



Universidad de Los Andes
Facultad de Ciencias
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE)
Posgrado de Ecología Tropical



**ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN Y AMBIENTE DE LUZ DE UN BOSQUE
SECUNDARIO TROPICAL DEL CHOCÓ ECUATORIANO: EFECTOS DE LA
COBERTURA EN EL CRECIMIENTO DE INDIVIDUOS JUVENILES DE
ESPECIES LEÑOSAS**

Trabajo de Grado de Maestría para optar al título de Magister Scientiae en Ecología
Tropical.



Presentado por: Lic. Rocío Manobanda
Tutor: Dr. Mario Fariñas
Co-tutora: Dra. Teresa Schwarzkopf
Asesora: Dra. Amy Rogers

Mérida, noviembre de 2012

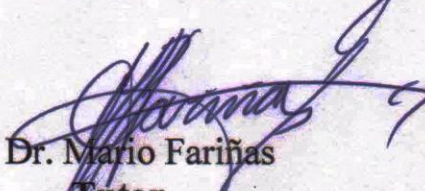
VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre el **TRABAJO DE GRADO DE MAESTRÍA** presentado por **Rocío Olimpia Manobanda Guamán**, realizada bajo la tutoría del Dr. **Mario Fariñas** y la Co-Tutoría de la Dra. **Teresa Schwarzkopf**, presentada como requisito para optar al Grado de **MAGISTER SCIENTIAE EN ECOLOGÍA TROPICAL** y que se titula:

“Estructura de la Vegetación y Ambiente de Luz de un Bosque Secundario Tropical del Chocó Ecuatoriano: Efectos de la Cobertura en el Crecimiento de Individuos Juveniles de Especies Leñosas.”

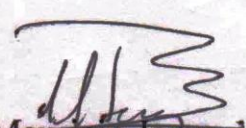
Hacen constar lo siguiente:

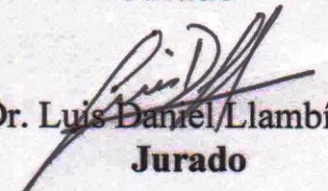
PRIMERO: que hoy 27 de noviembre del 2012 a las 2:00 p.m., nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo el Presidente del Jurado el Dr. Mario Fariñas. **SEGUNDO:** a continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro del jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 3:00 p.m. de éste mismo día, se dio curso al Acto Público de sustentación del Trabajo de Grado presentado a requerimiento del jurado en el Salón A-05 de la Facultad de Ciencias. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el Trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el Trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido al acto de presentación, el jurado procedió a su deliberación final y decidió aprobar el **Trabajo de Grado con Mención Publicación.**


Dr. Mario Fariñas
Tutor


Dr. Carlos García Núñez
Jurado




Dr. Mauricio Jerez
Jurado


Dr. Luis Daniel Llambí
Jurado

Este Trabajo de Grado de Maestría fue financiado por:





Dedicatoria:

Por la vida

Por mi familia

Y por todos aquellos indefensos seres
que día a día son despojados de su hábitat, los animales!

Agradecimientos:

Al Instituto de Créditos Ecuatoriano de Créditos Educativos y Becas por haberme otorgado un crédito educativo, dinero sin el cual me hubiera sido imposible tomar este posgrado.

A toda la gente del ICAE por la buena acogida, amistad y apoyo. En esa misma institución al Consejo Directivo por haberme aceptado en el programa de maestría, y los/as profesores/as ¡Gracias por su tiempo, paciencia y por los conocimientos impartidos!

Al Instituto Pinchot para la Conservación por financiar la fase de campo de este trabajo de grado. Y en esa institución mi sincero agradecimiento a Amy Rogers por todo el apoyo para llevar a cabo este trabajo de grado y también por su hospitalidad durante el análisis de los datos.

Al profesor Mario Fariñas y a la profesora Teresa Schwarzkopf por el apoyo incondicional para la realización de este trabajo.

A los profesores Luis Daniel Llambí, Mauricio Jerez y Fermín Rada, gracias por sus valiosas observaciones del anteproyecto.

A la profesora Anairamiz Aranguren, Patricia Suárez, Jorge Posada y Yohana Orjuela por su granito de arena aportado para la realización de este trabajo.

A Medardo Quiñonez, Pacucho, Winter, Rosa, Manuel Tapia, Carlos Aulestia, Julieta, Menita y al resto de la gente de Bilsa, gracias por su amistad y por contribuir de alguna manera a realización de la fase experimental de este trabajo de grado.

A Phil Ender, muchas gracias por su ayuda con la bendita estadística.

A las/os amigas/os: Sra. Lilia, Sr. Pedro, Sr. Henry, Sr. Carlos y Sr. Franklin por su acogida en Mérida.

A Antonio, Rose, Eli, Meiby, Diana, Yola y Willy gracias por su amistad y por los buenos momentos compartidos.

Mi infinito agradecimiento a mi familia, en especial a: Amadita, Olguita y Andrew por todo su cariño, positivismo, apoyo y paciencia. ¡Andrew, gracias también por haber sido mi fiel compañero durante toda la fase de campo!

Contenido

I. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Marco teórico y antecedentes.....	1
1.2 Planteamiento del problema.....	15
1.3 Hipótesis	16
1.5 Objetivos.....	17
II. ÁREA DE ESTUDIO.....	19
2.1 Características ambientales.....	20
2.2 Características bióticas	25
III. MATERIALES Y MÉTODOS.....	28
3.1 Diseño experimental.....	28
3.2 Caracterización y análisis de la vegetación y ambiente lumínico.....	29
3.2.1 Cobertura $\leq 1,3$ m de altura	29
3.2.2 Densidad de tallos $> 1,30$ m de altura	30
3.2.3 Composición y estructura de Juveniles de leñosas.....	30
3.2.4 Estructura del dosel y disponibilidad de luz mediante fotografía hemisférica ...	32
3.2.5 Valor indicativo de juveniles de leñosas más abundantes con respecto al IAF y luz difusa.....	36
3.3 Manipulaciones experimentales de la cobertura.....	37
3.4 Crecimiento, mortalidad y reclutamiento de juveniles de leñosas de bosque maduro	39
3.5 Textura y densidad aparente del suelo	43
IV. RESULTADOS	46
4.1 Caracterización de la vegetación y ambiente lumínico	46
4.1.1 Cobertura $\leq 1,3$ m de altura	46
4.1.2 Densidad de tallos $> 1,30$ m de altura	48
4.1.4 Estructura del dosel y disponibilidad de luz mediante fotografía hemisférica ...	55
4.1.5 Valor indicativo de las especies más abundantes (≤ 130 cm de altura) con respecto al IAF y luz difusa.	59
4.2 Manipulaciones experimentales de la cobertura.....	61
4.3 Crecimiento, mortalidad y reclutamiento	65
4.4 Textura y densidad aparente del suelo	72
V. DISCUSIÓN	75
Cobertura $\leq 1,3$ m de altura.....	75

Densidad de tallos > 1,3 m de altura	76
Composición y estructura de juveniles de leñosas.....	77
Estructura del dosel y disponibilidad de luz	78
Manipulaciones experimentales de la cobertura.....	79
Crecimiento de juveniles de leñosas de bosque maduro	81
Mortalidad y reclutamiento	84
VI. CONCLUSIONES	86
VII. RECOMENDACIONES.....	88
VIII. BIBLIOGRAFÍA.....	89
IX. ANEXOS.....	99

Figuras

Figura 1. Distribución del bosque lluvioso tropical (en verde) (tomada de Butler 2012).	1
Figura 2. La cobertura vegetal original (a) y cobertura vegetal remanente (b) del Ecuador. La deforestación se muestra en color gris, y el hábitat del Chocó en verde brillante. (Adaptado de Sierra <i>et al.</i> 1999 (izq.) y Sierra 1999 (der.)).	3
Figura 3. Modelo propuesto por Finegan (1996) para los primeros 100 años de sucesión secundaria en el neotrópico. 1: primera fase, 2: segunda fase, 3: tercera fase, 4: colonización por especies tolerantes a la sombra.	9
Figura 4. Ubicación geográfica de la Estación Biológica Bilsa (Mapas tomados y modificados de Conservación Internacional-Perú 2010 (izq.) y Clark <i>et al.</i> 2006 (der.)).	20
Figura 5. Climadiagrama de la Estación Meteorológica la Concordia (0°12'36"N 79°22'17"W). Adaptado de Walter y Medina 1971, elaborado con registros del INAMHI de una década (2000-2009). La zona negra representa la precipitación media mensual por encima de los 100 mm y se interpreta como un “exceso” de agua. La zona con barras verticales se interpreta como relativamente húmeda, y el área punteada representa meses “ecológicamente secos” en los cuales la temperatura se encuentra por encima de la precipitación y se produce estrés hídrico.	21
Figura 6. Promedios (columnas) y desviación estándar (barras) de la precipitación, Estación Meteorológica La Concordia (período 2000-2009).....	22
Figura 7. Bosque Maduro.....	25
Figura 8. Bosque secundario.	26
Figura 9. Representación de a) la distribución de 7 bloques en 0,3 ha, b) parcelas de 2 m ² rodeadas por un borde de 2m ² y c) distribución de 50 puntos dentro de cada parcela de 2m ²	28
Figura 10. Marcaje de plantas juveniles.....	31
Figura 11. Proyección hemisférica.	33
Figura 12. Ejemplo de fotografía hemisférica (a) y su transformación a imagen binaria (b).	34
Figura 13. Equipo empleado (a) en la toma de las fotografías hemisféricas a 0,3 m (b) y 1 m (b) de altura. 1 = lente hemisférico, 2 = cámara, 3 = trípode, 4 nivel.	35
Figura 14. Cobertura de la vegetación antes (a) y después (b) de las manipulaciones experimentales.....	38
Figura 15. Marcaje de la hoja más nueva (a, b) y medición del crecimiento de tallos (b) de juveniles de leñosas.	40
Figura 16. Cuadro sinóptico de la cobertura del suelo registrada entre 0-130 cm de altura en 5600 puntos distribuidos en 224m ² (suma de 112 parcelas de 2m ²).	46

Figura 17. Biovolumen de herbáceas y pteridofitas que crecen en colonias registrado en 224m ² (suma 112 parcelas de 2m ²).	48
Figura 18. Representación gráfica de las 30 especies más abundantes registradas en 0,3 ha de bosque secundario. Figura realizada con la cantidad de tallos a) > 1,3 m de altura y b) ≥ 10 cm de DAP.	49
Figura 19. Porcentajes de tallos de las dos especies de leñosas seleccionadas para la remoción. Figura realizada con los datos de tallos mayores a 1,3 m de altura registrados en 0,3 ha de bosque secundario.	50
Figura 20. Diámetro de tallos leñosos mayores a 1,3 m de altura.	50
Figura 21. Distribución vertical de tallos mayores a 1,3 m de altura en 0,3 ha.	51
Figura 22. Plantas juveniles (20-130cm de altura) que presentan más de cinco tallos en 224 m ² de bosque secundario.....	52
Figura 23. Distribución por la altura de las plantas juveniles encontradas en 224 m ² de bosque secundario. Estado sucesional de las especies: M = Bosque maduro, S/G = Secundario/Generalista, NC = No clasificada.....	54
Figura 24. Gráfico de cajas y bigotes de la apertura del dosel, índice de área foliar, transmisión de luz directa, transmisión de luz difusa y transmisión de luz total medidos a 0,3 y 1 m de altura realizado con un n=112. Se muestran los valores de la mediana (línea horizontal dentro de la caja), percentiles 25 y 75 (límite inferior y superior de la caja) y los valores máximos y mínimos (bigotes). Los puntos representan los valores atípicos. Letras diferentes (a y b) indican diferencias significativas entre alturas (Prueba ANOVA, α = 0,05).....	58
Figura 25. Valor indicador (en verde), amplitud (línea continua), máximos y mínimos (línea punteada) de 10 especies más abundantes con respecto al índice de área foliar (a) y la transmisión de luz difusa (b) estimados a 0,3 m de altura.	60
Figura 26. Gráfico de cajas y bigotes de la apertura del dosel, índice de área foliar, transmisión de luz directa y transmisión de luz difusa estimadas a 0,3 m de altura. Realizado con un N=28. Se muestran los valores de la mediana (línea horizontal dentro de la caja), percentiles 25 y 75 (límite inferior y superior de la caja) y los valores máximos y mínimos (bigotes). Los puntos representan los valores atípicos. Tratamientos: C = Control, H = Herbáceas, L = Leñosas, LH = Leñosas y herbáceas. Remoción de cobertura: A = Antes y D = Después. Letras diferentes (a, b y c) indican diferencias significativas entre tratamientos.....	62
Figura 27. Gráfico de cajas y bigotes de la apertura del dosel, índice de área foliar, transmisión de luz directa y difusa estimadas a 1 m de altura. Realizado con un N = 28. Se muestran los valores de la mediana (línea horizontal dentro de la caja), percentiles 25 y 75 (límite inferior y superior de la caja) y los valores máximos y mínimos (bigotes). Los puntos representan los valores atípicos. Tratamientos: C = Control, H = Herbáceas, L = Leñosas, LH = Leñosas y herbáceas. Remoción de cobertura: A = Antes y D = Después. Letras diferentes (a y b) indican diferencias significativas entre tratamientos.....	64

Figura 28. Medias del crecimiento de tallos (datos con transformación logarítmica + 1) con sus respectivas barras de error. C: control, H: herbáceas, L: leñosas, y LH: Leñosas y herbáceas. Las letras diferentes (a y b) indican diferencias significativas entre tratamientos (P ajustada mediante el Método de Bonferroni).....	66
Figura 29. Distribución de los residuales del crecimiento absoluto (ln +1).....	67
Figura 30. Medias de la cantidad de hojas nuevas con sus respectivos errores. C: control, H: herbáceas, L: leñosas, y LH: Leñosas y herbáceas. Letras diferentes (a y b) indican diferencias significativas entre tratamientos (P ajustada mediante el Método de Bonferroni).....	68
Figura 31. Mortalidad de juveniles a) y b) <i>Pentagonia grandifolia</i> con el tallo cortado por roedores, c) y d) <i>Otoba gordoniiifolia</i> con el tallo cortado por insectos e) y f) <i>Otoba gordoniiifolia</i> secándose.	69
Figura 32. Mortalidad (a) y reclutamiento (b) registrado en 56 m ² para cada tratamiento en un periodo de seis meses. La mortalidad representa el porcentaje del No. de individuos iniciales. Formas de vida: A = árbol del dosel, As = árbol del subdosel, a = arbusto, P = palma de dosel, Ps = palma de subdosel, p = palma de sotobosque, l = liana. Tratamientos: C = control, H = herbáceas, L = leñosas, LH = leñosas y herbáceas	71
Figura 33. Gráfico de cajas y bigotes de cuatro propiedades del suelo. S: Secundario (N = 28) y M: Maduro (N = 8). Se muestran los valores de la media (línea punteada dentro de la caja), la mediana (línea continua dentro de la caja), percentiles 25 y 75 (límite inferior y superior de la caja) y los valores máximos y mínimos (bigotes). Los puntos representan los valores atípicos. Letras diferentes (a y b) indican diferencias significativas entre bosques.	74

Tablas

Tabla 1. Manipulaciones experimentales de la cobertura	37
Tabla 2. Transformación de variables cualitativas a variables dummy	41
Tabla 3. Cobertura de especies herbáceas con su respectivo biovolumen, registrada entre 0 - 130 cm de altura en 224 m ²	47
Tabla 4. Formas de vida encontradas en 224 m ² de bosque secundario. M = bosque maduro, S/G = secundario o generalista, NC = no clasificado. Ind = número de individuos, Esp = número de especies	55
Tabla 5. Estadísticos descriptivos de la estructura del dosel y la disponibilidad de luz	56
Tabla 6. Coeficientes de Correlación de Spearman entre variables provenientes de fotografías hemisféricas tomadas a 0,3 y 1 m de altura. Apert. Dos. = Apertura del dosel; IAF = Índice de Área Foliar; Trans. = Transmisión de radiación; Dir. = directa, Dif. = difusa	58
Tabla 7. Estadísticos descriptivos de la estructura del dosel y disponibilidad de luz estimada a 0,3 y 1 m de altura. Tratamientos: C = Control, H = Herbáceas, L = Leñosas,	

y LH = Leñosas y herbáceas; Remoción de cobertura: A = Antes y D = Después. N = 28	61
Tabla 8. Crecimiento de los tallos, comparaciones múltiples entre tratamientos. P ajustada mediante el método de Bonferroni	66
Tabla 9. Hojas nuevas, comparaciones múltiples entre tratamientos. P ajustada mediante el método de Bonferroni.	68
Tabla 10. Mortalidad de juveniles de bosque maduro en bosque secundario, correspondiente a un periodo de seis meses.	70
Tabla 11. Estadísticos descriptivos de la densidad aparente y de las proporciones de las partículas de suelo de bosque secundario y bosque maduro. Bosque secundario: Textura franca N = 7, textura franco-limosa N=21. Bosque maduro: Textura franca N=4, textura franco-limosa N=4	72

Anexos

Anexo 1. No. de tallos $\geq 1,3$ m de altura por parcela. Pa ac = <i>Palicourea acantahcea</i> , Os cf. br = <i>Ossaea cf. brenessi</i> , He spp = <i>Heliconia spp.</i>	99
Anexo 2. Plantas juveniles (20-130 cm de altura) encontradas en bosque secundario. * = especie endémica. M = bosque maduro, S/G = bosque secundario o generalista, NC = no clasificado; A = árbol de dosel, As = árbol de subdosel, a = arbusto; P = palma de dosel, Ps = palma de subdosel, p = plama de dotobosque.....	100
Anexo 3. No. de individuos y especies (correspondientes al estado sucesional bosque maduro) en las cuales se evaluó el crecimiento por un periodo de 6 meses después de haber sido sometidas a cuatro tratamientos de remoción de cobertura en el bosque secundario. C = Control, H = Herbáceas, L = Leñosas, LH = Leñosas y herbáceas	103

RESUMEN

En un bosque secundario, de aproximadamente 15-17 años de edad, de la Estación Biológica Bilsa, Chocó ecuatoriano, se examinaron los efectos de manipulaciones experimentales de la cobertura de la vegetación en el crecimiento de juveniles (incluyendo leñosas y palmas de 20-130 cm de altura) de bosque maduro por un período de seis meses. Se empleó un diseño de bloques completos al azar, con siete repeticiones y cuatro tratamientos. Los tratamientos comprenden manipulaciones de la cobertura: 1) control (C), 2) remoción de herbáceas (H), 3) remoción de leñosas (L) y 4) remoción de una combinación de leñosas y herbáceas (LH).

Los tres tratamientos con remoción de cobertura permitieron un incremento estadísticamente significativo en la apertura del dosel y la disponibilidad de luz. El tratamiento con los valores más altos en la apertura del dosel y disponibilidad de luz corresponden a LH, seguido por H y por último L. Los juveniles de leñosas crecieron bajo los cuatro tratamientos (C, H, L y HL), pero dicho crecimiento fue mayor que el C a un nivel estadísticamente significativo en los tratamientos H y LH, pero no en L.

Los hallazgos de esta investigación sugieren que mediante la remoción de la cobertura es posible incrementar la disponibilidad de luz en el sotobosque, pero que dicho incremento, no necesariamente implica que los juveniles de leñosas respondan con un mayor crecimiento en todos los tratamientos con remoción. Para que el crecimiento sea mayor que el control, a nivel estadísticamente significativo, la remoción de las plantas herbáceas parecería ser fundamental en este tipo bosque.

Palabras clave: herbáceas, leñosas, juveniles, crecimiento, fotografías hemisféricas, manipulación del ambiente de luz, bosque secundario, bosque maduro.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Marco teórico y antecedentes

El bosque lluvioso tropical

El *bosque lluvioso tropical* es un bioma conocido también como *bosque húmedo tropical*, *bosque tropical*, *selva húmeda tropical*, *selva húmeda*, *selva tropical* o como *tropical rainforest* en inglés. El bosque lluvioso tropical se distribuye entre el Trópico de Capricornio y el Trópico de Cáncer (Walter 1971, Hallé 1999) (figura 1). El bioma se encuentra en la zona de convergencia intertropical, donde la intensa energía solar produce una zona de convección de aire ascendente originando abundante nubosidad y fuertes precipitaciones que pueden ir desde 1500 mm en promedio por año y en algunas áreas puede ser superior a 10000 mm/año (Corlett y Primack 2011).

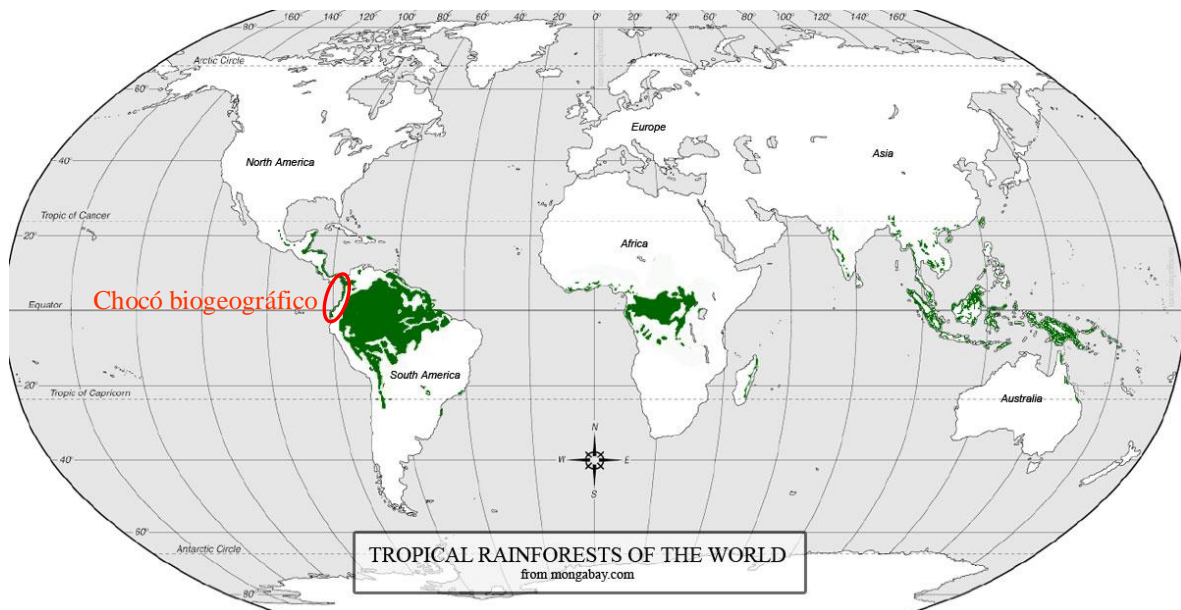


Figura 1. Distribución del bosque lluvioso tropical (en verde) (tomada de Butler 2012) y ubicación del Chocó biogeográfico.

El bosque lluvioso tropical es sumamente diverso, alberga alrededor del 50% de las especies de seres vivos del planeta (Myers 1988). Autores como Begon *et al.* (2006) consideran que la alta riqueza de especies en el bioma es la norma, y que rara vez las

comunidades llegan a ser dominadas por pocas o una sola especie. Inventarios especies-área in diversos sectores de bosques tropicales sugieren que hay por lo menos 20 especies de animales por cada especie de planta (Myers 1988).

Dentro del bioma, algunas regiones con características particulares concentran más diversidad y alto grado de endemismo que otras (Myers 1988), por ejemplo, el Chocó biogeográfico (Figura 1) ha sido catalogado como punto caliente o hotspot de diversidad. La gran diversidad de plantas presentes en este punto caliente ha sido estimada en 9000 especies (Gentry 1982). El endemismo es impresionante, se ha estimado 1800 especies de plantas (Gentry 1982), 62 de aves (Stattersfield *et al.* 1998) y 56 especies de anfibios endémicas para el Chocó biogeográfico (Guevara y Campos 2003).

Transformación del bosque lluvioso tropical

En la actualidad se sabe muy bien que los bosques lluviosos tropicales brindan y han brindado un sinnúmero de beneficios a los seres humanos en su paso por la tierra. Con el afán de saciar ciertas “necesidades” los seres humanos paulatinamente han deforestado y a la vez transformado directa o indirectamente la cobertura original de los bosques. Extensas áreas que antes estuvieron cubiertas por bosques lluviosos de elevada biodiversidad actualmente se encuentran transformadas en campos agrícolas, pecuarios, bosques secundarios, campos degradados abandonados, y en remanentes aislados con cobertura original (Martínez-Ramos y García-Orth 2007).

Durante miles de años los seres humanos han venido realizando actividades en las regiones tropicales, sin embargo el impacto nunca había sido tan fuerte como el día de hoy. En términos globales se estima que el bosque lluvioso tropical cubría el 12% de la superficie terrestre, pero más de la mitad ya ha sido destruido quedando menos de 5% (Butler 2012). Hasta hace 12 años atrás el ITTO (2002) estimó que los bosques degradados representaban alrededor del 60% de los bosques tropicales, a grosso modo, el 1,4% del bioma bosque lluvioso tropical fue deforestado entre el periodo de los años 2000 a 2005 (Asner *et al.* 2009). La situación del Ecuador no es muy diferente a la situación global. En este pequeño país la tasa promedio de deforestación estimada para la superficie continental

durante el periodo 2000 a 2008 fue del 0,63%, es decir 61800 ha/año (Ministerio del Ambiente 2011).

En el territorio ecuatoriano el proceso de deforestación se remonta en cierta medida a la época prehispánica con la expansión del dominio Inca durante los años 1400 (Mecham 2001), se acentuó posteriormente con la llegada de los colonizadores españoles (Dodson y Gentry 1991), permaneció sin mayores cambios hasta mediados del siglo pasado, pero se aceleró durante los últimos 60 años, después Segunda Guerra Mundial cuando se aceleró la construcción de carreteras (Dodson y Gentry 1991).

Las Leyes de Reforma Agraria (de 1964 y 1973) contribuyeron al proceso de deforestación. Estas leyes promovieron la colonización de la tierra como la solución para aliviar la presión de los campesinos pobres causada por la distribución desigual de la tierra (feudalismo), mientras que al mismo tiempo se ampliaba la frontera agrícola y se subsidiaba el crecimiento de la agricultura de exportación industrial (Mecham 2001, McKenzie 1994, Maldonado-Lince 1979).

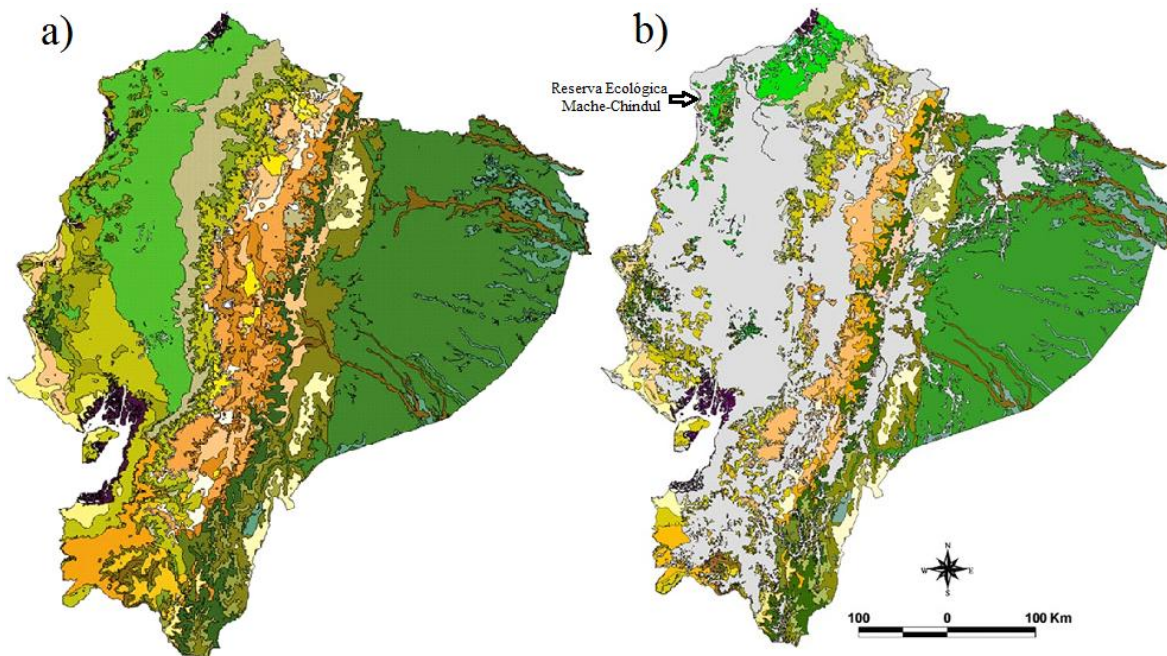


Figura 2. La cobertura vegetal original (a) y cobertura vegetal remanente (b) del Ecuador. La deforestación se muestra en color gris, y el hábitat del Chocó en verde brillante. (Adaptado de Sierra *et al.* 1999 (a) y Sierra 1999 (b)).

En la región costera las actividades agrícolas y ganaderas aunadas a actividades de la industria maderera y camaronera han sido las responsables de la desaparición casi por

completo de la vegetación original que cubrían la región. Para el año 1988 Dodson y Gentry (1991) estimaron que de la vegetación original que cubría un área de 80000 Km², quedaba solamente el 3%. En la actualidad la vegetación remanente ha quedado confinada a pequeñas áreas aisladas que se encuentran bajo alguna categoría de protección (Figura 2), sin embargo, éstas se encuentran bajo peligro constante de desaparición debido a las fuertes presiones de origen antropogénico.

Hay que tener en cuenta que el proceso de deforestación de la cobertura original, así como los nuevos sistemas implantados (agrícolas, ganaderos, industriales, etc.) no solo producen cambios en la cobertura del suelo, sino que también provocan cambios en la estructura del mismo. En los pastizales por ejemplo, la presión causada por el pisoteo del ganado provoca cambios en los primeros centímetros de la estructura del suelo (WingChing-Jones *et al.* 2009, Agüero y Alvarado 1983). El cambio en la estructura del suelo puede ser evidenciada en un incremento de la densidad aparente (USDA 2008, Guariguata y Ostertag 2001), lo cual implica la reducción de los espacios porosos del suelo provocando un cambio en la aireación y el estado hídrico del suelo que en algunos casos puede afectar negativamente el crecimiento de las plantas (Guariguata y Ostertag 2002, Brady y Weil 1999, USDA 1999). La densidad aparente es considerada como un buen indicador de la compactación del suelo, que entre otros factores depende de la textura del suelo (USDA 2008).

Pérdida de la biodiversidad

Una de las gravísimas consecuencias que acarrearán las actividades antrópicas es la pérdida de diversidad biológica en el mundo (Dirzo y Raven 2003, Kattan 2002, Dodson y Gentry 1991), es probable que muchas especies se extingan sin siquiera ser determinadas taxonómicamente. Esto es más grave todavía en una zona con vegetación extremadamente diversa y con altísimo grado de endemismo como lo es la costa ecuatoriana, y dentro de ésta los bosques lluviosos del Chocó.

En términos de vegetación, el endemismo es del 12% y la mayoría de las especies endémicas restringen su distribución a menos de 20000 Km² en esta área (Clark *et al.* 2006,

Dodson y Gentry 1991). Conforme se realizan nuevas expediciones botánicas, el número de especies se sigue incrementando. Por ejemplo, entre 1991 y 2006 se han registrado dos nuevos géneros (monoespecíficos) y 33 especies nuevas para la ciencia (Clark *et al.* 2006).

Solamente para dar una idea de la grave situación que en la que se encuentra la vegetación nativa de la costa ecuatoriana, debido a la pérdida del hábitat, se toma como ejemplo la familia Gesneriaceae. Según Kvist *et al.* (2004) la mencionada familia está presente con 36 especies amenazadas, de las cuales 24 están ausentes o son escasas fuera de la costa ecuatoriana. Los mismos autores estiman que cerca de 500 especies endémicas pueden ser extinguidas o estar en peligro de extinción en la costa ecuatoriana, y que igualmente otras 1000 especies podrían desaparecer de la región costera ecuatoriana. La eliminación masiva del hábitat de los bosques en la región de la costa ecuatoriana últimos 50 años, representa uno de los mayores eventos de extinción de especies en la historia (Mecham 2001).

Sucesión ecológica y mecanismos

En términos generales, la sucesión ha sido señalada como el patrón de cambios en la vegetación a través del tiempo (Pickett *et al.* 1987). Los cambios que ocurren durante la sucesión ecológica se han tratado de explicar a través de varias teorías y modelos. Así, por ejemplo, Clements (1916) propuso que la sucesión era la secuencia de reemplazo de comunidades de plantas, de manera ordenada, predecible y progresiva desde un estado simple hasta alcanzar un estado complejo y en equilibrio “climax”, controlado por el ambiente principalmente por el clima. La comunidad vegetal sería considerada como un superorganismo, que nace, crece, se desarrolla, se reproduce, se mantiene y muere; y si por alguna razón la comunidad es perturbada, se regeneraría mediante el proceso de sucesión, hasta llegar a tener la misma composición inicial. En contraposición a la idea de Clements, Gleason (1926) expuso que la sucesión es un fenómeno que provoca cambios en la comunidad vegetal, que aunque predecibles en el tiempo, no están sujetos a reglas fijas, sino que son el producto de muchas respuestas individuales propias de cada especie que compone la comunidad vegetal. Propuso que las distintas especies se distribuirían individualmente a lo largo de los gradientes ambientales de acuerdo a sus propios requerimientos, por lo tanto la variación de la composición sería continua en el espacio

siendo difícil encontrar dos sitios con idéntica composición florística, así estos tuvieran la misma fisiografía y clima, por lo que las asociaciones o comunidades florísticamente definidas serían la excepción o una simple coincidencia, probablemente supeditada al reducido número de especies en las latitudes del norte, pero que en el trópico donde la flora es extraordinariamente rica en especies, sería prácticamente imposible.

La sucesión es un proceso extremadamente complejo que se ha tratado de explicar por medio de mecanismos de cambios a nivel de comunidad. Entre los mecanismos se encuentran la facilitación, la tolerancia y la inhibición (Connell y Slatyer 1977). El mecanismo de facilitación corresponde al modelo de reemplazo florístico de Clements, a través del cual las especies pioneras preparan el medio para favorecer el establecimiento de las especies tardías. Según el mecanismo de inhibición, las especies pioneras hacen menos propicio el ambiente, de tal manera que inhiben el establecimiento de las especies tardías. De acuerdo con el mecanismo de tolerancia, las especies tardías toleran la dominancia de especies pioneras. Hay que tener en cuenta que la facilitación, la tolerancia y la inhibición durante la sucesión, no son mutuamente excluyentes sino más bien representan posibilidades, que pueden ir desde la facilitación a la inhibición, o también pueden ocurrir simultáneamente.

Sucesión primaria y secundaria

La sucesión primaria es aquella que se establece sobre un sustrato recientemente formado o expuesto que carece de un banco de propágulos de una comunidad biológica preexistente, como por ejemplo la vegetación que se establece sobre superficies que se exponen al retraerse un glaciar, sobre laderas de montañas que quedan desnudas cuando ocurren un deslizamiento masivo de tierra, sobre lava volcánica, dunas costeras, etc. (Begón *et al.* 2006, Ernst-Detlef *et al.* 2005, Cano-Santana y Meave 1996).

La sucesión secundaria es aquella que se desarrolla en superficies que cuenta con un banco de propágulos, después de que un disturbio de origen natural o antropogénico ha provocado la eliminación parcial o total de una comunidad vegetal existente (Begon *et al.* 2006). Por ejemplo, a la sucesión secundaria de origen natural corresponde aquella vegetación que se establece después de la formación de un *claro* en el bosque, mientras que

a la sucesión secundaria de origen antropogénico corresponde aquella vegetación leñosa que se establece en los campos de cultivo o pastizales abandonados (Guariguata y Ostertag 2001; Smith *et al.* 1997, Finegan 1997, 1996).

Clasificación funcional de las especies

Las especies pueden ser clasificadas según los requerimientos lumínicos (para germinar, establecerse y crecer), ciclo de vida, y estado sucesional del bosque del cual forman parte.

Whitmore (1975), considerando la apertura de claros clasifica las especies en cuatro grupos:

- 1) Especies que se establecen y crecen bajo el dosel,
- 2) Especies que se establecen bajo el dosel, pero que se benefician de los claros,
- 3) Especies que se establecen bajo el dosel, y requieren de un claro para poder madurar y reproducirse,
- 4) Especies que se establecen, crecen y reproducen solo en los claros.

Denslow (1980) basándose en la teoría de claros clasifica las especies en tres grupos:

- 1) Especialistas en claros grandes: este grupo es muy intolerante a la sombra, necesita de un claro grande para poder germinar y crecer.
- 2) Especialistas en claros pequeños: este grupo es tolerante a la sombra, este grupo puede germinar y establecerse bajo la sombra, pero necesita de un claro para poder crecer.
- 3) Especies del sotobosque: no requieren de claros para la germinación ni el crecimiento.

Lamprecht (1990) reconoce tres grupos de especies:

- 1) *Especies heliófitas*: Este grupo necesita plena exposición solar durante toda su vida, es decir que no se pueden regenerar bajo la sombra. Estas especies colonizan los campos abiertos, se reproducen precozmente, tienen estrategia r y presentan latencia fotoblástica y/o termoblástica; esta última característica les permite sobrevivir en el

banco de semillas hasta que las condiciones ambientales promuevan su germinación.

- 2) *Especies hemisciófitas*: Las especies de este grupo se regeneran tanto a plena exposición a la luz como a la sombra, pero a edad temprana necesitan plena luz. Pueden regenerarse en el interior sombreado del bosque, pero si las condiciones de luz no mejoran, estas mueren. Al igual que las especies pioneras aunque menos competitivas, las especies de este grupo pueden regenerarse en extensas áreas deforestadas. Algunas especies de este grupo pueden ser *especies secundarias tardías* o *pioneras longevas* cuando se encuentran formando parte de los bosques maduros.
- 3) *Especies esciófitas*: Se regeneran a la sombra donde pueden eventualmente desarrollar todo su ciclo vital o cuando menos requieren sombra en su juventud. A menudo pueden sobrevivir en el interior del bosque durante muchas décadas prácticamente sin crecer. En estado latente mantienen la capacidad de reaccionar con un fuerte crecimiento ante cualquier mejora en las condiciones de luz.

De acuerdo con el modelo de Finegan (1996) las especies se dividen en tres grupos:

- 1) *Pioneras de vida corta*: este grupo de especies es intolerante a la sombra, requieren de luz para establecerse, crecer y reproducirse, pero tienen una vida muy corta.
- 2) *Pioneras de vida larga*: especies intolerantes a la sombra y de vida relativamente larga.
- 3) *Tolerantes a la sombra*: este grupo puede establecerse y crecer bajo la sombra.

Rogers (2008), considerando el estado sucesional del bosque clasifica las especies en dos grupos ecológicos:

- 1) *Especialistas en bosque maduro*: especies presentes como adultos reproductivos únicamente en bosque maduro, con la excepción de individuos remanentes que están presentes en bosque secundario.
- 2) *No especialistas en bosque maduro*: especies presentes como adultos reproductivos solamente en bosque secundario (como las pioneras de larga vida por ejemplo) o en ambos tipos de bosques (como las especies colonizadoras de los claros en bosque maduro).

Modelo de sucesión ecológica secundaria en el neotrópico

Uno de los modelos desarrollados para explicar los primeros 100 años de sucesión ecológica secundaria en el neotrópico, aplicable a aquellas áreas con suelos no degradados y fuentes de semillas cercanas que ha tenido bastante acogida es el propuesto por Finegan (1996) (Figura 3). En este se asumen dos factores: 1) el conjunto de diferencias intercorrelacionadas de tasas de crecimiento, tolerancia a la sombra, longevidad y tamaño de madurez entre las especies, la mayoría de las cuales colonizan el sitio poco después de su abandono, y 2) la competencia entre individuos de esas especies.

El modelo enfatiza en la naturaleza variable de las sucesiones secundarias, analiza las tendencias de los cambios que ocurren en la estructura como: altura del dosel, densidad y área basal de árboles, y en la riqueza y composición de las especies leñosas; reconoce al proceso sucesional como un proceso continuo, no obstante lo divide en fases.

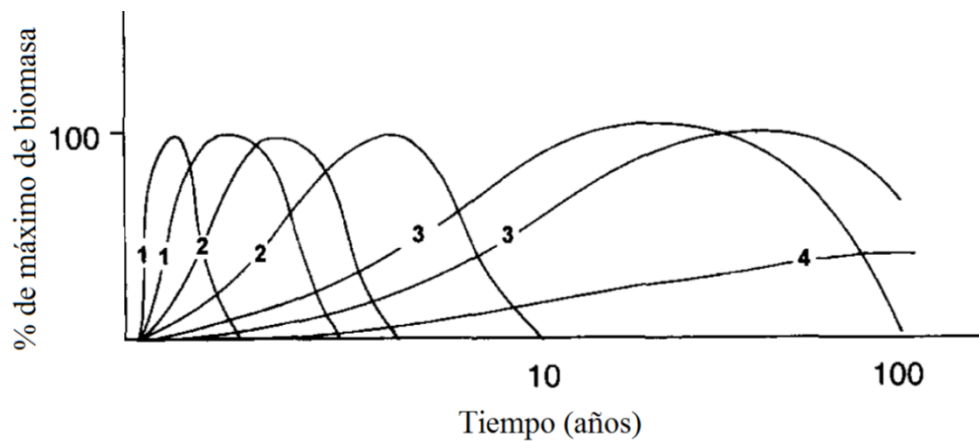


Figura 3. Modelo propuesto por Finegan (1996) para los primeros 100 años de sucesión secundaria en el neotrópico. 1: primera fase, 2: segunda fase, 3: tercera fase, 4: colonización por especies tolerantes a la sombra.

Primera fase: está constituida por los primeros meses después del abandono. Se caracteriza porque el sitio es colonizado por especies pioneras herbáceas, arbustivas y trepadoras. Las plántulas de árboles de crecimiento rápido conocidas como pioneras o heliófitas efímeras emergen rápidamente, iniciando la segunda fase.

Segunda fase: las especies pioneras de vida corta forman un dosel cerrado en menos de tres años, bajo la sombra de este nuevo dosel, en gran medida desaparecen

las especies que se establecieron en la primera fase. La segunda fase puede durar entre 10 y 30 años, este es el tiempo de vida de las especies de árboles pioneros de vida corta, que forman una población de la misma edad aproximadamente.

Tercera fase: las pioneras dominantes de vida corta son remplazadas por pioneras individuales de vida larga, éstas últimas alcanzan el dosel entre los 10 y 30 años. La tercera fase, que comienza después de 10 y 30 años de abandono del sitio, puede durar más de un siglo (Finegan 1997).

Las especies pioneras de larga vida, probablemente colonizan el sitio desde los primeros años de la sucesión, por lo que sus poblaciones son también aproximadamente de la misma edad.

Durante el intercambio de dominancia entre las especies de árboles pioneros, la colonización del sitio por especies de cualquier forma de vida, que presenten más tolerancia a la sombra es probablemente continua (número 4 en la Figura 3).

La sucesión secundaria ha sido bastante estudiada durante los últimos años. Así por ejemplo, Guariguata *et al.* (1997) en Costa Rica encontraron que el área basal y la densidad de tallos de plántulas ($\geq 0,2$ m de altura y < 1 m de altura), juveniles (≥ 1 m de altura y < 5 cm de DAP), árboles pequeños (≥ 5 cm de DAP y < 10 cm de DAP) y árboles (≥ 10 cm de DAP) eran similares entre bosque secundario y bosque maduro. La riqueza, a diferencia de la estructura, fue más baja en bosque secundario, pero estas diferencias fueron menos marcadas en las plántulas y juveniles. La composición florística fue más similar para los juveniles que para los árboles al comparar los dos tipos de bosques.

En la Reserva Florística Río Guajalito en Ecuador, en 0,01 ha de bosque secundario de 10 años de edad Mutke (2001) registró 15 especies, de las cuales cuatro correspondían a 22 árboles (≥ 5 cm de DAP), mientras que 11 correspondían a 40 árboles o arbustos juveniles (< 5 cm de DAP y $> 1,5$ m de altura); las 11 especies de juveniles también estuvieron presentes en bosque maduro.

En los llanos venezolanos, Lozada *et al.* (2006) al estudiar la vegetación secundaria (14-16 años de edad) que crece en áreas abandonadas después del aprovechamiento forestal, encontraron que algunas especies importantes de los bosques primarios adyacentes

al área estudiada, ya se encontraba en las área bajo sucesión. Otras por el contrario, aún no lograban establecerse. Para mismo ambiente llanero, Jerez *et al.* (2011) reporta que Corredor en 1987 al evaluar un bosque secundario de 15 años encontró que la abundancia de árboles (≥ 10 cm de DAP) de este bosque era similar a la de bosque maduro. La riqueza de árboles estuvo conformada por 51 especies, pero solamente cinco de ellas representaban el 75 % de total de individuos. La riqueza de plantas ≤ 10 cm de DAP estuvo conformada por 61 especies de las cuales, ocho de las más abundantes representan el 56 % de la regeneración. Entre estas últimas ocho se encuentran dos esciófitas parciales. Van Breugel *et al.* (2007) en su estudio realizado en la Reserva de la Biósfera Monte Azules en México encontraron que las especies tolerantes a la sombra logran establecerse en los primeros años de la sucesión.

Los diferentes estudios demuestran que la estructura del bosque se recupera relativamente rápido, pero no su composición. Resultados comparativos entre bosque secundario y bosque maduro muestran mayores diferencias entre los estratos más altos del bosque, mientras que en los estratos inferiores, las diferencias son menos marcadas. La mayor similitud observada en los estratos inferiores (plántulas y juveniles) entre bosque secundario y maduro sugiere que las plantas tolerantes a la sombra o de bosque maduro en menor o mayor proporción ya se encuentran en el banco de plántulas y juveniles del bosque secundario, tal como lo plantea Finegan (1996).

En algunos casos el proceso de regeneración natural sobre sitios degradados antropogénicamente resulta ser lento, mucho más lento que en claros naturales (Uhl *et al.* 1988); incluso se ha estimado que se necesitan alrededor de dos siglos (190 años) para que la sucesión secundaria natural alcance características similares de un bosque maduro (Saldarriaga *et al.* 1988). Las primeras fases de la sucesión secundaria son relativamente rápidas, por el contrario la tercera, es larga. En esta fase los bosques secundarios mantienen una composición florística, muy diferente a la de bosques maduros. La tercera fase de la sucesión ha sido considerada como fase de estancamiento relativo (Finegan 1997).

Factores que inciden en el proceso de sucesión

Los factores que inciden en el proceso de sucesión secundaria se definen de acuerdo a su acción sobre las distintas fases, y la importancia relativa de cada uno es altamente variable con el clima, el tipo de suelo y su historia de uso y la vegetación existente (Meli 2003); dichos factores pueden ser bióticos y abióticos.

Entre los factores bióticos más importantes que afectan el proceso continuo de la sucesión secundaria se encuentran la llegada de semillas (Guariguata y Ostertag 2001), que tiende a disminuir drásticamente a medida que se aleja del bosque maduro (Rogers 2008, Zimmerman *et al.* 2000, Holl 1999, Aide y Cavalier 1994). Una vez que las semillas se han desprendido del árbol madre, estas deben llegar a un sitio seguro para su germinación. Entonces, el establecimiento de plantas en un ambiente, en gran parte, dependerá de la llegada de semillas (Chazdon 2003, Asquith 2002, Cubiña y Aide 2001, Holl 1999) y/o de lo adecuado que sea el mismo (Schupp 1995), así como también de la depredación y herbivoría (Nepstad *et al.* 1996), competencia (Holl *et al.* 2000, Aide *et al.* 1995) y facilitación (Vieira *et al.* 1994).

Entre los factores abióticos, dentro del bioma “bosque lluvioso tropical”, se ha identificado a la luz como uno de los factores más influyentes en la determinación del curso de la sucesión (Denslow 1987). Así, por ejemplo, la luz influye en la germinación de semillas (Pearson *et al.* 2002), establecimiento (Denslow y Guzman 2000, Foster y Janson 1985), crecimiento, sobrevivencia (Iriarte y Chazdon 2005, Kobe 1999, Poorter 1999) y reproducción (Chazdon y Pearcy 1991) de las plantas. Después de la germinación, las reservas alimenticias almacenadas en los cotiledones permiten el desarrollo de las plántulas. Una vez que las reservas se agotan, la planta joven debe ser capaz de alimentarse por sí misma (Jara 1996) para poder continuar con su fase de desarrollo y crecimiento.

En los estratos más bajos del bosque, la escasa disponibilidad de luz reduce a un mínimo la fotosíntesis, afectando el crecimiento y la supervivencia de plántulas y juveniles de especies leñosas (Montgomery y Chazdon 2001). Bajo condiciones de escasa disponibilidad de luz, solamente algunas plantas jóvenes situadas bajo la influencia de ocasionales flecos o rayos de luz pueden aprovechar esa energía para su crecimiento (Chazdon 1988). Otras, en cambio crecen muy lento o suprimen su crecimiento (Brokaw

1985) por varios años, a la “espera” de la apertura de un claro que permita un incremento en los niveles de luz (Ritter *et al.* 2005) para mejorar su crecimiento o continuar creciendo (Osunkoya *et al.* 1993).

Luz y cobertura

La luz que llega a un bosque varía en el tiempo y en el espacio. Entre los factores que contribuyen a esta variabilidad se encuentran la latitud, la nubosidad, así como también el grado de cobertura y el estado sucesional de la vegetación (Hogan y Machado 2002). Haciendo referencia al último factor, se podría decir que en un sitio recién abandonado la luz es abundante, pero disminuye a medida que la sucesión avanza. Así, cuando el dosel se ha cerrado la cantidad de luz que llega a la parte más baja del bosque disminuye (Guariguata y Ostertag 2001).

En diferentes ambientes (bosques, matorrales, cultivos, etc.) se ha medido y/o estimado dicha disminución. Para este fin se han utilizado métodos directos e indirectos (Hogan y Machado 2002), entre los métodos indirectos no destructivos ampliamente utilizados se encuentra la fotografía hemisférica (Frazer *et al.* 1999, Rich *et al.* 1999).

Entre los investigadores que han utilizado la fotografía hemisférica se encuentran Acevedo *et al.* (2003), quienes al caracterizar la estructura del dosel y la disponibilidad de luz a diferentes alturas del suelo (1,8 a 6 m) en una selva nublada venezolana encontraron que la cantidad de luz se incrementa a medida que se incrementa la altura, lo cual equivale a decir que la cantidad de luz disminuye a medida que se acerca al piso del bosque. Resultados similares fueron encontrados por Clark *et al.* (1996) al caracterizar la disponibilidad de luz a cuatro alturas diferentes (0,6; 1, 3 y 5 m) en un bosque húmedo tropical de Costa Rica.

La cantidad de luz disponible en los sitios más cercanos al suelo del bosque en primera instancia se ve influenciada por la cobertura de árboles del estrato superior del bosque conocido como dosel (Nicotra *et al.* 1999, Kabakoff y Chazdon 1996). En los estratos inferiores al dosel, los arbustos, las herbáceas y los helechos también pueden influir en la cantidad de luz que llega al suelo del bosque. Algunos estudios sugieren que la presencia de arbustos, herbáceas y helechos podrían tener una influencia negativa en la

regeneración de las especies juveniles que están de paso hacia los estratos superiores del bosque (Lozada *et al.* 2006, Castillo-Ugalde 2002, Slocum *et al.* 2000, Laska 1997). Esta idea ha sido apoyada por investigaciones realizadas en bosques maduros, tropicales y templados (George y Bazzaz 1999, Russell *et al.* 1998, Denslow *et al.* 1991).

Investigaciones en bosque secundario han demostrado que la remoción de la cobertura incrementa los niveles de luz en el sotobosque. En Borneo por ejemplo, Romell (2007) demostró que la creación de claros artificiales producidos por la remoción de dosel, y subdosel tienen un efecto positivo tanto en las condiciones lumínicas en los estratos más bajos del bosque como también en el establecimiento y crecimiento de especies no pioneras. En la Estación Biológica La Selva, Dupuy y Chazdon (2008) encontraron que la remoción de cobertura mediante la apertura de claros artificiales mejoraba el reclutamiento de plántulas de formas de vida arbórea, especialmente especies pioneras de larga vida, mientras que bajo el dosel intacto se reclutaron especies tolerantes a la sombra. Estos investigadores sugieren que para acelerar la convergencia de la composición hacia un bosque maduro, se debería remover especies de forma selectiva, puesto que la apertura del dosel (tala rasa) puede volver a iniciar la sucesión.

Si bien es cierto que los campos abandonados, cuya vegetación original fue eliminada, pueden regenerarse a bosque de forma natural, llegando a alcanzar incluso similar estructura, función y composición de un bosque maduro de referencia. La regeneración natural puede ser tan lenta, comparada con la acelerada desaparición de los bosques originales adyacentes que funcionan como fuente de propágulos. La lenta trayectoria sucesional de la composición hacia el bosque maduro de referencia, puede comprometer la preservación de la gran diversidad y alto grado de endemismo de estos bosques.

En pos de desarrollar métodos de regeneración acelerada de áreas que se encuentran en distintas etapas de la regeneración secundaria, es conveniente explorar el posible efecto de las manipulaciones de la cobertura de la vegetación en el crecimiento a corto plazo de individuos juveniles de bosque maduro en un bosque secundario del Chocó ecuatoriano.

El área seleccionada para la fase experimental del presente estudio fue utilizada por Roger (2008) en una investigación anterior. En dicha investigación se estudió las tres

primeras fases de la vida de una planta (dispersión, germinación y establecimiento). La presente investigación sobre el crecimiento, constituye la cuarta y última fase antes de que la planta alcance su adultez.

Este trabajo permitirá ampliar el conocimiento de características estructurales del dosel y la disponibilidad de luz del bosque secundario y también el posible efecto que las manipulaciones de la cobertura pueden tener en el crecimiento de juveniles de bosque maduro albergadas en el sotobosque del bosque secundario.

1.2 Planteamiento del problema

Los cambios estructurales y florísticos en la sucesión de los bosques secundarios tropicales han sido ampliamente estudiados, sin embargo, poco se sabe de los factores subyacentes que provocan dichos cambios después de la primera década de sucesión (Finegan 1996).

En una investigación reciente en un bosque secundario de 10 a 12 años de sucesión en el Chocó ecuatoriano, Rogers (2008) demuestra que: 1) la distancia a bosque primario, 2) la competencia con especies pioneras, 3) la depredación de semillas y/o plántulas y 4) la disponibilidad de semillas de bosque maduro; son factores que funcionan como obstáculos importantes al establecimiento de especies de bosque maduro en bosque secundario; siendo la escasa disponibilidad de semillas de bosque maduro uno de los factores que reducen más drásticamente el establecimiento en bosque secundario (Rogers 2008). El único otro efecto significativo fue el de los depredadores de semillas, pero es importante notar que la influencia negativa de este efecto no sobrepasa los efectos positivos del aumento asistido de semillas de bosque maduro.

A pesar de que las especies de bosque maduro logran establecerse en el bosque secundario, la gran mayoría de plantas juveniles se estancó en su crecimiento después de llegar a una estatura pequeña (aproximadamente 40-60 cm). Es más, la gran mayoría ha permanecido en un mismo tamaño entre 2-4 años; y en aquellos casos en los que se presentó crecimiento, la mayoría ganó un máximo de 10 cm, incluso algunos han formado tejido leñoso (Rogers 2009, comunicación personal). Frente a lo expuesto, se sugiere que las plantas juveniles de las diferentes especies de leñosas de bosque maduro podrían estar comportándose igual en el bosque secundario que en su hábitat natural, es decir en el

bosque maduro. Específicamente, parece que están demostrando la misma estrategia de "espera" debajo de la sombra del dosel que demuestran en bosque maduro, mientras ocurre alguna perturbación en el dosel que permita el incremento de la disponibilidad de luz a nivel de sotobosque.

Experiencias anteriores sugieren que el dosel de un bosque secundario puede ser más abierto, en comparación con el bosque maduro, lo cual permitiría que gran parte de luz atravesase este estrato (Laska 1997), pero que ésta estaría siendo interceptada por la densa vegetación del subdosel y sotobosque (Kabakoff y Chazdon 1996). Como consecuencia de esta interceptación la luz disminuye antes de alcanzar a las pequeñas plantas jóvenes que se encuentran de paso en el sotobosque. A pesar de la escasa disponibilidad de luz en el sotobosque secundario del Chocó y que las especies de bosque maduro en bosque secundario logran germinar, establecerse, y desarrollarse exitosamente a expensas de las reservas proporcionadas por los cotiledones y la escasa luz, esta última parece insuficiente para compensar los requerimientos energéticos para seguir creciendo. En consecuencia, se plantea manipular experimentalmente la cobertura de la vegetación de herbáceas y leñosas con la finalidad de incrementar la disponibilidad de luz, lo que permitiría continuar el desarrollo y crecimiento de juveniles de leñosas y palmas en el sotobosque.

En esta investigación las preguntas planteadas fueron las siguientes:

¿Permiten las manipulaciones experimentales de la cobertura de la vegetación un cambio importante en la estructura del dosel y la disponibilidad de luz?

¿Producen los cambios en la estructura del dosel y la disponibilidad de luz, producto de las manipulaciones experimentales de la cobertura de la vegetación, algún efecto en el crecimiento a corto plazo de juveniles de especies leñosas de bosque maduro en el bosque secundario? Para dar respuesta a estas preguntas se plantea la siguiente hipótesis:

1.3 Hipótesis

Si la cobertura de la vegetación en los estratos inferiores bajo el dosel del bosque secundario interceptan gran parte de la luz que logra atravesar el dosel, y como consecuencia, disminuye su disponibilidad de luz en el sotobosque, entonces se esperaría que las manipulaciones experimentales que contemplen la remoción de la cobertura de

ciertas especies de leñosas y herbáceas presentes en el subdosel y sotobosque modifique la estructura de la cobertura del dosel permitiendo un incremento en la disponibilidad de luz a nivel de sotobosque, lo cual conllevaría a un mayor crecimiento, medido como la longitud de tallos y la producción de hojas nuevas, de los juveniles que se encuentren en aquellos tratamientos con remoción de cobertura. En términos más específicos se esperaría lo siguiente:

1. Una mayor disponibilidad de luz en el tratamiento con remoción de herbáceas que el tratamiento control.
2. Una mayor disponibilidad de luz en el tratamiento con remoción de leñosas que el tratamiento control.
3. Una mayor disponibilidad de luz en el tratamiento con remoción de leñosas y herbáceas que el tratamiento control.
4. Una mayor disponibilidad de luz en el tratamiento que combine la remoción de herbáceas y leñosas que en aquellos con remoción de solamente herbáceas o solamente leñosas.
5. Un mayor crecimiento de juveniles de plantas leñosas de bosque maduro en el tratamiento con remoción de herbáceas que en el tratamiento control.
6. Un mayor crecimiento de juveniles de plantas leñosas de bosque maduro en el tratamiento con remoción de leñosas que en el tratamiento control.
7. Un mayor crecimiento de juveniles de plantas leñosas de bosque maduro en el tratamiento con remoción de herbáceas y leñosas que en el tratamiento control.
8. Un mayor crecimiento de juveniles de plantas leñosas de bosque maduro en aquel tratamiento con remoción de cobertura de herbáceas y leñosas que en aquellos tratamientos con remoción de solamente herbáceas o solamente leñosas.

1.5 Objetivos

Objetivo general

Con este estudio se pretende contribuir al conocimiento sobre la cobertura de la vegetación, estructura del dosel y disponibilidad de luz de un bosque secundario de 15-17 años de edad, así como también el posible efecto que podría tener las manipulaciones de la

cobertura en el crecimiento a corto plazo de juveniles de plantas leñosas de bosque maduro albergados en el bosque secundario.

Objetivos específicos

1. Caracterizar la vegetación del bosque secundario con la finalidad de a) encontrar especies de herbáceas y de leñosas de mayor importancia, b) determinar la composición y estructura de juveniles de leñosas en el bosque secundario y c) identificar el grupo de juveniles de especies leñosas de bosque maduro.
2. Caracterizar la estructura del dosel y la disponibilidad de luz en el bosque secundario.
3. Manipular experimentalmente la cobertura de la vegetación mediante tratamientos que involucren la remoción de herbáceas, leñosas, y herbáceas y leñosas juntas, con la finalidad de evaluar el posible incremento en la disponibilidad de luz producto de la remoción.
4. Evaluar a corto plazo (6 meses) el posible efecto del incremento de la disponibilidad de luz, producto de la remoción de la cobertura, en el crecimiento de juveniles de leñosas de bosque maduro albergada en el bosque secundario.
5. Comparar la textura y densidad aparente del suelo del bosque secundario con la del bosque maduro con la finalidad de indagar si el uso previo produjo compactación del suelo.

II. ÁREA DE ESTUDIO

Con el creciente reconocimiento de la importancia nacional y mundial de la biodiversidad del Ecuador y las constantes amenazas de destrucción, instituciones gubernamentales y no gubernamentales han venido intentando salvaguardar algunas áreas bajo algún sistema de protección.

En 1991 durante una expedición organizada por Conservación Internacional a través de su programa de Evaluaciones Rápidas (RAP), un grupo de biólogos que incluía a Alwyn Gentry, Louise Emmons, Robin Foster y Ted Parker realizó investigaciones en las montañas de Mache Chindul. Los resultados de la investigación revelaron la gran diversidad y el alto grado endemismo de la cordillera costera (Clark 2006, Neill *et al.* 1999). Los resultados encontrados fueron ampliamente difundidos en el Ecuador y ayudaron a estimular el interés de los grupos de conservación en la preservación de la biodiversidad y el endemismo de la región (Clark 2006, Neill *et al.* 1999). In 1994, the Jatun Sacha Foundation of Ecuador began a campaign, led by Jatun Sacha co-founder Michael McColm to raise funds for purchase of forest land. Dos años después de la expedición, Ted Parker y Alwyn Gentry perdieron sus vidas en un accidente, pero dejaron un legado científico que sigue vivo hasta hoy. En 1994 la Fundación Jatun Sacha (institución no gubernamental) estableció un área protegida conocida como Estación Biológica Bilsa Ecuador's Conservation Data Center, with support from The Nature Conservancy, carried out in 1994-95 a feasibility study for establishment of a larger, publicly-owned reserve, and in August 1996 the government of Ecuador established the Mache-Chindul Ecological Reserve, an area of about 40,000 hectares in the central part of the range, by executive decree. y más tarde, en 1996 el gobierno ecuatoriano estableció un área protegida más grande llamada Reserva Ecológica Mache Chindul (Clark 2006, Neill *et al.* 1999). Esta última área engloba a la primera (Figura 4) y contribuye a la regeneración (de áreas que fueron empleadas en la agricultura y ganadería) y protección de los últimos remanentes naturales de bosques lluviosos del Chocó ecuatoriano (Figura 2).

La investigación de campo fue realizada en la Estación Biológica Bilsa (79°44'W, 00°21' N) en la provincia de Esmeraldas. Bilsa forma parte de un área protegida más grande conocida como Reserva Ecológica Mache Chindul localizada en la cordillera costera del

mismo nombre al noroccidente del Ecuador. La Reserva forma parte de la ecorregión Darien-Chocó “Chocó biogeográfico” actualmente incluida en el corredor ecológico Tumbes-Chocó-Magdalena (Figura 4).

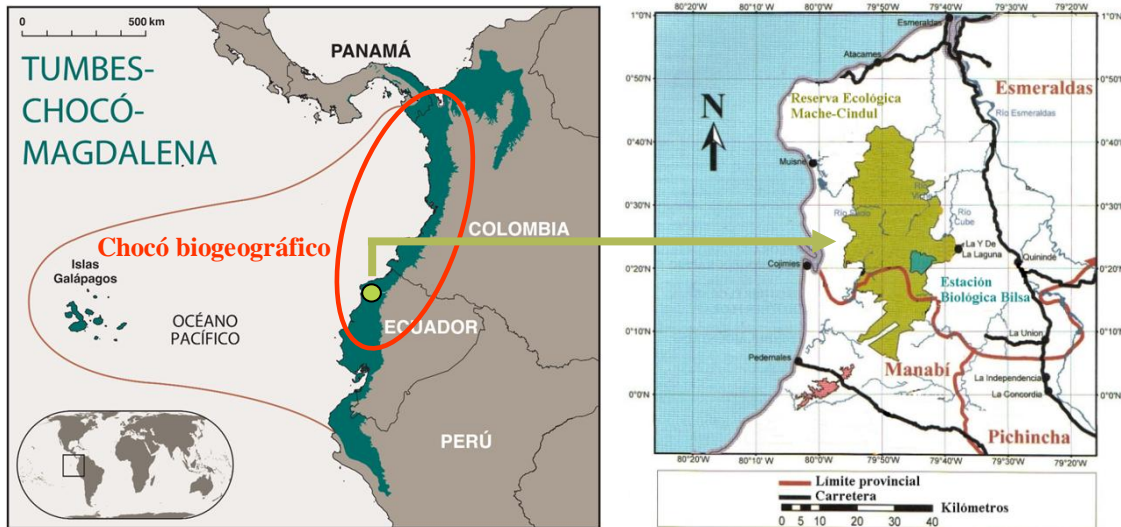


Figura 4. Ubicación geográfica de la Estación Biológica Bilsa (Mapas tomados y modificados de Conservación Internacional-Perú 2010 (izq.) y Clark *et al.* 2006 (der)).

2.1 Características ambientales

Clima

El régimen climático del área de estudio se encuentra influenciado por la posición geográfica, la circulación general de la atmósfera, los movimientos de las corrientes oceánicas y por los efectos orográficos producidos por la topografía de la cordillera costera.

Debido a que el área de estudio está ubicada en la línea ecuatorial, todos los días del año tienen 12 horas de luz y sólo difieren entre sí por la radiación que reciben durante estas horas. La cantidad total de radiación solar máximo se alcanza en los equinoccios y la cantidad mínima en los solsticios, pero esta última es solamente el 13% menos que la primera. Una consecuencia de esta relativa constancia anual de radiación solar, es la variación estacional baja en las temperaturas promedio (Neill y Jørgensen 1999).

Debido a la falta de un registro local a largo plazo y completo, la descripción de la precipitación y temperatura se basa en registros de los 10 últimos años realizados por el INAMHI (datos no publicados) en la estación meteorológica La Concordia ubicada a 40 Km

de Bilsa. De acuerdo con estos datos se puede ver que a lo largo del año la temperatura promedio se mantiene relativamente constante (Figura 5), variando entre 23,7 y 25,3°C.

En promedio la precipitación vertical anual oscila entre los 2282 y 3874 mm. Cabe señalar que la precipitación horizontal no había sido medida hasta hace poco más de una década, a pesar de que el área se encuentra frecuentemente cubierta por neblina. Tiedemman (2001) en su estudio realizado en la Estación Biológica Bilsa reporta que la precipitación horizontal aporta casi la misma cantidad que la precipitación vertical. Estas condiciones climáticas de la cordillera costera, de neblinas persistentes durante casi todo el año, se asemejan a las condiciones que imperan en bosque nublado localizado a mayores alturas.

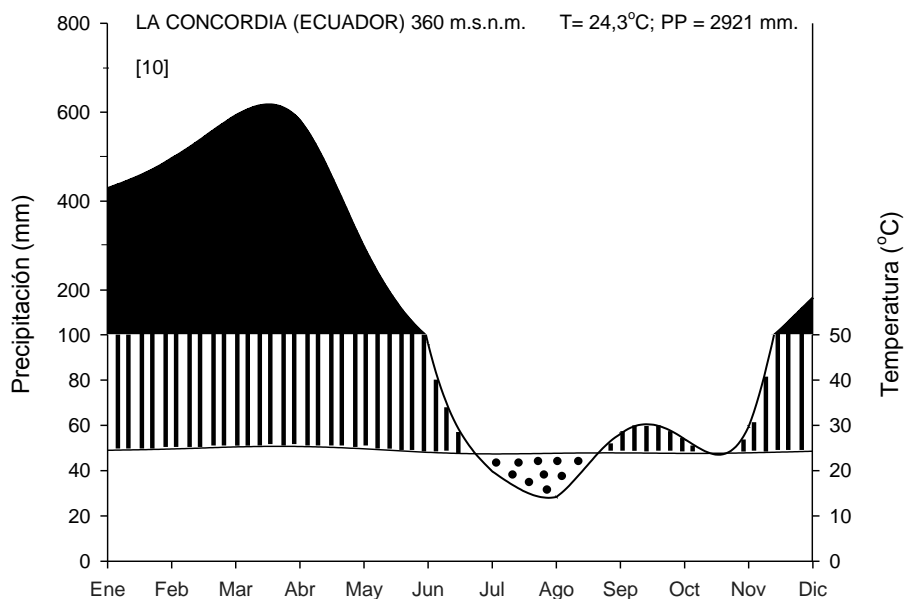


Figura 5. Climadiagrama de la Estación Meteorológica la Concordia (0°12'36"N 79°22'17"W). Adaptado de Walter y Medina 1971, elaborado con registros del INAMHI de una década (2000-2009). La zona negra representa la precipitación media mensual por encima de los 100 mm y se interpreta como un “exceso” de agua. La zona con barras verticales se interpreta como relativamente húmeda, y el área punteada representa meses “ecológicamente secos” en los cuales la temperatura se encuentra por encima de la precipitación y se produce estrés hídrico.

Los patrones anuales de precipitación en la costa ecuatoriana se encuentran influenciados por dos corrientes oceánicas del Pacífico, la corriente cálida ecuatorial y la corriente fría de Humboldt. La primera trae lluvias y aire húmedo, mientras que la segunda trae condiciones áridas y es la responsable de la presencia de garúa durante la estación

menos húmeda. Debido a la influencia anual de la corriente cálida ecuatorial, en la costa noroeste del Ecuador las lluvias siguen un patrón unimodal (Neill y Jørgensen 1999), con una estación seca de junio a diciembre y otra lluviosa desde finales de diciembre hasta mayo (Figura 5). Cabe mencionar que en esta última década todos los años presentaron meses con estrés hídrico (sin tomar en cuenta la precipitación horizontal), pudiendo variar desde uno (como en el año 2008) hasta siete meses (como en el año 2005), sin embargo en la Figura 5 solamente julio y agosto presentan dicha característica debido a la gran variabilidad en la precipitación mensual (Figura II-6).

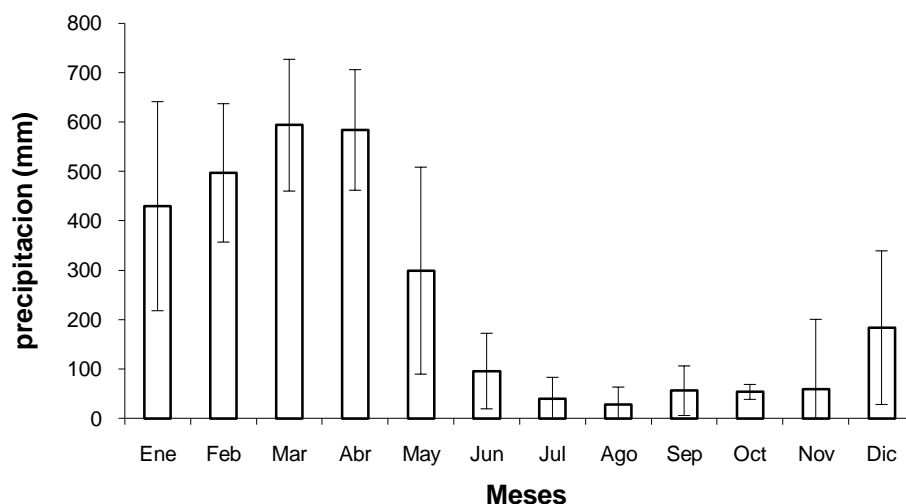


Figura 6. Promedios (columnas) y desviación estándar (barras) de la precipitación, Estación Meteorológica La Concordia (período 2000-2009).

Durante los meses de estudio, la precipitación siguió un patrón similar al registrado durante los últimos diez años.

Suelos

La geomorfología de la cordillera costera corresponde a depósitos marinos de piedra caliza y esquistos que se formaron durante el Cretácico y a principios del Terciario (Neill 1999). Bilsa presenta relieves colinados y socavados de colinas y mesas (Vallejo y Maldonado 1986). Los suelos de área son heterogéneos, de acuerdo con la clasificación presente en el Mapa de Suelos del Ecuador corresponden a una unidad compuesta por dos grupos: EUTROPEPTS Y TROPUDALFS, correspondientes a los órdenes Inceptisoles y Alfisoles respectivamente. Lo horizontes pedogénéticos presentan un incipiente desarrollo;

con piedras y escombros, de profundidades variables; de colores pardo amarillo o rojos; arcillosos, caoliníticos, con moderada saturación de bases y un pH ligeramente ácido.

Hidrografía

Mache Chindul, no solamente protege importantes remanentes de bosques maduros o primarios y bosques secundarios, sino que también protege los nacimientos microcuencas y cuencas para ríos como el Dógola y Cube, siendo el primero aporte fluvial de la cuenca del río Quinindé, y el segundo del río Viche que posteriormente desemboca en el río Esmeraldas (Clark *et al.* 2006). Algunos riachuelos confluyen en dirección nororiente y pasan a formar parte del río Mache que a su vez es tributario del río Guayllabamba.

Breve historia de uso del suelo en el sitio experimental

Los cambios en el uso del suelo en el sitio experimental han sido causados por procesos de deforestación con la finalidad de expandir la frontera agropecuaria. De acuerdo con el Sr. Manuel Tapia, habitante del área de estudio y participante directo en el proceso de transformación del bosque maduro, quien durante conversaciones personales sostenidas en el año 2010, comentó que el bosque original fue tumbado aproximadamente entre los años 1985-1988, pero a diferencia de las prácticas comunes de tumba-quema-siembra, éste no fue quemado debido a la presencia de días nublados con fuertes precipitaciones y garúas, comenta que antes era mucho más húmedo, que casi no se veía el sol. Toda la madera producto de la tumba tuvo un proceso natural de pudrición. Un tiempo después, el área fue sembrada con hierba Saboya (*Panicum maximum* Jacq.) y una pequeña parcela con arroz y cacao. El área convertida en pastizal fue utilizada para el pastoreo de unas pocas cabezas de ganado vacuno (entre 5 y 7 animales en 9ha). El plan original era utilizar el área para ganadería intensiva, pero el proyecto no pudo ejecutarse a cabalidad debido a que el Banco Nacional de Fomento no aprobó un crédito solicitado. El área convertida en pastizal, así como también áreas aledañas convertidas en sistemas agrícolas y también bosques naturales pasó a formar parte de un área protegida en el año de 1994 cuando la Fundación Jatun Sacha estableció la Estación Biológica Bilsa.

2.2 Características bióticas

Fauna

El conjunto de especies de animales, vertebrados e invertebrados, que habita en los bosques de Bilsa es inmensamente grande. Entre los grupos mejor estudiados se encuentran los mamíferos y las aves. Al primer grupo corresponden el jaguar (*Panthera onca*), el mono aullador (*Alouatta palliata*), el mono capuchino (*Cebus albifrons*), el oso hormiguero (*Myrmecophaga tridactyla*), entre otros; al segundo corresponden 318 especies de aves (Berg 1999), que entre otras especies el Pájaro Paraguas Longipéndulo (*Cephalopterus penduliger*), Cuco Hormiguero Franjeado (*Neomorphus radiolus*) y Rascón Montes Moreno (*Aramides wolfik*) han sido consideradas como especies de alta prioridad para la conservación (Carrasco *et al.* 2008).

Vegetación

La vegetación de la Estación Biológica Bilsa ha sido clasificada como *bosque húmedo Pre Montano* según Cañadas-Cruz (1983) basada en criterios ambientales, y en *Bosque siempreverde piemontano*, de acuerdo con Cerón *et al.* (1999) basada en criterios fisonómicos, ambientales, bióticos y topográficos.

La Estación Biológica Bilsa protege las últimas áreas con bosque maduro (Figura 7) y bosque secundario. En la actualidad el área protegida tiene alrededor de las 3300 ha de las cuales el 80% corresponde a bosque maduro y el 20% restante a bosque secundario (Fundación Jatun Sacha 2012).



Figura 7. Bosque Maduro.

El **bosque maduro** de Bilsa no presenta intervención humana reciente. En este ambiente es común encontrar helechos arbóreos y abundantes epífitas. Este bosque tiene en promedio 565 individuos mayores o iguales a 10 cm de DAP por hectárea (datos basados en dos parcelas permanentes establecidas por Neill *et al.* (1999), las familias *Arecaceae* y *Myristicaceae* son las más importantes numéricamente. En este bosque *Iriartea deltoidea* alcanza los 30 m de altura y en algunos casos sobrepasa esta altura. Entre las especies arbóreas más comunes formando el dosel se encuentran: *Iriartea deltoidea* conocido localmente como “pambil o pene del diablo”, *Otoba gordoniiifolia* “sangre de gallina”, *Virola dixonii* “coco”, *Carapa guianensis* “tangaré grande”; las que forman parte del subdosel: *Carapa megistocarpa* “tangaré pequeño” *Coussarea latifolia* y *Matisia malacocalyx* “sapote”, *Licania celiae*, *Trichilia* sp. En el sotobosque es común encontrar *Eschweilera rimbachii* (*Lecythydaceae*) y *Faramea occidentalis* (*Rubiaceae*), y un banco de plántulas y juveniles; las plantas herbáceas en este último estrato se encuentran representadas por la clase polypodiopsida y las familias *Aráceas* y *Cyclanthaceae*.



Figura 8. Bosque secundario.

El **bosque secundario** objeto del estudio experimental se encuentra entre los 468 hasta los 556 m.s.n.m. Este es producto de aproximadamente 15-17 años sucesión y se caracteriza por presentar:

- a) Numerosos individuos remanentes que corresponden a palmas y árboles emergentes;
- b) Dosel entre los 10 y 20 m, poco denso o escaso, las especies que conforman este estrato corresponden a pioneras de vida corta según la clasificación de Finegan (1996). En el dosel, *Miconia* cf. *brevithea* (*Melastomataceae*) es la especie dominante, también es común

encontrar *Cordia mexicana*, *Cordia* sp. (Boraginaceae), *Isertia laevis* (Rubiaceae), *Guettarda hirsuta* y *Jacaratia spinosa* entre otras.

c) El subdosel denso dominado por especies arbustivas.

d) El sotobosque cubierto por una densa alfombra de herbáceas. Este estrato, a simple vista se ve que está dominado aráceas y helechos. En el sotobosque es común encontrar plántulas y juveniles de especies leñosas y de palmas.

Durante los últimos 4,5 años el bosque secundario ha sido utilizado para estudiar experimentalmente las primeras etapas de la vida de las plantas: dispersión, germinación y establecimiento. Producto de estos estudios experimentales, en el área se ha incrementado la densidad de plántulas (Roger 2008). Según un censo realizado por Rogers en marzo 2009 (datos no publicados) bajo condiciones de regeneración natural la densidad de plántulas y juveniles entre 5 y 130 cm de altura está alrededor de 2,9 individuos por m², mientras que en áreas donde se agregaron semillas la densidad promedio está alrededor de 5,8 individuos por m².

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Diseño experimental

Para evaluar el posible efecto de las manipulaciones experimentales en el crecimiento de juveniles se utilizó un diseño de bloques completos al azar con cuatro tratamientos y siete repeticiones. Los bloques fueron distribuidos en 9,2 ha de bosque secundario (Figura 9a) que varían entre 468-556 m.s.n.m.

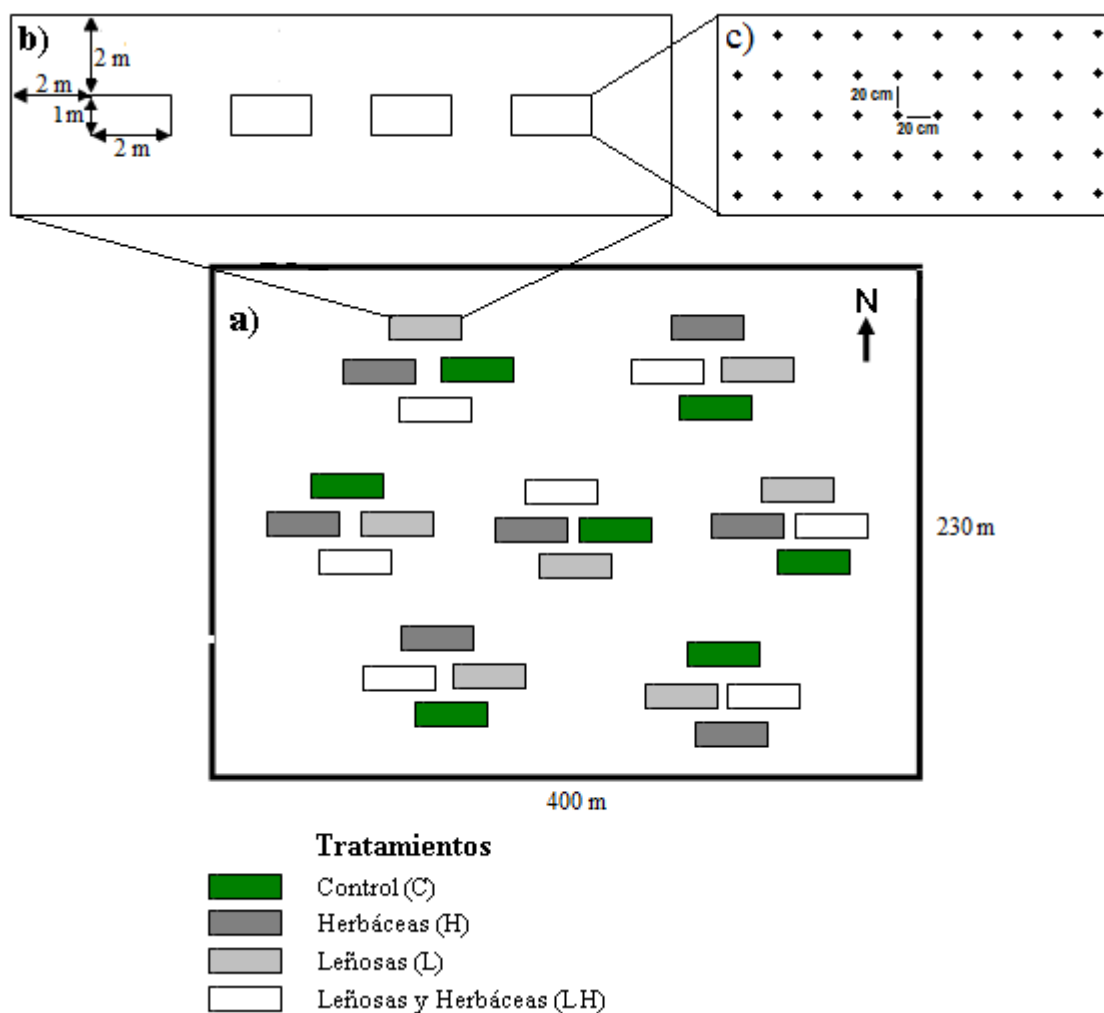


Figura 9. Representación de a) la distribución de 7 bloques en 0,3 ha, b) parcelas de 2 m² rodeadas por un borde de 2m² y c) distribución de 50 puntos dentro de cada parcela de 2m².

Cada bloque estuvo conformado por cuatro parcelas de 108 (\pm 18) m² a las cuales se les asignó cuatro tratamientos al azar (Figura 9b). Cada parcela (28 en total) estuvo conformada por cuatro parcelas permanentes de 2 m² (112 en total). Para facilitar la

penetración de luz, debido al movimiento diario aparente del sol, las cuatro parcelas de 2m² fueron orientadas en sentido Este-Oeste y rodeadas por un borde de 2 m de ancho (Figura 9b). La distancia entre las parcelas de 108 (\pm 18) m² es de por lo menos 5 m, y la distancia entre un bloque y otro es mucho mayor.

La subdivisión del área de estudio en bloques ayuda a controlar la heterogeneidad ambiental (Zas 2006), en este caso provocada por la propia cobertura de la vegetación. Con el empleo de bloques, parte de la varianza ambiental es absorbida por los bloques (Zas 2006) y a la vez separada de la varianza causada por los tratamientos (Segnini 2010).

3.2 Caracterización y análisis de la vegetación y ambiente lumínico

3.2.1 Cobertura \leq 1,3 m de altura

Con la finalidad de tener una idea general de la cobertura que se encuentra en el estrato más bajo del bosque y además identificar las especies de herbáceas de mayor importancia para su posterior remoción, se estimó la cobertura de todas las plantas menores o iguales 1,3 m de altura. Las plantas registradas correspondieron a las siguientes categorías: helechos arbóreos, herbáceas, leñosas y palmas; en aquellos casos sin cobertura (viva) se registró la existencia de hojarasca o suelo desnudo. La categoría de las plantas herbáceas abarcó: plantas terrestres y/o trepadoras que incluyeron a monocotiledóneas, dicotiledóneas y pteridofitas.

La estimación la cobertura fue realizada empleando el método del cuadrado puntual de Greig-Smith (1983), para lo cual se utilizaron 50 puntos distribuidos sistemáticamente en parcelas de 2m² (112 parcelas en total) como se muestra en la figura 9c. Utilizando una varilla delgada de 0,7 cm de grosor y 1,5 m de altura que era colocada verticalmente, se muestreó cada uno de los 50 puntos en cada parcela. De cada punto se registró cada contacto de las plantas con su respectiva altura.

Durante el muestreo solamente las plantas de la categoría herbáceas fueron clasificadas como sp1, sp2, y así sucesivamente. Una vez concluido el muestreo de todas las parcelas, únicamente las plantas más abundantes fueron colectadas y posteriormente identificadas en el QCNE. La cobertura vegetal viva restante fue clasificada únicamente a nivel de categoría.

La cobertura de cada categoría/especie herbácea más abundante se obtuvo del número de puntos en los que dicha categoría/especie herbácea más abundante estuvo presente, sobre el número total de puntos muestreados, expresado en porcentaje. El biovolumen en cambio se lo obtuvo sumando el número total de contactos de la especie herbácea más abundante con la varilla. Con la finalidad de describir la distribución vertical de las plantas herbáceas se agrupó cada contacto con su respectiva altura en 13 estratos que van de 10 en 10 cm.

Cabe indicar que las heliconias se presentaron con frecuencia por encima de los 1,3 m de altura, por esta razón además de la cobertura registrada con el cuadrado puntual, adicionalmente se registró la densidad de tallos mayores a 1,3m de altura que se encontraban en el área correspondiente a las 28 parcelas utilizadas para registrar las especies leñosas.

3.2.2 Densidad de tallos > 1,30 m de altura

Para determinar la densidad de las leñosas dominantes, a excepción de las lianas se registraron todos los tallos de las especies leñosas, palmas y helechos arbóreos mayores a 1,30 m de altura que se encontraban en las 28 parcelas representadas en la Figura 9a. Cada tallo fue identificado en lo posible a nivel de especie, de cada uno ellos se registró el diámetro y la altura. Esta última fue medida en aquellos tallos que presentaban hasta los dos metros, y únicamente estimada para aquellos con alturas superiores. Los registros de las alturas fueron agrupados en 7 categorías, la primera abarca individuos que van de 1,31 hasta 5m, la segunda de 6 a 10, la tercera de 11 a 15 m de altura y así sucesivamente de 5 en 5 m hasta la séptima categoría.

Debido a que las parcelas presentan diferentes tamaños ($108 \pm 18 \text{ m}^2$ en promedio) (Anexo 1), los datos registrados fueron agrupados en un solo conjunto y representados por la suma del área de todas las parcelas (0,3 ha).

3.2.3 Composición y estructura de Juveniles de leñosas

Para determinar la riqueza, composición y estructura de juveniles de plantas leñosas (incluyendo las palmas) se emplearon 112 parcelas de 2 m^2 distribuidas en grupos de 4, tal como se indica en la figura 9b, en cada una de ellas en noviembre del año 2009 se censó

todas las plantas que presentaron mínimo 20 cm y máximo 130 cm de altura y por lo menos una hoja fotosintética no cotiledonar. La altura mínima y cantidad de hojas mínima permitieron seleccionar aquellas plantas bien establecidas, capaces de tomar los elementos del suelo y aprovechar la luz solar por sus propios medios.

De cada individuo se registró su forma de vida y estrato en el que se ubican en su estado adulto, diámetro, altura y número de hojas (denominada hojas iniciales en el análisis del crecimiento). Las formas de vida incluyeron: árboles del dosel, árboles de subdosel, arbustos, hemiepífitas, lianas, palmas de dosel, palmas de subdosel y palmas de sotobosque. El diámetro del tallo fue tomado a los 12 cm de altura. La altura (denominada altura inicial en el análisis de crecimiento) fue tomada desde el suelo hasta la parte más alta del tallo, en el caso de las palmas debido a que no presentaban un tallo definido, se midió desde el suelo la parte más alta de las hojas.



Figura 10. Marcaje de plantas juveniles.

Cada planta censada fue marcada con una ficha plástica que fue colocada en el tallo, en la ficha se hizo constar un número de identificación, tratamiento y número de parcela (Figura 10). Las plantas juveniles censadas fueron identificadas en lo posible a nivel de especie, para su respectiva identificación se colectaron muestras de individuos que se encontraban fuera de las parcelas, posteriormente las muestras fueron identificadas utilizando la colección botánica del Herbario Nacional del Ecuador (QCNE). A más de la colección, la base de datos de TROPICOS del Missouri Botanical Garden (<http://www.tropicos.org/home.aspx?langid=66>), listados florísticos del área de estudio por Rogers (2008), Clark *et al.* (2006) y Jørgensen y León-Yáñez (1999) forman parte de la

literatura revisada en la cual se apoyaron las identificaciones con sus respectivas formas de vida y estado de conservación.

Bajo el criterio utilizado en un trabajo anterior realizado por Rogers (2008), con algunas pequeñas modificaciones en terminología, las plantas fueron clasificadas en dos grupos atendiendo al estado sucesional del bosque, ya sea como especies de bosque maduro (M) o especies de bosque secundario o generalistas (S/G). Al primer grupo le corresponden las especies presentes en la edad adulta reproductiva solamente en bosque maduro, con la excepción de las especies remanentes en bosque secundario. Al segundo grupo le corresponden las especies presentes en la edad reproductiva adulta solamente en bosque secundario o en ambos tipos de bosques (en este grupo se encuentran las especies que colonizan los claros de bosque). Las especies que no pudieron ser clasificadas fueron registradas como (NC).

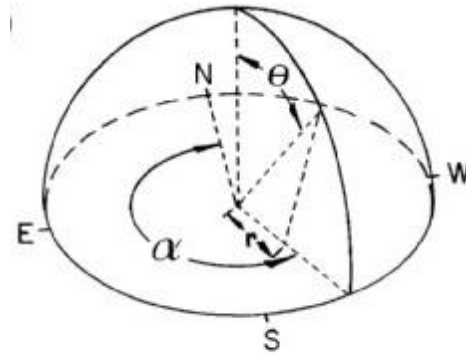
3.2.4 Estructura del dosel y disponibilidad de luz mediante fotografía hemisférica

La fotografía hemisférica es un método óptico empleado para cuantificar la estructura del dosel y a partir de esta calcular (de manera indirecta) la transmisión de luz a través del bosque (Hogan y Machado 2002, Frazer *et al.* 1999, Rich 1990).

El método de la fotografía hemisférica fue introducido a principios del siglo pasado. Así, primer lente hemisférico “ojo de pez” fue empleado por Hill en 1924 en un estudio de meteorología. Posteriormente, a finales de la década de los 50, el método fue empleado por Evans y Coombe (1959) en el primer estudio de biología y más tarde, a partir de la década de los 60 se desarrolló gran parte de los fundamentos (Hogan y Machado 2002, Roxburgh y Kelly 1995). En la década de los 90, entre los autores que detallan los fundamentos de este método se encuentran Rich (1990), quien indica lo siguiente:

Un lente hemisférico produce una imagen que es esencialmente una proyección de un hemisferio de proyecciones en un plano. Cuando la fotografía es tomada apuntando hacia arriba, el lente hemisférico proporciona una imagen completa circular de todo el cielo. La imagen circular es producida con el cenit en el centro y el horizonte en los bordes. En relación con el norte, el este se encuentra a la izquierda y el oeste a la derecha debido a que la dirección de la vista es hacia arriba. Cada dirección del cielo puede ser representada

por un único ángulo θ cenital (el ángulo entre el cenit y la dirección del cielo) y un único ángulo acimutal α . Muchos lentes hemisféricos utilizan una proyección equiangular (polar) en la que el ángulo cenital es proporcional a distancia a lo largo de una línea radial (Figura 11). Cuando se toma la foto desde el interior del dosel mirando hacia arriba, la fotografía registra coordenadas angulares de todas las aperturas del dosel, como se ve desde la posición desde la cual se toma la fotografía.



α = Ángulo acimutal, θ = Ángulo cenital

Figura 11. Proyección hemisférica.

Comparado con otros, la fotografía hemisférica es un método relativamente ventajoso, puesto que es sencillo (Hogan y Machado 2002) y genera una gran cantidad de datos sobre variables estructurales y lumínicas del bosque (Frazer *et al.* 1999).

Por lo general el ángulo de visión se aproxima o es igual a 180°. Las fotografías hemisféricas son tomadas apuntando hacia arriba (orientación hacia el cenit) desde el interior de un dosel pueden proporcionar un registro permanente de la geometría de la apertura del dosel que puede ser analizado para determinar qué partes del cielo son visibles y cuáles son obstruidas por la vegetación (Frazer *et al.* 1999, Rich 1990).

Las partes visibles y obstruidas del cielo pueden ser determinadas empleando programas especializados, como el Gap Light Analyzer Versión 2,0 (GLA 2,0) por ejemplo. En este programa la función umbral o threshold permite convertir la fotografía hemisférica en una imagen binaria o mapa de bits de dos colores que van de píxeles blancos a negros (Figura 12). El umbral es la intensidad de un píxel entre 0 y 255 que define el límite en el cual los píxeles de la imagen se convertirán en blanco (que representa el cielo) y en negro (que representa la vegetación) (Frazer *et al.* 1999).

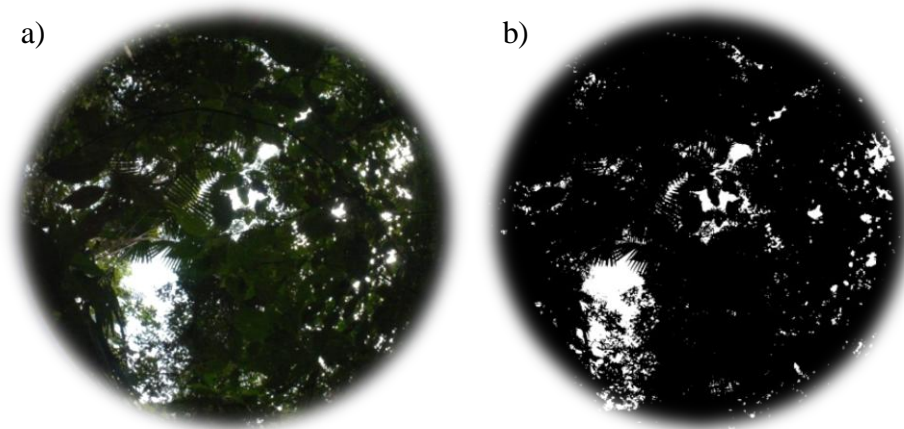


Figura 12. Ejemplo de fotografía hemisférica (a) y su transformación a imagen binaria (b).

En base a las mediciones de la geometría de la visibilidad y obstrucción del cielo, las fotografías hemisféricas pueden ser utilizadas para calcular transmisión de luz directa y difusa y características del dosel tales como apertura del dosel e índice de área foliar (IAF) (Hogan y Machado 2002, Frazer *et al.* 1999, Rich 1999).

Empleando el método de la fotografía hemisférica se caracterizó la cobertura de la vegetación y la luz en el bosque secundario, para lo cual, en el centro de cada una de un total de 112 parcelas de 2m² (Figura 9b), a finales de octubre de 2009 enfocando hacia el dosel se tomó una fotografía hemisférica a 0,3 y otra inmediatamente 1 m de altura (Figura 13b y 13c). El equipo utilizado consistió de un lente hemisférico “ojo de pez” WA025X Besel de 180° de visión adaptado a una cámara Panasonic Lumix DMC-FZ18 colocada horizontalmente sobre un trípode (Figura 13a). Para cada fotografía, utilizando una brújula se ubicó el Norte magnético, de modo que la parte superior de la cámara quedara orientada en esta dirección y en el borde exterior del lente se señaló con un pedazo de cinta para poder observar en la fotografía la orientación precisa. Antes de tomar cada fotografía hemisférica, la horizontalidad de la cámara fue verificada empleando un nivel de bolsillo. Las coordenadas geográficas de cada fotografía fueron registradas utilizando un GPS. Tanto la orientación hacia el Norte magnético como también las coordenadas geográficas facilitaron el procesamiento de las fotografías en el software de imágenes.



Figura 13. Equipo empleado (a) en la toma de las fotografías hemisféricas a 0,3 m (b) y 1 m (b) de altura. 1 = lente hemisférico, 2 = cámara, 3 = trípode, 4 nivel.

Todas las fotografías fueron tomadas en las primeras o las últimas horas del día, las condiciones climáticas de la zona de estudio, ayudaron a que todas las fotografías fueran tomadas en condiciones de cielo nublado, con lo cual se optimiza en contraste entre la vegetación y el cielo. Dependiendo de la cantidad luz en el punto de muestreo, la apertura del diafragma varió $f/2,8$ en los lugares más oscuros a $f/8$ en los lugares más iluminados. Tomando en cuenta lo sugerido por Rich en 1990, la velocidad de obturación fue ajustada a 125 (1/125) de segundo. Según el mismo autor, el ajuste realizado (1/125) permitiría congelar el movimiento del follaje causado por el viento.

Las fotografías hemisféricas fueron procesadas utilizando el software Gap Light Analyzer Versión 2,0. Para distinguir la proporción de apertura (cielo) y la proporción de espacios ocupados por la vegetación (no cielo), las fotos se convirtieron en imágenes binarias (blancos y negros puros) utilizando un umbral de 143 o muy cercanos a este valor. Teniendo en cuenta las coordenadas geográficas y la declinación magnética, de cada fotografía se estimó cuatro variables: apertura del dosel (%), Índice de Área Foliar, transmisión de luz directa (%) y transmisión de luz difusa. Las dos primeras atienden a la estructura del dosel, mientras que las dos últimas a la disponibilidad de luz.

A continuación se da una breve definición tomada de Frazer *et al.* (1999) para cada una de las variables involucradas en este estudio.

Apertura del dosel (%): Es el porcentaje de cielo abierto visto desde debajo del dosel del bosque.

Índice de área foliar (IAF): representa la cantidad de superficie foliar soportada (m^2) por una determinada superficie de terreno (m^2).

Transmisión de luz directa (%): Es la relación de la cantidad de radiación solar directa transmitida por el dosel y la radiación directa sobre una superficie horizontal multiplicada por 100.

Transmisión de luz difusa (%): Es la relación entre la cantidad de radiación solar difusa transmitida por el dosel y radiación difusa sobre una superficie horizontal multiplicada por 100.

Análisis: Para determinar si la estructura del dosel y la disponibilidad de luz eran diferentes en apenas 0,7 m de altura, empleando un ANOVA ($\alpha = 0,05$) con un factor fijo (altura) y un factor aleatorio (bloque) se compararon los datos provenientes de las 112 fotografías hemisféricas tomadas a 1 m de altura y 112 fotografías tomadas a 0,3 m de altura.

3.2.5 Valor indicativo de juveniles de leñosas más abundantes con respecto al IAF y luz difusa.

La distribución de las 10 especies de plantas juveniles más abundantes con respecto a dos variables ambientales (índice de área foliar y luz difusa) fueron analizadas considerando el valor indicador, amplitud, valor máximo y mínimo. Según Fariñas (1996) el valor indicador representa una estimación del óptimo de la curva de distribución de la especie, mientras que la amplitud corresponde a su dispersión a lo largo del eje de variación. El valor indicador y la amplitud fueron obtenidas empleando las fórmulas publicadas por Fariñas (1996).

El valor indicador de cada especie se obtuvo usando el método de los promedios ponderados.

Fórmula para el cálculo del valor indicador ($V\hat{I}$)

$$V\hat{I}_{ik} = \frac{\sum_{i=1}^m Ae_{ij} VAe_{kj}}{\sum_{i=1}^m Ae_{ij}}$$

$V\hat{I}_{ik}$ = Valor indicador de la especie i (valor estimado) para el factor k

Ae_{ij} = Abundancia de la especie i en el sitio j

VAe_{kj} = Valor de la variable ambiental k en el sitio j (valor observado)

m = número de parcelas observadas

La amplitud (A_j) se estima mediante la siguiente fórmula

$$A_j = \left[\frac{\sum_{j=1}^m A_{ij} (VA_{kj} - A\hat{I}_{ik})^2}{\sum_{i=1}^m A_{ij}} \right]^{1/2}$$

A_{ij} = Abundancia de la especie i en la parcela j

VA_{kj} = Valor de la variable ambiental k en la parcela j

$A\hat{I}_{ik}$ = Valor indicador de la especie i para el factor k (promedio ponderado)

m = número de parcelas observadas

3.3 Manipulaciones experimentales de la cobertura

Como se expresó en la hipótesis general se esperaba que la remoción de cobertura modifique la estructura del dosel y aquello permita una mayor disponibilidad de luz en el sotobosque y eso a la vez permita el crecimiento de las plantas juveniles allí presentes.

Las manipulaciones experimentales consistieron en cuatro tratamientos que se detallan en la Tabla 1.

Tabla 1. Manipulaciones experimentales de la cobertura

Tratamiento	Código	Cobertura
Control	C	Control o sin remoción
Herbáceas	H	Remoción de herbáceas: <i>Philodendron</i> cf. <i>grandipes</i> , <i>Heliconia</i> spp., <i>Anthurium</i> cf. <i>versicolor</i> , <i>Polybotrya polybotryoides</i> y <i>Saccoloma inaequale</i> .
Leñosas	L	Remoción de leñosas: <i>Palicourea acanthacea</i> y <i>Ossaea</i> cf. <i>brenesii</i>
Leñosas y herbáceas	LH	Remoción de leñosas y herbáceas, es decir una combinación de los tratamientos dos tratamientos anteriores.

Las especies removidas se encuentran dentro de las comunes en el área experimental, éstas fueron seleccionadas bajo el criterio de cobertura en porcentaje y biovolumen en el caso de las especies herbáceas, y densidad de tallos en el caso de las especies leñosas.

El área establecida para aplicar los respectivos tratamientos estuvo conformada por cuatro parcelas de 2 m² rodeadas por un borde de 2 m tal como se indica en la figura 9b. Dentro del área establecida, la vegetación fue cortada (Figura 14) e inmediatamente retirada del área experimental. El tamaño de las parcelas de 2 X 1 m permitió su manipulación desde el exterior, sin necesidad de ingresar en ellas.

Las formas de vida de las especies seleccionadas ayudaron a que la remoción sea realizada muy meticulosamente. Tratando de no dejarlas caer al suelo, las leñosas arbustivas (*Palicourea acanthacea* y *Ossaea cf. brenesii*) fueron cortadas, generalmente por encima de la ramificación, con un machete y sacadas del área experimental. Empleando tijeras de podar, las plantas herbáceas fueron cortadas a ras del suelo y retiradas del área experimental.



Figura 14. Cobertura de la vegetación antes (a) y después (b) de las manipulaciones experimentales

Para evaluar si la remoción de ciertas especies de herbáceas y/o leñosas producía algún cambio en la estructura del dosel (apertura del dosel e IAF) y en la disponibilidad de luz (Transmisión de luz directa y difusa) en el sotobosque se tomaron fotografías hemisféricas antes y después de las manipulaciones experimentales. A finales de octubre de 2009 en el centro de cada parcela de 2 m² (112 en total) distribuidas según la figura 9b, se tomó una fotografía a 0,3 m y otra a 1 m de altura. A inicios de noviembre del mismo año, inmediatamente después de la remoción de cobertura de la vegetación, una segunda ronda de fotografías fue tomada solamente en aquellas parcelas que corresponden a tratamientos con remoción de cobertura (H, L, LH).

Análisis: Para determinar si la remoción de cobertura provocó un cambio en las aperturas del dosel, IAF, transmisión de luz difusa y transmisión de luz directa en el sotobosque se realizaron comparaciones entre los cuatro tratamientos para cada una de las cuatro variables mencionadas. Una comparación se la realizó antes y otra después de las manipulaciones experimentales. Para la primera comparación se utilizó los datos provenientes de las fotografías hemisféricas tomadas antes de la remoción de cobertura. Para la segunda comparación, a excepción del tratamiento control, se utilizó los datos provenientes de las

fotografías hemisféricas tomadas después de la remoción de cobertura. Debido a que en el tratamiento control no se removió cobertura las fotografías fueron tomadas una sola vez, por esta razón en las dos comparaciones (antes y después) se utilizaron los mismos datos.

Para cumplir con los supuestos que exigen las pruebas paramétricas, los datos de las cuatro variables fueron transformadas a escala logarítmica cuando fue necesario. Debido a que existían valores menores a 1, se usó el $\log(X+1)$.

Los datos de las cuatro variables provenientes de las fotografías hemisféricas fueron analizados mediante un ANOVA ($\alpha = 0,05$) con dos factores, un factor fijo (tratamientos) y otro aleatorio (bloques). Las comparaciones múltiples entre tratamientos (6 comparaciones en total) fueron realizadas empleando el método de Bonferroni. Estos análisis fueron realizados con programa estadístico SPSS 18.

3.4 Crecimiento, mortalidad y reclutamiento de juveniles de leñosas de bosque maduro

Para determinar los posibles efectos que causan las manipulaciones de la cobertura del bosque secundario en los juveniles de plantas leñosas (incluyendo las palmas) de bosque maduro, se midió el crecimiento (incremento de la longitud de tallos y producción de hojas nuevas) de dichos juveniles en tres censos: uno, tres y seis meses posteriores a las manipulaciones.

Las plantas juveniles evaluadas corresponden aquellas censadas, marcadas (con una ficha en tallo y con un hilo en el peciolo de la última hoja más nueva) y clasificadas como especies de bosque maduro en noviembre de 2009 (ver los detalles en el literal c de la sección 2.2.4). En cada una ellas el crecimiento fue medido como el incremento de la longitud de los tallos (cm) (Figura 15c) y la cantidad de hojas nuevas producidas. Para poder determinar con exactitud cuánto creció cada juvenil entre un censo y otro, se colocó un hilo en el peciolo de hoja nueva (el color del hilo fue diferente en cada censo).



Figura 15. Marcaje de la hoja más nueva (a, b) y medición del crecimiento de tallos (b) de juveniles de leñosas.

A pesar de que la mortalidad y el reclutamiento no forma parte de los objetivos de este estudio, se tomó datos de estos dos procesos. Los datos de mortalidad y el reclutamiento de los juveniles fueron registrados en los tres censos posteriores a las manipulaciones de la cobertura. Cuando algún individuo presentaba indicios de mortalidad (hojas secándose, ataque por hongos o herbívoros) se hizo una anotación y en el censo siguiente se confirmó si había muerto o si aún sobrevivía, cuando este no mostraba indicios de vida fue anotado como muerto (indicando como fecha de muerte el censo anterior). Los datos de reclutamiento fueron tomados a partir del segundo censo, todos los individuos que alcanzaron la altura mínima de 20 cm fueron incorporados.

Análisis: Para el análisis del crecimiento medido como el incremento de la longitud de los tallos y la producción de hojas nuevas se utilizó los datos de las plantas que estuvieron presentes desde el principio hasta el final del estudio, es decir desde noviembre de 2009 hasta mayo de 2010. A pesar de que se tomaron datos de crecimiento durante tres censos posteriores a las manipulaciones experimentales (un mes, tres meses y seis meses después) los análisis se realizaron sobre el crecimiento acumulado, es decir la suma del crecimiento de los tres censos. Los datos del crecimiento fueron analizados mediante regresiones.

Los variables fueron transformadas cuando fue necesario, por ejemplo, la longitud de tallos (cm) fue transformada a escala logarítmica; debido a que en algunos individuos presentaban “cero” crecimiento de la longitud de los tallos, primeramente se sumó “uno” a todos los valores y luego se realizó la respectiva transformación. Los tratamientos en cambio fueron

transformados a variables dummy, lo cual permite utilizar variables cualitativas en el modelo de regresión.

Regresión con variables dummy

Las variables utilizadas en el modelo de regresión, son cuantitativas, sin embargo es posible introducir en el modelo como variable explicativa, una variable cualitativa con distintas modalidades (Martínez 2011, Morales-Enríquez 2001). Antes de introducir en el modelo la variable cualitativa con sus respectivas modalidades, es necesaria la transformación a variables dummy, estas nuevas variables asumen los valores de 0 y 1, indicando respectivamente presencia o ausencia de una cualidad o atributo (Martínez 2011).

Para los dos modelos de regresión, las variables dummy (D) quedaron establecidas de la siguiente manera:

$D_1 = 1$ si es control (C); 0 si no lo es

$D_2 = 1$ si es de herbáceas (H); 0 si no lo es

$D_3 = 1$ si es de leñosas (L); 0 si no lo es

$D_4 = 1$ si es de leñosas y herbáceas (LH); 0 si no lo es

Para evitar la multicolinealidad “trampa de las variables dummy” y poder estimar el modelo, debido a que tenemos cuatro tratamientos, se introdujo al modelo k-1 variables dummy: D_2 , D_3 y D_4 (Tabla 2), de esta manera quedaron representadas todas las posibilidades de presencia o ausencia de un determinado tratamiento. La categoría excluida es la referencia para la interpretación de los coeficientes (López y Pérez 2010-2011)

Tabla 2. Transformación de variables cualitativas a variables dummy

Tratamientos	D_2	D_3	D_4
Control (C)	0	0	0
Herbáceas (H)	1	0	0
Leñosas (L)	0	1	0
Leñosas y herbáceas (LH)	0	0	1

Crecimiento de los tallos

La longitud del tallo fue introducida al modelo de regresión como variable respuesta o explicada, los tratamientos como variables explicativas; el tamaño inicial y la cantidad de hojas iniciales como covariables. La inclusión de covariables en el modelo ayuda a controlar la influencia (variabilidad no deseada) que ejercen las mismas sobre la variable

respuesta, permitiendo reducir el error aleatorio y una estimación más precisa de la incidencia de las variables explicativas (Stevens 1992 citado por Belluerka-Lasa y Vergara-Iraeta 2002). La regresión, realizada con variables dummy es equivalente al análisis de varianza donde se estudia el efecto de una variable cualitativa de varias categorías con otra cuantitativa (Camacho 2009). El nivel significancia (α) de esta prueba está en el orden de 0,05.

La fórmula matemática del modelo quedó establecida de la siguiente manera:

$$Y = \beta_1 + \beta_2 D_2 + \beta_3 D_3 + \beta_4 D_4 + \beta_5 X_3 + \beta_6 X_4 + \epsilon$$

Y = variable explicada, en este caso, el crecimiento de los tallos

β_1 = Coeficiente de referencia que en el presente caso corresponde al control.

$D_2 = 1$ si el tratamiento es de herbáceas (H); 0 si no lo es

$D_3 = 1$ si el tratamiento es de leñosas (L); 0 si no lo es

$D_4 = 1$ si es tratamiento es de leñosas y herbáceas (LH); 0 si no lo es

X_3 = altura inicial

X_4 = hojas iniciales

ϵ = Error

Puesto que el experimento se llevó a cabo bajo un diseño de bloques completos al azar, se calculó el coeficiente de correlación intraclase. Este coeficiente es definido en proporción de varianza explicada por el factor aleatorio (bloques) (Nichols 1998).

Posterior a la regresión mediante un gráfico de superposición de distribuciones, se analizó la normalidad de los residuales. El análisis de los residuales constituye una manera de verificar el supuesto de normalidad (Villar 2007, Hanke y Wichern 2006) del modelo de regresión.

Producción de hojas nuevas

En este estudio, los datos de la producción de hojas nuevas presentaron sobredispersión, por esta razón para su análisis se empleó la Regresión binomial negativa (RBN). Esta es una alternativa poco popular para la regresión de Poisson, es usada para datos de conteo cuando presentan sobredispersión (Hilbe 2011, Bruin 2006, Navarro *et al.* 2001). Las hojas nuevas fueron introducidas al modelo como variable explicada, los tratamientos como variables explicativas, y la cantidad de hojas iniciales como covariable. El nivel significancia (α) de esta prueba está en el orden de 0,05.

$$\text{Log}(Y) = \beta_1 + \beta_2 D_2 + \beta_3 D_3 + \beta_4 D_4 + \beta_5 X + \epsilon$$

Y = variable explicada, en este caso hojas nuevas

β = Coeficiente parciales. B_1 es el coeficiente de referencia que en el presente caso corresponde al control.

$D_2 = 1$ si el tratamiento es de herbáceas (H); 0 si no lo es

$D_3 = 1$ si el tratamiento es de leñosas (L); 0 si no lo es

$D_4 = 1$ si es tratamiento es de leñosas y herbáceas (LH); 0 si no lo es

X = altura inicial

\mathcal{E} = Error

Posterior a los dos análisis de regresión, las comparaciones múltiples entre tratamientos (6 en total) fueron realizadas empleando el método de Bonferroni, para lo cual el p original de cada par de comparaciones fue multiplicado por el número total de comparaciones, es decir por 6.

Los análisis del crecimiento, medido como longitud del tallo y hojas nuevas, así como también el coeficiente de correlación intraclase y análisis de los residuales fueron realizados con el programa Stata versión 9.2 (Stata Corp. 4905 Lakeway Drive. College Station, Texas 77845. USA).

Mortalidad y reclutamiento

Para un periodo de seis meses, la mortalidad fue expresada en números absolutos y porcentaje por tratamientos (56 m^2). Los gráficos y tablas de mortalidad hacen referencia únicamente a los individuos que estuvieron presentes desde el primer censo. El reclutamiento es expresado en números absolutos por tratamiento (56 m^2), las figuras hacen referencia a los individuos que alcanzaron los 20 cm ya sea en el primero, segundo y cuarto censo. Aquellos individuos que fueron reclutados pero que murieron antes del último censo, no se muestran en los gráficos de los resultados.

3.5 Textura y densidad aparente del suelo

Brady y Weil (1999) señalan que la textura del suelo describe el tamaño de las partículas elementales del suelo, y que la misma es expresada en relación a los porcentajes de cada tipo de partículas. Agrega también que de acuerdo a su tamaño, las partículas pueden clasificarse en tres grupos básicos: arcilla, limo y arena cuyos porcentajes pueden ser determinados utilizando diferentes métodos.

Brady y Weil (1999) señalaron que la densidad aparente es la relación que existe entre la masa de partículas de una unidad de volumen de suelo seco, incluyendo tanto los sólidos (partículas) así como también los poros.

Según Brady y Weil (1999) la densidad aparente está representada por la siguiente fórmula:

$$\text{Densidad aparente} = \frac{\text{Peso del suelo seco en la estufa (g)}}{\text{Volumen del suelo (cm}^3\text{)}} \\ \text{(Sólidos + poros)} \\ \text{Volumen de cilindro}$$

Para determinar la textura y la densidad aparente del suelo se tomaron 28 muestras de los primeros 10 cm de suelo. Evitando los lugares transitados se ubicó un punto de muestreo aproximadamente en el centro de cada parcela, en éste se removió la hojarasca y humus “mantillo”, posteriormente se tomó la muestra empleando un cilindro de 10 cm de altura por 7,5 cm de diámetro con el borde biselado hacia abajo, a éste se le sobrepuso un pedazo de madera y golpeando con un martillo se lo introdujo cuidadosamente hasta que el borde superior del cilindro quedase nivelado con el suelo, dentro y fuera del cilindro. En aquellos casos en los que el suelo se compactó al tomar la muestra, es decir que el suelo dentro del cilindro quedó por debajo del suelo fuera del cilindro, se desechó la muestra y se la tomó nuevamente. Cada muestra fue colocada en una funda plástica debidamente etiquetada. Posteriormente todas las muestras fueron enviadas al Laboratorio del Departamento de Química Agrícola y Suelos “Julio Peñaherrera” de Facultad de Ciencias Agrícolas de la Universidad Central del Ecuador para sus respectivos análisis.

En primer lugar las muestras fueron procesadas para determinar la densidad aparente, posterior, las mismas muestras fueron utilizadas para el análisis de la textura, para esta última se empleó el método de Bouyoucos (1962). El método está basado en la velocidad de sedimentación de las partículas del suelo en el agua en función de su tamaño (Soriano-Soto y Pons-Martí 2001), permitiendo identificar la proporción de arena limo y arcilla. Una vez identificadas las proporciones se utilizó el triángulo de texturas para determinar la clase textural a la cual pertenecía cada una de las muestras.

Con la finalidad de tener una referencia sobre algunas características de un suelo sin pastoreo, se tomaron 8 muestras de suelo en un bosque maduro adyacente al bosque secundario. Para tomar las muestras se establecieron 8 puntos de muestreo, distribuidos de

forma estratificada en dos hileras orientadas en sentido norte-sur. La distancia entre cada punto de muestreo dentro de una misma hilera fue de 50 m y la distancia entre una hilera y otra fue de aproximadamente 300 m. Dichas muestras fueron tomadas y procesadas siguiendo los mismos lineamientos aplicados para las muestras de bosque secundario.

Análisis: Para determinar si la densidad, arena, limo y arcilla del bosque secundario eran diferentes a la del bosque maduro, cuando los datos cumplieron con los supuestos requeridos para las pruebas paramétricas, se empleó la prueba t de Student ($\alpha = 0,05$) o en su defecto Mann-Whitney ($\alpha = 0,05$). Estos análisis fueron realizados en el programa SPSS 18.

IV. RESULTADOS

4.1 Caracterización de la vegetación y ambiente lumínico

4.1.1 Cobertura $\leq 1,3$ m de altura

Para encontrar las especies herbáceas dominantes del sotobosque, se caracterizó la cobertura vegetal menor ≤ 130 m de altura en 50 puntos distribuidos sistemáticamente en cada una de 112 parcelas de 2 m².

Tomando como el 100% el total de puntos muestreados (5600) en 224 m² (suma de 112 parcelas de 2m²), se tuvo que el 70% de los puntos presentó cobertura vegetal viva, el 28% hojarasca y el 2% presentó suelo desnudo (Figura 16).

Cobertura del suelo (5600 = 100%)	Cobertura viva: 3990 (70%)	Helechos arbóreos: 100 (2%)	Seleccionadas: 1837 (33%) Otras: 1282 (23%)
		Herbáceas: 2831 (51%)	
		Leñosas: 1439 (26%)	
		Palmas: 364 (7%)	
	Hojarasca: 1586 (28%)		
Suelo desnudo: 131 (2%)			

Figura 16. Cuadro sinóptico de la cobertura del suelo registrada entre 0-130 cm de altura en 5600 puntos distribuidos en 224m² (suma de 112 parcelas de 2m²).

La cobertura viva estuvo representada por herbáceas, leñosas, palmas y helechos arbóreos. En la figura 16 se observa que la cobertura estuvo conformada en su mayoría por herbáceas, seguida por leñosas, palmas y finalmente por helechos arbóreos.

La categoría de las herbáceas estuvo constituida por 61 especies de monocotiledóneas, 9 dicotiledóneas y 21 helechos, es decir por un total de 91 especies. Dentro de las herbáceas monocotiledóneas se encontraron las siguientes familias: Araceae (43 spp.) Cyrtanthaceae (6 spp.), Maranthaceae (5 spp.), Heliconiaceae (4 spp.), Costaceae (1 sp.), Poaceae (1sp. con solo contacto en toda el área estudiada) y Zingiberaceae (1 sp.). Dentro de las herbáceas dicotiledóneas se encontraron familias como Piperaceae (3 spp.), Melastomataceae (2 spp), Campanulaceae (1 sp.), Gesneriaceae (1 sp.), Acanthaceae (1 sp.) y una que no pudo ser determinada.

De las 91 especies de herbáceas, *Philodendron cf. grandipes* (Araceae), *Polybotrya cf. polybotryoides* (Dryopteridaceae) y *Saccoloma inaequale* (Saccolomataceae) presentaron porcentajes mayores al 5% de cobertura (Tabla 3), estas tres especies fueron las más abundantes; *Anthurium cf. versicolor* (Araceae) y *Heliconia* spp. (Heliconiaceae) junto con las tres anteriores fueron seleccionadas para ser removidas. Las dos últimas, a pesar de no encontrarse dentro de las más abundantes fueron incluidas en el grupo de herbáceas a ser removidas debido a que con frecuencia, en especial las heliconias fueron encontradas por encima de los 1,3 m de altura. Cabe resaltar que las Heliconias con 224 tallos mayores a 1,3 m de altura presentes en 0,3 ha ocupan el tercer lugar en abundancia después de dos especies de leñosas de subdosel. Las herbáceas seleccionadas representan el 33% de la cobertura (Figura 16 y Tabla 3).

Tabla 3. Cobertura de especies herbáceas con su respectivo biovolumen, registrada entre 0 - 130 cm de altura en 224 m²

	Puntos con cobertura (5600 = 100%)	Biovolumen
<i>Anthurium cf. versicolor</i>	80 (1 %)	92
<i>Heliconia</i> (4 spp.)	122 (2%)	148
<i>Philodendron cf. grandipes</i>	1029 (18%)	1386
<i>Polybotrya cf. polybotryoides</i>	355 (6%)	510
<i>Saccoloma inaequale</i>	409 (7%)	593
Total general	1837 (33%)	2729

En términos de biovolumen las especies seleccionadas estuvieron representadas por 2729 contactos, la mayoría de los cuales (1386) corresponde a *Philodendron cf. grandipes*. En la figura 17 se muestra la distribución vertical de las especies seleccionadas, esta se observa que el primer estrato (1-10) presentó menos de 100 contactos, a partir del segundo (11-20) se ve un fuerte incremento hasta el cuarto estrato (31-40), a partir del quinto empieza un descenso bastante marcado hasta el noveno estrato. El mayor biovolumen se distribuye entre el segundo y octavo estrato, es decir por encima de los 10 cm hasta los 80 cm y, dentro de este rango alcanzan su mayor concentración entre el tercer y sexto estrato, lo cual equivale decir por encima de los 20 cm hasta los 60 cm.

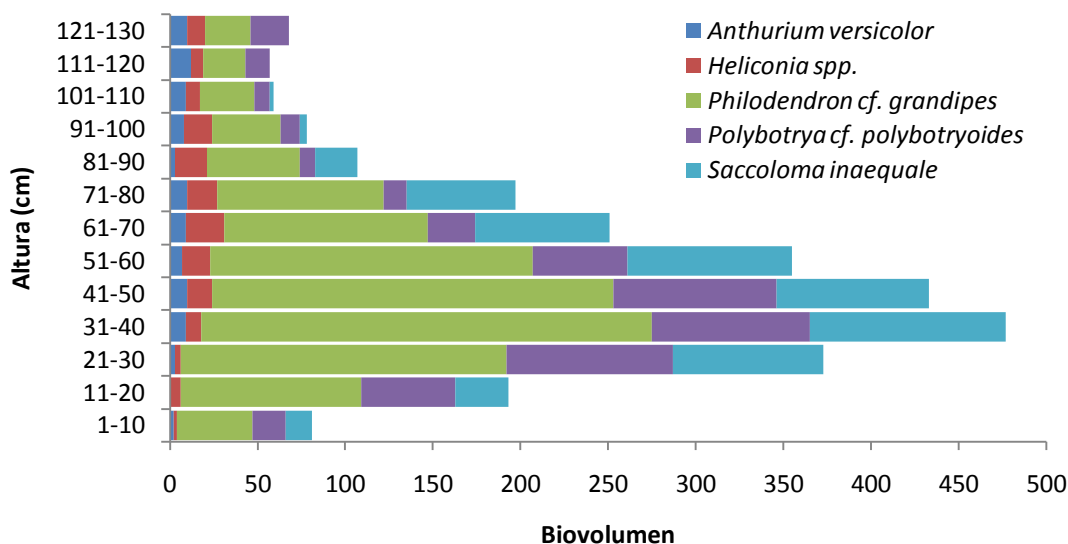


Figura 17. Biovolumen de herbáceas y pteridofitas que crecen en colonias registrado en 224m² (suma 112 parcelas de 2m²).

4.1.2 Densidad de tallos > 1,30 m de altura

En las 0,3 ha (suma del área de las 28 parcelas) se registró un total de 3090 tallos mayores a 1,3 m de altura. Del total de tallos, 2907 corresponden a leñosas, 150 a palmas y 33 a helechos arbóreos.

Se registró 162 especies (156 spp. de leñosas más 6 spp. de palmas) agrupadas en 28 familias, más un grupo de helechos arbóreos (33 tallos) y otro que abarcó todos los tallos que no pudieron ser identificados (40 tallos leñosos). La familia con el mayor número de especies fue Rubiaceae con 26 especies, Fabaceae con 18, Moraceae con 13, Lauraceae y Melastomataceae con 11 especies cada una. Las familias restantes presentaron 6 o menos especies.

Los 3090 tallos mayores a 1,3 m de altura oscilaron entre 0,5 cm hasta 62,3 cm de diámetro, las especies más abundantes fueron *Palicourea acanthacea* (Rubiaceae) con 656 tallos y *Ossaea cf. brenesii* (Melastomataceae) con 444 tallos y *Psychotria pilosa* (Rubiaceae) 191 tallos (Figura 18a). Considerando únicamente los tallos ≥ 10 cm de DAP vemos que las especies más abundantes son *Isertia laevis* (Rubiaceae), *Cordia mexicana* (Boraginaceae) y *Miconia cf. brevitheca* (Melastomataceae) (Figura 18b).

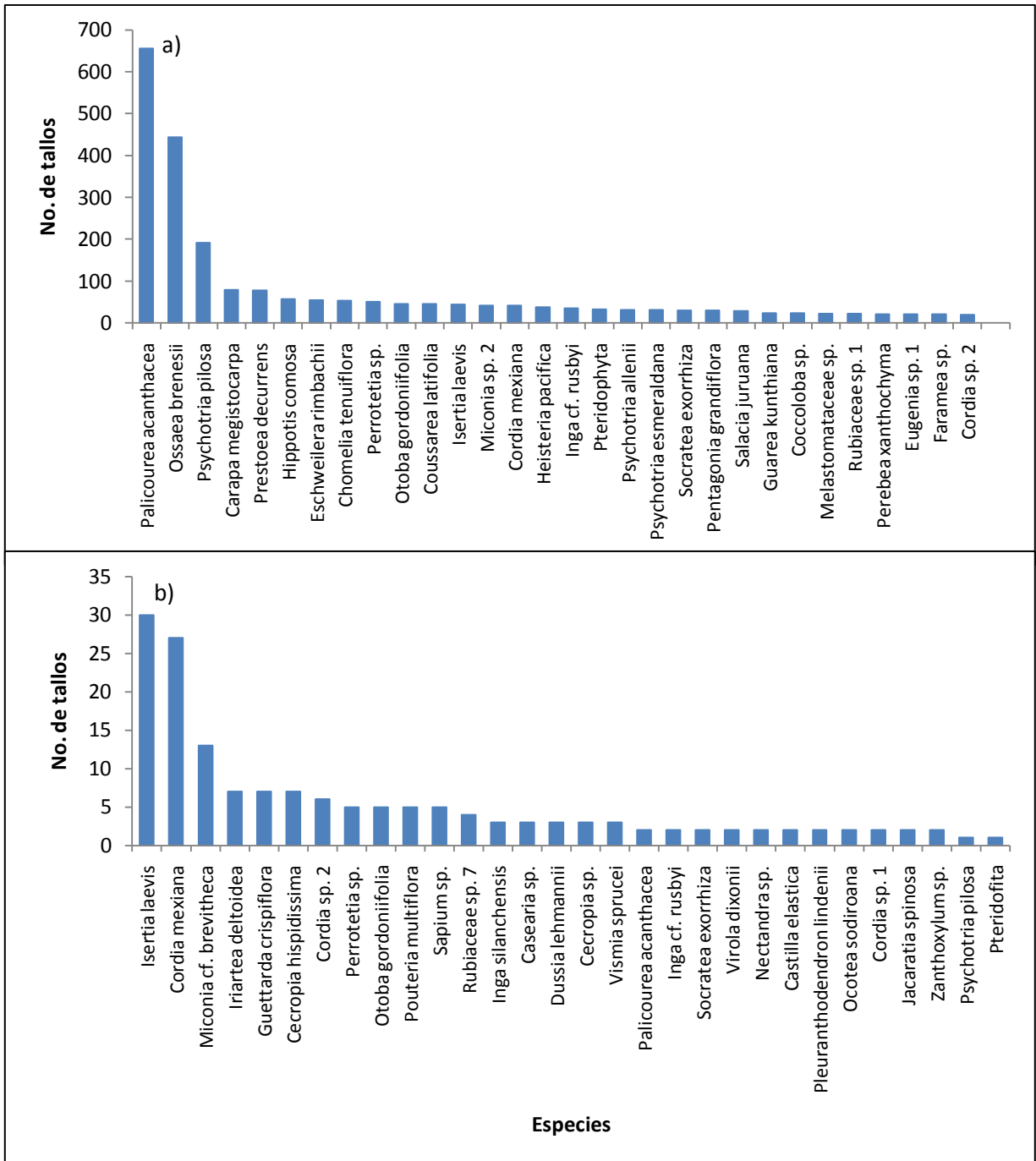


Figura 18. Representación gráfica de las 30 especies más abundantes registradas en 0,3 ha de bosque secundario. Figura realizada con la cantidad de tallos a) > 1,3 m de altura y b) ≥ 10 cm de DAP.

Como se puede ver en la Figura 18a las especies más abundantes corresponden *Palicourea acanthacea* y *Ossaea cf. brenesii*, estas dos especies son leñosas de pequeño tamaño que se caracterizan por presentar uno o varios tallos en un mismo individuo, 11 fue el número máximo de tallos registrado en un mismo individuo para la primera especie y 12

para la segunda. En términos de porcentajes, las dos especies juntas representan el 35% del total de tallos, *Palicourea acanthacea* con el 21% y *Ossaea cf. brenesii* el 14%, el 65% restante lo conformaron 160 spp. más los helechos y el grupo de las no identificadas (Figura 19).

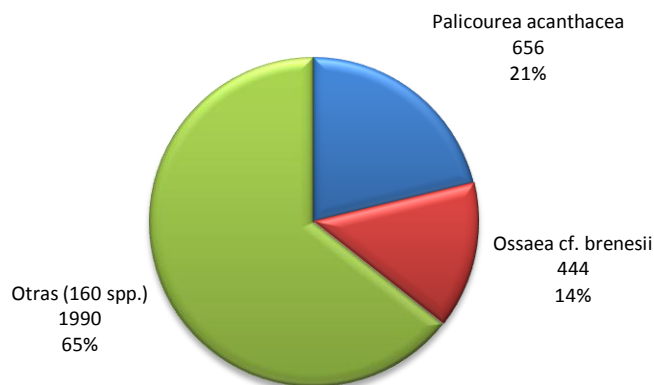


Figura 19. Porcentajes de tallos de las dos especies de leñosas seleccionadas para la remoción. Figura realizada con los datos de tallos mayores a 1,3 m de altura registrados en 0,3 ha de bosque secundario.

La gran mayoría de plantas > 1,3 m de altura presentó tallos de diámetros pequeños, así en la primera categoría que va de ($\geq 0,5$ y $< 2,5$) estuvieron agrupados 1688 tallos, 866 en la segunda, 349 en la tercera y 187 en la última (Figura 20). El número de especies en cada una de ellas fue igual a 136, 93, 61 y 47 respectivamente. *Palicourea acanthacea* y *Ossaea cf. brenesii* fueron las especies más abundantes en tres primeras categorías diamétricas, *Palicourea acanthacea* también estuvo presente en la última categoría, pero solamente con dos tallos. En la última categoría *Isertia laevis*, *Cordia mexicana* y *Miconia cf. brevitheca* fueron las especies más abundantes.

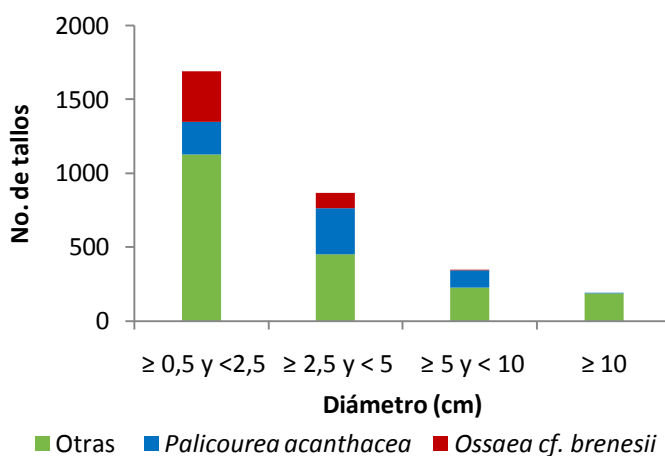


Figura 20. Diámetro de tallos leñosos mayores a 1,3 m de altura.

La distribución vertical de las plantas leñosas se muestra en la Figura 21, en esta se observa que la gran mayoría de tallos de las plantas leñosas se distribuye en la primera categoría, es decir por encima de los 1,3 m hasta los 5 m de altura, en esta categoría se encuentran el 72% de los tallos. El número de tallos en la segunda categoría disminuye drásticamente, en esta categoría se encuentran aquellos tallos estimados en más de 5 m hasta 10 m de altura, el 20% de los tallos corresponden a esta categoría. En la tercera categoría se encuentran aquellos tallos estimados en más de 10 m hasta 15 m de altura, esta categoría representa el 3% de los tallos. En la cuarta categoría se encuentran aquellos tallos estimados en más de 15 m hasta 20m, esta categoría representa el 3% de los tallos. La quinta, sexta y séptima categoría representan los tallos estimados en más de 20 m hasta 35 m de altura, estas tres categorías juntas representan el 1% de los tallos.

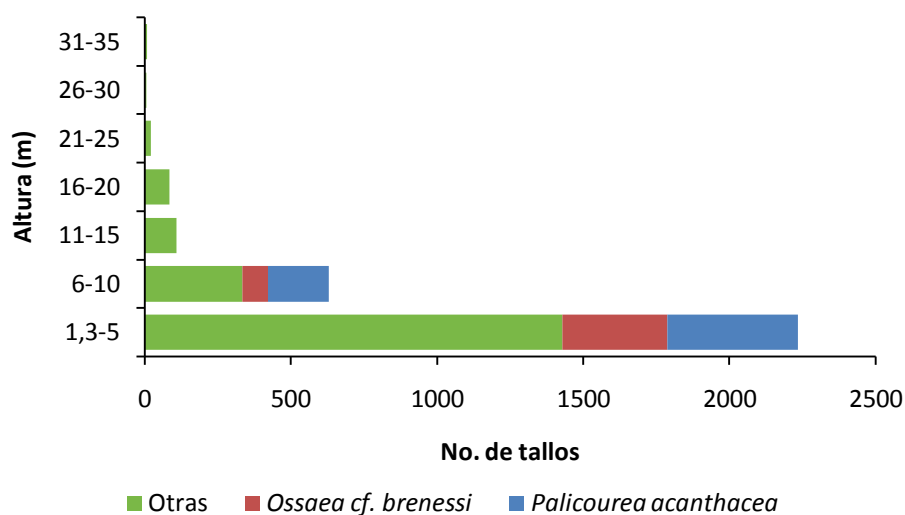


Figura 21. Distribución vertical de tallos mayores a 1,3 m de altura en 0,3 ha.

Tomando como el 100% el total de tallos de la primera categoría de la Figura 21, se tiene que las dos especies de leñosas más abundantes representan el 36% en conjunto, este porcentaje está constituido por *Ossaea cf. brenesii* con el 16% y *Palicourea acanthacea* con el 20%. De igual manera que la primera categoría, tomando como el 100% el total de tallos que corresponden a la segunda categoría se tiene que las dos especies más abundantes contribuyen con el 47% de tallos, este porcentaje está constituido por *Ossaea cf. brenesii* con el 14% y *Palicourea acanthacea* con el 33%.

4.1.3 Composición y estructura Juveniles de leñosas

Se registraron un total de 1073 plantas juveniles agrupadas 130 especies, 97 géneros y 45 familias (224 m² muestreados) con una densidad media de 4,8 individuos/m². Las familias más comunes fueron *Arecaceae* (139 individuos 13%), *Myristicaceae* (137 individuos 12,8%), *Fabaceae* (136 individuos 12,7%), *Rubiaceae* (111 individuos 10,3%), *Lauraceae* (89 individuos 8,3%), *Moraceae* (77 individuos 7,2%) y *Meliaceae* (58 individuos 5,4%).

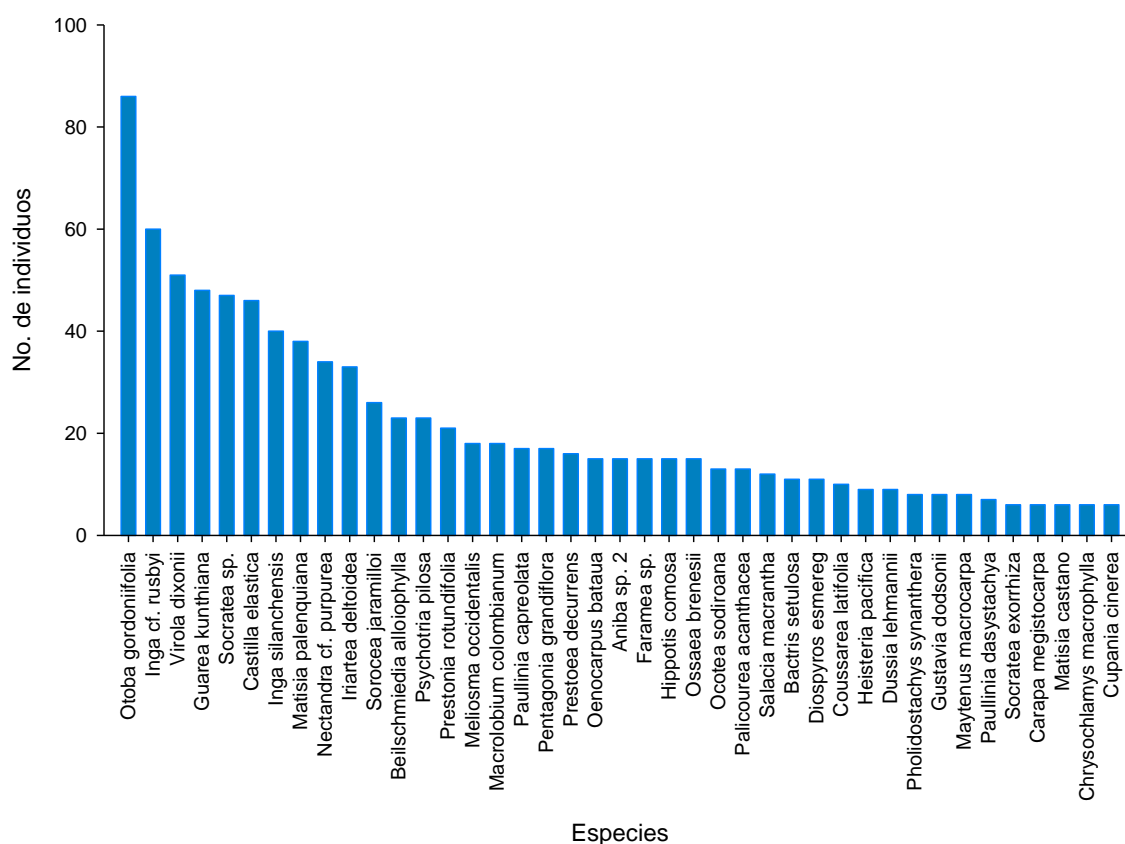


Figura 22. Plantas juveniles (20-130cm de altura) que presentan más de cinco tallos en 224 m² de bosque secundario.

Las familias con el mayor número de géneros fueron *Rubiaceae* con 9, *Arecaceae* con 7, *Lauraceae* con 6 y, *Bignoniaceae*, *Fabaceae*, *Malvaceae*, *Moraceae* y *Primulaceae* con 4 géneros cada una. Las familias con el mayor número de especies fueron *Rubiaceae* con 13, *Sapindaceae* con 10, *Arecaceae* con 9, *Fabaceae* con 8, *Lauraceae* con 6 y *Malvaceae* con 5.

De las 130 especies, 101 fueron identificadas a nivel de especie, 23 a nivel de género, cuatro a nivel de familia y una indeterminada. En el anexo 2 se muestra en detalle la clasificación taxonómica de las plantas registradas en este estudio.

En orden descendente las diez especies más abundantes fueron *Otoba gordoniiifolia* con 86, *Inga cf. rusbyi* con 60, *Virola dixonii* con 51, *Guarea kunthiana* con 48, *Socratea exorrhiza* con 47, *Castilla elastica* con 46, *Inga silanchensis* con 40, *Matisia palenquiana* con 38, *Nectandra cf. purpurea* con 34 e *Iriartea deltoidea* con 33 individuos.

El 32% de las especies presentó seis o más individuos, estas especies se muestran en la Figura 22, el 68% restante presentó 5 o menos individuos, el 5% presentó 5 individuos, el 3% 4, el 13% 3, el 18% 2 y el 28% 1 solo individuo.

Clasificación por el estado Sucesional

El 60% de las especies registradas corresponde al estado sucesional denominado bosque maduro (M), mientras que el 39% corresponde al estado sucesional de bosque secundario o generalista (S/G), y el 1% no pudo ser clasificado como ninguno de los dos grupos.

El grupo de las especies de bosque maduro estuvo constituido por 724 individuos agrupados en 78 especies, 64 géneros y 32 familias. La familia con el mayor número de individuos fue Myristicaceae con 137, Arecaceae 136 y Lauraceae con 86. Las especies que presentaron la mayor densidad fueron *Otoba gordoniiifolia* con 86, *Virola dixonii* con 51, *Guarea kunthiana* con 48 y *Socratea* sp. con 47 individuos. En la anexo 2 se muestra la clasificación sucesional de las especies registradas.

El grupo de las especies de bosque secundario o generalistas estuvo constituido por 348 individuos agrupados en 23 familias. Las familias con el mayor número de individuos fueron Fabaceae 105, Rubiaceae con 47 y Moraceae con 26 individuos. Las especies que presentaron la mayor densidad fueron *Inga cf. rusbyi* con 60, *Castilla elastica* con 46 e *Inga silanchensis* con 40 individuos.

Altura y diámetro

En la Figura 23 se observa que la mayoría de plantas presentaron tamaños pequeños y a medida que la altura se incrementa la densidad de plantas juveniles disminuye. El 58% de las plantas juveniles se encontró entre los 20 y 40 cm de altura, entre 41 y 80 cm el 27% y por encima de los 80 cm de altura el 15% de las plantas juveniles.

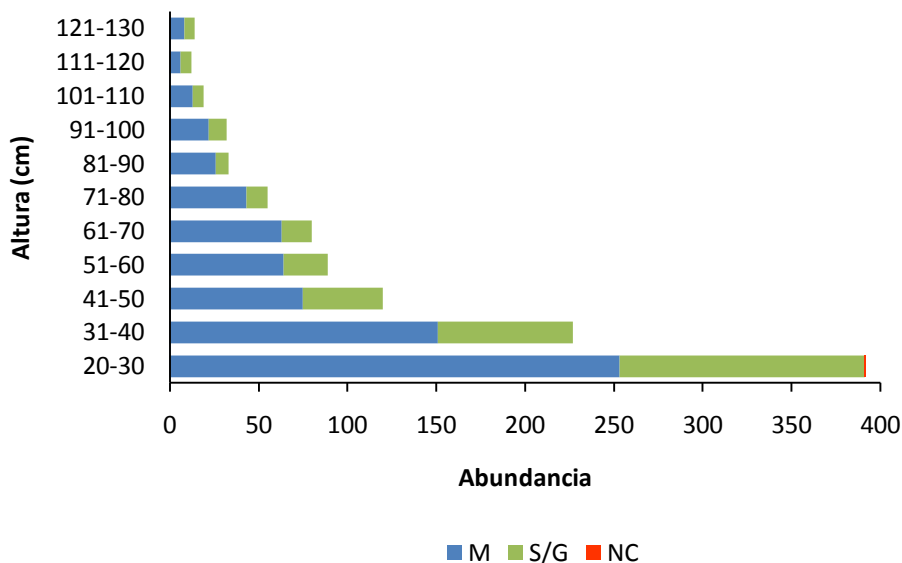


Figura 23. Distribución por la altura de las plantas juveniles encontradas en 224 m² de bosque secundario. Estado sucesional de las especies: M = Bosque maduro, S/G = Secundario/Generalista, NC = No clasificada.

Los dos grupos de especies M y S/G siguen patrones similares de distribución en altura, a menor altura se observa una mayor concentración de individuos que va disminuyendo conforme aumenta la altura. En ambos grupos la mayor cantidad de individuos se encuentra entre los 20 y 40 cm de altura.

Los diámetros de los juveniles registrados oscilaron desde 0,1 hasta 2 cm, dentro de este rango el 75% de los juveniles presentaron diámetros que fueron desde 0,2 hasta 0,7 cm. Las individuos correspondientes al estado sucesional bosque M presentaron diámetros que van desde 0,1 hasta 2, cm; la gran mayoría de individuos presentó diámetros que van desde hasta 0,2 a 0,6 cm. Los individuos de S/G presentaron diámetros que oscilaron entre los 0,1 y 1,3 cm; la gran mayoría de este grupo estuvo concentrada entre los 0,2 y 0,3 cm.

Formas de vida

En la tabla 4 se muestra el número de individuos y la cantidad de especies de cada forma de vida registrada en el bosque secundario. En esta se observa que ocupando el primer lugar se encontraron los árboles del dosel que estuvieron presentes con el mayor número de individuos (51,4%), los árboles del subdosel fueron la segunda forma más abundante (14,8%), en tercer lugar los arbustos (12,6%) el cuarto lugar lo ocuparon las palmas del dosel (9,4%), el quinto las lianas (8,2), sexto y séptimo las palmas del sotobosque (2,5) y hemiepífitas (0,1) respectivamente. La mayor riqueza fue registrada para los árboles del subdosel seguida por los árboles del dosel, arbustos y lianas.

Dentro del grupo de las especies de bosque M, las formas de vida dominantes fueron los árboles del dosel, seguida por los árboles del subdosel y las palmas del dosel. En el grupo S/G la forma de vida dominante fueron los árboles del dosel, seguida por arbustos y lianas (Tabla 4).

Tabla 4. Formas de vida encontradas en 224 m² de bosque secundario. M = bosque maduro, S/G = secundario o generalista, NC = no clasificado. Ind = número de individuos, Esp = número de especies

	M		S/G		NC		Total general	
	Ind.	Esp.	Ind.	Esp.	Ind.	Esp.	Ind.	Esp.
Árbol de dosel	388	22	163	9			551	31
Árbol de subdosel	123	31	36	10			159	41
Arbusto	51	10	84	16			135	26
Hemiepífita			1	1			1	1
Liana	26	8	61	13	1	1	88	22
Palma de dosel	101	4					101	6
Palma de subdosel	11	1					11	1
Palma de sotobosque	24	2	3	2			27	2
Total general	724	78	348	51	1	1	1073	130

4.1.4 Estructura del dosel y disponibilidad de luz mediante fotografía hemisférica

En la tabla 5 se presenta los estadísticos descriptivos de las cuatro variables provenientes de 112 fotografías hemisféricas tomadas a 0,3 y a 1 m de altura en el sotobosque del bosque secundario. En ellas se puede observar cómo IAF decrece mientras que la apertura del dosel, transmisión de luz directa y difusa tienden a crecer con el

incremento de la altura. Los valores máximos y mínimos de cada una de las variables nos dan una idea de la heterogeneidad de los sitios en el sotobosque.

Tabla 5. Estadísticos descriptivos de la estructura del dosel y la disponibilidad de luz

	Apertura del dosel (%)		IAF		Transmisión de luz (%)			
	0,3	1	0,3	1	Directa		Difusa	
Altura (m)	0,3	1	0,3	1	0,3	1	0,3	1
N	112	112	112	112	112	112	112	112
Promedio	4,88	7,41	3,56	3,04	6,49	9,95	5,81	8,64
Des. Est.	1,91	3,08	0,65	0,55	4,09	6,14	2,71	4,11
Mediana	4,69	7,04	3,43	3,01	5,94	9,19	5,52	7,94
Mínimo	1,21	2,2	2,23	1,87	0	1,41	1,26	2,25
Máximo	11,83	17,44	6,52	4,28	23,63	35,83	17,58	27,03
CV (%)	39	42	18	18	63	62	47	48

A 0,3 m de altura, la apertura del dosel mostró valores que fueron desde 1,21% hasta 11,83%, y más de la mitad de los puntos presentaron valores inferiores al 5%.

El índice de área foliar presentó 3,58 en promedio, el rango de esta variable varió entre valores bajos y relativamente altos, yendo desde 1,23 en aquellos puntos con menos cobertura hasta 6,52 en puntos con una cobertura más densa; el 80% de los puntos muestreados presentaron un Índice de Área Foliar inferior a 4.

La transmisión de luz directa presentó 6,49% en promedio, esta variables osciló 0% a 23,63%, cabe mencionar que solamente uno de los 112 puntos presentó ausencia total de luz directa, un tercio de los puntos presentó valores menores al 5%, aproximadamente la mitad de los puntos presentó valores entre 5% y 10%, y menos de la décima parte de los puntos presentaron valores superiores al 10%.

La transmisión de luz difusa presentó en promedio 5,81%, esta variable siguió un patrón similar a la luz directa, con un tercio de los datos por debajo del 5%, la mitad de los datos presentan valores entre el 5% y 10%, y menos de la décima parte presenta valores superiores al 10%. %.

Continuando con las descripciones de la estructura del dosel y la disponibilidad de luz, se presentan los resultados producto del análisis de los datos provenientes de las fotografías tomadas a 1 m de altura.

La apertura del dosel presentó un promedio de 7,41%, el rango de apertura varió entre 2,2% a 17,44%; una quinta parte de los datos presentó valores inferiores al 5%, la mitad de datos presentó valores entre el 5% y 10% y solamente una quinta parte de los datos presenta valores superiores al 10%.

A 1 m de altura el promedio del índice de área foliar fue igual a 3,04, el rango de esta variable osciló entre 1,87 y 4,28; el 93% de los datos presentó valores por debajo de 4. La transmisión de luz directa mostró 9,95% en promedio, el rango de esta variable varió entre 1,41 y 35,83%; a esta altura la quinta parte de los datos tiene valores inferiores al 5%, un tercio de los datos tiene valores que van entre 5% y 10%, y la mitad de los datos presentó valores por encima del 10%.

La transmisión de luz difusa presentó un promedio de 8,64%, los valores de esta variable oscilan entre 2,25% y 27,03%; una sexta parte de los datos prestó valores inferiores al 5%, la mitad de los datos presentó valores entre el 5% y 10%, y solamente una tercera parte presenta valores superiores al 10%.

Los valores de la mediana, mínimo y máximo a 1 m de altura son mayores que los valores a 0,3 m de altura para tres de las cuatro variables (apertura del dosel, transmisión de luz directa y difusa), mientras que para una de ellas (índice de foliar) son menor a mayor altura figura 24.

Al contrastar las dos alturas empleando la prueba paramétrica ANOVA ($\alpha = 0,05$) para un $N=112$ se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,001$) entre las dos alturas para cada una de las cuatro variables Figura 24.

El valor de $P < 0,05$ encontrado para el factor bloque indica que existe un efecto de este factor en cada una de las cuatro variables.

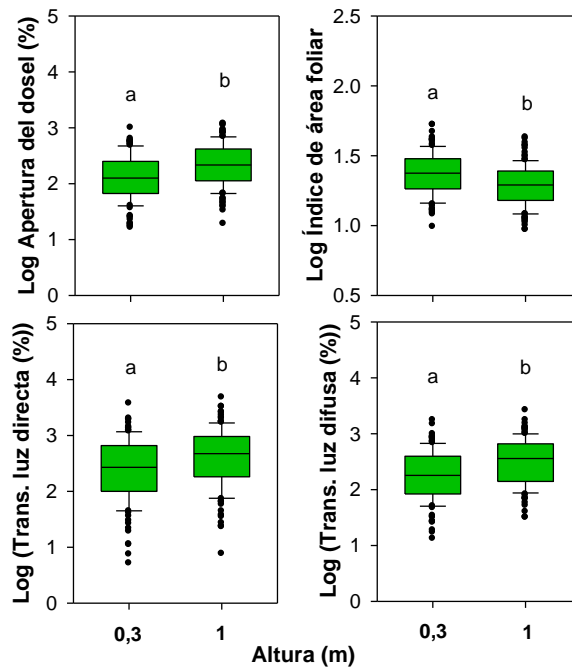


Figura 24. Gráfico de cajas y bigotes de la apertura del dosel, índice de área foliar, transmisión de luz directa, transmisión de luz difusa y transmisión de luz total medidos a 0,3 y 1 m de altura realizado con un n=112. Se muestran los valores de la mediana (línea horizontal dentro de la caja), percentiles 25 y 75 (límite inferior y superior de la caja) y los valores máximos y mínimos (bigotes). Los puntos representan los valores atípicos. Letras diferentes (a y b) indican diferencias significativas entre alturas (Prueba ANOVA, $\alpha = 0,05$).

Correlación entre variables estructurales y lumínicas estimadas a dos alturas

Tabla 6. Coeficientes de Correlación de Spearman entre variables provenientes de fotografías hemisféricas tomadas a 0,3 y 1 m de altura. Apert. Dos. = Apertura del dosel; IAF = Índice de Área Foliar; Trans. = Transmisión de radiación; Dir. = directa, Dif. = difusa

	Apert. Dos. (%)		IAF	
	0,3 m	1m	0,3	1m
IAF	-0,833**	-0,929**	-	-
Trans. Dir. (%)	0,799**	0,837**	-0,680**	-0,790**
Trans. Dif. (%)	0,944**	0,950**	-0,811**	-0,882**

** Nivel de significancia del coeficiente de correlación $P < 0,001$ ($\alpha = 0,01$ bilateral).

En la Tabla 6 se presentan los resultados de las correlaciones entre las cuatro variables provenientes de las fotografías hemisféricas tomadas a 0,3 y 1 m de altura. Dentro de cada altura se observó que las variables estructurales se correlacionaron positiva y

negativamente con las variables lumínicas, así por ejemplo la apertura del dosel se correlacionó positivamente con todas las variables lumínicas, mientras que el IAF se correlacionó negativamente con las mismas variables. La asociación positiva más alta se observó entre la apertura del dosel y la transmisión de luz difusa, mientras que la asociación negativa más alta se observó entre el IAF y la transmisión de luz difusa.

4.1.5 Valor indicativo de las especies más abundantes (≤ 130 cm de altura) con respecto al IAF y luz difusa.

El índice de área foliar al igual que la transmisión de luz difusa (%) estimada a 0,3 m de altura mostró variaciones en el bosque secundario, la primera variable presentó valores que van desde 2,23 hasta 6,52 y el segundo desde 1,26 hasta 17,58. Bajo estas condiciones fueron encontradas 134 especies de plantas juveniles. En la Figura 25 se presentan el valor indicador, amplitud, valores máximos y mínimos de 10 las especies más abundantes con respecto al índice de área foliar (Figura 25a) y la transmisión de luz difusa (Figura 25b).

Con respecto al índice de área foliar, en la Figura 25a se observa que *Guarea kunthiana* muestra el valor indicativo más alto mientras que en el otro extremo se encuentra *Castilla elastica* con el valor indicativo más bajo, lo cual indica que *G. kunthiana* estuvo presente en lugares con mayor cobertura que *C. elastica*. En la misma figura se observa que *Nectandra* cf. *purpurea* exhibe la mayor dispersión al contrario de *G. kunthiana* e *Inga* cf. *rusbyi* que muestran la menor dispersión.

Con respecto a la transmisión de luz difusa, en la Figura 25b se observa que *C. elástica*, *Virola dixonii*, *Nectandra* cf. *purpurea* e *Iriarteia deltoidea* presentan los valores indicativos más altos al contrario de las seis especies restantes que presentan valores más bajo, estos valores indican que las cuatro primeras especies se encuentra en lugares más iluminados que las seis especies restantes. En la misma figura se observa también que *C. elastica*, *N.* cf. *purpurea*, *I. deltoidea* y *G. kunthiana* presentan la mayor dispersión mientras que *I.* cf. *rusbyi*, *Otoba gordoniiifolia* e *Inga silanchensis* presentaron la menor dispersión.

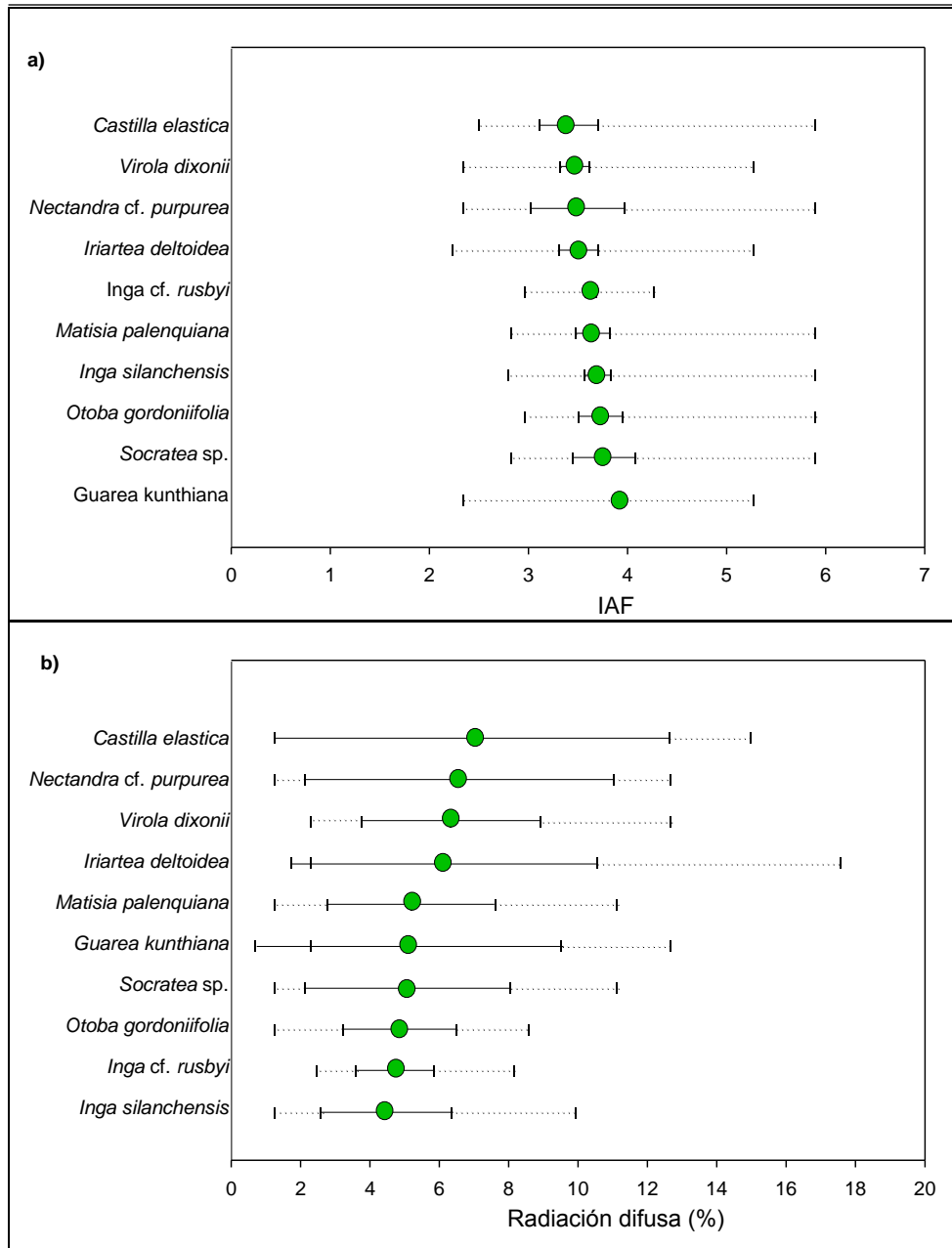


Figura 25. Valor indicador (en verde), amplitud (línea continua), máximos y mínimos (línea punteada) de 10 especies más abundantes con respecto al índice de área foliar (a) y la transmisión de luz difusa (b) estimados a 0,3 m de altura.

4.2 Manipulaciones experimentales de la cobertura

En la Tabla 7 se muestra los estadísticos descriptivos de la apertura del dosel, índice de área foliar, transmisión de luz directa y difusa estimados a dos alturas en el sotobosque. A 0,3 m de altura los estadísticos descriptivos muestran valores similares antes de las manipulaciones experimentales de la cobertura en los cuatro tratamientos, por el contrario, después de las manipulaciones tratamientos con remoción difieren por completo del tratamiento sin remoción o control. Después de las manipulaciones experimentales la apertura del dosel, transmisión de luz directa y difusa presentaron valores más altos para el tratamiento con remoción de leñosas y herbáceas (LH), seguido por herbáceas (H) y leñosas (L); por el contrario, el índice de área foliar presentó valores más bajos después de la remoción de cobertura (Tabla 7).

Tabla 7. Estadísticos descriptivos de la estructura del dosel y disponibilidad de luz estimada a 0,3 y 1 m de altura. Tratamientos: C = Control, H = Herbáceas, L = Leñosas, y LH = Leñosas y herbáceas; Remoción de cobertura: A = Antes y D = Después. N = 28

	0,3 m								1 m								
	C		H		L		LH		C		H		L		LH		
	A	D	A	D	A	D	A	D	A	D	A	D	A	D	A	D	
Apertura del dosel (%)																	
Mediana	5	5	4,3	8,1	4,7	7,3	4,9	8,7	6,8	6,8	6,8	9,1	7	10	7,4	12	
Promedio	4,8	4,8	4,5	8,6	4,8	7,6	5,5	10,0	7,5	7,5	7,4	10,1	7,3	10,7	7,4	11,9	
Desviación estándar	1,4	1,4	1,7	3,7	1,8	3,1	2,5	3,5	2,8	2,8	3,8	4,8	2,9	3,9	2,8	3,6	
Máximo	8,0	8,0	9,1	15,5	10,2	14,4	11,8	19,1	14,7	14,7	17,4	20,0	14,1	20,6	13,6	20,2	
Mínimo	2,4	2,4	1,7	3,0	1,6	2,4	1,2	4,6	3,6	3,6	2,2	2,6	3,6	5,6	3,0	4,6	
Índice de área foliar																	
Mediana	3,4	3,4	3,6	2,9	3,4	3	3,4	2,7	3,1	3,1	3,1	2,7	2,9	2,5	2,9	2,4	
Promedio	3,5	3,5	3,7	2,9	3,6	3,0	3,4	2,6	3,0	3,0	3,1	2,7	3,0	2,5	3,1	2,4	
Desviación estándar	0,5	0,5	0,7	0,6	0,8	0,5	0,6	0,4	0,5	0,5	0,6	0,6	0,5	0,4	0,6	0,4	
Máximo	4,6	4,6	6,5	3,8	5,9	4,3	5,4	3,5	4,1	4,1	4,3	4,1	4,1	3,3	4,1	3,4	
Mínimo	2,8	2,8	2,6	1,9	2,5	2,1	2,2	1,7	2,0	2,0	1,9	1,7	2,1	1,6	2,1	1,7	
Transmisión luz directa (%)																	
Mediana	5,9	5,9	4,8	11	6,1	10	7,5	15	7,7	7,7	8,6	13	9,2	15	9,9	18	
Promedio	6,2	6,2	5,3	12,8	6,2	11,1	8,3	15,5	9,7	9,7	9,9	14,8	9,7	15,4	10,6	17,2	
Desviación estándar	3,1	3,1	3,0	6,8	4,2	5,9	5,2	5,6	6,0	6,0	7,5	8,5	5,5	6,3	5,6	6,5	
Máximo	12,9	12,9	12,2	34,5	23,6	26,1	20,0	25,7	29,1	29,1	35,8	38,6	25,9	32,6	22,1	32,5	
Mínimo	1,0	1,0	0,0	3,7	0,7	1,8	1,2	5,1	1,4	1,4	2,1	3,7	2,6	5,4	2,0	6,2	
Transmisión luz difusa (%)																	
Mediana	5,9	5,9	5	11	5,6	8,8	6,2	12	7,8	7,8	7,8	11	7,9	13	8,5	15	
Promedio	5,9	5,9	5,0	10,3	5,6	9,4	6,7	12,2	9,1	9,1	8,5	12,0	8,3	13,1	8,6	14,1	
Desviación estándar	2,1	2,1	2,1	4,9	2,7	4,1	3,5	4,3	3,8	3,8	5,2	6,0	3,6	4,7	3,8	4,6	
Máximo	11,1	11,1	10,4	24,4	15,0	18,1	17,6	22,7	18,6	18,6	27,0	29,5	18,5	24,6	19,1	23,0	
Mínimo	2,1	2,1	1,4	3,5	1,3	2,4	1,8	4,8	3,5	3,5	2,3	3,5	3,3	6,3	2,9	5,2	

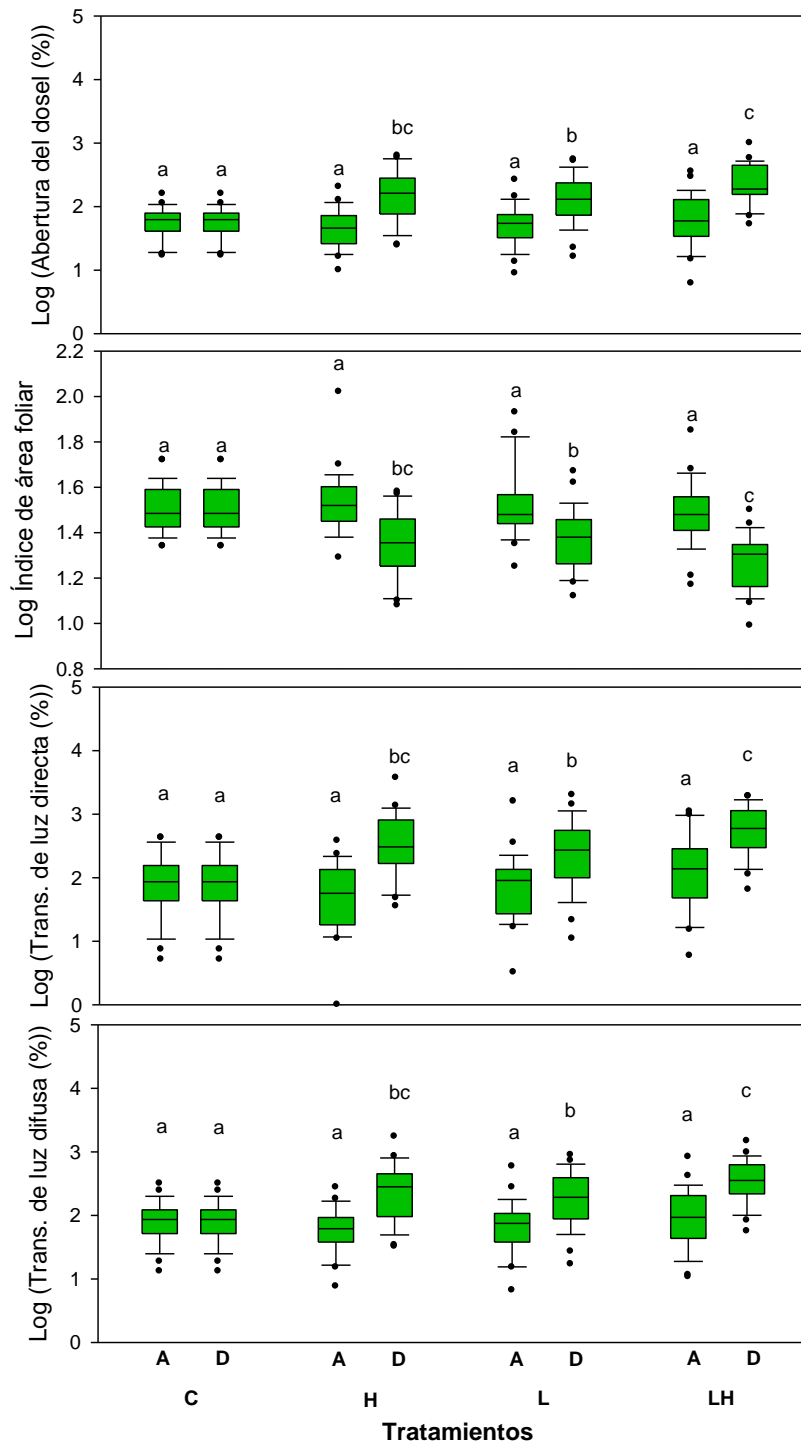


Figura 26. Gráfico de cajas y bigotes de la apertura del dosel, índice de área foliar, transmisión de luz directa y transmisión de luz difusa estimadas a 0,3 m de altura. Realizado con un N=28. Se muestran los valores de la mediana (línea horizontal dentro de la caja), percentiles 25 y 75 (límite inferior y superior de la caja) y los valores máximos y mínimos (bigotes). Los puntos representan los valores atípicos. Tratamientos: C = Control, H = Herbáceas, L = Leñosas, LH = Leñosas y herbáceas. Remoción de cobertura: A = Antes y D = Después. Letras diferentes (a, b y c) indican diferencias significativas entre tratamientos.

Al comparar los cuatro tratamientos antes de la remoción de la cobertura empleando un ANOVA ($\alpha = 0,05$) se obtuvieron valores de $P > 0,05$ para la apertura del dosel, IAF, transmisión de luz directa y difusa. Los valores de P encontrados sugieren que no existen diferencias significativas entre los cuatro tratamientos para ninguna de las cuatro variables provenientes de las fotografías hemisféricas tomadas a 0,3 m de altura.

Por el contrario, al comparar los cuatro tratamientos después de la remoción de la cobertura se obtuvieron valores de $P < 0,001$. Los valores de P encontrados indican que por lo menos uno de los tratamientos es estadísticamente diferente en cada una de las cuatro variables.

Posterior al ANOVA, las comparaciones múltiples entre tratamientos (seis en total) mediante la prueba de Tukey arrojaron diferencias significativas entre el tratamiento C y cada uno de los tratamientos con remoción de cobertura (H, L y LH), y entre L y LH, pero no entre H y LH (Figura 26).

Cabe acotar que la apertura del dosel, índice de área foliar, transmisión de luz directa y difusa no fueron afectadas por el factor bloque antes de la remoción de cobertura. Por el contrario, después de la remoción el valor de $P < 0,05$ encontrado indica que el factor bloque sí tiene un efecto estadísticamente significativo en cada una de las cuatro variables analizadas.

A 1 m de altura en la Tabla 7 se observa que los valores de los estadísticos descriptivos de la apertura del dosel, IAF, transmisión de luz directa y difusa son similares antes de las manipulaciones experimentales en los cuatro tratamientos. Por el contrario, después de las manipulaciones, los valores lucen diferentes. Los valores de las medias de la apertura del dosel, transmisión de luz difusa y directa se ordenan de mayor a menor de la siguiente manera: LH, L, H y finalmente C; mientras que el IAF exhibió el patrón contrario.

El análisis de la apertura del dosel, IAF, transmisión de luz directa y difusa mediante un ANOVA ($\alpha = 0,05$) arrojó un valor de $P < 0,05$ para cada una de las cuatro variables. Este valor encontrado sugiere que antes de la remoción de cobertura los tratamientos no son diferentes en ninguna de las cuatro variables estimadas a 1 m de altura, es decir que las medias de los cuatro tratamientos provienen de una misma población estadística.

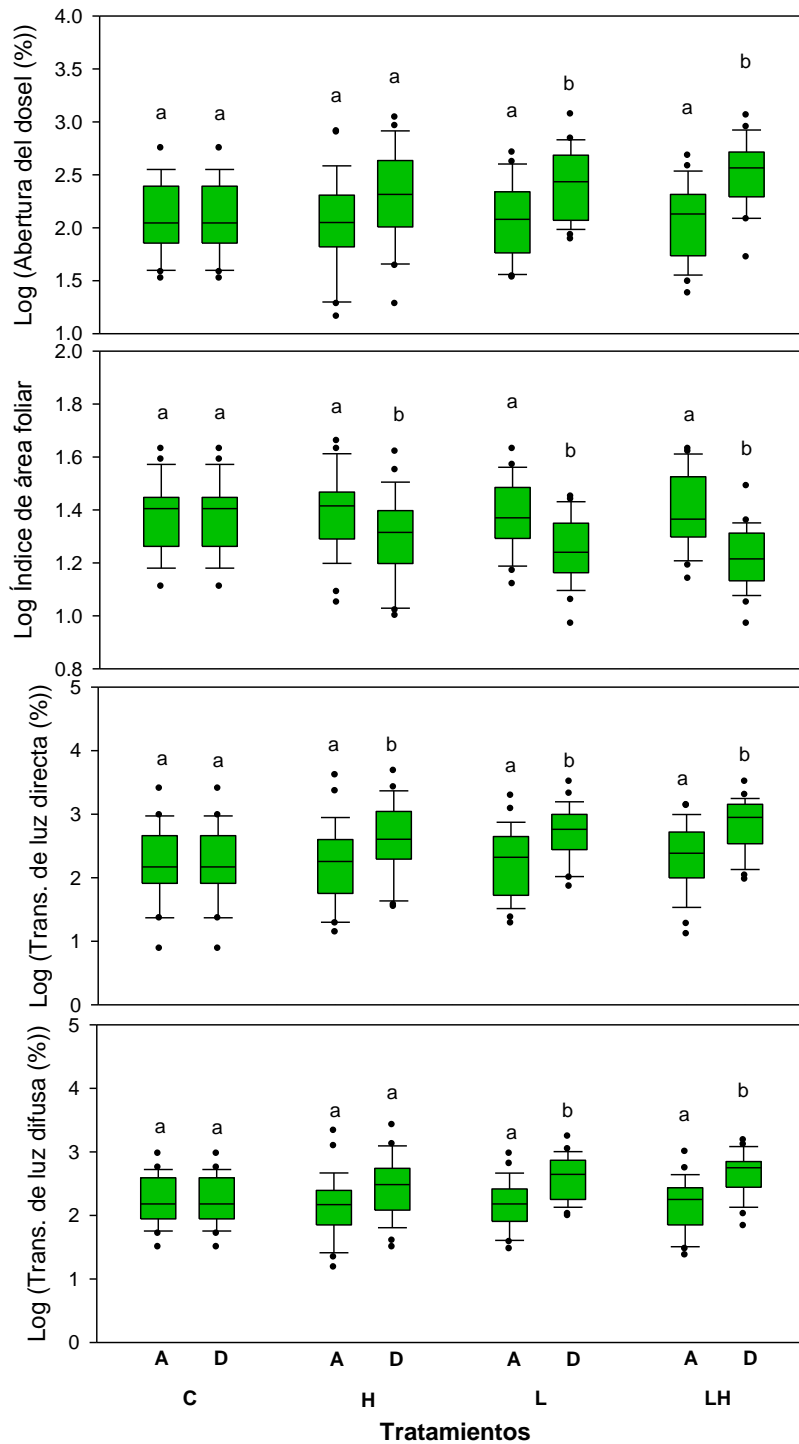


Figura 27. Gráfico de cajas y bigotes de la apertura del dosel, índice de área foliar, transmisión de luz directa y difusa estimadas a 1 m de altura. Realizado con un N = 28. Se muestran los valores de la mediana (línea horizontal dentro de la caja), percentiles 25 y 75 (límite inferior y superior de la caja) y los valores máximos y mínimos (bigotes). Los puntos representan los valores atípicos. Tratamientos: C = Control, H = Herbáceas, L = Leñosas, LH = Leñosas y herbáceas. Remoción de cobertura: A = Antes y D = Después. Letras diferentes (a y b) indican diferencias significativas entre tratamientos.

Al realizar una segunda comparación entre los cuatro tratamientos después de las manipulaciones se obtuvieron valores de $P < 0,05$ para cada una de las cuatro variables. Estos valores de P encontrados sugieren que por lo menos uno de los tratamientos es diferente en cada una de las cuatro variables.

Posterior al ANOVA, las comparaciones múltiples arrojaron los siguientes resultados: $P < 0,05$ solamente en dos (C y L, C y LH) de las seis comparaciones tanto en la apertura del dosel como también en la transmisión de luz difusa; $P < 0,05$ en tres (C y H, C y L, C y LH) de las seis comparaciones en el IAF y la transmisión de luz directa (Figura 27).

Cabe acotar que el valor de $P < 0,05$ encontrado para el factor bloque, antes y después de la remoción de cobertura, sí tiene un efecto estadísticamente significativo en la apertura del dosel, IAF, transmisión de luz directa y difusa.

4.3 Crecimiento, mortalidad y reclutamiento

Crecimiento

El crecimiento fue evaluado en 702 individuos que sobrevivieron desde el primer censo hasta el último. En la anexo 3 se muestra en detalle el número de individuos y especies que abarcó cada tratamiento.

Crecimiento de tallos

Al analizar el crecimiento de los tallos mediante el modelo de regresión se obtuvieron los siguientes resultados: empezando con la prueba estadística de F , que mide la significancia global del modelo a un $\alpha = 0,05$, cuyo valor de $P < 0,001$ indica que los tratamientos en conjunto aportan información para explicar el crecimiento de los tallos de juveniles de leñosas. El coeficiente de determinación R^2 fue igual a 0,3. Este último valor indica que el 30% de la variación del crecimiento de los tallos fue explicado por los tratamientos. A partir del R^2 se obtuvo un coeficiente de correlación igual a 0,548 entre el crecimiento y los tratamientos.

Los coeficientes parciales de los cuatro tratamientos fueron positivos, todos mostraron un valor de $P < 0,05$, lo cual indica que la relación entre cada tratamiento y el crecimiento de los tallos es diferente de cero y además es positiva. En base los coeficientes

se obtuvieron las medias del crecimiento de los tallos, las mismas fueron igual a 0,48; 0,80; 0,70 y 0,86 para el tratamiento C, H, L y LH respectivamente (Figura 28). En términos de porcentaje, el crecimiento fue mayor en los tratamientos con remoción de cobertura que el tratamiento sin remoción. Así, las plantas bajo los tratamientos de H, L y LH presentaron un 66%, 46% y 78% respectivamente más crecimiento que el tratamiento C.

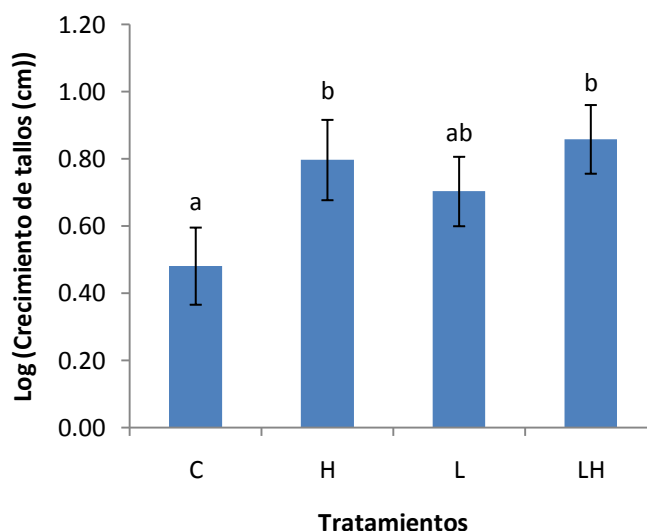


Figura 28. Medias del crecimiento de tallos (datos con transformación logarítmica + 1) con sus respectivas barras de error. C: control, H: herbáceas, L: leñosas, y LH: Leñosas y herbáceas. Las letras diferentes (a y b) indican diferencias significativas entre tratamientos (P ajustada mediante el Método de Bonferroni).

La comparación de medias realizada entre cada par de tratamientos empleando el método de Bonferroni arrojó diferencias significativas para dos de las seis comparaciones (Figura 28 y Tabla 8).

Tabla 8. Crecimiento de los tallos, comparaciones múltiples entre tratamientos. P ajustada mediante el método de Bonferroni

Tratamiento		P	
Control	Herbáceas	0,0108	S
Control	Leñosas	0,1266	NS
Control	Leñosas y herbáceas	0,0006	S
Herbáceas	Leñosas	2,0118	NS
Herbáceas	Leñosas y herbáceas	3,111	NS
Leñosas	Leñosas y herbáceas	0,519	NS

Cabe indicar que la cantidad de hojas iniciales como también la altura inicial de las plantas presentaron un valor $P < 0,001$ cada uno, destacando de esta manera la importancia que tienen estos dos factores en el crecimiento de los tallos.

El coeficiente de correlación intraclase fue de 0,026, lo cual implica que un 2,6% de la variancia en el crecimiento de los tallos, después de controlar por las variables explicativas (tratamientos), es atribuible a las diferencias entre bloques.

Con respecto a los residuales, en la figura 29 se observa su distribución, en esta vemos que los residuales no se alejan de la distribución normal, lo cual es una suposición muy importante para la regresión.

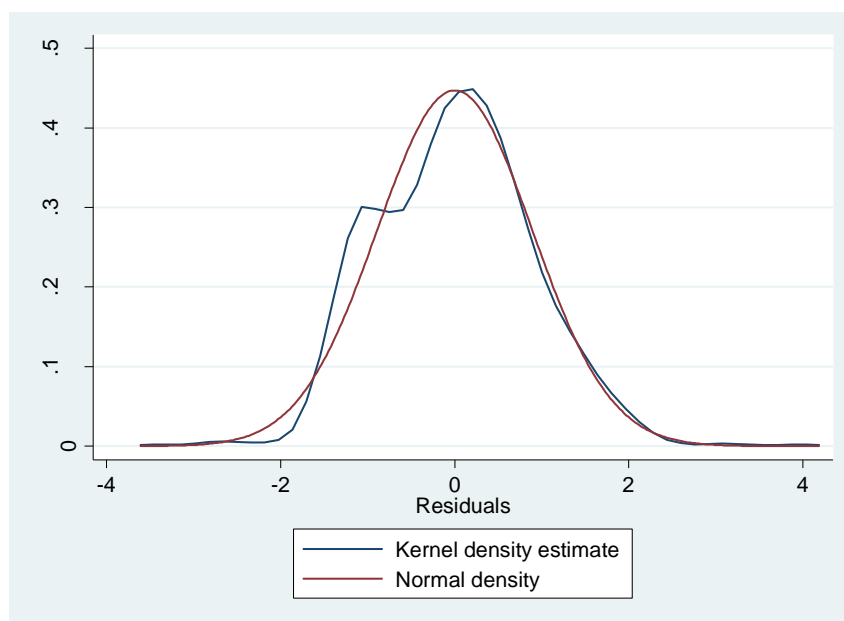


Figura 29. Distribución de los residuales del crecimiento absoluto ($\ln +1$).

Producción de hojas nuevas

En base a la salida del modelo de RBN, se observó que el test que pone a prueba que todos los coeficientes son cero conocida como LR $\chi^2(4)$ y su respectivo valor $P < 0,001$, muestran la significancia global del modelo, con lo que se rechaza la hipótesis nula de que todas los coeficientes estimados conjuntamente sean cero. El valor de pseudo R^2 de 0,1426 obtenido indica que aproximadamente el 14% de la variabilidad de la producción de hojas nuevas sería explicada por los tratamientos.

Los coeficientes de los cuatro tratamientos fueron positivos. A excepción del tratamiento L que mostró un valor de ($P > 0,05$), los tres restantes (C, H y LH) mostraron valores de $P < 0,05$. Estos resultados indican que los tres tratamientos fueron relevantes en el modelo de RBN.

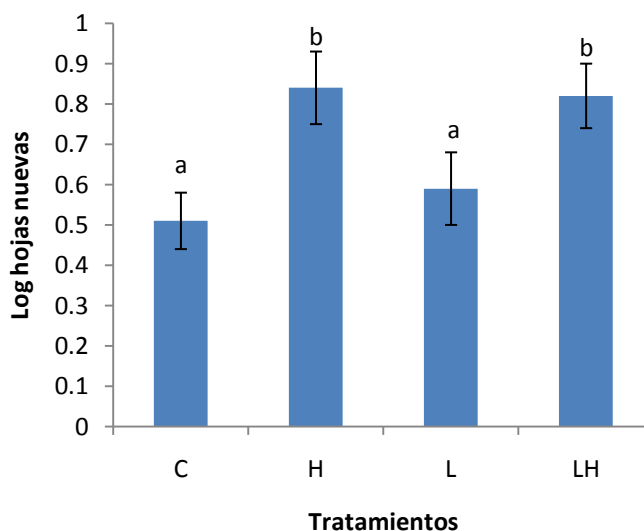


Figura 30. Medias de la cantidad de hojas nuevas con sus respectivos errores. C: control, H: herbáceas, L: leñosas, y LH: Leñosas y herbáceas. Letras diferentes (a y b) indican diferencias significativas entre tratamientos (P ajustada mediante el Método de Bonferroni).

La cantidad de hojas nuevas de aquellos individuos que se encontraban bajo el tratamiento H, L, y LH (0,90; 0,65 y 0,88 respectivamente) fueron mayores que el tratamiento C (0,57). En términos de porcentaje, se tiene que los individuos bajo el tratamiento H, L y LH produjeron un 59%, 14% y 54% más hojas que el tratamiento C respectivamente.

Tabla 9. Hojas nuevas, comparaciones múltiples entre tratamientos. P ajustada mediante el método de Bonferroni.

Tratamiento		P
Control	Herbáceas	0,0006 S
Control	Leñosas	2,112 NS
Control	Leñosas y herbáceas	0,0012 S
Herbáceas	Leñosas	0,0156 S
Herbáceas	Leñosas y herbáceas	4,5066 NS
Leñosas	Leñosas y herbáceas	0,0222 S

Para comprobar si la cantidad de hojas producidas por los individuos bajo los tratamientos eran estadísticamente diferentes, se comparó cada par de tratamientos, así se pudo determinar que los tratamientos H y LH son significativamente diferentes del control; el tratamiento H diferente de L, y por último el tratamiento L es significativamente diferente del LH (Tabla 9 y Figura 30).

Mortalidad y reclutamiento

En el área estudiada se observó que las plantas juveniles se encuentran expuestas a una serie de amenazas naturales que afectan su sobrevivencia. Algunas de las causas como los ataques por animales (mamíferos y presumiblemente insectos), la caída de hojas, ramas, y árboles pudieron ser identificadas con facilidad, otras en cambio no pudieron ser identificadas ya que al momento de la observación algunos individuos estuvieron casi o completamente secos o descompuestos o habían desaparecido.

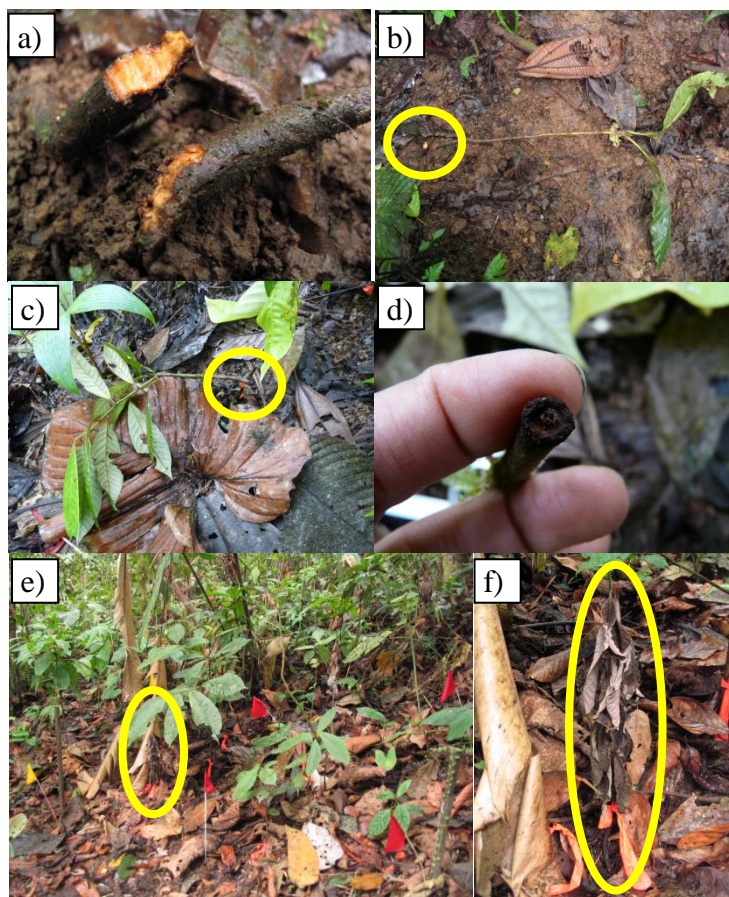


Figura 31. Mortalidad de juveniles a) y b) *Pentagonia grandifolia* con el tallo cortado por roedores, c) y d) *Otoba gordoniiifolia* con el tallo cortado por insectos e) y f) *Otoba gordoniiifolia* secándose.

En cuanto al ataque de plantas juveniles por animales (mamíferos e insectos), no todos los individuos que son atacados mueren. De un total de 10 individuos cuyos tallos fueron cortados tal como se indica en la Figura 31a-d, 4 murieron (incluye un individuo que fue reclutado en el segundo censo, pero que murió en el tercero), mientras que los 6 restantes a pesar de sus tallos fueron cortados completamente presentaban algún indicio de vida como rebrotes por ejemplo. De los 10 individuos anteriormente mencionados, uno se encontraba bajo el tratamiento C, 3 bajo H, 4 bajo L y 2 bajo LH (tabla 10); 8 de ellos fueron leñosas (todos árboles del dosel) y 2 fueron palmas (una de dosel y otra de sotobosque). De las 8 leñosas, 6 presentaban huellas de haber sido roídos (Figura 31a), las otras dos (Figura 31c-d) junto con las dos palmas presentaron un corte horizontal perfecto, motivo por el cual se presume que los responsables fueron algún tipo de coleópteros.

Tabla 10. Mortalidad de juveniles de bosque maduro en bosque secundario, correspondiente a un periodo de seis meses.

Causas de la mortalidad	Tratamientos				Total
	C	H	L	LH	
Aplastadas por hojas, ramas o árboles caídos	1	2	2		5
Cortadas por animales		1	2		3
Desconocidas	3	5	3	3	14
Total	3	7	7	5	22

En la tabla 10 se presentan los individuos que estuvieron presentes desde el primer censo, pero que murieron, sea en el segundo, tercero o cuarto censo. Tomando como el 100% las 22 plantas que perecieron, es decir sumando los individuos de los cuatro tratamientos, se tiene que roedores y presumiblemente coleópteros juntos fueron los responsables del 14% de la mortalidad. Estos animales cortaron completamente los tallos, los primeros lo hicieron entre los 4-6 cm de altura, mientras que los segundos lo hicieron entre los 10-49 cm; en el caso de las palmas esto provocó la muerte definitiva de la planta. El 23% murió debido a la caída de ramas, 64% murió debido a causas no identificadas al momento del censo, no obstante algunas de ellas se encontraban secas o secándose bajo la cobertura de heliconias tal como se muestra en la Figura 31 e y f. Con respecto a las formas de vida, los árboles presentaron con un 59% presentaron la mayor mortalidad, seguido por las palmas del dosel con un 18%, árboles de subdosel con el 9% y Lianas, palmas de sotobosque y palmas del subdosel con un 5% cada una.

En la figura 32a, la mortalidad es presentada como el porcentaje del número de individuos iniciales en cada tratamiento. En ésta se observa que los tres tratamientos con remoción (H, L y LH) de cobertura presentaron porcentajes de mortalidad más altos que el tratamiento sin remoción (C). De los tres tratamientos con remoción, H tuvo el porcentaje más alto mientras que LH el más bajo. En cuanto a las formas de vida, los porcentajes más altos de mortalidad lo presentaron los árboles del dosel en tres de los cuatro tratamientos (Figura 32a).

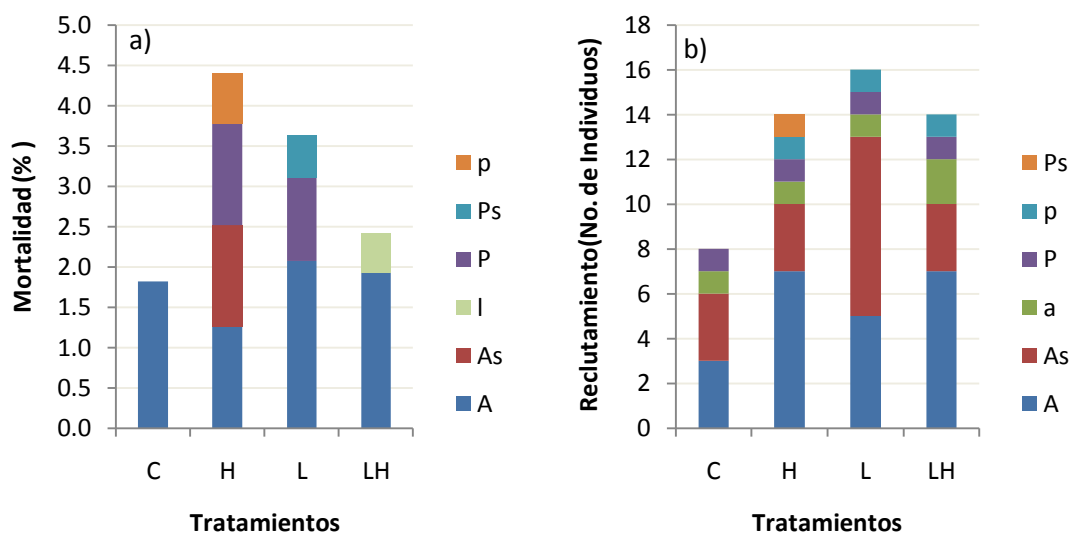


Figura 32. Mortalidad (a) y reclutamiento (b) registrado en 56 m² para cada tratamiento en un periodo de seis meses. La mortalidad representa el porcentaje del No. de individuos iniciales. Formas de vida: A = árbol del dosel, As = árbol del subdosel, a = arbusto, P = palma de dosel, Ps = palma de subdosel, p = palma de sotobosque, l = liana. Tratamientos: C = control, H = herbáceas, L = leñosas, LH = leñosas y herbáceas

Con respecto al reclutamiento, un total 52 individuos fueron reclutados; a excepción de las lianas, todas las formas de vida fueron reclutadas. Tomando como el 100% los 52 individuos, se tiene que el mayor porcentaje estuvo representado por árboles del dosel (42%), seguido por árboles del subdosel (33%), arbustos (10%), palmas del dosel (8%), palmas de sotobosque (6%) y finalmente palmas de subdosel (2%).

Un mayor detalle de la cantidad de individuos y formas de vida reclutadas en cada tratamiento se presenta en la figura 32b. Es ésta se observa que bajo los cuatro tratamientos se reclutó plantas juveniles de bosque maduro. Los tres tratamientos con remoción de cobertura (H, L y LH) presentaron más individuos reclutados que el tratamiento sin remoción o control (C). La cantidad de individuos reclutados en cada uno de los

tratamientos con remoción fue casi o el doble que el tratamiento C (Figura 32b). Árboles y palmas del dosel, árboles de subdosel y arbustos fueron reclutadas bajo los cuatro tratamientos; palmas de sotobosque fueron reclutadas solamente en los tratamientos con remoción, mientras que las palmas del sotobosque únicamente en el tratamiento con remoción de herbáceas (Figura 32b).

4.4 Textura y densidad aparente del suelo

El análisis de los componentes de la textura de los 10 primeros cm del suelo para las 28 muestras del bosque secundario, así como para las 8 del bosque maduro, reveló que la fracción limo fue la dominante seguida por la de arena y luego por la de arcilla. De las 28 muestras de bosque secundario, 7 presentaron textura franca, mientras que las 21 restantes presentaron textura franco-limosa. De las 8 muestras de bosque maduro, 4 presentaron textura franca y 4 presentaron textura franco-limosa.

Los suelos de textura franca de bosque secundario presentaron entre 42 y 49% de limo, 28 y 37% de arena y 14 y 24% de arcilla. Los suelos de clase textural franco-limosa del mismo tipo de bosque presentaron porcentajes superiores al 50% de limo, el porcentaje de este tipo de partículas varió entre el 51 y 63%, la arena estuvo presente con porcentajes que van desde el 18 hasta el 38% mientras que la arcilla varió entre 9 y 24%. Una descripción más detallada de cada clase textural se encuentra en la tabla 11.

Tabla 11. Estadísticos descriptivos de la densidad aparente y de las proporciones de las partículas de suelo de bosque secundario y bosque maduro. Bosque secundario: Textura franca N = 7, textura franco-limosa N=21. Bosque maduro: Textura franca N=4, textura franco-limosa N=4

	Densidad aparente (g/cm ³)		% Arena		% Limo		% Arcilla	
	S	M	S	M	S	M	S	M
Textura Franca								
Mediana	0,8	0,7	36,0	33,0	48,0	46,5	19,0	23,0
Promedio	0,7	0,7	33,9	32,3	47,1	45,8	19,0	22,0
Desviación estándar	0,0	0,0	4,1	3,9	2,7	4,6	4,4	2,8
Máximo	0,8	0,8	37,0	36,0	49,0	50,0	24,0	24,0
Mínimo	0,7	0,7	28,0	27,0	42,0	40,0	14,0	18,0
Textura Franco - limosa								
Mediana	0,8	0,8	26,0	35,5	56,0	54,0	19,0	10,5
Promedio	0,8	0,8	25,7	36,3	55,7	55,0	18,6	8,8
Desviación estándar	0,1	0,1	4,9	6,7	3,6	3,6	4,2	3,9
Máximo	0,9	0,9	38,0	45,0	63,0	60,0	24,0	11,0
Mínimo	0,7	0,7	18,0	29,0	51,0	52,0	9,0	3,0
Promedio general	0,8	0,8	27,8	34,3	53,6	50,4	18,7	15,4

En la Tabla 11 se muestra que los suelos de textura franca del bosque maduro presentaron porcentajes de limo que variaron entre el 40 y 50%, arena 27 y 36%, arcilla entre el 18 y 24%. Los suelos de textura franca-limosa en este bosque al igual que el bosque secundario presentaron porcentajes de limo superiores al 50%, este tipo de partículas estuvo presente con porcentajes que van desde el 52 hasta el 60%, la arena desde el 29 hasta el 45% mientras que la arcilla presentó los porcentajes más bajos, estos variaron entre el 3 y 11%.

Los valores de densidad aparente de los primeros 10 cm de las 28 muestras de bosque secundario así como también de las 8 muestras de bosque maduro fueron bajos, inferiores a 1 g/cm^3 . La densidad aparente de los suelos de textura franca del bosque secundario varió entre 0,7 y 0,8 g/cm^3 , mientras que en los suelos de textura franco-limosa varió entre 0,7 y 0,9 g/cm^3 .

La densidad aparente de las dos clases texturales del bosque maduro presentó exactamente los mismos rangos de variación que el bosque secundario, es decir de 0,7 a 0,8 g/cm^3 para el suelo con textura franca y de 0,7 a 0,9 g/cm^3 para el suelo con textura franco-limosa.

Para cumplir con el objetivo propuesto, cada una de las cuatro propiedades del suelo fue comparadas entre en bosque secundario (N = 28) y bosque maduro (N=8). La densidad aparente, arcilla y limo fueron analizadas mediante la t de Student ($\alpha = 0,05$), mientras que la arcilla fue analizada con Mann-Whitney ($\alpha = 0,05$). Los análisis con la t de Student arrojaron un valor de $P > 0,05$ para cada una de las tres variables, lo cual indicaría que no existen diferencias estadísticamente significativas entre las medias del bosque secundario y bosque maduro (Figura 33). Los análisis con Mann-Whitney arrojaron un valor de $P < 0,05$ para la arcilla, este resultado indica que existen diferencias significativas entre el bosque secundario y maduro (Figura 33).

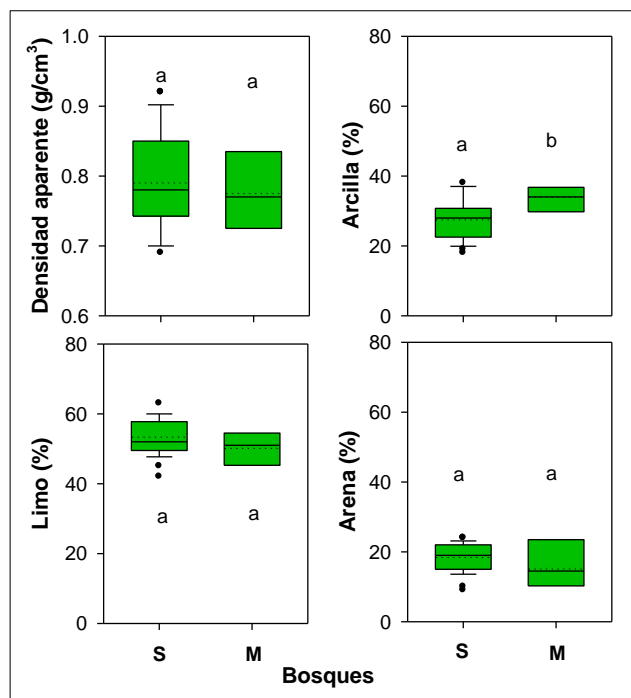


Figura 33. Gráfico de cajas y bigotes de cuatro propiedades del suelo. S: Secundario (N = 28) y M: Maduro (N = 8). Se muestran los valores de la media (línea punteada dentro de la caja), la mediana (línea continua dentro de la caja), percentiles 25 y 75 (límite inferior y superior de la caja) y los valores máximos y mínimos (bigotes). Los puntos representan los valores atípicos. Letras diferentes (a y b) indican diferencias significativas entre bosques.

V. DISCUSIÓN

Cobertura $\leq 1,3$ m de altura

La cobertura vegetal viva del bosque secundario estudiado determinada mediante el método del cuadrado puntual estuvo representada en su mayoría por herbáceas, seguida por leñosas, palmas y helechos arbóreos. Las plantas herbáceas se encontraron cubriendo hasta un 50% del área, siendo este valor el doble las plantas leñosas (Figura 16). Las plantas herbáceas son un componente muy importante durante la sucesión secundaria, son las primeras formas de vida que colonizan los campos abandonados, se incrementan en las fases iniciales, pero declinan a medida que la sucesión avanza (Finegan 1996). Aide *et al.* (1995) reportaron que los bosques secundarios subtropicales húmedos de 12 años presentaron alrededor del 60% de cobertura de herbáceas, mientras que otros de 22 años presentaron aproximadamente el 30% de cobertura. El bosque secundario estudiado, de 15-17 años de edad, con un 50% de cobertura de herbáceas se ubica entre los dos valores de porcentaje reportados.

En este trabajo se ha encontrado que la riqueza de especies herbáceas es alta (91 en total), pero casi la mitad corresponden a una sola familia (Araceae), que prácticamente domina en el sotobosque; en otras localidades de la vertiente pacífica ecuatoriana, la misma familia ha sido reportada como una de las más diversas (Croat 1995). Dentro de la familia Araceae *Philodendron* cf. *grandipes* por su alto porcentaje de cobertura (18%), fue considerada como la especie de mayor importancia, no solo dentro de la familia sino también dentro de todas las herbáceas; el género *Philodendron* no solamente es uno de los géneros de mayor importancia en área estudiada sino que también es el más importante en el neotrópico (Croat 1997). A *Philodendron* cf. *grandipes* se suman *Anthurium* cf. *versicolor*, cuatro especies de *Heliconia*, *Saccoloma inaequale*, *Polybotrya* cf. *polybotryoides* y en conjunto representan casi un tercio de la cobertura (Figura 16). Especies que corresponden a la misma familia o género que los encontrados en este estudio han sido reportadas como las más abundantes en otras áreas. Por ejemplo, en Costa Rica, *Philodendron* (Araceae), *Heliconia* (Heliconiaceae) y *Polybotrya* (Dryopteridaceae) ocuparon los primeros lugares en abundancia en los bosques secundarios muy húmedos

estudiados por Castillo-Ugalde (2002) mientras que *Dieffenbachia* (Araceae) dominó el área estudiada por Morales (2009) en un bosque húmedo premontano.

La abundancia de las plantas herbáceas podría deberse a sus estrategias reproductivas y su capacidad para adaptarse a condiciones de baja disponibilidad de luz. En las aráceas y heliconias, además de la reproducción sexual, los segmentos de sus tallos o rizomas pueden dar origen a nuevos individuos. Las pteridofitas en cambio producen esporas por millones. Las esporas poseen dispersión anemócora; mecanismo capaz de trasladarlas a distancias que en algunos casos superan los 2400 km; además las esporas poseen una latencia variable, que puede ir desde unos pocos días hasta 90 años (Tryon 1996 citado por Caluff y Fuentes-Fiallo 2008). En *Saccoloma inaequale* y *Polybotrya cf. polybotryoides* además de su reproducción por esporas, los segmentos de los rizomas subterráneos pueden dar origen a nuevos individuos. Morán (1987) reporta que el género *Polybotrya* crece en bosques húmedos y sombreados, pero primarios, y si se presenta en bosques perturbados lo hace con unas pocas plantas aisladas. En este caso, cuando la especie del género *Polybotrya* estuvo presente lo hizo con un 2% hasta 60% de cobertura en las parcelas 2 m²; una situación similar presentó la especie del género *Saccoloma*, cuando esta estuvo presente lo hizo con un 2% hasta un 76% de cobertura. La mayor cobertura para las dos especies fue registrada en lugares con mayor disponibilidad de luz.

Densidad de tallos > 1,3 m de altura

El bosque estudiado, clasificado como bosque secundario en la segunda etapa de la sucesión según Finegan (1996), presentó un gran riqueza (162 spp.) y una gran densidad de tallos mayores > 1,3 m de altura, representados en su mayoría por dos especies de leñosas arbustivas, *Palicourea acanthacea* (Rubiaceae) y *Ossaea brenesii* (Melastomataceae) (Fig. IV-3a). Estas dos especies son de tamaño pequeño que en su mayoría se encuentran formando parte del sotobosque y en menor grado el subdosel, cuyo tallos son delgados y se encuentran mayormente por debajo de los 5 cm de DAP (Figura 20) y por debajo de los 10 m de altura (Figura 21).

Las dos especies más abundantes en este estudio pertenecen a dos familias que han sido reportadas como las importantes debido a su dominancia durante los primeros años de sucesión. Así, por ejemplo, Aide *et al.* (1995) indica que una sola especie de la familia

Melastomataceae domina bosques secundarios menores a 25 años de edad después del abandono de pastizales en Puerto Rico. En otro estudio llevado a cabo por Laska (1997) en bosques bajos de Costa Rica donde compara bosques secundarios de 15 y 25 años de sucesión con bosques primarios o maduros se reporta mayores densidades para los primeros bosques en cuanto a las familias Rubiaceae, Melastomataceae y Piperaceae. Las dos primeras familias reportadas por Laska (1997) coinciden con las encontradas en el presente estudio, pero difieren en la tercera (Piperaceae). Cabe indicar que Piperaceae es dominante en pastizales con menos años de abandono que el sitio de estudio dentro de la Estación Biológica Bilsa (observación personal).

Se ha observado que las dos especies de leñosas dominantes presentan frutos con semillas, lo cual indica que se reproducen sexualmente. Se ha observado también que las ramas que caen al suelo echan raíces y logran sobrevivir, esto indica que presentan mecanismo de reproducción vegetativa por esquejes. Estos mecanismos de reproducción podrían explicar en parte su dominancia en el bosque secundario.

Composición y estructura de juveniles de leñosas

Los resultados muestran que el número de especies (riqueza) de juveniles de plantas leñosas que ha logrado establecerse es alto (130 spp. y 4,8 individuos/m²). Esta alta riqueza está influenciada por especies de bosque maduro, en su mayoría, y por especies de bosque secundario o generalistas en menor proporción. La mayor riqueza y número de individuos registrados para el primer grupo (88 spp. y 724 individuos) comparados con el segundo (51 spp. y 348 individuos) en el banco de juveniles, así como también la presencia de especies que conforman el dosel de bosque maduro (*Otoba gordoniiifolia*, *Virola dixonii*, *Guarea kunthiana* y *Matisia palenquiana* por ejemplo) y la ausencia casi por completo de las tres especies más abundantes que conforman el dosel del bosque secundario (*Isertia laevis*, *Cordia mexicana* y *Miconia* cf. *brevitheca*), son indicativos del buen estado de recuperación del bosque, y de alguna manera muestran la tendencia sucesional del bosque secundario, acorde al modelo de sucesión secundaria neotropical descrito por Finegan (1996).

Este aparente buen estado de regeneración que presenta el bosque secundario estudiado indica que el ecosistema es resiliente después de un disturbio de origen antrópico.

La ausencia de fuego después de la tumba del bosque original, el tamaño pequeño del pastizal (< 10 ha), los pocos años de uso del suelos para el pastoreo y la baja densidad de carga animal al que fue sometido el pastizal, la presencia de los árboles remanentes, la fuente cercana de semillas y la presencia de dispersores, así como también el incremento de semillas realizado por Amy Rogers (2008) en un estudio anterior, debieron ser factores determinantes en la regeneración del bosque en el área estudiada.

Estructura del dosel y disponibilidad de luz

En este estudio se encontró que el bosque secundario tiene un rango amplio (valores máximos y mínimos) de aperturas del dosel, transmisión de luz difusa y directa, sean estas estimadas a 0,3 o 1 m de altura. Esta amplitud, al igual que efecto de los bloques, estaría indicando que tanto la cobertura del follaje como la disponibilidad de luz en el interior del bosque no son homogéneas.

El bosque secundario estudiado, no presentó valores inferiores al 1% de luz difusa a 1 m de altura, por el contrario, tres bosques secundarios húmedo tropicales en Costa Rica presentaron entre 11 – 36 % de micrositios que recibían menos del 1% de luz difusa (Nicotra *et al.* 1999). En el bosque secundario de Bilsa el 82% de los puntos muestreados tuvo valores superiores al 5% de transmisión de luz difusa, frente a solamente el 2% de los micrositios en los bosques secundarios de Costa Rica. Evidentemente el bosque secundario de Bilsa hay una mayor penetración de luz que en los bosques secundarios de Costa Rica.

La disponibilidad de luz en los sitios más cercanos al suelo del bosque se ve influenciada por la composición de los árboles del dosel (Kabakoff y Chazdon 1996), que en el presente caso estuvo conformado mayormente por *Isertia laevis*, *Cordia mexicana* y *Miconia cf. brevitheca*. Otros factores como la estructura y el estadio sucesional del bosque también influyen en la disponibilidad de luz en el interior del bosque (Hogan y Machado 2002, Nicotra *et al.* 1999). En cuanto a estos dos factores, la escasa cobertura que presenta *Miconia cf. brevitheca* aunado a varios árboles muertos en pie de heliófitas efímeras, podrían explicar los altos porcentajes (en relación a los bosques estudiados por Nicotra *et al.* 1999) de luz difusa encontrados en algunos sitios del bosque secundario de Bilsa.

Con la excepción del índice de área foliar que decrece con la altura, las tres variables restantes (apertura del dosel, porcentajes de luz directa y difusa) se incrementan con la altura, tanto en los valores mínimos como en los máximos (Tabla 5). Estos patrones de disminución y aumento del valor en las variables estructurales del dosel y de la disponibilidad de luz medida en el interior del bosque han sido encontrados en estudios anteriores realizados en bosques maduros y secundarios. Para un bosque húmedo tropical Clark et al. (1996) reportan que a 1m de altura los valores de la media y la mediana estimados para el factor de sitio global son inferiores que a 3 y 5 m. Así mismo, Acevedo et al. (2003) al estudiar algunas variables lumínicas en un gradiente vertical (9 alturas) en la selva nublada en territorio venezolano encontraron que los valores de las variables se incrementaban a partir de los 4-5m de altura, mostrando los valores más bajos a los 1,8 m y los valores más altos a los 6,6 m de altura. En un bosque secundario Capers y Chazdon (2004) han registrado un mayor porcentaje de la transmitancia de luz a mayor altura (1,70% a 0,5 m y 1,94% a 1,5 m). En el bosque secundario de Bilsa, las diferencias estadísticamente significativas encontradas al contrastar cada una de las cuatro variables estimadas en dos alturas diferentes (0,3 y 1 m) revelan la existencia de una estructura vertical, cuya densidad de follaje disminuye a medida que se incrementa la altura. Una disminución en el follaje implica un incremento en la disponibilidad de luz, que en el presente caso pudo ser detectada en apenas 0,7 m de diferencia en altura. En conclusión se podría decir que la densidad de la cobertura es uno de los factores que determina la cantidad de luz disponible en el interior del bosque secundario. La transmisión de luz difusa y directa estuvo correlacionada negativamente con el IAF, pero positivamente con las aperturas del dosel (%). La correlación más alta la presentaron la apertura del dosel con la transmisión de luz difusa (Tabla 6).

Manipulaciones experimentales de la cobertura

Las manipulaciones experimentales de la cobertura provocaron un cambio significativo en la estructura del dosel y la disponibilidad de luz en el sotobosque (Figura 26 y 27). Dicho cambio fue evidenciado en una disminución de los valores medios y mediana del índice de área foliar e incremento en las aperturas del dosel y

consecuentemente un aumento en la disponibilidad de luz directa y difusa en aquellos tratamientos con remoción de cobertura.

Debido a que la gran mayoría de plantas herbáceas se encuentran por debajo de los 100 cm de altura (Figura 17), para detectar cambios, especialmente en aquellos tratamientos con remoción de herbáceas, las fotografías hemisféricas tomadas a 0,3 m de altura resultaron ser más adecuadas que las fotografías tomadas a 1 m de altura.

En cada uno de los tres tratamientos en los que se removió la cobertura, mediante el empleo de las fotografías hemisféricas tomadas a 0,3 m de altura, se detectó un incremento estadísticamente significativo de la disponibilidad de luz (Figura 26), lo cual permitió aceptar las tres primeras hipótesis planteadas al inicio de estudio. Los estadísticos descriptivos, como la media y mediana por ejemplo, fueron superiores en el tratamiento que combina la remoción de herbáceas y leñosas (LH) que el tratamiento con remoción de solamente herbáceas (H) o solamente leñosas (L), sin embargo, solamente L fue diferente que LH a un nivel estadísticamente significativo (Figura 26). Este resultado permitió aceptar parcialmente la cuarta hipótesis propuesta, en la cual se plantea una mayor disponibilidad de luz en el tratamiento que combine la remoción de herbáceas y leñosas que en aquellos con remoción de solamente herbáceas o solamente leñosas.

Si bien, las manipulaciones de la cobertura permiten un cambio de la estructura del dosel y la disponibilidad de luz en los tratamientos con remoción, hay que tener en cuenta que cuando se considera el rango completo (valores mínimos y máximos) de apertura del dosel, IAF, luz directa y luz difusa se observa que existe un intervalo común entre el tratamiento control y los tratamientos con remoción, es decir que en aquellos tratamientos con remoción de cobertura se pueden encontrar valores que caracterizan al tratamiento control o sin remoción. Esta falta de correspondencia entre tratamiento y disponibilidad de luz se debe a que en condiciones naturales, ni la estructura del dosel ni la luz disponible son uniformes.

En ausencia de claros, en un estudio anterior se ha demostrado que la remoción de plantas herbáceas del sotobosque, como los helechos por ejemplo, producen un cambio en la disponibilidad de luz en los bosques templados (George y Bazzaz 1999). Este patrón de incremento en la disponibilidad de luz fue detectado en este estudio al remover un grupo

plantas herbáceas (*Philodendron* cf. *grandipes*, *Heliconia* spp., *Anthurium* cf. *versicolor*, *Polybotrya polybotryoides* y *Saccoloma inaequale*). De la misma forma que las remoción de las plantas herbáceas provoca un incremento en la disponibilidad de luz, la remoción de las plantas leñosas (*Ossaea* cf. *brenesii* y *Palicourea acanthacea*) de forma de vida arbustivas también produjo un incremento en la disponibilidad de luz. Resultados contrastantes con los de este estudio fueron encontrados por Romell (2007) al remover vegetación pionera del subdosel en un bosque secundario lluvioso tropical, por el contrario, Dupuy y Chazdon (2006) para un bosque secundario húmedo tropical, reportan que la remoción de arbustos no modifica la disponibilidad de luz en el sotobosque a un nivel significativo, este patrón opuesto al de este estudio probablemente se deba a que las plantas leñosas de tamaño de 0,5-3 m de altura, removidas por los mencionados autores no tienen un follaje tan denso como las dos especies de leñosas removidas (*Ossaea* cf. *brenesii* y *Palicourea acanthacea*) en el presente estudio.

En bosques tropicales y templados, además de un cambio en el factor luz, producto de las modificaciones de la cobertura, se producen alteraciones en otros factores, por encima y por debajo del suelo. Dichas alteraciones han sido registradas en la temperatura, humedad y disponibilidad de nutrientes cuando se genera un claro (Paramá y Gallardo 2004, Ostertag 1998, Everham *et al.* 1996). Estos últimos factores escapan a los alcances de este trabajo y deberían ser abordadas en investigaciones futuras.

Crecimiento de juveniles de leñosas de bosque maduro

Los resultados obtenidos indican que los juveniles de leñosas (20-130 cm de altura) de bosque maduro presentes en el bosque sometidos o no a tratamientos con remoción de cobertura crecen, pero crecen mucho más si son expuestos a tratamientos con remoción (Figura 28). En cuanto a la longitud de los tallos, el crecimiento se ordenó de mayor a menor de la siguiente manera: tratamiento LH, seguido por H, L y por último C. El contraste de los tratamientos con remoción frente a los tratamiento sin remoción o control fue estadísticamente significativo para el tratamiento H y LH, pero no para el tratamiento L. En cuanto al número de hojas nuevas producidas, el contraste de los tratamientos con remoción frente al tratamiento sin remoción o control también mostró diferencias significativas para los tratamientos H y LH, pero no para L. Estos resultados de

crecimiento, medidos como el incremento de la longitud de los tallos y la producción de hojas nuevas, permitieron aceptar la quinta y séptima, pero no la sexta hipótesis planteada. A pesar que el tratamiento LH mostró mayor crecimiento de la longitud de los tallos de juveniles de leñosas, este no fue diferente a un nivel significativo que el tratamiento H o L, por lo tanto estos resultados no permitieron verificar la octava hipótesis en la cual se plantea un mayor crecimiento de juveniles de plantas leñosas de bosque maduro en aquel tratamiento con remoción de cobertura de herbáceas y leñosas que en aquellos tratamientos con remoción de solamente herbáceas o solamente leñosas.

Espacialmente, las plantas herbáceas se encuentran más cerca de los juveniles de leñosas de bosque maduro que las dos especies de leñosas (*Ossaea* cf. *brenesii* y *Palicourea acanthacea*). En términos de competencia por luz, las plantas herbáceas constituyen los competidores más cercanos de las plantas juveniles de leñosas. Por lo tanto, la eliminación de las leñosas, y en especial de las herbáceas, implicaría la eliminación de la competencia por luz que alcanza el suelo. No obstante, hay que tener en cuenta que una reducción de la cobertura del suelo conlleva a una reducción de la competencia generada por nutrientes debajo del suelo (Cahill y Capers 2002). La competencia bajo el suelo va más allá de los alcances de este trabajo y se sugiere que sea incluida en investigaciones posteriores. En términos generales se podría decir que en este estudio, los juveniles respondieron positivamente a un incremento en la disponibilidad de luz producto de la remoción de la competencia de especies herbáceas y leñosas (*Ossaea* cf. *brenesii* y *Palicourea acanthacea*). La competencia de las plantas por luz, ha sido evidenciada en estudios anteriores. En los bosques templados, por ejemplo, se ha encontrado que las plantas herbáceas (helechos) compiten por luz con las especies arbóreas; las primeras, actúan como un filtro ecológico que influye, no solamente en el crecimiento, sino también en la emergencia, establecimiento y supervivencia de las segundas (George y Bazzaz 1999).

Al eliminar la cobertura de las herbáceas y leñosas, las plantas juveniles de leñosas quedaron expuestas a mayor disponibilidad de luz que el tratamiento control. Los resultados de este trabajo están en concordancia con estudios previos realizados en bosques tropicales donde se ha demostrado que plántulas que toleran el ambiente sombreado del sotobosque mejoran su crecimiento cuando son expuestas a una mayor disponibilidad de luz, en bosques secundarios (Romell 2007, Iriarte y Chazdon 2005, Montgomery y

Chazdon 2002), y en bosques maduros (Lozano-Useche *et al.* 2011, Romo-Reátegui 2005, Osunkoya *et al.* 1993). En algunos casos esta respuesta positiva de las plantas jóvenes a un incremento en la disponibilidad de luz podría pasar desapercibida si se considera únicamente medidas morfométricas, Fetcher *et al.* (1983) por ejemplo, encontraron que las plántulas de *Dipteryx panamensis* al pasar de un ambiente de escasa disponibilidad de luz o sombreado a un ambiente de mayor disponibilidad de luz, el crecimiento en altura no fue evidente, pero sí un incremento en el peso seco debido a una tasa más alta de proporción raíz: tallo. Esta mayor asignación de biomasa a las raíces proporciona ventajas a la planta joven para conseguir más agua y nutrientes del suelo que ayudarán a asegurar la sobrevivencia y el futuro crecimiento (Villar *et al.* 2008). Por otro lado, puede ocurrir que el aumento del crecimiento se deba, en parte, a una reducción de la competencia bajo el suelo tal como lo señalan Cahill y Capers (2002) en su estudio en un bosque templado.

A pesar que la luz parecería ser el factor esencial para el mayor crecimiento de las plantas, un aumento repentino podría ser contraproducente para el mismo. En este sentido, las plántulas que pasan de un ambiente sombreado a otro totalmente expuesto a la luz del sol, no podrán aprovecharla de una forma óptima debido a los procesos de fotoinhibición de la fotosíntesis (Azevedo y Marengo 2012). Dicho proceso puede manifestarse mediante manchas necróticas en las hojas y su posterior desprendimiento del tallo. Hay que tener en cuenta que en este estudio el estrato más alto del bosque no fue perturbado, y por esta razón en ninguno de los tratamientos con remoción de cobertura los juveniles quedaron totalmente expuestos a una alta disponibilidad de luz. Por lo tanto, se presume que las plantas se adaptaron fisiológicamente al incremento súbito de la disponibilidad de luz, que en ninguno de los tratamientos con remoción superó el 38,6% de luz directa (Tabla 7). Esta capacidad de respuesta a un incremento súbito en la disponibilidad de luz, como el que se da en la apertura de un claro, está determinada por varios mecanismos a nivel de la hoja (García-Núñez *et al.* 1995), ya sea por la formación de hojas nuevas adaptadas a las nuevas condiciones lumínicas ó bien por la aclimatación de las preexistentes (Lovelock *et al.* 1998). Así, las plántulas de árboles tropicales tolerantes a la sombra pueden alcanzar fotoaclimatación eficiente y altas tasas de crecimiento a pleno sol (Krause *et al.* 2012).

Mortalidad y reclutamiento

Puesto que no se realizó ningún análisis estadístico debido a la escasa cantidad de individuos que perecieron o que fueron reclutados en cada tratamiento, los resultados de este estudio no permiten sacar conclusiones sobre estos dos aspectos, sin embargo se hacen algunas aproximaciones.

Las plantas que habitan en el sotobosque de los bosques lluviosos tropicales se enfrentan constantemente a la dinámica de disturbios naturales del bosque, lo cual constituye uno de los factores de mortalidad más importantes. Los disturbios que generan un incremento de la disponibilidad de luz, como los claros del dosel por ejemplo, por un lado provocan la muerte de las plántulas al ser aplastadas por las hojas, ramas o árboles que caen, pero por otro lado promueven la depredación y la herbivoría de plántulas allí presentes (Schupp 1995). En el bosque estudiado, la caída de hojas, ramas, árboles y ataque de depredadores pudieron ser identificados como los principales factores causantes de la mortalidad de plantas juveniles (Tabla 10). Frente a las adversidades por las que pasan las plantas juveniles antes de llegar a su estado adulto se podría decir que las plantas leñosas, debido a la cantidad de yemas que tienen, presentan ventajas fundamentales para la supervivencia frente a las palmas. Así, si una planta leñosa pierde su yema apical (principal) emerge otra yema que se encuentra por debajo de ésta y retoma el crecimiento del tallo, por el contrario, la pérdida de la única yema en caso de las palmas implica la muerte de la planta. En el caso de los depredadores, pueden no producir la muerte inmediata de sus plantas consumidas, pero al disminuir el tejido fotosintético pueden reducir su potencial para crecer (Martínez-Ramos 2008). Estos procesos aparentemente perjudiciales para algunos individuos afectan de manera importante la estructura de la comunidad vegetal al mantener la diversidad de especies (Martínez-Ramos 2008).

La mortalidad y reclutamiento de plantas juveniles estuvo presente en todos los tratamientos, pero fue mayor en los tratamientos con remoción de cobertura (Figura 30a). Es decir, en aquellos tratamientos con una mayor disponibilidad de luz. Lo mencionado sugiere que el incremento de la disponibilidad además de promover el crecimiento, promueve también la mortalidad y el reclutamiento. Resultados similares fueron encontrados para un primer año de estudio en bosque secundario por Dupuy y Chazdon

(2006) quienes reportaron que el reclutamiento de plántulas (≥ 20 cm de altura y < 100) y juveniles (≥ 100 cm de altura y < 5 DAP) fue generalmente afectado y dependiente positivamente por la disponibilidad de luz, producto de la remoción de la cobertura. Lozano-Useche *et al.* (2011) aunque para una sola especie demuestran que el reclutamiento es mayor en aquellos tratamientos con mayor disponibilidad de luz.

En este estudio un análisis por formas de vida no fue posible, debido a que el diseño experimental fue planificado para los juveniles de leñosas como un solo grupo, sin embargo se hace aportaciones en base a las observaciones en el área experimental. En ninguno de los tratamientos hubo reclutamiento de lianas (trepadoras de tallo leñoso) (Figura 30), pero cabe mencionar que en una sola de las parcelas de (2 m^2) que se encontraba bajo el tratamiento de leñosas se observó la emergencia de dos especies de trepadoras de tallos herbáceos a subleñosos pertenecientes a las familias Passifloraceae y Cucurbitaceae. Estas dos trepadoras no fueron producto de la germinación de semillas sino de rebrotes de tallos que pasaban desapercibidos en el piso del parcela, pero que solo tuvieron la oportunidad de emerger una vez que se mejoraron las condiciones lumínicas. Hay que acotar que el sitio carecía de árboles del dosel, pero con una cobertura densa de *Palicourea acanthacea* y *Ossaea cf. brenesii* permitiendo de esta manera que al aplicar el tratamiento L el piso del bosque quedara expuesto a una mayor disponibilidad de luz. Dupuy y Chazdon (2006) reportan que el reclutamiento y la densidad de lianas responde solamente a claros grandes, mientras que las especies del sotobosque respondieron a tratamientos de claros grandes y pequeños y a la heterogeneidad espacial dentro del claro.

VI. CONCLUSIONES

La ejecución de este trabajo permitió concluir que las manipulaciones experimentales de la cobertura incrementan la disponibilidad de luz a nivel estadísticamente significativo en cada uno de los tratamientos con remoción (H, L, y LH), siendo mayores los valores de la media y mediana alcanzados en el tratamiento que involucra la combinación de herbáceas y leñosas (LH). Las comparaciones múltiples posteriores al ANOVA, indicaron que el tratamiento H no se diferencia de L; el tratamiento LH en cambio, fue diferente a un nivel estadísticamente significativo que el tratamiento con remoción de leñosas (L), pero no del tratamiento con remoción de herbáceas (H).

El incremento de la disponibilidad de luz en los tres tratamientos con remoción de cobertura permite concluir que las plantas herbáceas, y leñosas de tamaño pequeño en su madurez (menor a 7 m) reducen la disponibilidad de luz por debajo de sus doseles. Por otro lado, el hecho de que no existan diferencias significativas entre LH y H, pero sí entre LH y L permite concluir que la remoción de las plantas herbáceas son las responsables de los mayores cambios en el ambiente lumínico.

Además de los tratamientos, el factor bloque también causa un efecto sobre la disponibilidad de luz, especialmente después de las manipulaciones.

El crecimiento de juveniles de leñosas de bosque maduro, presentes en el bosque secundario, respondieron positivamente a un incremento en la disponibilidad de luz en los tratamientos con remoción de herbáceas (H) y remoción de herbáceas y leñosas (LH). Esta respuesta positiva sugiere que los juveniles de plantas leñosas de bosque maduro en el bosque secundario estarían utilizando la misma estrategia de “espera” debajo de la sombra del dosel, mientras mejoran la disponibilidad de luz, similar a lo que ocurre en su hábitat natural, es decir a la formación de los claros en el bosque maduro.

Así como el factor tratamiento, el factor bloque causa un efecto sobre el crecimiento. No obstante, este efecto es minúsculo.

Los hallazgos de esta investigación sugieren que mediante las manipulaciones experimentales de la cobertura es posible incrementar la disponibilidad de luz en el sotobosque, pero que un incremento estadísticamente significativo de la disponibilidad de

luz en los tratamientos con remoción, no necesariamente implica mayor crecimiento de los juveniles de leñosas. Para que las plantas juveniles aumenten su crecimiento a un nivel estadísticamente significativo, la remoción de las plantas herbáceas parecería ser fundamental en este tipo bosque.

La textura del suelo de bosque secundario fue similar a bosque maduro, por lo tanto sus densidades aparentes fueron comparables. La densidad aparente del bosque secundario no difirió a un nivel significativo de la densidad aparente de bosque maduro, con lo cual quedaría descartada la compactación del suelo como un posible factor limitante del crecimiento de juveniles de bosque primario en bosque secundario en este estudio.

VII. RECOMENDACIONES

En este trabajo se ha comprobado que mediante las manipulaciones de cobertura es posible modificar el ambiente lumínico, lo cual ha favorecido el crecimiento de las especies leñosas como una consecuencia de la eliminación de la competencia por luz. Sin embargo hay que tener en cuenta que en la naturaleza los diferentes procesos no ocurren aisladamente, por lo tanto es necesario realizar experimentos que ayuden a dilucidar 1) los efectos que la remoción de cobertura podría tener debajo del suelo y 2) cuáles serían sus consecuencias en el crecimiento de juveniles de leñosas.

A nivel de paisaje, Bilsa, sus alrededores presenta un mosaico conformado por vegetación en diferentes etapas sucesionales, además de su vegetación madura y natural. Este mosaico, muy bien se prestaría para replicar este estudio en vegetación secundaria de menor edad que la estudiada (15-17 años).

En el área se han estudiado las primeras tres primeras etapas de la vida de una planta, consideras como las más críticas; el trabajo actual constituye la cuarta y última antes de que la planta llegue a su adultez. Pensando en un proyecto a más largo plazo, todos los juveniles de leñosas que se encontraban dentro de las parcelas de 2 X 1 m fueron marcados. Para investigaciones futuras se sugiere continuar el monitoreo de parcelas puesto que podrían arrojar datos muy valiosos sobre la dinámica de poblaciones, cambio climático, entre otros.

VIII. BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo M. F., M. Ataroff, S. Monteleone y C. A. Estrada. 2003. Heterogeneidad Estructural y Lumínica del Sotobosque de una Selva Nublada Andina de Venezuela. *Interciencia* 28(7): 394-403.
- Agüero, J. M. y A. Alvarado. 1983. Compactación y compactabilidad de suelos agrícolas y ganaderos de Guanacaste, Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 7(1/2): 27-33.
- Aide, T. M. y J. Cavelier. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* 2(4): 219-229.
- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, L. Herrera, M. Rosario y M. Serrano. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pasture in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 77: 77-86.
- Asner, G. P., T. K. Rudel, T. M. Aide, R. Defries y R. Emerson. 2009. A contemporary Assessment of Change in Humid Tropical Forest. *Conservation Biology* 23(6): 1386-1395.
- Asquith, N. M. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. Pp. 377-406. En: Guariguata M. R. y Kattan G. H. (eds.). *Ecología y Conservación de bosques neotropicales*. Libro Universitario Regional. Cartago, Costa Rica.
- Azevedo, G. F. C. y R. A. Marengo. 2012. Growth and physiological changes in saplings of *Minquartia guianensis* and *Swietenia macrophylla* during acclimation to full sunlight. *Photosynthetica* 50(1): 86-94.
- Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. 2006. *Ecology from Individual to Ecosystems*. 4^{ta} ed. Blackwell Publishing Ltda., United States of America.
- Belluerka-Lasa, N. y A. I. Vergara-Iraeta. 2002. *Diseños de Investigación Experimental en Psicología*. Prentice Hall. España. 432 pp.
- Berg, K. S. 1999. A field survey of avian diversity at the Bilsa Biological Station, Province of Esmeraldas, Ecuador. Unpubl. report. Quito: Fundación Jatun Sacha & Endowment for World Parks.
- Bouyoucos, G. 1962. Hydrometer method improved for making particle size analysis of soil. *Agronomic Journal* 54: 464-465.
- Brady, N. C. y R. R. Weil. 1999. *The Nature and Properties of Soils*. 12^a ed. Prentice-Hall. New Jersey.
- Van Breugel, M., F. Bongers y M. Martínez-Ramos. 2007. Species Dynamics during early secondary forest succession: Recruitment, mortality and species turnover. *Biotropica* 35(5): 610-619.
- Brokaw, N. 1985. Gap-Phase Regeneration in a Tropical Forest. *Ecology* 66: 682-687.
- Bruin, J. 2006. New test: command to compute new test. UCLA: Academic Technology Services, Statistical Consulting Group.
- <http://www.ats.ucla.edu/stat/stata/ado/analysis/> [Último acceso: 25 de febrero 2012].

- Butler, R. A. 2012. Los bosques lluviosos. En: <http://www.mongabay.com> [Último acceso: 25 de febrero 2012].
- Cahill, J. F. y B. B. Casper. 2002. Canopy gaps are sites of reduced belowground plant competition in a productive old field. *Plant Ecology* 164: 29-36.
- Caluff, M. G. y V. Fuentes-Fiallo. 2008. Malezas pteridofíticas de Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional* 29: 51-56.
- Camacho, C. 2009. Regresión con variables independientes cualitativas. Programa de Diseño y Análisis de Datos en Psicología II. Universidad de Sevilla. 11 pp. En: <http://personal.us.es/vararey/adatos2/regcualitativas.pdf> [Último acceso: 28 de julio 2012].
- Cano-Santana, Z. y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias* 41: 58-68.
- Cañadas-Cruz, L. 1983. El mapa bioclimático y ecológico del Ecuador. Banco Central del Ecuador, Quito.
- Caspers, R. S. y R. L. Chazdon. 2004. Rapid assessment of understory light availability in a wet tropical forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 123: 177–185
- Carrasco, L., A. Cook y J. Karubian. 2008. Extensión del rango de distribución de ocho especies de aves en las montañas de Mache-Chindul, Ecuador. *Catinga* 29: 72-76.
- Castillo-Ugalde, M. 2002. Informe final de Proyecto: Caracterización y valoración de la comunidad herbácea en los bosques secundarios de la Región Huatar Norte de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal, Centro de Investigación e Integración Bosque industria CIIBI. Cartago.
- Cerón, C., W. Palacios. R. Valencia y R. Sierra. 1999. Las Formaciones Naturales de la Costa del Ecuador. En: R. Sierra. (Ed.) Propuesta Preliminar de un sistema de Clasificación de Vegetación para el Ecuador continental. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia. Quito, Ecuador.
- Chazdon, R. L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Advances in Ecological Research* 18:1-63.
- Chazdon, R. L. y R. W. Pearcy. 1991. The Importance of Sunflecks for Forest Understory Plants. *BioScience* 41(11): 760-766.
- Chazdon R. L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 51–71.
- Clark, D. B., D. A. Clark, P. M. Rich, S. Weiss y S. F. Oberbauer. 1996. Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 747-757.
- Clark, J. L., D. A. Neill y M. Asanza. 2006. Floristic Checklist of the Mache-Chindul Mountains of Northwestern Ecuador. *Contributions of the United States National Herbarium* 54: 1-180.
- Clements, F. E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution of Washington, Washington, DC. 520 pp. En:

http://archive.org/stream/cu31924000531818/cu31924000531818_djvu.txt [Último acceso: 28 de julio 2012].

- Connell, J. H. y R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 982: 1119-1144.
- Corlett, R. y R. Primack. 2011. *Tropical Rain Forest: An Ecological and Biogeographical Comparison*. 2^{da} ed. Willey-Blackwell. 356 pp.
- Croat, T. B. 1995. Floristic Comparisons of Araceae in six Ecuadorian florulas: 489-499 (en) Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero y J. Luteyn (eds.) *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest*. The New York Botanical Garden. New York.
- Croat, T. B. 1997. A revision of *Philodendron* subgenus *Philodendron* (Araceae) for Mexico and Central America. *Annals of Missouri Botanical Garden* 84(3): 311-704.
- Cubiña, A. y T. M. Aide. 2001. The Effect of Distance from Forest Edge on Seed Rain and Soil Seed Bank in Tropical Pasture. *Biotropica* 33(2): 260-267.
- Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12(2): 47-55.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431-451.
- Deslow, J. S., E. Newell y A. M. Ellison. 1991. The effect of understory Palms and Cyclanths on the Growth and Survival of *Inga* Seedlings. *Biotropica* 23(2): 225-234.
- Denslow, J. S. y S. Guzman G. 2000. Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *Journal of Vegetation Science* 11: 201-212.
- Dirzo, R. y P. H. Raven. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 28: 137-167.
- Dodson C. H. y A. H. Gentry. 1991. Biological extinction in western Ecuador. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 78(2): 273-295.
- Dupuy, J. M. y R. L. Chazdon. 2006. Effects of vegetation cover on seedling and sapling dynamics in secondary tropical wet forests in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 22: 65-76.
- Dupuy, J. M. y R. L. Chazdon. 2008. Interacting effect of canopy gap, understory vegetation and leaf litter on tree seedling recruitment and composition in tropical secondary forest. *Forest Ecology and Management* 255: 3716-3725.
- Ernst-Detlef, S., E. Beck y K. Müller-Hohenstein. 2005. *Plant Ecology*. Springer Berlin, Germany. 702 pp.
- Evans, G. C. y D. E. Coombe. 1959. Hemispherical and woodland canopy photography and the light climate. *Journal of Ecology* 47: 103-113.

- Everham, E. M., R. W. Myster y E. VanDeGenachte. 1996. Effects of light, moisture, temperature, and litter on the regeneration of five tree species in the tropical montane wet forest of Puerto Rico. *American Journal of Botany* 83(8): 1063-1068.
- Fariñas, M. 1996. Análisis de la vegetación y sus relaciones con el ambiente mediante métodos multivariantes de ordenamiento. Trabajo de Ascenso. Postgrado en Ecología Tropical. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecologicas (ICAE). Universidad de los Andes. Merida. Venezuela. 178 pp.
- Fetcher, N., B. R. Strain y S. F. Oberbauer. 1983. Effects of light regime on the growth, leaf morphology, and water relations of seedlings of two species of tropical trees. *Oecologia* 58: 314-319.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: The first 100 years of succession. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 119-124.
- Finegan, B. 1997. Bases ecológicas para el manejo de bosques secundarios de las zonas húmedas del trópico americano, recuperación de la biodiversidad y producción sostenible de madera. p. 106-119. En: Actas del Taller Internacional Sobre el Estado Actual y Potencial de Manejo y Desarrollo del Bosque Secundario Tropical en América Latina, Pucallpa, PE, 2-6 de junio, 1997, 1997-06-02.
- Foster, S. y C. H. Janson. 1985. The Relationship between Seed Size and Establishment Conditions in Tropical Woody Plants. *Ecology* 66(3): 773-780.
- Frazer, G.W., C. D. Canham y K. P. Lertzman. 1999. Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Copyright © 1999: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Fundación Jatún Sacha, 2012. Reservas Naturales: Bilsa. En: <http://www.jatunsacha.org/portada.php?id=4>[Último acceso: 25 de febrero 2012].
- García-Núñez, C., A. Azócar y F. Rada. 1995. Photosynthetic acclimation to light in juveniles of two cloud forest tree species. *Tress* 10:114-124.
- Gentry, A. H. 1982. Phytogeographic patterns as evidence for a Chocó refuge. Pp. 112-136 En: G. Prance (editor), *Biological Diversification in the Tropics*. Plenum Press, New York.
- George, L. O. y F. A. Bazzaz. 1999. The fern understory as an ecology filter: growth and survival of canopy-tree seedlings. *Ecology* 80:846-856.
- Gleason, H. A. 1926. The Individualistic Concept of the Plant Association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.
- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*, Butterworths. 2^{da} edición. University of California. Great Britain. London. 256 p.
- Guariguata, M. R., R. L. Chazdon, J. S. Denslow, J. M. Dupuy y L. Andreson. 1997. Structure and Floristics of Secondary and Old-Growth Forest Stands in Lowland Costa Rica. *Plant Ecology* 132(1): 107-120.

- Guariguata, M. R. y R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest and Ecology Management* 148: 185-206.
- Guariguata, M. R. y R. Ostertag. 2002. Sucesión secundaria. Pp. 591-623. En: Guariguata M. R. y Kattan G. H. (eds.). *Ecología y Conservación de bosques neotropicales*. Libro Universitario Regional. Cartago, Costa Rica.
- Guevara, M. y F. Campos. 2003. Identificación de Áreas Prioritarias para la Conservación de Cinco Ecorregiones en América Latina: GEF/1010-00-14, Ecorregión Chocó – Darien, Panamá – Colombia – Ecuador. UN, UNEP, GEF TNC The Nature Conservancy y NatureServe.
- Hanke, J. E. y D. W. Wichern. Pronóstico en los negocios. Octava edición. Pearson Education. México. 552 pp.
- Hallé, F. 1999. Un mundo sin invierno. Los trópicos: naturaleza y sociedad. Fondo de Cultura Económica. México. 306 pp.
- Hilbe J. M. 2011. Negative Binomial Regression. Cambridge University Press, 2nd Edition. United Kingdom. Pp. 576. En
http://books.google.co.ve/books?hl=es&lr=&id=DDxEGQuqkJoC&oi=fnd&pg=PR5&dq=negative+binomial+regression&ots=Df76kQKJpo&sig=W9_SqLkBLQNUqrXJPKg7UBeKH4#v=onepage&q&f=false [Último acceso: 25 de febrero 2012].
- Hill, R. 1924. A lens for whole sky photographs. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 50: 227-235.
- Hogan, K. P. y Machado J. L. 2002. La luz solar: consecuencias biológicas y medición. Pp. 119-143. En: Guariguata, M. R. y Kattan G. H. (eds.). *Ecología y Conservación de bosques neotropicales*. Libro Universitario Regional. Cartago, Costa Rica.
- Holl, K. D. 1999. Factor Limiting Tropical Rain Forest Regeneration in Abandoned Pasture: Seed Rain, Seed Germination, Microclimate, and Soil. *Biotropica* 31(2): 229-242.
- Holl, K. D., M. E. Loik, E. H. V. Lin y I. A. Samuels. 2000. Tropical Montane Forest Restoration in Costa Rica: Overcoming Barriers to Dispersal and Establishment. *Restoration Ecology* 8(4): 339-349.
- Iriarte, S. V. B. y R. L. Chazdon. 2005. Light-dependent seedling survival and growth of four tree species in Costa Rican Second-growth rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 21:383-395.
- Jara, L. F. 1996. Biología de semillas forestales. CATIE, DINIDA Forest Seed Center. Costa Rica. 31 Pp.
- Jerez, M., A. Quevedo, Y. Moret, M. Plonczak, V. Garay, L. Vincent, L. Rodríguez, D. Silva. 2011. Ensayos de regeneración natural inducida y de plantaciones con especies nativas en los bosques de los llanos occidentales de Venezuela: potencial y limitaciones para la recuperación de bosques tropicales degradados. Pp. 23-48. En: Herrera, F. y I. Herrera (eds.). *La restauración ecológica en Venezuela: Fundamentos y experiencias*. Ediciones IVIC. Venezuela.

- Jørgensen, P.M. y S. León-Yáñez (eds.). 1999. Catalogue of the vascular plants of Ecuador. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 75: i–viii, 1–1182.
- Kabakoff, R. P. y R. L. Chazdon. 1996. Effects of canopy species dominance on understory light availability in low-elevation secondary forest stands in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 12: 779-788.
- Kattan, G. H. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. En: Guariguata M. R. y Kattan G. H. (eds.). Pp. 561-590. *Ecología y Conservación de bosques neotropicales*. Libro Universitario Regional. Cartago-Costa Rica.
- Kobe, R. K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology* 80(1): 187-201.
- Krause, G. H., K. Winter, S. Matsubara, B. Krause, P. Jahns, A. Virgo, J. Aranda y M. García. 2012. Photosynthesis, photoprotection, and growth of shade-tolerant tropical tree seedlings under full sunlight. 113: 273-285.
- Kvist, L. P., L. E. Skog, J. L. Clark y R. W. Dunn. 2004. The family Gesneriaceae as example for the Biological extinction in Western Ecuador. *Lyonia*. 6(2): 127– 51.
- Lamprecht, H. 1990. *Silvicultura en los trópicos*. Alemania, GTZ. 335 p.
- Laska, M. S. 1997. Structure of Understory Shrub Assemblages in Adjacent Secondary and Old Growth Tropical Wet Forest, Costa Rica. *Biotropica*: 29(1): 29-37.
- López, A. J. y R. Pérez. Curso 2010-2011. Modelos con variables cualitativas. Departamento de economía aplicada. Universidad de Oviedo. 1-28 pp. En: <http://ocw.uniovi.es/mod/resource/view.php?id=3648>
- Lovelock, C. E., T. A. Kursar, J. B. Skillman and K. Winter. 1998. Photoinhibition in tropical forest understorey species with short- and long-lived leaves. *Functional Ecology* 12: 553-560.
- Lozada, J. R., J. R. Guevara, P. Soriano y M. Costa. 2006. Estructura y composición florística de comunidades secundarias en patios de rolas abandonados, Estación Experimental Caparo, Barinas, Venezuela. *Interciencia* 31(11): 828-835.
- Lozano-Useche, F., W. Herrera-Valencia y G. Viera. 2011. Desarrollo inicial de *Aniba rosaeodora* Ducke en claros artificiales de bosque primario, Amazonía Central Brasileira. *Ingenierías & Amazonía* 4(1): 5-18.
- Maldonado-Lince, G. 1979. La reforma agraria en el Ecuador, una lucha por la justicia. *Nueva sociedad* 41: 14-29. [Último acceso: 28 de julio 2012].
- Martínez, A. 2011. Variables dummy en modelos de regresión. En: <http://cienciasempresariales.info/variables-dummy-en-modelos-de-regresion/> [Último acceso: 28 de julio 2012].
- Martínez-Ramos, M. 2008. Grupos funcionales. En: *Capital natural de México, Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México, pp. 365-412.
- Martínez-Ramos, M. y X. García-Orth. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80: 69-84.

- McKenzie, M. 1994. La política y la gestión de la energía rural: la experiencia del Ecuador. Quito, FLACSO.
- Mecham, J. 2001. Causes and consequences of deforestation in Ecuador. Centro de Investigaciones de los Bosques Tropicales – CIBT.
- Meli, P. 2003. Restauración Ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia* 20(10): 581-598.
- Ministerio del Ambiente. 2011. Mapa de deforestación del Ecuador continental. Programa Socio Bosque. Quito, Ecuador. En:
<http://www.ambiente.gob.ec/?q=search/node/Deforestaci%C3%B3n&page=1>
 [Último acceso: 25 de febrero 2012].
- Montgomery, R. A. y R. L. Chazdon. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131: 165-174.
- Montgomery, R. A. y R. L. Chazdon. 2001. Forest Structure, Canopy Architecture, and Light Transmittance in Tropical Wet Forest. *Ecology* 82(10): 2707-2718.
- Morales, C. O. 2009. Caracterización florística y estructural de tres fragmentos boscosos secundarios en Cartago, Costa Rica. *Biología Tropical* 57(1): 69-82.
- Morales-Enríquez, E. 2001. Introducción a la Econometría. Abya Ayala. Tomo I Capítulo 1-6. Quito, Ecuador. 294 pp.
- Morán, R. C. 1987. Monograph of the Neotropical Fern Genus *Polybotrya* (Dryopteridaceae). *Illinois Natural History Survey Bulletin* 34(1):1-138.
- Mutke, J. 2001. Forest structure and tree species composition of the submontane rainforest at Río Guajalito, Pp. 25-45. En: Nieder, J. and W. Barthlott (eds). The flora of the Río Guajalito mountain rain forest (Ecuador). Results the Bonn – Quito epiphyte project. Funded by the Volkswagen Foundation (Vol 1 of 2). Bonn, Germany.
- Myers, N. 1988. Threatened Biotas: “Hot Spots” in Tropical Forest. *The Environmentalist* 8(3): 187-208.
- Navarro, A., F. Utzetb, P. Puigb, J. Caminala y M. Martín. 2001. La distribución binomial negativa frente a la de Poisson en el análisis de fenómenos recurrentes. *Gaceta Sanitaria* 15 (5): 447-452.
- Nepstad D. C., C. Uhl, Pereira C. A. y Cardoso da Silva J. M. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76: 25-39.
- Nicotra, A. B., R. L. Chazdon y S. V. B. Iriarte. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedlings regeneration in tropical wet forest. *Ecology* 80: 1908-1926.
- Neill, D. A. 1999. Geología, Pp. 5-7. En: Jørgensen, P. y S. León-Yáñez (eds.). Catalogue of the vascular plants of Ecuador. Monographs Systematic Botany from Missouri Botanical Garden 75.
- Neill, D. A. y P. M. Jørgensen. 1999. Climas, Pp. 8-13. En: Jørgensen, P. y S. León-Yáñez (eds.). Catalogue of the vascular plants of Ecuador. Monogr. Monographs Systematic Botany from Missouri Botanical Garden 75.

- Neill, D. A., J. L. Clark, H. Vargas y T. Núñez. 1999. Botanical Exploration of Mache-Chindul Mountains, Northwestern Ecuador. Final Project Report submitted to the National Geographic Society, Committee for Research and Exploration, for NGS Grant # 5857-97.
- Nichols, D. P. 1998. Choosing an intraclass correlation coefficient. UCLA: Statistical Consulting Group. En: <http://www.ats.ucla.edu/stat/spss/library/whichicc.htm> [Último acceso: 25 de febrero 2012].
- Ostertag, R. 1998. Belowground effects of canopy gaps in a tropical wet forest. *Ecology* 79(4): 1294-1304.
- Osunkoya, O. O., J. E. Ash, A. W. Graham y M. S. Hopkins. 1993. Growth of tree seedlings in tropical rain forests of North Queensland, Australia. *Journal of Tropical Ecology* 9:1-18.
- Paramá, R. y A. Gallardo. 2004. Efecto de una perturbación intensa sobre las propiedades edáficas de dos bosques templados del sureste de los Estados Unidos. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*. 20: 197-202.
- Pearson, T. R. H., D.F. R. P. Burslem, C. E. Mullins y J. W. Dalling. 2002. Germination ecology of neotropical pioneers: Interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology* 83(10): 2798-2807.
- Pickett, S.T. A., S. L. Collins y J. J. Armesto. 1987. Models, Mechanisms and Pathways of Succession. *The Botanical Review* 53(3): 335-371.
- Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits.
- Rich, P. M. 1990. Characterizing Plant Canopies with Hemispherical Photographs. *Remote Sensing Reviews* 5: 13-29.
- Rich, P. M., J. Wood, D. A. Vieglais, K. Burek y N. Webb. 1999. Hemiview User Manual. Delta-T Devices, Cambridge, UK.
- Ritter, E., L. Dalsgaard y K. S. Einhor. 2005. Light, temperature and soil moisture regimes following gap formation in a semi-natural beech-dominated forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 206: 15–33.
- Rogers, A. E. 2008. Regeneration Pattern and Process in Tropical Secondary Forest: How Recruitment Dynamics Limit Succession. PhD Dissertation. UCLA. 110 páginas.
- Romell, E. 2007. Artificial gaps and the establishment of planted dipterocarp seedlings in *Macaranga spp.* Dominated secondary tropical rain forest of Sabah, Borneo. Department of Silviculture Umeå, Reports No. 66. 26 pp.
- Romo-Reátegui, M. 2005. Efectos de la luz en el crecimiento de plántulas de *Dipteryx micrantha* Harms “Shihuahuco” transplantadas a sotobosque, claros y plantaciones. *Ecología Aplicada* 4(1,2): 1-8.
- Roxburgh, J. R. y D. Kelly. 1995. Uses and Limitations of Hemispherical Photography for Estimating Forest Light. *Environments New Zealand Journal of Ecology* 19(2): 213-217.

- Russell, A. E., J. W. Raich y P. M. Vitousek. 1998. The ecology of climbing fern *Dicranopteris linearis* on windward Mauna Loa, Hawaii. *Journal of Ecology* 86: 765-779.
- Saldarriaga, J. G., D. C. West, M. L. Tharp y C. Uhl. 1988. *Journal Ecology* 76(4) 938-958.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.
- Segnini, S. E. 2010. Escogiendo un Método Estadístico: Manual Práctico para las Ciencias Biológicas. Universidad de Los Andes, Facultad de ciencias, Departamento de Biología. Mérida, Venezuela. 193pp.
- Sierra, R., C. Cerón, W. Palacios y R. Valencia. 1999. Tipos de Vegetación del Ecuador Continental. Escala 1:1.000.000. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF, Wildlife Conservation Society y EcoCiencia. Quito.
- Sierra, R. 1999. Vegetación remanente del Ecuador continental, circa 1996. 1:1.000.000. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y Wildlife Conservation Society. Quito.
- Slocum, M., T. M. Aide, J. K. Zimmerman y L. Navarro. 2000. La vegetación leñosa en helechales y bosques de ribera en la Reserva Científica Ébano Verde, República Dominicana. *Moscosa* 11: 38-56
- Smith, J., C. Sabogal, W. de Jong y D. Kaimowitz. 1997. Bosques como recursos para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América Latina. CIFOR Occasional Paper 13: 1-31.
- Soriano-Soto, M. D. y V. Pons-Martí. 2001. Prácticas de Edafología y Climatología. Editorial Universidad Politécnica de Valencia. 140 pp.
- <http://books.google.co.ve/books?id=dcgPLGCI32UC&printsec=frontcover&hl=es#v=onepage&q&f=false> [Último acceso: 25 de mayo 2012].
- Stattersfield, A. J., Crosby, M. J., Long, A. J. y Wege, D. C. 1998. Endemic Bird Areas of the world: priorities for biodiversity conservation. Cambridge, UK: BirdLife International (BirdLife Conservation Series no. 7). The International Tropical Timber Organization (ITTO). 2002. ITTO Guidelines for the restoration, management and rehabilitation of degraded and secondary tropical forests. ITTO Policy Development Series No. 13.
- Tiedeman, K. 2001. Der Wasserhaushalt der Nebelwälder im Schutzgebiet 'Bilsa' (Ecuador) und das Wiederaufforstungspotential angrenzender Weideflächen. PhD Dissertation. RWTH Aachen. 126 páginas más el apéndice.
- USDA. 2008. Soil Quality Indicators: Bulk Density.
- USDA. 1999. Evaluación de la Calidad y Salud del Suelo.
- Uhl, C., R. Buschbacher, E. A. S. Serrão. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *J. Ecol.* 76:663-681.
- Vallejo, L. M. y E. C. Maldonado. 1986. Mapa General de Suelos del Ecuador. Escala 1:1.000.000.

- Vieira, I. C. G., Uhl, C. and Nepstad, D. 1994. The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a 'succession facilitator' in an abandoned pasture, Paragominas, Amazônia. *Vegetatio* 115: 91-99.
- Villar, J. 2007. Análisis de residuos: Gráfico. Curso de Estadística 2. Departamento de matemáticas, Universidade da Coruña. En: http://dm.udc.es/assignaturas/estadistica2/sec9_3.html [Último acceso: 28 de julio 2012].
- Villar, R., J. Ruiz-Robledo, J. L. Quero, H. Poorter, F. Valladares y T. Maranon. 2008. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: Valladares, F. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante (Segunda edición)*. Páginas 193-230. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF, S. A., Madrid. ISBN: 978-84-8014-738-5.
- Walter, H. 1971. *Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation*. Great Britain. 539 pp.
- Walter, H. y E. Medina. 1971. Caracterización climática de Venezuela sobre la base de estaciones particulares. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*. Tomo XXIX. No. 119-120.
- Whitmore, T. C. 1975. *Tropical rainforests of the far east*. Clarendon, Oxford. 376 pp.
- WingChing-Jones, R., G. Cabalceta-Aguilar y A. Alvarado-Hernández. 2009. Impacto del pastoreo con ganado Holstein y Jersey sobre la densidad aparente de un andisol. *Agronomía Mesoamericana* 20(2): 371-379.
- Zas, R. 2006. Consecuencias de la estructura espacial de los datos en el diseño y análisis de experimentos de campo. *Ecosistemas* 15(3): 107-114.
- Zimmerman, J. K., J. B. Pascarella y T. M. Aide. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8(4): 350-360.

IX. ANEXOS

Anexo 1. No. de tallos $\geq 1,3$ m de altura por parcela. Pa ac = *Palicourea acantahcea*, Os cf. br = *Ossaea cf. brenesi*, He spp = *Heliconia spp.*

Réplicas	Tratamientos	Tamaño de la parcela (m2)	Leñosas			Palmas	Helechos	Herbáceas He spp.
			Otras	Os cf. br	Pa ac			
1	C	106	103	47	20	1		
2	C	108	58	71	29	3	1	3
3	C	90	65	38	15	2	3	9
4	C	153	64	12	33	3	2	
5	C	81	52	1	11	3		
6	C	126	61	7		3	1	20
7	C	90	65	4	3	23		5
1	H	115	69	64	36	1	3	4
2	H	84	37	2	10	2	1	1
3	H	104	87	8	64	2	4	1
4	H	104	50	1	16	5		17
5	H	94	47	8	44	1	2	
6	H	118	42	6		5		41
7	H	120	32	6	8	7		10
1	L	90	62	12	53	2		2
2	L	140	70	60	28	4	1	1
3	L	99	69	16	1	13	2	7
4	L	130	101	2	51	2	1	32
5	L	130	90	13	64	4	2	12
6	L	109	77	4		12		13
7	L	74	51	10	3	13		1
1	LH	116	77	11	30		1	
2	LH	86	61	12	11	5		5
3	LH	114	66	21	41	13		3
4	LH	98	66	1	50	1	9	
5	LH	99	49	2	34	1	33	
6	LH	120	79	2		15		23
7	LH	116	57	3	1	4		14

Anexo 2. Plantas juveniles (20-130 cm de altura) encontradas en bosque secundario. * = especie endémica. M = bosque maduro, S/G = bosque secundario o generalista, NC = no clasificado; A = árbol de dosel, As = árbol de subdosel, a = arbusto; P = palma de dosel, Ps = palma de subdosel, p = plama de dotobosque

Identificación taxonómica	Género	Familia	Clasificación sucesional	Forma de vida	Cantidad de individuos
<i>Acalypha diversifolia</i>	Acalypha	Euphorbiaceae	S/G	a	1
<i>Aegiphila alba</i>	Aegiphila	Lamiaceae	S/G	As	1
<i>Amphitecna latifolia</i>	Amphitecna	Bignoniaceae	M	As	5
<i>Anemopaegma chrysanthum</i>	Arrabidaea	Bignoniaceae	S/G	L	2
<i>Aniba sp. 2</i>	Aniba	Lauraceae	M	As	15
<i>Anomospermum sp.</i>	Anomospermum	Menispermaceae	M	L	1
<i>Ardisia croatii subsp. correae</i>	Ardisia	Primulaceae	M	As	2
<i>Arrabidaea sp.</i>	Anemopaegma	Bignoniaceae	S/G	L	1
<i>Bactris setulosa</i>	Bactris	Arecaceae	M	Ps	11
<i>Beilschmiedia alloiophylla</i>	Beilschmiedia	Lauraceae	M	A	23
<i>Calatola columbiana</i>	Calatola	Icacinaceae	M	As	1
<i>Carapa megistocarpa*</i>	Carapa	Meliaceae	M	As	6
<i>Carica microcarpa subsp. baccata</i>	Carica	Caricaceae	M	As	2
<i>Carpotroche platyptera</i>	Carpotroche	Achariaceae	M	a	2
<i>Casearia arborea</i>	Casearia	Salicaceae	S/G	A	2
<i>Castilla elastica</i>	Castilla	Moraceae	S/G	A	46
<i>Cestrum sp.</i>	Cestrum	Solanaceae	S/G	As	1
<i>Chomelia tenuiflora</i>	Chomelia	Rubiaceae	M	As	1
<i>Chrysochlamys macrophylla</i>	Chrysochlamys	Clusiaceae	M	a	6
<i>Cinnamomum triplinerve</i>	Cinnamomum	Lauraceae	M	As	2
<i>Cissus sp.</i>	Cissus	Vitaceae	S/G	L	5
<i>Clavija eggersiana*</i>	Clavija	Primulaceae	M	a	1
<i>Coccoloba mollis</i>	Coccoloba	Polygonaceae	M	A	1
<i>Coccoloba sp.</i>	Coccoloba	Polygonaceae	M	A	1
<i>Cordia cf. eriostigma</i>	Cordia	Boraginaceae	S/G	A	3
<i>Cordia hebeclada</i>	Cordia	Boraginaceae	S/G	As	2
<i>Cordia mexicana</i>	Cordia	Boraginaceae	S/G	A	3
<i>Coussarea latifolia</i>	Coussarea	Rubiaceae	M	As	10
<i>Cupania cinerea</i>	Cupania	Sapindaceae	S/G	A	6
<i>Cupania livida</i>	Cupania	Sapindaceae	M	A	3
<i>Cybianthus kayapii</i>	Cybianthus	Primulaceae	M	a	3
<i>Dicranostyles sp.</i>	Dicranostyles	Convolvulaceae	M	L	5
<i>Diospyros esmereg*</i>	Diospyros	Ebenaceae	M	A	11
<i>Diospyros sp.</i>	Diospyros	Ebenaceae	M	As	3
<i>Dussia lehmannii</i>	Dussia	Fabaceae	M	A	9
<i>Dussia sp. 2</i>	Dussia	Fabaceae	M	As	1
<i>Eschweilera rimbachii</i>	Eschweilera	Lecythidaceae	M	a	4
<i>Eugenia sp.</i>	Eugenia	Myrtaceae	M	a	3
<i>No identificada</i>	No identificado	Fabaceae	M	As	2
<i>Faramea sp.</i>	Faramea	Rubiaceae	M	a	15
<i>Ficus sp.</i>	Ficus	Moraceae	S/G	H	1
<i>Geissanthus sp.</i>	Geissanthus	Primulaceae	S/G	a	3
<i>Geonoma cuneata</i>	Geonoma	Arecaceae	S/G	p	2
<i>Geonoma sp.</i>	Geonoma	Arecaceae	S/G	p	1

Anexo 2. (Continuación)

<i>Gloeospermum grandifolium</i>	Gloeospermum	Violaceae	M	As	1
<i>Grias peruviana</i>	Grias	Lecythidaeeae	M	A	1
<i>Guarea kunthiana</i>	Guarea	Meliaceae	M	A	48
<i>Guarea macrophylla</i>	Guarea	Meliaceae	M	As	2
<i>Gutteria sp.</i>	Gutteria	Annonaceae	M	As	1
<i>Gustavia dodsonii*</i>	Gustavia	Lecythidaeeae	M	A	8
<i>Heisteria pacifica</i>	Heisteria	Olacaceae	M	As	9
<i>Hernandia didymantha</i>	Hernandia	Hernandiaceae	M	As	1
<i>Herrania balaensis*</i>	Herrania	Malvaceae	M	a	1
<i>Hippotis comosa*</i>	Hippotis	Rubiaceae	M	a	15
<i>Inga cf. laurina</i>	Inga	Fabaceae	S/G	As	3
<i>Inga cf. rusbyi</i>	Inga	Fabaceae	S/G	A	60
<i>Inga silanchensis*</i>	Inga	Fabaceae	S/G	A	40
<i>Inga sp.</i>	Inga	Fabaceae	S/G	As	2
<i>Iriartea deltoidea</i>	Iriartea	Arecaceae	M	P	33
<i>Klarobelia megalocarpa*</i>	Klarobelia	Annonaceae	M	As	5
<i>Lacmellea speciosa</i>	Lacmellea	Apocynaceae	S/G	A	2
<i>No identificada</i>	No identificado	Lauraceae	M	As	1
<i>Leandra sp.</i>	Leandra	Melastomataceae	S/G	a	5
<i>Macrobium colombianum</i>	Macrobium	Fabaceae	M	A	18
<i>Malvaviscus concinnus</i>	Malvaviscus	Malvaceae	S/G	L	2
<i>Margaritaria nobilis</i>	Margaritaria	Phyllanthaceae	S/G	As	2
<i>Matisia castano</i>	Matisia	Malvaceae	M	As	6
<i>Matisia palenquiana*</i>	Matisia	Malvaceae	M	A	38
<i>Maytenus macrocarpa</i>	Maytenus	Celastraceae	M	A	8
<i>No identificada 1</i>	No identificado	Melastomataceae	S/G	a	3
<i>No identificada 2</i>	No identificado	Melastomataceae	S/G	a	3
<i>Meliosma occidentalis</i>	Meliosma	Sabiaceae	M	As	18
<i>Mikania decora</i>	Mikania	Asteraceae	S/G	L	2
<i>Nectandra cf. purpurea</i>	Nectandra	Lauraceae	M	A	34
<i>No identificada</i>	No identificado	Desconocida 2	M	L	2
<i>Ocotea sodiroana*</i>	Ocotea	Lauraceae	M	A	13
<i>Oenocarpus bataua</i>	Oenocarpus	Arecaceae	M	P	15
<i>Ossaea cf. brenesii</i>	Ossaea	Melastomataceae	S/G	a	15
<i>Otoba gordoniiifolia</i>	Otoba	Myristicaceae	M	A	86
<i>Palicourea acanthacea</i>	Palicourea	Rubiaceae	S/G	a	13
<i>Palicourea sp. 1</i>	Palicourea	Rubiaceae	S/G	a	4
<i>Palicourea sp. 2</i>	Palicourea	Rubiaceae	S/G	a	2
<i>Passiflora macrophylla</i>	Passiflora	Passifloraceae	S/G	a	4
<i>Passiflora pittieri</i>	Passiflora	Passifloraceae	M	L	3
<i>Patinoa almirajo</i>	Patinoa	Malvaceae	M	As	1
<i>Paullinia bilobulata</i>	Paullinia	Sapindaceae	M	L	3
<i>Paullinia bracteosa</i>	Paullinia	Sapindaceae	M	L	2
<i>Paullinia capreolata</i>	Paullinia	Sapindaceae	S/G	L	17
<i>Paullinia cf. fimbriata</i>	Paullinia	Sapindaceae	S/G	L	2
<i>Paullinia dasystachya</i>	Paullinia	Sapindaceae	M	L	7
<i>Paullinia sp. 2</i>	Paullinia	Sapindaceae	S/G	L	1
<i>Paullinia sp.1</i>	Paullinia	Sapindaceae	S/G	L	1
<i>Pentagonia grandiflora*</i>	Pentagonia	Rubiaceae	S/G	As	17
<i>Pentagonia macrophylla</i>	Pentagonia	Rubiaceae	M	As	3

Anexo 2. (Continuación)

<i>Perebea xanthochyma</i>	Perebea	Moraceae	S/G	As	4
<i>Perrottetia sessiliflora</i>	Perrottetia	Dipentodontaceae	M	As	1
<i>Pholidostachys synanthera</i>	Pholidostachys	Arecaceae	M	p	8
<i>Pithecoctenium cf. crucigerum</i>	Pithecoctenium	Bignoniaceae	S/G	L	5
<i>Pleurothyrium cinereum</i>	Pleurothyrium	Lauraceae	M	A	1
<i>Posoqueria latifolia</i>	Posoqueria	Rubiaceae	S/G	As	2
<i>Pouteria multiflora</i>	Pouteria	Sapotaceae	M	A	1
<i>Pouteria sp. 1</i>	Pouteria	Sapotaceae	M	A	1
<i>Pouteria sp.2</i>	Pouteria	Sapotaceae	M	A	1
<i>Pouteria torta</i>	Pouteria	Sapotaceae	M	A	5
<i>Prestoea decurrens</i>	Prestoea	Arecaceae	M	p	16
<i>Prestonia rotundifolia*</i>	Prestonia	Apocynaceae	S/G	L	21
<i>Prestonia sp.</i>	Prestonia	Apocynaceae	NC	L	1
<i>Psychotria esmeraldana*</i>	Psychotria	Rubiaceae	S/G	a	3
<i>Psychotria pilosa</i>	Psychotria	Rubiaceae	S/G	a	23
<i>Randia armata</i>	Tocoyena	Rubiaceae	M	As	3
<i>Rinorea apiculata</i>	Rinorea	Violaceae	M	As	1
<i>Salacia macrantha</i>	Salacia	Celastraceae	M	As	12
<i>Securidaca calophylla</i>	Securidaca	Polygalaceae	S/G	L	1
<i>Siparuna multiflora*</i>	Siparuna	Siparunaceae	S/G	a	2
<i>Socratea exorrhiza</i>	Socratea	Arecaceae	M	P	6
<i>Socratea sp.</i>	Socratea	Arecaceae	M	P	47
<i>Solanum cf. lepidotum</i>	Solanum	Solanaceae	S/G	a	1
<i>Sorocea jaramilloi</i>	Sorocea	Moraceae	M	A	26
<i>Strychnos sp.</i>	Strychnos	Loganiaceae	M	L	3
<i>Swartzia haughtii*</i>	Swartzia	Fabaceae	M	As	1
<i>Tabernaemontana amigdalifolia</i>	Tabernaemontana	Apocynaceae	M	a	1
<i>Talisia macrophylla</i>	Talisia	Sapindaceae	M	As	2
<i>Tetrapteryx glabrifolia</i>	Tetrapteryx	Malpighiaceae	S/G	L	1
<i>Tetrorchidium andinum</i>	Tetrorchidium	Euphorbiaceae	S/G	As	2
<i>Tournefortia gigantifolia</i>	Tournefortia	Boraginaceae	S/G	a	1
<i>Tovomita weddelliana</i>	Tovomita	Clusiaceae	M	As	3
<i>Trichilia sp.</i>	Trichilia	Meliaceae	M	As	2
<i>Virola dixonii</i>	Virola	Myristicaceae	M	A	51
<i>Vismia sprucei</i>	Vismia	Hypericaceae	S/G	A	1
<i>Witheringia solanacea</i>	Witheringia	Solanaceae	S/G	a	1
Total general					1073

Anexo 3. No. de individuos y especies (correspondientes al estado sucesional bosque maduro) en las cuales se evaluó el crecimiento por un periodo de 6 meses después de haber sido sometidas a cuatro tratamientos de remoción de cobertura en el bosque secundario. C = Control, H = Herbáceas, L = Leñosas, LH = Leñosas y herbáceas

Especies	Tratamientos				Total general
	C	H	L	LH	
<i>Otoba gordoniiifolia</i>	17	18	26	21	82
<i>Virola dixonii</i>	8	7	9	27	51
<i>Guarea kunthiana</i>	4	8	22	12	46
<i>Socratea</i> sp.		6	13	8	44
<i>Matisia palenquiana</i>	6	6	15	11	38
<i>Iriartea deltoidea</i>	8	9	10	5	32
<i>Nectandra</i> cf. <i>purpurea</i>	2	6	13	11	32
<i>Sorocea jaramilloi</i>	3	7	9	5	24
<i>Beilschmiedia alloiophylla</i>	11	2	4	5	22
<i>Macrobium colombianum</i>		9	3	5	17
<i>Meliosma occidentalis</i>	4	5	5	3	17
<i>Faramea</i> sp.	2		7	6	15
<i>Hippotis comosa</i>	2	5	3	5	15
<i>Oenocarpus bataua</i>	7	2	2	4	15
<i>Prestoea decurrens</i>	3	5	3	4	15
<i>Aniba</i> sp. 2	1	4	2	7	14
<i>Ocotea sodiroana</i>	5	2	2	4	13
<i>Salacia macrantha</i>	4		6	2	12
<i>Bactris setulosa</i>	3	4	2	1	10
<i>Coussarea latifolia</i>	4	2	1	3	10
<i>Diospyros esmereg</i>		6	1	3	10
<i>Dussia lehmannii</i>	3		2	4	9
<i>Heisteria pacifica</i>	5	2	1	1	9
<i>Gustavia dodsonii</i>		3	1	4	8
<i>Maytenus macrocarpa</i>	5		2	1	8
<i>Pholidostachys synanthera</i>		7	1		8
<i>Paullinia dasystachya</i>		2		5	7
<i>Carapa megistocarpa</i>	3	1		2	6
<i>Chrysochlamys macrophylla</i>	2	1	2	1	6
<i>Matisia castano</i>	2	1	3		6
<i>Socratea exorrhiza</i>	4		1	1	6
<i>Amphitecna latifolia</i>	3			2	5
<i>Klarobelia megalocarpa</i>	1	2	1	1	5
<i>Pouteria torta</i>	2		1	2	5
<i>Dicranostyles</i> sp.				4	4
<i>Eschweilera rimbachii</i>			1	3	4
<i>Cupania livida</i>	1		2		3
<i>Cybianthus kayapii</i>	1		2		3
<i>Diospyros</i> sp.	1	2			3
<i>Eugenia</i> sp.	2			1	3
<i>Passiflora pittieri</i>	1	1		1	3
<i>Paullinia bilobulata</i>	1	2			3
<i>Pentagonia macrophylla</i>		2		1	3
<i>Randia armata</i>	1		1	1	3
<i>Strychnos</i> sp.	2			1	3
<i>Tovomita weddelliana</i>	1	1		1	3
<i>Ardisia croatii</i> subsp. <i>correae</i>	1	1			2
<i>Carica microcarpa</i> subsp. <i>baccata</i>		1	1		2
<i>Carpotroche platyptera</i>				2	2
<i>Cinnamomum triplinerve</i>		2			2

Anexo 3. (Continuación)

<i>Fabaceae</i> sp.	2				2
<i>Guarea macrophylla</i>		1	1		2
NI 2				2	2
<i>Paullinia bracteosa</i>		1	1		2
<i>Talisia macrophylla</i>				2	2
<i>Trichilia</i> sp.	1		1		2
<i>Anomospermum</i> sp.		1			1
<i>Calatola columbiana</i>		1			1
<i>Chomelia tenuiflora</i>		1			1
<i>Clavija eggersiana</i>				1	1
<i>Coccoloba mollis</i>	1				1
<i>Coccoloba</i> sp.	1				1
<i>Dussia</i> sp. 2				1	1
<i>Gloeospermum grandifolium</i>				1	1
<i>Grias peruviana</i>		1			1
<i>Guatteria</i> sp.		1			1
<i>Hernandia didymantha</i>				1	1
<i>Herrania balaensis</i>	1				1
<i>Lauraceae</i>			1		1
<i>Patinoa almirajo</i>				1	1
<i>Perrottetia sessiliflora</i>				1	1
<i>Pleurothyrium cinereum</i>	1				1
<i>Pouteria multiflora</i>	1				1
<i>Pouteria</i> sp. 1				1	1
<i>Pouteria</i> sp.2			1		1
<i>Rinorea apiculata</i>			1		1
<i>Swartzia haughtii</i>		1			1
<i>Tabernaemontana amigdalifolia</i>	1				1
Total individuos	162	152	186	202	702
Total especies	47	43	42	50	78