

## 1. INTRODUCCIÓN

Una de las principales causas por las cuales la diversidad biológica se reduce en Colombia es la transformación y disminución de la cobertura vegetal nativa de los bosques (Kattan 1997; 2002). Sólo en la cordillera Central se registraron a mediados de la década de los 80, una deforestación del 60% (Hilty 1985; Arango 1994, Samper 1999); Kattan (1997) sugiere que esta es una de las regiones colombianas más afectadas por la transformación de ecosistemas naturales.

Es evidente que esta pérdida sin precedentes de hábitat y biodiversidad, ha generado en las últimas décadas un interés mundial por proteger la diversidad biológica (Primack 2002). Por ello, se desarrolló una nueva área integrada como respuesta a la necesidad de enfrentar estos cambios, conocida como *biología de la conservación*. Esta tiene como objetivos; documentar toda la variabilidad de diversidad biológica en la tierra; investigar el impacto humano sobre las especies, comunidades, y ecosistemas; y desarrollar aproximaciones prácticas con las que se pueda prevenir la extinción de especies, mantener su variación genética, proteger y restaurar las comunidades biológicas y sus funciones ecológicas asociadas (Wilson 1992; Meffe & Carroll 1997; Primack 2002).

Dentro de este contexto, el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), por medio del proyecto Andes, busca evaluar la biodiversidad asociada a diferentes elementos del paisaje rural en los andes colombianos e implementa herramientas de manejo del paisaje que permite su conservación (Pardo *et al.* 2003).

Para el departamento del Quindío, zona con alta presión poblacional y alteración de hábitat, el IAvH prioriza el área de estudio en una ventana de 2.500 hectáreas - localizada en el cañón del río Barbas y sus alrededores- por su importancia hídrica y por presentar un mosaico de elementos del paisaje como cañadas con vegetación riparia, plantaciones forestales, potreros y parches de bosques. Dentro de los parches de bosque se destaca la reserva forestal Bremen, prioridad de conservación para la Corporación Autónoma Regional del Quindío, CRQ (Pardo *et al.* 2003).

En la ventana seleccionada el IAvH planificó un diseño de recuperación de cobertura vegetal en áreas degradadas, que acelera los procesos de sucesión y facilita la conexión de los dos fragmentos boscosos más importantes dentro de dicha extensión, el cañón del río Barbas y la reserva forestal de Bremen (Vargas *et al.* 2005). Para tal efecto el IAvH estableció cinco corredores de conexión, que se enriquecen con la siembra aleatoria de 458 especies nativas de la zona, muchas de ellas correspondientes al grupo de las *pioneras arbóreas*, (Vargas *et al.* 2005).

Esta es una experiencia pionera en Colombia que utiliza técnicas sencillas y económicas para la restauración de áreas degradadas en los andes colombianos, (Vargas *et al.* 2005). No obstante, aún se desconoce la ecología de poblaciones vegetales dentro de este proceso de recuperación, donde la sucesión secundaria se está acelerando.

Samper (1999) afirma que la *restauración ecológica* es uno de los eventos naturales más antiguos, y cuando es una práctica iniciada por los seres humanos, suele ser seguida por procesos de regeneración natural en los que las poblaciones, especies y comunidades siguen su dinámica. El mismo autor sugiere que en estos tiempos de conservación, el éxito de los programas de recuperación pueden ser la prueba de nuestra comprensión a los ecosistemas, ya que dichos programas tratan de reconstruir sistemas biológicos a partir de sus componentes.

Las *pioneras arbóreas*, son un grupo ecológico que se supone hace su aparición en las etapas intermedias de los procesos de *sucesión vegetal*, está adaptado para colonizar áreas desmontadas y aparece después del grupo de las *pioneras efímeras*. Ha sido utilizado en la recuperación de los corredores de conexión porque se cree que ellas pueden acelerar el proceso de regeneración natural al proveer nuevas condiciones al ambiente; por ejemplo: proveen de alimento a comunidades de fauna más complejas, y producen sombra y hojarasca que pueden modificar el sustrato y dar lugar a especies arbóreas con requerimientos más específicos.

Sin embargo, los registros sobre la dinámica de estas especies en los andes colombianos, y dentro de procesos de restauración dirigidos por el hombre son pocos. Con el fin de comprender algunos aspectos ecológicos determinantes en la recuperación de la cobertura vegetal, este estudio pretende:

1. Analizar los cambios fluctuantes del número de individuos en pioneras arbóreas, ya que las diferencias de densidad entre especies pueden revelar la influencia de las condiciones ambientales en la Sobrevivencia, reproducción, dispersión de individuos y la dinámica de poblaciones (Brown & Lomolino 1998).

2. Indagar si las poblaciones usadas para restaurar esas áreas presentan incremento de altura y diámetro del tallo.

3. Teniendo en cuenta que el crecimiento de las poblaciones (tanto en su dinámica como el aumento de talla) se inicia con la germinación de las semillas, se busca documentar este aspecto en la condición más utilizada en este proceso de restauración, *vivero*; y comparar este resultado con la condición natural, *campo*.

4. Se describe el patrón fenológico reproductivo, ya que la reproducción es determinante en la dinámica poblacional, también a través de este se pueden suponer interacción con el ambiente y la fauna local, además de proveer fechas para recolectar frutos.

Estos cuatro aspectos proveen información que se complementa, son relativamente económicos, fáciles de registrar y revisten gran importancia en los programas de conservación, manejo forestal y planificación de áreas silvestres.

## 2. JUSTIFICACIÓN

Dado que el ecosistema donde se realiza el estudio se reconoce como un lugar biológicamente importante y altamente modificado, se propone un estudio que se basa en conceptos de ecología, porque se cree que a través de estos se puede evidenciar de manera económica los resultados de la recuperación inducida en ecosistemas fragmentados. Entonces se parte de la siguiente pregunta: **¿Qué relación tienen las pioneras arbóreas en un proceso de restauración como el implementado en los corredores de conexión Barbas-Bremen?**, esta pregunta es parcialmente resuelta a través de la evaluación de varios aspectos ecológicos de este tipo de especies, que a su vez aporta información sobre el comportamiento de las pioneras arbóreas en procesos de restauración, ya sea naturales o inducidos.

Por otro lado, fueron seleccionadas especies correspondientes al grupo ecológico de pioneras arbóreas por su protagonismo inherente en las etapas intermedias de los *procesos sucesionales*, ya que se supone, que su presencia en áreas desmontadas va a garantizar el establecimiento de comunidades mas complejas, y si esto sucede puede significar el éxito del programa de restauración.

Además, son pocos los estudios dedicados a estas diez especies en los andes colombianos.

### 3. MARCO TEÓRICO

La secuencia de estrategias y formas de vida que aparecen en lugares abandonados se registran al estudiar la estructura y función de los bosques secundarios a lo largo del tiempo (Guariguata & Ostertag 2002). Finegan (1992) menciona algunas características de los bosques que emergen de sucesiones secundarias como: desarrollo sobre suelos degradados por el uso agropecuario, presencia de propágulos de plantas, individuos remanentes, banco de semillas, tocones de especies presentes antes de la intervención humana que rebrotan, y especies arbóreas sembradas por el agricultor. La presencia en el sitio de estos elementos determinan que la sucesión secundaria se inicia inmediatamente al abandonarse el sitio o incluso antes.

Grime (1982) describe a grande rasgos la sucesión secundaria como la secuencia entre la presencia de herbáceas perennes, seguida por arbustos y finalmente árboles.

El término sucesión se aplica a la comunidad vegetal y no al crecimiento de los individuos, y a medida que la comunidad vegetal se desarrolla, ocurren también cambios en la comunidad animal que habita el área (Guariguata & Ostertag 2002). Lo que implica que la sucesión involucra un amplio desarrollo del ecosistema en un área determinada. Por lo tanto, puede definirse como la serie de cambios del ecosistema en un área dada, que conducen progresivamente hacia una estructura y composición más complejas de la comunidad (Holdridge 2000), sin que esto signifique una sola línea de comportamiento o predecibilidad ya que los procesos sucesionales son dominados por la estocasticidad (Vargas *et al.* 2005).

En la actualidad se reconoce la existencia de las estrategias sucesionales del *continuum* r-K en los ecosistemas naturales (Sánchez 2002). Los organismos con estrategias hacia los valores r tienden a incrementar su eficiencia reproductiva, mientras que aquellos con estrategias K hacen énfasis en la utilización de los recursos ambientales. De esta manera, en la medida que avanza la sucesión existe una tendencia a aumentar la selección K y a disminuir la r (Sánchez 2002).

Las especies arbóreas de los bosques tropicales están agrupadas en dos grandes gremios, las pioneras o *heliófitas* (plantas con altos requerimientos de luz) y las no pioneras o *esciófitas* (plantas tolerantes a la sombra) (Pinard *et al.* 1996). Las primeras suelen ser

dispersadas por el viento, producen altas cantidades de semillas, colonizan claros y son de rápido crecimiento. Este grupo, a su vez, se subdivide en: efímeras o durables. Las efímeras son las primeras colonizadoras, se presentan con mayor densidad en claros recientes, tienen ciclo de vida relativamente corto y crecimiento rápido. Mientras que las durables o arbóreas, tienen un ciclo de vida relativamente largo, pueden tener un crecimiento entre rápido y regular, y alcanzar grandes dimensiones tanto en diámetro como en altura (Pinard *et al.* 1996).

Las comunidades pioneras son las más conocidas, dado que los estudios sobre sucesión secundaria se aplican en sucesiones jóvenes, y las etapas más avanzadas de la sucesión solamente se han descrito y pocas veces se han analizado cuantitativamente (Finegan 1992).

Guariguata & Ostertag (2002) sugieren que en algunas regiones del neotrópico durante los primeros cinco a diez años de abandonar un terreno, emerge una vegetación dominada por gramíneas, arbustos y ciperáceas las que con el tiempo van a ser desplazadas por pioneras arbóreas, de altos requerimientos de luz y poco longevas, en especial de los géneros *Cecropia* y *Solanum* y de las familias Melastomataceae y Rubiaceae. Pasado ese periodo, el dosel del bosque se verá conformado típicamente por árboles igualmente heliófitos pero de mayor porte y longevidad, principalmente del género *Alchornea*, entre otros. Con el tiempo, el dosel de estos rodales secundarios puede verse reemplazado por especies tolerantes a la sombra, típicas de bosques primarios. Finegan (1992) menciona que en el neotrópico los géneros de pioneras arbóreas más dominantes son *Cecropia* y *Heliocarpus*.

Vargas (2002), describe a *Cecropia* como el género más importante entre seis que tiene la familia Cecropiaceae, debido a su diversidad y a su papel en los procesos sucesionales. En la zona de estudio se encuentran dos especies: *Cecropia angustifolia* y *Cecropia telealba*.

*Cecropia telealba* es una especie frecuente en bosques secundarios maduros o en claros en el interior de bosques, es de rápido crecimiento y fácil de reconocer por su follaje blanco que contrasta con la vegetación acompañante (Vargas 2002).

La familia Tiliaceae, comprende 46 géneros 680 especies distribuidas en regiones tropicales y subtropicales. *Heliocarpus americanus* es un árbol frecuente en crecimientos secundarios, es conocida como Balso Blanco (Vargas 2002).

*Solanum* es el género de la familia Solanaceae con mayor número de especies, y el mejor representado en la zona de estudio con 48 de ellas. La especie *Solanum aphyodendron*, es común en el interior de bosques secundarios y bordes de cañadas (Vargas 2002).

La familia tropical y subtropical Melastomataceae está integrada principalmente por arbustos que se desarrollan en la mayoría de los climas. Son fáciles de reconocer por sus hojas opuestas con varios nervios notorios, arqueados, subparalelos al nervio central y convergente hacia el ápice de la lámina. Esta familia esta bien representada en Suramérica y comprende 188 géneros y cerca de 5000 especies. En la zona de estudio están presentes 16 géneros y cerca de 70 especies entre hierbas, arbustos y árboles. El genero *Miconia* es frecuente en crecimientos secundarios y presenta cerca de 1000 especies (Vargas 2002).

Otra familia importante por su papel de colonizadora en el neotrópico es Rubiaceae; esta familia muy bien representada en las regiones tropicales, con unos 630 géneros y cerca de 10.500 especies. En la zona de estudio están presentes 29 géneros y 115 especies, uno de los géneros importantes por su crecimiento en sucesiones tempranas en la región andina es *Cinchona*, consta de unas 40 especies distribuidas desde Centroamérica hasta Bolivia (Vargas 2002).

*Cinchona* es un género muy afín a *Ladenbergia*, y se diferencia por la dehiscencia de los frutos y la pubescencia de las flores. El género *Ladenbergia* se compone de 30 especies entre arbustos y árboles de dosel, generalmente carecen de pelos dentro de los lóbulos de la corola (Gentry 1993).

La familia Euphorbiaceae tiene una distribución cosmopolita pero está mejor representada en regiones tropicales y subtropicales, comprende unas 7500 especies en 300 géneros, de las cuales en Colombia existen unas 350 especies. En la región andina se encuentran unas 50 especies entre árboles, arbustos, hierbas y trepadoras distribuidas en 13 géneros (Gentry 1993; Vargas 2002).

El género *Alchornea* presenta glándulas conspicuas en las axilas del nervio basal, márgenes aserradas; como característica vegetativa útil, tiene una corteza esponjosa que frecuentemente presenta un rastro de savia rojiza cuando es exprimida o arrancada (Gentry 1993). La especie *Alchornea grandiflora* se reconoce por sus hojas rojizas fuertemente coriáceas con los dientes muy separados. Son árboles medianos que crecen en el interior de bosques de galería y secundarios maduros, (Vargas 2002).

Otro género de la familia Euphorbiaceae importante en los procesos de sucesión de la zona de estudio es *Croton* (Gentry 1993; Vargas 2002). Este es un género extremadamente grande y diverso, en el que muchas de sus especies son árboles en bosques secundarios. *Croton magdalenensis* son árboles crecen en bordes de bosques y bosques secundarios (Vargas 2002).

Entre las especies pioneras e invasoras de sitios abiertos o potreros abandonados, la familia Asteraceae (Compositae) es un grupo muy importante (Guariguata *et al.* 2002). Consiste de 1500 géneros y 25000 especies con distribución cosmopolita. En la zona de estudio están presentes unos 95 géneros representados en cerca de 200 especies, de las que la mayoría corresponden a hierbas y arbustos, algunos como *Verbesina nudipes* son árboles frecuentes en el área de estudio (Vargas 2002).

La familia Myrsinaceae es ampliamente distribuida en regiones tropicales y consiste 30 géneros y cerca de 1000 especies. El género *Myrsine* consta de 150 especies, siendo el segundo con mayor número de especies. En la familia *Myrsine coriaceae* es la especie más común y es frecuente en crecimientos secundarios, bordes de bosques y bosques de galería, aunque en bosques maduros se pueden encontrar individuos de hasta 20 metro de altura y 30 cm de diámetro (Vargas 2002).

#### 4. ANTECEDENTES

Los estudios que avalúan cambios de la cobertura vegetal, han puesto en evidencia la crisis ambiental que está llevando a los bosques tropicales a su desaparición. Es el caso del bosque húmedo tropical del Parque Natural Nacional Tinigua, Colombia, donde Giraldo (2003) a partir de imágenes satelitales entre los años 1975 – 2000 y con un modelo matemático, concluyó la urgencia de implementar un modelo de desarrollo sostenible, que incluya la organización y participación de colonos en la conservación de los bosques húmedo tropicales del área, para garantizar la permanencia y preservación de especies.

Dado que la conservación de bosques incluye la recuperación de áreas y a su vez los procesos sucesionales, es importante reconocer que los estudios realizados para el entendimiento de estos procesos en los bosques secundarios son varios en el ámbito de la investigación ecológica. Finegan (1992) menciona que luego de la publicación de Richards en 1952, donde el autor se lamenta por la falta de información sobre un tema tan importante como son los bosques secundarios tropicales, la cantidad de información sobre dichos bosques ha aumentado alcanzando la máxima tasa de publicaciones en los años ochenta. Estos estudios siempre han estado encaminados a procesos sucesionales jóvenes (bosques menores de diez años) y por lo general los estudios en bosques secundarios tienden a investigar sus características estructurales (Guariguata & Ostertag 2002). Es el caso de Caicedo *et al.* (1988) en Bojaya (Chocó Colombia), quienes estudiaron el crecimiento de algunas especies forestales en asocio con cultivos antiguos al plátano principalmente. Las especies estudiadas presentaron edades comprendidas entre tres y seis años. En los resultados ellos encontraron que el crecimiento de las especies forestales investigadas se veía afectado por factores abióticos (clima, suelo, inundaciones) y bióticos (plagas y enfermedades). En el mismo año Caicedo evaluó el crecimiento de veinte especies forestales, entre estas *Cedrela odorata* y *Croton* sp. en la región de Lloró (Chocó Colombia). En los resultados preliminares recomendó por el buen crecimiento a *Cedrela odorata* en labores de fomento (agro) forestal en la zona aluvial, y recomendó intensificar los estudios en *Croton* sp. por ser considerada potencialmente apta para repoblación forestal sobre terrazas antiguas en la región.

En un bosque muy húmedo tropical de Costa Rica, Sáenz *et al.* (1999) estudiaron durante cuatro años el crecimiento y Supervivencia de plantas en las fases brinzales y latizales de siete especies arbóreas, en un bosque bajo manejo para la producción de madera; entre las especies estudiadas, las del género *Cecropia* presentaron el mayor crecimiento en diámetro y altura a nivel de brinzal, mientras que en la categoría latizal fue *Laetia procera*. Registraron una correlación entre crecimiento e iluminación de copa para *Cecropia*, y las tasas de mortalidad más altas las encontraron en los brinzales.

Otro de los aspectos importantes en el comportamiento de las especies arbóreas evaluadas en bosques tropicales y/o templados húmedos y de importancia para la recuperación de la cobertura vegetal, es la ecología y fisiología de la germinación. Así por ejemplo Sánchez (2000), estudió la ecofisiología de germinación en la sierra de Rosario en Cuba y determinó los grupos de funcionamiento ecológico de cinco pioneras arbóreas, entre ellas, *Cecropia schreberiana*. Dentro de los resultados se registró a *C. schreberiana* como pionera temprana y describió las siguientes características morfológicas y fisiológicas: presencia de frutos carnosos, poca diferenciación embrionaria, tamaño de semillas inferior a 3 mm y un promedio de 1000 disemínulos por fruto, masas inferiores a  $2 \times 10^{-3}$  g, reservas seminales prácticamente restringidas a los cotiledones, dormancia forzada por cotiledones inadecuadas de iluminación y velocidades de germinación altas.

En el bosque templado húmedo del sur de Chile, Figueroa (2002), estudió la exposición de semillas de 48 especies forestales a condiciones invernales antes de la germinación. Encontró un comportamiento similar de estas semillas con las de bosques tropicales, porque presentaron germinación inmediata y escasa latencia innata. Contrario a lo que sucede con los bosque templados del hemisferio norte, donde la germinación retrasada y la latencia innata son las más frecuente. A un nivel ecológico de la semilla de las especies arbóreas en bosques secundarios del trópico, Peña *et al.* (2002) estudiaron la remoción de semillas de 9 especies arbóreas en el Amazonas de Bolivia, dentro de bosques secundarios de 2, 10 y 20 años y bosque primario. Encontraron que la tasa de remoción de semillas decrece con el incremento de años de los bosques, y que post – dispersión la remoción de semillas reduce el número de semillas viables para la germinación.

Los anteriores estudios, son solo un resumen de la serie de trabajos realizados para la conservación de los bosques, y con estos mismos se pretenden optimizar las herramientas para mejorar las condiciones ambientales del planeta.

## **5. OBJETIVOS**

### **5.1. OBJETIVO GENERAL**

Estudiar algunos aspectos ecológicos de diez pioneras arbóreas en el proceso de restauración del corredor de conexión Barbas-Bremen, departamento del Quindío.

### **5.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

1. Evaluar la densidad, reclutamiento y sobrevivencia de poblaciones.
2. Evaluar el crecimiento de las plantas.
3. Establecer los porcentajes y tiempos de germinación en campo y vivero de pioneras arbóreas que dispongan de frutos.
4. Describir la ocurrencia de la fenofase reproductiva en plantas adultas, de las diez pioneras arbóreas.

## 6. MÉTODO

### 6.1 ÁREA DE ESTUDIO

El área corresponde a una “ventana de paisaje rural ganadero” de 2500 hectáreas (Ha), ubicada en el Cañón del Río Barbas, entre los municipios de Filandia (Quindío) y Pereira (Risaralda). Esta área se encuentra en el piedemonte de la Cordillera Central, flanco occidental, en una franja altitudinal comprendida entre los 1700 y 2100 msnm (Figura 1).

La región se caracteriza por su relieve variado, con sectores de altas pendientes onduladas, los suelos son profundos, franco arenosos a franco arcillosos, fértiles, derivados de cenizas volcánicas los cuales forman consociaciones dominadas por el sub-grupo Acrudoxic Hapludands (IGAC 1996, IAvH 2003), ricos químicamente y pobres en materia orgánica.

La vegetación nativa es propia de los Orobiomas Sub-Andinos del Zonobioma Húmedo Tropical o Bosque Sub-Andino (Cuatrecasas 1958, IAvH 2003, Rodríguez *et al.* 2004).

La distribución de lluvias en la zona se da durante todo el año, presentándose dos picos de altas precipitaciones (el principal en los meses de octubre a diciembre y otro en los meses de marzo a mayo), y dos épocas de menores precipitaciones (que se dan entre los meses de junio a septiembre y enero a marzo) la precipitación promedio anual es de 2890 mm (figura 2), la temperatura media de 16.7°C y una humedad relativa del 93% (CRQ 2002). Las actividades económicas predominantes en la zona son la ganadería semi-intensiva y extensiva para la producción de leche, y las plantaciones forestales de eucalipto (*Eucalyptus* spp.), ciprés (*Cupressus lusitanica*) y pino (*Pinus patula*, *P. caribea*). El paisaje de la zona de estudio se compone de una matriz conformada por potreros que llega casi al 50%, con abundantes cañadas y fragmentos de bosque, lo que le dan a la zona una belleza particular, incrementando el valor paisajístico, que se refleja en el aumento del número de parcelaciones y viviendas campestres construidas en los últimos años (IAvH 2003). Es el caso del cañón del río Barbas que es propiedad privada y comprende un área 782 Ha de bosques remanentes y bosques secundarios, y la Reserva Forestal de Bremen, propiedad de la Corporación Autónoma Regional del Quindío (CRQ), con un área de 411 Ha en plantación de especies forestales, y 336 Ha

de bosque remanente. Estos dos fragmentos boscosos se encuentran aislados por plantaciones forestales y amplias áreas dedicadas a la ganadería.

Esta zona ha sido descrita como una importante fuente de agua para algunos municipios del Quindío, Risaralda y Valle del Cauca, y biológicamente diversa (IAvH 2003). En el 2003 el IAvH, registró 95 especies de hormigas, entre estas seis nuevas para la ciencia, 409 especies de árboles y arbustos, 6 endémicas (2 en estado crítico de conservación), 16 en estado vulnerable, y 109 especies de aves, 4 amenazadas mundialmente, y 37 afectadas negativamente por la fragmentación. Adicionalmente varias especies de aves que se registran en cada uno de estos bosques no se encuentran en el otro, evidenciando la alta complementariedad entre fragmentos, y la urgencia por crear conexiones que permitan el desplazamiento y dispersión de especies que requieran de un hábitat más continuo.

La propuesta del Instituto Alexander von Humboldt está dirigida a reducir las causas de la extinción de especies, proporcionando conectividad entre ambos fragmentos por medio del establecimiento de cinco corredores de conexión que unan estas dos áreas de bosque.

Este trabajo se aplicó en diferentes zonas de “la ventana del paisaje rural ganadero”, principalmente en los corredores Los Laureles y Las Pavas. El área del corredor Los Laureles es de 15.6 Ha y está ubicado en las coordenadas 4° 41'13,3"N y 75° 37'40,7"W, mientras que el corredor Las Pavas tiene un área de 9.1 Ha y se ubica en las coordenadas 4° 41'15,5"N y 75° 37' 32,6"W. Ambos corredores están ubicados en la Finca Pavas, anteriormente propiedad de Bosquinsa (Bosques del Quindío S. A.) y en la actualidad propiedad del Comité de Cafeteros del Quindío.

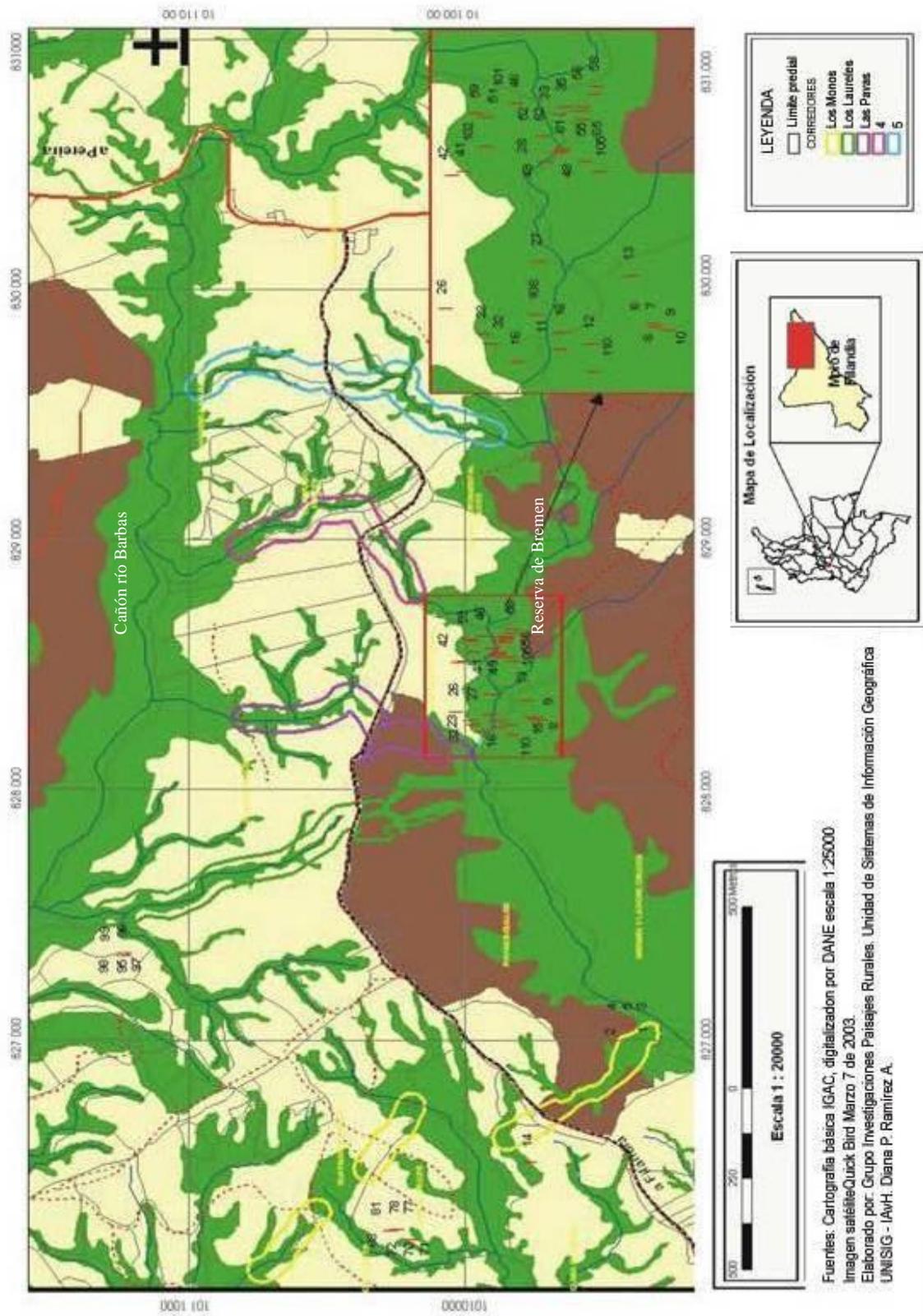
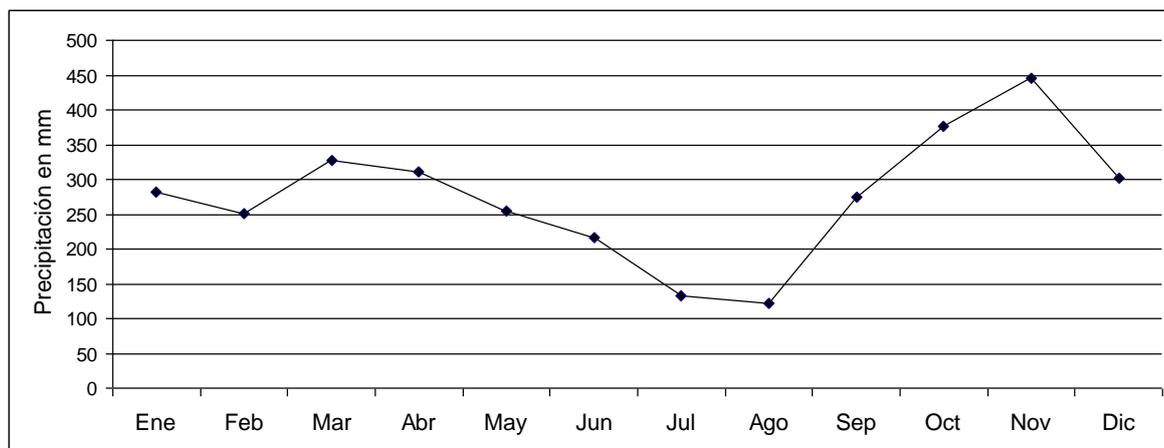


Figura 1. Primera ventana de caracterización biológica paisajes ganaderos, Filandia Quindío.



**Figura 2.** Precipitación promedio mensual multianual 1995-2002, Estación Bremen Filandia Quindío. CRQ 2003

## 6.2 LAS ESPECIES

Fueron seleccionadas diez especies que se pudieran agrupar ecológicamente como pioneras arbóreas y que se reconociera fácilmente en la cobertura vegetal de los corredores Barbas – Bremen. En la tabla 1 se presenta el listado.

**Tabla 1.** Lista de especies evaluadas en el periodo comprendido entre Mayo del 2004 y Mayo del 2005 en corredores de conexión Barbas-Bremen Quindío.

Familia	Especie	Nombre común	Rango altitudinal aproximado en la región (msnm)
Asteraceae	<i>Verbesina nudipes</i> Blake	camargo	1300 – 2000
Cecropiaceae	<i>Cecropia telealba</i> Cuatrec	Yarumo blanco	1800 – 2000
Euphorbiaceae	<i>Alchornea grandiflora</i> Muell. Arg	montefrío	1400 – 1900
Euphorbiaceae	<i>Croton magdalenensis</i> Muell. Arg	drago	1400 – 2600
Melastomataceae	<i>Miconia lehmannii</i> Cogn.	nigüito	1600 – 3000
Myrsinaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) Brown	espadero	1800
Solanaceae	<i>Solanum aphyodendron</i> Knapp	frutillo	200 – 2800
	<i>Cinchona antioquiae</i> Andersson	quino	1600 – 2300

Rubiaceae			
Rubiaceae	<i>Ladenbergia oblongifolia</i> (Humb. ex Mutis) L. Andersson	falso quino	150 – 2700
Tiliaceae	<i>Heliocarpus americanus</i> L.	balso blanco	200 – 1900

### 6.3 ASPECTOS POBLACIONALES Y CRECIMIENTO DE INDIVIDUOS:

Para calcular densidad, reclutamiento y sobrevivencia, las unidades de muestreo fueron 10 parcelas de 50 x 4 m (200 m<sup>2</sup>) establecidas al azar en los corredores Las Pavas (en pendientes de 28.02%) y Los Laureles (en pendientes de 29.33%). Las parcelas fueron georreferenciadas mediante un GPS (Anexo A).

Para evaluar la ganancia de altura y DAP, las unidades de muestreo fueron los individuos de las diez especies estudiadas que se encontraron en las 10 parcelas.

#### 6.3.1 Densidad, Reclutamiento y Sobrevivencia de poblaciones:

Se identificaron y marcaron todos los individuos (plántulas, juveniles y adultos) de las diez especies que estaban dentro de las parcelas trazadas; esto se logró amarrando con hilo de cobre una lámina de aluminio de 3 cm x 3 cm que contenía la siguiente información: corredor, parcela y número del individuo (Anexo B). El conteo de individuos se realizó durante un año cada dos meses (para un total de seis registros), en los que se identificaron: individuos que permanecían con vida (sobrevivencia), e individuos nuevos (reclutamiento).

#### 6.3.2 Crecimiento:

Con una regleta de 150 cm se midieron los individuos (identificados y marcados) desde el suelo hasta la altura de la yema apical. Los individuos cuya altura fuera mayor o igual a 150 cm se les tomó el DAP con un calibrador a los 130 cm de altura del individuo. Cada dos meses se repetía el censo para un total de seis tomas de datos al año, en las que se hicieron las mediciones respectivas (Anexo B).

## 6.4 PRUEBAS DE GERMINACIÓN

Con las pruebas de germinación se buscó obtener la información sobre los diferentes tiempos y porcentajes de germinación de las especies que ofrecieron el número de semillas requerido (550 semillas de seis especies). Para calcular los porcentajes y tiempos de germinación en condición de campo se establecieron 2 parcelas de 3 x 1 m en el corredor Las Pavas, cada parcela se dividió en 15 eras de 0.20 x 1 m, para un total de 30 eras. La siembra de semillas por especie se realizó en 5 eras (la era corresponde a la unidad muestreada), en donde por cada era se sembraron 50 semillas (un total de 250).

En condición de vivero (en los viveros ubicados en las veredas Argenzul y Cruces) se establecieron sobre camas de germinación con un sustrato arena – tierra en proporción 1:1, 30 eras de 0.20 x 1 m, la siembra por especie se realizó en 5 eras, en donde por cada era se sembraron 50 semillas (un total de 250).

De manera adicional por especie se sembraron 50 semillas en caja de Petri, a cada caja se le colocaron servilletas con suficiente agua. El propósito fundamental de la siembra en caja de Petri fue tener una colección de referencia para facilitar el reconocimiento en campo de las plántulas.

### 6.4.1 Colección de semillas:

Se colectaron frutos de diferentes individuos de cada una de las siguientes especies: *Solanum aphyodendron*, *Verbesina nudipes*, *Cinchona antioquiae*, *Heliocarpus americanus*, *Miconia lehmannii* y *Cecropia telealba*.

Fue necesario separar la pulpa de la semilla de *C. telealba* y *S. aphyodendron*. Para tal efecto los frutos recolectados se empacaron en bolsas plásticas para acelerar el proceso de maduración. Una vez el fruto cambió a una coloración oscura y estaba blando, se extrajo la semilla mediante el uso de colador y agua; separada la semilla de la pulpa, se puso sobre papel periódico por 24 horas hasta secarse. A *M. lehmannii* se extrajeron y sembraron las semillas inmediatamente se colectaron los frutos. El tipo de fruto de las

otras tres especies es seco, por lo que también fueron sembradas inmediatamente después de su recolección.

#### **6.4.2 Seguimiento:**

La siembra para cada especie se realizó en campo y vivero el mismo día. Luego de la siembra se tomaron los datos de germinación cada 8 días hasta que el número de brotes (emergencia de la radícula) empezó a descender. (Anexo C).

### **6.5 ASPECTOS FENOLÓGICOS:**

Se registró mensualmente la ocurrencia de eventos fenológicos durante el año que duró el estudio.

De cada una de las especies se seleccionaron al azar 10 individuos maduros, reproductivamente activos. Cada individuo (100 en total) fue identificado, georreferenciado (Anexo A) y se registraba la proporción en que se encontraba el fenómeno reproductivo (Anexo D).

### **6.6 ANALISIS ESTADÍSTICO:**

#### **6.6.1 Densidad:**

Dado que no hubo normalidad de datos, la variable se analizó con estadística no paramétrica utilizando la prueba de Kruskal-Wallis con un nivel de significancia de 0.05. Y se realizó una comparación de medias con el fin de identificar grupos homogéneos.

- ✓ **Hipótesis nula:** No existen diferencias significativas respecto a la densidad entre especies.

### **6.2.2 Reclutamiento:**

Fue medido como la tasa bruta de reclutamiento. Dado que no hubo normalidad de datos, la variable se analizó con la prueba de Kruskal-Wallis con un nivel de significancia de 0.05. Solo se compararon las especies que reclutaron individuos.

- ✓ **Hipótesis nula:** No existen diferencias significativas respecto al reclutamiento entre especies y el tiempo en que se reclutaron los individuos.

### **6.2.3 Supervivencia:**

Ya que la distribución de los datos no fue normal, la variable se analizó con estadística no paramétrica, por medio de la prueba de Logrank, con un nivel de significancia de 0.05. Solo se compararon las especies que presentaron pérdida de individuos.

- ✓ **Hipótesis nula:** No existen diferencias significativas en la supervivencia entre especies.

### **6.2.4 Ganancia de altura y DAP:**

Las variables de crecimiento (altura y DAP) se analizaron como medidas acumuladas y repetidas, mediante un análisis de varianza y se empleo un nivel de significancia de 0.05.

Durante el análisis las medidas acumuladas se agruparon en cinco tiempos de la siguiente manera:

Tiempo 1: entre los meses de mayo y julio 2004.

Tiempo 2: entre los meses de julio y septiembre 2004.

Tiempo 3: entre los meses de septiembre y noviembre 2004.

Tiempo 4: entre los meses de noviembre de 2004 y enero 2005.

Tiempo 5: entre los meses de enero y marzo 2005.

- ✓ **Hipótesis nula 1:** No hay diferencias significativas en el crecimiento entre especies
- ✓ **Hipótesis nula 2:** No hay efecto del tiempo en el crecimiento en las especies estudiadas.

### 6.2.5 Germinación:

La distribución de los datos no fue normal, por lo cual las variables porcentajes y tiempo máximo de germinación se analizaron con la prueba de Kruskal-Wallis con un nivel de significancia de 0.05.

- ✓ **Hipótesis nula:** No existen diferencias significativas en el porcentaje y tiempo máximo de germinación de las especies entre dos condiciones (vivero-campo).

### 6.2.6 Fenología reproductiva:

Para el registro de la fenofase reproductiva se tuvo en cuenta el método semi-cuantitativo propuesto por Fournier (1978), el cual califica la ocurrencia de la característica de acuerdo a una escala entre 0 y 4 (tabla 2).

**Tabla 2.** Escala de calificación de la fenofase propuesta por Fournier (1978).

Calificación	Rango
0	Ausencia de la característica
1	Presencia de la característica en un rango de 1-25%
2	Presencia de la característica en un rango de 26-50%
3	Presencia de la característica en un rango de 51-75%
4	Presencia de la característica en un rango de 76-100%

Los valores son definidos por observación del individuo y calificados de acuerdo a la escala para floración, fructificación o ausencia de cualquiera de los eventos. La obtención de un valor único por evento y por especie se hace mediante la sumatoria de los valores obtenidos en los 10 individuos y dividiendo por el valor máximo que puede alcanzar el evento según la escala, es decir 4 (Fournier 1978).

Para cada especie se hizo una gráfica de tipo radial, comparándola con la precipitación promedio de la zona para los mismos meses: de Enero (E) a Diciembre (D).

## 7. RESULTADOS

### 7.1. ASPECTOS POBLACIONALES:

#### 7.1.2 Densidad y reclutamiento:

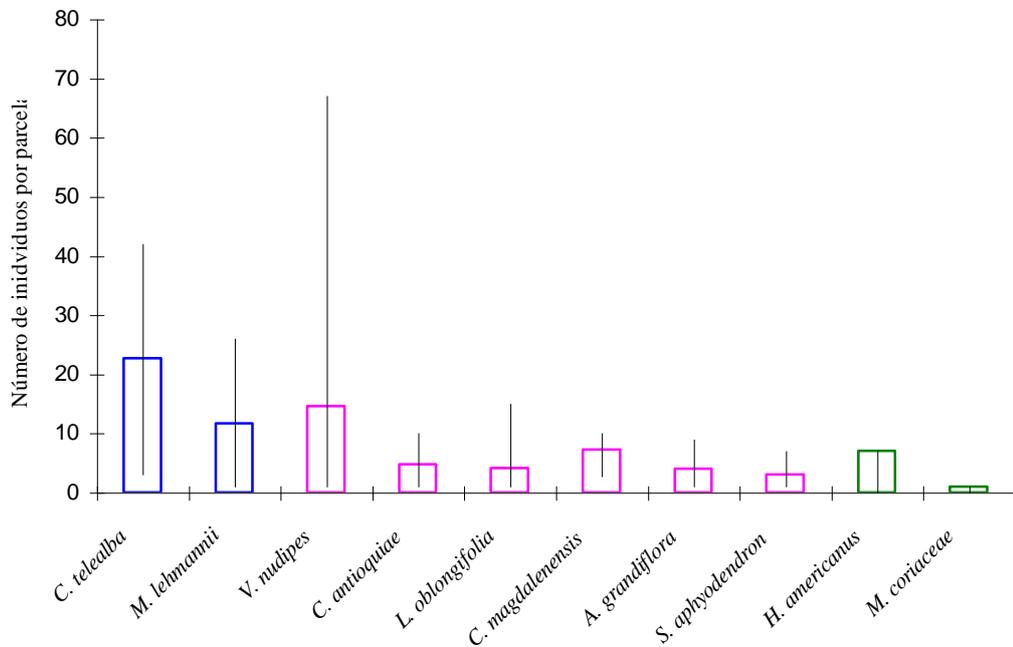
Se presentaron diferencias significativas de densidades entre especies ( $H = 24.96$   $p < 0.05$ ). La comparación de medias reconoce tres grupos homogéneos (tabla 3).

**Tabla 3.** Densidad promedio de cada especie por parcela y reclutamiento de individuos en corredores de conexión Barbas-Bremen, Quindío.

Especie	NTI	PNIPP	± s	GH	IR	MIP	± s	MPMR	± s
<i>Cecropia telealba</i>	203	22.66	14.78	I	55	5.50	1.16	4.98	0.33
<i>Miconia lehmannii</i>	106	11.66	9.44	I	3	0.30	1.16	8.00	1.41
<i>Verbesina nudipes</i>	73	14.60	29.30	II					
<i>Cinchona antioquiiae</i>	38	4.75	2.91	II	3	0.30	1.16	4.60	1.41
<i>Ladenbergia oblongifolia</i>	33	4.12	4.61	II	3	0.30	1.16	5.33	1.41
<i>Croton magdalenensis</i>	29	7.25	2.75	II	3	0.30	1.16	4.00	1.41
<i>Alchornea grandiflora</i>	24	4.00	3.22	II	1	0.10	1.16	2.00	2.45
<i>Solanum aphyodendron</i>	21	3.00	2.00	II	4	0.40	1.16	5.50	1.22
<i>Heliocarpus americanus</i>	7	7.00	0.00	...I					
<i>Myrsine coriaceae</i>	3	1.00	0.00	...I					

**NTI:** número total individuos. **PNIPP:** promedio número individuos por parcela. **±s:** desviación estándar. **GH:** Grupos homogéneos **IR:** individuos reclutados **MIP:** media individuos por parcela **MPMR:** mes promedio en que se dio mayor reclutamiento (el valor 2 corresponde al mes de Marzo del 2005, 4 al mes Enero del 2005, 6 al mes Noviembre del 2004; el valor 8 corresponde al mes Septiembre y 10 al mes Julio del 2004).

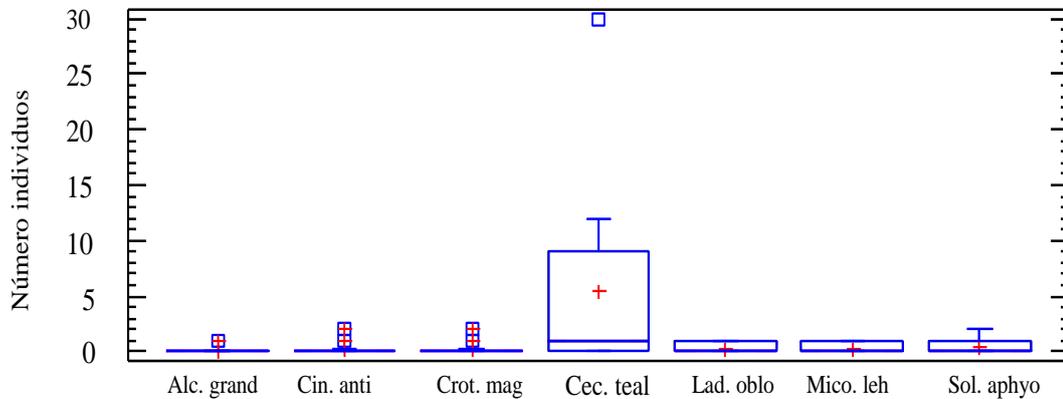
El primer grupo está conformado por las dos especies con mayor representatividad en todas las parcelas (200 m<sup>2</sup>): *C. telealba* y *M. lehmannii*; el segundo por especies con menor número de individuos en algunas parcelas: *V. nudipes*, *C. antioquiiae*, *L. oblongifolia*, *C. magdalenensis*, *A. grandiflora* y *S. aphyodendron*; y el tercero por las especies que se vieron representadas por pocos individuos y en pocas parcelas: *Heliocarpus americanus* y *Myrsine coriaceae* (Figura 3).



**Figura 3.** Densidad promedio por parcela de diez pioneras arbóreas en corredores de conexión Barbas – Bremen, Quindío.

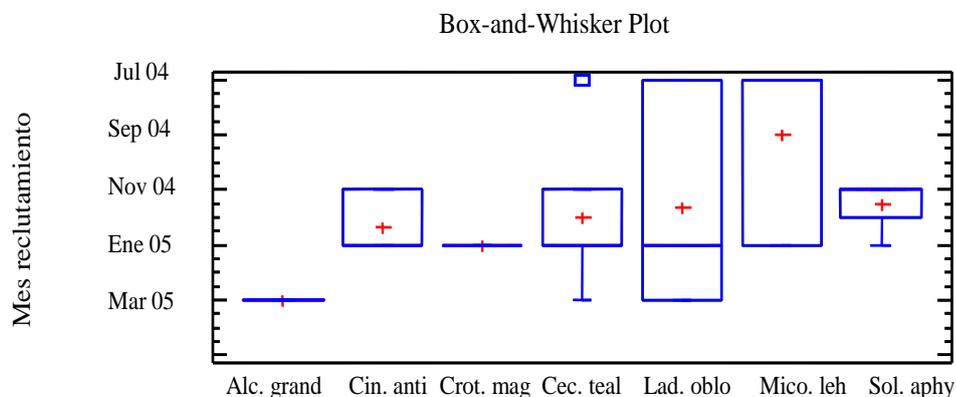
En cuanto a la variable reclutamiento no se encontraron diferencias significativas entre especies ( $H = 7.10$   $p = 0.31$ ) ni en el tiempo en que se reclutaron los individuos ( $H = 6.40$   $p = 0.37$ ). Sin embargo *C. telealba* reclutó 55 individuos haciéndose evidente que esta fue la especie con mayor reclutamiento (tabla 3) pero con los datos atípicos y los individuos agregados en una sola parcela (figura 4a); mientras que *V. nudipes*, *H. americanus* y *M. coriaceae* no registraron nuevos individuos durante el estudio, por lo que no fueron tenidas en cuenta en el análisis estadístico. El reclutamiento por parte de las otras seis especies fue bajo, entre 1 y 4 individuos para todo el año (figura 4a).

Box-and-Whisker Plot



**Figura 4a.** Número de individuos reclutados en corredores de conexión Barbas-Bremen, Quindío. Alc. grand: *Alchornea grandiflora*; Cin. anti: *Cinchona antioquiatae*; Crot. mag: *Croton magdalenensis*; Cec. teal: *Cecropia telealba*; Lad. oblo: *Ladenbergia oblongifolia*; Mico. leh: *Miconia lehmannii*; Sol. aphyo: *Solanum aphyodendron*.

En la figura 4b se describe el reclutamiento en el tiempo de estudio. Los nuevos individuos de *C. telealba* fueron registrados durante casi todo el estudio, pero entre Noviembre del 2004 y Enero del 2005 se reclutó en promedio el mayor número de individuos. Aunque de *M. lehmannii* y *L. oblongifolia* solo se registraron tres nuevos individuos, la aparición de cada uno de estos se dio en diferentes meses del estudio, siendo en promedio Septiembre el mes de mayor reclutamiento. Para *S. aphyodendron*, *C. magdalenensis* y *C. antioquiae* se presentó mayor reclutamiento entre Noviembre del 2004 y Enero del 2005. El único reclutamiento de *A. grandiflora* se dio en Marzo. Finalmente las especies que presentaron reclutamiento lo hicieron en mayor proporción solo después de Septiembre y hasta Diciembre, que corresponden a una época de altas precipitaciones en el área de estudio ( Figura 2).



**Figura 4b.** Reclutamiento de individuos para siete especies durante un año en corredores de conexión Barbas-Bremen, Quindío. Alc. grand: *Alchornea grandiflora*; Cin. ant: *Cinchona antioquiatae*; Crot. mag: *Croton magdalenensis*; Cec. teal: *Cecropia telealba*; Lad. oblo: *Ladenbergia oblongifolia*; Mico. leh: *Miconia lehmannii*; Sol. aphy: *Solanum aphyodendron*.

### 7.1.2 Sobrevivencia:

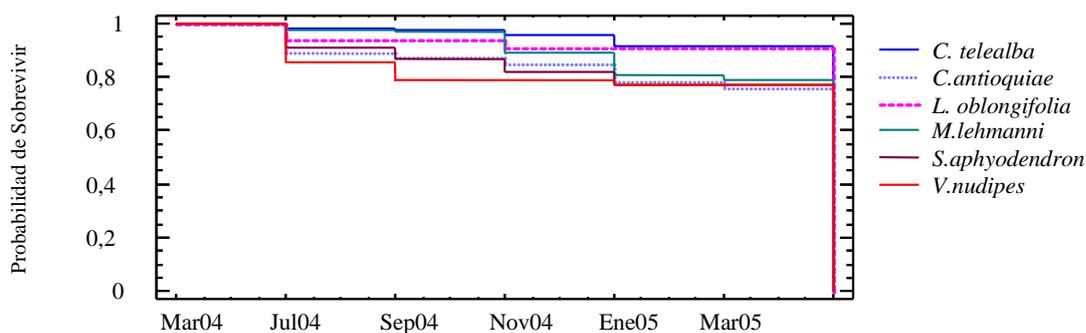
Se registraron diferencias significativas entre especies para la variable sobrevivencia (chi-cuadrado = 16.62  $p < 0.05$ ). *Alchornea grandiflora*, *Croton magdalenensis*, *Heliocarpus americanus* y *Myrsine coriacea* no perdieron individuos durante el año de estudio, lo que significa que la sobrevivencia acumulada de estas especies fue de 1 (100%). *Cecropia telealba* y *Ladenbergia oblongifolia* mostraron una sobrevivencia acumulada de  $0.91 \pm 0.02$  y  $0.90 \pm 0.05$  respectivamente (tabla 4). *Verbesina nudipes* y *Cinchona antioquiatae* presentaron el registro más bajo en esta variable  $0.76 \pm 0.04$  y  $0.76 \pm 0.06$  respectivamente.

**Tabla 4.** Supervivencia acumulada con relación a los meses en que se registro la variable en corredores de conexión Barbas-Bremen, Quindío

Especie	May/Jul 2004		Jul/Sep 2004		Sep/Nov 2004		Nov/Ene 2004/2005		Ene/Mar 2005	
	S.A	± s	S.A	± s	S.A	± s	S.A	± s	S.A	± s
	<i>Cecropia telealba</i>	0.98	0.01	0.97	0.01	0.95	0.01	0.91	0.02	0.91
<i>Cinchona antioquiæ</i>	0.89	0.04	0.86	0.04	0.84	0.05	0.78	0.06	0.76	0.06
<i>Ladenbergia oblongifolia</i>	0.93	0.04	0.93	0.04	0.90	0.05	0.90	0.05	0.90	0.05
<i>Miconia lehmannii</i>	0.97	0.01	0.96	0.01	0.89	0.02	0.80	0.03	0.79	0.03
<i>Solanum aphyodendron</i>	0.90	0.06	0.86	0.07	0.81	0.08	0.77	0.08	0.77	0.08
<i>Verbesina nudipes</i>	0.85	0.03	0.78	0.04	0.78	0.04	0.76	0.04	0.76	0.04

S.A: Supervivencia acumulada. ± s: error estándar.

En la figura 5 se describe la curva de pérdida de individuos en un año, *S. aphyodendron* y *M. lehmannii* en Marzo del 2005 casi alcanzan a tener la misma probabilidad de sobrevivir que *V. nudipes* y *C. antioquiæ*. Mientras que *C. telealba* después de Noviembre del 2004 casi alcanza las probabilidades de sobrevivir de *L. oblongifolia*.



**Figura 5.** Curvas de supervivencia para seis especies en corredores de conexión Barbas-Bremen, Quindío

## 7.2 CRECIMIENTO:

### 7.2.1 Ganancia de altura:

Se registraron diferencias significativas en cuanto ganancia de altura entre especies ( $F = 4.43$   $p < 0.05$ ). También se presentó aumento de la variable para cada especie en el tiempo de estudio: tiempo 1 ( $F = 22.01$   $p < 0.05$ ), tiempo 2 ( $F = 12.93$   $p < 0.05$ ), tiempo 3 ( $F = 17.79$   $p < 0.05$ ), tiempo 4 ( $F = 16.37$   $p < 0.05$ ) y tiempo 5 ( $F = 9.31$   $p < 0.05$ ).

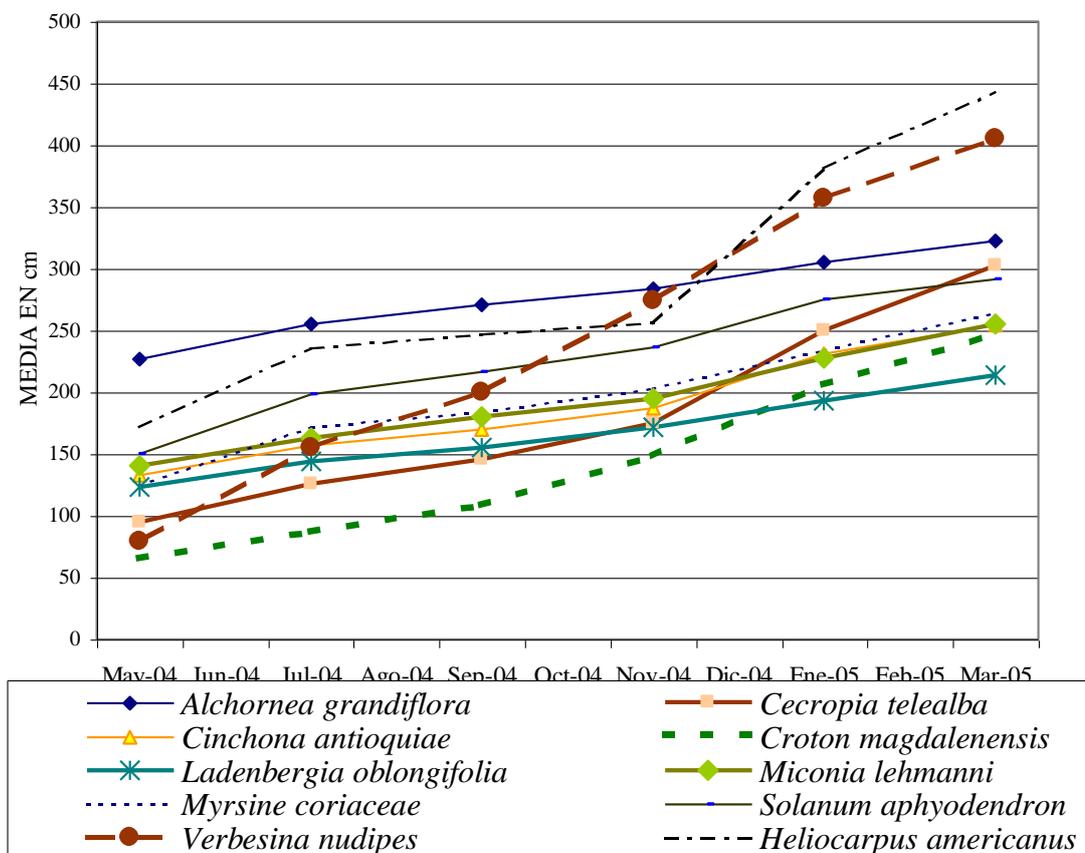
En la tabla 5 se registró el promedio de altura  $\pm s$  para cada especie en el año de estudio y el promedio de altura ganada, donde las especies que presentaron mayor aumento de altura fueron *V. nudipes* con un aumento promedio de 326.48 cm, *H. americanus* 271.43 cm, y seguidas por *C. telealba* 207.93, mientras que las especies que presentaron menor ganancia de altura fueron *L. oblongifolia* con un aumento promedio de 90.20 cm y *A. grandiflora* 97.91 cm.

**Tabla 5.** Ganancia de altura de las diez pioneras arbóreas durante un año en corredores de conexión Barbas-Bremen, Quindío

Especie	Altura/Tiempo	May-04	Jul-04	Sep-04	Nov-04	Ene-05	Mar-05	Altura promedio ganada (cm)
	Promedio (cm)	225,73	254,55	270,27	284,50	304,77	323,64	97,91
<i>Alchornea grandiflora</i>	$\pm s$	135,15	125,53	118,10	122,92	122,18	123,52	
	Promedio	94,90	125,71	145,92	174,70	249,63	302,84	207,93
<i>Cecropia telealba</i>	$\pm s$	116,48	120,43	127,95	144,81	151,49	157,19	
	Promedio	132,33	156,65	169,46	186,96	231,43	254,05	121,72
<i>Cinchona antioquiiae</i>	$\pm s$	100,83	111,67	112,66	107,82	129,50	123,20	
	Promedio	65,37	87,23	108,27	148,62	206,08	247,12	181,75
<i>Croton magdalenensis</i>	$\pm s$	27,98	27,04	31,73	57,27	68,53	85,33	
<i>Ladenbergia oblongifolia</i>	Promedio	123,46	143,61	155,10	171,13	193,31	213,66	90,20
	$\pm s$	135,33	138,58	139,58	135,73	143,63	138,18	
	Promedio	140,82	163,25	180,04	194,59	227,50	255,46	114,63
<i>Miconia lehmannii</i>	$\pm s$	135,78	130,56	129,02	121,42	123,88	127,13	
<i>Myrsine coriaceae</i>	Promedio	124,33	171,33	183,33	203,00	233,67	263,67	139,33

	± s	25,03	21,73	16,26	6,56	51,39	34,65	
	Promedio	149,91	197,88	216,00	235,94	275,24	291,47	141,56
<i>Solanum aphyodendron</i>	± s	70,03	70,68	67,97	59,28	71,29	63,15	
	Promedio	79,10	154,92	199,97	273,90	356,79	405,58	326,48
<i>Verbesina nudipes</i>	± s	73,16	77,86	73,14	82,03	91,08	90,49	
	Promedio	171,43	235,00	246,71	256,00	380,71	442,86	271,43
<i>Heliocarpus americanus</i>	± s	51,52	49,25	51,88	52,31	79,40	60,75	

La figura 6 describe las curvas de ganancia de altura de las diez especies e ilustra la información registrada en la tabla anterior. Se muestra que el crecimiento de todas las especies se presentó de manera constante. Para *C. telealba*, *H. americanus* y *S. aphyodendron*, sin embargo, se evidenció un leve incremento en su crecimiento a partir del mes de Noviembre del 2004 hasta Enero del 2005, época de altas precipitaciones en el área de estudio.



**Figura 6.** Curvas de ganancia de altura para cada especie a partir de la media, en el periodo de año, en corredores de conexión Barbas-Bremen Quindío.

### 7.2.2 Ganancia de diámetro a la altura del pecho (DAP):

Se registraron diferencias significativas en cuanto ganancia de DAP entre especies ( $F = 3.60$   $p < 0.05$ ). También se presentó aumento de la variable para cada especie en 3 tiempos: tiempo 1 ( $F = 5.27$   $p < 0.05$ ), tiempo 2 ( $F = 3.46$   $p < 0.05$ ), tiempo 3 ( $F = 0.47$   $p = 0.82$ ), tiempo 4 ( $F = 0.58$   $p = 0.81$ ) y tiempo 5 ( $F = 2.21$   $p = 0.02$ ).

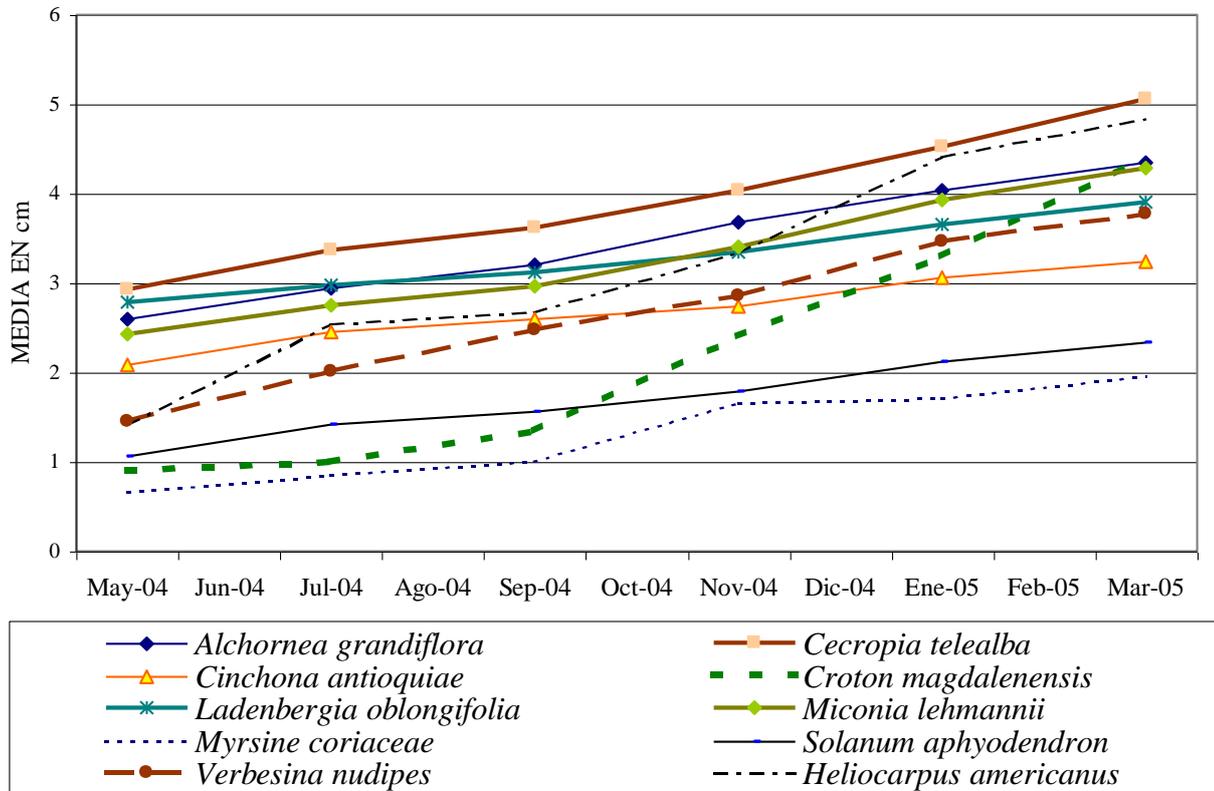
En la tabla 6 se registró el promedio de DAP  $\pm s$  para cada especie en el año de estudio y el promedio de DAP ganado, donde las especies que presentaron mayor aumento de DAP fueron *C. magdalenensis* con un aumento promedio de 3.50 cm, *H. americanus* 3.43 cm, y seguidas por *V. nudipes* 2.33 cm y *C. telealba* 2.13 cm, mientras que las

especies que presentaron menor ganancia de DAP fueron *L. oblongifolia* con un aumento promedio de 1.11 cm y *C. antioquiae* 1.16 cm.

**Tabla 6.** Ganancia de DAP de las diez pioneras arbóreas durante un año en corredores de conexión Barbas-Bremen, Quindío

Especie	DAP / tiempo	May-04	Jul-04	Sep-04	Nov-04	Ene-05	Mar-05	DAP ganado promedio (cm)
<i>Alchornea grandiflora</i>	Promedio (cm)	2,59	2,94	3,20	3,68	4,04	4,34	1,75
	± s	1,75	1,73	1,65	1,46	1,55	1,45	
<i>Cecropia telealba</i>	Promedio	2,93	3,37	3,62	4,03	4,53	5,06	2,13
	± s	2,06	2,13	2,10	2,07	2,25	2,24	
<i>Cinchona antioquiae</i>	Promedio	2,08	2,46	2,60	2,74	3,06	3,24	1,16
	± s	1,10	0,99	1,02	1,10	1,14	1,17	
<i>Croton magdalenensis</i>	Promedio	0,90	1,00	1,35	2,40	3,30	4,40	3,50
	± s	0,14	0,00	0,35	0,71	0,28	0,42	
<i>Ladenbergia oblongifolia</i>	Promedio	2,79	2,98	3,12	3,34	3,66	3,90	1,11
	± s	1,11	1,17	1,17	1,30	1,59	1,57	
<i>Miconia lehmannii</i>	Promedio	2,43	2,75	2,97	3,41	3,93	4,28	1,85
	± s	2,07	2,12	2,11	1,97	1,94	1,84	
<i>Myrsine coriaceae</i>	Promedio	0,65	0,85	1,00	1,65	1,70	1,95	1,30
	± s	0,21	0,21	0,00	0,64	0,57	0,92	
<i>Solanum aphyodendron</i>	Promedio	1,06	1,42	1,56	1,79	2,12	2,34	1,28
	± s	0,42	0,55	0,59	0,52	0,70	0,74	
<i>Verbesina nudipes</i>	Promedio	1,45	2,01	2,47	2,86	3,46	3,78	2,33
	± s	0,89	0,99	0,95	1,37	1,15	1,19	
<i>Heliocarpus americanus</i>	Promedio	1,40	2,53	2,67	3,33	4,40	4,83	3,43
	± s	0,55	0,56	0,60	1,15	1,42	1,32	

En los tiempos 3 y 4 (que corresponden a los meses desde Septiembre 2004 hasta Enero 2005, época de altas precipitaciones) las especies no aumentaron significativamente el diámetro de sus tallos. La figura 7 describe las curvas de ganancia de DAP de las diez especies e ilustra la información registrada en la tabla anterior. En contraste con el análisis estadístico, se muestra que el crecimiento de todas las especies se presentó de manera constante.



**Figura 7.** Curvas de ganancia de DAP para cada especie a partir de la media, en el periodo de año, en corredores de conexión Barbas-Bremen Quindío.

### 7.3 GERMINACIÓN:

#### 7.3.1 Porcentaje promedio de germinación:

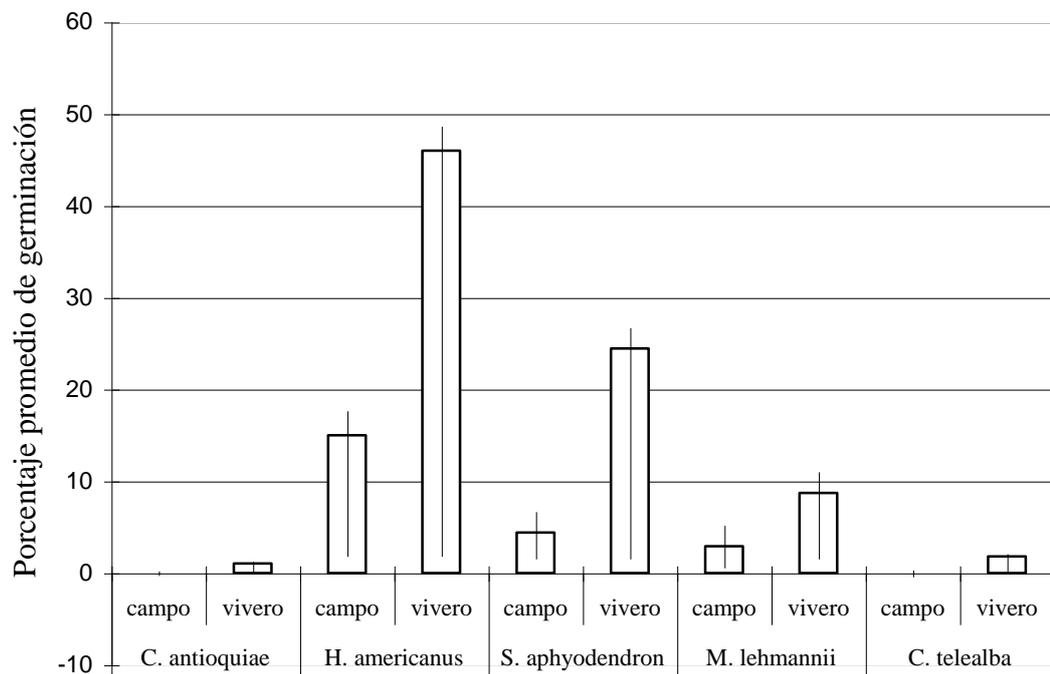
Las semillas de *Verbesina nudipes* no registraron germinación durante las 9 semanas en que se les hizo seguimiento. Las restantes cinco especies registraron diferencias significativas para la variable porcentaje de germinación en condiciones de campo y vivero (tabla 7).

**Tabla 7.** Media de germinación  $\pm s$  de seis pioneras arbóreas en dos condiciones (campo y vivero) en corredores de conexión Barbas-Bremen Quindío.

Especie	Campo		Vivero		H	P
	Media	$\pm s$	Media	$\pm s$		
<i>Cinchona antioQUIAE</i>	0.00	0.15	1.03	0.15	=28.07	<0.05
<i>Cecropia telealba</i>	0.00	0.23	1.8	0.21	=26.80	<0.05
<i>Heliocarpus americanus</i>	15.00	1.88	46.00	1.88	=66.02	<0.05
<i>Miconia lehmannii</i>	2.91	1.60	8.74	1.60	=3.42	=0.06
<i>Solanum aphyodendron</i>	4.40	1.61	24.45	1.61	=34.37	<0.05

$\pm s$  : desviación estándar H: estadístico de contraste p: p valor

En la figura 8 es claro de manera general que para las seis especies el porcentaje promedio de germinación en campo fue menor que en vivero; los valores de germinación más bajos en ambas condiciones los registraron *Cinchona antioQUIAE* y *Cecropia telealba*. En campo por cada 50 semillas de *C. antioQUIAE* no se presentó germinación ( $0.00 \pm 0.15$ ) y en vivero por cada 50 semillas el promedio de germinación fue =  $1.03 \pm 0.15$ ; *C. telealba* en campo por cada 50 semillas no se presentó germinación ( $0.00 \pm 0.23$ ) y en vivero =  $1.80 \pm 0.21$ . Por otro lado *Heliocarpus americanus* presentó el porcentaje promedio de germinación más alto de las seis especie, en campo por cada 50 semillas fue =  $15.00 \pm 1.88$  y en vivero por cada 50 semillas fue =  $46.00 \pm 1.88$ ; seguido por *Solanum aphyodendron* y *Miconia lehmannii*.



**Figura 8.** Porcentaje promedio de germinación de seis pioneras arbóreas en campo y vivero en corredores de conexión Barbas – Bremen Quindío.

### 7.3.2 Tiempo promedio de germinación:

*Miconia lehmannii* no registró diferencias significativas en el número de semanas promedio en que se dio la germinación en condición de campo y vivero ( $H = 2.83$   $p = 0.09$ ). Por otro lado las restantes cuatro especies registraron diferencias significativas en el número de semanas promedio en que se dio la germinación en ambas condiciones (tabla 8).

**Tabla 8.** Número de semanas promedio en que se dio la germinación  $\pm$  s de cinco pioneras arbóreas en campo y vivero, corredores de conexión Barbas-Bremen Quindío

Especie	Campo		Vivero		H	P
	Media	$\pm$ s	Media	$\pm$ s		
<i>Cinchona antioQUIAE</i>	0.00	1.21	5.60	1.21	=5.53	=0.01
<i>Cecropia telealba</i>	0.00	0.44	2.00	0.44	=7.97	<0.05
<i>Heliocarpus americanus</i>	2.00	0.00	7.00	0.00	=9.00	<0.05
<i>Miconia lehmannii</i>	3.00	0.77	4.00	0.77	=2.83	=0.09
<i>Solanum aphyodendron</i>	3.40	0.33	4.40	0.33	=4.12	=0.04

$\pm$  s : desviación estándar H: estadístico de contraste p: p valor

De acuerdo con las tablas 7 y 8, se puede decir que en promedio a 50 semillas de *H. americanus* les tomó 7 semanas para que germinaran 46 semillas en condición de vivero. Y 2 semanas para que germinaran 15 semillas en condición de campo.

A 50 semillas de *S. aphyodendron* les tomó en promedio 4.4 semanas para que germinaran 24.4 semillas en condición de vivero. Y 3.4 semanas para que germinaran 4.4 semillas en condición de campo.

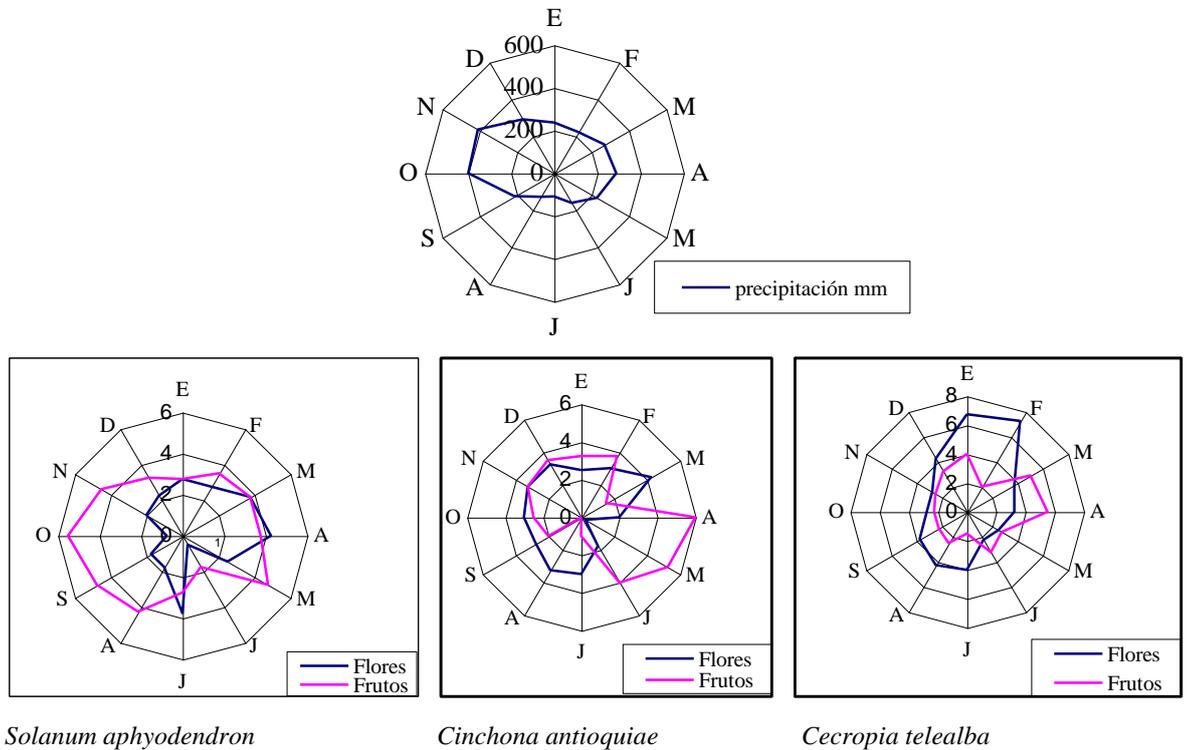
Ya que *C. antioQUIAE* y *C. telealba* no germinaron en campo la media de semanas de germinación fue igual a 0. Por otro lado en vivero a 50 semillas de *C. antioQUIAE* les tomo en promedio 5.6 semanas para que germinaran 1.3 semillas. Y a 50 semillas de *C. telealba* les tomo en promedio 2 semanas para que germinaran 1.8 semillas.

#### 7.4 FENOFASE REPRODUCTIVA:

Dadas las diferencias en la producción de flor y fruto durante el año, en las especies estudiadas, se pueden organizar en subgrupos por el comportamiento en la producción de floración y fructificación durante todo el año, basándose y adaptando a Gentry (1974), de la siguiente manera.

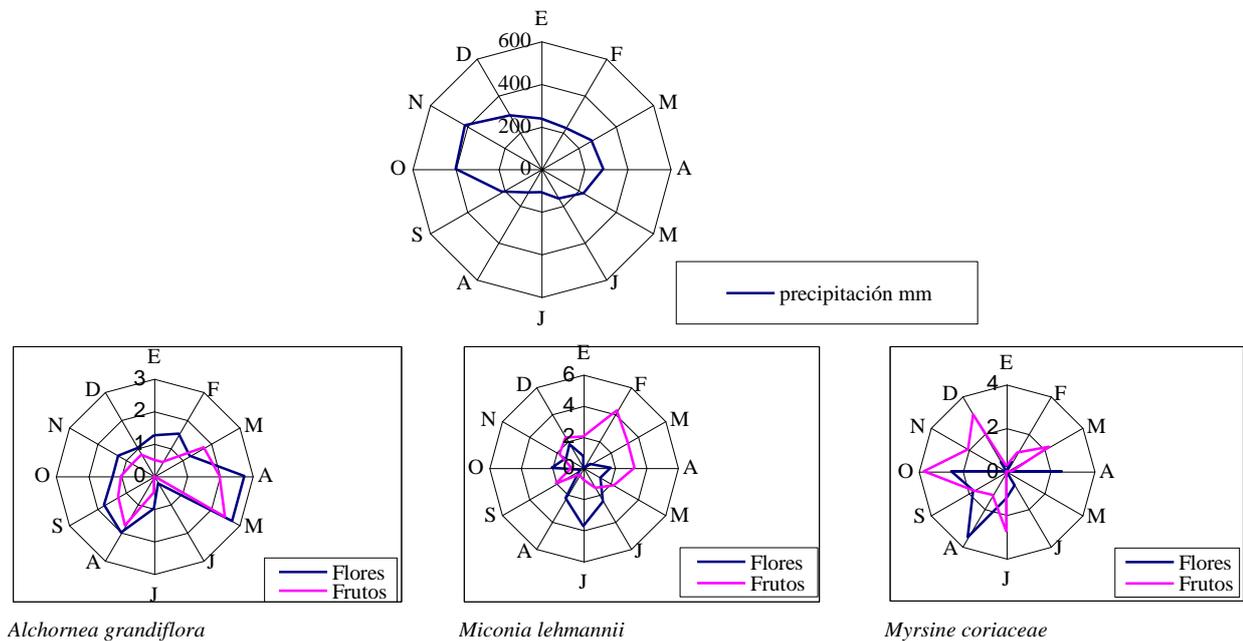
1. Especies que producen flores y frutos en grandes cantidades de manera simultanea y durante largos periodos: *Cecropia telealba*, *Cinchona antioquiae*, *Solanum aphyodendron*.
2. Especies que producen pocas flores y frutos durante largos periodos y de manera simultanea: *Alchornea grandiflora*, *Miconia lehmannii*, *Myrsine coriaceae*.
3. Especies que producen grandes cantidades de flores y frutos durante cortos periodos: *Heliocarpus americanus*, *Croton magdalenensis*, *Verbesina nudipes*.
4. Especies que producen pocas flores y frutos durante cortos periodos: *Ladenbergia oblongifolia*.

La figura 9 describe los patrones fenológicos del grupo 1 frente a las precipitaciones. Para *Solanum aphyodendron* los picos de producción de flores y frutos se presentaron durante la época de altas precipitaciones. *Cinchona antioquiae* también presentó los picos de producción de flores y frutos en épocas de altas precipitaciones. En cuanto a *Cecropia telealba*, el pico de floración se dio en febrero, cuando las precipitaciones son bajas, y el pico de fructificación en abril, mes de altas precipitaciones siendo la única especie de este grupo que registro estacionalidad en la producción de flores y frutos frente a las precipitaciones de la zona.



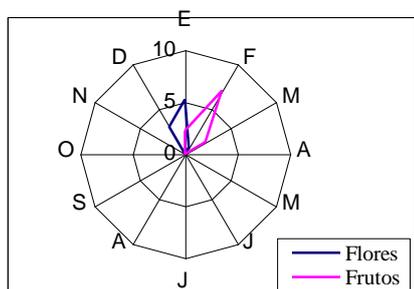
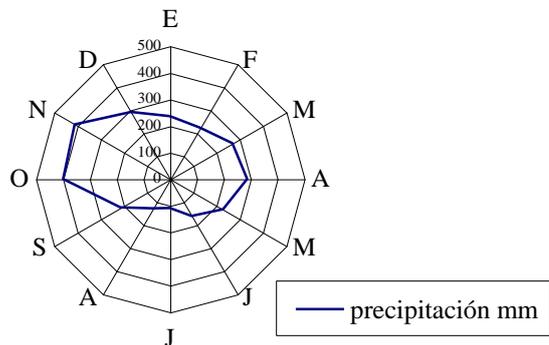
**Figura 9.** Precipitación promedio mensual multianual 1995-2002, estación Bremen Filandia Quindío. CRQ, 2003, frente al patrón fenológico del grupo 1.

La figura 10 muestra los patrones fenológicos del grupo 2 frente a las precipitaciones. Los individuos de *Alchornea grandiflora* presentaron los picos de floración y fructificación en mayo, mes de altas precipitaciones. Para *Miconia lehmannii* el pico de floración fue en julio, mes de bajas precipitaciones, y el pico de fructificación en febrero, mes de altas precipitaciones. También *Myrsine coriaceae* presentó su pico de floración en época de bajas precipitaciones (agosto), y su pico de fructificación fue en época de altas precipitaciones (octubre). Estas dos, *M. lehmannii* y *M. coriaceae*, registraron estacionalidad en su producción de flor y fruto frente a las precipitaciones de la zona.

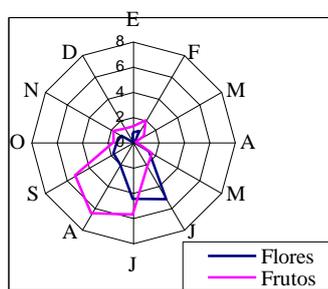


**Figura 10.** Precipitación promedio mensual multianual 1995-2002, estación Bremen Filandia Quindío. CRQ, 2003, frente al patrón fenológico del grupo 2.

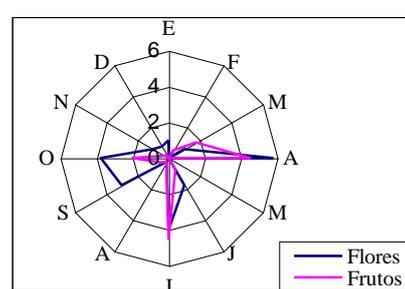
La figura 11 muestra la relación del patrón fenológico del grupo 3 con las precipitaciones. El pico de producción de flor para *Heliocarpus americanus* se dio en enero, y el de fructificación en el mes de febrero, meses que corresponden a una época de bajas precipitaciones. Por otro lado, *Croton magdalenensis* presentó tres picos para flor y fruto, de los cuales el mas alto para floración se dio en abril, periodo de altas precipitaciones, y el de fructificación en Julio, periodo de bajas precipitaciones. Los individuos de *Verbesina nudipes* mostraron un pico de floración en el mes de junio, y el pico de fructificación en el mes de agosto, ambas fechas corresponden a tiempos de las más bajas precipitaciones. Es importante reconocer que este grupo presentó más asociación de su fenofase reproductiva a las épocas donde las precipitaciones son más bajas.



*Heliocarpus americanus*



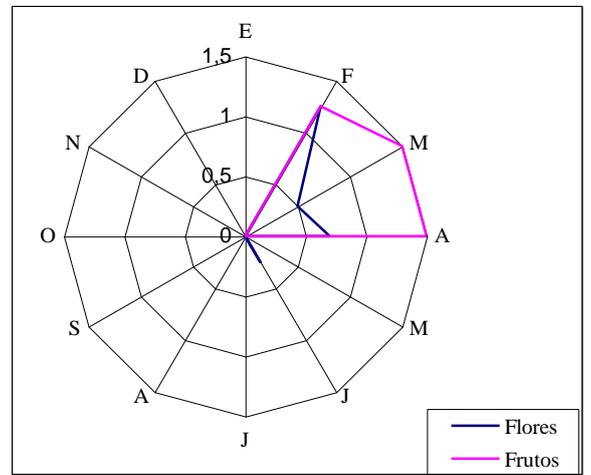
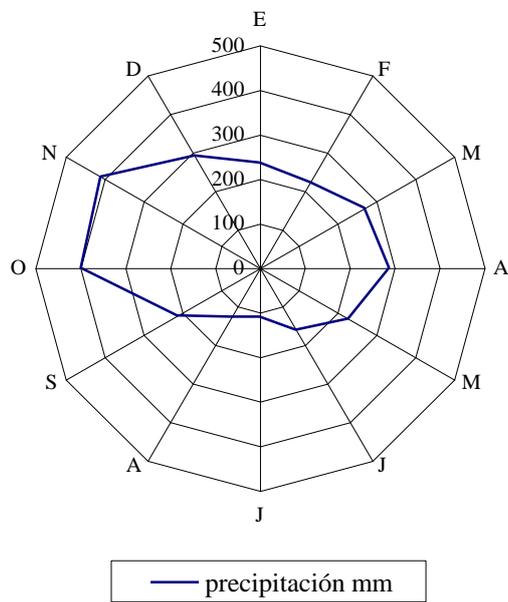
*Verbesina nudipes*



*Croton magdalenensis*

**Figura 11.** Precipitación promedio mensual multianual 1995-2002, estación Bremen Filandia Quindío. CRQ, 2003, frente al patrón fenológico del grupo 3.

La figura 12 describe el patrón fenológico del grupo 4 frente a las precipitaciones de la zona. En este grupo solo se encuentra *Ladenbergia oblongifolia*, los individuos de esta especie florecieron en febrero y produjeron fruto en el mismo mes, época de bajas precipitaciones. Ambos eventos, floración y fructificación, fueron los más bajos con relación a las otras nueve especies.



*Ladenbergia oblongifolia*

**Figura 12.** Precipitación promedio mensual multianual 1995-2002, estación Bremen Filandia Quindío. CRQ, 2003, frente al patrón fenológico de la especie del grupo 4.

## 8. DISCUSIÓN

### DENSIDAD:

La alta densidad de *Cecropia telealba* y *Miconia lehmannii* en los corredores puede estar relacionada con la cercanía de individuos adultos que, de acuerdo a sus patrones fenológicos, producen frutos durante todo el año, pudiendo ser una fuente permanente de semillas y un banco potencial de plántulas. Vásquez *et al.* (1999) le atribuyen la capacidad de colonización rápida en áreas desmontadas y altas densidades poblacionales de las especies del género *Cecropia*, a la producción ininterrumpida de abundantes frutos y a los numerosos dispersores como aves y mamíferos que se benefician de éste. Aguilar en el 2005 registró lluvia de semillas -dominada por *Cecropia telealba*- y generada por murciélagos frugívoros en el área de los corredores Barbas – Bremen. Por otro lado, Arango (1994); Velasco & Vargas (2004) y Ríos & Kattan (2004) han registrado una respuesta de consumo de las aves frente a la oferta de fruto por parte de especies del género *Miconia*. Levey & Byrne (1993) encontraron que semillas del género *Miconia* eran dispersadas de manera secundaria por hormigas de hojarasca. Dichas hormigas remueven las semillas de las deposiciones de aves (Kaufmann *et al.* 1991). Ríos *et al.* 2004, mencionan que los frutos de *Miconia lehmannii* son consumidos por aves. Durante este estudio también se observó una elevada actividad de aves en los árboles durante épocas de fructificación, por lo que se sugiere que la dispersión de semillas de *Miconia lehmannii* se da por aves.

De manera inversa, la baja densidad de *Heliocarpus americanus* y *Myrsine coriacea* en los corredores también puede estar relacionada con el patrón de producción de frutos durante cortos periodos, fuente de semillas menos permanente, y en el caso de *H. americanus* el tipo de dispersor; el viento según Vargas (2002).

Para *Verbesina nudipes* y *Ladenbergia oblongifolia* -especies que utilizan el viento para dispersar sus semillas (Vargas 2002)-, la distribución de los datos alrededor de la media fue mayor, revelando la presencia de muchos individuos de estas especies en una parcela y la ausencia en otras. Es posible que el viento como dispersor de estas semillas genere una lluvia mas localizada. Aunque Willson (1993) concluyó tentativamente que en promedio las semillas dispersadas por viento se desplazan a mayores distancias, otros

autores han demostrado que las semillas dispersadas por frugívoros alcanzan distancias desde el árbol materno de hasta 300 m (Murria 1998; Julliot 1996).

Finalmente la variabilidad de densidades en las parcelas por parte de estas pioneras arbóreas puede estar fundamentada, además de los procesos estocásticos de la naturaleza, en la cercanía de individuos maduros, su producción de frutos y el tipo de dispersor de semillas, siendo posiblemente zoócoria la estrategia más exitosa para colonizar mayores extensiones, aumentando la densidad poblacional. Por otro lado, la dependencia de semillas al viento puede limitar la colonización de áreas disminuyendo el número de individuos en las parcelas, ya que de acuerdo al modelo de Janzen (1970) y Conell (1971) la cercanía de semillas y plántulas al árbol materno disminuye la densidad de la especie, y aumenta en la medida que las semillas y plántulas se encuentran lejos de éste.

#### RECLUTAMIENTO

Teniendo en cuenta que el área de estudio está en una pendiente de aproximadamente 29%, es posible que con las altas lluvias el suelo es desplazado y a su vez parte del banco de semillas sea removido, exponiendo los propágulos a la luz solar y otras condiciones ambientales necesarias para la germinación; pudiendo ser esta la explicación para que en promedio la mayoría de las pioneras estudiadas hayan sido reclutadas en época de altas precipitaciones.

Con respecto a *Cecropia telealba*, se puede sugerir que el dato atípico de reclutamiento corresponde a una parcela con árboles que han podido servir como perchas de aves y mamíferos, que posiblemente realizaron sus deposiciones en ella y como resultado se registraron treinta nuevos individuos. Por otro lado, se sabe que la gran producción de hojarasca de la pionera *Cecropia* puede inhibir el establecimiento de otras especies por algunos años (Walker 2002), por lo que es probable que la alta densidad de *C. telealba* en los corredores su interacción con otras especies y gran producción de hojarasca que puede limitar de manera física la Sobrevivencia y el crecimiento de otras especies sea la razón del bajo reclutamiento de las otras nueve especies.

#### SUPERVIVENCIA:

Peña-Claros (2001), considero para Bolivia que una Supervivencia por encima del 79% era alta, por lo que se sugiere que la Supervivencia de las diez pioneras arbóreas en los corredores de conexión también es alta, y posiblemente este relacionada con que el área de estudio corresponde a una cobertura vegetal en procesos de restauración y recuperación natural relativamente jóvenes; Peña-Claros & De Boo (2002) comprobaron a través de diferentes experimentos que las plantas heliófitas presentan mayor Supervivencia en las etapas sucesionales jóvenes que en otras más viejas.

Las diferencias en los porcentajes de Supervivencia, muestran que especies con mayor número de individuos como *Verbesina nudipes* y *Miconia lehmannii* presentaron las menores probabilidades de Sobrevivir, mientras que los individuos de especies menos densas como *Myrsine coriaceae* y *Heliocarpus americanus* tuvieron mayor probabilidad de Sobrevivir. Al inicio del estudio los pocos individuos de *M. coriaceae* y *H. americanus*, ya presentaban alturas superiores a los 150 cm, mientras que los individuos de *V. nudipes* en promedio apenas superaban los 50 cm; Sáenz *et al.* (1999), registraron en un estudio de mortalidad de especies arbóreas juveniles en Costa Rica, que la mortalidad fue mayor en los individuos con alturas menores de 100 cm que individuos con alturas superiores a los 100 cm; Clark & Clark (1992), señalan para especies no pioneras (en bosques sin intervenir) que los porcentajes de mortalidad disminuye al aumentar de tamaño los individuos.

Por otra lado, Sáenz *et al.* (1999), sugieren que las altas tasas de Supervivencia están asociadas a menores tasas de crecimiento; patrón que se vio reflejado en *Verbesina nudipes*, que fue la especie con menor Supervivencia y en promedio mayor crecimiento, y *Alchornea grandiflora* una de las especies con mayor Supervivencia y menor crecimiento durante este estudio.

#### CRECIMIENTO:

En el Ecuador y Costa Rica Homeier & Breckle (2002), también encontraron diferencias en el crecimiento de 12 especies arbóreas; al igual que en los corredores de conexión estos autores señalan que *Heliocarpus americanus* fue una de las especies con

mayor incremento de DAP, y sugieren que al comprender los factores externos de las plantas se puede entender el crecimiento.

Las diferencias en la ganancia de altura y DAP pueden estar asociadas a las condiciones ambientales y la capacidad específica de los individuos al hacer uso de éste. Las especies leñosas que hacen su temprana aparición en el curso de la sucesión vegetal se han caracterizado por el continuo alargamiento del tallo (Grime 1982).

Es importante ahora tener en cuenta que en los meses que no aumentó significativamente el DAP fueron los mismos en donde algunas especies mostraron un incremento en las curvas de altura, y estos corresponden a una época de altas precipitaciones; es posible entonces, que exista una relación entre el crecimiento de los individuos y la lluvia, además de otras emergencias ambientales tal como lo demostraron en Costa Rica Sáenz *et al.* (1999), donde encontraron que las diferencias en las tasas de crecimiento entre pioneras arbóreas, tanto en diámetro como en altura estaban relacionadas con la luminosidad del lugar.

#### GERMINACIÓN:

Es posible que el bajo porcentaje de germinación de *Cecropia telealba* y *Cinchona antioquiæ* corresponda a un umbral de germinación mucho más alto de 250 semillas, además de exigencias ambientales muy específicas; Vásquez *et al.* (1999) registraron para una especie del género *Cecropia* el 90% de germinación, bajo condiciones óptimas, y aplicando tratamiento pregerminativo a un millón de semillas. Ahora bien, que *C. telealba* y *C. antioquiæ*, fueron especies fenológicamente agrupadas como productoras de frutos en grandes cantidades durante todo el año, lo que puede significar una estrategia reproductiva que les garantiza la germinación de solo algunos propágulos y por lo tanto la tasa de germinación baja.

Por otro lado, es posible que la baja germinación en campo respecto al vivero sea el resultado de una menor interacción con depredadores de semillas en vivero; Peña *et al.* (2002) concluyeron que la remoción de semillas por parte de animales se incrementa en estados sucesionales tempranos, y decrece en la medida que el bosque aumenta de edad; Fernández (2003) menciona que las hormigas suelen ser forrajeras oportunistas que toman exudados de plantas y semillas para utilizarlos en sus cultivos de hongos.

Posiblemente durante estos primeros años de recuperación vegetal en los corredores de conexión la tasa de germinación siga siendo baja.

#### FENOLOGÍA:

Los patrones de floración y fructificación los individuos de *Cecropia telealba*, *Myrsine coriaceae* y *Miconia lehmannii* presentan coincidencia en la producción más alta de flores con las épocas de menores precipitaciones; se cree que esto sucede por que este periodo presenta una alta actividad de artrópodos polinizadores (Archibold 1995), y la mayor producción de frutos con los meses de mayores lluvias, lo que es conocido como estacionalidad, fenómeno que ya ha sido descrito en el neotrópico por: Hilty (1980); ter Steege & Persaud (1991); Frankie *et al.* (1974); Croat ( 1969, 1975, 1978); Reys *et al.* (2005) y Williams – Linera & Meave (2002) entre otros.

Williams – Linera & Meave (2002) suponen que las plantas que presentan fructificación en épocas secas suelen presentar semillas dispersadas por el viento, tal como pasa en lo corredores de conexión con *Heliocarpus americanus*, *Verbesina nudipes*, *Ladenbergia oblongifolia*, *Cinchona antioquiiae*; mientras que las especies que fructifican en épocas de lluvia tienen un síndrome de dispersión zoócora, siendo el caso de *Cecropia telealba*, *Myrsine coriaceae*, *Miconia lehmannii*, *Solanum aphyodendron* y *Alchornea grandiflora*.

Aunque son muy pocos los trabajos de fenología aplicados a este grupo de pioneras, se encuentran ciertas coincidencias con especies del mismo género, contrario a lo que sugiere Milton (1991). Por ejemplo, en México, Vásquez *et al* (1999) determinaron para una especie del género *Cecropia* que, aunque la floración y la maduración de frutos se da durante todo el año, el pico de floración es entre enero y julio, al igual que *Cecropia telealba*. Los mismos autores, registraron para una especie del género *Alchornea* el pico de floración y fructificación en mayo, como sucedió con *Alchornea grandiflora* en los corredores de conexión.

Por otro lado el informe anual de reforestación en el sur de Ecuador (2001) muestra que la producción de flores de *Heliocarpus americanus* es en mayo y la fructificación en agosto, mientras que en los corredores de conexión estos dos eventos fueron registrados entre enero y febrero.

Finalmente, tratar de realizar generalizaciones acerca de los patrones fenológicos con relación al ambiente resulta sumamente difícil (Williams – Linera & Meave 2002), ya que la variedad de mecanismos utilizados por las especies y sus individuos para garantizar la descendencia en el tiempo no pueden ser considerados completamente predecibles por la complejidad del ambiente. Sin embargo, se puede sacar provecho de estas bases de datos que nos dan una idea de las fechas en que se supone existe actividad reproductiva de las pioneras utilizadas en la recuperación de áreas desmontadas.

## 9. CONCLUSIONES

- ✓ De acuerdo al número de individuos por parcela, las especies están agrupadas en los corredores de conexión de la siguiente manera:
  - I. Las más abundantes: *Cecropia telealba* y *Miconia lehmannii*
  - II. Las de abundancia regular: *Verbesina nudipes*, *Cinchona antioQUIAE*, *Ladenbergia oblongifolia*, *Solanum aphyodendron*, *Croton magdalenensis* y *Alchornea grandiflora*.
  - III. Las menos abundantes: *Heliocarpus americanus* y *Myrsine coriaceae*.
  
- ✓ De las diez pioneras arbóreas evaluadas, *Cecropia telealba* presentó el mayor reclutamiento de individuos.
  
- ✓ En promedio para todas las especies, los individuos fueron reclutados en época de altas precipitaciones.
  
- ✓ La Sobrevivencia de *Cinchona antioQUIAE*, *Solanum aphyodendron* y *Verbesina nudipes* fue la más baja, mientras que *Alchornea grandiflora*, *Croton magdalenensis*, *Heliocarpus americanus* y *Myrsine coriaceae* no perdieron individuos durante todo el año de estudio.
  
- ✓ En general, la Sobrevivencia de todas las especies estuvo por encima del 75% por lo que se puede considerar alta.
  
  
- ✓ Las diez pioneras arbóreas ganaron altura y diámetro del tallo durante el año de estudio.
  
  
- ✓ Los individuos de *Heliocarpus americanus*, *Verbesina nudipes*, *Croton magdalenensis* y *Cecropia telealba* en promedio ganaron más altura y diámetro del tallo.

- ✓ En condición de vivero la germinación fue más exitosa que en campo.
  
- ✓ Las semillas de *Heliocarpus americanus*, *Miconia lehmannii* y *Solanum aphyodendron* presentaron mejores promedios de germinación que *Cecropia telealba* y *Cinchona antioQUIAE*.
  
- ✓ Fenológicamente las especies se pueden agrupar por el comportamiento de producción de flores y frutos, pero también por su relación con los patrones de lluvias. Por lo que es sumamente difícil establecer entre especies semejanzas o diferencias fenológicas absolutas.
  
- ✓ Finalmente: las diez pioneras arbóreas presentaron una fluctuación en el número de individuos, que puede estar relacionada con la producción de frutos por parte de adultos cercanos y las probabilidades que sus semillas germinen; y estos individuos resultantes de la dinámica poblacional a su vez están creciendo y se muestran en conjunto como bosque joven en procesos de sucesión.

## 10. RECOMENDACIONES

- Además de darle continuidad a este estudio, se recomienda investigar con mayor detalle cada aspecto.
- Evaluar factores inherentes de poblaciones como por ejemplo el tipo de semilla y dispersión para comprender los patrones de densidad y reclutamiento.
- Estudiar las causas ambientales y fisiológicas de mortalidad.
- Registrar el crecimiento de individuos por más tiempo, para poder relacionar estadísticamente esos resultados con las condiciones ambientales.
- Sembrar las semillas en vivero como herramienta de recuperación, ya que la pérdida de material vegetal en campo se mostró más elevado que en vivero.
- Registrar con mayor precisión el evento fenológico de los individuos.
- Partiendo del supuesto que los procesos de sucesión -aunque pueden presentar algunos patrones en el cambio de las comunidades- no son predecibles, se recomienda el uso de este tipo de pioneras entre ellas estas diez especies como herramienta de restauración. Porque los aspectos evaluados muestran que los incrementos en DAP y altura, altas tasa de Sobrevivencia y unos patrones reproductivos dinámicos, contribuyen notoriamente en la recuperación de la cobertura vegetal y a la dinámica del bosque

## 11. BIBLIOGRAFÍA

AGUDELO, C.A. 1999. Efecto de la altitud en el crecimiento de plántulas de *Billia columbiana* Hippocastanaceae en el departamento del Quindío. Universidad del Quindío, Armenia.

AGUILAR, D.M. 2005. Dispersión de semillas por murciélagos en cuatro estados sucesionales de una localidad subandina. Tesis, Pontificia Universidad Javeriana. Bogota.

ARANGO, S. 1994. El papel de las aves dispersoras de semillas en la regeneración de pastizales de origen antropico en el Alto Quindío. Bogotá.

ARCHIBOLD, O. W. 1995. Ecology of world vegetation. Department of geography. University of Saskatchewan. Saskatoon, Canada.

BESNIER R,F. 1989. Semillas. Biología y tecnología. Capitulo IV. Mundi-Prensa España.

BERRYMAN, A.A. & P. TURCHIN. 2001. Identifying the density - dependent structure underlying ecological time series. *Oikos*.

BROWN, J.H. & M.V. LOMOLINOS. 1998. Distributions of single species. Biogeography. Second edition.

CAICEDO, A.H. 1988. Evaluación preliminar del crecimiento de 20 especies maderables en la región de Iloró – carretera panamericana, Chocó, Colombia. Convenio CONIF-HOLANDA-CODECHOCO (CONIF Serie Técnica No. 29). Bogotá.

CAICEDO, H. & P. VAN DER POEL. 1988. Comportamiento de 11 especies forestales en diferentes unidades fisiográficas de la región de Bojayá-Chocó-Colombia. Convenio CONIF-HOLANDA-CODECHOCO. (Serie Técnica No. 27). Bogotá.

CAMACHO, M & OROZCO, L. 1998. Patrones fenológicos de doce especies arbóreas del bosque montano de la cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Rev. Biol.. Trop.* V. 46 N. 3. San Jose

CLARK, D.A. & D.B. CLARK. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecol. Monogr.*

CONNELL, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest tree. En: Dynamics of populations, proceedings of the advance study institute on dynamics of numbers in populations, Oosterbeek. Center for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen, The Netherlands

- CORPORACIÓN AUTÓNOMA REGIONAL DEL QUINDÍO – CRQ. 2003. Boletín meteorológico- 2002. Subdirección de calidad ambiental. Grupo Aguas. Armenia.
- CROAT, T.B. 1969. Seasonal flowering behavior in Central panama. *Annals of Missouri Botanical Garden*.
- CROAT, T.B. 1975. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island. *Biotropica*.
- CROAT, T.B. 1978. *Flora of Barro Colorado Island*. Stanford University Press, USA.
- CUATRECASAS, J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. Vol. 10. Bogotá.
- FIGUEROA, J. 2000. Aspectos ecológicos de la germinación en especies del bosque templado-húmedo del sur de Chile. *Chloris Chilensis*. No 2, Año 3. <http://www.chlorischile.cl/>
- FINEGAN, B. 1992. Bases ecológicas para la silvicultura. Costa Rica. Curso forestal “manejo de bosques tropicales”. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. CATIE. Costa Rica.
- FOURNIER, O.L. 1978. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Cespedesia*. Vol. VII. Cali.
- FRANKIE, G. W., H.G. BAKER & P.A. OPTER. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*.
- GENTRY, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*. Vol. 6.
- GENTRY, A.H. 1993. A field guide to the families and genera of woody plants of northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru). The University of Chicago. Chicago.
- GETZ, W. 1991. A unified approach to multispecies modeling. *Nature Resource Modeling* Vol 5.
- GINZBURG, L.R. 1998. Assuming reproduction to be a function of composition raises doubts about some predator – prey models. *Journal of Animal Ecology* Vol 67.
- GIRALDO, G.J.P. 2003. Cambio de la cobertura vegetal del bosque húmedo tropical, parque natural nacional Tinigua, Colombia. *Perez Arbelaezia*, No 14. Bogota.

- GRIME, J.P. 1982. Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. Limusa, S.A.
- GUARIGUATA, M. R. & R. OSTERTAG. 2002. Sucesión secundaria. En: Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales. LUR.
- GUTIERREZ, R. 2003. Composición y estructura de la sucesión vegetal pos-aprovechamiento de plantaciones de coníferas en el área forestal Bremen – La Popa, Quindío. Tesis, Universidad de los Andes. Bogota.
- HARMS, K.E. & C.E.T. PAINE. 2003. Regeneración de árboles tropicales e implicaciones para el manejo de bosques naturales. Ecosistemas. (URL: <http://www.aet.org/ecosistemas/033/revision2.htm>)
- HILTY, S. L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in pacific Colombia. Biotropica.
- HILTY, S. 1985. Distributional changes in the Colombian avifauna: a preliminary blue list. Neotropical Ornithology N 36.
- HOLDRIDGE, L. R. 2000. Ecología. basada en las zonas de vida. San José, Costa Rica.
- HOMEIER, J. & S-W. BRECKLE. 2002. Dinámica de claros y del crecimiento de árboles de bosques tropicales en las montañas del Ecuador y Costa Rica. Informe Proyecto. Departamento de Ecología Universidad del Bielefeld, Alemania.
- HUXLEY, P.A. 1983. Phenology of tropical woody perennials and seasonal crop plants with reference to their management in agroforestry systems. Plant research and agroforestry. International center for Research in Agroforestry, Mairobi, Kenya.
- IGAC, 1996. Diccionario geográfico de Colombia en CD-ROM. Versión 1996 para Macintosh & Windows.
- INSTITUTO ALEXANDER von HUMBOLDT. 2003. Informe técnico preliminar, caracterización biológica y socioeconómica de la ventana del paisaje rural ganadero en el cañón del río Barbas (Filandia-Quindío).
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. American naturalist.
- JULLIOT, C. 1996. Seed dispersal by red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest of French Guiana. International Journal of Primatology.
- KAUFMANN, S., D.B. MCKEY, M. HOSSAERT – MCKEY, & C.C. HORVITZ. 1991. Adaptations for a two-phase seed dispersal system involving vertebrates and ants in a hemiepiphytic fig (*Ficus microcarpa* : Moraceae). American Journal of Botany.

- KATTAN, G.H. 1997. Transformación de paisaje y fragmentación de hábitats. Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad. Colombia.
- LEVEY, D.J. & M.M. BYRNE. 1993. Complex ant – plant interactions: rain forest ants as secondary dispersers and post – dispersal seed predators. *Ecology*.
- MAYNARD SMITH, J. 1974. *Models in ecology*. Cambridge University Press. Cambridge.
- MEFFE, G.C. & C.R. CARROLL. 1997. *Principles of conservation biology*, 2<sup>nd</sup> ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- MENDEZ, E. 2005. Monitoreo del crecimiento y Sobrevivencia de cuatro especies es tres hábitat en el santuario de fauna y flora Otún Quimbaya, Risaralda. Tesis Universidad del Quindío, Armenia Quindío.
- MILTON, K. 1991. Leaf change and fruit production in six neotropical Moraceae species. *Journal Ecology*.
- MOONEY, H.A, O. BJORKMAN, A.E. HALL, E. MEDINA & P.B. TOMLINSON. 1980. The study of physiological ecology of tropical plants – current status and needs. *Bio – science*.
- MURRAY, K.G. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap – dependent plant. *Ecology Monographs*.
- OROZCO, A.F., V.A. ARIAS & L.G. MEJIA. 2002. Fenología de *Anacardium excelsum* – *Rollinia membranaceae* y *Genipa americana* en la reserva del Ocaso Quimbaya – Quindío. Tesis Universidad del Quindío, Armenia Quindío.
- PARDO, M.P y D. OCHOA ( editores) 2003. Informe anual del proyecto de conservación y uso sostenible de la biodiversidad de los andes colombianos. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogota D.C.
- PEÑA-CLAROS, M. 2001. Secondary forest succession: Process affecting the regeneration of Bolivian tree species. PROMAB Scientific Series 3. PROMAN – Riberalta, Bolivia.
- PEÑA-CLAROS, M. & H. DE BOO. 2002. The effect of forest sucesional stage on seed removal of tropical rain forest tree species. *Journal of Tropical Ecology*. Cambridge University Press.
- PINARD, M., R. GUZMÁN & J. FUENTES. 1996. Clasificación de las especies arbóreas en gremios ecológicos en la zona de lomerío, Santa Cruz, Bolivia. Proyecto de Manejo Forestal Sostenible. Boletín BOLFOR N° 6.

- PRIMACK R.B. 2003. *Essentials of conservation biology*. Third edition. Boston University. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts. U.S.A.
- REYS, P., M. GALETTI., L.P.C. MORELLATO. & J. SABINO. 2005. Fenología reproductiva e disponibilidad de frutos de especies arbóreas em mata ciliar no rio Formoso, Mato Grosso do Sul. *Biota Neotrop.*
- RÍOS, M.; P. GIRALDO & D. CORREA. 2004. Guía de frutos y semillas de la cuenca media del río Otún. Primera Edición. Santiago de Cali.
- RÍOS, M.M. & G. KATTAN. 2004. El papel de las Melastomataceae como recurso alimentario de aves frugívoras en un bosque andino. III Congreso Colombiano de Botánica, Resúmenes. Popayán.
- RODRIGUEZ N., D. ARMENTERAS, M. MORALES & M. ROMERO. 2004. Ecosistemas de los andes. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá D.C. Colombia.
- SÁENZ, G., B. FINEGAN & M. GUARIGUATA. 1999. Crecimiento y mortalidad en juveniles de siete especies arbóreas en un bosque muy húmedo tropical intervenido de Costa Rica. *Revista Biología Tropical*. V. 47. San José.
- SAMPER, C. 1999. Ecosistemas naturales, restauración ecológica e investigación. Memorias del Seminario de Restauración Ecológica y Reforestación. Bogota.
- SÁNCHEZ, J.A. 2002. Estrategias regenerativas de las principales especies arbóreas pioneras de la sierra del rosarios, bajo condiciones ecológicas adversas. Informe Final Ministerio de Ciencia, Tecnología y del Medio Ambiente. Instituto de Ecología y Sistemática. La Habana.
- ter STEGEE. H. & C.A. PERSAUD. 1991. The phenology of Guyanese timber species: a compilation of a century of observations. *Vegetatio*.
- TURCHIN, P. 2003. "Complex population dynamics" a theoretical empirical synthesis. Princeton University Press. Princeton and Oxford.
- VARGAS, W.G. 2002. Guía ilustrada de las plantas de las montañas del Quindío y los andes centrales. Universidad de Caldas.
- VARGAS, W. & J.E. MENDOZA. 2005. De la teoría a la realidad, evaluación de estrategias de restauración en el establecimiento de corredores de conexión en el sector Barbas – Bremen, Filandia, Quindío, Colombia. En Vargas, Orlando ed. *Restauración en los Andes, del potrero al bosque*. Universidad Nacional de Colombia, IAvH. En prensa

VÁZQUEZ-YANES, C., A. I. BATA MUÑOZ, M. I. ALCOCER SILVA, M. GUAL DÍAZ Y C. SÁNCHEZ DIRZO. 1999. Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Reporte técnico del proyecto J084. CONABIO - Instituto de Ecología, UNAM

VELASCO, P. & O. VARGAS. 2004. Dinámica de la dispersión de plantas ornitócoras, reclutamiento y conectividad en fragmentos de bosque altoandino secundario (Reserva Natural Protectora, Cagua Cundinamarca). Acta Biológica Colombiana Vol 9. Bogota.

WALKER, L.R. 2002. Interacción entre especies durante el proceso de sucesión. En: Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales. LUR. Recuadro 23.1.

WILLIAMS-LINERA, G. & J. MEAVE. 2002. Patrones fenológicos. En: Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales. LUR.

WILLSON, M.F. 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. Vegetatio.

WILSON, E.O. 1992. The diversity of life. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, MA.