establecimiento de las estrategias de restauración ecológica es importante la selección de especies que pueden cumplir diferentes funciones dentro del ecosistema. Lo cual implica que, además de buscar la semejanza en la lista de especies, con relación a las condiciones del sistema de referencia y/o la proyección del sitio que está siendo restaurado, sea importante buscar la semejanza en la diversidad de los grupos funcionales de especies que serán utilizados.

En el presente capítulo se sintetizan los resultados de la agrupación funcional de las especies vegetales y su potencial para la restauración ecológica del Bosque Húmedo Tropical (BhT) en las unidades geomorfológicas de lomerío y montaña en el departamento del Caquetá. Para la determinación de los grupos funcionales de plantas (GFP), se seleccionaron 203 especies nativas del BHT presentes a lo largo de la cronosecuencia de pasturas abandonadas a bosques de referencia. Las 203 especies se consideran como un grupo regional de especies.

Para el análisis de agrupación para identificar los GFP se midieron los siguientes rasgos funcionales: densidad de madera (DM, g/cm³), diámetro a la altura del pecho (DAP), contenido relativo de agua en la hoja (CRA, %), área foliar (AF, m²), área foliar específica (AFE, m²/Kg), área de copa (AC, m²), densidad de copa (DC, rala, medianamente densa, densa), número de foliolos (NF), contenido foliar de materia seca (CFMS, Kg), grosor foliar (GF, mm), peso semilla (PS), tamaño semilla (TS), tipo de fruto (TF), tipo de dispersión (TD, autocoria, anemocoria, hidrocoria, zoocoria), requerimiento de germinación (RG, inmediato, luz-humedad o escarificación, combinado), fenología reproductiva [FR, estacional (1 a 2 meses), semiestacional (3 a 6 meses), aestival (> 6 meses)] y caracteres de hábitat [termiteros (T), huecos en el fuste (Hf), madrigueras (M), epifitas (Epi.)].

Los rasgos funcionales medidos se analizaron mediante un análisis de conglomerados jerárquico con el método de Ward y distancia Euclidiana. La técnica de análisis de componentes principales (ACP) se empleó con el fin de observar la relación entre los rasgos y las especies. Posteriormente, se analizaron los rasgos mediante un análisis de varianza multivariado (ANOVA) para determinar la diferencia estadística entre los grupos funcionales generados, para cada uno de los caracteres utilizados. Una prueba LSD de Fisher al 5% de significancia permitió contrastar la diferencia entre las medias de estos rasgos. Todas las pruebas estadísticas se realizaron en el programa InfoStat versión 2018 (Di Rienzo *et al.*, 2018).

4.3. Análisis de los rasgos funcionales por GFP

El dendrograma de la figura 4.1 permitió evidenciar cuatro grupos de GFP en las unidades de lomerío y montaña en el departamento de Caquetá: Palmas, Secundarias Tardías, Secundarias Tempranas y Aptitud Pionera.

En la Tabla 4.1 se presentan los valores promedio de los rasgos funcionales para cada unidad de paisaje. En general, para los dos tipos de paisajes las especies del grupo de **Aptitud Pionera** presentaron los promedios más altos de área foliar específica (AFE), los menores promedios de grosor foliar (GF), contenido foliar de materia seca (CFMS), peso de semilla (PS) y tamaño de semilla (TS). Las especies pertenecientes a este grupo presentan un estrato arbustivo entre 5 a 12 m y 12 a 25 m para el estrato arbóreo inferior, y como principal mecanismo de dispersión la anemocoria. El valor promedio de CRA fue mayor en las especies presentes en la unidad de montaña, pero menor en las especies de Lomerío.

Las especies del grupo de **Palmas** en los dos tipos de unidades geomorfológicas presentaron promedios más altos de DAP, AC, NF, AF, CFMS, GF, PS, TS y RG, pero los promedios más bajos de AFE y TD. Las especies pertenecientes a este grupo presentaron dispersión por gravedad (autocoria) con valores promedio más altos en el tamaño y peso de las semillas, con alturas de dosel superior (> 25 m).

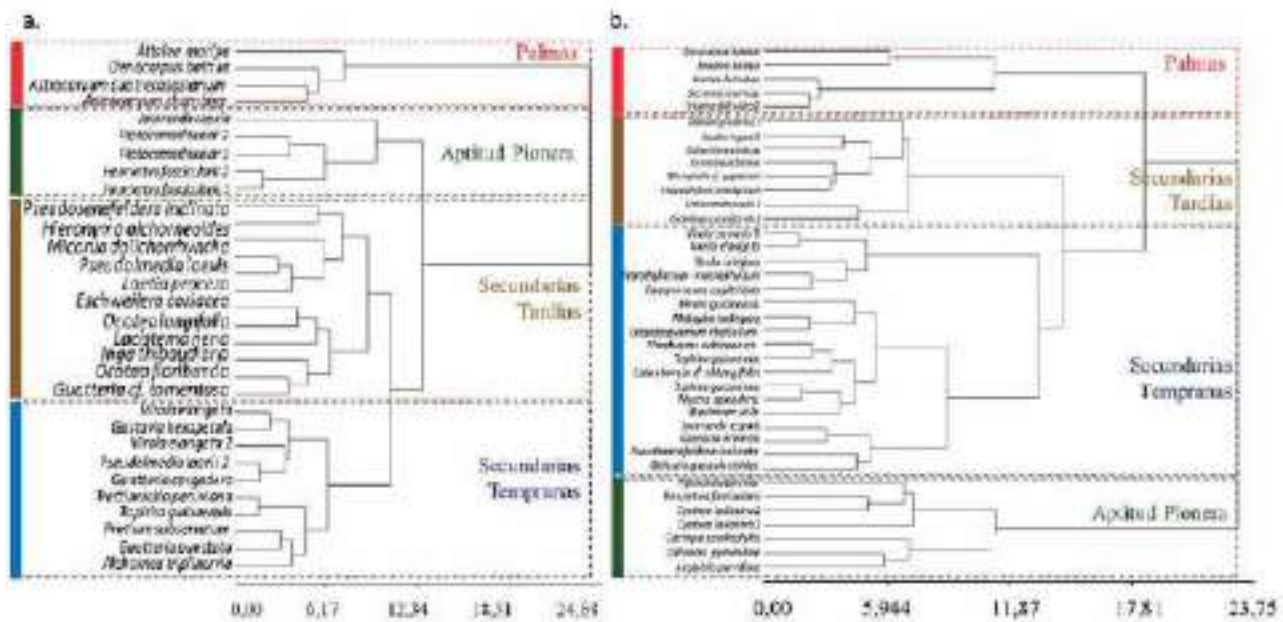


Figura 4.1. Dendrogramas resultante del análisis de conglomerados (método de Ward y distancia Euclidiana). 31 especies de lomerío (a), y 38 especies de montaña (b) en bosques disturbados y de referencia en el departamento de Caquetá. **Fuente:** Elaboración propia.

Las especies del grupo de **Secundarias Tempranas** presentaron los promedios más altos en DM y los menores de AC, AF y RG en ambos tipos de unidades geomorfológicas. El valor promedio de CRA fue mayor en las especies presentes en lomerío en contraste con las especies de montaña.

Las especies del GFP **Secundarias Tardías** presentaron promedios altos en Hmax, DC, WD y menor TC. El principal mecanismo de dispersión

es zoocoria, la cual hacen aves y murciélagos. Las especies de árboles de este GFP presentan un estrato superior con alturas mayores a los 25 m, DM por encima de $0,79 \text{ g/cm}^3$ y grandes copas, la cual es una característica común de especies de bosques conservados, como se observa en las especies *Pseudosenefeldera inclinata* (PSEUIN) con un DM de $0,75 \text{ g/cm}^3$ y *Eschweilera coriacea* (ESCHCO) con $0,65 \text{ g/cm}^3$.

Tabla 4.1. Valores promedio ajustados del Análisis de Varianza Multivariado (MANOVA) para los rasgos funcionales de los Grupos Funcionales de Plantas (GFP) en las unidades geomorfológicas de lomerío y montaña del Bosque Húmedo Tropical en el departamento de Caquetá.

GFP	Lomerío Rasgo funcional										
	DM	CRA	AF	AFE	CFMS	GF	PS	TS	TD	RG	FR
Aptitud Pionera	0,47	89,4	4515,98	16,41	264,22	0,17	0	5,83	3,2	3	2,8
Secundarias Tempranas	0,46	92,98	6839,72	11,86	377,91	0,21	0,73	10,42	2	2,1	2,6
Secundarias Tardías	0,57	92,07	7824,85	11,78	389,71	0,27	1,11	11,36	2,33	2,42	2,92
Palmas	0,36	91,63	19176,61	5,38	480,22	0,37	8,82	38,3	1	2	2,5

GFP	Montaña Rasgo funcional										
	DM	CRA	AF	AFE	CFMS	GF	PS	TS	TD	RG	FR
Aptitud Pionera	0,3	89,84	52948,87	16,32	248,83	0,31	0,24	4,86	3,43	2,71	2,29
Secundarias Temprana	0,56	93,65	9659,24	10,93	382,55	0,26	1,46	9,66	2,22	2,22	2,5
Secundaria Tardía	0,59	93,71	6353,73	9,71	395,38	0,28	1,16	15,39	2,13	2,5	2,5
Palmas	0,25	92,49	88389,07	7,91	394,03	0,66	7,71	24,83	1,6	2	3

4.3.1. Variación de GFP en el paisaje de lomerío y montaña

Se identificaron las especies y la abundancia de los GFP en el paisaje de lomerío (Tabla 4.2) y montaña (Tabla 4.3). Las especies del grupo de **Aptitud Pionera** registran una abundancia total de 994 individuos entre la unidad de montaña y lomerío. La unidad de montaña registró un mayor número de especies (mayor diversidad) y de abundancia (75%) en comparación a la unidad de lomerío. El grupo de las **Palmas** registró una abundancia de

529 individuos en montaña y lomerío, con un 83% de abundancia mayor en Montaña en contraste con lomerío.

El grupo de **Secundarias Tempranas** registró una abundancia de 2.599 individuos entre la unidad de montaña y lomerío. La mayor abundancia (75%) y diversidad de especies se reportó en la unidad de montaña. Para el grupo de **Secundarias Tardías** se registró una abundancia de 960 individuos entre los dos tipos de unidades geomorfológicas, pero la mayor abundancia se registró en lomerío con el 72%.

Tabla 4.2. Grupos funcionales y especies de la unidad geomorfológica lomerío en el departamento de Caquetá

GFP	Especies	Abundancia	Total de individuos
Lomerío			
Aptitud Pionera	<i>Henriettella fascicularis</i> (Sw.) C. Wright	128	253
	<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D. Don	14	
	<i>Piptocoma discolor</i> (Kunth) Pruski	111	
Palma	<i>Astrocaryum chambira</i> Burret	17	89
	<i>Astrocaryum cuatrecasasianum</i> Dugand	10	
	<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	41	
	<i>Oenocarpus bataua</i> Mart.	21	
Secundaria Temprana	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	26	559
	<i>Guatteria cargadero</i> Triana & Planch.	68	
	<i>Guatteria punctata</i> (Aubl.) R.A. Howard	50	
	<i>Gustavia hexapetala</i> (Aubl.) Sm.	48	
	<i>Protium subserratum</i> (Engl.) Engl.	30	
	<i>Pseudoxandra leiophylla</i> (Diels) R.E. Fr.	12	
	<i>Tapirira guianensis</i>	125	
	<i>Trattinnickia peruviana</i> Loes.	58	
	<i>Virola elongata</i> (Benth.) Warb.	71	
<i>Virola elongata</i> (Benth.) Warb.	71		

Secundaria Tardía	<i>Casearia arborea</i> (Rich.) Urb.	33	687
	<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S.A.Mori	37	
	<i>Guatteria tomentosa</i> Rusby	43	
	<i>Hieronyma alchorneoides</i> Allemão	38	
	<i>Inga thibaudiana</i> DC.	53	
	<i>Lacistema nena</i> J.F. Macbr.	57	
	<i>Laetia procera</i> (Poepp.) Eichler	11	
	<i>Miconia dolichorrhyncha</i> Naudin	64	
	<i>Ocotea floribunda</i> (Sw.) Mez	21	
	<i>Ocotea longifolia</i> Kunth	63	
	<i>Piptocoma discolor</i> (Kunth) Pruski	111	
	<i>Pseudosenefeldera inclinata</i> (Müll.Arg.) Esser	125	
<i>Pseudolmedia laevis</i> (Ruiz & Pav.) J.F.Macbr.	31		

Tabla 4.3. Grupos funcionales y especies del paisaje de montaña en el departamento de Caquetá.

GFP	Especies	Abundancia	Total de individuos
Montaña			
Aptitud Pionera	<i>Aegiphila parviflora</i> Moldenke	24	741
	<i>Cecropia sciadophylla</i> Mart.	33	
	<i>Cyathea lasiosora</i> Domin	161	
	<i>Henriettella fascicularis</i> (Sw.) C. Wright	466	
	<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	14	
	<i>Piptocoma discolor</i> (Kunth) Pruski	43	
Palma	<i>Iriartea deltoidea</i> Ruiz & Pav.	215	440
	<i>Oenocarpus bataua</i> Mart.	61	
	<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H.Wendl.	164	
Secundaria Temprana	<i>Bellucia grossularioides</i> (L.) Triana	58	1951
	<i>Brosimum utile</i> (Kunth) Oken	38	
	<i>Casearia arborea</i> (Rich.) Urb.	85	
	<i>Compsonera capitellata</i> (A.DC.) Warb.	91	
	<i>Crepidospermum rhoifolium</i> (Benth.) Triana & Planch.	23	
	<i>Hevea guianensis</i> Aubl.	67	
	<i>Iriartea deltoidea</i> Ruiz & Pav.	215	
	<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D. Don	54	
	<i>Ladenbergia oblongifolia</i> (Humb. ex Mutis) L. Andersson	54	
	<i>Mataybain elegans</i> Radlk.	99	
	<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	92	
	<i>Pseudosenefeldera inclinata</i> (Müll.Arg.) Esser	328	
	<i>Tapirira guianensis</i>	129	
	<i>Tetrathylacium macrophyllum</i> Poepp.	85	
	<i>Theobroma subincanum</i> Mart.	80	
	<i>Virola elongata</i> (Benth.) Warb.	209	
<i>Virola pavonis</i> (A.DC.) A.C.Sm.	70		
<i>Virola sebifera</i> Aubl.	174		

Secundaria Tardía	<i>Cedrelinga cateniformis</i> (Ducke) Ducke	42	273
	<i>Chrysophyllum bombycinum</i> T.D.Penn.	31	
	<i>Croton matourensis</i> Aubl.	32	
	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	15	
	<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S.A.Mori	61	
	<i>Micropholis guyanensis</i> (A.DC.) Pierre	51	
	<i>Ocotea oblonga</i> (Meisn.) Mez	24	
	<i>Qualea ingens</i> Warm.	17	

4.3.2. GFP asociados a provisión de hábitat y/o alimento para fauna

La conformación de Grupos Funcionales de Plantas (GFP) es clave para entender las estrategias ecológicas de las plantas en el uso de los recursos y, según los rasgos utilizados, la oferta que estas brindan a la fauna (Ruenes, 2016). Describir los rasgos funcionales y las características asociadas al entorno donde crecen y se desarrollan las plantas, son factores importantes y de interés ya que permiten priorizar las especies arbóreas con mayor potencial para proveer hábitat y alimentación para la fauna en los programas de restauración ecológica de ecosistemas degradados como es el Bosque Húmedo Tropical (BhT), presentes en los paisajes de lomerío y montaña en el departamento de Caquetá.

El dendrograma presentado en la Figura 4.2 y 4.3 evidencia los GFP asociados a provisión de hábitat y/o alimento para fauna en un bosque maduro y disturbado, respectivamente.

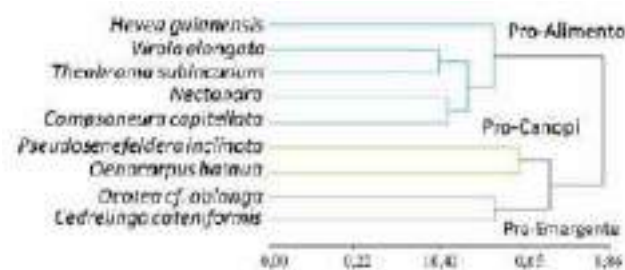


Figura 4.2. Dendrograma resultante del análisis de conglomerados utilizando el método de Ward y la distancia de Gower para la caracterización de los grupos funcionales de plantas en bosque maduro en el departamento de Caquetá.

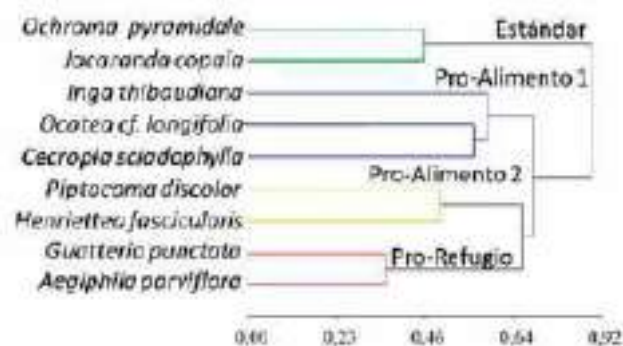


Figura 4.3. Dendrograma resultante del análisis de conglomerados utilizando el método de Ward y la distancia de Gower para la caracterización de los grupos funcionales de plantas en bosque disturbado en el departamento de Caquetá.

4.3.2.1. GFP Pro-Emergente

Es un grupo enfocado a la provisión de hábitat que está conformado por especies de dosel superior y emergentes. El tipo de hábitat que se construye y/o forma en estas especies vegetales está asociado a agujeros en el fuste, madrigueras tipo tablar. El grupo está asociado con otras especies como epífita del género *Bromelia*. De este grupo la especie *Ocotea oblonga* exhibe características funcionales que la asocian a la provisión de hábitat, no es una especie de gran porte en la unidad de montaña, donde se encuentra con frecuencia, tiene alta presencia de epífitas de tipo *Bromelia*, ofrece refugio y frutos tipo baya globosa con cúpula carnosa que atrae a la fauna (Prieto, 2012).

4.3.2.2. GFP Pro-alimentación

Este grupo presenta alto potencial de provisión de alimento para la fauna, está conformado por las

especies *Hevea guianensis*, *Virola elongata*, *Theobroma subincanum*, *Nectandra amazonum* y *Compsoeura capitellata*. Las especies de este GFP registraron valores promedio altos en los rasgos funcionales comodensidad de copa (DC), así como con la característica de hábitat de tipo hueco en fuste excavado para refugio de fauna.

Se ha demostrado la dispersión de semillas de tipo zoocoria debido a las características morfológicas del fruto; los frutos grandes de colores opacos son dispersados por mamíferos y los frutos pequeños de colores brillantes lo dispersan las aves (Janson, 1983). En los bosques de la Amazonia, las especies de la familia Myristicaceae como *Virola elongata* y *Compsoeura capitellata* son un importante componente en las unidades geomorfológicas montañosas (Queenborough *et al.*, 2007). Estas especies tienen frutos carnosos y semilla de endospermo comestible cubierto por arilo graso y colorido, que son atractivos para la fauna (Taylor y Devia, 2000; Steeves, 2011). Es el caso del mono araña (*Ateles panicus*) que se alimenta de los frutos y dispersa las semillas, esto permite mantener la estructura de las poblaciones de estas especies vegetales (Russo & Augspurger, 2004; Orduz, 2015).

Los frutos de las especies que más abundan en lomerío son bastante atractivos para la fauna. La especie *Compsoeura capitellata* presenta fruto tipo cápsula drupácea, es carnosa y de color rojo, el endospermo es aromático y el arilo es rico en lípidos, siendo fuente de alimento para la fauna silvestre (Van Roosmalen *et al.*, 1996; Prieto, 2012). Las semillas son dispersadas por mamíferos y aves como tucanes (*Ramphastos sulfuratus*) y pavas (*Penelope sp.*) (Steeves, 2011). La especie *Virola elongata* tiene frutos carnosos con arilo aromático rico en grasas, proteínas y carbohidratos, haciéndolos atractivos para la fauna, principalmente las aves (Howe & Vande Kerkhove, 1981; Howe *et al.*, 1985; Steeves, 2011). Esta especie presentó valores promedio altos de área de copa (AC), densidad de copa (DC) y dispersión por zoocoria.

Otra especie registrada en la unidad de lomerío es *Nectandra amazonum*, con mayor distribución en los bosques de sucesión temprana de la Amazonia (Parolin, 2002). En bosques inundables inicia un largo periodo de floración durante la época de inun-

dación, y posteriormente fructifica (Schöngart, *et al.*, 2005). Las plántulas de esta especie son tolerantes a periodos de inundación (Parolin, 2001), lo que favorece el proceso de propagación. Se caracteriza por la producción de frutos de menos de un centímetro, con una gran apertura foliar y alta producción de néctar que atrae a la fauna (Macías-Villamizar *et al.*, 2015).

La especie *Theobroma subincanum* presente y abundante en la unidad de montaña, presentó una baja densidad de copa (DC), el tipo de fruto es una drupa y el mecanismo de dispersión es por zoocoria. Su estructura permite crear madrigueras subterráneas para fauna y se observa alta presencia de epífitas de la familia Araceae en el primer tercio del árbol. Su fruto presenta un pericarpo duro, al interior numerosas semillas con pulpa color crema que sirve como alimento para monos (Rios, 2011; Torres & Gonzáles, 2011). *Hevea guianensis* presentó valores promedio altos de DAP, altura máxima (Hmax) y densidad de copa alta; la estructura del árbol permite la formación de hábitat para fauna de tipo hueco en fuste excavado, que también permiten la acumulación natural de agua (Remm & Löhmus, 2011) y de sustrato (Thor *et al.*, 2010; Kartzinel *et al.*, 2013). Presenta frutos tipo cápsula, leñosa dehiscente (Wycherley, 1992) y dispersión por gravedad (barilocoria).

4.3.2.3. GFP Pro-canopi

Las especies de este GFP están ampliamente distribuidas en ambos tipos de paisajes, presentan coberturas de dosel tan grandes que pueden brindar hábitat y alimento para la fauna. Registraron valores promedio altos de densidad de copa (DC), termiteros activos e inactivos, madrigueras, hueco en fuste natural, y epífitas de la familia Araceae y helechos.

Las especies de palma brindan nichos ecológicos de importancia como dar estructura al bosque ya que están presentes en todos los estratos (Henderson *et al.*, 1995; Aguilar & Jiménez, 2009). Este tipo de vegetación forma parte importante en los ecosistemas de bosques de tierra firme de la Amazonia por su abundancia y riqueza (Vormisto *et al.*, 2004), las cuales están influenciadas por condiciones ambientales y factores edafológicos, entre otros

(Rojas-Robles *et al.*, 2008). Su rasgo funcional más importante es la provisión de frutos como fuente de alimento para fauna (Cabrera & Wallace, 2007).

De la diversidad de palmas amazónicas, *Oenocarpus bataua* está catalogada como una de las especies más abundantes (Balslev *et al.*, 2017), sus semillas son dispersadas por la fauna, su fruto drupa es rico en aceites y proteínas que también constituye una fuente de alimento para comunidades indígenas en la Amazonia (Cifuentes *et al.*, 2010). La especie *Oenocarpus bataua* registró los valores promedio más altos de DAP, Hmax, AC y DC media – alta, su fruto es una drupa, síndrome de dispersión por zoocoria, termiteros activos e inactivos, madriguera, hueco en fuste formado naturalmente, epífitas del género *Bromelia* y la familia Araceae, y helechos distribuidos en el primer y tercer tercio del fuste.

Su periodo de fructificación tiene una duración entre 6 a 8 meses (supra-anual), según la época del año puede ser fuente de alimento para mamíferos como ardillas (*Microsciurus mimulus* y *Sciurus granatensis*) (Rojas y Stiles 2009; Adrianzén *et al.*, 2014), aves e insectos que demandan néctar, polen, semillas y frutos (Balslev *et al.*, 2009; Adrianzén *et al.*, 2014; Moraes *et al.*, 2015). En un estudio adelantado por Rojas-Quintero *et al.* (2006), en el departamento de Caquetá, se reportaron varios dispersores para esta especie, entre mamíferos como la danta (*Tapirus terrestris*), cerdo salvaje (*Tayassu tajacu*), roedores como el guara (*Dasyprocta fuliginosa*), la boruga (*Agouti paca*), y aves como loros (*Amazona sp.*) y tucanes (*Ramphasthos sp.*). Adicionalmente, Rojas-Robles *et al.* (2008) reportaron la presencia de guatines (*Dasyprocta punctata*) y loras (*Amazona ochrocephala*) como dispersores de semillas, contribuyendo en la colonización de nuevas áreas (corta distancia) que tienen un efecto directo en los patrones demográficos de las nuevas generaciones.

La especie *Pseudosenefeldera inclinata* es abundante en los ecosistemas de bosque maduro tanto en lomerío como en Montaña, es frecuente en las tierras bajas de la Amazonia central y occidental. Se encontraron diferentes características de hábitat en esta especie como termiteros, huecos en fuste y epífitas. Su tipo de fruto esquizocarpo es fuente de alimento para fauna (Esser, 1994).

4.3.2.4. GFP Pro-hábitat

Las especies presente en este GFP proveen refugio a la fauna silvestre para su descanso y nidificación. Lo anterior podría estar relacionados con los altos valores promedio de AC y DC, fruto tipo baya, dispersadas por animales; presenta termiteros, importantes para la alimentación de aves como *Picumnus lafresnayi* y *Veniliornis passerinus* (Arango, 2015). Es hábitat de fauna como aves y mamíferos ya que se han observado excavados generados por factores externos (animales, factores climáticos, entre otros), siendo refugio y sitio para la cría (Sedgeley, 2001). Según Pairo *et al.* (2017), el hábitat que una especie utiliza es parte esencial en su historia de vida, como también conocer y seleccionar distintos tipos de hábitat por sus características de aprovisionamiento de refugio para la fauna silvestre en ecosistemas que han sido disturbados. Las especies en este GFP registraron altos valores promedios de epífitas (EPI) de tipo helecho y enredadera.

Adicionalmente, en sistemas disturbados se identificaron dos grupos de proveedores de mayor (1) y menor (2) condición para proveer alimento y refugio para la fauna. Estos dos grupos presentan rasgos y caracteres distintivos en la provisión de refugio y alimentación para la fauna. Finalmente, en sistemas disturbados se identificó un grupo de especies que ofertan bajos recursos para la fauna, denominado *Estándar*.

4.4. Implicaciones para la restauración ecológica

Entre las acciones encaminadas a la restauración ecológica del Bosque Húmedo Tropical (BhT), la selección de especies es un punto importante para la recuperación de la composición, estructura y funcionamiento del ecosistema. Sin embargo, la gran diversidad presente en los ecosistemas amazónicos es uno de los principales puntos en la priorización y selección de especies. La agrupación de especies por afinidades en el valor de los caracteres funcionales es una herramienta para facilitar la selección de especies y, así buscar atributos ecosistémicos como la *redundancia* para favorecer la resistencia de los sistemas restaurados.

Cuando el objetivo principal es la recuperación de la cobertura de bosque, que adicionalmente buscar recuperar los procesos y servicios ecosistémicos, es importante conocer e identificar las especies con crecimiento rápido. Las especies del GFP **Aptitud Pionera**, tienden a optimizar su tasa fotosintética con reducción de la inversión en defensa estructural. Por otro lado, se ha encontrado que este grupo de especies tienen mayor tasa de mortalidad, por lo que sería necesario incluir mayor número de individuos y considerar la posibilidad de la resiembra. Es un grupo diverso con cerca de siete especies, con especies compartidas en los dos tipos de paisaje como es *Piptocoma discolor* y *Henriettella fascicularis*, que podrían tener el potencial para ser usadas en la restauración ecológica a escala regional.

Las especies de los grupos **Secundarias Tardías** y **Tempranas** tienen la capacidad de conservar los recursos para resistir al estrés ambiental en suelos poco fértiles, con una mayor probabilidad de supervivencia. En montaña y Lomerío conforman el grupo más grande de especies, esta gran diversidad permite seleccionar una o más especies para el diseño en los arreglos florísticos para el mismo GFP, o en el recambio de especies, cuando la disponibilidad de material vegetal es limitada.

Las especies del grupo de **Secundarias Tardías** presentan características relacionadas con alta densidad de madera y tamaño de semilla, tienden a ser menos tolerantes a los cambios en las condiciones ambientales y muestran limitación en el reclutamiento. La selección de especies de este grupo en el diseño de arreglos florísticos para las estrategias de restauración ecológica debe hacerse cuidadosamente. Finalmente, el GFP de **Palmas** tienden a tener alto potencial de regeneración natural, por lo cual podrían considerarse para el diseño de estrategias de enriquecimiento cuando estas sean las especies objeto de restauración.

Según la oferta de hábitat y alimento para la fauna, la importancia del grupo **Pro-Emergentes** radica en la estructura arbórea y en la vocación como hospederos de fauna. Características como la edad, altura y circunferencia son distintivas de árboles viejos de gran porte, así como las cavidades numerosas, y copas desarrolladas, características claves en los procesos ecosistémicos como el ciclaje

de nutrientes y la regulación hídrica (Lindenmayer & Laurance, 2016).

Los árboles emergentes de gran porte inciden sobre la estructura del ecosistema (Plieninger *et al.*, 2015), pueden presentar un efecto sobre otros individuos de la misma especie y sobre comunidades de fauna (Lindenmayer *et al.*, 2014), estableciéndose como puntos de encuentro donde socializan grupos de mamíferos (Cockburn & Lazenby-Cohen, 1992). Además, los árboles dominantes del dosel superior marcan la estructura vertical de los bosques al administrar recursos como agua lluvia y luz para el ecosistema (Benet, 2017). Estos árboles adultos desarrollados desempeñan un rol primordial en la renovación de las poblaciones dada la producción de semillas (Wenk & Falster, 2015).

El grupo **Pro-Alimentación**, debido a sus atributos como Hmax, frutos tipo legumbre y drupa, favorece la dispersión de semillas a través de animales. Madrigueras formadas por raíces tabulares y fúlcreas y presencia de epifitas del género *Bromelia* y de la familia Araceae. La eficiencia en el suministro de alimento y hábitat para fauna en este GFP se debe a la presencia de ramas más altas que brindan refugio, sombra y madrigueras para la fauna (Chilan, 2015), principalmente aves. Y la producción de gran cantidad de frutos y semillas como fuente de alimento para fauna, que facilita la dispersión de semillas a través de los animales (zoocoria) (Ruiz-Molina, 2015; Quesada *et al.*, 2010). Dentro de las especies más representativas se encuentran *Cecropia sciadophylla*. Al presentar tanto refugio como fuente de alimento para fauna, este GFP favorece la migración y residencia de mamíferos insectívoros, frugívoros y carnívoros (Guzmán-Lenis & Camargo-Sanabria, 2004).

4.5. Especies prioritarias para la restauración ecológica

Como resultado del análisis funcional, en la tabla 4.4 y 4.5 se priorizan las especies en cada GFP que presentan rasgos con alto valor funcional en los ecosistemas a restaurar, para ser seleccionadas en los diseños de arreglos florísticos en estrategias de restauración ecológica en las unidades de lomerío y montaña en el departamento de Caquetá.

Tabla 4.4. Especies seleccionadas en la unidad geomorfológica de lomerío en el departamento de Caquetá

Especies		GFP	Características
1	<i>Piptocoma discolor</i>	2	Aptitud pionera
2	<i>Jacaranda copaia</i>	2	Aptitud pionera
3	<i>Pseudosenefeldera inclinata</i>	4	Secundarias iniciales
4	<i>Esweileira coriácea</i>	4	Secundarias iniciales
5	<i>Casearia arbórea</i>	4	Secundarias iniciales
6	<i>Hieronyma alchorneoides</i>	4	Secundarias iniciales
7	<i>Miconia dolichorrhyncha</i>	4	Secundarias iniciales
8	<i>Oenocarpus bataua</i>	3	Hábito Palma
9	<i>Viola elongata</i>	1	Secundarias tardías
10	<i>Tapirira guianensis</i>	1	Secundarias tardías
11	<i>Gustavia hexapetala</i>	1	Secundarias tardías
12	<i>Cedrelinga cateniformis</i>	*	Seleccionada por uso

*Especies que no se le midieron rasgos funcionales

Tabla 4.5. Especies seleccionadas en la unidad geomorfológica de montaña en el departamento de Caquetá

Especies		GFP	Características
1	<i>Piptocoma discolor</i>	1	Aptitud pionera
2	<i>Jacaranda copaia</i>	1	Aptitud pionera
3	<i>Ochroma pyramidale</i>	1	Aptitud pionera
4	<i>Cecropia sciadophylla</i>	1	Aptitud pionera
5	<i>Oenocarpus bataua</i>	2	Hábito Palma
6	<i>Tapirira guianensis</i>	3	Secundarias iniciales
7	<i>Viola pavonis</i>	3	Secundarias iniciales
8	<i>Viola sebifera</i>	3	Secundarias iniciales
9	<i>Theobroma subincamun</i>	3	Secundarias iniciales
10	<i>Hevea guianensis</i>	3	Secundarias iniciales
11	<i>Eschweilera coriacea</i>	4	Secundarias tardías
12	<i>Dialium guianensis</i>	4	Secundarias tardías
13	<i>Ocotea cf. oblonga</i>	4	Secundarias tardías

4.6. Literatura citada

Adrianzén, M. Gonzales, P. Trujillo, R. & A, Hartley. 2014. Fenología de palmeras arborescentes nativas de Madre De Dios-Perú. *Intropica*, 60-74.

Aguilar, V. & Jiménez, F. 2009. Diversidad y distribución de palmas (Arecaceae) en tres fragmentos

de bosque muy húmedo en Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 57, 83-92.

Arango, C. 2015. Carpintero Barrado (*Picumnus lafresnayi*). Wiki Aves Colombia. Recuperado de http://www.icesi.edu.co/wiki_aves_colombia/tiki-index.php?page_ref_id=1690

- Balslev, H. Copete, J. Pedersen, D. Bernal, R. Galeano, G. Duque, A. Berrio, J & M. Sánchez. In Myster, R. 2017. Palm diversity and abundance in the colombian Amazon. John Wiley & Sons. USA. 224 p
- Balvanera, P., Pfisterer, A. B., Buchmann, N., He, J. S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., & Schmid, B. (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9(10), 1146-1156.
- Bermeo Estrella, D. F. (2010). Determinación y caracterización de tipos funcionales de plantas (TFPs) en bosques secundarios dentro de un gradiente altitudinal y su relación con variables bioclimáticas.
- Bocanegra-González, K. T., Fernández-Méndez, F., & Galvis-Jiménez, J. D. (2015). Grupos funcionales de árboles en bosques secundarios de la región Bajo Calima (Buenaventura, Colombia). *Boletín Científico Del Centro De Museos*, 19(1), 17-40.
- Cabrera, W. & R. Wallance. 2016. Densidad y distribución espacial de palmeras arborescentes en un bosque preandino-amazónico de Bolivia. *Ecología en Bolivia*. 42(2): 121-135.
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of applied ecology*, 48(5), 1079-1087.
- Chapin Iii, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., ... & Mack, M. C. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405(6783), 234-242.
- Chave, J., Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Lao, S., & Perez, R. (2004). Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1443), 409-420.
- Chilan, J. 2015. Efectos de la tala indiscriminada y su incidencia en los ecosistemas naturales en la Comuna el Pital del Cantón, Puerto López (tesis de pregrado). Universidad Estatal del Sur de Manabí. Manabí, Ecuador. (52 p.)
- Cifuentes, L. Moreno, F. & A. Diego. 2010. Fenología reproductiva y productividad de *Oenocarpus batataua* (Mart.) en bosques inundables del Chocó Biogeográfico, Colombia. *Biota Neotropica*. 10 (4): 101-109.
- Cockburn, A., & Lazenby-Cohen, K. A. (1992). Use of nest trees by *Antechinus stuartii*, a semelparous lekking marsupial. *Journal of Zoology*, 226(4), 657-680.
- Deckers, B., Hermy, M., & Muys, B. (2004). Factors affecting plant species composition of hedgerows: relative importance and hierarchy. *Acta Oecologica*, 26(1), 23-37.
- Di Rienzo *et al.*, 2018. InfoStat versión 2018. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina
- Díaz, S., & Cabido, M. (1997). Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of vegetation science*, 8(4), 463-474.
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in ecology & evolution*, 16(11), 646-655.
- Díaz, S., Cabido, M., Zak, M., Martínez Carretero, E., & Aranibar, J. (1999). Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 10(5), 651-660.
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin III, F. S., & Tilman, D. (2006). Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biol*, 4(8), e277.
- Esser, H. 1994. Systematische Studien an den Hippomaneae Adr. Jussieu ex Bartling (Euphorbiaceae), insbesondere den Mabeinae Pax & K. Hoffm. Universität Hamburg. 305 p
- Gibert, J. P., Dell, A. I., DeLong, J. P., & Pawar, S. (2015). Scaling-up trait variation from individuals to ecosystems. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 52, pp. 1-17). Academic Press.
- Grime, J. P. (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17(2), 255-260.
- Guzmán-Lenis, A. & A. Camargo-Sanabria. 2004. Importancia de los rastros para la caracterización del uso de hábitat de mamíferos medianos y grandes en el bosque Los Mangos (Puerto López, Meta, Colombia). *Acta Biológica Colombiana*.
- Henderson, A. Galeano, G. & R. Bernal. 1995. *Field Guide to the Palms of the Americas*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 65 p.
- Hobbs, R. J., & Norton, D. A. (2004). Ecological filters, thresholds, and gradients in resistance

- to ecosystem reassembly. Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice, 72-95.
- Howe, H. & Vande Kerckhove, G. 1981. Removal of wild nutmeg (*Violasurinamensis*) crops by birds. *Ecology* 62: 1093–1106.
- Howe, H. Schupp, E. & L, Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Violasurinamensis*). *Ecology* 66: 781–791.
- Janson, C. H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science*, 219(4581): 3 p.
- Kartzinel, T. R. Trapnell, D. W. & Shefferson, R. P. 2013. Critical importance of large native trees for conservation of a rare Neotropical epiphyte. *Journal of Ecology*. 101(6): 1429-1438.
- Laureto, L. M. O., Cianciaruso, M. V., & Samia, D. S. M. (2015). Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Natureza&Conservação*, 13(2), 112-116.
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, 16(5), 545-556.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, T. D. A. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(12), 474-478.
- Lindenmayer, D. & W, Laurance. 2016. The ecology, distribution, conservation and management of large old trees. *Biological Reviews*. 25 p.
- Lindenmayer, D. Laurance, W. & J. Franklin (2012) Global decline in large old trees. *Science* 467 (338):1305–1306.
- Macías-Villamizar, V. Cuca-Suárez, L. & Coy-Barrera, E. 2015. Genus *Nectandra*: “Phytochemistry and Biological Activity”. *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas*, 14(4).
- Moraes, M. Zambrana, N. Cámara-Leret, R. Balslev, H. & M, Macía. 2015. Palmas útiles de Bolivia, Colombia, Ecuador y Perú. *Cosecha de Palmas en el Noroeste de Suramérica: Bases Científicas para su Manejo y Conservación*. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador, 87-102.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), 867-876.
- Naeem, S., & Wright, J. P. (2003). Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology letters*, 6(6), 567-579.
- Nock, C. A., Vogt, R. J., & Beisner, B. E. (2016). Functional traits. *eLS*, 1-8.
- Orduz, L. 2015. Perfilado metabólico de plantas del género *Violaspp* (Myristicaceae) provenientes de la Amazonía y Orinoquía Colombiana y evaluación de la actividad antifúngica contra *Fusarium oxysporum*. Universidad Nacional de Colombia. 127 p.
- Pairo, P., Leveau, L. & M. Bellocq. 2017. Selección del hábitat de nidificación de la lechuza vizcachera (*Athene cunicularia*) en agroecosistemas de la Pampa Ondulada. *Ecología Austral*. 27: 375-384
- Parolin, P. 2001. Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. *Oecologia*, 128(3): 326-335.
- Plieninger T, Levers C, Mantel M, Costa A, Schaich H & Kuemmerle T. 2015. Patterns and drivers of scattered tree loss in agricultural landscapes: Orchard meadows in Germany (1968- 2009). *PLoSOne* 10:1–19.
- Prieto, J. 2012. Estudio fitoquímico de *Compsonera capitellata* (Myristicaceae), *Zanthoxylum rigidum* (Rutaceae) y *Ocotea longifolia* (Lauraceae) y evaluación de su posible aplicación como biocontroladores de *Sitophilus* sp. Universidad Nacional de Colombia. 260 p.
- Queenborough, S. A. Burslem, D. Garwood, N. & R, Valencia. 2007. Habitat niche partitioning by 16 species of Myristicaceae in Amazonian Ecuador. *PlantEcology*. 192 (2): 193-207.
- Quezada, J., Fonseca, C., Zapata, M., Ocón, L. & W. Morán. 2010. Peligro aviario: caracterización de la vegetación y determinación de las especies que son atractivas para la fauna silvestre en las áreas verdes del aeropuerto internacional Augusto C. Sandino, Managua, Nicaragua. *La Calera*. 10(15): 53-61.
- Remm, J. & A, Löhms. 2011. Tree cavities in forests - The broad distribution pattern of a keystone structure for biodiversity. *ForEcolManage*. 262:579–585.

- Rojas, R. y G. Stiles. 2009. Analysis of a supra-annual cycle: reproductive phenology of the palm *Oenocarpus bataua* in a forest of the Colombian Andes. *Journal of Tropical Ecology*. (25): 41–51.
- Rojas-quintero, C. Montealegre-Mejía, C. Rodríguez-León, C & M, Correa-Munera. 2006. Biología y ecología de *Oenocarpus bataua* Mart. (milpes) en un rodal de la Amazonia colombiana. *Momentos de Ciencia* 3 (2): 89-96.
- Rojas-Robles, R. Correa, A. & E, Serna-Sánchez. 2008. Seed shadows, seedling survival and spatial distribution of the palm *Oenocarpus bataua*, in a forest of the Colombian Andes. *Actualidades Biológicas*. 30 (89): 135-150.
- Ruenes Vargas, V. (2016) Diversidad en sistemas agroforestales de Centroamérica: una aproximación desde el enfoque funcional. Repositorio Institucional CATIE. <http://201.207.189.89/discover>
- Ruiz-Molina, J. 2015. Grupos funcionales de plantas con potencial para la restauración ecológica de manantiales de agua en la microcuenca de la Laguna de Pedro Palo y sus alrededores, Cundinamarca-Colombia (tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. (123 p.)
- Russo, S & C, Augspurger. 2004. Aggregated seed dispersal by spider monkeys limits recruitment to clumped patterns in *Virola calophylla*. *Ecology Letters*. 7: 1058-1067.
- Salgado-Negret, B. E. S. (Ed.). (2016). La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Sedgeley, J. 2001. Calidad del microclima de la cavidad como un factor que influye en la selección de posadas de maternidad por un murciélago arborícola, *Chalinolobus tuberculatus*, en Nueva Zelanda. *Journal of Applied Ecology*. 38 (2): 425-438.
- Shiple, B., De Bello, F., Cornelissen, J. H. C., Laliberté, E., Laughlin, D. C., & Reich, P. B. (2016). Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*, 180(4), 923-931.
- Schöngart, J., M. Piedade, F. Wittmann, W. Junk & M. Worbes. 2005. Wood growth patterns of *Macrolobium acaciifolium* (Benth.) (Fabaceae) in Amazonian black-water and white-water floodplain forests. *Oecologia* 145: 454-461.
- Steeves, R. A. D. (2011). An intrageneric and intraspecific study of morphological and genetic variation in the Neotropical *Compsoeura* and *Virola* (Myristicaceae).
- Taylor, C. & Devia, W. 2000. La Familia de Árboles Tropicales Myristicaceae en el Departamento del Valle del Cauca, Colombia. *Biota Colombiana*, 1(1): 106-108.
- Thor, G. Johansson, P. & M, Jönsson. 2010. Lichen diversity and red-listed lichen species relationships with tree species and diameter in wooded meadows. *Biodiversity and Conservation*, 19(8): 2307-2328.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1300-1302.
- Torres, G. & Gonzáles, A. 2011. Manual de producción de plantones de macambillo *Theobroma subincanum* Mart. Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana – IIAP. 16 p.
- Van Roosmalen, M. Bardales, M. & O, García. 1996. Frutos da floresta amazônica. Parte I. Myristicaceae. *Acta amazônica* 26(4) : 209-264.
- Vásquez-Valderrama, M., & Solorza-Bejarano, J. (2018). Functional grouping of plant species for the ecological restoration of mountain ecosystems, Bogotá, Colombia. *Colombia Forestal*, 21(1), 5-17.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional. *Oikos*, 116(5), 882-892
- Vormisto, J. Svenning J. Hall, P. & H, Balslev. 2004. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. *Journal of Ecology*. 92(4): 577-588.
- Wenk, E. & D, Falster. 2015. Quantifying and understanding reproductive allocation schedules in plants. *Ecology and evolution*. 5(23): 5521-5538
- Wycheley, P. R. (1992). The genus *Hevea*: botanical aspects. *Natural Rubber: Biology, Cultivation and Technology*, 50-66.

5

Comportamiento de variables del suelo en la sucesión de bosques secundarios

Clara P. Peña-Venegas¹, Daniel Castro Torres¹, Fausto A. Ortiz-Morea²,
Adriana Silva Olaya³, Carlos Hernando Rodríguez-León^{4*}

* Autor para correspondencia: crodriguez@sinchi.org.co

5.1. Introducción

El suelo es el resultado de procesos de transformación abióticos (erosión, clima) y bióticos (actividad biológica) generados sobre la corteza terrestre. Es definido como un recurso vivo, dinámico, constituido por una fase sólida (minerales y materia orgánica), una fase líquida (agua) y una fase gaseosa (aire). Se reconoce como el ecosistema más biodiverso del planeta tierra (FAO, 2015), en donde viven de forma permanente o transitoria diversos macro, meso y microorganismos que desempeñan procesos que regulan las funciones del suelo y los servicios ecosistémicos que este presta a la sociedad y al planeta.

Dentro de los servicios ecosistémicos que prestan estos organismos se incluye la regulación de los ciclos del agua, del aire y de los nutrientes (ciclos biogeoquímicos). El suelo es el nicho importante de biodiversidad para una gama de organismos que no se encuentran en ningún otro ecosistema, albergando una cuarta parte de la biodiversidad existente (FAO, 2015). Adicionalmente, da soporte a la flora y fauna, garantizando la producción de alimentos y la supervivencia de los mismos. Para el ser humano, constituye el recurso fundamental para la producción de alimentos y la agricultura.

El suelo es un recurso finito y susceptible a la degradación, definida como la pérdida de sus funciones y de la capacidad de proveer servicios ecosistémicos (Lal *et al.*, 2012). A nivel mundial, el 33% de los suelos del mundo

¹ Investigador Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI Sede Leticia

² Departamento de Bioquímica y Biofísica, Instituto de Genómica y Biotecnología de Plantas, Colombia Universidad de Texas A&M, Facultad de Ingeniería, Universidad de la Amazonia, Caquetá, Colombia

³ Grupo Agroecosistemas y Conservación en Bosques Amazónicos, Facultad de Ingeniería, Universidad de la Amazonia, Caquetá, Colombia

⁴ Investigador del Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI, Sede Florencia

poseen algún nivel de degradación, sin embargo, con una gestión adecuada del recurso podría recuperarse y aumentar en un 58% su potencial agropecuario (FAO, 2015). La degradación de los suelos puede ser física (pérdida de estructura y erosión), química (pérdida de fertilidad, desbalance de nutrientes o contaminación) o biológica, causada principalmente por malas prácticas agrícolas y de labranza, deforestación y cambio en el uso del suelo. Generalmente ocurre degradación en dos de los componentes, por lo que su recuperación es difícil, costosa, toma mucho tiempo y en algunos casos llega a ser inviable recuperar el estado inicial. Por esta razón, la FAO lo considera como un recurso no renovable o renovable solo en el largo plazo (FAO, 2007).

La recuperación del suelo y el tiempo en que pueda lograrse, dependerá del tipo de suelo y las causas de su degradación. Para el caso particular de la Amazonia colombiana, los suelos han sido reconocidos como de *vocación forestal*, por su alta susceptibilidad a la degradación y sus limitaciones para el desarrollo de proyectos agropecuarios, por lo que la principal causa de su degradación está relacionada directamente con el cambio de uso del suelo por deforestación, y posterior siembra de pastos para la producción de ganado bovino (SIAT-AC, 2019).

En la Amazonia noroccidental colombiana predominan los suelos de tipo Entisoles e Inceptisoles en los paisajes de montaña, con moderada evolución y moderada fertilidad (IGAC, 2014). En el paisaje de lomerío predominan los Oxisoles y Ultisoles, como suelos muy evolucionados, con pH bajo y de baja fertilidad, en especial con una baja capacidad de intercambio catiónico, de saturación de bases, y de almacenamiento de agua (IGAC, 2014). En el paisaje de montaña, la topografía quebrada y escarpada es la principal limitante para la producción agropecuaria (IGAC, 2014). En el paisaje de lomerío, la fase mineral del suelo es naturalmente pobre en nutrientes y no ofrece mayor alimento a las diversas formas de vida que del suelo dependen, siendo la principal limitante para la producción (IGAC, 2014). La fertilidad del suelo depende directamente de la materia orgánica que se deposita sobre su superficie y de su transformación por los diversos organismos del suelo. Por esto, su degradación comienza con la pérdida del horizonte orgánico (O) en el perfil del

suelo, que ocurre cuando el bosque nativo es cortado y reemplazado por otras coberturas, y en especial por pasturas o coberturas que aportan poca materia orgánica al suelo. Adicionalmente, estos suelos se caracterizan por mal drenaje o drenaje imperfecto, originando otras limitaciones para actividades productivas y condiciones propicias para una más fácil degradación, como ocurre con el sellamiento de la superficie del suelo por el pisoteo del ganado.

Según el IGAC (2014), solo el 9,32% de los suelos del departamento de Caquetá tienen algún potencial para la producción agrícola, ganadera o de explotación de recursos naturales. Sin embargo, la actividad productiva del departamento muestra un uso del suelo muy diferente, lo cual trae como consecuencia las altas tasas de deforestación y de degradación de los suelos. De allí, la relevancia de promover procesos de restauración de zonas degradadas que contribuyan a recuperar funciones ecológicas y sociales de las áreas degradadas y la generación de opciones productivas alternativas contribuyendo a frenar la expansión de actividades productivas a zonas con suelos bajo potencial agropecuario.

A pesar de que se conocen detalles de cómo ocurre la degradación de los suelos, existen aspectos que han sido poco evaluados, individual o integralmente. Se han documentado ampliamente los cambios físicos y químicos que los suelos experimentan, pero poco se sabe en el contexto amazónico colombiano sobre los cambios que ocurren en las comunidades biológicas y su relación con los cambios físicos y químicos que experimenta el suelo, tanto a lo largo de la degradación como durante la sucesión en los bosques secundarios con historia de uso agropecuario. Dada la función del suelo en la estructuración de los ensamblajes de las comunidades vegetales a lo largo de la trayectoria sucesional (Van der Putten *et al.*, 2013).

En el presente capítulo se presentan las tendencias del comportamiento de las principales variables edáficas y sus interacciones, en áreas de alta fragmentación de la cobertura boscosa de la Amazonia noroccidental colombiana, en el departamento de Caquetá. Entender las dinámicas en el suelo es clave para el diseño de estrategias de restauración, la identificación de indicadores de recuperación y el monitoreo de las prácticas de restauración ecológica.

5.2. Métodos

5.2.1. Diseño experimental y medición de variables de suelos

En el trabajo de campo se evaluaron parcelas en paisaje de montaña con predominio de Inceptisoles y Entisoles, y lomerío con predominancia de Oxisoles y Ultisoles. Se realizó una caracterización del suelo siguiendo una cronosecuencia de sucesión: 1) pasturas en uso (Parcelas sin recuperación), 2) coberturas de regeneración natural de 5-10 años, 10-20 años, más de 20 años y 3) bosque. Se establecieron parcelas de muestreo de una (1) hectárea.

En cada una de las parcelas se evaluaron variables físicas (penetrabilidad, porosidad, densidad aparente, perfil del suelo, textura, conductividad), químicas (acidez, capacidad de intercambio catiónico, macro y micronutrientes del suelo), y biológicas [actividad biológica medida a través de la actividad enzimática, análisis metagenómico de bacterias y hongos, hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA), y macrofauna edáfica (lombrices de tierra y artrópodos)] (Figura 5.1).

5.2.1.1. Variables físico-químicas

Los métodos utilizados para evaluar las características físicas fueron: granulometría (Bouyucos); densidad

real (picnómetro); resistencia a la penetración (penetrómetro); infiltración (anillos de infiltración) y el análisis visual de la estructura del suelo (VSS del inglés, *visual evaluation of soil structure methodology*).

Los métodos para la estimación de las características químicas fueron: el pH (método de CaCl_2 y potenciómetro); la capacidad de intercambio catiónico (CIC) y bases intercambiables (método del acetato de amonio); el fósforo disponible (método Bray II); la acidez intercambiable (titulación con NaOH y posterior extracción con KCl); el carbono orgánico (en vía húmeda por el método de Walkey Black), y el nitrógeno total (método Kjeldhal).

La estimación de la actividad enzimática de β -glucosidasa se hizo por la determinación del p-nitrofenol liberado después de la incubación del suelo con solución de p-nitrofenil glucósido (pNPG) durante una hora a 37°C (Eivazi & Tabatabai, 1988). La actividad enzimática de la fosfatasa ácida fue determinada a partir del p-nitrofenol liberado después de la incubación de las muestras de suelo con solución de p-nitrofenil fosfato (p-NFF) por una hora a 37°C (Alef & Nannipieri, 1995). La biomasa microbiana fue determinada por medio de la metodología de fumigación y extracción (Vance, Brookes y Jenkinson, 1987; Alef y Nannipieri, 1995). El carbono orgánico total del suelo fue determinado por medio del método de Walkley-black adaptado por Corpoica, ahora Agrosavia. El fraccionamiento

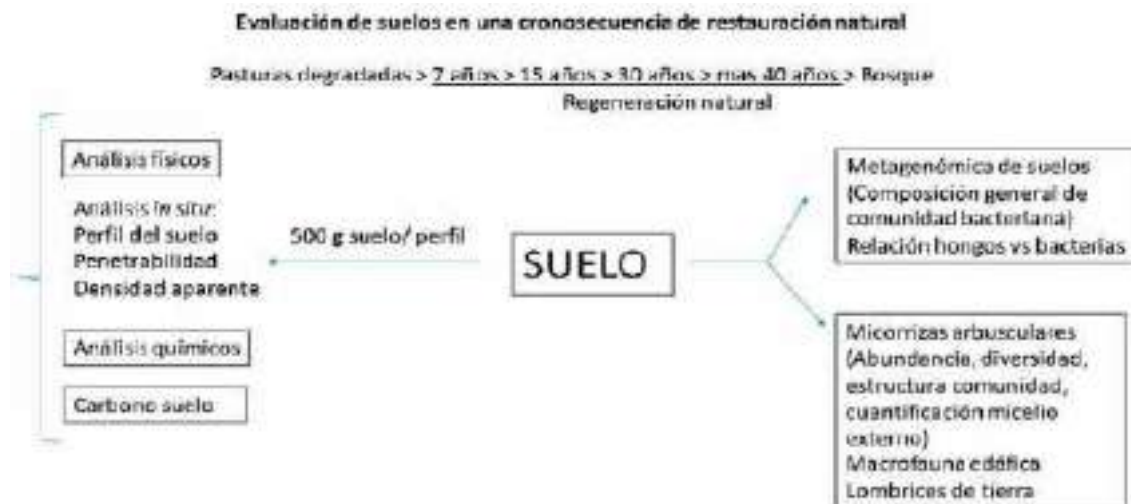


Figura 5.1. Evaluación de las variables edáficas en una cronosecuencia de recuperación natural para los paisajes de lomerío y montaña en el departamento de Caquetá. **Fuente:** Elaboración propia.

físico del carbono total se determinó por medio de la metodología de Baldock *et al.*, (2013).

5.2.1.2. Variables biológicas

Para la evaluación de hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA), se tomaron muestras de los primeros 10 cm del suelo en cada una de las parcelas de recuperación y potrero. Las muestras fueron procesadas siguiendo tres técnicas de análisis:

- a. Aislamiento y recuento de esporas de HMA siguiendo la metodología de Gendermann y Nicolson (1964), efectuando la determinación taxonómica de los morfotipos siguiendo una guía de referencia [International Culture Collection of (vesicular) arbuscular mycorrhizal fungi - INVAM, West Virginia University, 2020; Peña-Venegas *et al.* (2006); Peña-Venegas *et al.* 2006; Schenck y Pérez, 1988].
- b. Aislamiento y cuantificación del micelio extraradicular según el protocolo sugerido por Miller *et al.* (1995), como un parámetro asociado a la estructura del suelo e indicador de la estabilidad de los agregados a la erosión y demás procesos de degradación física y mecánica del suelo.
- c. La aplicación de técnicas moleculares para determinar la abundancia y riqueza de la comunidad, pueden ser indicadores de mayor o menor disturbio del suelo. Para el análisis molecular de las muestras se usó el kit NucleoSpin® Soil de Macherey-Nagel para la extracción del ADN comunitario del suelo. Posteriormente, se realizó la amplificación de secuencias específicas de SSU (del inglés, *small subunit*) usando los primers WANDA y AML2, siguiendo la metodología descrita por Öpik *et al.* (2013). Los productos de la PCR (del inglés, *Polymerase chain reaction*) fueron secuenciados por la tecnología de secuenciación Illumina. A las secuencias se le quitaron las quimeras usando el programa UCHIME versión 7.0.1090 (Edgar *et al.*, 2011). Las secuencias se identificaron cotejándolas con la base de datos de hongos micorriza arbuscular MaarjAM con el programa BLAST versión 2.5.0 (Camacho *et al.*, 2009), usando una técnica de selección abierta inespecífica de unidades taxonómicas (Bik *et al.*,

2012). Se consideran secuencias iguales cuando el porcentaje de similaridad entre la secuencia obtenida y la registrada en la base de datos MaarjAM fue $\geq 97\%$, y un alineamiento no menor a 95%. Las secuencias que no fueron similares a ningún taxón virtual de los reportados en la base de datos MaarjAM, fueron cotejadas con las secuencias publicadas en la base INSDC (International Nucleotide Sequence Database Collaboration), usando como criterio de aceptación 90%.

Para la caracterización de la macrofauna edáfica, en cada una de las áreas de muestreo se utilizó la metodología del Tropical Soil Biology and Fertility Programme-TSBF (Anderson y Ingram, 1993). En laboratorio, los individuos fueron separados por morfotipos e identificados en grupos taxonómicos (Ruiz *et al.*, 2008). Los individuos fueron contados para determinar las densidades de cada comunidad de macrofauna.

5.2.2. Análisis de la información

Obtenidas las bases de datos con las diferentes variables evaluadas, se procedió a hacer un análisis individual y conjunto entre variables físicas, químicas y biológicas para determinar cuáles variables reflejan cambios relacionados con la recuperación del suelo a lo largo de la cronosecuencia evaluada. Los datos fueron analizados con análisis Kruskal-Wallis (ANOVA no-paramétrico). El contraste de las diferencias entre las medias se realizó mediante una prueba LSD de Fisher con un nivel de significancia del 5%. Para evaluar la similitud entre todos los sitios de muestreo, se realizó un análisis correlación con coeficiente de Spearman con un nivel de confianza del 95%.

Adicionalmente, se realizó un análisis de conglomerados, empleando el método de Ward y la distancia Euclídea, el cual permitió agrupar entre las coberturas de lomerío y montaña por su comportamiento de las variables físico-químicas y biológicas del suelo.

5.3. Resultados y discusión

5.3.1. Cambios en el perfil del suelo

Generalmente, la degradación de los suelos amazónicos viene acompañada por una pérdida de los

horizontes O y A que son aquellos que soportan la nutrición de las plantas. De allí, que el primer síntoma de recuperación debe ser observado inicialmente en la aparición de un horizonte O, conformado por materia orgánica que comienza a ser aportada por las plantas pioneras, seguido por la aparición y progresivamente del engrosamiento de un horizonte A. En las trayectorias sucesionales evaluadas en paisaje de lomerío, el horizonte O aumenta hasta alcanzar una profundidad promedio de 1,44 cm los 12 años. Posterior a ese tiempo el aumento no es estadísticamente significativa ($p = 0.52$, Kruskal Wallis) (Figura 5.2).

En el paisaje de montaña el horizonte O se restablece antes de los cinco años de recuperación natural (Figura 5.2), manteniéndose sin diferencias significativas a lo largo del tiempo. Es interesante destacar que el grosor del horizonte O fue mayor en el paisaje de montaña (1,9 cm en promedio) que

en el paisaje de lomerío (1,44 cm en promedio), pero sin diferencias significativas entre paisajes. Adicionalmente, se evidenció que el horizonte A es mayor en montaña (9,4 cm en promedio) que en lomerío (7 cm en promedio) (Figura 5.2), pero sin diferencias significativas entre los paisajes ($p = 0.38$, Kruskal Wallis).

Los resultados indican que la recuperación de los primeros horizontes del suelo ocurre mucho más rápido en el paisaje de montaña que en el paisaje de lomerío, en donde se produce una mayor acumulación de materia orgánica en la superficie y una mayor acumulación en el horizonte A. Estas diferencias pueden estar relacionadas con la capacidad del suelo de ofrecer nutrientes a las plantas de los primeros estadios sucesionales. Los Entisoles e Inceptisoles del paisaje de montaña, con una mejor fertilidad probable que permita una más rápida colonización vegetal de las praderas degradadas, y por ende, un

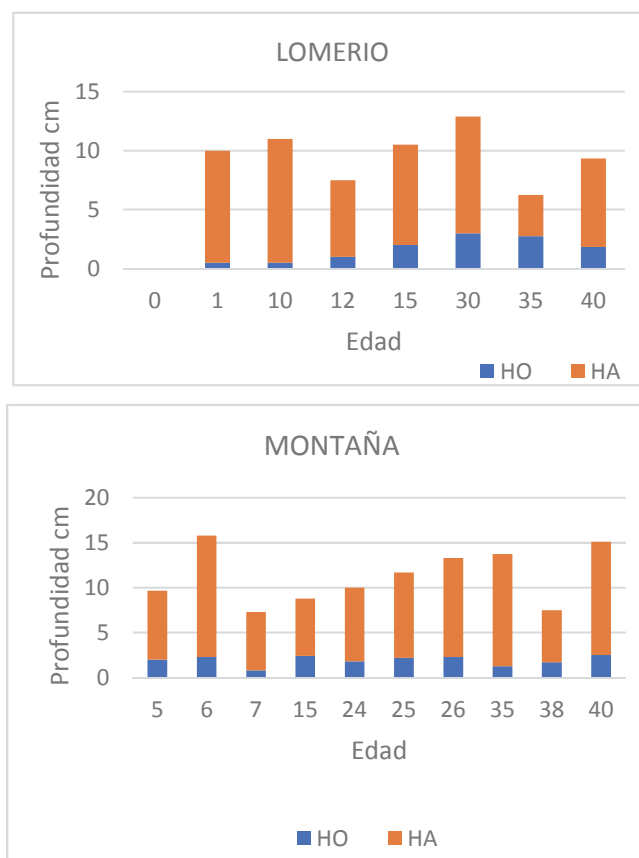


Figura 5.2. Profundidad de los horizontes O y A en una cronosecuencia de recuperación natural para los paisajes de lomerío y montaña en el departamento de Caquetá. HO: horizonte O, HA: horizonte A.

Fuente: Elaboración propia.

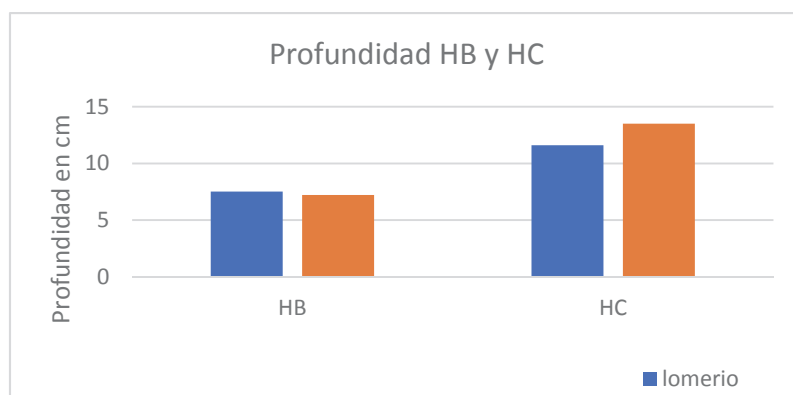


Figura 5.3. Profundidad de los horizontes B y C en una cronosecuencia de recuperación natural para los paisajes de lomerío y montaña en el departamento de Caquetá. **Fuente:** Elaboración propia

mayor aporte de materia orgánica al suelo que en lomerío. Al existir mayor contenido de materia orgánica, la actividad microbiana en el suelo será mayor y ayuda de manera más rápida a la producción de un horizonte A. La predominancia de una matriz de bosque menos fragmentada en el paisaje de montaña también puede ser un factor decisivo en la configuración de los ensamblajes en las etapas iniciales de la sucesión con un efecto directo en el aporte de materia orgánica.

Los horizontes del suelo del horizonte B (HB) y horizonte C (HC), no presentaron cambios considerables en la cronosecuencia en ninguno de los dos paisajes (Figura 5.3). El horizonte HB varió entre 7,2 y 7,5 cm de espesor en los dos paisajes, y el HC entre 11,6 y 13,5 cm. Los resultados indican que la afectación del suelo ocurre principalmente en el suelo superficial, dado que es la superficie del suelo la principal afectada por la ganadería. Por lo tanto, son los horizontes superficiales donde se deben priorizar las acciones de recuperación.

Todos los perfiles de suelo muestreados presentaron carbón, lo cual indica que en todos los casos, independientemente del paisaje intervenido, la quema es una práctica permanente y rutinaria durante la transformación del paisaje para un nuevo uso. Dada la importancia que la materia orgánica tiene para el mantenimiento de la fertilidad del suelo, esta práctica hace parte de los procesos que aceleran la degradación de los suelos.

Otra diferencia en el perfil del suelo fue la profundidad efectiva. Hubo una mayor profundidad efectiva en el paisaje de lomerío (26,7 cm en promedio) que en el paisaje de montaña (19,7 cm en promedio). Teniendo en cuenta que en el paisaje de montaña los suelos están inmersos muchas veces en afloramientos rocosos (IGAC 2014), esto hace que en montaña los suelos sean poco profundos, encontrando se el lecho rocoso superficialmente, y limitando la penetración mecánica de las raíces en el perfil del suelo.

5.3.2. Densidad aparente, porosidad total y penetrabilidad

La densidad aparente en los primeros 20 cm del suelo fue significativamente diferente entre potreros y parcelas de recuperación natural ($p < 0,0001$). Adicionalmente, hubo diferencias significativas en la densidad aparente del suelo con la profundidad (Figura 5.4). A los siete años de recuperación, la densidad aparente del suelo disminuyó de $1,28 \text{ g cm}^{-3}$ a $1,09 \text{ g cm}^{-3}$ (en el horizonte 0-10 cm) y de $1,50$ a $1,23 \text{ g cm}^{-3}$ (en el horizonte de 10-20 cm). Luego de siete años no se evidenciaron cambios significativos de la densidad aparente con la edad de la parcela, incluyendo rastrojos de más de 30 años y bosques de referencia (en promedio en $1,0 \text{ g cm}^{-3}$ en 0-10 cm y de $1,25 \text{ g cm}^{-3}$ en 10-20 cm).

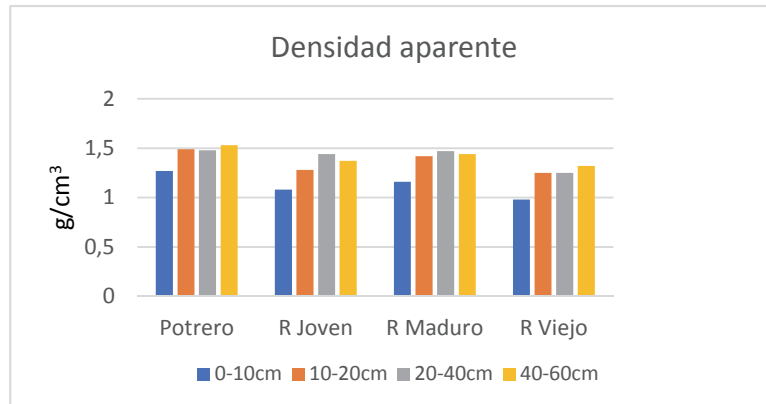


Figura 5.4. Cambios en la densidad aparente en una cronosecuencia de recuperación natural para los paisajes de lomerío y montaña en el departamento de Caquetá. **Fuente:** Elaboración propia

El comportamiento de la porosidad total (Figura 5.5.) y la penetrabilidad (Figura 5.6) fue similar. La porosidad fue mayor en los primeros 10 cm del suelo, pero significativamente diferente entre el potrero y las coberturas con más de siete años de recuperación ($p < 0,0001$). La porosidad total a los siete años de recuperación ($0,59 \text{ cm cm}^{-3}$) se mantuvo a lo largo del tiempo sin variaciones significativas.

El potrero es la cobertura donde la penetrabilidad del suelo está afectada por la compactación producida por el ganado que pastorea. Sin embargo, a los siete años de recuperación natural la compactación superficial se ha revertido. Sin embargo, la penetrabilidad en rastrojos viejos nunca logra los valores de un bosque natural.

Tanto la densidad aparente, la porosidad total y la penetrabilidad, son variables estrechamente relacionadas con la capacidad del suelo para retener agua y oxígeno a lo largo de su perfil. Los resultados indican que la estructura del suelo no logra ser recuperada de forma natural a través del tiempo. Estos resultados soportan lo reportado por Amézquita y Pinzón (1991) en donde se indica que la compactación de los suelos es mayor en los primeros 15 cm, ocasionando una severa disminución en la porosidad y cambios desfavorables en la relación suelo-agua-aire que afectan el desarrollo de las raíces de las plantas y su productividad. Adicionalmente, Martínez y Zinck (2004) también demostraron que la compactación por ganadería sella la superficie del

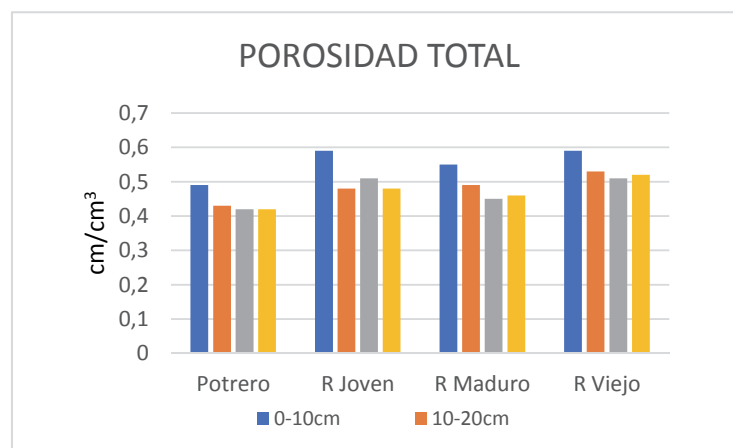


Figura 5.5. Cambios en la porosidad total en una cronosecuencia de recuperación natural para los paisajes de lomerío y montaña en el departamento de Caquetá. **Fuente:** Elaboración propia

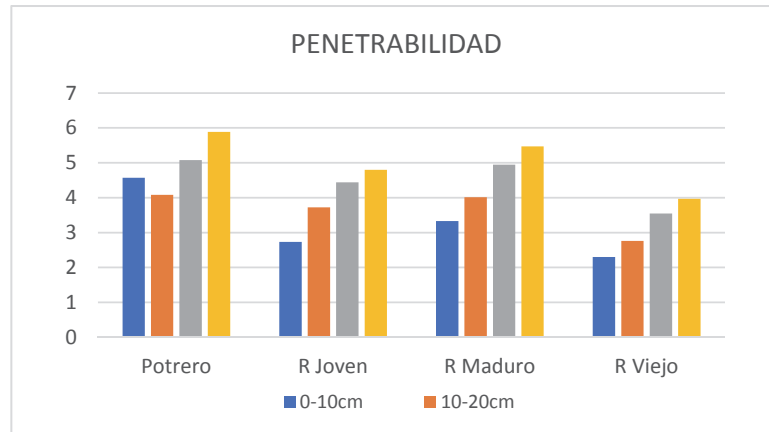


Figura 5.6. Cambios en la penetrabilidad en una cronosecuencia de recuperación natural para los paisajes de lomerío y montaña en el departamento de Caquetá. **Fuente:** Elaboración propia

suelo limitando el drenaje, aumentando la densidad aparente y la penetrabilidad, y reduciendo la porosidad (que oscilaba entre 58–62% en el bosque, y entre 46–49% en la pastura) y la tasa de infiltración. Estos autores encontraron que la densidad aparente en los primeros 10 cm del suelo podría aumentar hasta un 42% cuando se comparaba el bosque y la pradera de más de nueve años en uso.

Generalmente, la actividad labranza se usa con frecuencia para descompactar y estimular la formación de una mayor porosidad del suelo. Como mecanismo para un proceso de restauración podría ser efectivo, pero no como práctica agrícola. Como se indicó anteriormente, los horizontes O y A de los suelos amazónicos son poco profundos y son los que soportan la nutrición vegetal. Una labranza frecuente descompacta los suelos, pero mezcla los horizontes con mayor materia orgánica (O y A) con los perfiles minerales más profundos, reduciendo así significativamente la fertilidad de los suelos.

5.3.3. Cambios en la composición química del suelo en la cronosecuencia evaluada

Se evaluaron seis variables para explicar los cambios a lo largo de la trayectoria de la regeneración natural en los paisajes de lomerío y montaña: 1) el pH que afecta directamente las concentraciones de aluminio intercambiable en el suelo; 2) la conductividad que indica la cantidad de iones presentes en el suelo

y que está de manera indirecta relacionada con la cantidad elementos nutritivos para las plantas en forma iónica allí presentes; 3) la capacidad de intercambio catiónico, que explica la capacidad que tienen los suelos de atraer y mantener elementos nutritivos para las plantas, directamente relacionado con la fertilidad del suelo; 4) la saturación de bases que cuantifica en forma total y general la concentración de micro-elementos del suelo; 5) el carbono orgánico como una forma de cuantificar la materia orgánica que el suelo está recibiendo y con este, la cantidad de nutrientes que entra al mismo; y está directamente relacionada con la cantidad de nitrógeno de origen orgánico que recibe el suelo; 6) el fósforo como el macro-elemento más variable en su disponibilidad y limitante en los suelos amazónicos; sin este elemento no se sintetizan las proteínas, ni el ATP que es la molécula energética de las plantas.

5.3.3.1. pH

La acidez del suelo (expresada en valores de pH) osciló entre 4,0 y 5,0 unidades. El pH aumentó en las primeras etapas de regeneración natural del suelo ($p = 0.04$, Kruskal Wallis) (Figura 5.7), y luego disminuyó nuevamente. Adicionalmente, se encontró que en el paisaje de lomerío hubo una mayor acidez en el horizonte O en comparación con el horizonte A ($p = 0.005$, Kruskal Wallis), comportamiento que no se observó en los suelos de montaña.

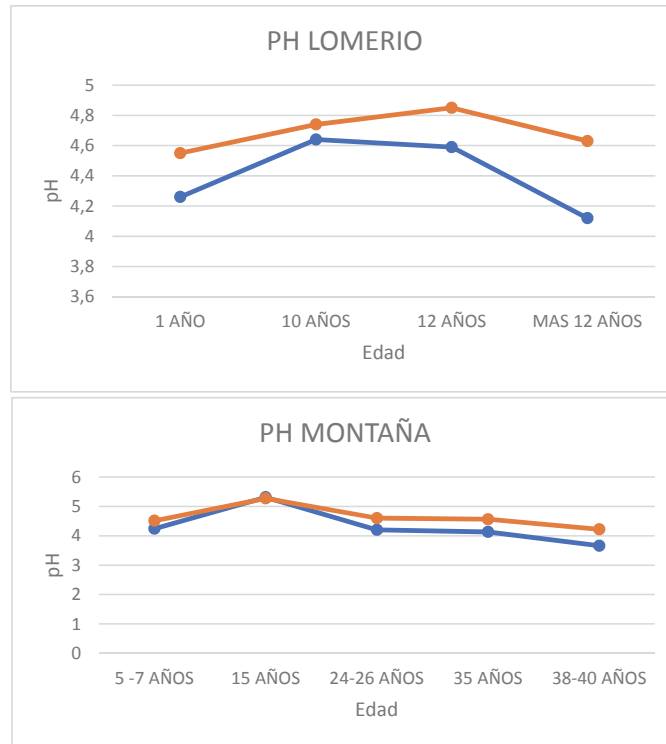


Figura 5.7. Variación del pH del suelo en una cronosecuencia de recuperación natural para los paisajes de lomerío y montaña en el departamento de Caquetá. Profundidad de medición: 0-10cm (línea azul), 10-20cm (línea naranja). **Fuente:** Elaboración propia

En general, tanto en los horizontes superficiales como en los subsuperficiales con pH inferior a 5,5, los contenidos de aluminio intercambiable variaron de altos a muy altos, con valores entre 3 y 8 me/100 g de suelo. El aluminio intercambiable reportado para los suelos amazónicos es en realidad “acidez intercambiable”. Esta forma de acidez solo aparece cuando el pH es inferior a 5,5 (IGAC, 1979). Una alta acidez del suelo no debe ser entendida como un parámetro indeseable en los suelos amazónicos, ya que la adsorción de materia orgánica en suelos con alto contenido de óxidos de aluminio y pH ácido es el principal mecanismo de estabilización de la materia orgánica (Rumpel y Kögel-Knabner, 2011) y, por tanto, de una mejor fertilidad de estos suelos.

Por el contrario, un aumento de pH en el suelo puede reflejar una neutralización del aluminio por ligandos orgánicos (Franchini *et al.*, 2001), una precipitación del carbonato de calcio (Pocknee y Sumner, 1997) que reduce a su vez la solubilidad del calcio y del carbono en la solución del suelo (Franchini *et al.*, 2001). Cuando el pH se incrementa a valores por

encima de 6.5, el nitrógeno (N), fósforo (P), calcio (Ca), magnesio (Mg), hierro (Fe), azufre (S), cobre (Cu), manganeso (Mn), zinc (Zn) y boro (B) pueden ser co-precipitados, haciéndolos menos disponibles en la solución del suelo (Sousa *et al.*, 2007).

Durante la transformación del bosque a pasturas, los suelos tienden a aumentar su pH, a suelos ligeramente menos ácidos. Este factor a su vez mejora el intercambio catiónico y disminuye la saturación de aluminio, aumentando la tasa de degradación de la materia orgánica en el suelo liberando transitoriamente una mayor cantidad de moléculas nutritivas en las primeras pasturas. Pero este hecho, solo hace que los suelos liberen toda la materia orgánica almacenada en ácidos húmicos, y pierdan más rápidamente su fertilidad.

5.3.3. 2. Capacidad de intercambio catiónico y saturación de bases

La capacidad de intercambio catiónico como la saturación de bases se comportaron de manera si-

milar en los dos paisajes evaluados (Figura 5.8), ya que se relacionan estrechamente entre sí. A mayor CIC mayor saturación de bases ocurrirá en el suelo y viceversa. Se observó que la capacidad de intercambio catiónico (CIC) y la saturación de bases (SB) aumentaron levemente durante la primera etapa de recuperación natural con el aumento del pH, pero no tuvieron un cambio significativo en el tiempo ($p=0.45$, Kruskal Wallis). Estas dos variables fueron similares tanto en los horizontes más superficiales como en los más profundos del suelo ($p = 0.27$, Kruskal Wallis). Esto demuestra la importancia de las reacciones bioquímicas que ocurren en los horizontes superficiales del suelo, y que inciden directamente en la composición del horizonte A.

5.3.3.3. Conductividad eléctrica y carbono orgánico del suelo

Es importante recordar que, en promedio, la fertilidad del bosque tropical se encuentra en un 30%

en el suelo y un 70% en la biomasa del bosque mismo, o mejor en las interacciones entre especies que conforman esta biomasa (Fearnside y Barbosa 1998), por esto la importancia que tiene el carbono orgánico del suelo.

La conductividad y el carbono orgánico se comportaron de manera similar en los dos paisajes, ya que son variables que están relacionadas directamente, y que dependen así mismo del pH del suelo. Estas variables están así mismo directamente relacionadas con la fertilidad del suelo. Generalmente la conductividad eléctrica aumenta mientras el pH disminuye (Carmo *et al.*, 2016).

Se observó que los valores de la conductividad y el carbono orgánico fueron mayores en los primeros centímetros del suelo (0-10 cm), indicando que existe una mayor oferta de nutrientes allí. Sin embargo, disminuyó significativamente ($p = 0.002$ y $p = 0.0003$, Kruskal Wallis, respectivamente) en el horizonte A (10-20 cm) (Figura 5.9). Este comportamiento de las variables refleja la baja capacidad

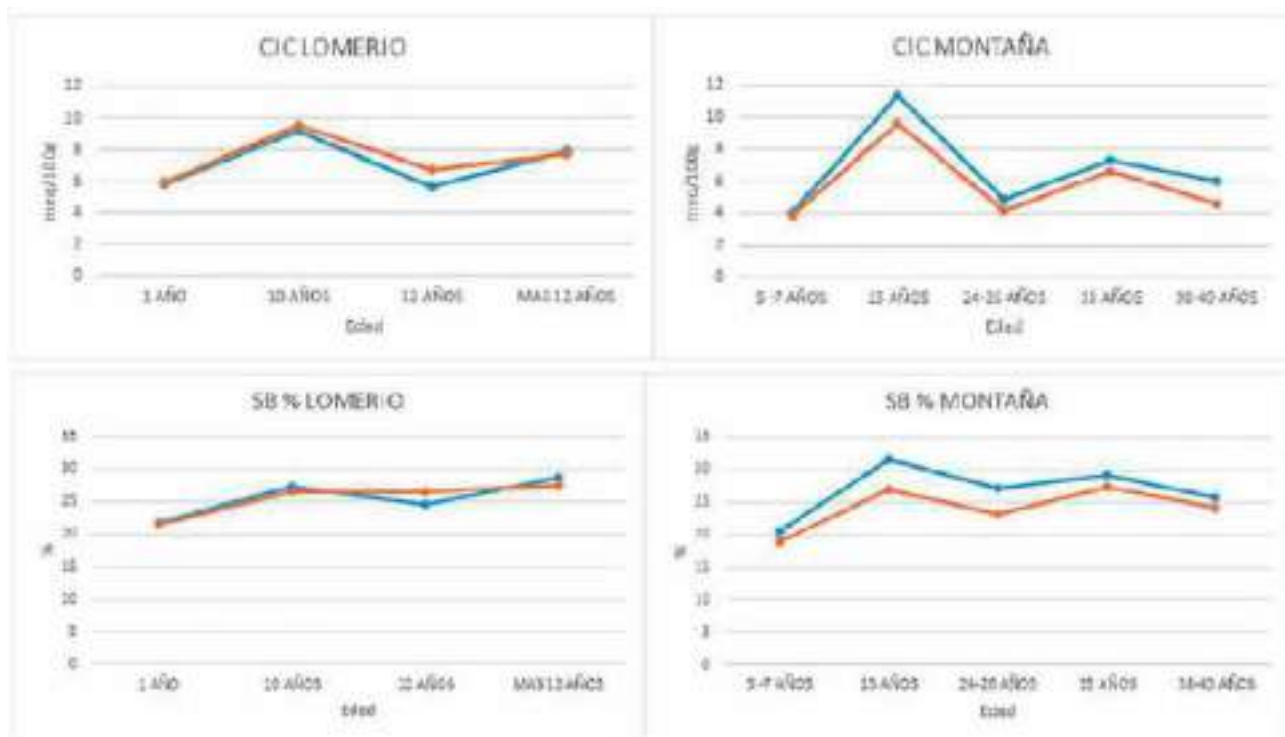


Figura 5.8. Variación de la capacidad de intercambio catiónico (CIC) y la saturación de bases (SB) del suelo en una cronosecuencia de recuperación natural para los paisajes de lomerío y montaña en el departamento de Caquetá. Profundidad de medición: 0-10cm (línea azul), 10-20cm (línea naranja).

Fuente: Elaboración propia

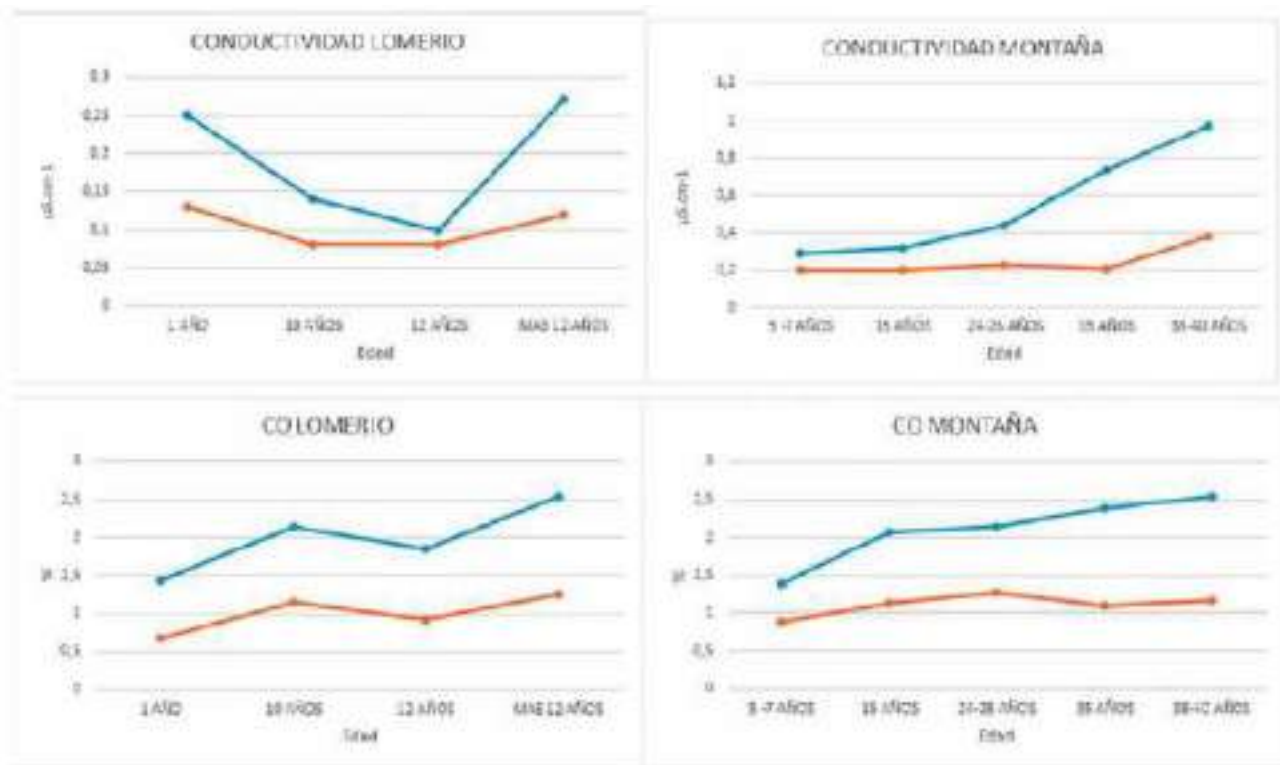


Figura 5.9. Variación de la conductividad y el carbono orgánico (CO) del suelo en una cronosecuencia de recuperación natural para los paisajes de lomerío y montaña en el departamento de Caquetá. Profundidad de medición: 0-10 cm (línea azul), 10-20cm (línea naranja). **Fuente:** Elaboración propia

natural del suelo para fijar y mantener nutrientes disponibles en horizontes más profundos, lo que se traduce en una baja fertilidad, característica de éstos suelos. El carbono orgánico no presentó variaciones significativas a lo largo del tiempo ($p = 0.22$, Kruskal Wallis), con porcentajes promedios del 2% en la superficie (0-10 cm), y de 1% entre 10-20cm de profundidad.

La conductividad, por el contrario, varió significativamente a lo largo del tiempo ($p = 0.001$, Kruskal Wallis) aumentando en el paisaje de montaña. Este cambio es un indicio de recuperación y de mayor disponibilidad de nutrientes, lo cual concuerda con lo reportado por Miranda *et al.*, (2006) en la conductividad eléctrica entre plantaciones de café y pasturas. Las plantaciones de café presentaron menores valores de pH, pero mayores valores de conductividad eléctrica y mayores concentraciones de carbono, calcio, magnesio y potasio. Por el contrario, las pasturas

evaluadas presentaron mayores valores de pH y menores concentraciones de calcio, magnesio y potasio (Miranda *et al.*, 2006).

En el presente estudio, la conductividad eléctrica varió de $2,5 \mu\text{S cm}^{-1}$ (en superficie) a valores de $1,0 \mu\text{S cm}^{-1}$ (estadios de recuperación más viejos, más de 30 años), un aumento de tres veces la conductividad presente en las pasturas. Sin embargo, esta mejora en la conductividad de los suelos en lomerío no ocurrió, conservando a lo largo del tiempo un valor promedio de $2,5 \mu\text{S cm}^{-1}$. Se ha reportado que un aumento simultáneo del pH y de la conductividad eléctrica solo ocurre a valores de pH entre 5,3 a 7,5 (Carmo *et al.*, 2016), lo que explicaría las diferencias en la conductividad eléctrica entre los paisajes de montaña y lomerío.

En conclusión, los compuestos orgánicos actúan como moléculas aniónicas regulando la conductividad eléctrica de los suelos, tal como ha sido reportado por Ferreira y Martínez (1997).

5.3.3.4. Fósforo disponible

El fósforo (P) es uno de los elementos más importantes en la nutrición vegetal. Sin embargo, el fósforo aprovechable de los suelos en la Amazonia colombiana es muy bajo, siendo en general inferior a 7 mg/Kg de suelo. Indudablemente la pobreza del fósforo en los suelos de la Amazonia puede atribuirse a carencia de este elemento en el material parental. Adicionalmente, el alto contenido de hidróxido de aluminio y hierro de los suelos, y el predominio de la caolinita en su fracción arcillosa, fijan fuertemente el fósforo presente, limitando así su disponibilidad (IGAC, 1979).

En el presente estudio, el fósforo disponible en el suelo fue similar a la presencia del carbono orgánico (Figura 5.10), dado que la fuente principal de éste elemento no es el material parental sino la materia orgánica. Como se observa en la Figura 5.10, con el tiempo hubo una mayor disponibilidad de fósforo en la superficie del suelo ($p=0.0004$, Kruskal Wallis)

con valores entre 4,0 – 6,5 mg/Kg de suelo, que se considera como una baja disponibilidad. Aun cuando es baja la disponibilidad de fósforo en la superficie del suelo, estos valores no se evidenciaron (como en el caso de lomerío) o solo levemente (como en el caso de montaña) en horizontes más profundos (10-20 cm). La disponibilidad de fósforo a los 20 cm de profundidad del suelo, representa el 35% y el 36% del fósforo disponible en la superficie. El fósforo no solo será limitante para las plantas sino también un elemento limitante para los organismos que habitan el suelo y para los cuales éste elemento es indispensable para su metabolismo.

Las evaluaciones de las variables fisicoquímicas del suelo de este estudio indican que, tanto la estructura como la fertilidad del suelo se ven afectados en los primeros centímetros del suelo y que es allí en donde ocurren los cambios más significativos con la regeneración de la cobertura de forma natural. A los siete años de reposo, el suelo muestra señales de recuperación de su estructura (porosidad aumentada

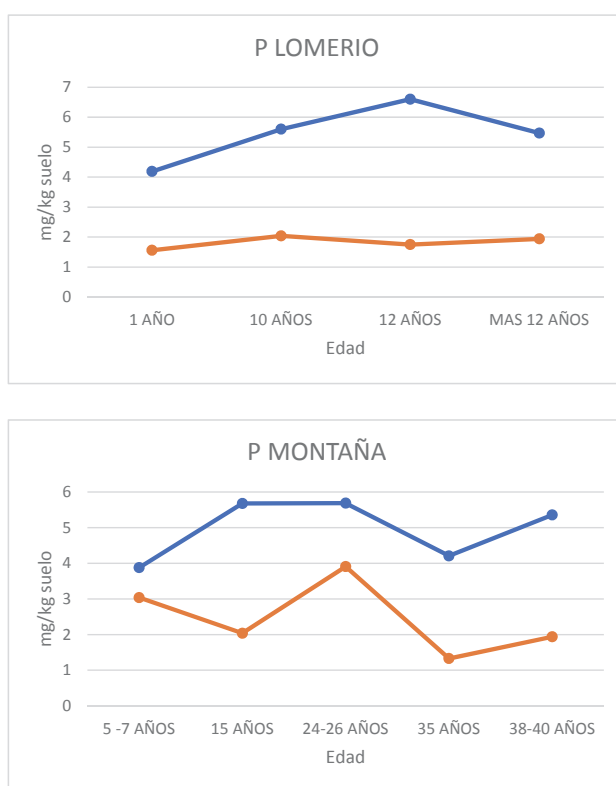


Figura 5.10. Variación del fósforo disponible en el suelo en una cronosecuencia de recuperación natural para los paisajes de lomerío y montaña en el departamento de Caquetá. Profundidad de medición: 0-10 cm (línea azul), 10-20 cm (línea naranja). **Fuente:** Elaboración propia

y reducción en la compactación) y de su fertilidad. Sin embargo, la mayor acumulación de moléculas nutritivas para las plantas están en los primeros 10 cm del suelo y un 60% de estos nutrientes no llega a depositarse en horizontes más profundos.

La disponibilidad de nutrientes y, por tanto, la fertilidad del suelo, depende estrechamente de la actividad biológica que ocurra en estos primeros centímetros del suelo ya sea fijando esos elementos importantes para los diferentes seres vivos o movilizándolos efectivamente a horizontes más profundos. Esto último ocurre por medio de los llamados “ingenieros del suelo” (lombrices, termitas y hormigas) los cuales son capaces de transferir materia orgánica y nutrientes de la superficie a horizontes más profundos en el suelo. Los resultados indican que cualquier acción de restauración de suelos degradados en la región amazónica debe centrarse en la restauración de las funciones y características de los horizontes superficiales del suelo.

5.3.4. Cambios en la composición biológica del suelo en relación con cambios en las variables fisicoquímicas

La composición y abundancia de los diferentes grupos de organismos del suelo determinará las diferentes transformaciones de la materia orgánica, procesos en los que interviene más de un grupo biológico. El ciclaje de nutrientes afecta muchas propiedades ecológicas del suelo incluyendo la productividad, el secuestro de carbono en el suelo y las emisiones de gases con efecto invernadero (Bodelier, 2011). Adicionalmente, las plantas generan exudados radiculares en el suelo que son fuente de compuestos orgánicos que atraen a las poblaciones microbianas, haciendo de la rizósfera una zona de alta actividad biológica (Lima-Perim *et al.*, 2016), y donde ocurren interacciones planta-microorganismo (Devi y Ruchi, 2020) con diferente grado de especificidad.

Para entender mejor estos procesos y la importancia de las diferentes comunidades biológicas del suelo, se evaluaron comunidades microbiológicas y de macrofauna edáfica. A nivel microbiológico, se evaluó la biomasa microbiana, la actividad enzimática del suelo y comunidades específicas como la de hongos

formadores de micorrizas arbusculares por ser la simbiosis planta-microorganismo más importante en la sostenibilidad y recuperación de un ecosistema. A nivel de macrofauna edáfica se evaluaron dos comunidades: la comunidad de lombrices de tierra (Oligoquetos) y la de artrópodos terrestres, por ser organismos sensibles a los cambios de cobertura y de uso del suelo.

5.3.4.1. Biomasa microbiana del suelo

La biomasa microbiana del suelo, puede considerarse como un indicador indirecto de la abundancia de bacterias y hongos principalmente. Los resultados indicaron que solo existieron diferencias significativas ($p < 0,0001$) entre la pastura y los demás estadios de regeneración natural en la superficie del suelo (Figura 5.11). Luego de siete años de recuperación, las diferencias se evidenciaron entre los 10-20 cm del suelo (Figura 5.12). Estas diferencias en abundancia no pueden ser relacionadas directamente con cambios en la composición de las comunidades. Sin embargo, una forma indirecta de establecer si los cambios de las comunidades implican también cambios en la comunidad, es por medio de la actividad microbiana del suelo, la cual puede ser evidenciada a partir de la actividad enzimática del mismo.

Dado que hay diferencias significativas entre el potrero y las demás coberturas de regeneración en los primeros 10 cm del suelo, fue en esta porción de suelo superficial que se evaluaron las diferencias en el perfil enzimático de los suelos. Se seleccionó evaluar las enzimas β -glucosidasa (asociada a la degradación de compuestos ricos en carbono como celulosas y hemicelulosas que son fuente de energía), y la fosfatasa (asociada a la liberación de fosfatos a partir de la materia orgánica) para determinar sus cambios.

5.3.4.2. Variaciones enzimáticas del suelo

Los resultados muestran que no hubo diferencias significativas en las concentraciones de β -glucosidasa ($p = 0.10$) en la cronosecuencia de recuperación natural en los primeros 10 cm del suelo (Figura 5.13), pero si en la concentración de fosfatasa ($p = 0.0009$) (Figura 5.14).

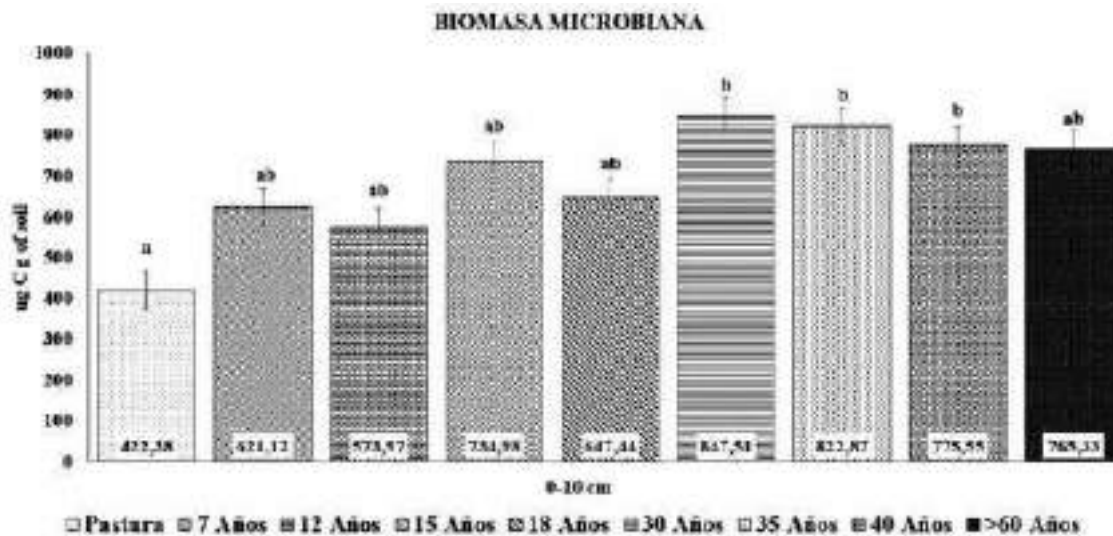


Figura 5.11. Variación de la biomasa microbiana del suelo en el horizonte superficial (0-10cm) en una cronosecuencia de recuperación natural para los paisajes de lomerío y montaña en el departamento de Caquetá. **Fuente:** Elaboración propia

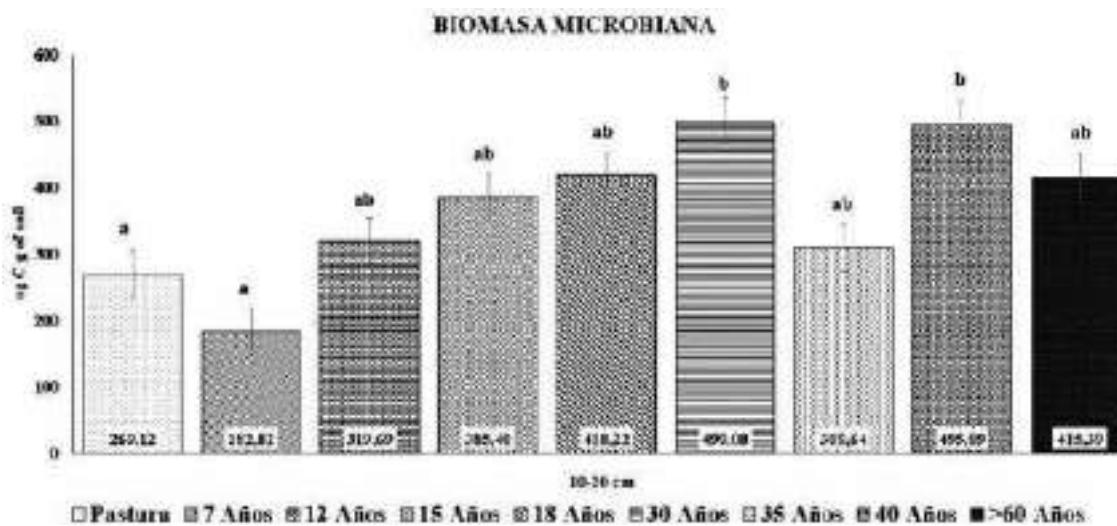


Figura 5.12. Variación de la biomasa microbiana del suelo en el horizonte 10-20 cm en una cronosecuencia de recuperación natural para los paisajes de lomerío y montaña en el departamento de Caquetá. **Fuente:** Elaboración propia

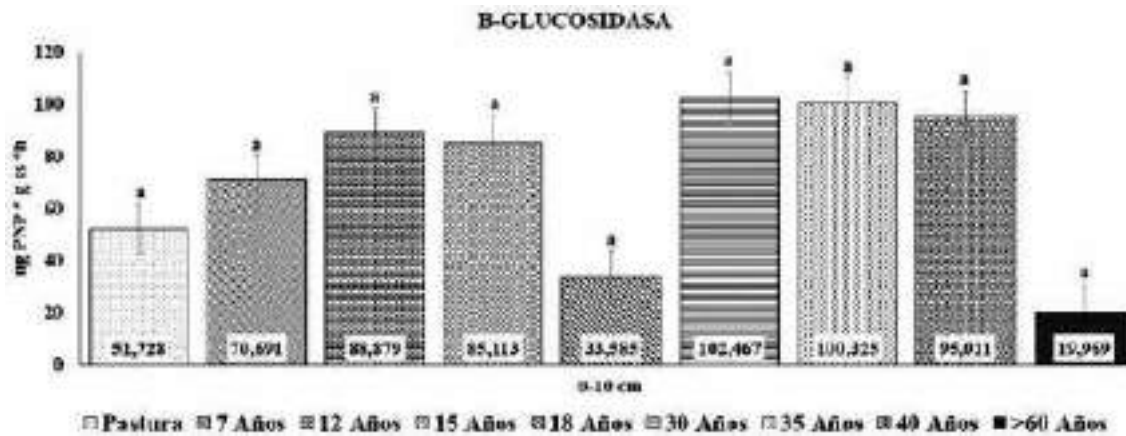


Figura 5.13. Variación de la concentración de β -glucosidasa en los primeros 10 cm del suelo, en una cronosecuencia de recuperación natural para los paisajes de lomerío y montaña en el departamento de Caquetá.

Fuente: Elaboración propia

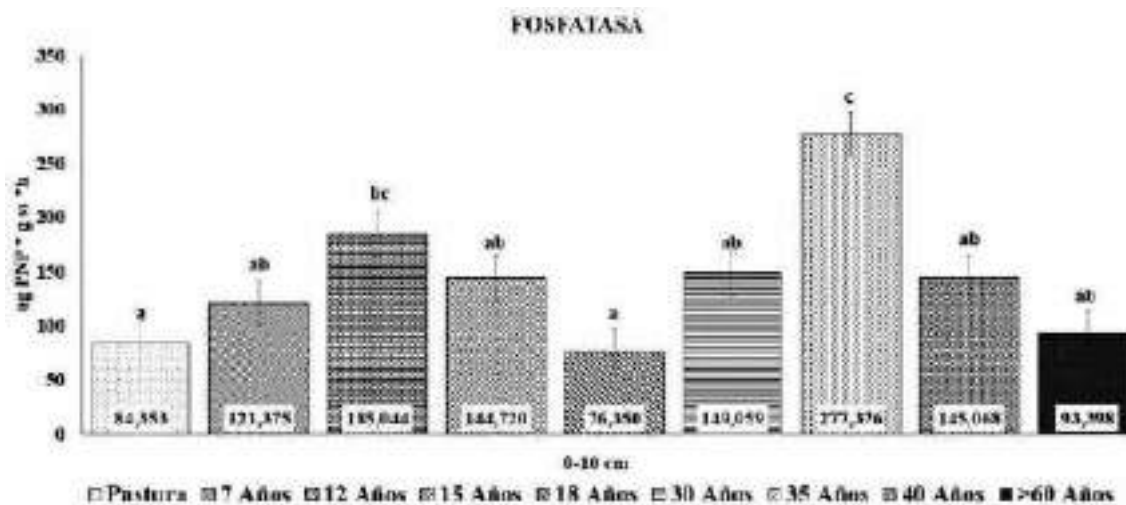


Figura 5.14. Variación de la concentración de fosfatasa en los primeros 10 cm del suelo, en una cronosecuencia de recuperación natural para los paisajes de lomerío y montaña en el departamento de Caquetá.

Fuente: Elaboración propia

Las fosfatasas pueden ser producidas por las raíces de las plantas para acceder directamente sobre las fuentes de fósforo, o por microorganismos del suelo como fuente de fósforo para su propio metabolismo. Se evidenció que la actividad de la fosfatasa es mayor, luego que ocurre el proceso de regeneración natural en donde hay una mayor oferta de materia orgánica, que es la fuente principal de fósforo en los ecosistemas amazónicos, explicando los resultados obtenidos y en concordancia con las

concentraciones de fósforo en el suelo previamente presentadas (Figura 5.10).

5.3.4.3. Comunidad de hongos formadores de micorrizas arbusculares

Los hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA) han sido identificados como los principales movilizadores de fósforo hacia las plantas por medio de la simbiosis micorriza arbuscular (Johnson,

2010). Por esto, al evaluar la biomasa de micelio de HMA frente al comportamiento de la actividad de la fosfatasa en el suelo, se encontró una relación directa entre las dos variables (Figura 5.15). Se pudo concluir que existe relación sinérgica entre las bacterias y raíces del suelo que producen la fosfatasa y liberan el fósforo, y los HMA que capturan éste fósforo y lo movilizan hacia las plantas, tal como ha sido reportado por Dickie *et al.* (2015).

Las técnicas moleculares permitieron evidenciar que existe una comunidad más abundante de hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA) en el paisaje de montaña (en promedio 1117 secuencias leídas) que en lomerío (en promedio 775 secuencias leídas). Sin embargo, el número de propágulos (esporas de HMA) fue mayor en el paisaje de Lomerío que en el de montaña (Figura 5.16). Esto puede ser reflejo de la importancia de esta asociación en suelos con menor fertilidad, en donde la asociación es muy importante para el establecimiento y nutrición de las plantas en el paisaje de lomerío que es menos fértil y tiene mayores restricciones de fósforo disponible que el paisaje de montaña. Este último paisaje, recibe por gravedad un aporte de sedimentos desde la cordillera de los Andes que no ocurre en el paisaje de lomerío.

También se observó que la abundancia de esporas de HMA tuvo un comportamiento diferencial en

cada paisaje. En el paisaje de lomerío se registró un menor número de esporas en el bosque natural y las coberturas sucesionales más antiguas, y un número mayor de esporas en las zonas más disturbadas (potrero con más de 30 años en uso). Este comportamiento ha sido evidenciado a lo largo de la Amazonia en suelos de baja fertilidad (Leal *et al.*, 2013), en donde las micorrizas presentes en los ecosistemas más estables utilizan el micelio externo como la forma más importante para colonizar y conectar hospederos y no las esporas, ya que requiere de mucha energía para producirlas. En zonas altamente disturbadas, la red de micelio externo es permanentemente dañado y el mecanismo más importante de colonización de nuevas plantas hospederas es la producción de esporas, las cuales pueden ser transportadas por el viento o por diferentes animales e insectos. Adicionalmente, el pastoreo puede cambiar las concentraciones de nitrógeno y fósforo del suelo, favoreciendo la producción de esporas de HMA (Soka y Ritchie, 2014). El arado de estos suelos para descompactarlos también rompe la red de micelio de HMA en el suelo y favorece la producción de esporas de estos hongos (Soka y Ritchie, 2014).

En el caso de paisajes con suelos más fértiles como los de montaña, la dinámica de las esporas es contraria a la de lomerío. Las zonas más conservadas

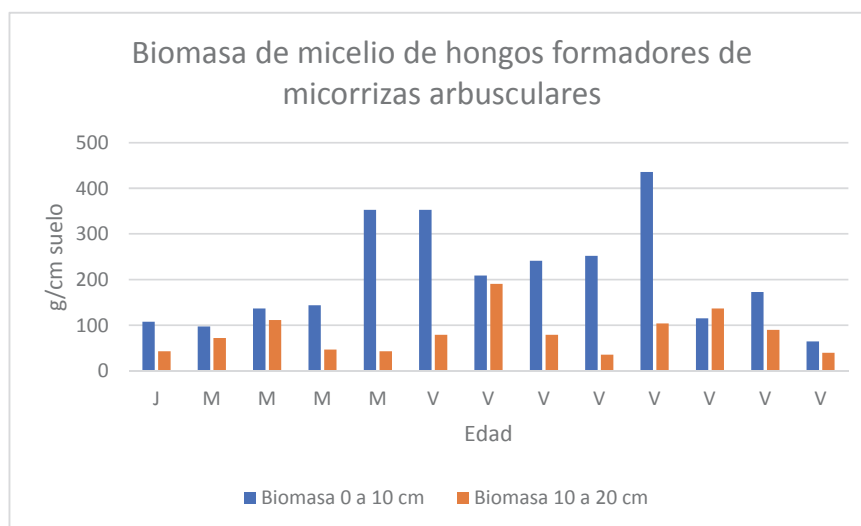


Figura 5.15. Variación de la biomasa de micelio de hongos formadores de micorrizas arbusculares entre los 0 -10 cm y 10 – 20 cm del suelo, en una cronosecuencia de recuperación natural para los paisajes de lomerío y montaña en el departamento de Caquetá. **Fuente:** Elaboración propia

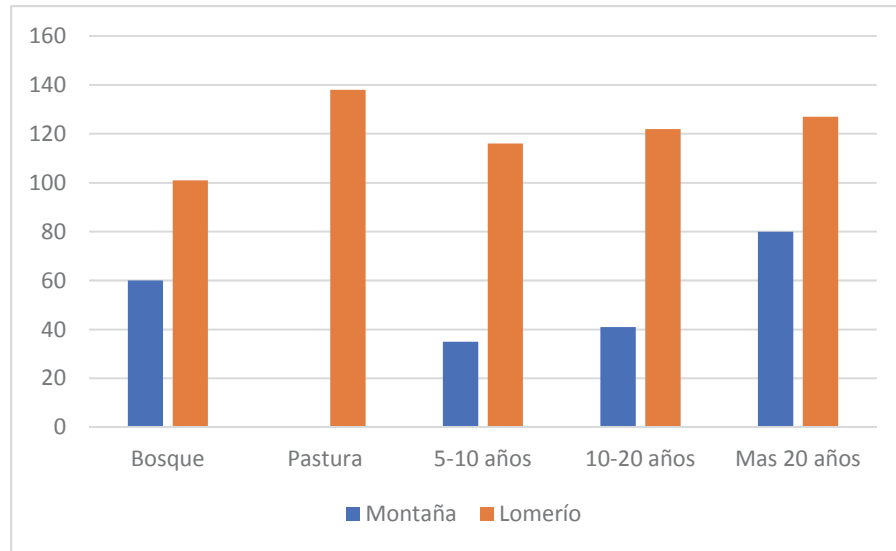


Figura 5.16. Variación en el número de esporas de hongos formadores de micorrizas arbusculares entre los 0 - 10 cm y 10 - 20 cm del suelo, en una cronosecuencia de recuperación natural para los paisajes de lomerío y montaña en el departamento de Caquetá. **Fuente:** Elaboración propia

albergan un mayor número de esporas que las zonas más intervenidas. La alta variación en el número de esporas de HMA en los diferentes estadios de sucesión ecológica tanto en el paisaje de lomerío como de montaña, reafirman la importancia de esta variable como indicador del estado de la composición microbiana del suelo.

Las técnicas moleculares permitieron recuperar un total de 69 especies diferentes de HMA (registradas como VT), cuya diversidad incluyó especies de 10 géneros diferentes: *Acaulospora*, *Ambispora*, *Archaeospora*, *Claroideoglossum*, *Gigaspora*, *Glomus*, *Kuklospora*, *Paraglossum*, *Rhizophagus* y *Scutellospora*. Adicionalmente, los dos paisajes mostraron comunidades de hongos diferentes, al menos en un 50% de las especies (Figura 5.17). Estas diferencias no solo fueron a nivel de especies sino también de género. El en paisaje de lomerío se registró la presencia de individuos del género *Ambispora*, pero que no se observó en el paisaje de montaña. Por otro lado, los géneros *Kuklospora* y *Scutellospora* solo fueron registrados en el paisaje de Montaña.

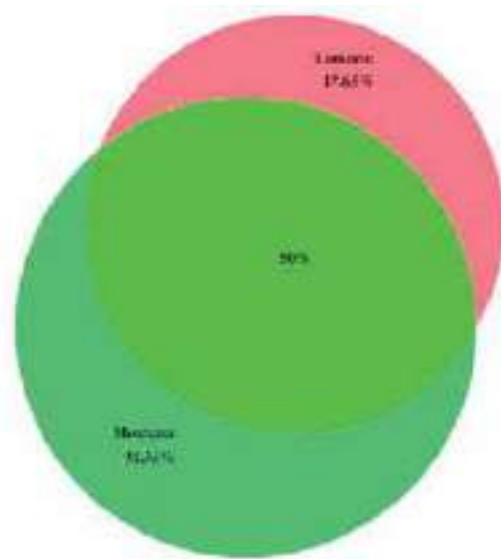


Figura 5.17. Especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares presentes en cronosecuencias de recuperación natural en dos paisajes diferentes: lomerío y montaña en el departamento de Caquetá. Los porcentajes corresponden al número de especies exclusivas de cada paisaje y las que se comparten. **Fuente:** Elaboración propia

Tabla 5.1. Variación de las especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA) en una cronosecuencia de recuperación natural en un paisaje de lomerío en el departamento de Caquetá.

	Genero	especie	POTRERO (n= 2)	5-10 AÑOS (n= 3)	10-20 AÑOS (n= 6)	MAS 20 AÑOS (n= 10)	BOSQUE (n= 8)
VTX00126	Glomus	sp.	3099	12	184	233	193
VTX00360	Glomus	sp.	1421	0	0	0	0
VTX00089	Glomus	sp.	464	392	868	107	37
VTX00070	Glomus	sp.	316	20	137	266	26
VTX00398	Glomus	sp.	194	0	0	0	0
VTX00028	Acaulospora	sp.	151	0	0	0	0
VTX00312	Glomus	sp.	41	8	24	1	1
VTX00108	Glomus	sp.	19	0	0	0	0
VTX00090	Rhizophagus	manihotis	18	0	7	0	3
VTX00359	Glomus	sp.	11	169	28	142	262
VTX00444	Paraglomus	sp.	4	24	1472	506	104
VTX00039	Gigaspora	decipiens	3	567	0	4	0
VTX00087	Glomus	sp.	2	0	1	13	2
VTX00413	Glomus	sp.	1	0	0	0	0
VTX00280	Glomus	sp.	1	0	2	2	1
VTX00269	Glomus	sp.	1	122	22	3	5
VTX00124	Glomus	sp.	1	0	0	2	0
VTX00024	Acaulospora	sp.	1	2	0	0	29
VTX00433	Glomus	sp.	0	1	0	0	0
VTX00426	Glomus	sp.	0	55	0	0	0
VTX00399	Glomus	sp.	0	0	4	0	0
VTX00368	Glomus	coremioides	0	0	3	25	0
VTX00343	Glomus	sp.	0	0	5	1	0
VTX00292	Glomus	sp.	0	172	28	42	131
VTX00264	Glomus	clarum	0	0	1	0	0
VTX00253	Glomus	sp.	0	64	638	0	0
VTX00242	Ambispora	leptoticha	0	0	24	0	0
VTX00231	Acaulospora	sp.	0	0	71	28	0
VTX00227	Acaulospora	sp.	0	0	18	2	0
VTX00223	Glomus	sp.	0	87	8086	1	0
VTX00183	Glomus	sp.	0	53	0	0	0
VTX00166	Glomus	sp.	0	3	0	0	0
VTX00102	Acaulospora	sp.	0	0	0	0	1
VTX00101	Glomus	sp.	0	54	5	0	0
VTX00096	Glomus	sp.	0	51	0	101	0
VTX00093	Glomus	sp.	0	33	14	0	4
VTX00080	Glomus	sp.	0	4	3	3	0
VTX00079	Glomus	sp.	0	180	1	21	51
VTX00076	Glomus	sp.	0	32	14	3	1
VTX00015	Acaulospora	sp.	0	0	210	0	0
VTX00004	Archaeospora	sp.	0	0	7	0	0
MO-G74	Glomus	sp.	0	0	7	0	0
MO-Ar10	Archaeospora	sp.	0	34	0	1	0
LH-Cl01	Clareideoglomus	sp.	0	222	1	119	0
Abundance			5748	2361	11885	1626	851

Tabla 5.2. Variación de las especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA) en una cronosecuencia de recuperación natural en un paisaje de montaña en el departamento de Caquetá.

VT	Genero	Especie	5-10 AÑOS (n= 10)	10-20 AÑOS (n= 4)	MAS 20 AÑOS (n= 12)	BOSQUE (n= 12)
VTX00444	Paraglomus	sp.	7142	220	10188	17730
VTX00004	Archaeospora	sp.	1774	0	0	4
VTX00343	Glomus	sp.	1419	0	0	0
VTX00126	Glomus	sp.	625	1	186	350
VTX00089	Glomus	sp.	348	42	2	235
VTX00101	Glomus	sp.	145	0	0	0
VTX00292	Glomus	sp.	121	26	95	36
LH-CI01	Claroideoglomus	sp.	92	0	2	0
VTX00024	Acaulospora	sp.	89	0	0	46
VTX00039	Gigaspora	decipiens	69	2	0	16
VTX00454	Glomus	sp.	49	0	1	0
VTX00231	Acaulospora	sp.	42	0	1	0
VTX00079	Glomus	sp.	27	27	169	40
VTX00359	Glomus	sp.	27	1	0	310
VTX00178	Glomus	sp.	27	0	19	0
LH-GI05	Glomus	sp.	13	0	3	0
VTX00269	Glomus	sp.	10	14	3	72
VTX00312	Glomus	sp.	8	19	1	1
VTX00223	Glomus	sp.	6	0	7	1
VTX00080	Glomus	sp.	6	22	2	1
VTX00093	Glomus	sp.	6	0	7	23
VTX00318	Scutellospora	sp.	4	0	0	0
VTX00076	Glomus	sp.	3	0	5	77
VTX00087	Glomus	sp.	2	2	2	6
VTX00070	Glomus	sp.	2	1	0	120
VTX00249	Kuklospora	sp.	2	0	1	0
VTX00280	Glomus	sp.	1	3	1	3
VTX00090	Rhizophagus	manihotis	1	0	1	3
VTX00360	Glomus	sp.	1	0	1	0
VTX00124	Glomus	sp.	1	0	3	2
VTX00264	Glomus	clarum	1	0	0	0
VTX00253	Glomus	sp.	1	0	0	0
VTX00096	Glomus	sp.	1	0	6	0
VTX00270	Glomus	sp.	1	0	0	0
VTX00041	Scutellospora	castanea	1	0	0	28
VTX00268	Glomus	sp.	0	0	0	1
LH-GI07	Glomus	sp.	0	0	0	2
VTX00215	Glomus	sp.	0	1	1	2
MO-G76	Glomus	sp.	0	0	1	0
VTX00247	Glomus	sp.	0	0	1	0
VTX00433	Glomus	sp.	0	8	0	0
MO-Ar10	Archaeospora	sp.	0	0	0	1
MO-G74	Glomus	sp.	0	3	0	0
VTX00368	Glomus	coremioides	0	0	0	1
VTX00370	Glomus	sp.	0	0	1	0
VTX00426	Glomus	sp.	0	9	6	0
VTX00026	Acaulospora	sp.	0	4	0	0
VTX00167	Glomus	sp.	0	0	31	0
GCL-4	Glomus	sp.	0	72	0	0
VTX00219	Glomus	sp.	0	0	0	1
VTX00001	Paraglomus	sp.	0	18	0	0
VTX00446	Paraglomus	sp.	0	18	0	0
VTX00222	Glomus	sp.	0	11	0	0
VTX00135	Glomus	sp.	0	10	0	0
VTX00209	Glomus	sp.	0	4	0	0
VTX00191	Glomus	sp.	0	2	0	0

También se evaluó a nivel de especie de HMA los cambios a lo largo de la cronosecuencia en los dos paisajes (Tablas 5.1 y 5.2). El género dominante de HMA en los dos paisajes fue *Glomus*, el cual ha sido descrito como el género más abundante en los suelos de la región amazónica (Leal *et al.* 2013; Peña-Venegas *et al.* 2019). Sin embargo, las especies más abundantes a lo largo de la cronosecuencia en los dos paisajes no fueron las mismas. En el paisaje de lomerío nueve especies (VT) fueron registradas como las especies dominantes en potreros: siete especies del género *Glomus*, una especie del género *Acaulospora* y la especie *Rhizophagus manihotis*. Esta última especie es reconocida como una especie abundante de zonas intervenidas y asociada principalmente a cultivos. Se registraron las especies *Glomus* VT359, *Glomus* VT79 y la especie *Paraglomus* VT444, que están asociadas con un cambio de la cobertura vegetal de pasturas a rastrojos. Estas especies se ha observarse conservan aún en los bosques maduros, y podrán ser indicadoras de la recuperación de algunas funciones en el ecosistema.

El comportamiento de la comunidad de HMA a lo largo de las cronosecuencias en los dos paisajes también fue diferente (Tabla 5.3). En el paisaje de lomerío, el potrero en uso posee alta cantidad de HMA debido a la alta afinidad con las gramíneas (y en este caso el pasto) presentes en este paisaje; sin embargo, la baja diversidad de especies de pastos en este paisaje, también está relacionado con baja diversidad de especies de HMA. Cuando comienza el proceso de regeneración natural de los potreros, luego de ser abandonados, disminuyen aquellas es-

pecies asociadas a los pastos y comienzan a aparecer en la comunidad nuevas especies hospederas de las plantas pioneras que llegan a colonizar los potreros. Entre los 10 y 20 años, se da la mayor abundancia y diversidad de HMA, ya que la comunidad vegetal es dinámica y en proceso de diversificación. Luego de los 20 años y en coberturas maduras, se da una estabilidad del bosque cuando alcanza el clímax, se han logrado hacer todas las conexiones entre hongos y plantas, y entre planta-planta a través de los hongos, y la mayoría de los HMA pasan a estar en las raíces de las plantas hospederas y no en el suelo, disminuyendo su abundancia y diversidad en el suelo.

En el caso del paisaje de montaña, en los primeros 10 años se alcanzó la máxima abundancia y diversidad de HMA, y después disminuyeron en la cronosecuencia. En los estados más avanzados de recuperación la abundancia de HMA aumentó, pero la diversidad no cambió significativamente. Se ha evidenciado que la comunidad de HMA puede reestablecerse naturalmente después de cinco años de regeneración natural; este hecho soporta la hipótesis de que las micorrizas nativas son la mejor elección para implementar en los procesos de restauración ecológica (Asmelash *et al.*, 2018).

Se encontraron algunas especies como indicadoras específicas de estadios de recuperación, es el caso de *Glomus* (VT96) presente en los bosques secundarios de más de 20 años, y cinco especies (4 *Glomus* y 1 *Paraglomus*) presentes en los primeros estadios de recuperación para el paisaje de montaña (Tabla 5.4).

Tabla 5.3. Variación en la abundancia y diversidad de las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares en una cronosecuencia de recuperación natural en dos paisajes diferentes del departamento de Caquetá.

Estado de recuperación	Lomerío		Montaña	
	Abundancia (secuencias leídas)	Diversidad (No. VT)	Abundancia (secuencias leídas)	Diversidad (No. VT)
Potrero	2.874	18		
5-10 años	787	25	1.207	35
10-20 años	1.981	29	135	25
Más de 20 años	163	22	896	29
Bosque	107	17	1.593	26

Tabla 5.4. Especies indicadoras encontradas para los diferentes estadios en cronosecuencias de recuperación natural en dos paisajes del departamento de Caquetá.

Paisaje	Especie	5-10 años	Mas 20 años	IndVal	pvalor
Lomerío	<i>Glomus</i> VT96		X	0.5398	0.03
Montaña	<i>Glomus</i> GC14	X		0.5	0.011
	<i>Paraglomus</i> VT446	X		0.5	0.01
	<i>Glomus</i> VT312	X		0.4915	0.018
	<i>Glomus</i> VT80	X		0.4883	0.012
	<i>Glomus</i> VT280	X		0.4869	0.017

A pesar de la importancia de las micorrizas arbusculares (HMA) en la nutrición de las plantas colonizadoras en procesos de sucesión observado en este estudio, no se pudo establecer una relación directa entre la abundancia de micelio de HMA y el mejoramiento de la estructura del suelo (Figura 5.18). Se ha establecido que a mayor cantidad de micelio presente en el suelo mayor resistencia tiene el suelo a la erosión, dada la presencia de glomalina producida por el micelio de HMA y que actúa como un aglutinante, que promueve la formación de agregados en el suelo (Medina y Azcón, 2010). Sin embargo, hay estudios que no evidencian esta relación de los HMA con la estructura del suelo y la formación de agregados (Morell *et al.*, 2009). Nuestros resultados indican que la recuperación y acción directa de los HMA sobre el suelo *per se*, no asegura una recuperación estructural del suelo.

El análisis de la biomasa de micelio (Figura 5.19) evidenció que, al quinto año de recuperación, el paisaje de montaña alcanzó una concentración de micelio en el suelo similar al de los bosques naturales (Tabla 5.5). En el caso del paisaje de lomerío, la generación de una red de micelio en el suelo tardó más tiempo, después de los 10 años de regeneración natural se registró la presencia de una red bien establecida. Este resultado sugiere que los suelos de lomerío son más susceptibles a la erosión durante el proceso de regeneración natural que los suelos del paisaje de montaña.

Se evidenció una mayor concentración de micelio en los primeros 10 cm del suelo donde la actividad biológica es mayor, al igual que la cantidad de materia orgánica. De allí que los disturbios que ocurren en los primeros 10cm del suelo son los que aumentan los riesgos de erosión del suelo de las áreas disturbadas.

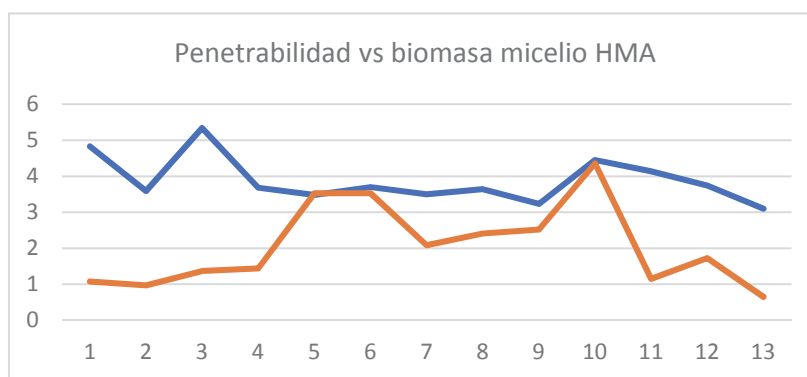


Figura 5.18. Relación de la penetrabilidad (línea naranja) y la biomasa de micelio de hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA) (línea azul) en los primeros 10 cm del suelo de una cronosecuencia de recuperación natural en dos paisajes diferentes del departamento de Caquetá.

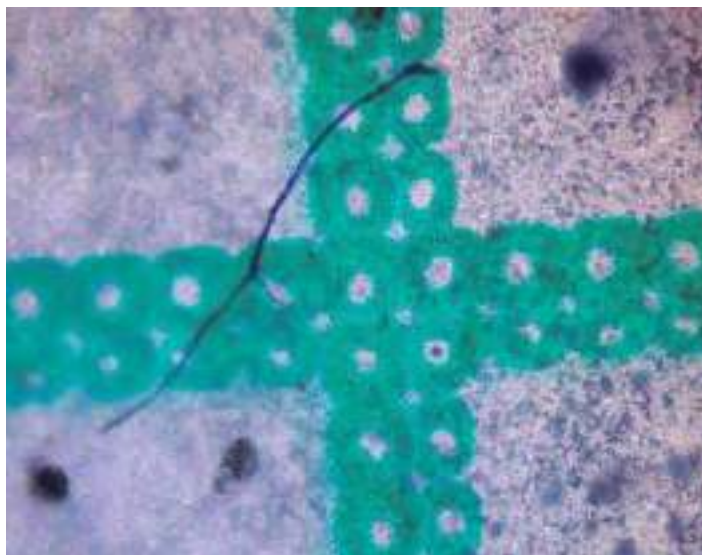


Figura 5.19. Micelio externo de hongos formadores de micorrizas arbusculares (teñido con azul de tripano) en uno de los intersectos de la cuadrícula muestreados en dos paisajes diferentes del departamento de Caquetá.

Tabla 5.5. Cuantificación de micelio externo de hongos formadores de micorrizas arbusculares como número de intersectos cuantificados por unidad de cuadrícula evaluada (Figura 5.19).

Tipo paisaje		Regeneración			
		5-10 años	10-20 años	Más de 20 años	Bosque
Montaña	0-10 cm	66,6	62,0	35,5	64,2
	10-20 cm	24,5	24,0	37,3	27,6
Lomerío	0-10 cm	32,7	51,2	82,8	29,1
	10-20 cm	21,5	14,2	28,3	21,8

5.3.4.4. Comunidades de la macrofauna edáfica

5.3.4.4.1. Comunidades de lombrices de tierra (*Oligoquetos*)

En este componente se estableció la diversidad y abundancia de lombrices de tierra en la cronosecuencia evaluada, determinando cambios de la comunidad en relación con el grado de disturbio de los suelos, la presencia y dominancia de una o algunas especies como indicador de suelo disturbado, especialmente de *Pontoscolex corethrurus* (Marichal *et al.*, 2014).

En total se identificaron 14 morfotipos de lombrices de tierra (Figura 5.20) en los suelos bajo pasturas y en la cronosecuencia de recuperación del suelo que podría albergar cerca del 50% de la diversidad de la región amazónica, teniendo en cuenta que varios de estos morfotipos han sido reportados dentro de las 30 especies registradas para la región amazónica colombiana por Feijoo y Celis (2011) y Feijoo *et al.*, (2011).

De acuerdo con los resultados, la distribución de las lombrices de tierra en el perfil del suelo no mostró diferencias entre los paisajes evaluados. Sin embargo, se observó una alta abundancia de

Pontoscolex corethrurus en los estadios de sucesiones entre 5 y 20 años, que corresponden a los estadios con mayor dinámica y reconversión de la cobertura vegetal, así como la de mayor presencia de materia orgánica en el suelo. Las implicaciones que pueda tener la persistencia de *Pontoscolex corethrurus* no es clara, pero aparentemente no afecta el proceso natural de recuperación de los ecosistemas como tal.

Se registró la presencia de *Pontoscolex corethrurus* que es un excelente indicador de disturbio, que pre-

valece aún en estadios tardíos de regeneración de más de 20 años (tabla 5.6 y 5.7). Aunque *Pontoscolex corethrurus* es considerada una especie invasora, los resultados de este estudio indican que la dominancia o presencia de esta especie exótica de lombriz de tierra no afecta la riqueza de especies de la comunidad de lombrices, dado que no se encontraron diferencias significativas entre el número de morfoespecies entre las parcelas con o sin presencia de *Pontoscolex corethrurus* (Figura 5.21).

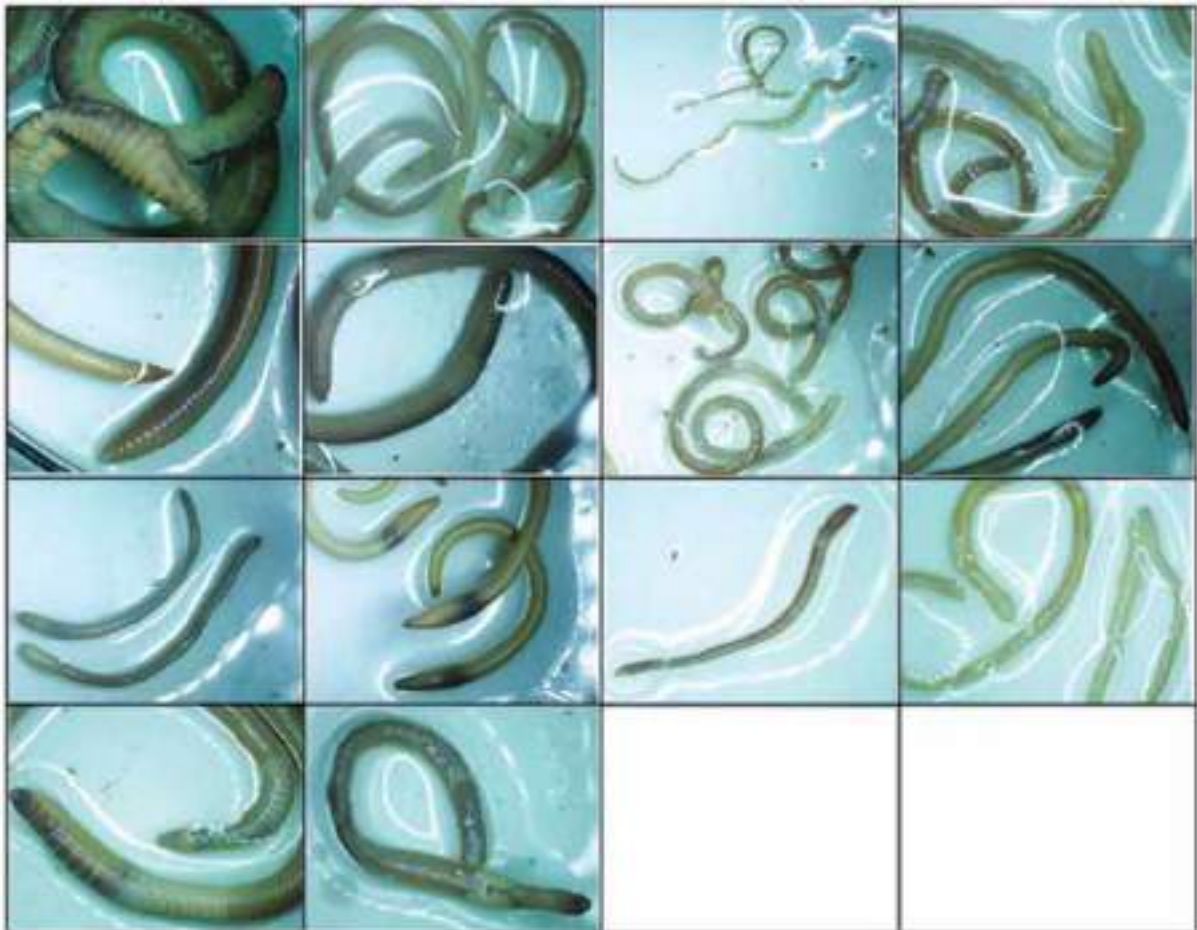


Figura 5.20. Morfotipos de lombrices de tierra encontrados en la zona de estudio. *Pontoscolex corethrurus* ubicada en la esquina superior izquierda.

Tabla 5.6. Composición de la comunidad de lombrices de tierra en la cronosecuencia de recuperación natural en el paisaje de lomerío en el departamento de Caquetá. P indica la presencia de *Pontoscolex corethrurus*.

Parcela	Bosque				Regeneración 5-10 años		Regeneración 10-20 años		Regeneración mas 20 años				
	RL2	RL3	RL4	RL14	DL6	DL11	DL10	DL12	DL3	DL5	DL7	DL13	DL16
Abundancia	26	10	8	4	76	0	65	9	8	3	18	5	5
No. MF	6	4	2	2	5	0	6	2	4	2	3	4	3
litter	0	0	0	0	0	0	0	P	0	0	0	1	0
0-10cm	14+2P	7+P	1+3P	2	22	0	54+5P	1+6P	3 + P	1+P	10	4	2
10-20cm	5	1+P	P	1	39	0	4	0	2	1	5	0	2
20-30cm	5	0	3	1	15	0	2	0	2	0	3	0	1

Tabla 5.7. Composición de la comunidad de lombrices de tierra en la cronosecuencia de recuperación natural en el paisaje de montaña en el departamento de Caquetá. P indica la presencia de *Pontoscolex corethrurus*.

Parcela	Bosque						Regeneración 5-10 años					Regeneración 10-20 años		Regeneración mas 20 años					
	RM3	RM8	RM9	RM11	RM13	RM14	DM1	DM6	DM6B	DM11	DM15	DM2	DM10	DM7	DM8	DM12	DM13	DM14	DM17
Abundancia	2	7	19	14	21	7	33	11	9	4	17	42	23	6	136	10	25	6	24
No. MF	2	4	5	7	8	4	5	4	2	2	4	6	6	3	7	4	4	3	6
litter	0	0	0	0	1	0	2	0	P	1	0	0	0	0	1+11P	1	2	0	1
0-10cm	2	0	3+2P	4	5+9P	3+P	13+13P	4	7	1	3	18+2P	8+3P	1	10+61P	1	9+3P	2	19
10-20cm	0	7	6+P	6	5+P	2P	4	5+2P	1	2	5	4+5P	7P	3P	20+17P	5	7+P	3	4
20-30cm	0	0	7	4	0	P	1	0	0	0	9	13	5	2	6	3	3	1	0

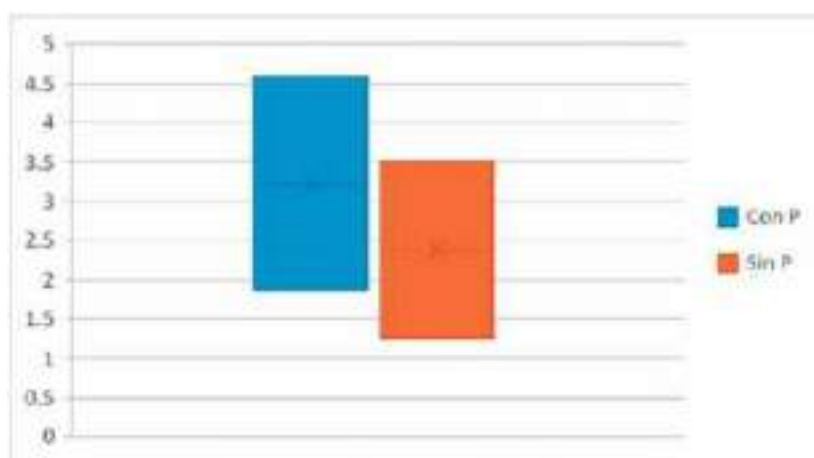


Figura 5.21. Boxplot de la riqueza de morfotipos de lombrices de tierra entre parcelas con presencia de *Pontoscolex corethrurus* (Con P) y sin la presencia de esa especie (Sin P) en una cronosecuencia de recuperación natural en dos paisajes diferentes del departamento de Caquetá. **Fuente:** Elaboración propia

5.3.4.4.2. Comunidades de la macrofauna edáfica (No Oligochetos)

En total se procesaron 2.994 especímenes con 18.340 individuos en las cinco coberturas para los dos paisajes. Un total de 25 grupos taxonómicos fueron identificados (Figura 5.22), que estuvieron compuestos por dos phylum (Arthropoda y Onychophora) y nueve clases (Arachnida, Chilopoda, Collembola, Diplopoda, Entognatha, Insecta, Malacostraca, Onychophora y Symphyla).

En términos generales la media de ocurrencias en cada monolito fue de 6/20 puntos (cada profundidad por monolito es un punto, 20 puntos en total por área de muestreo). Los puntos en 0 en su mayoría corresponden a las profundidades de 20 – 30 cm, donde con frecuencia no se encontró ningún espécimen.

La cobertura de lomerío disturbado obtuvo los valores promedio más bajos de ocurrencias (Figura 5.22). El paisaje de montaña presentó el 59% de las ocurrencias del muestreo. Sin embargo, no se evidenció una diferencia significativa ($p = 0.231$) entre los dos paisajes estudiados.

Al evaluar la presencia de la macrofauna edáfica en la cronosecuencia a nivel de grupos taxonómicos, se pudo observar que existe una diferencia significativa entre las diferentes edades de la cronosecuencia ($p < 0.0001$) (Figura 5.23). Los potreros solo albergan especímenes de cuatro grupos de macrofauna: Acari, Coleoptera, Formicidae, y Larvas, de los cuales solo las hormigas (Formicidae) son considerados “ingenieros del suelo” que podrían tener un efecto positivo sobre la estructura del suelo, y las larvas que podrían jugar un papel en la degradación de la materia orgánica. Luego de siete años de recuperación natural, en el área degradada se registraron seis grupos más de artrópodos terrestres: Araneae, Chilópoda, Diplópoda, Diplura, Hemíptera, e Isóptera. Estos grupos son importantes en la degradación de la materia orgánica y como predadores de otros organismos del suelo (Ruiz *et al.*, 2008; Devetter *et al.*, 2017). Los resultados evidenciaron que en los estadios tempranos de la regeneración natural se presentan más diferentes en la abundancia y diversidad en el suelo (Amazonas *et al.*, 2018). A medida que avanza la sucesión, más se complejiza la comunidad de macrofauna edáfica, lo que podría

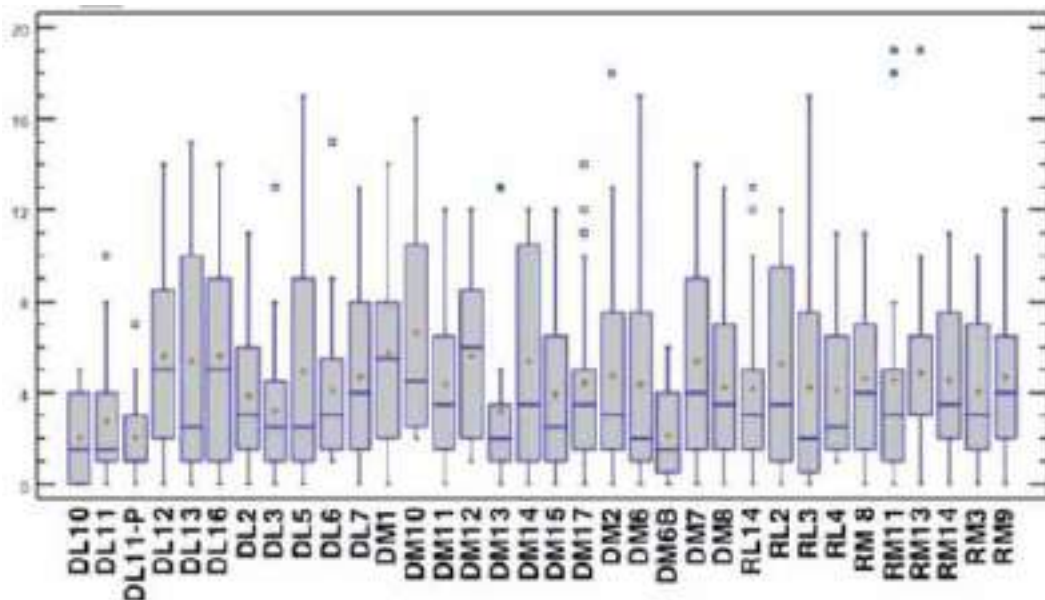


Figura 5.22. Ocurrencia de especímenes de macrofauna por punto de muestreo en una cronosecuencia de recuperación natural en dos paisajes diferentes del departamento de Caquetá. DM = Montaña disturbada, RM = Montaña referencia, DL = lomerío disturbado, RL = lomerío referencia, P = pastura.

Fuente: Elaboración propia

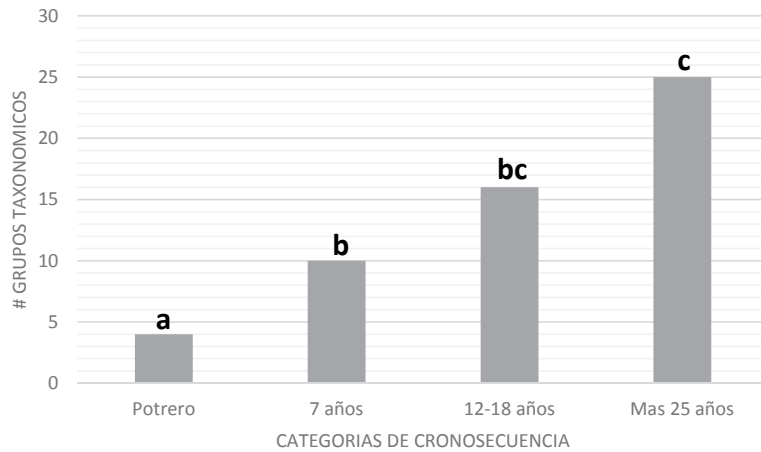


Figura 5.23. Variación en el número de grupos taxonómicos de macrofauna edáfica en una cronosecuencia de recuperación natural en dos paisajes diferentes del departamento de Caquetá. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$). **Fuente:** Elaboración propia

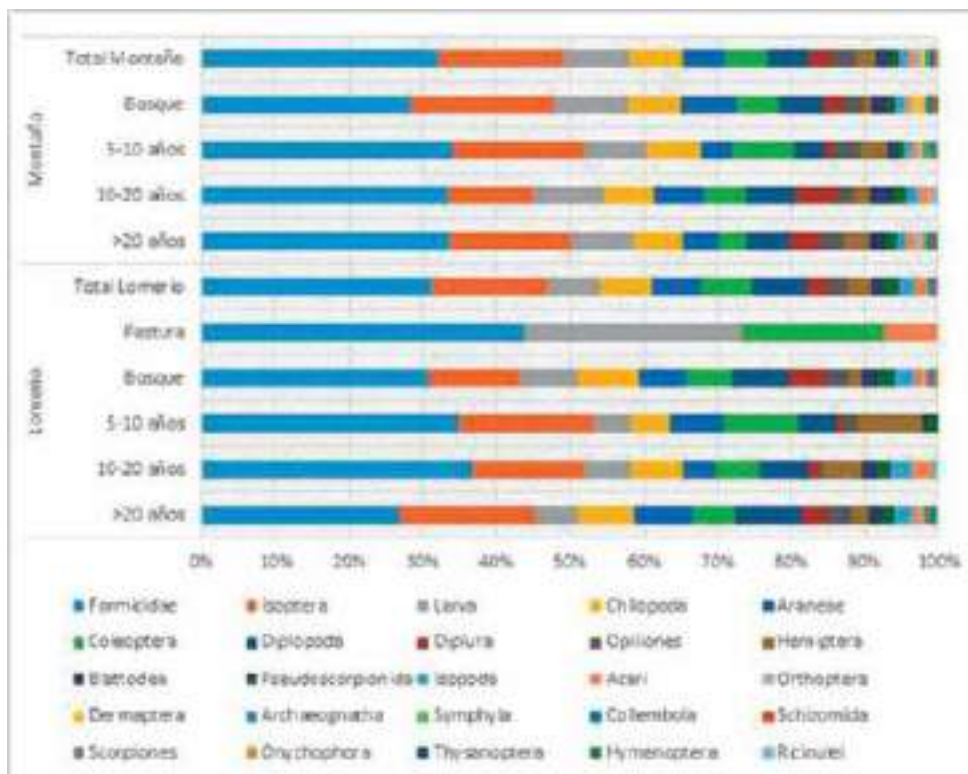


Figura 5.24. Variación en la composición de la comunidad de macrofauna edáfica en una cronosecuencia de recuperación natural en paisaje de lomerío y montaña en el departamento de Caquetá. **Fuente:** Elaboración propia

indicar una mayor oferta de alimento y de nichos, haciendo que los ciclos de mineralización y humidificación en el suelo sean más estables. La presencia de las termitas (Isóptera) es un indicador importante y directamente relacionado con la materia orgánica (Figura 28), y que aparece de forma permanente y abundante tan pronto se presenta un horizonte O conformado (Bignell, 2005).

Los bosques representaron las coberturas con mayor número de grupos taxonómicos y abundancias. Luego de 20 años de regeneración las coberturas

recuperan un gran número de taxones con respecto a las coberturas más jóvenes. La composición de la macrofauna edáfica entre los paisajes no varía significativamente (Figura 5.24), pero en paisaje de lomerío el proceso de recuperación de todos los grupos taxonómicos muestra una tendencia a ser más lento que en montaña. La composición de la macrofauna edáfica al paso de 20 años es similar a la de las áreas boscosas, pero la composición taxonómica de cada grupo es más compleja y poco estudiada (Meloni y Varanda, 2015).

Tabla 5.8. Densidad de la macrofauna edáfica (individuos/m²) en una cronosecuencia de regeneración natural en dos paisajes en el departamento de Caquetá.

Grupo taxonómico	Lomerío disturbado	Lomerío referencia	Montaña disturbada	Montaña referencia	Pastura lomerío	Total general
Isóptera	1.677,76	816.00	856.46	836.57	0.00	1.052,44
Formicidae	458.56	612.80	411.89	197.94	256.00	401.24
Larvas	32.64	29.60	28.11	29.71	73.60	31.11
Chilópoda	26.56	28.80	26.06	26.97	0.00	25.96
Diplópoda	27.52	31.20	19.20	21.94	0.00	22.84
Araneae	24.32	27.20	15.31	20.11	0.00	19.64
Coleóptera	19.84	19.20	17.60	15.54	38.40	18.58
Diplura	8.64	20.80	12.80	8.69	0.00	11.38
Hemíptera	20.16	5.60	11.20	4.11	0.00	11.38
Opiliones	8.32	10.40	9.60	7.31	0.00	8.62
Isópoda	7.36	12.00	5.26	2.74	0.00	5.96
Pseudoscorpionida	6.08	8.80	5.26	2.74	0.00	5.24
Blattodea	4.48	6.40	5.49	5.49	0.00	5.16
Acari	3.20	4.00	2.74	1.37	9.60	2.93
Orthoptera	0.96	0.80	2.51	1.37	0.00	1.60
Dermáptera	0.00	0.80	0.91	3.66	0.00	1.16
Archaeognatha	0.00	1.60	0.91	2.29	0.00	0.98
Symphyla	0.96	0.00	1.60	0.46	0.00	0.98
Collembola	0.32	0.00	1.37	0.91	0.00	0.80
Schizomida	0.64	0.80	0.23	1.37	0.00	0.62
Scorpiones	0.32	1.60	0.46	0.46	0.00	0.53
Hymenóptera	0.64	0.00	0.00	0.46	0.00	0.27
Onychophora	0.00	0.80	0.46	0.00	0.00	0.27
Ricinulei	0.64	0.00	0.23	0.00	0.00	0.27
Thysanoptera	0.32	0.00	0.46	0.00	0.00	0.27
Total general	2330.24	1639.20	1436.11	1192.23	377.60	1630.22

Los grupos Formicidae e Isóptera presentaron los valores promedio más altos de densidad (individuos/m²) (tabla 5.8). Se registró alta densidad de termitas en comparación con las hormigas, hecho que varios autores han reportado para suelos amazónicos (Barros *et al.*, 2002, Velásquez *et al.*, 2012). Igualmente se puede observar como otros grupos como las larvas, los chilópodos (ciempiés) y diplópodos (milpiés) tienen una presencia representativa, tanto en diversidad como en densidad, aunque su importancia puede radicar más en su aporte a la biomasa. La biomasa tiene en cuenta la masa corporal del organismo, por lo que individuos grandes como algunos diplópodos y larvas pueden tener valores altos de biomasa, incluso mayores a la de hormigas y termitas que en muchos casos por su tamaño no es muy representativo su aportan en biomasa.

En la Figura 5.25 se presenta el análisis de correlación con coeficiente de Spearman que evaluó la similitud entre todos los sitios de muestreo. En general, se encontró que las comunidades de macrofauna son similares en estas coberturas (valores por encima a 0.6 en la correlación de parcelas). Como se había mencionado anteriormente, el bosque en el paisaje de lomerío fue muy diferente a las demás unidades evaluadas, con valores muy bajos de abundancia y riqueza. Se evidenció una mayor correlación en las dos coberturas de montaña entre sí que en las de lomerío, lo que permite inferir que las coberturas son diferentes entre sí.

El análisis de conglomerados con el método Ward (Figura 5.26), también evidenció mayor heterogeneidad en las coberturas de lomerío, y para las coberturas de montaña mayor similitud.

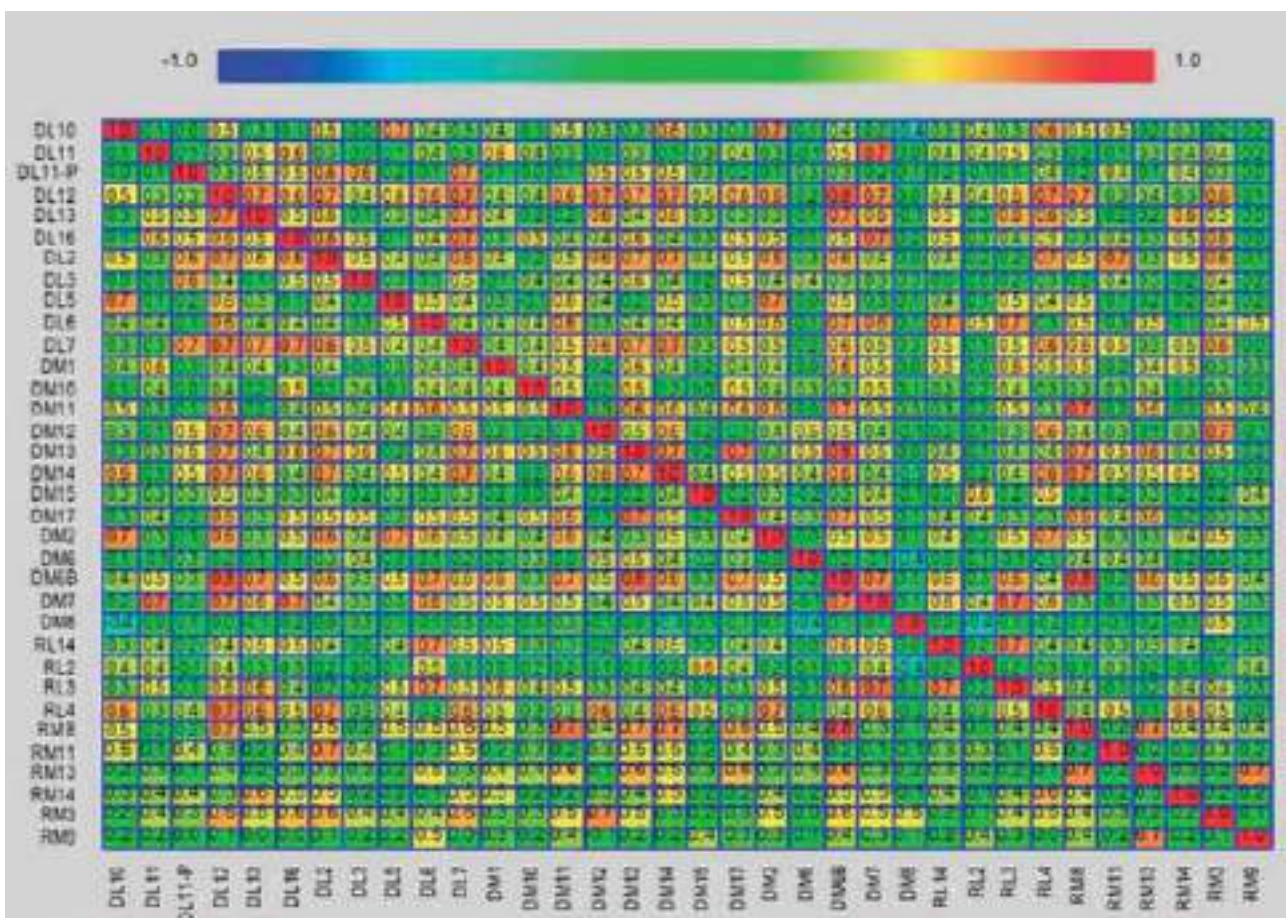


Figura 5.25. Correlación ordinal de Spearman de las abundancias de las áreas muestreadas en una cronosecuencia de recuperación natural un paisaje de lomerío y montaña en el departamento de Caquetá.

Fuente: Elaboración propia

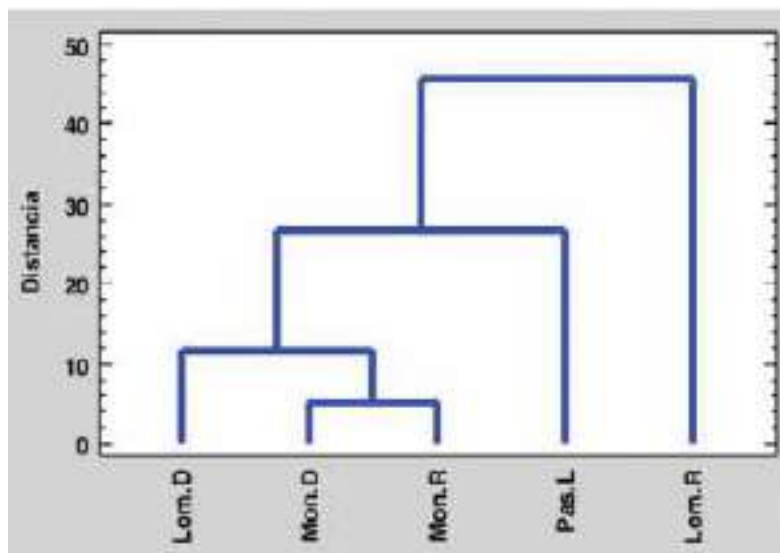


Figura 5.26. Dendrograma de similitud por el método Ward, distancia euclidea cuadrada entre las coberturas de lomerío y montaña por su comportamiento de las variables físico-químicas y biológicas del suelo, en el departamento de Caquetá. **Fuente:** Elaboración propia

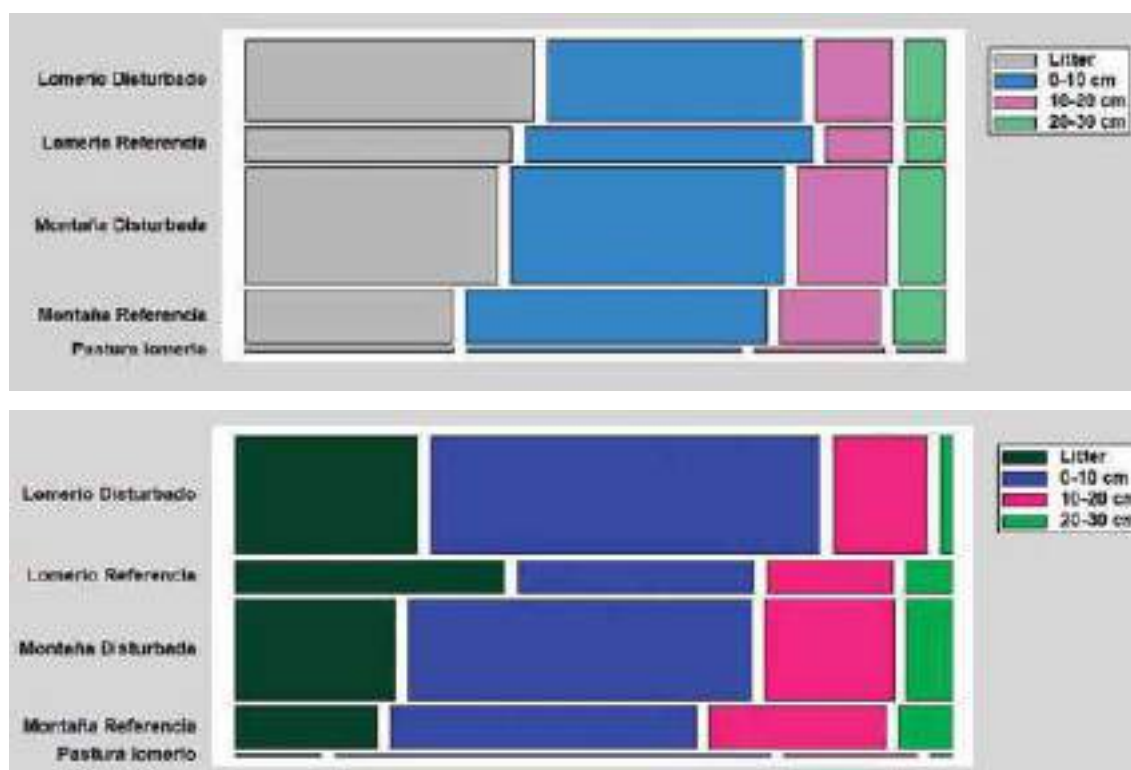


Figura 27. Distribución vertical de la macrofauna edáfica por cobertura. Superior: Abundancia relativa (Ocurrencias). Inferior: Densidades (individuos/m²). **Fuente:** Elaboración propia

Por el contrario, la abundancia relativa de macrofauna edáfica en la distribución vertical del suelo no fue muy heterogéneas entre lomerío y montaña (Figura 5.27). La macrofauna en la hojarasca es dominante en las coberturas disturbadas, principalmente por hormigas; y en los suelos con profundidad 0 – 10 cm en las coberturas de referencia, suelos de mayor calidad, con una mayor presencia de termitas (Barros *et al.*, 2002, Marichal *et al.*, 2014).

Las profundidades de 10-20 cm y 20 -30 cm son las que menor dominancia tienen, aunque se puede observar diferencia entre ellas (Figura 5.27). Se ha encontrado que en esta profundidad son pocas las especies que se pueden encontrar en comparación con la gran diversidad que se encuentra en la hojarasca a una profundidad de 0-10 cm en la que hay mayor presencia de hormigas (Castro *et al.*, 2018), que en su mayoría pertenecen a los géneros *Tranopelta*, *Acropyga*, *Thyplomyrmex* y *Pheidole*, y también termitas de la subfamilia Apicotermatinae.

5.4. Conclusiones

De todas las variables edáficas evaluadas se lograron identificar algunas con un alto potencial como indicadores de procesos de recuperación del suelo. La presencia de un horizonte O de aproximadamente 2 cm, está directamente relacionado con la disponibilidad de materia orgánica y, por tanto, de fuente de nutrientes para soportar las especies de plantas seleccionadas en los programas de restauración ecológica.

El fósforo aprovechable de los suelos en la Amazonia colombiana es muy bajo, está presente en la materia orgánica pero muy limitado para la toma a través de las raíces de las plantas sino se asocia con hongos formadores de micorrizas arbusculares que aseguren la captación del fósforo y su movilización hacia las plantas, asegurando su nutrición. Una comunidad de macrofauna diversa, igualmente da cuenta de una mayor oferta de materia orgánica y por ende de nutrientes para las plantas. Después de siete años de recuperación de un área previamente intervenida, la actividad de la macrofauna, los hongos y las raíces del suelo cambia, aumentando la penetrabilidad y la capacidad de retención de

agua y aire, elementos indispensables para la vida de las comunidades edáficas y la respiración de las raíces de las plantas. La aparición de comunidades de termitas y hormigas, son un indicador importante de la recuperación en términos de densidad y diversidad en el suelo.

En términos generales, después de cinco años de recuperación se evidencian cambios en la estructura y composición fisicoquímica y biológica de los suelos degradados. Sin embargo, este tiempo se considera muy corto para concluir que los cambios observados en las condiciones del suelo son suficientes para afirmar la recuperación de la mayoría de las funciones ecológicas de un suelo sin intervención. Se recomienda centrar esfuerzos en minimizar el número de variables del suelo evaluadas y priorizar la atención las variables indicadores de cambios en la estructura y composición fisicoquímica y biológica como fueron: la presencia de un horizonte O de aproximadamente 2 cm; reducción en la resistencia a la penetrabilidad por debajo de 3 carbono orgánico aproximado al 2%; fósforo disponible mayor a 4mg/kg en la superficie del suelo (0-10cm); abundancia de esporas de hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA); presencia, abundancia y diversidad de hormigas y termitas; y complejidad de la comunidad de macrofauna edáfica.

Finalmente, para próximos estudios en restauración o regeneración natural de ecosistemas amazónicos, se recomienda disminuir las categorías etarias del muestreo, para poder percibir mejor los cambios ocurridos en una menor escala de tiempo.

5.5. Literatura citada

- Alef, K., y Nannipieri, P. 1995. *Methods in Applied Soil Microbiology and Biochemistry*. Elsevier.
- Amazonas, N.T., Viani, R.A.G., Rego, M.G.A., Camargo, F.F., Fujihara, R.T., Valsechi, O.A., 2018. Soil macrofauna density and diversity across a chronosequence of tropical forest restoration in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 78, 449–456. doi:10.1590/1519-6984.169014
- Amézquita E., Pinzón A. 1991. Compactación de suelos por pisoteo de animales en pastoreo en el piedemonte amazónico de Colombia. *Pasturas Tropicales* 13 (2): 21 - 26.

- Anderson, J.M., Ingram, J., 1993. Tropical soil biology and fertility: a handbook of methods, 2nd ed. CAB International, Wallingford.
- Asmelash F., Bekele T., Bihane E. 2018. The potential role of arbuscular mycorrhizal fungi in the restoration of degraded lands. En: Mycorrhiza in Tropical and Neotropical Ecosystems. Hijri M., Bâ A. (Eds.). Lausanne: Frontiers Media. doi: 10.3389/978-2-88945-544-7
- Baldock, Sanderman, Macdonald, Puccini, Hawke, Szarvas, & McGowan. (2013). Quantifying the allocation of soil organic carbon to biologically significant fractions. *Soil Research*, 4,5.
- Barros, E., Pashanasi, B., Constantino, R., Lavelle, P., 2002. Effects of land-use system on the soil macrofauna in western Brazilian Amazonia. *Biology and Fertility of Soils* 35, 338–347. doi:10.1007/s00374-002-0479-z
- Bignell, D.E., 2005. Termites as Soil Engineers and Soil Processors, in: H., K., A., V. (Eds.), *Intestinal Microorganisms of Termites and Other Invertebrates*. *Soil Biology*, Vol 6. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 183–220. doi:10.1007/3-540-28185-1_8
- Bik H.M., Porazinska D.L., Creer S., Caporaso J.G., Knight R., Thomas W.K., 2012. Sequencing our way towards understanding global eukariotic biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 233-243.
- Bodelier P.L.E. 2011. Toward understanding, managing, and protecting microbial ecosystems. *Frontiers in Microbiology* 2: 80.
- Camacho C., Coulouris G., Avagyan V., Ma N., Papadopoulos J., Bealer K., Madden T.L., 2009. BLAST+: architecture and applications. *BMC bioinformatics* 10: 421.
- Carmo D.L., Silva C.A., Lima J.M., Pinheiro G.L. 2016. Electrical conductivity and chemical composition of soil solution: comparison of solution samplers in tropical soils. *Revista Brasileira da Ciências do Solo* 40: e0140795.
- Castro, D., Fernández, F., Meneses, A.D., Tocora, M.C., Sanchez, S., Peña-Venegas, C.P., 2018. A preliminary checklist of soil ants (Hymenoptera: Formicidae) of Colombian Amazon. *Biodiversity Data Journal* 6. doi:10.3897/BDJ.6.e29278
- Devetter, M., Háněl, L., Řeháková, K., Doležal, J., 2017. Diversity and feeding strategies of soil microfauna along elevation gradients in Himalayan cold deserts. *PLoS ONE* 12. doi:10.1371/journal.pone.0187646
- Devi S., Ruchi S. 2020. Relevance of microbial diversity in implicating soil restoration and health management. En: R. S. Meena (Eds.). *Soil Health Restoration and Management*. Singapore: Springer. Pp. 161–202.
- Dickie I.A., Alexander I., Lennon S., Öpik M., Selosse M.A., van der Heijden M.G.A., Martin F.M. 2015. Evolving insights to understanding mycorrhizas. *New Phytologist* 205: 1369–1374.
- Edgar R.C., Haas B.J., Clemente J.C., Quince C., Knight R. 2011. UCHRIME improves sensitivity and speed of chimera detection. *Bioinformatics* 27: 2194–2200.
- Eivazi, & Tabatabai. 1988. Glucosidases and galactosidases in soils. *Soil Biol*, 2.
- Franchini J.C., Gonzalez-Vila F.J., Cabrera F., Miyazawa M., Pavan M.A. 2001. Rapid transformations of plant water-soluble organic compounds in relation to cation mobilization in an acid Oxisol. *Plant Soil* 231:55-63. doi:10.1023/A:1010338917775
- FAO. 2007. Land evaluation. Towards a revised framework. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura FAO Land and Water Discussion Paper 6, Roma.
- FAO. 2015. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO). Año internacional de los suelos. <http://www.fao.org/soils-2015/es/> (Consulta: 19/01/2018).
- Feijoo A., Celis L.V. 2011. Earthworms (Oligochaeta: Glossoscolecidae) of the Amazon region of Colombia. *Zootaxa* 3201: 27–44
- Feijoo A., Carvajal A.F., Zúñiga M.C., Quintero H., Frago C. 2011. Diversity and abundance of earthworms in land use systems in central-western Colombia. *Pedobiologia* 54S: S69– S75.
- Fearnside P.M., Barbosa R.I. 1998. Soil carbon changes from conversion of forest to pasture in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 108: 147–166.
- Ferreira P.A., Martinez M.A. 1997. Movimento e modelagem de sais no solo. In: Manejo e controle da salinidade na agricultura irrigada. Gheyi H.R., Queiroz J.E., Medeiros J.F. (Eds.). Campina Grande: Universidade Federal da Paraíba; p.171-206.
- IGAC. 2014. Estudio general de suelos y zonificación de tierras Departamento de Caquetá Escala

- 1:100.000. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Bogotá. Imprenta Nacional de Colombia. 387p.
- IGAC, 1979. La Amazonía Colombiana y sus recursos Proyecto radar gramético del Amazonas PRO-RADAM. Instituto Geográfico Agustín Codazzi IGAC, Bogotá.
- Lal R., Safriel U., Boer B. 2012. Zero net land degradation: A new sustainable development goal for Rioþ 20. A report prepared for the Secretariat of the United Nations Convention to Combat Desertification. Disponible en: <http://www.unccd.int/Lists/SiteDocumentLibrary/secretariat/2012/Zero%20Net%20Land%20Degradation%20Report%20UNCCD%20May%202012%20background.pdf>
- Leal P. L., Siqueira J. O., Stürmer S. L. 2013. Switch of tropical Amazon forest to pasture affects taxonomic composition but not species abundance and diversity of arbuscularmycorrhizal fungal community. *Applied Soil Ecology* 71: 72–80. doi: 10.1016/j.apsoil.2013.05.010
- Lima-Perim J.E., Romagnoli E.M., Dini-Andreote F., Durrer A., Dias A.C.F., Andreote F.D. 2016. Linking the composition of bacterial and archaeal communities to characteristics of soil and flora composition in the Atlantic rainforest. *PLOS ONE* 11(1): e0146566.
- Marichal, R., Grimaldi, M., Feijoo, M.A., Oszwald, J., Praxedes, C., Ruiz Cobo, D.H., del Pilar Hurtado, M., Desjardins, T., da Silva Junior, M.L., da Silva Costa, L.G., Miranda, I.S., Delgado Oliveira, M.N., Brown, G.G., Tsélouiko, S., Martins, M.B., Decaëns, T., Velasquez, E., Lavelle, P., 2014. Soil macroinvertebrate communities and ecosystem services in deforested landscapes of Amazonia. *Applied Soil Ecology* 83, 177–185. doi:10.1016/j.apsoil.2014.05.006
- Martínez L.J., Zinck J.A. 2004. Temporal variation of soil compaction and deterioration of soil quality in pasture areas of Colombian Amazonia. *Soil & Tillage Research* 75: 3–17.
- Medina A., Azcón R. 2010. Effectiveness of the application of arbuscular mycorrhiza fungi and organic amendments to improve soil quality and plant performance under stress conditions. *Journal of soil science and plant nutrition* 10 (3): 354 – 372
- Meloni, F., Varanda, E.M., 2015. Litter and soil arthropod colonization in reforested semi-deciduous seasonal Atlantic forests. *Restoration Ecology* 23, 690–697. doi:10.1111/rec.12236
- Miller M. R., Reinhardt D. R., Jastrow J. D. 1995. External hyphal production of vesicular-arbuscularmycorrhizal fungi in pasture and tallgrass prairie communities. *Oecologia* 103:17–23.
- Miranda J., Costa L.M., Ruiz H.A., Einloft R. 2006. Composição química da solução de solo sob diferentes coberturas vegetais e análise de carbono orgânico solúvel no deflúvio de pequenos cursos de água. *Revista Brasileira da Ciencia do Solo* 30:633–47. doi:10.1590/S0100-06832006000400004
- Morell F., Hernández A., Borges Y., Marentes F.L. 2009. La actividad de los hongos micorrízicos arbusculares en la estructura del suelo. *Cultivos Tropicales* 30 (4): 25–31
- Öpik M., Zobel M., Cantero J.C., Davison J., Facelli J.M., Hiiesalu I., Jairus T., Kalwij J.M., Koorem K., Leal M.E., Lūra J., Metsis M., Neshataeva V., Paal J., Phosri C., Pölme S., Reier Ü., Saks Ü., Schimann H., Thiéry O., Vassar M., Moora M. 2013. Global sampling of plant roots expands the described molecular diversity of arbuscularmycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 23: 411–430.
- Peña-Venegas C. P., Cardona G. I., Mazorra, A. 2006. Micorizas Arbusculares de la Amazonia colombiana. Catálogo Ilustrado. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. 90pp.
- Peña-Venegas C.P., Kuyper T.W., Davison J., Jairus T., Vasar M., Stomph T.J., Struik P.J., Öpik M. 2019. Distinct arbuscular mycorrhizal fungal communities associate with different manioc landraces and Amazonian soils. *Mycorrhiza* 29:263–275
- Schenck, N.C., Pérez, Y., 1988. Manual for the identification of VA micorrhizal fungi. University of West Virginia, West Virginia.
- Ruiz, N., Lavelle, P., Jiménez, J., 2008. Soil Macrofauna Field Manual Technical level. Food and agriculture organization of the united nations.
- Rumpel C., Kögel-Knabner I. 2011. Deep soil organic matter—a key but poorly understood component of terrestrial C cycle. *Plant Soil* 338, 143–158. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0391-5>
- SIAT-AC. 2019. Degradación de bosques. Sistema de Información Ambiental Territorial de la Amazonia Colombiana. Disponible en: <http://siatac.co/web/guest/degradacion> (Consulta: 10/09/2020)

- Soka G., Ritchie M. 2014. Arbuscularmycorrhizal symbiosis and ecosystem processes: Prospects for future research in tropical soils. *Open Journal of Ecology* 4 (1): 11-22.
- Sousa D.M.G., Miranda L.N., Oliveira S.A. 2007. Acidez do solo e sua correção. In: *Fertilidade do solo*. Novais R.F., Alvarez V.V.H., Barros N.F., Fontes R.L.F., Cantarutti R.B., Neves J.C.L. (Eds.). Viçosa, MG: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo; p.205-274
- Vance, Brookes, & Jenkinson. (1987). An extraction method for measuring soil microbial biomass c. *Soil Biol*, 2.
- Van der Putten, W.H., Bardgett, R.D., Bever, J.D., Bezemer, T.M., Casper, B.B., Fukami, T., Kardol, P., Klironomos, J.N., Kulmatiski, A., Schweitzer, J.A., Suding, K.N., Van de Voorde, T.F.J. and Wardle, D.A. (2013), Plant–soil feedbacks: the past, the present and future challenges. *J Ecol*, 101: 265-276. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12054>
- Velásquez, E., Fonte, S.J., Barot, S., Grimaldi, M., Desjardins, T., Lavelle, P., 2012. Soil macrofauna-mediated impacts of plant species composition on soil functioning in Amazonian pastures. *Applied Soil Ecology* 56, 43–50. doi:10.1016/j.apsoil.2012.01.008

6

Comunidades de aves y murciélagos en bosques secundarios en la Amazonia noroccidental colombiana y su rol como moduladores de la sucesión ecológica

Néstor Raúl Espejo Delgado^{1*}, Mónica María Peñuela-Salgado¹,
Mariela Osorno Muñoz², Bryan Tarrá Jaramillo¹
^{*}Autor para correspondencia: nestoraulespejo@gmail.com

6.1. Introducción

El balance entre la pérdida por deforestación y la regeneración natural de los ecosistemas determinará el futuro de los bosques tropicales en Colombia y el mundo (Peña-Domene *et al.*, 2013, Aguilar *et al.*, 2015). Por este motivo, la restauración ecológica es un importante vínculo para potenciar el restablecimiento, recuperación y regeneración de los ecosistemas tropicales y cada vez será más relevante para conservar efectivamente la biodiversidad, e incrementar el capital natural asociado a bosques (Aide *et al.*, 2000, SER, 2004). La sucesión ecológica se conoce a la dinámica de los ecosistemas que cambian, por efecto de factores internos y externos, la cual puede ser direccional y gradual en la composición, estructura y función de las comunidades en respuesta a un disturbio a gran escala (Chazdon, 2008). Entender el proceso de sucesión ecológica es importante para la implementación de estrategias de restauración ecológica en áreas degradada. De esta manera, los bosques tropicales se pueden retornar, totalmente o parcialmente, a su trayectoria histórica a través de estrategias de restauración (SER, 2004).

Para lograr la restauración ecológica es clave estimar y cuantificar la efectividad mediante indicadores biológicos adecuados (Aguilar-Garavito y Ramírez, 2015). En este sentido, hay diferentes grupos de fauna ideales, ya que cumplen funciones ecosistémicas importantes, modulando la entrada y

¹ Co-investigadores del proyecto Convenio 60-2013, Gobernación del Caquetá – Instituto SINCHI

² Investigador Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI Sede Florencia

salida de energía y biomasa a los ecosistemas (Dirzo *et al.*, 2014; Acevedo-Charry; Aide, 2019). Las aves y murciélagos proveen distintos servicios ecosistémicos como son el control biológico, la dispersión de semillas y la polinización. Existen estudios que demuestran la importancia de estos grupos de fauna en los bosques secundarios, como indicadores de ecosistemas en buen estado de conservación, y en los procesos de sucesión secundaria y de restauración ecológica como indicadores en la recuperación de servicios ecosistémicos (Galindo-González, 1998; Sekercioglu, 2006; Kunz *et al.*, 2011; Peña-Domene *et al.*, 2014; Reid *et al.*, 2016).

6.1.1. Comunidades de aves, relaciones ecológicas, diversidad taxonómica y funcional en bosques fragmentados

Las aves desempeñan un papel central en la sucesión de ecosistemas naturales a múltiples escalas temporales y espaciales (Reid *et al.*, 2016). Por un lado, se favorecen por la recuperación de hábitat, cuya pérdida es una de las principales causas de la disminución de poblacional de aves tropicales. Además, las aves proveen funciones ecosistémicas que reducen las barreras bióticas de la sucesión, como la dispersión de semillas, control biológico y polinización (Sekercioglu, 2006). Adicionalmente, este grupo presenta respuestas medibles durante la sucesión secundaria de bosques tropicales, por lo que son ideales para rastrear cambios en la composición, estructura y función de las comunidades (Raman *et al.*, 1998; Blake y Loiselle, 2001, Espejo y Morales, 2019; Acevedo-Charry y Aide, 2019).

6.1.2. El papel de la quiropterofauna en la sucesión de bosques fragmentados

Entre los mamíferos, los murciélagos son considerados como los dispersores de mayor importancia debido a su riqueza, diversidad, comportamiento y alta movilidad; además son dispersores efectivos de las semillas que ingieren, ya que en su mayoría, son defecadas intactas en lugares propicios para su establecimiento, a diferencia de otros grupos como los primates que actúan como depredadores de semillas o como las aves que las defecan en áreas

donde la competencia interespecífica es alta (Kalko *et al.*, 1996). Así mismo, el tránsito por el aparato digestivo favorece la germinación de algunas especies (*Cecropia peltata*) y disminuye la probabilidad de que sean atacadas por agentes fúngicos (Morrison, 1980).

En este capítulo se presentan los resultados de la evaluación de los diferentes atributos de composición, estructura y función de las comunidades de aves y murciélagos, así como su rol en los procesos de sucesión ecológica de bosques secundarios en la región noroccidental de la Amazonia colombiana, uno de los biomas más amenazados a escala nacional y global (Etter *et al.*, 2017; Correa-Aryam *et al.*, 2020). Durante el 2016 (agosto-diciembre) y 2017 (enero-julio) se evaluaron las comunidades de aves y murciélagos presentes en los diferentes estadios de la sucesión ecológica, en los municipios de Belén de los Andaquíes, Morelia y Florencia en el departamento de Caquetá (Figura 6.1).

Se caracterizó la composición, estructura y función de la avifauna y quiropterofauna en bosques secundarios en las unidades fisiográficas de montaña (M) y lomerío (L) a lo largo de diferente edad sucesional (0-10 años L1/M1; 10-20 años L2/M2; 20-30 años L3/M3), y secundarios maduros o primarios de referencia para restauración (Lr/Mr). Durante el periodo de evaluación, las comunidades de aves y murciélagos asociados a bosques secundarios fueron comparadas con los bosques maduros de referencia para determinar patrones de diversidad taxonómica y funcional, uso de hábitat y relaciones ecosistémicas, principalmente las relacionadas con la dispersión de semillas, con el fin de formular e implementar estrategias de restauración ecológica.

6.2. Comunidades de aves en la sucesión de bosques secundarios

6.2.1. Composición y estructura de la avifauna

A través de detecciones visuales y auditivas por puntos fijos ($r=30m$) y redes de niebla (Ralph *et al.*, 1996), se registraron 175 especies pertenecientes a 18 órdenes. Siguiendo la propuesta y orden secuencial de Remsen *et al.*, (2020) se observó que el orden con mayor representatividad fue el de los Passeriformes

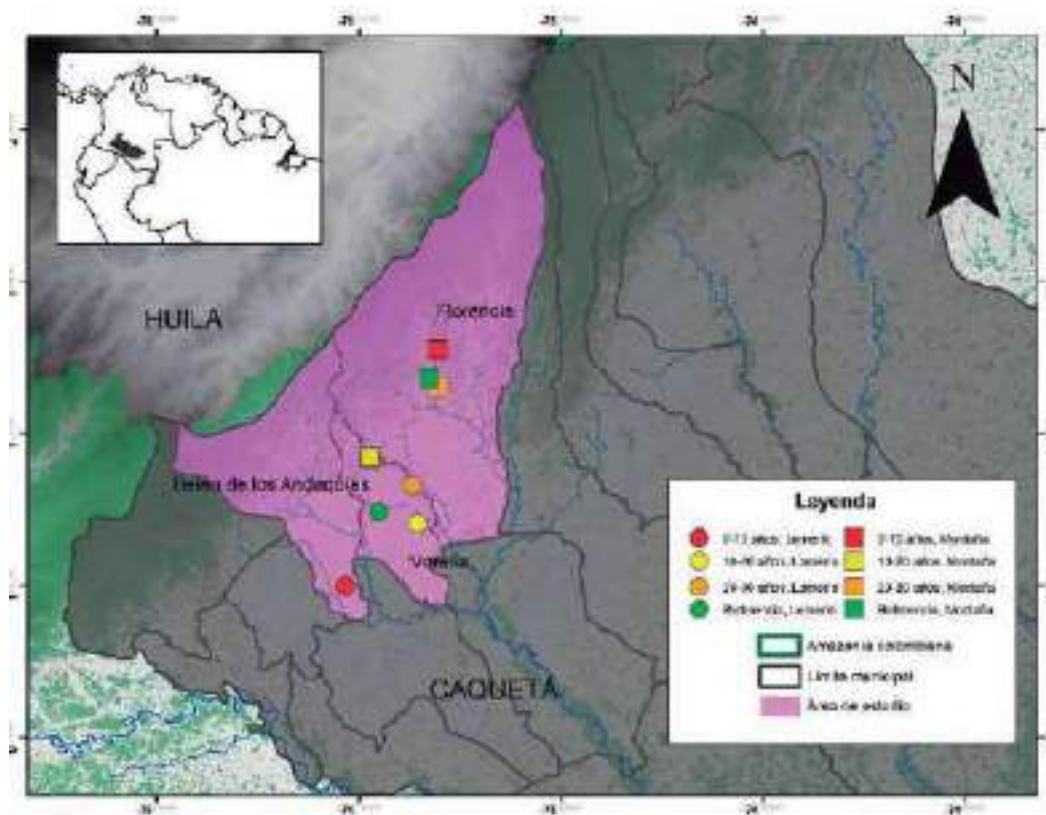


Figura 6.1. Bosques de diferentes edades de sucesión ecológica evaluados para caracterizar comunidades de aves y murciélagos en el presente estudio. El sombreado verde corresponde a las áreas de bosques según IDEAM (2018).

(aves cantoras) con 17 familias y 92 especies, lo que equivale al 52,57% del total de especies registradas. Otro grupo de importancia es el de los Piciformes (carpinteros y tucanes) con tres familias y 17 especies (9,71% del total), y Psittaciformes (loros, guacamayas y pericos) con una familia y nueve especies (5,14%). Los demás órdenes estuvieron representados por menos de siete especies y dos familias. A nivel de familia, Tyrannidae (atrapamoscas) fue la mayor representada con 29 especies (16,57%), seguida de Thraupidae (tangaras y afines) con 13 especies (7,42%), Trochilidae (colibríes) con 12 especies (6,85%) y Psittacidae (loros) con nueve especies cada una (5,14%). Las demás familias (36) estaban compuestas por menos de siete especies (Anexo 1).

No se registraron especies endémicas en los bosques evaluados (Chaparro-Herrera *et al.*, 2013), como tampoco especies amenazadas a escala nacional (Renjifo *et al.*, 2014; Renjifo *et al.*, 2016). A escala global, se registraron tres especies amenazadas,

Patagioenas subvinacea, *Ramphocelus vitellinus* y *R. tucanus* en la categoría vulnerable (VU) y cinco especies casi amenazadas (NT) (Birdlife International, 2019). Las anteriores especies están bajo la calificación A3c, la cual considera una rápida disminución poblacional (cerca del 30 %) en las próximas tres generaciones, dicha disminución está basada en un modelo de deforestación para la cuenca amazónica (ver Soares-Filho *et al.*, 2006), el cual pronóstica una rápida disminución en el área de ocupación y hábitat disponible para estas especies.

En todos los bosques estudiados se obtuvo alta representatividad de muestreo (>85%) y la curva de acumulación de especies alcanzó la asíntota en todas las edades de sucesión. En este sentido, se observaron diferencias altamente significativas en la riqueza, diversidad (índice de Shannon) y abundancia, entre las diferentes edades de sucesión de bosques de montaña (F: 4,63, $p > 0,01$) y Lomerío (F: 5,67, $p < 0,05$) (Figura 6.2). Hay variación en la

diversidad taxonómica de las especies de aves en respuesta a la complejidad estructural de bosques fragmentados, lo que a su vez está vinculado con las diferentes edades de sucesión. Resultados similares se han reportado para bosques amazónicos en el trópico, donde la mayor riqueza de especies se asocia con hábitats más complejos fisionómica y florísticamente, así como a factores relacionados con el grado de disturbio de los bosques (Andrade y Rubio-Torgler, 1994; Robinson y Terborgh, 1997; Moura *et al.*, 2013; Bregman *et al.*, 2016).

Se observó la presencia de grupos diferenciados en las comunidades de aves según la edad de sucesión ecológica en las diferentes unidades fisiográficas. A partir del análisis de escalamiento no métrico multidimensional (NMDS) y un Análisis de Similitud (ANOSIM), se evidenció un efecto de la edad de sucesión en la composición y estructura de la comunidad de aves, tanto para bosques de lomerío ($R=0,79$; $p<0,01$) y montaña ($R=0,79$; $p<0,01$) (Figura 6.3). Los patrones de similitud entre bosques de diferentes edades están bien estructurados y hay

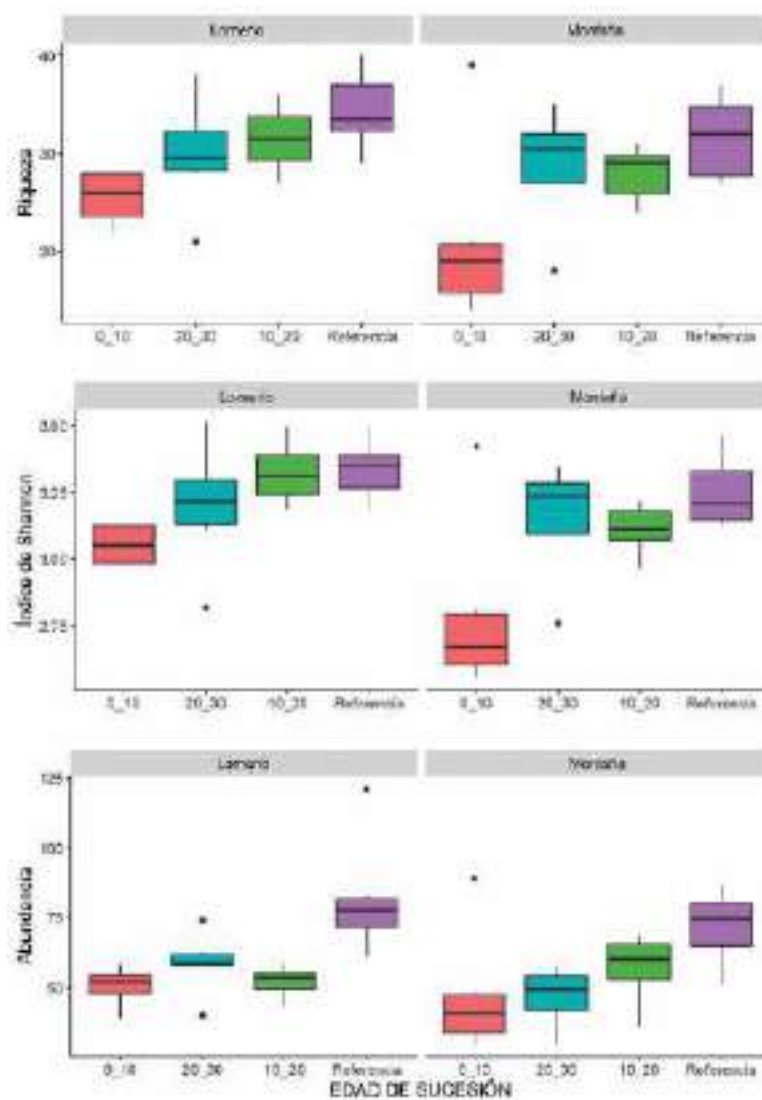


Figura 6.2. Patrones de riqueza, diversidad y abundancia de aves en bosque de montaña y lomerío de diferentes edades de sucesión ecológica en el departamento de Caquetá. El color rojo corresponde a bosques de 0 a 10 años de sucesión, azul de 10-20, verde de 20-30 y el color morado a bosques de referencia.

Fuente: Elaboración propia

un efecto tanto de la etapa sucesional y la unidad fisiográfica, formando comunidades claramente diferenciadas. Los modelos de distribución de abundancia evidencian la presencia de pocas especies abundantes y un sesgo positivo con muchas especies raras. En general, en las primeras edades de sucesión las comunidades se ajustan a un modelo *Lognormal*, lo cual sugiere que las abundancias de las especies están relativamente balanceadas y hay una distribución más equitativa de los recursos (Magurran, 2004). Para las edades de sucesión más avanzadas (20-30 años) y bosques de referencia, la estructura de la comunidad es más equitativa y se ajustó un modelo de *Mandelbrot*, lo que sugiere una alta homogeneidad en la abundancia de las especies (Haugassen y Peres, 2008).

El patrón descrito puede deberse a que la complejidad florística y estructural del bosque de referencia y de mayor edad favorecen una mayor disponibilidad de microhábitats para las especies de aves, las cuales pueden explotar un mayor número de nichos y en consecuencia diversificarse en estos hábitats más complejos (Hidasi-Neto *et al.*, 2012; Bregman *et al.*, 2016). Sin embargo, cabe aclarar que no siempre mayor complejidad estructural de los estados sucesionales avanzados se correlaciona con una mayor diversidad de especies, pues también interactúa con

la escala espacial de los parches de bosque, rasgos de historia natural y complejidad estructural del paisaje, puesto que los patrones de diversidad y composición son multicausales (Moura *et al.*, 2013). Un ejemplo de esto lo evidencian los insectívoros de sotobosques o frugívoros de gran masa corporal que dependen de la conectividad funcional, en sinergia con una matriz con mayor calidad de hábitat, y no únicamente de la complejidad estructural y florística al interior de los parches de bosques (Silva *et al.*, 1996; Ferraz *et al.*, 2007).

Los cambios significativos observados en la composición corresponden a especies y grupos propios de áreas más conservadas, principalmente de las familias Tinamidae, Psittacidae, Thamnophilidae y Cotingidae (Haugassen y Peres, 2008; Moura *et al.*, 2013). Los estados sucesionales tempranos también presentaron algunos integrantes de estos grupos taxonómicos, pero con una representatividad y abundancia menor. En el bosque de referencia los frugívoros de mayor masa corporal (*e.g.* *Ramphastos tucanus*, *Penelope jacquacu* y *Amazona* spp.) fueron las que más contribuyeron a la diferenciación de la composición de comunidades en relación con otras edades de sucesión. Este resultado podría ser importante ya que los frugívoros grandes, y algunos insectívoros de sotobosque,

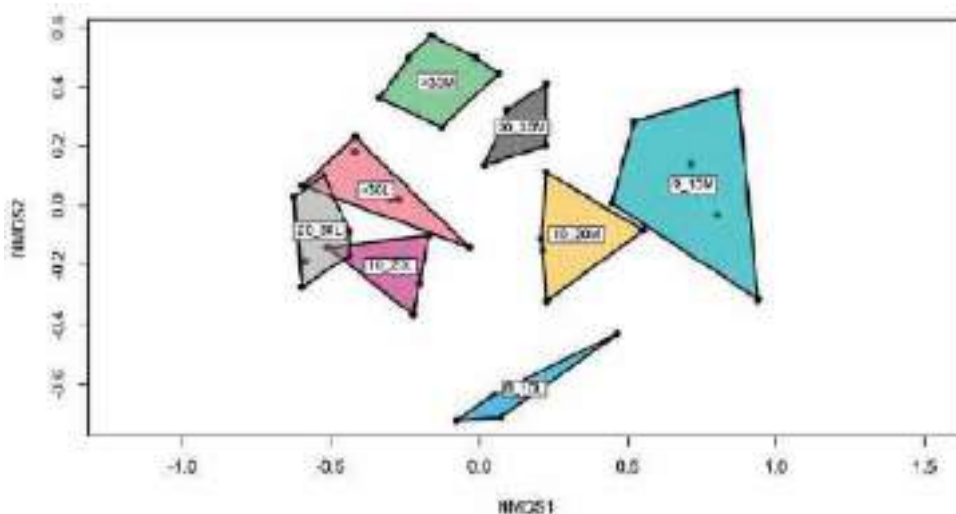


Figura 6.3. Análisis de escalamiento no métrico multidimensional (NMFDS), basado en una distancia de similitud de Bray-Curtis, los ejes representan distancias arbitrarias con el fin de evaluar el solapamiento y diferencias de las comunidades, cada punto corresponde a puntos de muestreo al interior de bosque. Se observa una separación de las comunidades tanto a nivel de unidad fisiográfica (montaña vs. lomerío) y edades de sucesión ecológicas en el departamento de Caquetá. **Fuente:** Elaboración propia

son considerados especies de alta sensibilidad a los disturbios ya que requieren de bosques continuos y conservados para su supervivencia, por lo cual, podría recomendarse la restauración de áreas de bosques secundarios en planes de conservación, que permitirían asimismo, la conservación de especies propias de bosque y sotobosque como

Hyponecmoides peruviana y *Tinamus* spp, entre otras (Silva *et al.*, 1996; Bergman *et al.*, 2016). Lo anterior también se evidenció en la proporción de especies e individuos con sensibilidad al disturbio antrópico (Parker *et al.*, 1996) la cual fue más alta y presentó diferencias significativas en los bosques de mayor edad y de referencia (Figura 6.4).

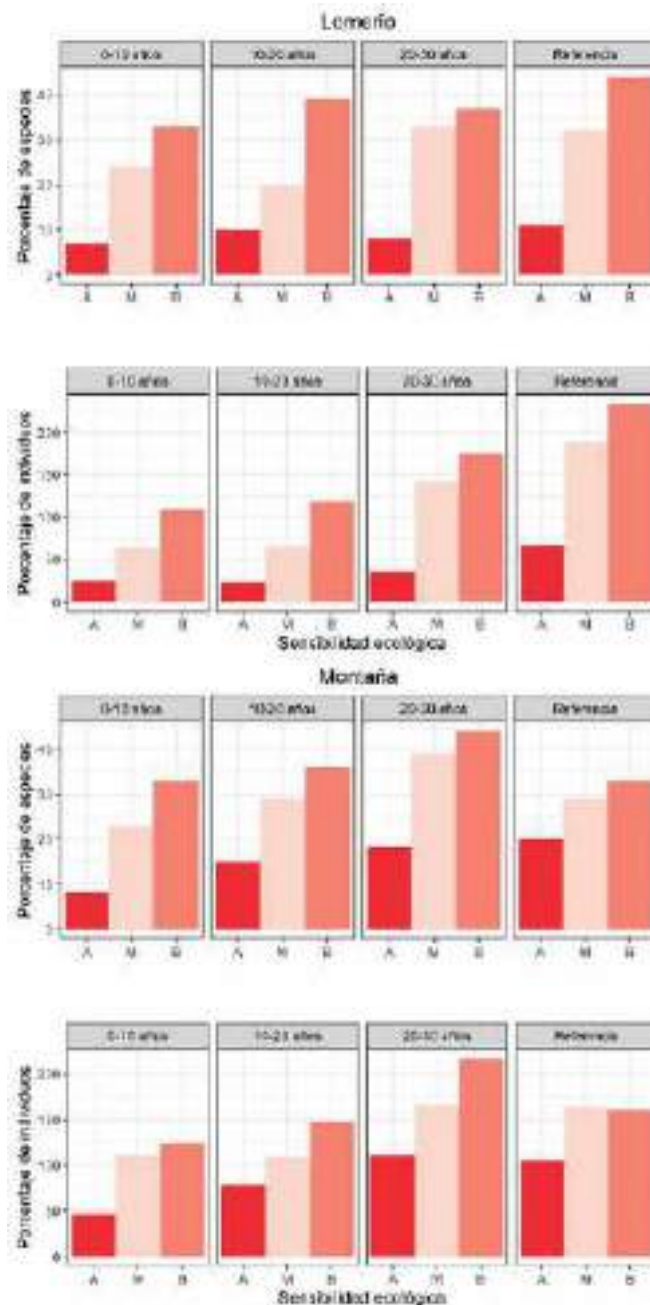


Figura 6.4. Aves sensibles a disturbios antrópicos en diferentes edades de sucesión y unidades fisiográficas en el departamento de Caquetá. A: sensibilidad alta, M: sensibilidad media, B: sensibilidad baja.

Fuente: Elaboración propia



A.



B.



C.



D.





Foto 6.1. *Icterus chroconotus* (A) especie generalista y omnívora de baja sensibilidad al disturbio antrópico y asociada a bosques jóvenes de menos de 10 años de sucesión. *Tachyphonus surinamus* hembra (B) especie frugívora de borde de bosques y con sensibilidad media al disturbio antrópico. trepatroncos insectívoro asociado a bosques de mayor edad de sucesión *Celeus flavus* (C) carpintero insectívoro asociadas a bordes de bosque de edades de sucesión intermedia (10-20 años) y con sensibilidad media al disturbio antrópico. *Celeus grammicus* (D) carpintero insectívoro con alta sensibilidad al disturbio antrópico y asociado a bosques de referencia y con mayor edad de sucesión (> 20 años). **Fotos:** Néstor Espejo





6.2.2. Diversidad funcional de la avifauna

A través de la diversidad funcional de la avifauna se evaluaron procesos ecosistémicos que potencialmente puedan brindar elementos para el diseño e implementación de estrategias de restauración ecológica en bosques degradados (Luck *et al.*, 2012; 2013). Para tal fin, se definieron los siguientes grupos funcionales *a priori*: frugívoros, insectívoros y nectarívoros, los que a su vez están relacionados con las funciones ecosistémicas de dispersión de semillas, polinización y control biológico, respectivamente. Estos grupos funcionales pueden incluir especies de diferentes taxones, por ejemplo, para el servicio de dispersión de semillas se pueden incluir especies de aves frugívoras de diferentes familias (Cotingidae,

Thraupidae y Pipridae, entre otros), para el servicio de control biológico insectívoros (Tyrannidae, Tachyphoridae y Troglodytidae, entre otros) y para el servicio de polinización, nectarívoros de la familia Trochilidae (Sekercioglu, 2006). Los rasgos funcionales seleccionados están relacionados con tres ejes principales del nicho ecológico: forrajeo, dispersión y tamaño corporal. En este estudio se utilizaron rasgos funcionales cuantitativos ya que son mejores predictores de la contribución a determinadas funciones ecosistémicas, como la eficiencia en el control de biológico para especies insectívoras/carnívoras y la dispersión espacial para el caso de la dispersión de semillas y polinización (Luck *et al.*, 2012; Luck *et al.*, 2013; López-O *et al.*, 2015) (Tabla 6.1).

Tabla 6.1. Rasgos funcionales evaluados y su relación con procesos ecosistémicos.

#	Rasgo funcional	Unidad de medida	Eje multirasgos	Descripción (tomado de López-O <i>et al.</i> , 2015)	Ejemplo
1	Culmen desde las narinas	Milímetros (mm)	2_Forraejo	Se define como la longitud, en línea recta, entre el punto anterior de las narinas hasta la punta del pico. Este rasgo y la forma del pico están relacionados con el tamaño y tipo de alimento consumido por un individuo y en algunos grupos-Trochilidae- se utiliza para determinar el sexo de los individuos y la interacción entre el tamaño del pico y el tamaño de la flor polinizada.	 <p><i>Baryphthengus martii</i></p>
2	Alto del pico	Milímetros (mm)	2_Forraejo	Es el ancho del pico desde las narinas con el pico completamente cerrado, este rasgo brinda información útil para inferir el tipo de alimento consumido, la estrategia de forrajeo y el hábitat de preferencia, además se puede asociar con procesos de dispersión de semillas, control de plagas y tasas de metabolismo.	 <p><i>Capito auratus</i></p>
3	Comisuras	Milímetros (mm)	2_Forraejo	Es la longitud entre las comisuras localizadas entre la base de la maxila y la mandíbula. Es un rasgo de fácil medición y está asociado principalmente con la alimentación, particularmente con la estrategia de forrajeo, tamaño de presa y frutos.	 <p><i>Rhynchocyclus olivaceus</i></p>
4	Cola	Milímetros (mm)	3_Dispersión	Se define como la longitud de la rectriz o timonera más larga. La forma de la cola está sujeta a selección sexual, especialmente en aves con dimorfismo sexual y especialización de forrajeo.	 <p><i>Glyphorhynchus spirurus</i></p>

5	Tarso	Milímetros (mm)	2_Forraejo	Se define como la longitud entre la saliente ósea parecida al tobillo hasta la parte frontal de la última escama, justo antes del comienzo de los dedos. El tamaño del tarso se ha utilizado como predictor del comportamiento de forrajeo en aves insectívoras, y está correlacionado con el tamaño del cuerpo y las habilidades para atrapar presas mediante múltiples estrategias.	 <i>Catharus minimus</i>
6	Cuerda alar	Milímetros (mm)	3_Dispersión	Es la distancia entre el carpo y la punta de la pluma primaria más larga, manteniendo el ala cerrada y sin hacer presión sobre esta. La cuerda alar es una medida que se asocia con aspectos de capacidad de dispersión, migración, maniobras de vuelo y estrategias de forrajeo. Por ejemplo, alas largas y puntiagudas están relacionados con una alta capacidad de dispersión, mientras que alas cortas y redondeadas se relacionan con aves de vuelos cortos.	 <i>Setophagas triata</i>
7	Índice de Kipp	Milímetros (mm)	3_Dispersión	Se define como la distancia lineal que existe entre la longitud de la pluma primaria más larga y la pluma secundaria más larga. Esta medida es incluida dentro de una fórmula denominada como el índice de Kipp. Este rasgo se relaciona con la capacidad de dispersión de una especie, aerodinámica de vuelo, comportamiento de las especies migratorias y distancia de dispersión natal.	 <i>Myiarchus ferox</i>
	Masa	Gramos (g)	1_Masa	La masa del individuo es un rasgo relacionado con la tasa metabólica, comportamiento de forrajeo, longevidad y tamaño del área de acción. Adicionalmente, está relacionado con la fisiología, aerodinámica y capacidad de dispersión de semillas.	

Fuente: Elaboración propia

Fotos: Néstor Espejo

Los rasgos funcionales fueron recolectados directamente en campo a través de la captura de individuos con redes de niebla y se complementó con especímenes con trabajo en museos, especialmente con especies colectadas en la Amazonia nor-occidental colombiana, depositadas en la Colección de Ornitología del Instituto de Ciencias Naturales (ICN) de la Universidad Nacional. En total, se midieron 1.437 individuos, 1.192 corresponden a trabajo en colecciones biológicas y 245 a capturas en el área de estudio, para un promedio de $5,1 \pm 3,6$ individuos por especie, lo que garantiza una muestra adecuada que pueda abarcar la variabilidad multirasgo de los ensamblajes (Trisos *et al.*, 2014). Con base en los rasgos colectados se evaluaron las siguientes métricas de diversidad funcional: riqueza funcional (FRic) la cual evalúa la dispersión de las especies en el espacio del rasgo, equidad funcional (FEve) que describe la uniformidad en la distribución de la abundancia en el espacio del rasgo, divergencia funcional (FDiv) la cual estima la separación en la distribución de la abundancia en el espacio rasgo y la dispersión funcional (FDis) que representa la distancia promedio de las especies al centroide de la

comunidad (Violle *et al.*, 2007; Mouchet *et al.*, 2010). La información colectada permitió identificar una transición y cambio morfológico representado en la diversidad funcional y a escala de comunidad, conforme aumenta la edad de sucesión todas las métricas de diversidad funcional aumentan, este patrón fue especialmente marcado en la dispersión funcional (FDis) tanto en bosques de lomerío (F:3.1, $p < 0,05$) y montaña (F:2.8, $p < 0,05$) (Figura 6.5).

Se examinó en detalle los frugívoros, insectívoros y nectarívoros, dividiendo sus rasgos morfológicos en diferentes ejes de nichos (forrajeo, dispersión y tamaño corporal) a través de análisis de componentes principales secuenciales (Trisos *et al.*, 2014). Con base en lo anterior, se examinó la influencia de las edades de sucesión en los procesos ecosistémicos y resiliencia (Oliver *et al.*, 2015). Los resultados observados sugieren que las funciones ecosistémicas que proveen las aves están mejor conservadas y son más estables en bosques de mayor edad de sucesión y referencia, tanto para bosques de lomerío como de montaña (Bregman *et al.*, 2016). Caso contrario se registró en los bosques de menor edad (0-10 años), donde la diversidad funcional disminuye, lo

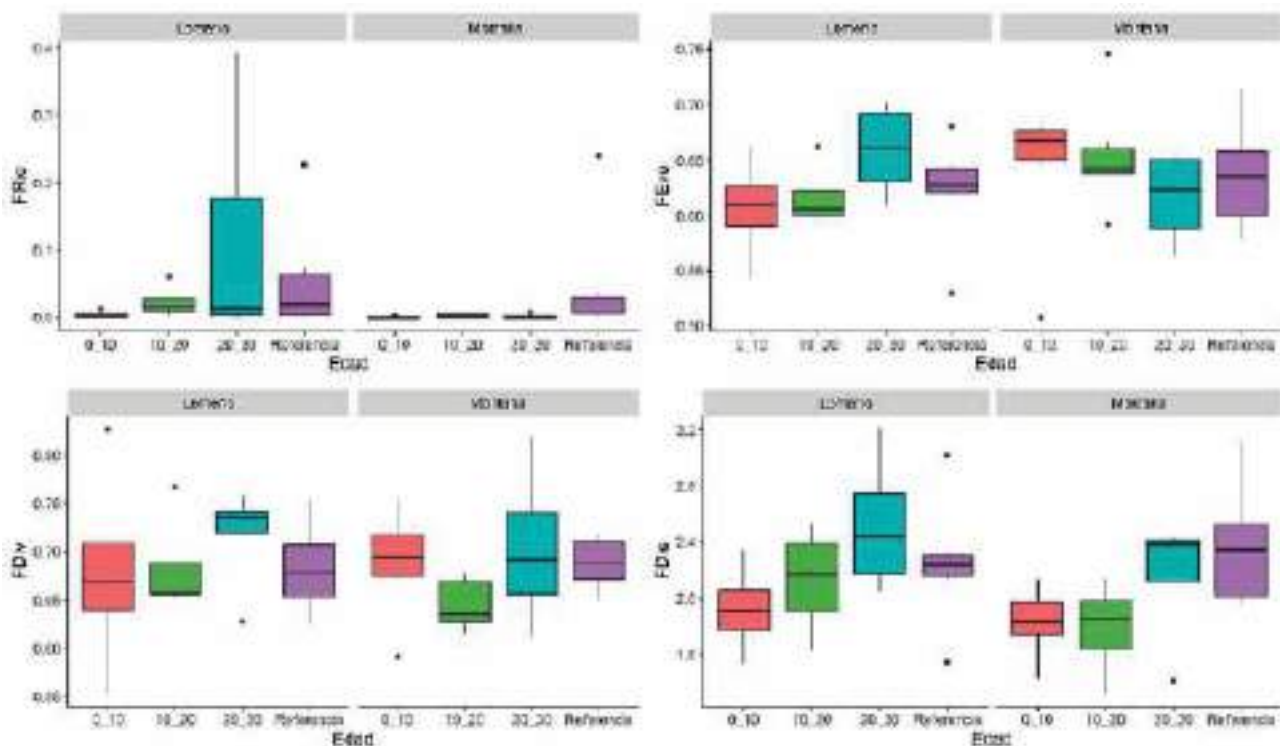


Figura 6.5. Patrones de diversidad funcional a escala de ensamblaje. **Fuente:** Elaboración propia

que sugiere que podrían colapsar funciones ecosistémicas (e.g. dispersión de semillas, polinización y control biológico) ante futuros impactos como la transformación del hábitat, lo anterior tendría gran importancia en futuros escenarios de degradación ecosistémica y aumento de huella ecológica de la Amazonia nor-occidental colombiana (Correa-Ayram *et al.*, 2020). Los anteriores resultados refuerzan la idea de que los bosques de referencia mejor conservados y los de edades de sucesión más avanzada (>20 años) son importantes para maximizar la riqueza de especies y mantener procesos ecosistémicos en paisajes degradados (Bregman *et al.*, 2016).

En la Amazonia, varios estudios reportan que la diversidad de frugívoros e insectívoros, en menor medida nectarívoros, se relaciona con la complejidad

de hábitat y estado sucesional del bosque (Peres y Palacios, 2007; Ferraz *et al.*, 2007; Moura *et al.*, 2013; Hidasi-Neto *et al.*, 2012). El número de especies en estos tres grupos funcionales disminuyó en bosques más jóvenes (0-10 años), indicando que la remoción de algunas características estructurales de sus hábitats tales como la disminución de troncos y árboles caídos, árboles con cavidades para refugio y anidación, frutos y flores, así como de especies vegetales de mayor porte y porcentaje de cobertura del dosel, pueden influir tanto en la composición como abundancia relativa estas especies (Bregman *et al.*, 2016) (Figura 6.5). Este patrón, especialmente marcado en insectívoros y frugívoros, es dependiente de los cambios en la composición de la comunidad. Con cambios en el largo del pico entre especies de



A.)



B.)



C.)



D.)

Foto 6.2. Aves insectívoras. *Atticora fasciata* (A) especie de golondrina de pico corto y alas puntiguda asociada a áreas abiertas y bosques de menor edad de sucesión. *Hemitriccus striaticollis* (B) especie insectívora asociadas a bordes de bosque de edades de sucesión intermedia (10-20 años) y con poblaciones disyuntas en la Amazonia occidental colombiana. *Microcerculus marginatus* (C) especie insectívora de suelo de bosque presente en bosques secundarios de mayor edad (>20 años) y de referencia. *Glyphorhynchus spirurus* (D) trepatroncos insectívoro asociado a bosques de mayor edad de sucesión. **Fotos:** Néstor Espejo

bosques maduros y jóvenes, este cambio es debido a la variación entre insectívoros con picos largos y gráciles de bosques maduros y referencia (e.g. *Microcecurus*, *Dendrocincla*) a especies de pico corto y ancho asociados a áreas más abiertas (e.g. *Atticorafasciata*) (Foto 6.2). Para el caso de frugívoros se observan patrones similares, con picos más pequeños y cortos en bosques jóvenes (e.g. *Thraupis*, *Euphonia* y *Tersina*), y en bosques maduros las especies con picos largos y anchos (*Ramphastos* spp.) y de gran masa corporal (*Penolope jaquacu* y *Cephalopterus ornatus*) (Bregman *et al.*, 2016).

Los cambios descritos según la edad de sucesión, no solo se observan en los ejes de nicho relacionados con el forrajeo. En ejes relacionados con la dispersión y locomoción hay cambios importantes los cuales

están relacionados con la pérdida de insectívoros del suelo y sotobosque que presentan una dispersión espacial baja (alas más redondeadas), y que son más sensibles a extinciones locales en bosques degradados y aislados (Bregman *et al.*, 2016). En esta transición se observó claramente, ya que solo en bosques con más de 30 años se registraron insectívoros de baja dispersión (*Hyponecmoides peruviana*), mientras en los bosques más jóvenes hay mayor presencia de insectívoros de dosel con mayor movilidad y asociados a áreas abiertas (*Tyrannus melancholicus*). Es preocupante la baja diversidad de insectívoros de suelo de bosque y sotobosque, ya que en los bosques de mayor edad solo se registraron entre 2-4 especies cuando en otras localidades de la Amazonia colombiana, se observaron ensamblajes

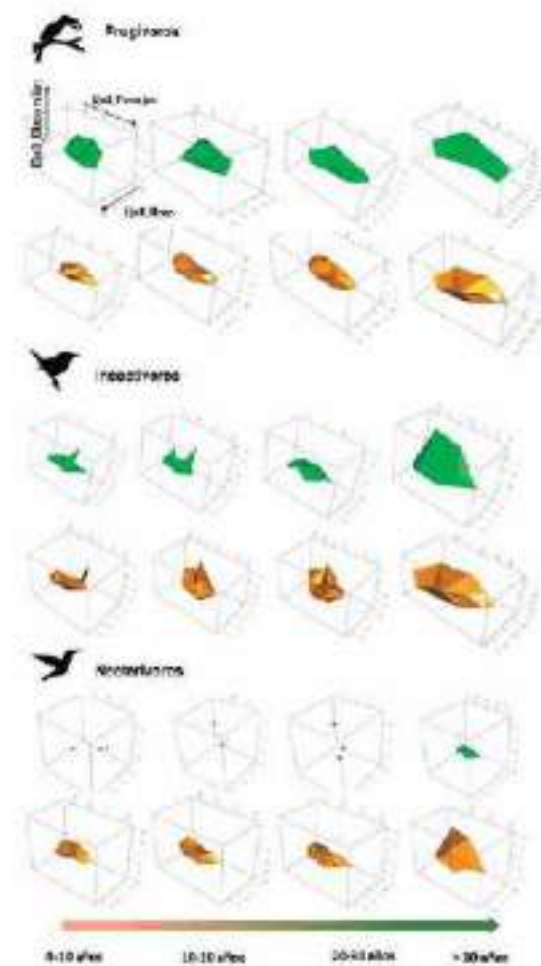


Figura 6.6. Volumen del morfoespacio multivariado compuesto por ejes de nicho trófico relacionados con el forrajeo, dispersión espacial y masa corporal. Los polígonos verdes corresponden a bosques de lomerío y los naranja a bosques de montaña en el departamento de Caquetá. **Fuente:** Elaboración propia

de más de 40 especies. Es necesario considerar y evaluar la posibilidad de que la degradación a escala de paisaje y la baja conectividad predominante en los paisajes evaluados, estén promoviendo procesos de extinción locales de este grupo de aves (Ferraz *et al.*, 2007).

Finalmente, se puede concluir que al evaluar la resiliencia y estabilidad de los grupos funcionales que soportan procesos ecosistémicos utilizando todos los ejes de nicho y rasgos funcionales, se observó un patrón de contracción de la redundancia funcional en edades sucesionales más tempranas (0-10 años), mientras que en las edades más avanzadas (>30 años) y bosques de referencia, el morfoespacio multidimensional es mayor, lo que indica que hay más variabilidad y volumen funcional que podría indicar una mayor resiliencia y estabilidad ecosistémica ante futuros disturbios, principalmente en funciones relacionadas con el control biológico y dispersión de semillas (Bregman *et al.*, 2016) (Figura 6.6).

6.2.3. Redes de interacción trófica

Para las redes de interacción entre aves frugívoras y plantas dispersadas con potencial para la restauración ecológica, se realizaron eventos de observación libres en transectos (3-5 km) que atravesaron todos los bosques fragmentados y de referencia evaluados, cubriendo bordes e interior de bosque. Las aves que se observaron consumiendo frutos fueron consideradas como potenciales dispersores de semillas, incluyendo los depredadores (*e.g.* Psittacidae), y que pueden facilitar procesos de dispersión secundaria (Schupp *et al.*, 2010). Con base en información de las plantas consumidas en los transectos libres y muestras de semillas recolectadas en las fecas de las aves capturadas en redes de niebla, se elaboraron las redes de interacción bipartitas (aves-plantas) por edad de sucesión y unidad fisiográfica, de esta manera se buscó establecer la estructura de las redes y su potencial resiliencia. Las muestras de semillas y plantas fueron colectadas y determinadas en la colección de referencia en el Herbario Amazónico de Colombia – COAH del Instituto SINCHI.

Un total de 70 especies de plantas fueron consumidas activamente por la avifauna frugívora, distribuidas en nueva familias (Araceae, Cecropiaceae,

Clusiaceae, Fabaceae, Piperaceae, Boraginaceae, Loranthaceae, Commelinaceae). Los bosques de referencia, tanto de lomerío y montaña presentaron el mayor número de especies consumidas con 38 y 36 especies respectivamente, mientras que los bosques de edades más tempranas presentaron menos de 15 especies (0-10 años) (Anexo 2 y 3).

Para evaluar la estructura de la red de interacciones se calculó el número de especies de plantas (P), el número de aves frugívoras (A) y el tamaño de la red ($S=A + P$). También se determinó las interacciones potenciales ($Aves_A \times Plantas_P$), el número observado de interacciones (L), la densidad de la red $DR=L/(A+P)$ y la conectancia $C= L/ (AxP)$; estas métricas cuantifican el número de interacciones por especie y la proporción de interacciones observadas en relación al número total de potencial interacciones, brindando información relacionada con la estabilidad de las redes de frugivoría (Bascompte *et al.*, 2003).

Para los frugívoros en los bosques de mayor edad el número de interacciones aumentó paulatinamente, tanto para lomerío y montaña, con un patrón cada vez más anidado y equitativo. A nivel de la red se registraron un total de 60 especies de aves (A) que consumieron frutos de 70 especies de plantas (P) para un tamaño de red que oscilaba de 29 (lomerío 0-10 años) a 82 especies (bosques de referencia de montaña). El número de interacciones potenciales ($A \times P$) osciló entre 186 y 1.680, con mayores valores en los bosques de referencia. Respecto a la conectancia (C) esta fue mayor en edades más tempranas de sucesión, alcanzando sus valores mínimos en bosques de sucesión temprana y los valores máximos en los bosques de referencia de montaña y lomerío (Figura 6.7).

De acuerdo con lo anterior, las redes de frugivoría de bosques de referencia de montaña y lomerío, se encuentran anidadas, lo que indica que hay un grupo de generalistas con más interacciones que interactúan con un subconjunto de las especies con menos interacciones (Bascompte *et al.*, 2003). Se destaca que, tanto en montaña como lomerío, las plantas de semillas pequeñas (*Miconia* spp.) y los frugívoros pequeños (*e.g.* *Tangara* spp., *Ramphocelus carbo*) forman el principal módulo de la red. Adicionalmente, algunas plantas de crecimiento intermedio (*Trema micrantha*, *Hyeronima* spp.) son importantes,

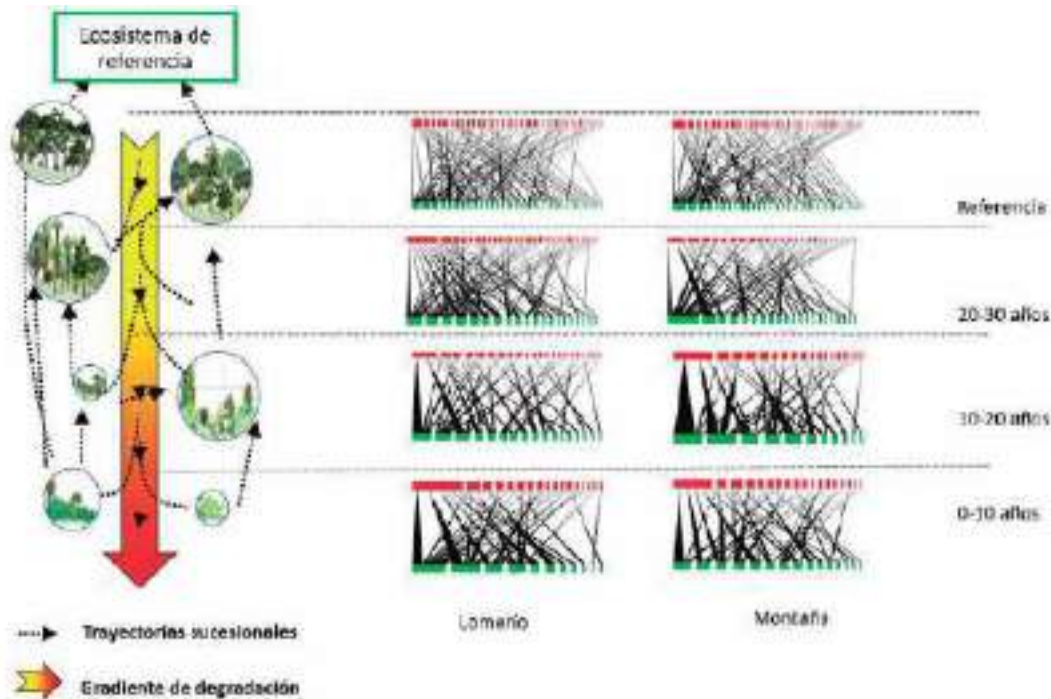


Figura 6.7. Redes de interacción bipartita de aves frugívoras (rojo) y plantas (verde), el tamaño de la línea negra indica la frecuencia de interacción y su relación con la sucesión y unidad fisiográfica de bosques fragmentados de la Amazonia nor-occidental colombiana. **Fuente:** Elaboración propia

pues son conectores para otros módulos de la red compuestos por plantas de semillas grandes con crecimiento lento (Lauraceae) y frugívoros de mayor masa corporal (Cotingidae y Cracidae) (Foto 6.3).

Los análisis efectuados, demuestran que la robustez de las redes de frugivoría son mayores en edades de sucesión avanzadas; por este motivo, las redes de bosques de estados sucesionales tempranos colapsarían más rápido si se eliminan las plantas/aves más conectadas en la red como la relación *Miconia-Tangara*, las que además son claves en las primeras edades de sucesión ecológica de bosques fragmentados (Stevenson *et al.*, 2015) (Figura 6.8). Las diferencias en tamaño de la red, también se traducen en diferencias en composición de las semillas dispersadas por aves. A nivel ecológico, las grandes aves frugívoras (Ramphastidae y Cracidae) están concentradas en bosques de referencia y reflejan cambios importantes en la dispersión de semillas y trayectorias de regeneración luego de una perturbación (Stevenson *et al.*, 2015). En los bosques maduros y de referencia evaluados predominan especies de frutos monospermos con semillas

y mayor contenido de ácidos grasos y patrones de floración supra anuales (e.g. Lauraceae, Vioaceae); mientras que en los bosques jóvenes el consumo de frutos estaba centrado en especies de frutos pequeños, con muchas semillas, mayor proporción de carbohidratos hidrosolubles y floración asincrónica (Melastomataceae y Urticaceae).

Adicionalmente, se evaluó la efectividad de la dispersión de las aves frugívoras en bosques fragmentados, a partir de 340 semillas y 16 morfotipos para todas las edades de sucesión a colectados de 43 muestras de materia fecal obtenidas mediante capturas con redes de niebla, las especies capturadas pertenecían principalmente a frugívoros pequeños y medianos (Thraupidae y Pipridae) de sotobosque, no se capturaron frugívoros grandes de dosel como tucanes y pavas. Las muestras de semilla recolectadas fueron dispuestas en cajas de Petri a temperatura de 22°C y luz natural durante tres semanas; para mantener la humedad se utilizó papel de filtro y se humidificó cada tres días aplicando Vitavax® para evitar la proliferación fúngica. En general, se observó un porcentaje bajo de germinación (<13%),



A.)



B.)



C.)



D.)



E.)



F.)

Foto 6.3. Aves frugívoras. *Lepidothrix coronata* macho (A) y *Tangara mexicana* (B) especies de aves frugívoras que consumen frutos con semillas pequeñas. *Setophaga castanea* macho (C), especie migratoria de Norteamérica que consume insectos y ocasionalmente frutos de semilla pequeña (e.g. *Miconia* sp.). *Ortalis garrula* (D) y *Trogon viridis* (E) son especies de aves frugívoras de mayor masa corporal asociadas a bosques de mayor edad de sucesión y que consumen frutos de semillas más grande (e.g. Lauraceae). *Pionites melanocephalus* (F) especie de loro que a pesar de consumir el endospermo de las semillas ocasionalmente puede dispersar semillas y favorecer dispersión secundaria. **Fotos:** Néstor Espejo

Siglas **AVES:** **Am.o** *Amazona ochrocephala*, **Ar.s** *Ara severus*, **Br.c** *Brotogeris cyanoptera*, **Ca.a** *Capito aurovirens*, **Ca.au** *Capito auratus*, **Ca.c** *Cacicus cela*, **Ca.m** *Catharus minimus*, **Ca.u** *Catharus ustulatus*, **Ce.o** *Cephalopterus ornatus*, **Ci.l** *Cissopis leverianus*, **Eu.c** *Euphonia chrysopasta*, **Eu.l** *Euphonia laniirostris*, **Eu.x** *Euphonia xanthogaster*, **Ge.m** *Geotrygon montana*, **Ix.x** *Ixothraupis anthogastra*, **La.t** *Lamprosar tanagrinus*, **Le.c** *Lepidothrix coronata*, **Le.l** *Legatus leucophaius*, **Li.v** *Lipaugus vociferans*, **Ma.m** *Manacus manacus*, **Ma.r** *Machaeropterus regulus*, **Me.p** *Megarynchus pitangua*, **My.c** *Myiozetete scayanensis*, **My.g** *Myiozetetes granadensis*, **Or.g** *Ortalis guttata*, **Pa.c** *Patagioenas cayennensis*, **Pa.g** *Paroaria gularis*, **Pa.p** *Patagioenas plumbea*, **Pa.s** *Patagioena subvinacea*, **Pe.j** *Penelope jacquacu*, **Pi.m** *Pionus menstruus*, **Pi.r** *Piranga rubra*, **Pi.s** *Pitangus sulphuratus*, **Pit.m** *Pionites melanocephalus*, **Ps.a** *Psarocolius angustifrons*, **Pt.a** *Pteroglos susazarae*, **Pt.c** *Pteroglos suscastanotis*, **Pt.i** *Pteroglos susinscriptus*, **Pt.p** *Pteroglos suspluricinctus*, **Ra.c** *Ramphocelus carbo*, **Ra.t** *Ramphastos tucanus*, **Ra.v** *Ramphastos vitellinus*, **Sa.m** *Saltator maximus*, **Se.s** *Setophaga striata*, **Ta.m** *Tangara mexicana*, **Ta.n** *Tangara nigrocincta*, **Ta.r** *Tachyphonus rufus*, **Ta.s** *Tachyphonus surinamus*, **Te.v** *Tersina viridis*, **Th.e** *Tharupis episcopus*, **Th.p** *Tharupis palmarum*, **Ti.c** *Tityra cayana*, **Ti.i** *Tityra inquisitor*, **To.c** *Todirostrum chrysocrotaphum*, **Tr.v** *Trogon viridis*, **Tu.i** *Turdus ignobilis*

PLANTAS: **Vi.f** *Vireo flavoviridis*, **Vi.o** *Vireo olivaceus*, **A.s** *Aniba* sp1, **C.b** *Chrysochlamys* cf. *bracteolata*, **C.c** *Cedrelinga cateniformis*, **C.f** *Cecropia ficifolia*, **C.h** *Clidemia hirta*, **C.l** *Clusia lineata*, **C.m** *Clusia* cf. *minor*, **C.n** *Casearia nigricans*, **C.p** *Cordia panamensis*, **C.s** *Casearia* sp1, **F.g** *Ficus gujanensis*, **F.s** *Ficus* sp., **G.g** *Guarea guidonia*, **G.s** *Geonoma* sp., **H.a** *Hyeronima alchorneoides*, **H.f** *Henriettea fascicularis*, **H.o** *Hieronyma oblonga*, **I.p** *Ilex* cf. *petiolaris*, **L.n** *Lacistema nena*, **L.p** *Laetia procera*, **L.s** *Loranthaceae* sp., **M.a** *Miconia affinis*, **M.d** *Miconia dolichorrhyncha*, **M.e** *Miconia elata*, **M.p** *Mendoncia pedunculata*, **M.s** *Miconia* sp., **M.t** *Miconia trinervia*, **N.c**

Nectandra cuspidata, **O.a** *Oryctanthu salveolatus*, **O.b** *Oenocarpus bataua*, **O.l** *Ocotea longifolia*, **O.p** *Ochroma pyramidale*, **O.s** *Ocotea* sp1, **P.c** *Piper cf. cornifolium*, **P.g** *Palicourea grandifolia*, **P.m** *Palicourea mansoana*, **P.s** *Pouteria* sp1, **P.v** *Phyllanthus valleanus*, **P.w** *Philodendron wittianum*, **S.g** *Siparuna guianensis.*, **S.s** *Schefflera* sp1, **T.m** *Trema micrantha*, **T.s** *Tovomita* sp1, **V.b** *Vismia baccifera*, **V.s** *Virola* sp. **Fuente:** Elaboración propia

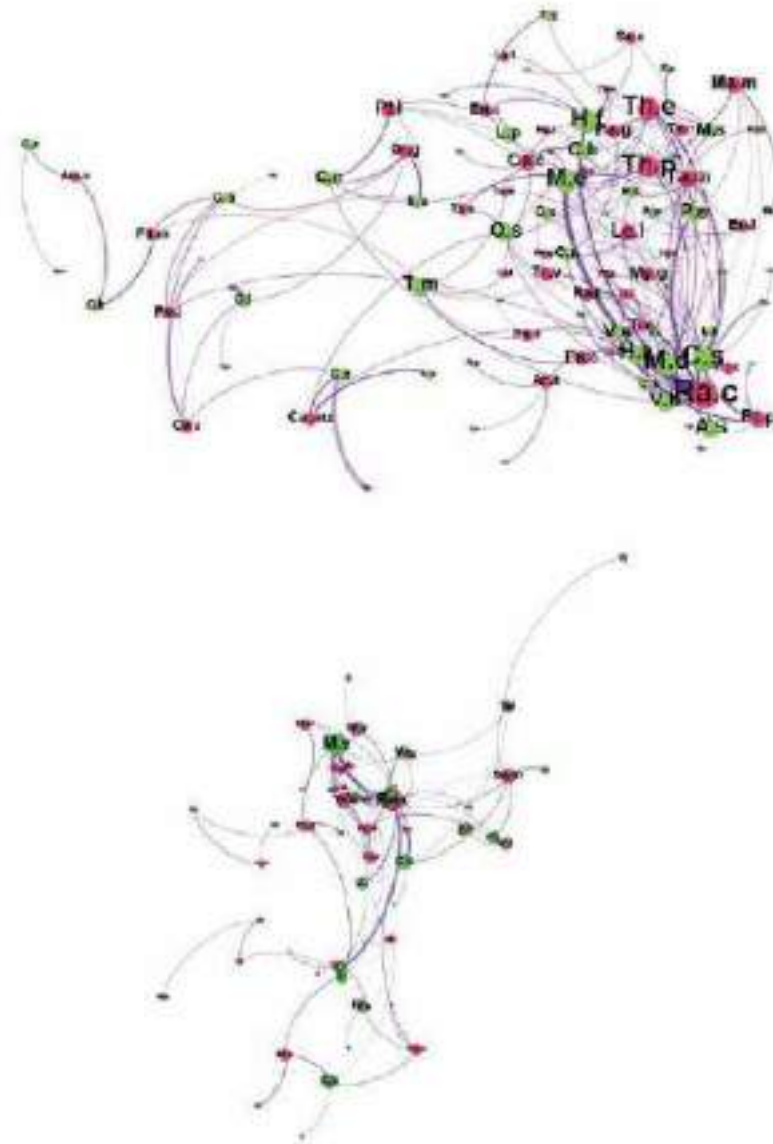


Figura 6.8. Redes de interacción de frugivoría en bosques fragmentados de lomerío (arriba) y montaña (abajo) en el departamento de Caquetá.

pero una alta variación de especies de melatomataceae (porcentajes de germinación mayores a 50%) (e.g. *Clidemia*, *Miconia* y *Henrrietta*), este grupo de especies son importantes en las primeras etapas de sucesión y normalmente presentan problemas en su propagación en viveros.

En conclusión, se evidencia que la composición, estructura y función de la avifauna aumentan a mayor edad de sucesión de los bosques. De esta manera, indicadores como el volumen funcional de rasgos morfométricos y métricas relacionadas con el aumento del número de interacciones de aves frugí-

voras (e.g. conectancia, tamaño de red, entre otros) son valiosas para evaluar la recuperación de atributos funcionales en proyectos de restauración ecológica en paisajes con alta fragmentación de la Amazonia nor-occidental colombiana y, constituyen indicadores fiables para estimar y monitorear el avance y éxito de la restauración a largo y mediano plazo, puesto que si las áreas restauradas carecen de dispersores y procesos biológicos vinculados con la función ecosistémica, donde probablemente las estrategias de restauración no sean sostenibles a largo plazo.

La información obtenida, aporta elementos en la construcción de un modelo conceptual que permita obtener una perspectiva de las múltiples trayectorias sucesionales de los bosques secundarios y de cómo estas pueden intervenir en sus diferentes estados para superar las barreras bióticas y físicas de los sistemas degradados (SER, 2004), vinculando la avifauna como moduladores e indicadores de la efectiva restauración de procesos y atributos de la biodiversidad (Contreras-Rodríguez y Peralta-Zapata, 2015).

Finalmente, el monitoreo de los procesos de restauración es clave para determinar si los anteriores supuestos y objetivos fueron alcanzados, y si la facilitación de la sucesión natural mantiene los patrones esperados. A través de la evaluación periódica de los diferentes atributos de la biodiversidad, estructura, función y composición de la avifauna, se puede establecer la trayectoria de la restauración ecológica en diferentes escalas temporales. Se evidencia una desviación de la trayectoria deseada (e.g. no hay recuperación de estructura y función), sin embargo, con un manejo adaptativo producto del monitoreo se podrían realizar acciones pertinentes para restablecer la trayectoria.

6.3. Comunidades de murciélagos en la sucesión de bosques secundarios

6.3.1. Composición y estructura de murciélagos y semillas dispersadas en ecosistemas fragmentados

La especie *Carollia perspicillata* fue la más representativa con una abundancia relativa de 66,10% y un total de 39 individuos capturados, esto se debe a

que presenta fácil adaptación a la disponibilidad de recursos alimenticios y de sitios de descanso (Loayza y Larrea-Alcázar, 2006). Además, se ha registrado en estudios anteriores su importancia como donde frugívoro típico, son muy numerosos en muchas localidades de la región neo tropical (Barquez *et al.*, 2008) y suelen ser dominantes en el ensamblaje en el que estén presentes (Molinari, 1993), debido a su dieta generalista que incluye principalmente frutos, y de néctar, polen e insectos durante las temporadas de baja disponibilidad de frutas (Mello *et al.*, 2004). En las coberturas a las que se encuentran asociadas, las especies de plantas allí presentes tienen adaptaciones morfológicas marcadas de los frutos (color, olor, posición, composición química), para atraer a los murciélagos y así garantizar la dispersión de sus semillas (Charles-Dominique, 1991).

La segunda especie con mayor representatividad es *Carollia brevicauda* (16,95%) con 10 individuos, esta es muy común en áreas perturbadas y habita en una amplia gama de bosques y sábanas (Sampaio y Peters, 2008). Forrajea en bosques utilizando los niveles de vegetación del sotobosque, donde se concentra su alimentación en los frutos de arbustos y árboles pequeños (Sampaio y Peters, 2008), pero también puede consumir insectos y complementarla con el néctar en la estación seca (Baker, 2002).

6.3.1.1. Diversidad y representatividad de murciélagos en ecosistemas de lomerío

En los ecosistemas evaluados de la unidad fisiográfica de lomerío y en las cuatro edades sucesionales muestreadas, se registró un total de 274 individuos, representados en 31 especies; cuatro familias (Emballonuridae, Molossidae, Phyllostomidae y Vespertilionidae) y seis subfamilias de la familia Phyllostomidae (Carollinae, Desmontinae, Glossophaginae, Micronycterinae, Phyllostominae y Stenodermatinae). Los bosques primarios de referencia en lomerío (Lr) mostraron la mayor abundancia con 84 individuos (30,66%) seguido de L2: 82 (29,93%), L1: 69 (25,18%) y L3: 39 (14,23%) (Anexo 2 y 3). De igual forma, de acuerdo al modelo de dependencia lineal y a la curva de acumulación de especies todos los ecosistemas evaluados obtuvieron representatividad alta.

En cuanto a la abundancia relativa, la especie más representativa en todos los sitios fue *Carollia perspicillata* (L1: 23,19% con 16 individuos; L2: 58,52% con 48 individuos; L3: 15,38% con 6 individuos; Lr: 26,19% con 22 individuos); seguida de *Carollia brevicauda* (L1: 18,84% con 13 individuos; L2: 14,63% con 12 individuos; L3: 15,38% con seis individuos; Lr: 20,24% con 17 individuos (Figura 6.9).

Teniendo en cuenta el análisis de los índices de diversidad y similaridad, L3 presentó la diversidad más alta de acuerdo al índice de Shannon H' (2,55), seguida de Lr (2,42), L1 (2,20) y L2 (1,42). Según la equidad J' , la quiropterofauna más equitativa se registró en la unidad de paisaje L3 (0,92), seguida de L1 (0,83), Lr (0,82) y L2 (0,62), ya que se evidenció una dominancia alta en esta última edad sucesional L2: 0,38 y más baja en L3: 0,09, a pesar de que en

todos los casos *Carollia perspicillata* es la especie más abundante (Tabla 6.2).

Tabla 6.2. Índices de diversidad de la quiropterofauna en las edades sucesionales muestreadas del ecosistema de lomerío. (Lomerío 0 a 10 años: L1; Lomerío 10 a 20 años: L2; Lomerío 20 a 30 años: L3; Lomerío referencia: Lr) en el departamento de Caquetá.

Índices	Valores			
	L1	L2	L3	Lr
Especies	14	10	16	19
Individuos	69	82	39	84
Dominancia_D	0,14	0,38	0,09	0,13
Shannon_H	2,20	1,42	2,55	2,42
Equidad_J	0,83	0,62	0,92	0,82

Fuente: Elaboración propia

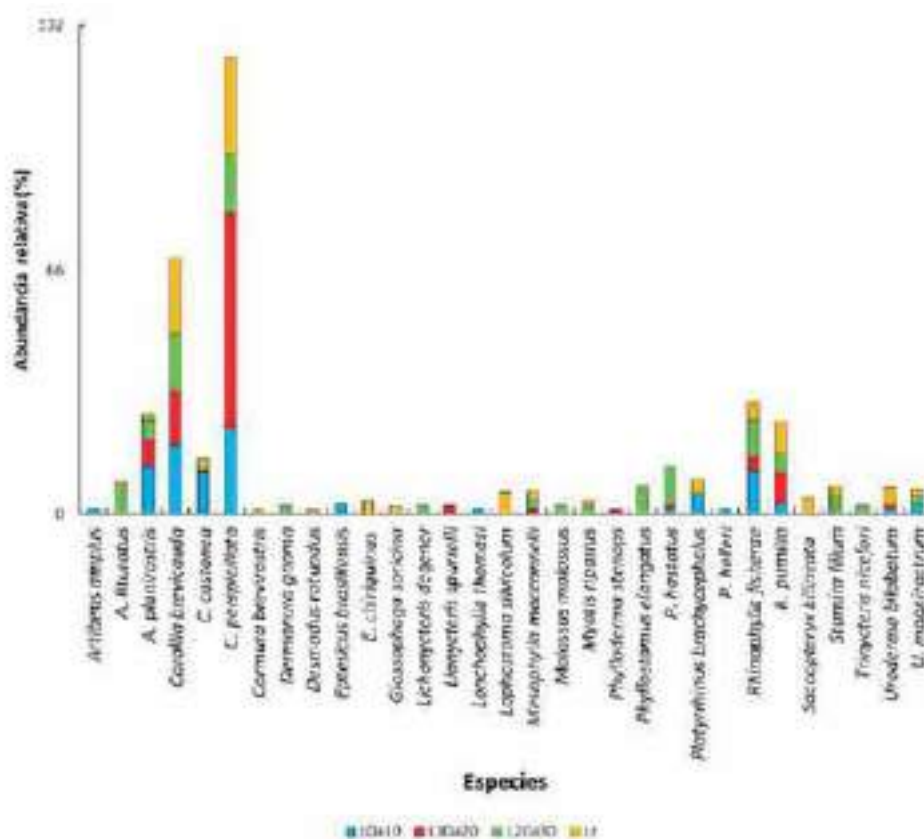


Figura 6.9. Abundancia relativa para el total de la quiropterofauna registrada en los ecosistemas de lomerío de las edades sucesionales muestreadas en el departamento de Caquetá. Lomerío de 0 a 10 años (L 0 a10) Lomerío de 10 a 20 años (l 10 A 20) Lomerío de 20 a 30 años (L 20 A 30) y Lomerío de referencia (Lr)

Fuente: Elaboración propia

6.3.1.2. Diversidad y representatividad de murciélagos en ecosistemas de montaña

Para los ecosistemas evaluados en la unidad fisiográfica de montaña, se capturaron un total de 200 individuos en las 4 edades sucesionales muestreadas, representados en 22 especies; tres familias (Molossididae, Phyllostomidae y Vespertilionidae) y cinco subfamilias de la familia Phyllostomidae (Carollinae, Glossophaginae, Micronycterinae, Phyllostominae y Stenodermatinae). La unidad de paisaje M1 obtuvo la mayor abundancia con 61 individuos (30,5%); seguido de Mr: 59 (29,5%); M1: 40(20%) y M3: 40 (20%) (Anexo 2 y 3). De igual forma, acorde al modelo de dependencia lineal y a la curva de acumulación de especies, todos los ecosistemas evaluados obtuvieron representatividades altas.

Se registraron 22 especies (M1: 11; M2: 9 M3: 12 Mr: 7) en los ecosistemas de montaña muestreados con una alta abundancia relativa, donde la especie

más representativa fue *Carollia perspicillata* (M1: 18% con 11 individuos; M2: 42,5% con 17 individuos; M3: 45% con 18 individuos; Mr: 62,71% con 37 individuos), seguida de la especie *Carollia brevicauda*. Sin embargo, en el ecosistema de montaña degradada (montaña de 0 a 10 años) la especie que registra mayor abundancia es *Sturnira lilium* con 23 individuos (37,7%) (Figura 6.10).

Teniendo en cuenta el análisis de los índices de diversidad y similaridad, la unidad de montaña 20 a 30 años presentó la diversidad más alta de acuerdo al índice de Shannon H' (1,96), seguida de montaña 0 a 10 años (1,91) y montaña referencia (1,11). Según la equidad J' la quiropterofauna es más equitativa en M1 y M2 (0,79) que en Mr (0,57), lo cual está respaldado por la dominancia que es alta en esta última edad sucesional Mr (0,45), contrario al M1 (0,21) y Md (0,23), a pesar de que en todos los casos *Carollia perspicillata* es la especie más abundante (Tabla 6.3).

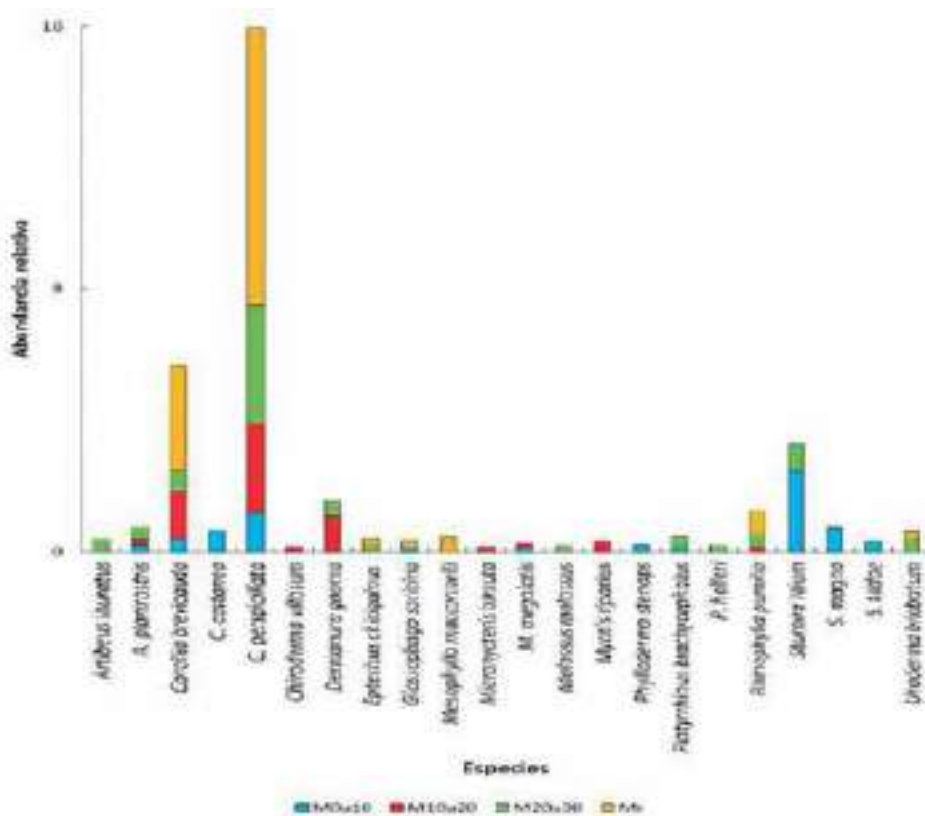


Figura 6.10. Abundancia relativa de la quiropterofauna en ecosistemas de montaña en las edades sucesionales muestreadas en el departamento de Caquetá. Lomerío de 0 a 10 años (L 0 a10) lomerío de 10 a 20 años (L 10 A 20) lomerío de 20 a 30 años (L 20 A 30) y lomerío de referencia (Lr)

Tabla 6.3. Índices de diversidad de la quiropterofauna en las edades sucesionales muestreadas del ecosistema de montaña. (Montaña 0 a 10 años: M1; Montaña 10 a 20 años: M2; Montaña 20 a 30 años: M3; Montaña referencia: Mr) en el departamento de Caquetá.

Índice	Valores			
	M1	M2	M3	Mr
Especies	11	9	12	7
Individuos	61	40	40	59
Dominancia_D	0,21	0,27	0,23	0,45
Shannon_H	1,91	1,61	1,96	1,11
Equidad_J	0,79	0,73	0,79	0,57

Fuente: Elaboración propia

6.3.1.3. Diversidad y representatividad de semillas dispersadas por murciélagos en ecosistemas de lomerío

Una vez analizadas las muestras de materia fecal, se registraron un total de 147 semillas en las cuatro edades muestreadas en el ecosistema de lomerío, representadas en 20 morfotipos; seis familias (Ara-ceae, Cecropiaceae, Clusiaceae, Fabaceae, Piperaceae y Solanaceae), dos géneros (*Cecropia* y *Vismia*) y cinco morfotipos indeterminados. La unidad de paisaje L2 obtuvo la mayor representatividad, con 61 semillas (70%) seguido de Lomerío de 0 a 10 años: 53 semillas

(45%); lomerío de referencia: 20 semillas (30%) y L1: 13 semillas (20%) (Anexo 4 y 5). Según el ajuste realizado en el modelo de dependencia lineal y la curva, en todos los ecosistemas evaluados se obtuvo una alta representatividad.

En cuanto a la abundancia relativa la especie más representativa en todos los ecosistemas fue *Vismia baccifera* (L1: 43,44% con 23 apariciones; L2: 66,70% con 40 apariciones; L3: 66,67% con nueve apariciones; Lr: 35% con siete apariciones. Seguida de *Piper cf. acutifolium* (Figura 6.11).

6.3.1.4. Diversidad y representatividad de semillas dispersadas por murciélagos en ecosistemas de montaña

Después de analizar las muestras de materia fecal, se registraron un total de 153 semillas en las 4 edades muestreadas en el ecosistema de montaña, representadas en 29 morfotipos; seis familias (Ara-ceae, Cecropiaceae, Clusiaceae, Melastomataceae, Piperaceae y Solanaceae), dos géneros (*Cecropia* y *Vismia*), dos especies (*Piper cf. acutifolium* y *Vismia baccifera*) y nueve morfotipos indeterminados. La unidad de paisaje M1 registró la mayor representatividad con 56 semillas (36,60%) seguido de Mr: 50 semillas (32,68%); M3: 34 semillas (22,22%) y M2: 13 semillas (8,50%) (Anexo 4 y 5). Según el ajuste

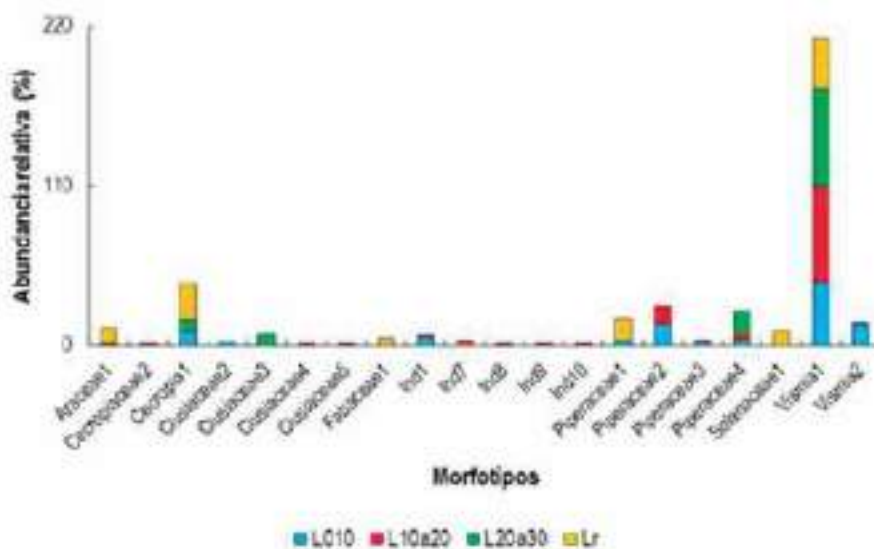


Figura 6.11. Abundancia relativa para el total de las semillas registradas en el ecosistema de lomerío en el departamento de Caquetá.

realizado en el modelo de dependencia lineal y la curva, en todos los ecosistemas evaluados se obtuvo alta representatividad.

En cuanto a la abundancia relativa en M1 los morfotipos más representativos fueron *Piper cf. acutifolium* y Piperaceae1 (12,50% con siete apariciones, respectivamente), seguidos de *Vismia baccifera*, Cecropia 1 e Indeterminado 2 (8,93% con cinco apariciones, respectivamente); Indeterminado 5, Piperaceae 3 y Solanaceae 3 (7,14% con cuatro apariciones), Piperaceae 4 y *Vismia sp. 2* (5,36% con tres apariciones). Los demás morfotipos obtuvieron entre uno y dos apariciones (Figura 6.12).

6.3.2. Rasgos funcionales de la quiropterofauna

La fragmentación del hábitat es considerada como una de las mayores amenazas para la diversidad biológica; sin embargo, la creciente evidencia empírica sugiere que no todas las especies declinan hacia la extinción como resultado de la fragmentación (Davies *et al.*, 2000; Dooley y Bowers, 1998). Los recientes avances en la aplicación de los rasgos de las especies para evaluar la estructura funcional de

las comunidades, han proporcionado un enfoque alternativo que responde rápida y consistentemente a través de los taxones y los ecosistemas a múltiples disturbios. Las métricas basadas en rasgos pueden dar información puntual de la perturbación de los ecosistemas ya que no necesitan la pérdida de especies para arrojar datos (Mouillot *et al.*, 2013).

La evaluación de los rasgos a lo largo de los gradientes ambientales puede ayudar a dilucidar cómo los cambios de uso del suelo afectan la diversidad y composición de los ensamblajes, avanzando en la comprensión de los mecanismos que subyacen a las relaciones especie-ambiente (McGill *et al.*, 2006; Mayfield *et al.*, 2010). En paisajes fragmentados, la calidad y la permeabilidad de la matriz (estructura de la vegetación, etapa de sucesión, extensión espacial) y las características del entorno (cobertura vegetal, la conectividad de fragmento) puede actuar como un filtro ambiental que determina la persistencia de las especies a través de los rasgos funcionales (Quesnelle *et al.*, 2014).

En el caso de rasgos funcionales en murciélagos según Farneda *et al.* (2015), pueden utilizarse seis como predictores para modelar la sensibilidad de las especies a la fragmentación (Tabla 6.4).

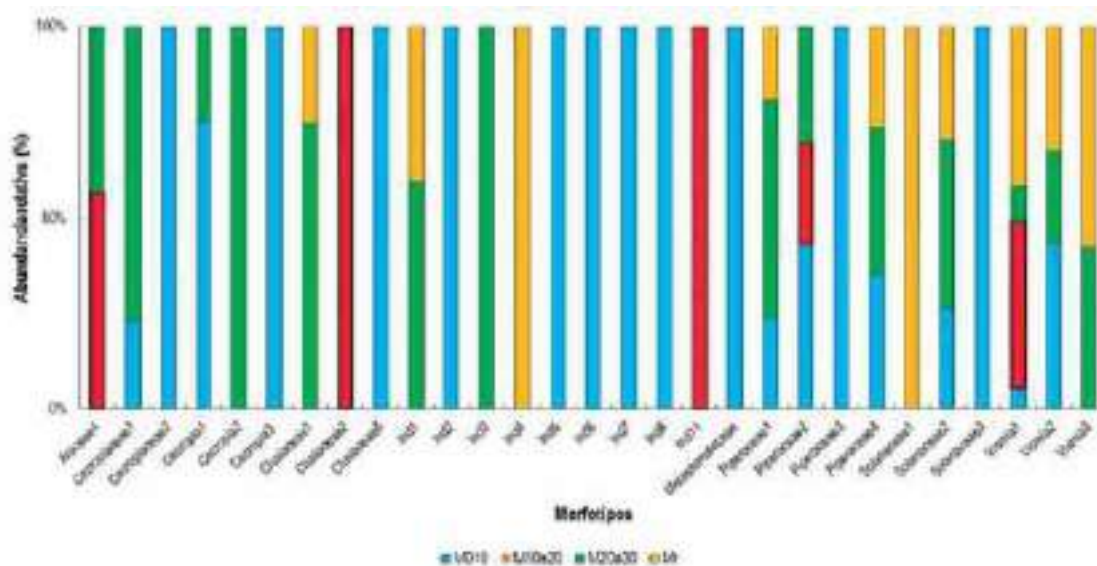


Figura 6.12. Abundancia relativa para el total de las semillas registradas en el ecosistema de montaña en el departamento de Caquetá.

Tabla 6.4. Lista y descripción de los rasgos funcionales como predictores de la vulnerabilidad de las especies de murciélagos a la fragmentación de los bosques.

Rasgo	Escala	Descripción
Masa corporal	Continua	Basada en el promedio de la masa corporal de cada especie (excluyendo las hembras embarazadas y juveniles)
Nivel trófico	Categorica	-Carnívoro -Fitófago
Especialización de la dieta	Categorica	Basado en el porcentaje de la contribución de cada ítem al registro total de la dieta de cada especie
Estratificación vertical	Categorica	Basada en la tasa de captura (murciélago/red/hora)
Movilidad	Categorica	Basada en la relación entre la distancia de recaptura media y máxima.
Morfología alar	Continua	Aspecto del radio y carga alar relativa

Fuente: Modificada de Farneda *et al.* (2015).

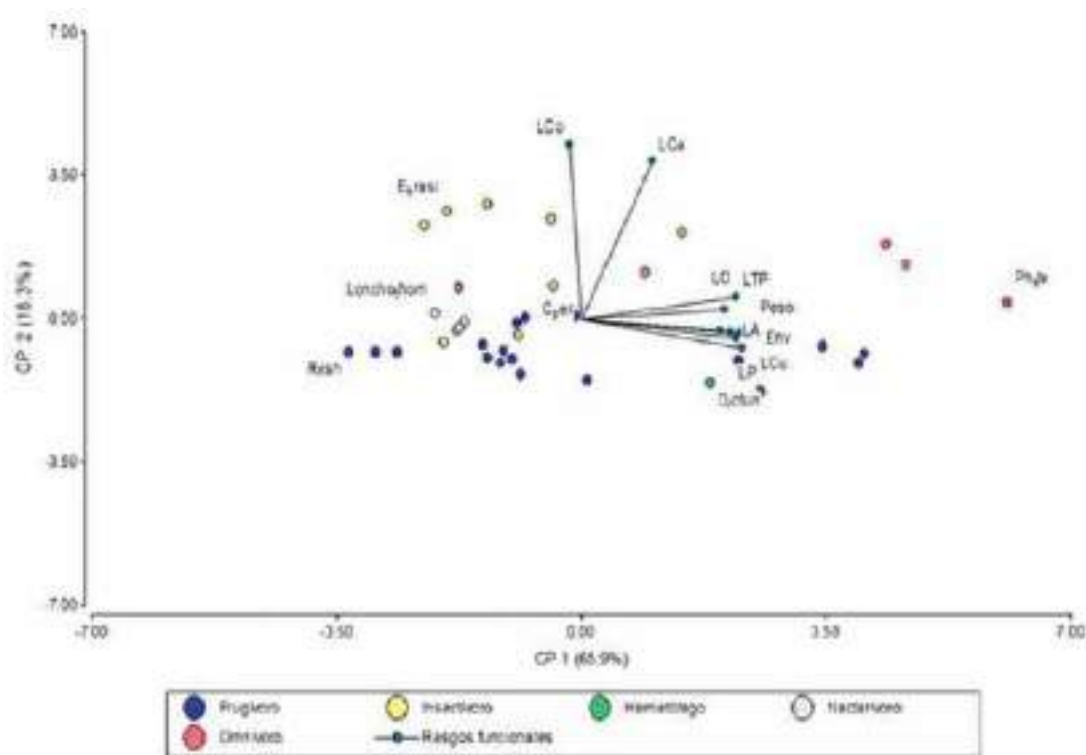


Figura 6.13. Rangos funcionales de la quiropterofauna encontrada en los sitios de muestreo en el departamento de Caquetá.

Las especies de quirópteros capturados, en su mayoría estuvieron asociadas al sotobosque y presentaron una abundancia baja, puesto que los frutos son más abundantes en el dosel (> 16 m) y escasos por debajo de los 12 m (Shafer *et al.*, 2002). Respecto a los rasgos de historia de vida la mayoría

de las especies presentaron estrategia de forrajeo generalista, forrajean en el sotobosque y cuentan con grupos de forrajeo para su alimentación, lo cual ayuda a la dispersión de un número mayor de especies.

Así mismo, las especies muestreadas presentaron una gran variedad respecto a los rasgos funcionales medidos. *Artibeus lituratus* fue la especie con los valores promedios más altos a nivel de rasgos funcionales, por ser un espécimen de gran tamaño. Su talla la complementa con la plasticidad que tiene en poder habitar y aprovechar los recursos disponibles tanto en bosques primarios como en hábitats perturbados y zonas urbanas. Su presencia está asociada a la disponibilidad de árboles frutales, ya que forrajean a alturas medias y bajas, por lo general consumen frutos carnosos que toman directamente del dosel (Garcés-Restrepo *et al.*, 2006). Por otro lado, *Carollia perspicillata* es la especie más abundante y más asociada con estos rasgos de forrajeo (Figura 6.13; Anexo 6). Esta especie también tiene una gran plasticidad, ya que puede encontrarse en grupos desde 10 hasta más de 100 individuos en la mayoría de estadios sucesionales y se basa un 50% de frutos de arbustos y pequeños árboles, que complementa con néctar y polen (Mendoza, 2011).

6.3.3. Redes de interacción trófica

Los murciélagos neotropicales presentan una gran diversidad trófica que varía entre insectos, frutas,

néctar, vertebrados y sangre, dependiendo el tipo de especie (Gardner, 2007). En el caso de la relación mutualista entre las plantas y sus agentes dispersores y polinizadores, los murciélagos obtienen de las especies vegetales el aporte energético y nutricional necesario para su mantenimiento, crecimiento y reproducción (Ramos, 2012), y estas a su vez se benefician con la dispersión de sus semillas y la polinización de sus flores, por lo que cada grupo (de planta o murciélago) puede ser vista como el recurso de la otra, y viceversa (Heithaus, 1982). Estas interacciones presentan una coevolución difusa, la cual permite que los murciélagos se alimenten de diferentes plantas y éstas cuenten con diferentes dispersores o polinizadores (Heithaus 1982), las cuales se ven altamente afectadas por la degradación y fragmentación de los ecosistemas, donde los murciélagos frugívoros y nectarívoros desarrollan sus procesos ecológicos (Ramos, 2012).

En los ecosistemas de Lomerío, las interacciones tróficas generadas entre las semillas encontradas en las muestras de materia fecal y los murciélagos que potencialmente las están dispersando, la especie vegetal más dispersada fue *Vismia baccifera* que es consumida por nueve especies de quirópteros en las diferentes edades sucesionales muestreadas

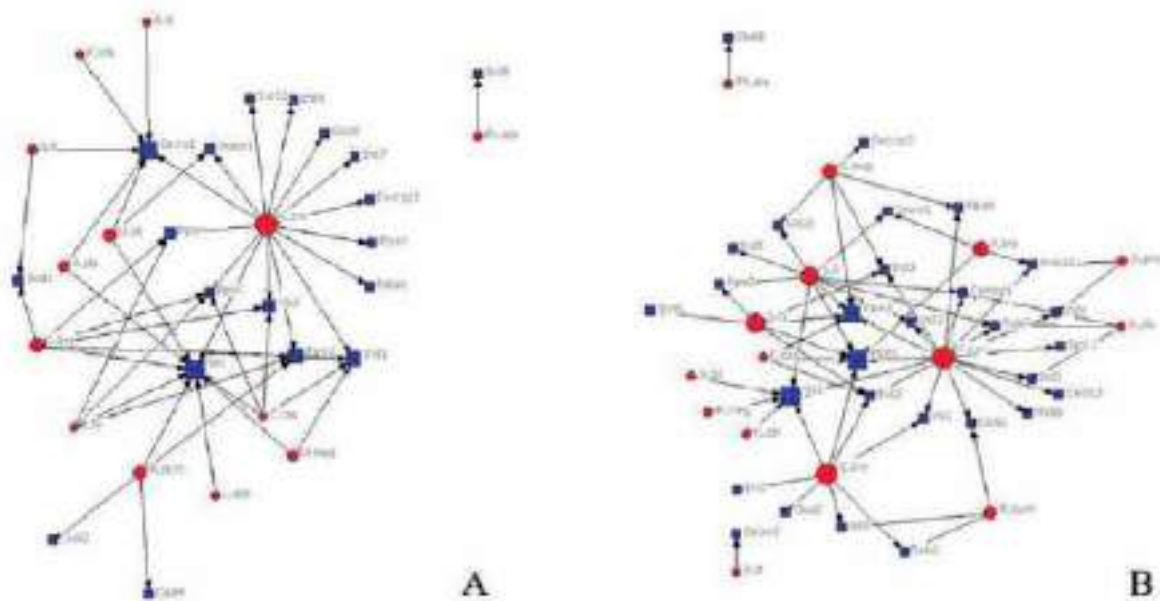


Figura 6.14. Redes de interacción tróficas en las edades sucesionales muestreadas: **A)** ecosistemas de lomerío, **B)** Ecosistemas de montaña, en el departamento de Caquetá.

(*Artibeus planirostris*, *Carollia brevicauda*, *Carollia castanea*, *Carollia perspicillata*, *Rhinophylla fisherae*, *Rhinophylla pumilio*, *Uroderma bilobatum* y *Uroderma magnirostrum*) (Figura 6.14).

Por otro lado, en los ecosistemas de montaña las interacciones tróficas generadas entre las semillas encontradas en las muestras de materia fecal de los murciélagos que potencialmente las están dispersando, las especies vegetales más dispersadas fueron *Vismia baccifera* y *Piper cf. acutifolium*, consumidas por seis especies de quirópteros en las diferentes edades sucesionales muestreadas, en el primer caso (*Carollia brevicauda*, *Carollia perspicillata*, *Glossophaga soricina*, *Micronycteris megalotis*, *Sturnira lilium* y *Uroderma bilobatum*), y en el segundo (*Carollia brevicauda*, *Carollia castanea*, *Carollia perspicillata*, *Platyrrhinus brachycephalus*, *Sturnira lilium* y *Sturnira tildae*) (Figura 6.14).

6.3.4. Importancia de los murciélagos en la regeneración natural de bosques

Los quirópteros de la familia Phyllostomidae se alimentan principalmente de frutos de plantas pioneras y primarias, por lo que desempeñan un papel fundamental en la composición y estructura de las comunidades vegetales, así como en los procesos de regeneración y sucesión de los bosques (Ramos, 2012); su papel como dispersores de semillas en diferentes ecosistemas, promueven el establecimiento de especies vegetales nuevas en paisajes disturbados (Kunz *et al.*, 2011). No obstante, son los principales dispersores de las especies del género *Ficus*, que son de vital importancia para el mantenimiento de las poblaciones de frugívoros en los trópicos debido a que son una fuente constante de alimento durante el año, pero sobre todo durante las épocas críticas cuando los recursos son limitados (Galindo-González, 1998; Olea-Wagner *et al.*, 2007). También se ha reportado que las semillas de algunas familias de angiospermas registradas en esta zona son dispersadas por murciélagos (96 géneros de 49 familias), como son: Aracaceae, Cactaceae, Moraceae, Myrtaceae, Palmae, Piperaceae y Sapotaceae (Fleming, 1986; Kunz *et al.*, 2011).

A través de la dispersión realizada por los frugívoros, las plantas adquieren ciertas ventajas como

la colonización de nuevos hábitats, disminución de la competencia entre la planta progenitora y la semilla dispersada, incremento en el flujo genético, así como la disminución de la mortalidad de las semillas a causa de los depredadores (Heithaus, 1982). Al conjunto de adaptaciones morfológicas externas de los frutos y estructuras asociadas a este, que usan las plantas para atraer a los murciélagos con el objetivo de dispersar sus semillas se denomina *síndrome de quiropterocoria*, el cual se caracteriza por la presencia de frutos expuestos fuera del follaje, de colores inconspicuos, verdes o pardos, con aromas fuertes, rancios o fermentados y con cáscaras suaves (Heithaus, 1982). Otros factores que explican las preferencias alimenticias tanto de murciélagos frugívoros como de nectarívoros están asociados con factores extrínsecos como la estacionalidad, abundancia, diversidad de recursos, distribución espacio temporal, características nutricionales y físicas, tamaño y disponibilidad del fruto (Ramos, 2012); y los intrínsecos como la especie, sexo, edad, condición reproductiva, tamaño, estatus social, características fisiológicas y anatómicas (Fleming, 1986).

La disponibilidad temporal y espacial de los recursos es uno de los factores que más influye sobre la selección alimenticia de los murciélagos frugívoros (Fleming, 1986). En el caso de la disponibilidad temporal, se pueden alimentar de plantas con un patrón fenológico tipo “big-bang” (sincrónico), donde las plantas generan un gran número de frutos durante un periodo breve (ej. especies del género *Ficus*) o tipo “steadystate” (asincrónica), donde la producción de frutos es reducida pero continua (ej. especies de los géneros *Piper*, *Solanum* y *Cecropia*) (Elangovan *et al.*, 1999). En el caso de la disponibilidad espacial hay una clara diferenciación en la estratificación vertical de los murciélagos: entre los que se alimentan en el sotobosque (*Sturnira* y *Carollia*) de frutos de alta calidad, bajos en fibra y una alta proporción de nitrógeno (*Piper* o *Solanum*); y los que se alimentan en el dosel (*Artibeus*) de frutos abundantes, de baja calidad y ricos en fibra (*Ficus*) (Bonaccorso y Gush, 1987). Adicionalmente, está influenciada por las características morfológicas de los frutos como el tamaño (soportan < de 100 gr) y la dureza (Fleming, 1986).

Así mismo, la polinización a través de los murciélagos nectarívoros ejerce un efecto positivo en las plantas; al disminuir la pérdida de polen, mantener la diversidad, incrementar el éxito reproductivo y aumentar el flujo genético entre las poblaciones, sobre todo entre aquellas que han sido aisladas por diferentes procesos degradativos como la fragmentación, (Waser *et al.*, 1996). La polinización es un servicio ambiental requerido para la reproducción de las plantas, se estima que 80% de las angiospermas son polinizadas por animales (principalmente insectos) de las cuales se calcula que entre 0.3 y 1% son polinizadas por microquirópteros (Kearns *et al.*, 1998).

Los murciélagos nectarívoros que visitan a las plantas con flor ofrecen el servicio de la polinización, dispersión de polen y de esta forma ayudan a mantener la diversidad genética de este grupo de plantas (Kunz *et al.*, 2011). Se alimentan y polinizan a más de 500 especies de 27 familias de plantas, entre las que se encuentran reportadas Agavaceae, Bignoniaceae, Bombacaceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Fabaceae, Gesneriaceae, Leguminosae, Malvaceae, Musaceae y Solanaceae (Kunz *et al.*, 2011), de las cuales Fabaceae y Bignoniaceae fueron reportadas en la zona de estudio.

6.3.5. Murciélagos y restauración

Los procesos de restauración tienen éxito si hay un suficiente reclutamiento de nuevos individuos y especies de plantas del banco de semillas, siendo el más importante, la lluvia de semillas que provee el agente dispersor (Jordano, 2000) Esta es la base para la regeneración de zonas con alto grado de fragmentación y se beneficiará de los mecanismos que maximicen la dispersión de semillas en estas áreas (Bianconi *et al.*, 2012). Algunos murciélagos frugívoros de la familia Phyllostomidae recorren largas distancias desde sus refugios diurnos hasta los sitios de forrajeo, y al defecar durante el vuelo influyen sobre la distribución espacial de las semillas (Fleming, 1982). Son elementos fundamentales para la restauración de áreas degradadas y/o abandonadas, adicionalmente porque se alimentan de plantas pioneras (Bianconi *et al.*, 2012).

Los murciélagos flostómidos utilizan el olfato para detectar las frutas maduras (Bianconi *et al.*, 2006), razón por la que se han realizado experimentos con los aceites esenciales de frutos quiropterocóricos (Mikich *et al.*, 2003), con especies como *Carollia perspicillata* (Bianconi *et al.*, 2006) y *Artibeus lituratus* que son dispersores comunes y conocidos de plantas pioneras en el Neotrópico (Fleming, 1982). Mikich *et al.*, (2003) mostró que era posible atraer y capturando individuos de *C. perspicillata* dentro de los fragmentos de bosque, impregnando las redes de niebla con aceites esenciales de frutos de la familia Piperaceae. Más adelante, Bianconi *et al.* (2007) amplió los resultados mostrando la eficacia de los aceites esenciales de diferentes frutos de especies como *Piper* (Piperaceae), *Solanum* (Solanaceae) y *Ficus* (Moraceae), para atraer y capturar murciélagos frugívoros en zonas degradadas a diferentes distancias de los remanentes de bosque. El aumento de los frutos para atraer murciélagos frugívoros a estas áreas, aumentó la lluvia de semillas y aceleró los procesos de sucesión, bajo el supuesto de que una vez que estos murciélagos fueran atraídos a una “nueva fuente de alimento” a través de señales olfativas, pasarían una cierta cantidad de tiempo de vuelo alrededor de éstas. Adicionalmente, en el análisis de dieta se encontró que la mayoría de murciélagos capturados tenía semillas de varias especies de plantas, validando el potencial de esta técnica para conocer las especies de plantas dispersadas y usar esta información en la implementación de estrategias para la recuperación de áreas degradadas (Bianconi *et al.*, 2012; Aguilar-Garavito *et al.*, 2015). Por ejemplo, los movimientos de exploración (búsqueda de alimento) en círculos concéntricos (independientemente de si el elemento es manipulado o no) han sido documentados para las subfamilias Stenodermatinae y Carrollinae; además, teniendo en cuenta que estas especies vuelan alrededor de la fuente de olor durante por un período relativamente prolongado de tiempo, puede haber un aumento en la probabilidad de la dispersión de semillas en la zona (Bianconi *et al.*, 2012).

La alta movilidad que tienen algunas especies de murciélagos se relaciona, entre otros factores, con la disponibilidad de alimentos en el paisaje

(Heithaus *et al.*, 1975; Morrison, 1978). Por ejemplo, los individuos de *Sturnira* y *Carollia* están asociados a la fructificación de las familias Solanaceae y Piperaceae, respectivamente (Fleming, 1982), y tienen la capacidad de recorrer largas distancias y visitar varios relictos de bosque buscando alimento (Bolla *et al.*, 2018). También perchan en lugares estratégicos de la zona, muchas veces en medio de campos o pastizales abandonados (Kelm *et al.*, 2008).

Es importante conocer las especies vegetales y las funciones ecológicas asociados a la presencia de los quirópteros, que permite identificar la función dentro de los ecosistemas, y el efecto en la dispersión y polinización de semillas, así como en la predación de semillas. Esto es clave en los procesos de restauración ya que sería un acercamiento real de los beneficios que estas especies cumplen dentro de las áreas con un alto grado de fragmentación (Aguilar-Garavito y Ramírez, 2015). Además, al realizar ensayos de germinación de semillas se puede conocer específicamente la importancia de cada especie de murciélago en la dispersión efectiva de cada especie de planta y analizar las redes de interacción trófica para determinar la importancia de mantener estas relaciones, y que sirvan como insumo para procesos de restauración

En conclusión, existe una alta biodiversidad y riqueza de murciélagos en los paisajes de bosques con alto grado de fragmentación en la Amazonia nor-occidental colombiana, con alta presencia principalmente por la familia Phyllostomidae y el gremio frugívoro, un buen indicador del estado funcional del ecosistema para el desarrollo de intervenciones dirigidas a promover el avance de la sucesión ecológica en bosques secundarios dada la naturaleza dispersora de las especies pertenecientes a esta familia, y de la presencia abundante de la *Carollia perspicillata* con una alta plasticidad y tolerante al disturbio.

6.4. Literatura citada

- Acevedo-Charry, Orlando & Aide, T. Mitchell. (2019). Recovery of amphibian, reptile, bird and mammal diversity during secondary forest succession in the tropics. *Oikos*.
- Aguilar-Garavito, M., & Ramírez, W. (2015). *Monitoreo a Procesos de Restauración ecológica aplicado a ecosistemas terrestres*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Aguilar M., J. Sierra, W. Ramírez, O. Vargas, Z. Calle, W. Vargas, C. Murcia, J. Aronson y J. I. Barrera Cataño. (2015). Towards a post-conflict Colombia. Restoring to the future. *Restoration Ecology* 23 (1): 4-6.
- Aide, T., Zimmerma, J., y Pascarella, J. (2000). Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implication for restoration ecology. *Restoration Ecology*, 328-338
- Andrade, G. I. And Rubio-Torgler, H. (1994). Sustainable use of the tropical rain forest: evidence from the avifauna in a shiftingcultivation habitat mosaic in the Colombian Amazon. – *Conserv. Biol.* 8: 545–554.
- Baker, R. J., Solari, S. & Hoffmann, F. G. (2002). A new Central American species from the *Carollia brevicauda* complex. *Occasional Papers*, Museum of Texas Technical University 217: 1-12.
- Barquez, R. & Díaz, M. (2008). *Anoura caudifer*. *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2015.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 25 January 2016.
- Bascompte, J., P. Jordano, C. J. Melian y J. M. Olesen. (2003). The nested assembly of plant animal mutualistic networks. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 100: 9383–9387
- Bianconi, G. V., Suckow, U. M. S., Cruz-Neto, A.P., Mikich, S.B. (2012). Use of Fruit Essential Oils to Assist Forest Regeneration by Bats. *Restoration Ecology*, 20: 2 (211–217).
- Bianconi, G. V., Mikich, S. B., Pedro, W. A. (2006). Movements of bats (Mammalia, Chiroptera) in Atlantic Forest remnants in southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 23:1199–1206
- Birdlife International. (2019). *Birdlife International*. Obtenido de <http://datazone.birdlife.org/species/factsheet>
- Blake JG, Loiselle BA. (2001). Bird assemblages in second-growth and old-growth forests, Costa Rica: Perspectives from mist nets and point counts. *Auk* 118(2):304-326.
- Bonaccorso, F. J., & Gush, T. H. (1987). Feeding behavior and foraging strategies of captive phyllostomid fruit bats: an experimental study. *Journal of Animal Ecology*, 56:907–920.

- Bregman TP, Lees AC, Macgregor HEA, Darski B, de Moura NG, Aleixo A, Barlow J, Tobias JA. (2016). Using avian functional traits to assess the impact of land-cover change on ecosystem processes linked to resilience in tropical forests. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 283.
- Chaparro-Herrera S, Echeverry-Galvis MA, Córdoba-Córdoba S, Sua-Becerra A. 2013. Listado actualizado de las aves endémicas y casi-endémicas de Colombia. *Biota Colombiana* 14: 113–150.
- Charles-Dominique, P. (1991). Feeding strategy and activity budget of the frugivorous bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) En *French Guiana. J. Trop. Ecol.* 7: 243-256.
- Chazdon, RL. (2008). *Chance and determinism in tropical forest succession. En: Carson P, Schnitzer. 2008. Tropical forest community ecology.* Oxford: Wiley-Blackwell. p. 384–408.
- Correa Ayram, Camilo, Etter, Andrés, Díaz-Timoté, Julián Buritica, Susana Ramirez, Wilson y Corzo, Germán. (2020). Spatio temporal evaluation of the human footprint in Colombia: Four decades of anthropic impact in highly biodiverse ecosystems. *Ecological Indicators.* 117.
- Dirzo, R., Young, H., Galetti, M., Ceballos, G., & Isaac, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 401-405.
- Espejo, N., & Morales, N. (2019). Variación de la diversidad taxonómica y funcional de la avifauna en un bosque seco interandino. *Caldasia*, 134-145.
- Etter, A., Andrade, A., Saavedra, A., & Cortés, J. (2017). Actualización de la Lista Roja de los Ecosistemas Terrestres de Colombia: conocimiento del riesgo de ecosistemas como herramienta para la gestión. En R. Moreno, & Andrade G, *Estado y tendencia de la biodiversidad continental de Colombia.* Bogotá: Instituto de Investigación en Recursos Biológicos Alexander von Humboldt
- Ferraz, G.; Nichols, J.D.; Hines, J.E.; Stouffer, P.C.; Bierregaard, R.O.; Lovejoy, T.E. (2007). A large scale deforestation experiment: Effects of patch area and isolation on Amazon birds. *Science* 2007, 315, 238–240.
- Fleming, T. H. (1982). Foraging strategies of plant-visiting bats. En: *Ecology of bats.* (T. H. Kunz, ed.). Plenum Press, New York, 287–325 pp.
- Fleming, T. H. (1986). Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. Pp. 105-118. En: Estrada, A. y T. H. Fleming (eds.). *Frugivores and seed dispersal.* Dr. W. Junk Publishers Dordrecht, 322 p.
- Galindo-González, J. (1998). Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana* 73: 57 – 74.
- Gardner, A. L. (2007). *Mammals of South America, Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Sherws, and Bats.* The University of Chicago Press. Pp. 187-481.
- Haugassen T, Peres CA. (2008). Population abundance and biomass of large bodied birds in Amazonian flooded and unflooded forests. *Bird Conservation International*; 18: 87–101.
- Heithaus, E. R., T. H. Fleming, and P. A. Opler. (1975). Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56:841–854.
- Heithaus, E. R. (1982). Coevolution between bats and plants. Pp. 321-367. En: Kunz, T. H. (ed.). *Ecology of bats.* Plenum Press, New York, 425 p.
- Hidasi-Neto J, Barlow J, Cianciaruso MV. (2012) Bird functional diversity and wildfires in the Amazon: the role of forest structure. *Anim. Conserv.* 15(4):407-415
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales IDEAM. (2018). *Tasa anual de deforestación en Colombia (1990- 2017).* <http://www.ideam.gov.co/documents/11769/648879/4.03+-D+Tasa+deforestacion+Dptos.xlsx/3> (consulta 8 de enero de 2020)
- Jordano, P. (2000). Fruits and frugivory. Pages 125–165 in M. Fenner, editor. *The ecology of regeneration in plant communities.* 2nd edition. CAB Publications, Wallingford, UK.
- Kalko, E. K. V., E. A. Herre, y C. O. Handley, Jr. (1996). Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the new and old world tropics. *Journal of Biogeography*, 23: 565-576.
- Kearns, C. A., Inouye, D. W., & Waser, N. M. (1998). Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29: 83-112.
- Kunz, T. H., Braun de Torrez, E., Bauer, T. Loba, D. & Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223: 1–38.
- Loayza, A., Ríos, R., & Larrea-alcázar, D. (2006). Disponibilidad de recurso y dieta de murciélagos

- frugívoros en la Estación Biológica Tunquini, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 41:7-23.
- López-O J, Stiles FG, Parra J. (2015). Protocolo para la medición de rasgos funcionales en aves. En: Salgado-Negret B, editora. *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Bogotá DC: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. p. 80-125.
- Luck GW, Lavorel S, McIntyre S, Lumb K. (2012). Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *J. Anim. Ecol.* 81:1065–1076.
- Luck GW, Carter A, Smallbone L. (2013). Changes in Bird Functional Diversity across Multiple Land Uses: Interpretations of Functional Redundancy Depend on Functional Group Identity.
- Magurran. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science Ltd.
- Mello, M.A., Schittini, G.M., Selig, P. y Bergallo H.G. (2004). Seasonal variation in the diet of the bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in an Atlantic Forest area in southeastern Brazil. *Mammalia*. 68 (1): 49 – 55.
- Mikich, S. B., Bianconi, G. V., Maia, B. H. L. N.S., Teixeira, S. D. (2003). Attraction of the fruit-eating bat *Carollia perspicillata* to *Piper gaudichaudianum* essential oil. *Journal of Chemical Ecology* 10:207–217.
- Molinari, J. (1993). El mutualismo entre frugívoros y plantas en las selvas tropicales: aspectos paleobiológicos, autoecologías, papel comunitario. *Acta Biol. Venez.*, 14(4): 1-44.
- Morrison, D. W. (1980). Efficiency of food utilization by fruit bats. *Oecologia*, 45:270-273.
- Morrison, D. W. (1978). Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology* 59:716–723.
- Mouchet MA, Villéger S, Mason NW, Mouillot D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct. Ecol.* 24:867-876.
- Moura NG, Lees AC, Andretti C, Davis BJW, Solar R, Aleixo A, Barlow J, Ferreira J, Gardner TA. (2013) Avian biodiversity in multiple-use landscapes of the Brazilian Amazon. *Biol. Conserv.* 167, 339 – 348.
- Oliver TH, Hear M, Isaac N, Bullock J. 2015. Biodiversity and Resilience of Ecosystem Functions. *Trends Ecol. Evol.* 30(11):673-684.
- Peña-Domene, M. Martínez-Garza, C & Howe, H. (2013). Early recruitment dynamics in tropical restoration. *Ecological Applications* 23(5): 1124-1134.
- Peña-Domene, M. Martínez-Garza, C. Palmas-Pérez, S & Howe, H. (2014). Roles of Birds and Bats in Early Tropical-Forest Restoration. *PlosOne* 9(8): e104656. doi:10.1371/journal.pone.0104656
- Peres CA, Palacios E. (2007) Basin-wide effects of game harvest on vertebrate population densities in Amazonian forests: implications for animal-mediated seed dispersal. *Biotropica* 39, 304 – 315.
- Ralph CJ, Geupel GR, Pyle P, Martin TE, De Sante DF, Milá B. (1996). *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. General technical report*. Albany, California: Pacific Southwest Research Station, Forest service, United States Department of agriculture.
- Raman TRS, Rawat GS, Johnsingh AJT. (1998). Recovery of tropical rainforest avifauna in relation to vegetation succession following shifting cultivation in Mizoram, north-east India. *J. Appl. Ecol.* 35(2):214-231.
- Ramos, R.L. (2012). *Composición de la dieta de los murciélagos frugívoros y nectarívoros (Chiroptera: Phyllostomidae) en el Parque Nacional Grutas de Cacahuamilpa, Guerrero, México*. Tesis pregrado. Universidad Nacional Autónoma de México. Pp 96.
- Reid, L., Chase, D., Rosales, A., Zahawi, R., & Holl, K. (2016). Landscape Context Mediates Avian Habitat Choice in Tropical Forest Restoration. *PlosOne*, 9:e90573
- Remsen, J., Areta, I., Cadena, C., Claramaunt, S., Jaramillo, A., Pacheco, J., & Stiles, F. (2020). Título? Obtenido en octubre de 2020 de <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/sacbaseline.html>.
- Renjifo L.M, Amaya-Villarreal A.M, Velasquez-Tibatá J, Burbano-Girón J. (2016) *Libro rojo de aves de Colombia. Volumen II: Ecosistemas abiertos, secos, insulares, acuáticos continentales, marinos, tierras altas del Darién y Sierra Nevada de Santamarta y bosques húmedos del centro, norte y oriente del país*. Bogotá D.C. Editorial Pontificia Universidad Javeriana

- Renjifo, L. M., Gómez, M., Velásquez-Tibatá, J., Kattan, G., A.-E. J., & Amaya, A. (2014). *Libro rojo de aves de Colombia. Volumen I: Bosques húmedos de los Andes y la costa pacífica*. Bogotá D. C., Colombia. Bogotá: Univesidad Javeriana.
- Robinson SK, Terborgh J. (1997). Bird community dynamics along primary successional gradients of Amazonian white water river. *Ornithol. Monogr.* 48:641-672.
- Sampaio, E., Lim, B. & Peters, S. (2008). *Carollia brevicauda*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 25 January 2016.
- Schupp, E. Q., Jordano, P y Gómez, J.M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: A conceptual review. *New Phytol.* 188: 333–353
- Sekercioglu CH. (2006). Increasing awareness of avian ecological function. *Trends Ecol. Evol.* 21:464–471.
- SER. (2004). Grupo de trabajo sobre ciencia y políticas. *Principios de SER International sobre la restauración ecológica*. Obtenido de www.ser.org.
- Silva JMC, Uhl C, Murray G. (1996). Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conserv. Biol.* 10, 491– 503.
- Soares-Filho, B.S.; Nepstad, D.C.; Curran, L.M.; Cerqueira, G.C.; Garcia, R.A.; Ramos, C.A.; Voll, A.; mcdonald, A.; Lefebvre, P.; Schlesinger, P. (2006). Modelling conservation in the Amazon basin. *Nature*, 440: 520-523.
- Stevenson, P.R.; Link, A.; González-Caro, S.; Torres-Jiménez, M.F. (2015). Frugivory in canopy plants in a western Amazonian forest: dispersal systems, phylogenetic ensembles and keystone plants. *Plos ONE*, 10: e0140751.
- Trisos CH, Petchey OL, Tobias JA. (2014) Unraveling the interplay of community assembly processes acting on multiple niche axes across spatial scales. *Am. Nat.* 184, 593 – 608.
- Violle C, Navas ML, Vile DM, Kazakou E, Fortunel, Hummel I, Garnier E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882-892.
- Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams N. M., & Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77: 1043-1060.

6.5 Anexos

Anexo 1. Avifauna registrada en los bosques de diferentes edades sucesionales y sus respectivas abundancias.

Familia	Especie	Lomerío				Montaña			
		0-10 años	10-20 años	20-30 años	Bosque Referencia	0-10 años	10-20 años	20-30 años	Bosque Referencia
Tinamidae	<i>Tinamus guttatus</i> *	0	0	0	0	0	0	0	1
Tinamidae	<i>Crypturellus cinereus</i>	3	1	4	3	1	1	2	1
Tinamidae	<i>Crypture llussoui</i>	2	0	3	0	0	6	6	2
Tinamidae	<i>Crypture llusundulatus</i>	2	2	3	0	0	0	1	2
Cracidae	<i>Ortalis guttata</i>	5	2	9	0	5	5	5	11
Cracidae	<i>Penelope jacquacu</i>	0	1	2	2	0	0	0	1
Odontophoridae	<i>Odontophorus gujanensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	8
Columbidae	<i>Patagioenas cayennensis</i>	7	6	1	2	0	0	1	4
Columbidae	<i>Patagioenas plumbea</i>	0	0	0	0	0	2	2	0
Columbidae	<i>Patagioenas subvinacea</i>	0	3	0	1	0	1	1	2
Columbidae	<i>Geotrygon montana</i>	0	0	2	1	0	2	2	2
Columbidae	<i>Leptotila rufaxilla</i>	6	3	2	2	0	4	5	7
Columbidae	<i>Columbina talpacoti</i>	1	7	0	0	0	0	3	0
Cuculidae	<i>Crotophaga major</i>	4	0	0	0	0	0	0	0
Cuculidae	<i>Coccyua minuta</i>	0	2	0	0	0	0	0	0
Cuculidae	<i>Piaya cayana</i>	5	1	2	3	0	1	4	2
Caprimulgidae	<i>Nyctidromus albicollis</i>	1	1	0	1	3	0	2	1
Apodidae	<i>Chaetura brachyura</i>	0	0	7	15	2	0	0	4
Apodidae	<i>Tachornis squamata</i>	0	3	0	5	0	0	0	0
Trochilidae	<i>Glaucois hirsutus</i>	1	0	4	0	0	0	0	0
Trochilidae	<i>Phaethornis atrimentalis</i>	0	9	19	10	3	4	6	10
Trochilidae	<i>Phaethornis ruber</i>	2	0	3	0	0	0	0	0
Trochilidae	<i>Phaethornis hispidus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0
Trochilidae	<i>Phaethornis malaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	11
Trochilidae	<i>Doryfera ludovicae</i>	0	0	0	0	4	0	1	3
Trochilidae	<i>Doryfera johanna</i>	0	0	0	0	0	1	3	4
Trochilidae	<i>Anthracothorax nigricollis</i>	7	0	0	0	0	0	0	0
Trochilidae	<i>Helimaster longirostris</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
Trochilidae	<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	0	0	0	0	0	2	2	0
Trochilidae	<i>Thalurania furcata</i>	0	0	0	0	8	3	6	3

Familia	Especie	Lomerío				Montaña			
		0-10 años	10-20 años	20-30 años	Bosque Referencia	0-10 años	10-20 años	20-30 años	Bosque Referencia
Trochilidae	<i>Amazilia fimbriata</i>	0	3	0	3	2	5	6	0
Rallidae	<i>Aramides cajaneus</i>	1	0	0	0	4	0	0	0
Threskiornithidae	<i>Mesembrinibis cayennensis</i>	4	0	0	0	0	1	1	0
Cathartidae	<i>Cathartes aura</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
Cathartidae	<i>Coragyps atratus</i>	0	0	0	0	0	0	2	0
Accipitridae	<i>Spizaetus tyrannus</i>	1	0	0	2	0	0	0	2
Accipitridae	<i>Spizaetus ornatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
Accipitridae	<i>Harpagus bidentatus</i>	0	0	0	1	0	1	1	0
Accipitridae	<i>Accipiter bicolor</i>	0	0	2	2	0	0	0	2
Accipitridae	<i>Rupornis magnirostris</i>	0	2	3	5	1	5	6	1
Strigidae	<i>Megascops choliba</i>	3	2	2	1	4	2	3	2
Strigidae	<i>Pulsatrix perspicillata</i>	0	0	0	0	0	0	1	0
Strigidae	<i>Glaucidium brasilianum</i>	0	2	0	0	0	0	0	0
Trogonidae	<i>Trogon viridis</i>	0	3	4	10	2	0	2	1
Trogonidae	<i>Trogon ramonianus</i>	0	0	4	0	0	1	1	1
Alcedinidae	<i>Chlorocery leaenea</i>	1	0	1	0	0	3	3	0
Momotidae	<i>Baryphthengus martii</i>	0	0	0	0	9	11	11	4
Galbulidae	<i>Brachygalba lugubris</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
Galbulidae	<i>Galbula tombacea</i>	5	2	2	2	0	1	1	2
Bucconidae	<i>Monasa nigrifrons</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
Bucconidae	<i>Monasa flavirostris</i>	0	0	1	2	0	0	0	0
Capitonidae	<i>Capito aurovirens</i>	2	2	7	25	0	0	0	9
Capitonidae	<i>Capito auratus</i>	0	8	15	12	0	8	8	11
Ramphastidae	<i>Ramphastos tucanus</i>	0	0	2	4	0	0	0	1
Ramphastidae	<i>Ramphastos vitellinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	6
Ramphastidae	<i>Pteroglossus inscriptus</i>	0	0	5	5	1	2	5	3
Ramphastidae	<i>Pteroglossus castanotis</i>	0	2	0	5	0	0	3	2
Ramphastidae	<i>Pteroglossus pluricinctus</i>	0	1	8	12	0	3	3	5
Ramphastidae	<i>Pteroglossus azara</i>	0	0	1	0	0	2	2	6
Picidae	<i>Picumnusla fresnayi</i>	0	6	6	9	0	2	2	5
Picidae	<i>Melanerpes cruentatus</i>	0	1	7	5	0	0	0	0
Picidae	<i>Veniliornis passerinus</i>	4	0	2	0	0	5	5	0
Picidae	<i>Veniliornis affinis</i>	0	0	0	2	0	0	0	2
Picidae	<i>Colaptes punctigula</i>	3	0	0	0	0	0	0	0
Picidae	<i>Celeus grammicus</i>	0	3	4	4	0	1	1	2

Familia	Especie	Lomerío				Montaña			
		0-10 años	10-20 años	20-30 años	Bosque Referencia	0-10 años	10-20 años	20-30 años	Bosque Referencia
Picidae	<i>Celeus flavus</i>	3	1	4	1	0	0	1	0
Picidae	<i>Dryocopus lineatus</i>	0	0	1	0	0	0	2	0
Picidae	<i>Campephilus melanoleucos</i>	2	0	1	1	0	0	1	1
Falconidae	<i>Herpetotheres cachinnans</i>	0	0	0	2	0	1	1	2
Falconidae	<i>Micrastur semitorquatus</i>	0	0	0	1	0	0	0	3
Falconidae	<i>Ibycter americanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	8
Falconidae	<i>Daptrius ater</i>	0	2	6	1	0	0	0	0
Falconidae	<i>Milvago chimachima</i>	1	4	0	0	0	0	0	0
Falconidae	<i>Falco ruficularis</i>	0	0	0	0	0	2	2	0
Psittacidae	<i>Brotogeris cyanoptera</i>	2	0	0	0	2	0	0	15
Psittacidae	<i>Pionus menstruus</i>	1	1	8	0	0	0	0	0
Psittacidae	<i>Amazona ochrocephala</i>	0	1	17	16	0	0	1	0
Psittacidae	<i>Amazona amazonica</i>	0	2	8	9	0	1	1	0
Psittacidae	<i>Pionites melanocephalus</i>	0	2	0	3	0	0	2	11
Psittacidae	<i>Orthopsitta campanilatus</i>	2	4	14	4	0	0	0	0
Psittacidae	<i>Ara severus</i>	0	8	5	12	0	5	8	4
Psittacidae	<i>Psittacara wagleri</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
Psittacidae	<i>Psittacara leucophthalmus</i>	1	0	0	11	0	1	1	0
Thamnophilidae	<i>Myrmotherula ignota</i>	0	0	0	0	0	0	0	8
Thamnophilidae	<i>Hypocnemis flavescens</i>	0	0	18	18	0	0	0	0
Thamnophilidae	<i>Pyriglena leuconota</i>	0	0	0	0	1	0	0	5
Thamnophilidae	<i>Myrmelastes leucostigma</i>	0	0	0	0	0	5	9	5
Furnariidae	<i>Dendrocincla fuliginosa</i>	0	4	4	7	0	0	4	9
Furnariidae	<i>Glyphorhynchus spirurus</i>	0	2	3	23	1	3	10	14
Furnariidae	<i>Dendroplex picus</i>	1	1	1	3	0	0	0	0
Tyrannidae	<i>Tyrannulus elatus</i>	0	0	0	1	0	1	1	4
Tyrannidae	<i>Camptostoma obsoletum</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
Tyrannidae	<i>Phaeomyias murina</i>	0	3	3	3	0	2	2	0
Tyrannidae	<i>Mionectes oleagineus</i>	3	3	7	12	8	17	21	14
Tyrannidae	<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	3	3	4	11	2	0	2	7

Familia	Especie	Lomerío				Montaña			
		0-10 años	10-20 años	20-30 años	Bosque Referencia	0-10 años	10-20 años	20-30 años	Bosque Referencia
Tyrannidae	<i>Hemitriccus striaticollis</i>	4	1	0	5	0	0	0	1
Tyrannidae	<i>Poecilotriccus latirostris</i>	5	7	0	2	0	0	0	0
Tyrannidae	<i>Todirostrum chrysocrotaphum</i>	1	3	4	6	1	4	6	2
Tyrannidae	<i>Todirostrum cinereum</i>	1	0	0	0	1	0	0	0
Tyrannidae	<i>Rhynchocyclus olivaceus</i>	0	0	2	4	0	1	1	6
Tyrannidae	<i>Tolmomyias sulphureus</i>	3	0	1	6	1	5	6	0
Tyrannidae	<i>Tolmomyias assimilis</i>	0	0	4	0	0	0	0	0
Tyrannidae	<i>Tolmomyias poliocephalus</i>	0	1	3	4	1	0	1	3
Tyrannidae	<i>Empidonax traillii/alnorum</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
Tyrannidae	<i>Contopus virens</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
Tyrannidae	<i>Legatus leucophaeus</i>	0	1	1	0	1	5	5	0
Tyrannidae	<i>Myiozetetes cayanensis</i>	8	0	1	4	10	5	5	0
Tyrannidae	<i>Myiozetetes similis</i>	1	0	0	0	1	3	3	0
Tyrannidae	<i>Myiozetetes granadensis</i>	0	3	3	0	7	9	10	2
Tyrannidae	<i>Pitangus sulphuratus</i>	3	3	4	4	6	0	0	0
Tyrannidae	<i>Myiodynastes maculatus</i>	0	0	0	0	0	5	5	0
Tyrannidae	<i>Megarynchus pitangua</i>	2	0	3	7	8	2	5	2
Tyrannidae	<i>Tyrannus tyrannus</i>	2	0	0	4	3	2	2	2
Tyrannidae	<i>Tyrannus melancholicus</i>	0	0	0	1	3	1	2	0
Tyrannidae	<i>Tyrannus savana</i>	0	2	3	2	0	0	0	0
Tyrannidae	<i>Myiarchus tuberculifer</i>	0	0	0	1	4	0	0	7
Tyrannidae	<i>Myiarchus ferox</i>	6	2	0	3	1	0	0	1
Tyrannidae	<i>Attila cinnamomeus</i>	1	2	3	4	0	0	0	0
Tyrannidae	<i>Attila spadiceus</i>	1	4	5	7	0	1	4	8
Cotingidae	<i>Rupicola peruvianus</i>	0	0	0	0	0	3	3	0
Cotingidae	<i>Cephalopterus sornatus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0
Cotingidae	<i>Lipaugus vociferans</i>	0	0	3	3	0	0	0	0
Cotingidae	<i>Gymnoderus foetidus</i>	0	0	2	2	0	0	0	0
Pipridae	<i>Lepidothrix coronata</i>	0	0	0	0	0	5	8	8
Pipridae	<i>Manacus manacus</i>	12	5	10	18	0	12	12	0
Pipridae	<i>Machaeropterus regulus</i>	0	0	11	0	1	3	3	10
Tityridae	<i>Tityra inquisitor</i>	0	1	0	0	0	1	1	0

Familia	Especie	Lomerío				Montaña			
		0-10 años	10-20 años	20-30 años	Bosque Referencia	0-10 años	10-20 años	20-30 años	Bosque Referencia
Tityridae	<i>Tityra cayana</i>	0	2	4	6	0	0	0	3
Tityridae	<i>Pachyrampus polychopterus</i>	0	2	1	9	6	0	4	3
Vireonidae	<i>Vireo olivaceus</i>	3	0	0	0	1	4	4	0
Vireonidae	<i>Vireo flavoviridis</i>	0	2	0	0	0	2	2	0
Corvidae	<i>Cyanocorax violaceus</i>	0	3	1	2	21	9	16	20
Hirundinidae	<i>Atticora fasciata</i>	0	0	0	0	0	1	8	0
Hirundinidae	<i>Stelgidopteryx ruficollis</i>	0	0	0	0	0	2	2	0
Troglodytidae	<i>Microcerculus marginatus</i>	0	0	0	0	8	12	17	7
Troglodytidae	<i>Troglodytes aedon</i>	0	0	0	0	3	0	0	0
Troglodytidae	<i>Pheugopedius coraya</i>	9	0	0	0	4	0	0	4
Troglodytidae	<i>Cantorchilus leucotis</i>	1	8	0	0	0	0	0	0
Troglodytidae	<i>Henicorhina leucosticta</i>	0	0	4	0	0	0	0	7
Turdidae	<i>Catharus minimus</i>	0	0	0	0	0	2	2	0
Turdidae	<i>Catharus tulatus</i>	0	0	0	0	0	6	6	0
Turdidae	<i>Turdus ignobilis</i>	4	0	0	0	11	1	2	0
Thraupidae	<i>Tachyphonus surinamus</i>	0	0	0	0	0	0	0	10
Thraupidae	<i>Tachyphonus rufus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
Thraupidae	<i>Ramphocelus carbo</i>	15	13	3	15	16	24	39	14
Thraupidae	<i>Tersina viridis</i>	0	0	0	0	0	3	3	0
Thraupidae	<i>Sporophila angolensis</i>	1	3	0	1	0	0	0	0
Thraupidae	<i>Saltator maximus</i>	8	8	0	18	5	23	31	8
Thraupidae	<i>Paroaria gularis</i>	1	1	8	7	2	6	8	11
Thraupidae	<i>Cissopis leverianus</i>	0	0	0	0	2	0	0	0
Thraupidae	<i>Tangara nigrocincta</i>	2	0	5	9	8	3	3	3
Thraupidae	<i>Tangara mexicana</i>	0	0	2	13	0	0	0	0
Thraupidae	<i>Thraupis episcopus</i>	2	2	0	4	7	12	16	3
Thraupidae	<i>Thraupis palmarum</i>	1	2	0	4	7	2	5	0
Thraupidae	<i>Ixothraupis xanthogastra</i>	0	0	0	0	10	2	8	0
Emberizidae	<i>Ammodra musaurifrons</i>	0	0	0	0	5	1	1	0
Emberizidae	<i>Arremonops conirostris</i>	3	2	0	0	0	0	1	1
Cardinalidae	<i>Piranga rubra</i>	1	0	0	0	4	0	0	0
Parulidae	<i>Leiothlypis peregrina</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
Parulidae	<i>Setophaga ruticilla</i>	2	0	0	0	6	0	0	0
Parulidae	<i>Setophaga castanea</i>	0	0	0	0	0	4	4	0
Parulidae	<i>Setophaga striata</i>	4	0	2	0	16	6	6	0

Familia	Especie	Lomerío				Montaña			
		0-10 años	10-20 años	20-30 años	Bosque Referencia	0-10 años	10-20 años	20-30 años	Bosque Referencia
Parulidae	<i>Cardellina canadensis</i>	0	0	0	0	0	1	1	0
Icteridae	<i>Psarocolius angustifrons</i>	0	0	0	5	10	10	22	25
Icteridae	<i>Psarocolius decumanus</i>	0	3	0	2	8	3	4	0
Icteridae	<i>Cacicus cela</i>	0	0	8	3	0	4	4	2
Icteridae	<i>Icterus croconotus</i>	0	0	0	3	0	1	1	1
Icteridae	<i>Icterus cayanensis</i>	0	0	4	2	0	0	0	0
Icteridae	<i>Lamprosar tanagrinus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
Icteridae	<i>Molothrus bonariensis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
Fringillidae	<i>Euphonia chlorotica</i>	0	0	4	0	0	0	0	0
Fringillidae	<i>Euphonia lanirostris</i>	0	1	0	2	0	0	0	0
Fringillidae	<i>Euphonia chrysopasta</i>	0	0	0	0	1	0	2	0
Fringillidae	<i>Euphonia mesochrysa</i>	0	0	0	2	0	0	0	0
Fringillidae	<i>Euphonia xanthogaster</i>	0	2	0	0	0	0	2	0

Anexo 2. Especies de plantas con frutos consumidas por la avifauna en diferentes edades sucesionales y su respectivo método de registro

Ss	Edad	Especie	Materia fecal (redes de niebla)	Colecta de semillas (observación)
Lomerío	0-10	<i>Casearia nigricans</i>	x	
Lomerío	0-10	<i>Cecropiasciadophylla</i>		
Lomerío	0-10	<i>Clidemia hirta</i>	x	
Lomerío	0-10	<i>Cupania scrobiculata</i>		x
Lomerío	0-10	<i>Henriettea fascicularis</i>	x	x
Lomerío	0-10	<i>Lacistema nena</i>		x
Lomerío	0-10	<i>Miconia dolichorrhyncha</i>	x	x
Lomerío	0-10	<i>Miconia elata</i>	x	
Lomerío	0-10	<i>Oryctanthus alveolatus</i>		x
Lomerío	0-10	<i>Piper cf. cornifolium</i>	x	x
Lomerío	0-10	<i>Vismia baccifera</i>	x	x
Lomerío	10_20	<i>Cecropia sciadophylla</i>		x
Lomerío	10_20	<i>Chrysochlamys cf. bracteolata</i>		x
Lomerío	10_20	<i>Clidemia hirta</i>		
Lomerío	10_20	<i>Clusia columnaris</i>		x
Lomerío	10_20	<i>Ficus gujanensis</i>	x	x
Lomerío	10_20	<i>Henriettea fascicularis</i>		x
Lomerío	10_20	<i>Lacistema nena</i>		x
Lomerío	10_20	<i>Laetia procera</i>		x
Lomerío	10_20	<i>Loranthaceae sp2</i>		
Lomerío	10_20	<i>Miconia dolichorrhyncha</i>		x
Lomerío	10_20	<i>Miconia elata</i>		
Lomerío	10_20	<i>Miconia sp3</i>	x	
Lomerío	10_20	<i>Miconia sp4</i>	x	x
Lomerío	10_20	<i>Ochroma pyramidale</i>		x
Lomerío	10_20	<i>Ocotea longifolia</i>		x
Lomerío	10_20	<i>Trema micrantha</i>		x
Lomerío	10_20	<i>Vismia baccifera</i>		x
Lomerío	20_30	<i>Aniba sp1</i>		x
Lomerío	20_30	<i>Casearia sp1</i>	x	x
Lomerío	20_30	<i>Cecropia ficifolia</i>	x	x
Lomerío	20_30	<i>Cecropia sciadophylla</i>	x	
Lomerío	20_30	<i>Cedrelinga cateniformis</i>		x
Lomerío	20_30	<i>Cupania cinerea</i>		x
Lomerío	20_30	<i>Ficus sp1</i>	x	x
Lomerío	20_30	<i>Ficus sp2</i>		x
Lomerío	20_30	<i>Guarea sp1</i>		x
Lomerío	20_30	<i>Hyeronima alchorneoides</i>	x	x

Ss	Edad	Especie	Materia fecal (redes de niebla)	Colecta de semillas (observación)
Lomerío	20_30	<i>Loranthaceae</i> sp1	x	x
Lomerío	20_30	<i>Miconia elata</i>	x	x
Lomerío	20_30	<i>Miconia</i> sp1	x	x
Lomerío	20_30	<i>Ocotea</i> sp1		x
Lomerío	20_30	<i>Ocotea</i> sp2		x
Lomerío	20_30	<i>Oenocarpus bataua</i>		x
Lomerío	20_30	<i>Pourouma cecropiifolia</i>	x	x
Lomerío	20_30	<i>Poutheria</i> sp1		x
Lomerío	20_30	<i>Schefflera</i> sp1	x	x
Lomerío	20_30	<i>Trema micrantha</i>	x	x
Lomerío	Referencia	<i>Aniba</i> sp1		
Lomerío	Referencia	<i>Casearia nigricans</i>		x
Lomerío	Referencia	<i>Cecropiascia dophylla</i>		x
Lomerío	Referencia	<i>Cecropia</i> sp.	x	x
Lomerío	Referencia	<i>Cedrelinga cateniformis</i>		x
Lomerío	Referencia	<i>Clidemia hirta</i>	x	x
Lomerío	Referencia	<i>Clusia columnaris</i>	x	x
Lomerío	Referencia	<i>Cupania cinerea</i>		x
Lomerío	Referencia	<i>Ficus gujanensis</i>		x
Lomerío	Referencia	<i>Ficus</i> sp		x
Lomerío	Referencia	<i>Ficus</i> sp.	x	x
Lomerío	Referencia	<i>Geonoma</i> sp.		x
Lomerío	Referencia	<i>Guarea</i> sp1		
Lomerío	Referencia	<i>Henriettea fascicularis</i>	x	
Lomerío	Referencia	<i>Hieronyma oblonga</i>		x
Lomerío	Referencia	<i>Hyeronima alchorneoides</i>	x	x
Lomerío	Referencia	<i>Lacistema nena</i>	x	x
Lomerío	Referencia	<i>Laetia procera</i>		x
Lomerío	Referencia	<i>Loranthaceae</i> sp2	x	x
Lomerío	Referencia	<i>Mendoncia pedunculata</i>		x
Lomerío	Referencia	<i>Miconia dolichorrhyncha</i>		x
Lomerío	Referencia	<i>Miconia elata</i>	x	x
Lomerío	Referencia	<i>Miconia</i> sp.	x	x
Lomerío	Referencia	<i>Miconia</i> sp4	x	x
Lomerío	Referencia	<i>Ochroma pyramidale</i>	x	x
Lomerío	Referencia	<i>Ocotea longifolia</i>	x	x
Lomerío	Referencia	<i>Oenocarpus bataua</i>		x
Lomerío	Referencia	<i>Palicourea mansoana</i>	x	
Lomerío	Referencia	<i>Philodendron wittianum</i>	x	
Lomerío	Referencia	<i>Philodendron wittianum</i>	x	

Ss	Edad	Especie	Materia fecal (redes de niebla)	Colecta de semillas (observación)
Lomerío	Referencia	<i>Phyllanthus valleanus</i>	x	
Lomerío	Referencia	<i>Pourouma cecropiifolia</i>		x
Lomerío	Referencia	<i>Poutheria</i> sp1		x
Lomerío	Referencia	<i>Schefflera</i> sp1		x
Lomerío	Referencia	<i>Siparuna guianensis.</i>		x
Lomerío	Referencia	<i>Trema micrantha</i>		x
Lomerío	Referencia	<i>Virola</i> sp.		x
Lomerío	Referencia	<i>Vismia baccifera</i>		x
Montaña	0_10	<i>Chrysochlamys</i> cf. <i>bracteolata</i>	x	x
Montaña	0_10	<i>Clusia</i> cf. <i>minor</i>	x	x
Montaña	0_10	<i>Clusia lineata</i>		x
Montaña	0_10	<i>Cordia panamensis</i>	x	x
Montaña	0_10	<i>Cupania scrobiculata</i>		
Montaña	0_10	<i>Ficus gujanensis</i>		
Montaña	0_10	<i>Hyeronima alchorneoides</i>		
Montaña	0_10	<i>Miconia affinis</i>	x	x
Montaña	0_10	<i>Miconia</i> sp2	x	x
Montaña	0_10	<i>Miconiatrinervia</i>		x
Montaña	0_10	<i>Ocotea longifolia</i>		x
Montaña	0_10	<i>Ocotea</i> sp3		x
Montaña	0_10	<i>Oryctanthus alveolatus</i>	x	x
Montaña	0_10	<i>Palicourea grandifolia</i>	x	x
Montaña	0_10	<i>Vismia baccifera</i>		x
Montaña	10_20	<i>Casearia nigricans</i>	x	x
Montaña	10_20	<i>Clusia columnaris</i>		x
Montaña	10_20	<i>Ficus gujanensis</i>		x
Montaña	10_20	<i>Guarea guidonia</i>	x	x
Montaña	10_20	<i>Hyeronima alchorneoides</i>	x	x
Montaña	10_20	<i>Miconia affinis</i>	x	x
Montaña	10_20	<i>Miconia elata</i>		x
Montaña	10_20	<i>Miconia</i> sp3		x
Montaña	10_20	<i>Nectandra cuspidata</i>		x
Montaña	10_20	<i>Ocotea</i> sp4		x
Montaña	10_20	<i>Tovomita</i> sp1		x
Montaña	20_30	<i>Guarea guidonia</i>		x
Montaña	20_30	<i>Hyeronima alchorneoides</i>		x
Montaña	20_30	<i>Hyeronima oblonga</i>		x
Montaña	20_30	<i>Ilex</i> cf. <i>petiolaris</i>		x
Montaña	20_30	<i>Miconia dodecandra</i>	x	x
Montaña	20_30	<i>Miconia elata</i>		x





Ss	Edad	Especie	Materia fecal (redes de niebla)	Colecta de semillas (observación)
Montaña	20_30	<i>Miconia prasina</i>	x	x
Montaña	20_30	<i>Miconia</i> sp3	x	
Montaña	20_30	<i>Nectandra cuspidata</i>		x
Montaña	20_30	<i>Ocotea longifolia</i>		
Montaña	20_30	<i>Ocotea</i> sp4	x	
Montaña	20_30	<i>Oenocarpus bataua</i>		x
Montaña	20_30	<i>Palicourea grandifolia</i>		
Montaña	20_30	<i>Phyllanthus valleanus</i>	x	x
Montaña	20_30	<i>Pourouma cecropiifolia</i>	x	x
Montaña	20_30	<i>Poutheria</i> sp1		x
Montaña	20_30	<i>Tovomita</i> sp1		x
Montaña	Referencia	<i>Ocotea</i> sp1	x	x
Montaña	Referencia	<i>Aniba</i> sp1		x
Montaña	Referencia	<i>Casearia nigricans</i>	x	x
Montaña	Referencia	<i>Cecropia</i> sp.	x	x
Montaña	Referencia	<i>Chrysochlamys</i> cf. <i>bracteolata</i>	x	x
Montaña	Referencia	<i>Clusia</i> cf. <i>minor</i>		x
Montaña	Referencia	<i>Clusia columnaris</i>	x	
Montaña	Referencia	<i>Clusia lineata</i>		x
Montaña	Referencia	<i>Cupania</i> sp1		x
Montaña	Referencia	<i>Ficus gujanensis</i>	x	x
Montaña	Referencia	<i>Guarea guidonia</i>		
Montaña	Referencia	<i>Guarea</i> sp1	x	x
Montaña	Referencia	<i>Henriettea fascicularis</i>		x
Montaña	Referencia	<i>Hieronyma oblonga</i>		x
Montaña	Referencia	<i>Hyeronima alchorneoides</i>		x
Montaña	Referencia	<i>Hyeronima oblonga</i>	x	x
Montaña	Referencia	<i>Ilex</i> cf. <i>petiolaris</i>		x
Montaña	Referencia	<i>Miconia affinis</i>	x	x
Montaña	Referencia	<i>Miconiada decandra</i>	x	x
Montaña	Referencia	<i>Miconia elata</i>	x	x
Montaña	Referencia	<i>Miconia prasina</i>	x	x
Montaña	Referencia	<i>Miconia</i> sp2		x
Montaña	Referencia	<i>Miconia</i> sp3		x
Montaña	Referencia	<i>Miconia trinervia</i>	x	x
Montaña	Referencia	<i>Nectandra cuspidata</i>		x
Montaña	Referencia	<i>Ocotea longifolia</i>	x	x
Montaña	Referencia	<i>Ocotea</i> sp4		x
Montaña	Referencia	<i>Oenocarpus bataua</i>		x
Montaña	Referencia	<i>Palicourea grandifolia</i>	x	x




Ss	Edad	Especie	Materia fecal (redes de niebla)	Colecta de semillas (observación)
Montaña	Referencia	<i>Philodendron</i> sp1	x	x
Montaña	Referencia	<i>Phyllanthus valleanus</i>	x	x
Montaña	Referencia	<i>Pourouma cecropiifolia</i>	x	x
Montaña	Referencia	<i>Pouteria</i> sp1	x	
Montaña	Referencia	<i>Tovomita</i> sp1		x
Montaña	Referencia	<i>Viola</i> sp.		x
Montaña	Referencia	<i>Vismia baccifera</i>	x	x




Anexo 3. Especies de plantas consumidas y defecadas por la avifauna en los bosques de diferentes edades sucesionales.




Número	Familia	Morfotipos	Aves potenciales dispersoras de semillas									
			Bosques de Lomerto			Bosques de Montaña						
			0-10 años	10-20 años	20-30 años	Bosque referencial	0-10 años	10-20 años	20-30 años	Bosque referencial		
1	Araceae		Ce.o		Me.p, My.c, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pap, Pa.s, Pe.j, Pim, Pir, Pl.s, Pit.m., Th.p, Ti.c, Ti.i, To.c, Tr.v, Tu.i, Vi.f, Vi.o	Am.o,Ar.s, Br.c, Ra.v, Sa.m,	Ca.c, Ca.m, Ca.u,	Am.o,Ar.s, Br.c, Ca.ac, Le.l, Li.v, Ma.m, Ma.r, Me.p, My.c, Myg, Org, Pa.c, The. Th.p, Ti.c, Ti.i, To.c, Tr.v, Tu.i, Vi.f, Vi.o	Eu.l, Eu.x, Ge, .m, Ix.x, La.t, Le.c, Le.l, Li.v, Ma.m, Ma.r, Me.p, My.c, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	Eu.l, Eu.x, Ge, .m, Ix.x, La.t, Le.c, Le.l, Li.v, Ma.m, Ma.r, Me.p, My.c, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	Eu.l, Eu.x, Ge, .m, Ix.x, La.t, Le.c, Le.l, Li.v, Ma.m, Ma.r, Me.p, My.c, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	Pa.p,
2	Clusiaceae		Eu.l, Eu.x, Ge, .m, Ix.x, La.t, Le.c, Le.l, Li.v, Ma.m, Ma.r, Me.p, My.c, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	Eu.l, Eu.x, Ge, ., Ra.c, Ra.t, Ra	Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra		Le.l, Li.v, Ma.m, Ma.r, Me.p, My.c, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	Pa.p, c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	Eu.l, Eu.x, Ge, .m, Ix.x, La.t, Le.c, Le.l, Li.v, Ma.m, Ma.r, Me.p, My.c, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	
3	Clusiaceae		Eu.l, Eu.x, Ge, .m, Ix.x, La.t, Le.c, Le.l, Li.v, Ma.m, Ma.r, Me.p, My.c, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	Eu.l, Eu.x, Ge, .m, Ix.x, La.t, Le.c, Le.l, Li.v, Ma.m, Ma.r, Me.p, My.c, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	Eu.l, Eu.x, Ge, .m, Ix.x, La.t, Le.c, Le.l, Li.v, Ma.m, Ma.r, Me.p, My.c, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	Eu.l, Eu.x, Ge, .m, Ix.x, La.t, Le.c, Le.l, Li.v, Ma.m, Ma.r, Me.p, My.c, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	Eu.l, Eu.x, Ge, .m, Ix.x, La.t, Le.c, Le.l, Li.v, Ma.m, Ma.r, Me.p, My.c, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	Eu.l, Eu.x, Ge, .m, Ix.x, La.t, Le.c, Le.l, Li.v, Ma.m, Ma.r, Me.p, My.c, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	Eu.l, Eu.x, Ge, .m, Ix.x, La.t, Le.c, Le.l, Li.v, Ma.m, Ma.r, Me.p, My.c, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	Eu.l, Eu.x, Ge, .m, Ix.x, La.t, Le.c, Le.l, Li.v, Ma.m, Ma.r, Me.p, My.c, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra		
4	Clusiaceae		Ma.m, Ma.r, Me.p, My.c, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra				Ma.m, Ma.r, i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	Ma.m, Ma.r, Me.p, My.c, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	Ma.m, Ma.r, Me.p, My.c, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	Ma.m, Ma.r, Me.p, My.c, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra		

Número	Familia	Morfortipos	Aves potenciales dispersoras de semillas													
			Bosques de Lomerío				Bosques de Montaña									
			0-10 años	10-20 años	20-30 años	Bosque refer- encia	0-10 años	10-20 año	20-30 años	Bosque refer- encia						
5	Clusiaceae	 <i>Clusia lineata</i>	Pit.m., Th.p, Ti.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vi.				Pit.m., Th.p, Ti.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vi.				Mep,			Tu.i, Vi.f, Vi.		
6	Commelin- aceae	 Commelinaceae					<i>Ma.ma,</i>									
7	Fabaceae	 Fabaceae 1													<i>Ma.ma</i>	
8	Hypericaceae	 <i>Vismia sp1</i>	Ce.o, Cil.Euc, Eul, Ra.c, The. Th.p, Ti.											Ca.c, Ca.m, Ca.u,	Am.o, Ar.s, Br.c, , Tr.v, Tu.i, Vi.f, Vi.o	

Aves potenciales dispersoras de semillas										
Número	Familia	Morfotipos	Bosques de Lomerío			Bosques de Montaña			Bosque referencia	
			0-10 años	10-20 años	20-30 años	0-10 años	10-20 años	20-30 años		
9	Lacistemataceae	 <i>Lacistema nena</i>			Mep, Th.p, Tii, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vif, Vio		Mep, Myc, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, Pa.s, Pej, Pim, Pir, Pis, Pitm., Th.p, Tic, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vif, Vio			
10	Lauracea	 <i>Ocotea longifolia</i>			Ca.aur, Ca.aur, Tr.ra, Ra.tu, Pt.az, Pt.to		Ca.aur, Ca.aur, Tr.ra, Ra.tu, Pt.az, Pt.to		Ratu	
11	Loranthaceae	 <i>Oryctanthus abveolatus</i>		Mep, Myc, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, Pa.s, Pej, Pim, Pir, Pis, Pitm., Th.p, Tic, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vif, Vi.					Mep, Myc, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vif, Vi.	
12	Melastomataceae	 <i>Tococa guianensis</i>	Ra.c, The., Th.p, Le.r		Mr				Ta.ru	Mam


Número	Familia	Morfotipos	Aves potenciales dispersoras de semillas					
			Bosques de Lomero			Bosques de Montaña		
			0-10 años	10-20 años	20-30 años	Bosque referencia	0-10 años	10-20 años
13	Melastomataceae	 Miconia sp1	Ce.o, CiIEuc, Eul, Eux, Ge, m, Ixx, Lat, Lec, LeI, Liv.Mam, Mar, Mep, Myc, Myg.s, Pit.m, Psa, Pta, Pt.c, Pt.i, Pt.p, Rac, The. Th.p, Ti.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vio	Mep, Myc, Myg, Rac, Rat, Ra.v, Sa.m, Se.s, Tam, Tan, Tar, Ta.s, Te.v, The. Th.p, Ti.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vio	Mep, Myc, Myg, Org, Pac, Pag, Pap, Psa, Pej, Pim, Pir, Pis, Pit.m, Thp, Ti.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vio	Am.o,Ar.s, Br.c, Ca.a, a.au, Ca.c, Ca.m, Cau, Ce.o, CiIEuc, Eul, Eux, Ge, m, Ixx, Lat, Lec, LeI, Liv.Mam, Mar, Mep, Myc, Myg, Org, Pac, Pa.g, Pap, Psa, Pej, Pim, Pir, Pis, Pit.m, Psa, Pta, Pt.c, Pt.i, Pt.p, Rac, Ra.t, Ra.v	Am.o,Ar.s, Br.c, Ca.a, a.au, Ca.c, Ca.m, Cau, Ce.o, CiIEuc, Eul, Eux, Ge, m, Ixx, Lat, Lec, LeI, Liv.Mam, Mar, Mep, Myc, Myg, Org, Pac, Pa.g, Pa.p, Pa	Pap, Pas, Pej, Pim, Pir,
14	Melastomataceae	 Miconia sp2	Ce.o, CiIEuc, Eul, Eux, Ge, m, Ixx, Lat, Lec, LeI, Liv.Mam, Mar, Mep, Myc, Myg.s, Pit.m, Psa, Pta, Pt.c, Pt.i, Pt.p, Rac, The. Th.p, Ti.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vio	Mep, Myc, Myg, Rac, Rat, Ra.v, Sa.m, Se.s, Tam, Tan, Tar, Ta.s, Te.v, The. Th.p, Ti.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vio	Mep, Myc, Myg, Org, Pac, Pag, Pap, Psa, Pej, Pim, Pir, Pis, Pit.m, Thp, Ti.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vio	Am.o,Ar.s, Br.c, Ca.a, a.au, Ca.c, Ca.m, Cau, Ce.o, CiIEuc, Eul, Eux, Ge, m, Ixx, Lat, Lec, LeI, Liv.Mam, Mar, Mep, Myc, Myg, Org, Pac, Pa.g, Pa.p, Pa	Am.o,Ar.s, Br.c, Ca.a, a.au, Ca.c, Ca.m, Cau, Ce.o, CiIEuc, Eul, Eux, Ge, m, Ixx, Lat, Lec, LeI, Liv.Mam, Mar, Mep, Myc, Myg, Org, Pac, Pa.g, Pa.p, Pa	Pap, Pas, Pej, Pim, Pir,
15	Melastomataceae	 Miconia ellata	Ce.o, CiIEuc, Eul, Eux, Ge, m, Ixx, Lat, Lec, LeI, Liv.Mam, Mar, Mep, Myc, Myg.s, Pit.m, Psa, Pta, Pt.c, Pt.i, Pt.p, Rac, The. Th.p, Ti.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vio	Mep, Myc, Myg, Rac, Rat, Ra.v, Sa.m, Se.s, Tam, Tan, Tar, Ta.s, Te.v, The. Th.p, Ti.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vio	Mep, Myc, Myg, Org, Pac, Pag, Pap, Psa, Pej, Pim, Pir, Pis, Pit.m, Thp, Ti.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vio	Am.o,Ar.s, Br.c, Ca.a, a.au, Ca.c, Ca.m, Cau, Ce.o, CiIEuc, Eul, Eux, Ge, m, Ixx, Lat, Lec, LeI, Liv.Mam, Mar, Mep, Myc, Myg, Org, Pac, Pa.g, Pa.p, Pa	Am.o,Ar.s, Br.c, Ca.a, a.au, Ca.c, Ca.m, Cau, Ce.o, CiIEuc, Eul, Eux, Ge, m, Ixx, Lat, Lec, LeI, Liv.Mam, Mar, Mep, Myc, Myg, Org, Pac, Pa.g, Pa.p, Pa	Pap, Pas, Pej, Pim, Pir,

Número	Familia	Morfotipos	Aves potenciales dispersoras de semillas						
			Bosques de Lomerto			Bosques de Montaña			
			0-10 años	10-20 años	20-30 años	Bosque refer- encia	0-10 años	10-20 año	20-30 años
16	Melastoma- taceae	 <i>Miconia lourteigiana</i>	Ce.o, CilEuc, Eul, Eux, Ge, m, Ixx, Lat, Lec, LeI, LivMa.m, Mar, Mep, Myc, Myg.s, Pit.m, Psa, Pta, Pt.c, Pti, Ptp, Rac, The. Thp, Tii, Tui, Toc, Trv, Tui, Vi.f, Vio	Mep, Myc, Myg, Rac, Rat, Rav, Sa.m, Se.s, Tam, Tan, Tar, Ta.s, Te.v, The. Thp, Tic, Tii, Toc, Trv, Tui, Vi.f, Vio	Mep, Myc, Myg, Org, Pac, Pag, Pap, Pas, Pej, Pim, Pir, Pis, Pit.m, Thp, Tic, Tii, Toc, Trv, Tui, Vi.f, Vio	Br.c, Ra.v, Sa.m,	Ca.c, Ca.m, Cau, Ce.o, CilEuc, Eul, Eux, Ge, m, Ixx, Lat, Lec, LeI, LivMa.m, Mar, Mep, Myc, Myg, Org, Pac, Pag, Pap, Pas, Pej, Pim, Pir, Pis, Pit.m, Psa, Pta, Ptc, Pti, Ptp, Rac, Rat, Rav	Am.o, Ars, Br.c, Caa, aau Ca.c, Ca.m, Cau, Ce.o, CilEuc, Eul, Eux, Ge, m, Ixx, La.t, Le.c, LeI, LivMa.m, Mar, Mep, Myc, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, Pa	Pa.p, Pas, Pej, Pim, Pir,
17	Melastoma- taceae	 <i>Miconia trinervia</i>	Ce.o, CilEuc, Eul, Eux, Ge, m, Ixx, Lat, Lec, LeI, LivMa.m, Mar, Mep, Myc, Myg.s, Pit.m, Psa, Pta, Pt.c, Pti, Ptp, Rac, The. Thp, Tic, Tii, Toc, Trv, Tui, Vi.f, Vio	Mep, Myc, Myg, Rac, Rat, Rav, Sa.m, Se.s, Tam, Tan, Tar, Ta.s, Te.v, The. Thp, Tic, Tii, Toc, Trv, Tui, Vi.f, Vio	Mep, Myc, Myg, Org, Pac, Pag, Pap, Pas, Pej, Pim, Pir, Pis, Pit.m, Thp, Tic, Tii, Toc, Trv, Tui, Vi.f, Vio	Am.o, Ars, Br.c, Ra.v, Sa.m,	Ca.c, Ca.m, Cau, Ce.o, CilEuc, Eul, Eux, Ge, m, Ixx, Lat, Lec, LeI, LivMa.m, Mar, Mep, Myc, Myg, Org, Pac, Pag, Pap, Pas, Pej, Pim, Pir, Pis, Pit.m, Psa, Pta, Ptc, Pti, Ptp, Rac, Rat, Rav	Am.o, Ars, Br.c, Caa, aau Ca.c, Ca.m, Cau, Ce.o, CilEuc, Eul, Eux, Ge, m, Ixx, La.t, Le.c, LeI, LivMa.m, Mar, Mep, Myc, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, Pa	Pa.p, Pas, Pej, Pim, Pir,
18	Melastoma- taceae	 <i>Clidemia hirta</i>	Ce.o, CilEuc, Eul, Eux, Ge, m, Ixx, Lat, Lec, LeI, LivMa.m, Mar, Mep, Myc, Myg.s, Pit.m, Psa, Pta, Pt.c, Pti, Ptp, Rac, The. Thp, Tic, Tii, Toc, Trv, Tui, Vi.f, Vio	Me.	Mar, Me.p, Myc, Myg, Org, Pac, The. Thp, Tic, Tii, Toc, Trv, Tui, Vi.f, Vio	Ca.c, Ca.m, Cau, Ce.o, CilEuc, Eul, Eux, Ge, m, Ixx, Lat, Lec, LeI, LivMa.m, Mar, Mep, Myc, Myg, Org, Pac, Pag, Pap, Pas, Pej, Pim, Pir, Pis, Pit.m, Psa, Pta, Ptc, Pti, Ptp, Rac, Rat, Rav	Ca.c, Ca.m, Cau, Ce.o, CilEuc, Eul, Eux, Ge, m, Ixx, La.t, Le.c, LeI, LivMa.m, Mar, Mep, Myc, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, Pa		

Número	Familia	Morfortipos	Aves potenciales dispersoras de semillas							
			Bosques de Lomero			Bosques de Montaña				
			0-10 años	10-20 años	20-30 años	Bosque referencia	0-10 años	10-20 años	20-30 años	Bosque referencia
19	Melastomataceae	 <i>Henrietta fascicularis</i>	Ce.o, CiEu.c, Eu.l, Eux, Ge, m, Ix.x, Lat, Lec, Le.l, Liv.Mam, Mar, Mep, Myc, Myg.s, Pit.m, Psa, Pta, Pt.c, Pt.i, Pt.p, Rac, The. Th.p, Ti.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vi.o	Mep, Myc, Myg, Rac, Rat, Rav, Sa.m, Se.s, Tam, Tan, Tar, Ta.s, Te.v, The. Th.p, Ti.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vi.o	Mep, Myc, Myg, Org, Pac, Pag	Am.o, Ars, Br.c, Ra.v, Sa.m	Ca.c, Ca.m, Cau, Ce.o, CiEu.c, Eu.l, Eux, Ge, m, Ix.x, Lat, Lec, Le.l, Liv.Mam, Mar, Mep, Myc, Myg, Org, Pa.c, Ra.v, Sa.m, Se.s, Tam, Tan, Tar, Ta.s, Te.v, The. Th.p, Ti.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vi.o	Am.o, Ars, Br.c, Caac, Le.l, Liv.Mam, Mar, Mep, Myc, Myg, Org, Pa.c, The. Th.p, Ti.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vi.o	Am.o, Ars, Br.c, Ca.a, aau Ca.c, Cam, Ca.u, r, Mep, Myc, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, Pa	Pap, Pas, Pej, Pim, Pl.r
20	Melastomataceae	 <i>Bellucia grosaloides</i>	Ce.o, CiEu.c, Eu.l, Eux, Ge, m, Ix.x, Lat, Lec, Le.l, Liv.Mam, Mar, Mep, Myc, Myg.s, Pit.m, Psa, Pta, Pt.c, Pt.i, Pt.p, Rac, The. Th.p, Ti.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vi.o	Mep, Myc, Myg, Rac, Rat, Rav, Sa.m, Se.s, Tam, Tan, Tar, Ta.s, Te.v, The. Th.p, Ti.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vi.o		Ca.c, Ca.m, Cau, Ce.o, CiEu.c, Eu.l, Eux, Ge, m, Ix.x, Lat, Lec, Le.l, Liv.Mam, Mar, Mep, Myc, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pap, Pa.s, Pej, Pim, Pir, Pis, Pit.m, Psa, Pta, Pt.c, Pt.i, Pt.p, Rac, Rat, Rav	Am.o, Ars, Br.c, Caac, Le.l, Liv.Mam, Mar, Mep, Myc, Myg, Org, Pa.c, The. Th.p, Ti.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vi.o	Am.o, Ars, Br.c, Ca.a, aau Ca.c, Ca.m, Cau, Ce.o, CiEu.c, Eu.l, Eux, Ge, m, Ix.x, Lat, Lec, Le.l, Liv.Mam, Mar, Mep, Myc, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pa.p, Pa	Pap, Pas, Pej, Pim, Pl.r	
21	Moraceae	 <i>Ficus sp1</i>	Ce.o, CiEu.c, Eu.l, Eux, Ge, m, Ix.x, Lat, Lec, Le.l, Liv.Mam, Mar, Mep, Myc, Myg.s, Pit.m, Psa, Pta, Pt.c, Pt.i, Pt.p, Rac, The. Th.p, Ti.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vi.o	Mep, Myc, Myg, Rac, Rat, Rav, Sa.m, Se.s, Tam, Tan, Tar, Ta.s, Te.v, The. Th.p, Ti.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vi.o	Mep, Myc, Myg, Org, Pac, Pag, o	Am.o, Ars, Br.c, Ra.v, Sa.m	Ca.c, Ca.m, Cau, Ce.o, CiEu.c, Eu.l, Eux, Ge, m, Ix.x, Lat, Lec, Le.l, Liv.Mam, Mar, Mep, Myc, Myg, Org, Pa.c, Pa.g, Pap, Pa.s, Pej, Pim, Pir, Pis, Pit.m, Psa, Pta, Pt.c, Pt.i, Pt.p, Rac, Rat, Rav	Am.o, Ars, Br.c, Caac, Le.l, Liv.Mam, Mar, Mep, Myc, Myg, Org, Pa.c, The. Th.p, Ti.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vi.o		

Número	Familia	Morfotipos	Aves potenciales dispersoras de semillas									
			Bosques de Lomerío				Bosques de Montaña					
			0-10 años	10-20 años	20-30 años	Bosque refer- encia	0-10 años	10-20 año	20-30 años	Bosque refer- encia		
23	Rubiaceae	 Rubiaceae sp1			Ma.m		Ma.m, Ma.r, Me.p, My.c, My.g, Or.g, Pa.c, Pa.g, Pa.p.			.Ma.m		
24	Rubiaceae	 <i>Psychotria micrantha</i>					Or.g, Pa.c, Pa.g, Pa.p, Pa.s, Pe.j, Pi.m, Pi.r, Pi.s, Pit.m., Th.p,					
25	Urticaceae	 <i>Cecropia</i> sp1	Eu.l, Eu.x, Ge. m, Ix.x, Lat, Le.c, Le.l, Li.v.Ma.m, Ma.r, Me.p, My.c, My.g, Or.g, Pa.c, Pa.g, Pa.p.,c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	Lec, Le.l, Liv.Ma.m, Ma.r, Me.p, My.c, My.g, Or.g, Pa.c, Pa.g, Pa.p.,c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	Or.g, Pa.c, Pa.g, Pa.p.,c, Pti, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	p, Ra.c, Ra.t, Ra	Pa.g, Pa.p.,c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra		.p.c, Pt.i, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	Pa.p.,c, Pti, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	Or.g, Pa.c, Pa.g, Pa.p.,c, Pti, Pt.p, Ra.c, Ra.t, Ra	
26	Urticaceae	 Cecropiaceae sp2	Ma.r, Me.p, My.c, My.g.,s, Pit.m, Ps.a		<i>Th.ep</i>					My.g.,s, Pit.m, Ps.a		

Número	Familia	Morfortipos	Aves potenciales dispersoras de semillas							
			Bosques de Lomeroío			Bosques de Montaña				
			0-10 años	10-20 años	20-30 años	Bosque refer- encia	0-10 años	10-20 año	20-30 años	Bosque refer- encia
28	Urticaceae	 Cecropiaceae sp3				Ce.o, Ci.lEu			Eu-x	
27		 Indeterminado 1		Ra.c, Th.e, Th.p, Ti		Th.p, Ti				
29		 Indeterminado 3				M.ma				
30		 Indeterminado 4		Vi.o			Ca.c, Ca.m, Cau, Ce.o, Th.p, Ti.c, Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vi.o		Tii, To.c, Tr.v, Tui, Vi.f, Vi.o	







Número	Familia	Morfo tipos	Aves potenciales dispersoras de semillas								
			Bosques de Lomerío			Bosques de Montaña					
			0-10 años	10-20 años	20-30 años	Bosque refer- encia	0-10 años	10-20 año	20-30 años	Bosque refer- encia	
31		 Indeterminado 5					Ma.ma				Eu.x, Ge. ,m

AVES: **Am.o** *Amazona ochrocephala*, **Ar.s** *Ara severus*, **Br.c** *Brotogeris cyanoptera*, **Ca.a** *Capito aurivirens*, **Ca.au** *Capito auratus*, **Ca.c** *Cacicus cela*, **Ca.m** *Catharus minimus*, **Ca.u** *Catharus ustulatus*, **Ce.o** *Cephalopterus ornatus*, **Ci.l** *Cissopis leverianus*, **Eu.c** *Euphonia chrysopasta*, **Eu.l** *Euphonia laniirostris*, **Eu.x** *Euphonia xanthogaster*, **Ge.m** *Geotrygon montana*, **Ix.x** *Ixothraupis xanthogastra*, **La.t** *Lamprosarp tanagrinus*, **Le.c** *Lepidothrix coronata*, **Le.l** *Legatus leucophaius*, **Li.v** *Lipaugus vociferans*, **Ma.m** *Manacus manacus*, **Ma.r** *Machaeropterus regulus*, **Me.p** *Megarynchus pitangua*, **My.c** *Myiozetetes cayensis*, **My.g** *Myiozetetes granadensis*, **Org** *Ortali sguttata*, **Pa.c** *Patagioenas cayennensis*, **Pa.g** *Paroaria gularis*, **Pa.p** *Patagioenas plumbea*, **Pa.s** *Patagioenas subvinacea*, **Pe.j** *Penelope jacquacu*, **Pi.m** *Pionus menstruus*, **Pi.r** *Piranga rubra*, **Pi.s** *Pitangus sulphuratus*, **Pit.m** *Pionites melanocephalus*, **Ps.a** *Psarocolius angustrifrons*, **Pt.a** *Pteroglos susazarae*, **Pt.c** *Pteroglos suscastanotis*, **Pt.i** *Pteroglos susincriptus*, **Pt.p** *Pteroglossus pluricinctus*, **Ra.c** *Ramphocelus carbo*, **Ra.t** *Ramphastos tucanus*, **Ra.v** *Ramphastos tucanus*, **Sa.m** *Saltator maximus*, **Se.s** *Setophaga striata*, **Ta.m** *Tangara mexicana*, **Ta.n** *Tangara nigrocincta*, **Ta.r** *Tachyphonus rufus*, **Ta.s** *Tachyphonus surinamus*, **Te.v** *Tersina viridis*, **Th.e** *Tharupis episcopus*, **Th.p** *Thraupis palmarum*, **Ti.c** *Tityra cayana*, **Ti.i** *Tityra inquisitor*, **To.c** *Todirostrum chrysocrotaphum*, **Tr.v** *Trogon viridis*, **Tu.i** *Turdus nobilis*, **Vi.f** *Vireo flavoviridis*, **Vi.o** *Vireo olivaceus*.

Anexo 4. Quiroptero fauna encontrada en las edades sucesionales muestreadas. (Lomerío 0 a 10 años: l1; Lomerío 10 a 20 años: l2; Lomerío 20 a 30 años: l3; Lomerío referencia: lr; Montaña 0 a 10 años: m1; montaña 10 a 20 años: m2; Montaña 20 a 30 años: m3; Montaña referencia: mr)

Familia	Subfamilia	Especies	L1	L2	L3	Lr	M1	M2	M3	Mr	Total general	
Emballonuridae	-	<i>Cormura brevirostris</i>				1					1	
		<i>Saccopteryx bilineata</i>				4					4	
						5					5	
Molossidae	-	<i>Molossus molossus</i>			1				1		2	
					1			1			2	
Phyllostomidae	Carollinae	<i>Carollia brevicauda</i>	13	12	6	17	4	9	3	14	78	
		<i>Carollia castanea</i>	7			3	6				16	
		<i>Carollia perspicillata</i>	17	48	6	22	11	17	18	37	176	
		<i>Rhinophylla fischeriae</i>	8	3	4	4					19	
		<i>Rhinophylla pumilio</i>	2	7	2	7		1	2	3	24	
			47	70	18	53	21	27	23	54	313	
	Desmontinae		<i>Desmodus rotundus</i>				1					1
						1						1
	Glossophaginae		<i>Glossophaga soricina</i>				2	1			1	4
			<i>Glossophaga commissarisi</i>	1								1
			<i>Lichonycteris degener</i>		2	1						3
			1	2	1	2	1			1	8	
	Micronycterinae		<i>Micronycteris megalotis</i>					1	1			2
			<i>Micronycteris hirsuta</i>						1			1
							1	2			3	
	Phyllostominae		<i>Lophostoma silvicolum</i>				5					5
			<i>Phylloderma stenops</i>		1			2				2
			<i>Phyllostomus elongatus</i>			3						3
			<i>Phyllostomus hastatus</i>	1	1	4						6
			<i>Trinycteris nicefori</i>			1						1
				1	2	8	5	3	3			22
	Stenodermatinae		<i>Artibeus lituratus</i>	1		3	1			2		7
			<i>Artibeus planirostris</i>	9	6	2	1	2	1	2		23
			<i>Chiroderma villosum</i>						1			1
			<i>Mesophyllamac conelli</i>		1	1	2				2	6
			<i>Dermanura gnoma</i>			1			7	2		10
			<i>Plathyrrinus brachycephalus</i>	4			3	1		2		10
			<i>Plathyrrinus helleri</i>	1						1		2
			<i>Sturnira lilium</i>			2	2	23		4		31
			<i>Sturnira magna</i>					7				7
			<i>Sturnira tildae</i>					3				3
<i>Uroderma bilobatum</i>			1	1		4			2	1	9	
<i>Uroderma magnirostrum</i>			2		1	1					4	
			18	8	10	14	36	8	15	3	112	
	67	82	37	75	61	38	38	58	456			
Vespertilionidae	-	<i>Eptesicus brasiliensis</i>	2								2	
		<i>Eptesicus chiriquinus</i>				3			1	1	5	
		<i>Myotis riparius</i>			1	1		2			4	
			2		1	4		2	1	1	11	
		Total individuos	69	82	39	84	61	40	40	59	474	
		Total especies	14	10	16	19	11	9	12	7	34	

Anexo 5. especies de murciélagos encontradas en los muestreos realizados en ecosistemas con diferentes edades sucesionales en unidades fisiograficas de Montaña y Lomerío. fotos: mónica peñuela

	
<p>Familia Emballonuridae; Especie <i>Cormura brevirostris</i></p>	<p>Familia Emballonuridae; Especie <i>Saccopteryx bilineata</i></p>
	
<p>Familia Molossidae; Especie <i>Molossus molossus</i></p>	<p>Familia Phyllostomidae; Subfamilia Carollinae; Especie <i>Carollia breviceauda</i></p>
	
<p>Familia Phyllostomidae; Subfamilia Carollinae; Especie <i>Carollia castanea</i></p>	<p>Familia Phyllostomidae; Subfamilia Carollinae; Especie <i>Carollia perspicillata</i></p>



Familia Phyllostomidae; Subfamilia Carollinae;
Especie *Rhinophylla fisherae*



Familia Phyllostomidae; Subfamilia Carollinae;
Especie *Rhinophylla pumilio*



Familia Phyllostomidae; Subfamilia
Desmontinae; Especie *Desmodus rotundus*









Familia Phyllostomidae; Subfamilia
Glossophaginae; Especie *Glossophaga soricina*



Familia Phyllostomidae; Subfamilia
Lonchophyllinae; Especie *Glossphaga commissarisi*



Familia Phyllostomidae; Subfamilia
Glossophaginae; Especie *Lichonycteris degener*

	
<p>Familia Phyllostomidae; Subfamilia Phyllostominae; Especie <i>Chiroderma villosum</i></p>	<p>Familia Phyllostomidae; Subfamilia Phyllostominae; Especie <i>Micronycteris megalotis</i></p>
	
<p>Familia Phyllostomidae; Subfamilia Phyllostominae; Especie <i>Micronycteris hirsuta</i></p>	<p>Familia Phyllostomidae; Subfamilia Phyllostominae; Especie <i>Lophostoma silvicolum</i></p>
	
<p>Familia Phyllostomidae; Subfamilia Phyllostominae; Especie <i>Phylloderma stenops</i></p>	<p>Familia Phyllostomidae; Subfamilia Phyllostominae; Especie <i>Phyllostomu selongatus</i></p>



Familia Phyllostomidae; Subfamilia Phyllostominae; Especie *Phyllostomus hastatus*



Familia Phyllostomidae; Subfamilia Phyllostominae; Especie *Trinycteris nicefori*



Familia Phyllostomidae; Subfamilia Stenodermatinae; Especie *Artibeus lituratus*



Familia Phyllostomidae; Subfamilia Stenodermatinae; Especie *Artibeus planirostris*



Familia Phyllostomidae; Subfamilia Stenodermatinae; Especie *Mesophylla macconnelli*



Familia Phyllostomidae; Subfamilia Stenodermatinae; Especie *Dermanura gnoma*

	
<p>Familia Phyllostomidae; Subfamilia Stenodermatinae; Especie <i>Plathyrrinus brachycephalus</i></p>	<p>Familia Phyllostomidae; Subfamilia Stenodermatinae; Especie <i>Plathyrrinus helleri</i></p>
	
<p>Familia Phyllostomidae; Subfamilia Stenodermatinae; Especie <i>Sturnira lilium</i></p>	<p>Familia Phyllostomidae; Subfamilia Stenodermatinae; Especie <i>Sturnira magna</i></p>
	
<p>Familia Phyllostomidae; Subfamilia Stenodermatinae; Especie <i>Sturnira tildae</i></p>	<p>Familia Phyllostomidae; Subfamilia Stenodermatinae; Especie <i>Uroderma bilobatum</i></p>



Familia Phyllostomidae; Subfamilia Stenodermatinae; Especie *Uroderma magnirostrum*



Familia Vespertilionidae; Especie *Eptesicus brasiliensis*



Familia Vespertilionidae; Especie *Eptesicus chiriquinus*












Familia Vespertilionidae; Especie *Myotis riparius*





Anexo 6. morfotipos de semillas encontradas en las muestras de material fecal de las edades sucesionales muestreadas. (Lomerío 0 a 10 años; Lomerío 10 a 20 años; Lomerío 20 a 30 años; Lomerío referencia: lr; Montaña 0 a 10 años; Montaña de 10 a 20 años; Montaña 20 a 30 años; Montaña referencia: mr).






Morfotipos	L0-10	L10-20	L20-30	Lr	M0-10	M10-20	M20-30	Mr	Total general
Araceae1	0	1	0	2	0	1	2	0	6
Cecropiaceae1	0	0	0	0	1	0	2	0	3
Cecropiaceae2	0	1	0	0	1	0	0	0	2
Cecropia1	5	0	1	5	5	0	1	0	17
Cecropia2	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Cecropia3	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Clusiaceae1	0	0	0	0	0	0	2	1	3
Clusiaceae2	1	0	0	0	0	1	0	0	2
Clusiaceae3	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Clusiaceae4	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Clusiaceae5	0	1	0	0	1	0	0	0	2
Fabaceae1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Ind1	3	1	0	0	0	0	1	1	6
Ind2	0	0	0	0	5	0	0	0	5
Ind3	0	0	0	0	0	0	2	0	2
Ind4	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Ind5	0	0	0	0	4	0	0	0	4
Ind6	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Ind7	0	2	0	0	1	0	0	0	3
Ind8	0	1	0	0	1	0	0	0	2
Ind9	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Ind10	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Ind11	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Melastomataceae	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Piperaceae1	2	0	0	3	7	0	10	5	27
Piperaceae2: <i>Piper cf. acutifolium</i>	8	7	0	0	7	1	3	0	26
Piperaceae3	1	1	0	0	4	0	0	0	6
Piperaceae4	2	2	2	0	3	0	2	2	13
Solanaceae1	0	0	0	2	0	0	0	2	4
Solanaceae2	0	0	0	0	1	0	1	1	3
Solanaceae3	0	0	0	0	4	0	0	0	4
Vismia1: <i>Vismiabaccifera</i>	23	40	9	7	5	9	5	33	131
Vismia2	8	1	0	0	3	0	1	2	15
Vismia3	0	0	0	0	0	0	1	2	3
Total apariciones	53	61	13	20	56	13	34	50	300
Total morfotipos	9	14	4	6	19	5	14	10	34






Anexo 7. Morfotipos de semillas encontradas en las muestras de materia fecal de los quirópteros que potencialmente las dispersan en el ecosistema de Lomerío y Montaña. Fotos: Mónica Peñuela

Morfotipos	Murciélagos dispersores potenciales de semillas							
	L1	L2	L3	Lr	M1	M2	M3	Mr
 Araceae1		<i>Carollia perspicillata</i>		<i>Uroderma bilobatum</i>		<i>Dermanura gnoma</i>	<i>Carollia perspicillata</i> <i>Platyrrhinus brachycephalus</i>	
 Cecropiaceae1					<i>Sturnira lilium</i>		<i>Artibeus planirostris</i> <i>Carollia perspicillata</i>	
 Cecropiaceae2		<i>Carollia perspicillata</i>			<i>Sturnira magna</i>			
 Cecropia1	<i>Artibeus planirostris</i> <i>Carollia perspicillata</i> <i>Platyrrhinus brachycephalus</i>		<i>Artibeus lituratus</i>	<i>Artibeus lituratus</i> <i>Artibeus planirostris</i> <i>Platyrrhinus brachycephalus</i> <i>Sturnira lilium</i> <i>Uroderma bilobatum</i>	<i>Sturniralilium</i>		<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>	

																			
																			
																			
																			
																			
<i>Carollia perspicillata</i> <i>Sturnira lilium</i>		<i>Carollia perspicillata</i>												<i>Carollia perspicillata</i> <i>Sturnira magna</i> <i>Sturnira tildae</i>		<i>Sturnira tildae</i>		<i>Carollia brevicauda</i>	
								<i>Carollia perspicillata</i>											

<p>Ind8</p> 	<p>Ind9</p> 	<p>Ind10</p> 	<p>Ind11</p> 
<p><i>Phylloderma stenops</i></p>	<p><i>Carollia perspicillata</i></p>	<p><i>Carollia perspicillata</i></p>	<p><i>Carollia perspicillata</i></p>
<p><i>Sturnira lilium</i></p>			<p><i>Carollia perspicillata</i></p>

Melastomataceae				<i>Carollia perspicillata</i>					
Piperaceae1		<i>Carollia castanea</i> <i>Rhinophylla fisherae</i>	<i>Carollia brevicauda</i> <i>Carollia perspicillata</i>	<i>Carollia castanea</i> <i>Sturnira lilium</i> <i>Sturnira tildae</i>		<i>Carollia brevicauda</i> <i>Carollia perspicillata</i> <i>Platyrrhinus brachycephalus</i> <i>Sturnira lilium</i>	<i>Carollia brevicauda</i> <i>Carollia perspicillata</i>	<i>Carollia brevicauda</i> <i>Carollia perspicillata</i>	
Piperaceae2		<i>Carollia brevicauda</i> <i>Carollia perspicillata</i> <i>Rhinophylla fisherae</i>		<i>Carollia castanea</i> <i>Carollia perspicillata</i> <i>Sturnira lilium</i> <i>Sturnira magna</i> <i>Sturnira tildae</i>		<i>Carollia perspicillata</i>	<i>Carollia perspicillata</i>		
Piperaceae3		<i>Carollia perspicillata</i>		<i>Sturnira lilium</i> <i>Sturnira tildae</i>					
Piperaceae4		<i>Carollia perspicillata</i> <i>Rhinophylla fisherae</i>						<i>Carollia brevicauda</i> <i>Carollia perspicillata</i>	<i>Carollia perspicillata</i>

Solanaceae1						<i>Carollia brevicauda</i> <i>Rhinophylla pumilo</i>					<i>Carollia brevicauda</i> <i>Rhinophylla pumilo</i>
Solanaceae2						<i>Artibeus planirostris</i>					<i>Carollia perspicillata</i>
Solanaceae3						<i>Sturnira lilium</i> <i>Sturnira magna</i>					
Vismia1: <i>Vismiabaccifera</i>						<i>Artibeus planirostris</i> <i>Carollia castanea</i> <i>Carollia perspicillata</i> <i>Rhinophylla fisherae</i> <i>Uroderma magnirostrum</i>	<i>Carollia brevicauda</i> <i>Carollia perspicillata</i> <i>Rhinophylla fisherae</i> <i>Rhinophylla pumilo</i>	<i>Carollia perspicillata</i> <i>Lionycteris purpelli</i> <i>Rhinophylla fisherae</i> <i>Rhinophylla pumilo</i> <i>Uroderma magnirostrum</i>	<i>Carollia brevicauda</i> <i>Carollia perspicillata</i> <i>Rhinophylla fisherae</i> <i>Rhinophylla pumilo</i>	<i>Carollia brevicauda</i> <i>Carollia perspicillata</i> <i>Rhinophylla fisherae</i> <i>Rhinophylla pumilo</i>	<i>Carollia brevicauda</i> <i>Carollia perspicillata</i> <i>Glossophaga soricina</i> <i>Uroderma bilobatum</i>
Vismia2						<i>Carollia brevicauda</i> <i>Carollia castanea</i> <i>Carollia perspicillata</i>	<i>Carollia perspicillata</i>				<i>Carollia perspicillata</i>

<p><i>Vismia</i>3</p>	
	<p><i>Rhinophylla pumilio</i></p>
	<p><i>Carollia brevicauda</i></p>

Anexo 8. Rangos funcionales de la quiropterofauna encontrada en los sitios de muestreo.

Especie	LA (mm)	LP (mm)	LTP (mm)	LCo (mm)	LO (mm)	LCu (mm)	LCa (mm)	Env (mm)	Peso (g)	Especie
<i>Artibeus amplus</i>	63,89	11,73	24,79	0,00	13,25	80,88	9,62	54,00	66,00	Frugívoro
<i>Artibeus lituratus</i>	68,62	14,24	23,25	0,00	17,89	77,86	6,59	51,00	28,83	Frugívoro
<i>Artibeus planirostris</i>	63,87	12,20	24,23	0,00	15,45	72,19	9,66	48,68	43,96	Frugívoro
<i>Carollia brevicauda</i>	37,78	8,93	16,02	7,73	12,76	48,44	5,44	30,13	8,05	Frugívoro
<i>Carollia castanea</i>	36,41	9,83	15,60	8,81	12,33	47,05	6,42	32,46	10,94	Frugívoro
<i>Carollia perspicillata</i>	41,14	10,38	17,90	8,76	13,73	52,34	6,84	33,39	9,04	Frugívoro
<i>Chiroderma villosum</i>	54,88	11,03	21,34	0,00	14,37	69,84	5,76	46,00	36,00	Frugívoro
<i>Cormura brevirostris</i>	47,00	4,00	15,00	11,00	8,00	49,00	0,00	35,00	0,00	Insectívoro
<i>Dermanura gnoma</i>	37,95	7,68	14,33	0,00	11,36	45,50	5,49	31,30	6,20	Frugívoro
<i>Desmodus rotundus</i>	61,00	15,00	24,00	0,00	13,00	66,00	0,00	40,00	0,00	Hematófago
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	38,31	5,96	14,66	32,69	7,85	45,13	13,80	28,00	9,00	Insectívoro
<i>Eptesicus chiriquinus</i>	42,60	8,20	15,60	34,40	10,80	48,60	13,80	23,60	0,00	Insectívoro
<i>Glossophaga soricina</i>	36,40	8,09	14,01	4,75	12,09	43,65	4,88	24,25	2,50	Nectarívoro
<i>Lichonycteris degener</i>	34,26	7,44	10,58	7,00	9,58	60,04	7,07	29,00	6,00	Nectarívoro
<i>Lionycteris spurrelli</i>	35,27	8,72	14,01	6,31	8,80	46,43	5,53	28,50	7,50	Omnívoro
<i>Lonchophylla thomasi</i>	31,57	8,36	11,12	7,71	9,13	43,98	7,70	29,00	6,00	Nectarívoro
<i>Lophostoma silvicolium</i>	47,20	9,60	26,40	16,80	19,00	51,80	18,00	35,68	0,00	Insectívoro
<i>Mesophylla macconnelli</i>	31,06	6,74	11,07	0,00	10,85	37,54	3,14	24,50	5,83	Frugívoro
<i>Micronycteris hirsuta</i>	43,40	11,77	21,33	9,69	15,06	53,00	15,55	34,00	11,00	Omnívoro
<i>Micronycteris megalotis</i>	32,60	7,00	14,93	8,58	12,85	40,16	10,85	26,00	2,50	Omnívoro
<i>Molossus molossus</i>	38,99	11,40	14,79	34,97	9,85	54,02	12,35	30,50	21,50	Insectívoro
<i>Myotis riparius</i>	36,21	6,50	13,98	30,16	7,97	42,35	11,95	26,30	3,50	Insectívoro
<i>Phylloderma stenops</i>	75,29	16,32	29,37	12,03	19,41	83,08	13,36	56,33	57,33	Omnívoro
<i>Phyllostomus elongatus</i>	55,16	13,47	24,53	15,02	19,03	74,54	22,00	49,00	54,67	Omnívoro
<i>Phyllostomus hastatus</i>	68,11	13,05	26,31	14,20	18,64	72,47	18,32	49,17	54,50	Omnívoro
<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>	37,76	8,63	13,82	0,00	11,08	49,44	3,26	30,30	6,80	Frugívoro
<i>Platyrrhinus helleri</i>	36,23	9,07	14,16	0,00	13,88	48,34	4,25	28,50	5,50	Frugívoro
<i>Rhinophylla fisherae</i>	27,33	6,05	9,37	0,00	9,25	34,99	2,76	22,40	4,82	Frugívoro
<i>Rhinophylla pumilio</i>	31,99	5,62	11,20	0,63	9,40	37,98	2,59	24,78	2,96	Frugívoro
<i>Saccopteryx bilineata</i>	44,75	9,25	23,50	14,25	11,00	47,25	8,50	30,50	0,00	Insectívoro
<i>Sturnira lilium</i>	40,75	9,44	15,18	0,00	10,51	51,80	0,22	32,19	17,23	Frugívoro
<i>Sturnira magna</i>	57,20	12,74	21,49	0,00	14,08	71,27	0,00	46,14	45,14	Frugívoro
<i>Sturnira tildae</i>	48,03	10,06	16,57	0,00	12,11	54,22	0,00	36,80	23,00	Frugívoro
<i>Trinycteris nicefori</i>	37,09	10,09	17,39	5,60	11,66	32,95	3,82	28,00	36,00	Insectívoro
<i>Uroderma bilobatum</i>	39,62	8,97	14,99	0,00	12,24	51,29	2,96	31,67	3,22	Frugívoro
<i>Uroderma magnirostrum</i>	38,65	8,13	14,88	0,00	11,33	51,26	2,08	32,50	7,75	Frugívoro



ISBN: 978-958-5427-27-3



9 789585 442727 3