

LLUVIA DE SEMILLAS EN UNA SELVA NUBLADA Y EN UN BOSQUE SECUNDARIO EN LOS ANDES VENEZOLANOS

SEED RAIN IN A CLOUD FOREST AND A SECONDARY FOREST IN VENEZUELAN ANDES

María Tibusay Velásquez¹, María Elena Naranjo¹, Luis Enrique Gámez² y Johnny Murillo¹

¹Laboratorio de Ecología Animal A, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

E-mail: mtvelasqueza@gmail.com, mnaranjo@ula.ve, jhonnym@ula.ve

²Laboratorio de Dendrología, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. E-mail: lgamez@ula.ve

RESUMEN

Los cambios de cobertura alteran la cantidad y composición de semillas en movimiento y la capacidad de regeneración de los ecosistemas. En este trabajo se evaluaron el flujo, la composición, estructura y variación estacional de la lluvia de semillas en una selva nublada andina y en un bosque secundario de reemplazo en Venezuela. En cada sitio se colocaron 30 trampas de semillas de 0,25 m², durante 317 días. Se colectaron $10,6 \pm 18,9$ semillas m⁻² día⁻¹ pertenecientes a 78 especies en la selva nublada y $15,3 \pm 10,7$ semillas m⁻² día⁻¹ de 35 especies en el bosque secundario de reemplazo. Aún cuando el sistema de reemplazo tiene vecindad con el sistema original y conserva una estructura arbórea, la diversidad y estacionalidad en la lluvia de semillas es mayor en la selva nublada; de igual manera, se encontraron profundas diferencias en la lluvia y movimiento de semillas entre ambos ecosistemas, siendo este último bastante limitado. Como elementos positivos para la restauración, la composición de la lluvia de semillas en el sistema de reemplazo fue mayor a la riqueza de la comunidad arbórea *in situ*, aunado a que los procesos de dispersión de semillas ocurren durante todo el año.

Palabras claves: Andes venezolanos, bosque secundario, composición, diversidad, lluvia de semillas, selva nublada

ABSTRACT

Cover changes alter the quantity and composition of seed movement and the regenerative capacity of ecosystems. This paper evaluates flow, composition, structure and seasonal variation of seed rain in an Andean cloud forest and secondary replacement forest in Venezuela. At each site 30 seed traps (0.25 m²) were placed that operated for 317 days. We collected 10.6 ± 18.9 seeds m⁻² day⁻¹ belonging to 78 cloud forest species and 15.3 ± 10.7 seeds m⁻² day⁻¹ from 35 species of a secondary forest replacement. Even when the replacement system is in close proximity to the original system and has conserved the tree structure, we found that diversity and seasonality of seed rain was higher in the cloud forest. Similarly, large differences in seed rain and seed movement exist between ecosystems, with the latter being quite limited. Despite the reduced movement of seeds, the composition of seed rain of the replacement system was greater than the species richness of the *in situ* tree community, and when this information is coupled with seed dispersal processes throughout the year, it is useful as a positive element for restoration purposes.

Key words: Venezuelan Andes, secondary forest, composition, diversity, seed rain, cloud forest

INTRODUCCIÓN

La gran diversidad presente en las selvas nubladas venezolanas ha sido ampliamente reconocida no sólo por la presencia de un gran número y variedad de especies vegetales, sino también por albergar un importante valor en especies animales, incluyendo aquellas que son endémicas y que están en peligro de extinción (Soriano *et al.* 1999; Ataroff 2003; Llamozas *et al.* 2003). Estas selvas constituyen el sistema mejor conservado en el país en cuanto a vegetación natural y calidad de hábitat (Ataroff 2003), cuentan con una superficie importante protegida bajo alguna figura de conservación (Mulligan 2010), sin embargo, han sido clasificados bajo la categoría “vulnerable” (Rodríguez *et al.* 2010), ya que grandes extensiones están siendo transformadas en tierras agrícolas y pecuarias y sufren presión demográfica (Rodríguez *et al.* 2010; Pacheco *et al.* 2011).

Las perturbaciones de origen antrópico en los bosques tropicales, como el reemplazo por pastizales o sistemas agrícolas, alteran notablemente la cantidad y composición de semillas (Bedoya-Patiño *et al.* 2010), principalmente por la influencia de factores como composición y estructura de la vegetación, fenología de la fructificación, dispersión e impacto de los vientos sobre la caída de semillas y la cantidad de claros en el bosque (Rodríguez-Santamaría *et al.* 2006), ejerciendo una profunda influencia en la dinámica biológica de las comunidades y en el potencial de regeneración de los ecosistemas (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1990; Long y Yu 2008).

Los resultados de Zimmerman *et al.* (2000) muestran que el aporte de semillas podría llegar a ser el factor más limitante para la restauración natural de un área degradada como una pastura, por lo que evaluar la disponibilidad de semillas y los factores que la determinan, es fundamental para entender e implementar el proceso de restauración y sucesión (Zhang 1996; Long y Yu 2008). La lluvia de semillas ha sido bien estudiada en bosques, pastizales, zonas fluviales y costeras de Norteamérica (Kettenring y Galatowitsch 2011). Varias investigaciones han puesto en evidencia su importancia en la regeneración de las comunidades vegetales sometidas a perturbaciones antrópicas, así como que la lluvia de semillas responde a ciclos temporales y

varía espacialmente en los diversos ecosistemas y regiones del mundo (Carrière *et al.* 2002; Hardesty y Parker 2002; Flores y Dezzeo 2005); además, se sabe que la dispersión de semillas puede afectar negativamente el reclutamiento de las plantas (Dalling *et al.* 2002) o favorecer los procesos de producción y germinación en algunos sistemas (Flores y Dezzeo 2005).

Para las regiones tropicales, algunos estudios en el bosque nublado colombiano muestran la existencia de cambios en la abundancia de semillas con la estacionalidad de la precipitación (Rodríguez-Santamaría *et al.* 2006), donde se ha usado la lluvia de semillas como herramienta diagnóstica para determinar el grado de alteración y la necesidad de reintroducir especies propias del bosque altoandino, para evitar la dominancia de especies de subpáramo en la regeneración natural (Díaz-Martin 2007; Trujillo *et al.* 2008). Sin embargo, persiste una notable escasez de estudios y datos relacionados con la lluvia de semillas en las zonas tropicales y, particularmente la selva nublada andina venezolana no cuenta con estudios que evalúen la composición y la variabilidad de este proceso ecológico, aún cuando se trata de un tema estrechamente relacionado con las estrategias de conservación de ecosistemas vulnerables.

Las selvas nubladas del Parque Nacional Sierra Nevada abarcan una superficie de 2.764,46 km² (Decreto Ejecutivo n° 398 de fecha 2 de mayo de 1952 publicado en Gaceta Oficial n° 23.821), en cuyas áreas colindantes ha habido reemplazo por pastizales, cultivos o ha ocurrido una transformación a bosques secundarios (Ataroff 2003; Rodríguez *et al.* 2010). Estos bosques con frecuencia muestran dominancia de especies pioneras como *Piper aduncum* (Piperaceae), que coloniza áreas alrededor de lagunas, claros y bordes de bosques (Thies y Kalko 2004), así como *Calycolpus moritzianus* (Myrtaceae) que crece en ecosistemas de montaña, con frecuencia en potreros, terrenos abiertos o caminos perturbados, y sitios con alta luminosidad (Sarabia 2012). Con el fin de conocer si ese cambio de cobertura está afectando el potencial de regeneración de la selva nublada por la alteración en los patrones de movimiento de semillas, en este trabajo se evalúa el flujo, la composición, estructura y variación estacional de la lluvia de semillas en una selva nublada andina, así como en un bosque secundario de reemplazo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Esta investigación se desarrolló en una selva nublada montana alta del Parque Nacional Sierra Nevada, 4 km ENE La Mucuy, a 2384 msnm (coordenadas X: 275655, Y: 954213, Proyección UTM, Datum WGS84, Zona 19) y en un bosque secundario de reemplazo ubicado en la Agropecuaria La Isla, 3 km ENE La Mucuy, a 2205 msnm (coordenadas X: 275283, Y: 954047, Proyección UTM, Datum WGS84, Zona 19), ambos dentro del municipio Santos Marquina, estado Mérida (Venezuela).

Las selvas nubladas montanas altas de Los Andes venezolanos presentan nubosidad con una alta frecuencia, temperaturas medias anuales entre 9 y 14°C y precipitaciones entre 1000 y 3000 mm anuales, distribuidos en un patrón bimodal, con mínimos entre enero y marzo, y máximos en abril y octubre (Ataroff y Sarmiento 2004; Figura 1). En la localidad de la Agropecuaria La Isla, la precipitación alcanza 3124 mm anuales, de acuerdo a datos de 1996 a 1998 (Ataroff y Rada 2000).

En este ecosistema, la vegetación tiene estructura compleja y forma un dosel abierto e irregular de 10 a 25 m de altura, está dominada por árboles

siempreverdes con unas 50 especies por hectárea y cuenta con gran diversidad de epífitas (Ataroff y Rada 2000; Ataroff 2003; Ataroff y Sarmiento 2004). Las especies de árboles más abundantes en la selva nublada de La Mucuy corresponden a *Inga oerstediana*, *Alchornea grandiflora*, *Miconia meridensis*, *Clusia multiflora*, *Hedyosmum racemosum*, *Billia columbiana*, *Myrcia fallax*, *Beilschmiedia sulcata*, *Axinaea grandiflora* y *Ruagea pubescens* (Schwarzkopf et al. 2011). El sotobosque es relativamente denso e incluye más de 100 especies, entre las que destacan *Palicourea demissa*, *Psychotria aubletiana*, *Solanum meridense*, *Monochaetum meridense*, *Fuchsia venusta* y *Begonia mariae* (Ataroff 2003).

El bosque secundario de reemplazo corresponde a un fragmento pequeño (<5 ha), que en los últimos 35 años ha sido utilizado para la ganadería de altura y que limita con la selva nublada del Parque Nacional Sierra Nevada y con pastizales de *Axonopus* sp. utilizados para el pastoreo; este presenta un estrato superior dominado por *Calycolpus moritzianus* (Cínaro) y *Piper aduncum* (Cordoncillo) que forman un dosel abierto e irregular de unos 4 m de altura, y un estrato inferior que incluye pastizales dominados por *Axonopus* sp. con presencia de *Pteridium aquilinum* (Helecho macho) y *Rubus*

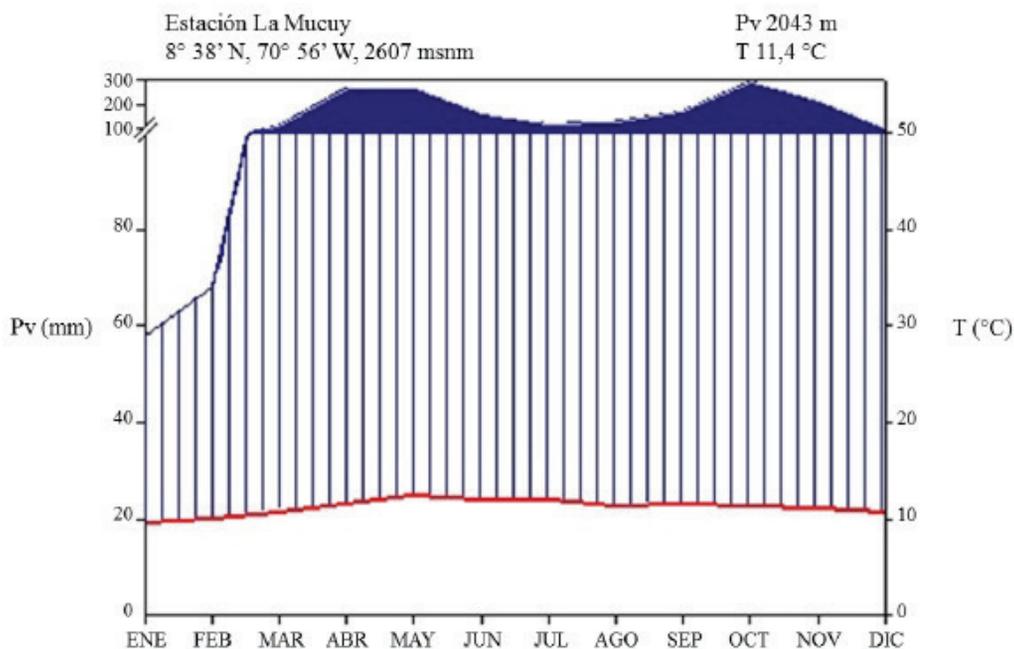


Figura 1. Climadiagrama de la estación La Mucuy para el periodo 1953-1971. Instituto de Geografía y Conservación de los Recursos Naturales (IGCRN-ULA, 1953-1971).

sp. (Mora), los cuales son controlados anualmente mediante el uso de productos agroquímicos.

Métodos

Se emplearon trampas de semillas elaboradas en una armazón de metal con un área de captación de 50 x 50 cm, construidas para soportar una malla de nylon con un tamaño de poro de 2,4 x 1,2 mm, que se colocó en forma de pirámide invertida para evitar el rebote o la pérdida de las semillas fuera de la trampa, instalándose a 50 cm sobre el suelo. Tanto en la selva nublada como en el bosque secundario de reemplazo se colocaron 30 trampas de semillas dispuestas en una grilla con tres filas, separadas por una distancia interfilas de 10 m e intrafilas de 5 m. Estudios piloto mostraron que la pérdida de semillas fue menor al 0,01% al emplear mallas de nylon con el tamaño de poro especificado, respecto al uso de telas de algodón. Las trampas de semillas funcionaron entre septiembre de 2012 y julio de 2013, durante 317 días continuos, recolectando semanalmente en dos lapsos que corresponden a las épocas de mayor y menor precipitación: octubre-diciembre y enero-marzo. Para el resto del tiempo las recolecciones de semillas se hicieron mensuales, bimensuales o trimestrales. Ya en el laboratorio, las semillas fueron etiquetadas, secadas a temperatura ambiente y posteriormente identificadas en lo posible a nivel de especie, en el Laboratorio de Dendrología de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales (ULA-Mérida).

Se contabilizó el número total de semillas por especie, incluyendo todas aquellas encontradas en los frutos enteros (Dalling *et al.* 2002), y cada infrutescencia de *P. aduncum* se valoró con 451 semillas siguiendo resultados de Velásquez (2013). Finalmente, las semillas como testigos de referencia se depositaron en el Herbario MER “Dr. Carlos Liscano” y una réplica en el Laboratorio de Ecología Animal “A” de la Universidad de Los Andes.

Análisis de datos

Para comparar el número de semillas en movimiento en la selva nublada y en el bosque secundario de reemplazo se aplicaron pruebas U de Mann-Whitney con los totales anuales y los totales por épocas de menor y mayor precipitación para las 30 trampas de semillas. Se evaluó la estacionalidad en la lluvia de semillas usando los datos semanales del número de semillas por trampa

para tres meses correspondientes al periodo de mayor precipitación (octubre-diciembre de 2012) y tres meses correspondientes al periodo de menor precipitación (enero-marzo de 2013), tomados simultáneamente en cada ambiente. Con estos datos se ejecutó un test de Kruskal-Wallis con el número de semillas por trampa cada semana, discriminando la selva nublada del bosque secundario, a través del programa SPSS Statistics 17.0 (Norusis 2010).

Se calculó el índice de diversidad H' de Shannon-Wiener y el de dominancia D de Berger-Parker (Magurran 1988) y se aplicó una prueba de t modificada para evaluar las diferencias en la diversidad entre ambientes (Zar 1999). Se realizaron curvas de saturación de especies (Jiménez y Hortal 2003) con el estimador de riqueza Chao 1, usando el programa EstimateS (Colwell 2005). Con el fin de comparar la composición de especies de semillas entre los ambientes estudiados, se aplicó un Análisis de Correspondencias Linearizado, DECORANA, basado en el número acumulado de semillas colectado en las 30 trampas a lo largo del muestreo, incluyendo sólo aquellas especies que depositaron al menos 30 semillas durante los 317 días de muestreo, usando el programa PC-ORD, versión 4 (McCune y Mefford 1999).

RESULTADOS

Las trampas de semillas recolectaron $10,6 \pm 18,9$ semillas $m^{-2} \text{ día}^{-1}$ en la selva nublada y $15,3 \pm 10,7$ semillas $m^{-2} \text{ día}^{-1}$ en el bosque secundario de reemplazo, revelando un mayor flujo en el número de semillas que se mueve en el bosque secundario ($U=237,00; p=0,002$). Estas diferencias anuales en el número de semillas fueron consecuencia de la dispersión tanto en la época más lluviosa ($\chi^2=6,681; p=0,010$) durante la cual se movilizaron $31,14 \pm 72,4$ semillas $m^{-2} \text{ día}^{-1}$ en el bosque secundario de reemplazo y $22,5 \pm 76,9$ semillas $m^{-2} \text{ día}^{-1}$ en la selva nublada, como para la época menos lluviosa ($\chi^2=73,085; p<0,001$), en la cual se movilizaron $11,4 \pm 22,3$ semillas $m^{-2} \text{ día}^{-1}$ en la selva y $9,7 \pm 31,8$ en el bosque. En la selva nublada, el número de semillas que se movilizó durante el periodo de mayores precipitaciones fue mayor que durante la época de menores precipitaciones ($\chi^2=43,707; p<0,001$), mientras que en el bosque secundario este flujo no resultó diferente a lo largo del año ($\chi^2=2,958; p=0,085$), aunque para ambos ambientes se registraron altos valores de desviación estándar

y el rango de variación fue mayor para el período de mayores precipitaciones (Figura 2).

Aunque en el bosque secundario se movilizaron más semillas en promedio, en la selva nublada la diversidad de la lluvia de semillas fue mayor, con valores de 0,57 vs. 0,41 decits para el índice de Shannon-Wiener ($t_{\text{cal}} = 11,735 > t_{\text{tab},0,05(2);170} = 1,974$). Debe acotarse que las curvas de acumulación de especies no alcanzaron la saturación para los ambientes muestreados, ya que la riqueza esperada de acuerdo al estimador Chao 1, fue mayor a la riqueza observada y quedó fuera de los intervalos de confianza del estimador. La composición en la lluvia de semillas resultó diferente en cada ambiente y los censos correspondientes al número total de semillas recolectadas en cada trampa y

discriminadas por especie, se separaron en dos grupos distanciados en el DECORANA: los censos de selva nublada se ubicaron hacia la zona derecha del espacio de ordenamiento y los de bosque secundario de reemplazo hacia la porción izquierda (Figura 3).

La lluvia de semillas en la selva nublada estuvo compuesta por 78 especies pertenecientes a 39 familias, entre las más abundantes destacaron las familias Rubiaceae (17), Asteraceae (9) y Euphorbiaceae (7) por poseer el mayor número de especies (Tabla 1). Durante la época de menor precipitación se registraron 42 de las 78 especies, mientras que durante el periodo de mayor precipitación se registraron 64. Por su parte, en el bosque secundario se determinaron

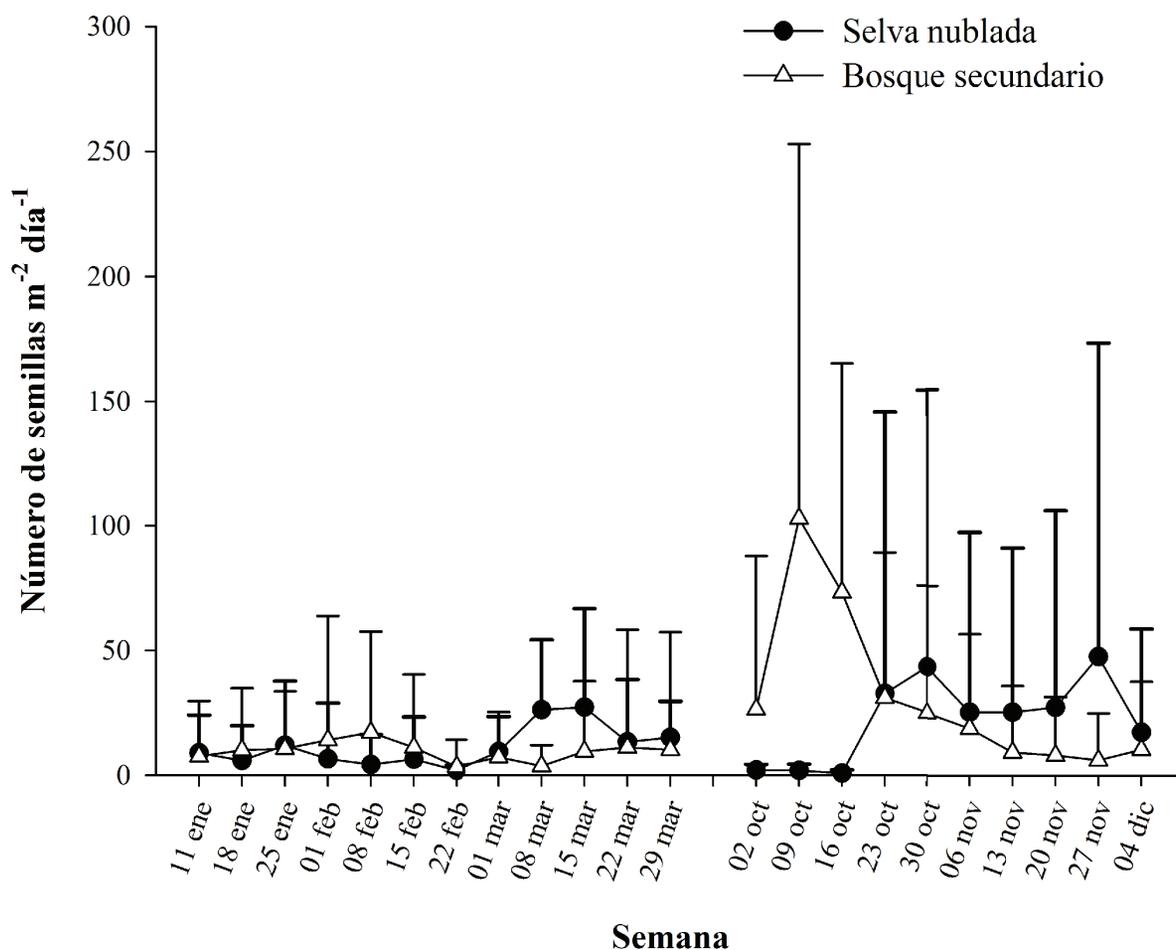


Figura 2. Semillas en movimiento en la selva nublada y el bosque secundario de reemplazo para los periodos de menor y mayor precipitación en La Mucuy, estado Mérida, Venezuela.

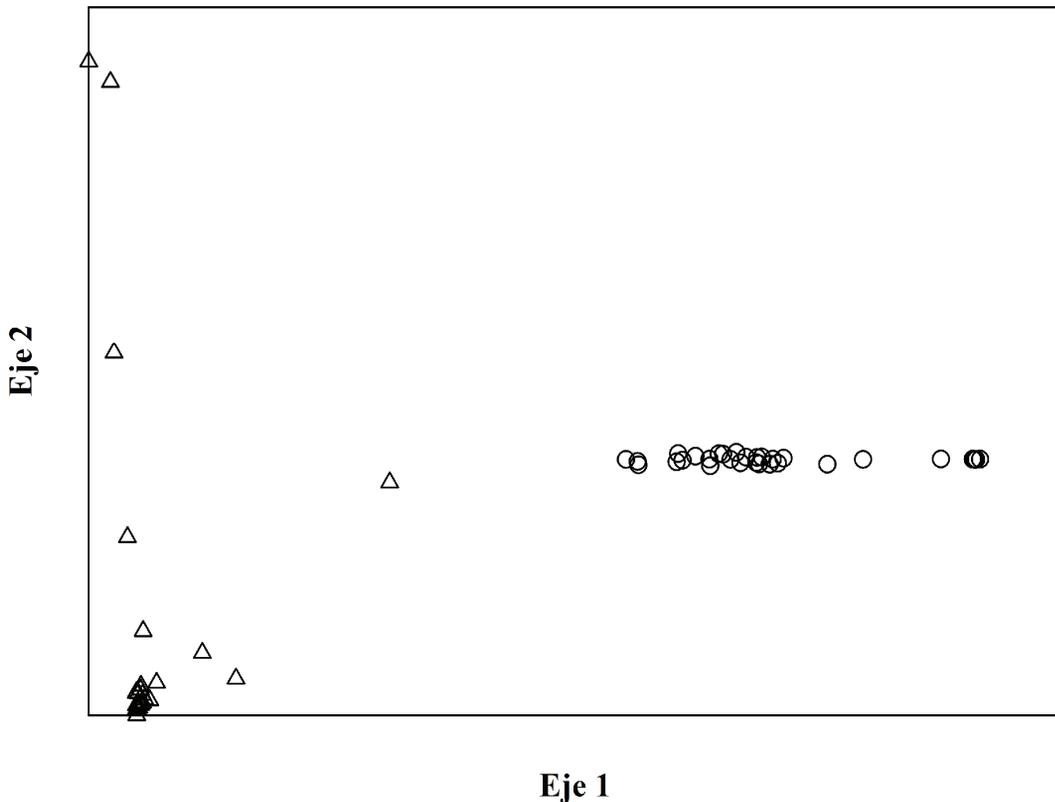


Figura 3. Análisis de Correspondencias Linealizado para los muestreos de semillas en la selva nublada y el bosque secundario de reemplazo. Los círculos muestran las trampas de semillas en selva nublada y los triángulos las del bosque secundario. La raíz cuadrada del autovalor es 0,969.

35 especies pertenecientes a 20 familias, quedando el mayor número incluidas en las familias Asteraceae (6) y Rubiaceae (5) (Tabla 2). Durante el periodo de menor precipitación la lluvia de semillas estuvo compuesta por 20 especies, en tanto que para el periodo de mayor precipitación se registraron 27 especies.

Las familias comunes en ambos ambientes con mayor representación de especies fueron Asteraceae, Melastomataceae, Myrtaceae y Rubiaceae; mientras que las familias exclusivas fueron 22 para la selva nublada y 3 para el bosque (Tablas 1 y 2). Los dos ambientes mostraron una alta dominancia en la composición de especies de la lluvia de semillas, con índices de Berger-Parker de 0,85 para selva nublada y 0,95 para el bosque secundario. Las especies que movilizaron más de una semilla $m^{-2} día^{-1}$ fueron *Miconia* sp. (8,3) y una Asteraceae no identificada (1,0) en la selva nublada y *Piper aduncum* (12,5), *Calycolpus moritzianus* (1,9) y *Miconia tinifolia* (1,5) en el bosque secundario de reemplazo.

En la selva nublada, las familias Melastomataceae y Asteraceae aportaron la mayor cantidad de semillas, mientras que para el sistema de reemplazo fueron Piperaceae, Myrtaceae y Melastomataceae (Tablas 1 y 2). Las tres especies de mayor importancia numérica en la selva nublada presentaron diferentes patrones de aporte de semillas: *Miconia* sp. mostró un pico de dispersión durante la época más lluviosa (noviembre, Figura 4), mientras que dos de las especies de Asteraceae más abundantes en la selva nublada presentaron picos de dispersión durante la época de menor precipitación (marzo). En el sistema de reemplazo *Piper aduncum* fue la especie con el mayor aporte a la lluvia de semillas, superando en un orden de magnitud a *Calycolpus moritzianus* y *Miconia tinifolia*. *P. aduncum*, mostró mayor dispersión de semillas durante el mes de octubre (en la época más lluviosa), mientras que *C. moritzianus* la presentó entre los meses mayo y junio (final de la época más lluviosa), aunque ambas estuvieron presentes durante todo el muestreo junto a *M. tinifolia* (Figura 4).

DISCUSIÓN

Las especies dominantes del bosque secundario de reemplazo produjeron mayor cantidad de semillas por fruto en amplios periodos de fructificación, lo que podría contribuir a un mayor flujo de semillas en este ambiente respecto a la selva nublada, en la que convive una amplia variedad de especies vegetales con diversas estrategias reproductivas y de producción y dispersión de semillas.

El número de semillas encontrado para la selva nublada superó notoriamente el reportado para el bosque nublado colombiano del Cerro Mamapacha, donde Rodríguez-Santamaría *et al.* (2006) recolectaron 2,5 semillas m^{-2} día⁻¹ (esto es, 515 semillas m^{-2} en siete meses de colecta). Diversos estudios en otras selvas tropicales muestran un número de semillas bastante variable, desde 331 hasta 22,8 semillas m^{-2} día⁻¹ (Grombone-Guaratini y Ribeiro 2002; Hardesty y Parker 2002; Svenning y Wright 2005; Wright *et al.* 2005), probablemente debido a la variación interanual en la lluvia de semillas y/o a diferencias metodológicas en esos estudios. Wright *et al.* (2005) evaluaron la lluvia de semillas en la selva tropical de Panamá durante 15 años, encontrando 1.813.744 semillas m^{-2} , lo que equivaldría a 331 semillas m^{-2} día⁻¹, mientras que en la selva tropical brasilera, Grombone-Guaratini y Ribeiro (2002) hallaron 442 ± 493 semillas m^{-2} durante un año (1,21 m^{-2} día⁻¹).

El menor movimiento de semillas en la selva nublada respecto a formaciones vegetales de menor altitud, podría deberse a una menor disponibilidad de dispersores; en relación a esto se ha evidenciado que comunidades de aves, murciélagos y mamíferos que habitan la selva nublada andina muestran menor riqueza que las de selva semicaducifolia (Soriano *et al.* 1999; Ataroff 2003; Rengifo *et al.* 2005), con una disminución en el número de especies con el aumento de la altitud, particularmente en el caso de aves y murciélagos frugívoros (Soriano *et al.* 1999; Soriano y Rengifo 2003). Esta disminución en la comunidad de frugívoros en la selva nublada respecto a selvas más bajas parece ser consecuencia de la capacidad termorreguladora de las especies animales (Soriano *et al.* 1999; Soriano y Rengifo 2003) y no de la disminución de recursos disponibles, dada la mayor riqueza en especies vegetales de la selva nublada respecto a la selva semicaducifolia (Ataroff 2003). En consecuencia, una presencia

reducida de frugívoros en la selva nublada respecto a selvas bajas generaría una menor capacidad de transporte de semillas, afectando las especies con síndrome de dispersión zocórico.

Considerando que la lluvia de semillas es un reflejo de la producción de frutos de las plantas, la selva nublada estaría mostrando una mayor productividad en la época de mayores precipitaciones. Aunque en la selva nublada de La Mucuy la precipitación es continua a lo largo del año, ésta ocurre en un patrón bimodal con máximos entre abril-octubre, y mínimos entre enero-marzo. Este patrón de precipitación con las menores lluvias durante los dos o tres primeros meses del año se repite en selvas nubladas de localidades andinas, como La Cuchilla en Sierra de La Culata y el Bosque Experimental San Eusebio en La Carbonera (Engwald 1999; Costa *et al.* 2007). En este sentido, Soriano (1983) ha sugerido que los meses de menor precipitación en la selva nublada son lo suficientemente intensos como para detectar una disminución significativa en la producción de los frutos en muchas de las especies de producción continua, lo cual queda corroborado en este caso en el que las especies de mayor producción de semillas en la selva muestran picos concentrados de productividad, sesgando el patrón general de la lluvia de semillas hacia la estacionalidad. Otras investigaciones realizadas en bosques tropicales, tanto en un bosque altoandino colombiano (Rodríguez-Santamaría *et al.* 2006), como en un bosque seco mexicano (Cecon y Hernández 2009) indican que la dispersión de semillas está fuertemente influenciada por la estacionalidad climática, aunque en esos trabajos han obtenido mayor abundancia de semillas en la época seca.

P. aduncum y *C. moritzianus*, corresponden a las especies dominantes en la lluvia de semillas del sistema de reemplazo; ambas mostraron picos de dispersión en la época de altas precipitaciones, aunque con producción continua de semillas. La continuidad en la reproducción para dichas especies también fue registrada por Soriano (1983) en las localidades de selva nublada andina de Monterrey y Monte Zerpa; sin embargo, el pico de fructificación entre mayo y junio de *C. moritzianus* en La Mucuy aparece ligeramente desplazado respecto al de abril-mayo reportado por ese autor.

Las especies de semillas identificadas en la selva nublada estudiada corresponden en su totalidad

LLUVIA DE SEMILLAS EN SELVA NUBLADA

Tabla 1. Composición de la lluvia de semillas en la selva nublada de La Mucuy, estado Mérida, Venezuela.

Familia	Especies
Adoxaceae	<i>Viburnum</i> sp. (0,005)
Anacardiaceae	<i>Toxicodendron striatum</i> (Ruiz & Pav.) Kuntze. (0,0092)
Araceae	<i>Anthurium</i> sp. (0,0032)
Araliaceae	<i>Oreopanax reticulatus</i> (Willd. ex Schult.) Decne. & Planch. (0,0018)
Arecaceae	sp. 1 (0,0037); <i>Chamaedorea pinnatifrons</i> (Jacq.) Oerst. (0,0101)
Asteraceae	<i>Baccharis</i> sp. (0,0005); <i>Mikania</i> sp. (0,0005); sp.1 (0,0137); sp.2 (0,0660); sp.3 (0,2034); sp.4 (1,0259); sp.5 (0,0110); sp.6 (0,6007); sp.7 (0,0005)
Bignoniaceae	sp.1 (0,3304)
Boraginaceae	sp.1 (0,0009)
Bromeliaceae	<i>Tillandsia</i> sp. (0,0971); sp.1 (0,1196)
Cannabaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume (0,0005)
Clethraceae	<i>Clethra fagifolia</i> Kunth (0,0005)
Commelinaceae	sp.1 (0,0060)
Cucurbitaceae	sp.1 (0,0055)
Cunoniaceae	<i>Weinmannia</i> sp. (0,0142)
Dioscoreaceae	sp.1 (0,0050)
Ericaceae	sp.1 (0,0005)
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i> sp. (0,0005); <i>Alchornea grandiflora</i> Müll. Arg. (0,0128); <i>Alchornea</i> sp. (0,0142); <i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg. (0,0005); <i>Euphorbia</i> sp. (0,0005); <i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp. (0,0541); sp.1 (0,0005)
Fabaceae	<i>Crotalaria stipularia</i> Desv. (0,0005)
Lauraceae	sp.1 (0,0018)
Malpighiaceae	<i>Bunchosia argentea</i> (Jacq.) DC. (0,0032)
Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp. (8,3134); sp.1 (0,0069)
Moraceae	<i>Ficus maitin</i> Pittier (0,2511); <i>Ficus velutina</i> Humb. & Bonpl. ex Willd. (0,0857)
Myrtaceae	<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC. (0,1549)
Onagraceae	<i>Fuchsia</i> sp. (0,0018)
Phyllanthaceae	<i>Hieronyma fendleri</i> Briq. (0,0060)
Piperaceae	<i>Peperomia microphylla</i> Kunth (0,0009) <i>Piper aduncum</i> L. (0,0014)
Poaceae	sp.1 (0,0078)
Polygalaceae	<i>Monnina</i> sp. (0,0005)
Primulaceae	<i>Ardisia</i> sp.1 (0,0023); <i>Ardisia</i> sp.2 (0,0009)
Rhamnaceae	sp.1 (0,0060)
Rubiaceae	<i>Bertiera guianensis</i> Aubl. (0,0005); <i>Guetarda crispiflora</i> Vahl <i>subsp. discolor</i> (Rusby) Steyererm. (0,0005); <i>Hoffmannia pauciflora</i> Standl. (0,0005); <i>Palicourea demissa</i> Standl. (0,0499); <i>Palicourea</i> sp. (0,0005); <i>Psychotria aubletiana</i> Steyererm. (0,0087); <i>Psychotria</i> sp. (0,0005); sp.1 (0,0018); sp.2 (0,0027); sp.3 (0,0394); sp.4 (0,0119); sp.5 (0,0009); sp.6 (0,0009); sp.7 (0,0005); sp.8 (0,0005); sp.9 (0,0005); sp.11 (0,0014)
Sabiaceae	<i>Meliosma pittieriana</i> Steyererm. (0,0114)
Santalaceae	<i>Phoradendron</i> sp. (0,0004)
Smilacaceae	<i>Smilax tomentosa</i> Kunth (0,0242)
Solanaceae	sp.1 (0,0004)
Staphyleaceae	<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) G. Don (0,0091); <i>Turpinia</i> sp. (0,0032); sp.1 (0,0320)
Urticaceae	<i>Cecropia</i> sp. (0,0005)
Verbenaceae	<i>Lantana trifolia</i> L. (0,0005)
Vitaceae	sp.1 (0,0027)
Indeterminada	sp.1 (0,0014)

Nota: entre paréntesis se muestra el número de semillas m⁻² día⁻¹.

Tabla 2. Composición de la lluvia de semillas en el bosque secundario de reemplazo en La Mucuy, estado Mérida, Venezuela.

Familia	Especies
Actinidaceae	<i>Saurauia excelsa</i> Willd. (0,1031)
Anacardiaceae	<i>Mauria heterophylla</i> Kunth (0,0005); <i>Toxicodendron striatum</i> (Ruiz & Pav.) Kuntze. (0,0005)
Araceae	sp.1 (0,0005)
Areceaceae	<i>Chamaedorea pinnatifrons</i> (Jacq.) Oerst. (0,0005)
Asteraceae	sp.1 (0,0060); sp.2 (0,0206); sp.3 (0,0838); sp.4 (0,0751); sp.5 (0,0027); sp.6 (0,0586)
Bignoniaceae	sp.1 (0,0009)
Boraginaceae	sp.1 (0,0005)
Bromeliaceae	<i>Tillandsia</i> sp. (0,0513); sp.1
Chloranthaceae	<i>Hedyosmum racemosum</i> (Ruiz & Pav.) G.Don (0,0014)
Cucurbitaceae	sp.1 (0,0078)
Fabaceae	<i>Crotalaria stipularia</i> Desv. (0,005)
Hypericaceae	<i>Vismia baccifera</i> subsp. <i>dealbata</i> (Kunth) Ewan (0,0023)
Malvaceae	<i>Heliocarpus americanus</i> L. (0,0334)
Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp. (0,1755); <i>Miconia tinifolia</i> Naudin (1,5019); sp.1 (0,0005)
Myrtaceae	<i>Calycolpus moritzianus</i> (O.Berg) Burret (1,9194); <i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC. (0,0005)
Phyllanthaceae	<i>Hieronyma fendleri</i> Briq. (0,0009)
Piperaceae	<i>Piper aduncum</i> L. (12,5430)
Primulaceae	<i>Ardisia</i> sp.1 (0,0371)
Rhamnaceae	<i>Frangula sphaerosperma</i> (Sw.) Kartesz & Gandhi (0,0696); sp.1 (0,0142)
Rubiaceae	<i>Bertiera guianensis</i> Aubl. (0,0380); <i>Palicourea demissa</i> Standl. (0,0018); sp.4 (0,0005); sp.5 (0,0041); sp.10 (0,0009)
Santalaceae	<i>Phoradendron</i> sp. (0,0018)
Staphyleaceae	sp.1 (0,0009)

Nota: entre paréntesis se muestra el número de semillas m⁻² día⁻¹.

a la flora local, pues forman parte de las listas publicadas por Vareschi (1992), Schwarzkopf (2003), Linares-Morillo (2008) y Schwarzkopf *et al.* (2011). En contraste, estudios en selvas tropicales en Brasil y Camerún han encontrado que una importante proporción de las semillas presentes en la lluvia no correspondieron a la flora local, así como lo reportado por Hardesty y Parker (2002) quienes identificaron un 52% como inmigrantes de larga distancia en la selva tropical africana, mientras que en Brasil, Grombone-Guaratini y Ribeiro (2002) encontraron que el 30% de las especies no correspondían a la composición florística local.

El cambio de cobertura del ambiente original al de reemplazo produce profundas diferencias en la dinámica reproductiva, pues aún cuando el bosque secundario estudiado estuvo emplazado al lado de la selva nublada original, los cambios de estructura

y composición produjeron notorias diferencias en términos de número de semillas, estacionalidad y composición de la lluvia de semillas. La ausencia o baja abundancia de *P. aduncum*, *C. moritzianus* y *M. tinifolia* en la selva nublada, así como la baja abundancia de *Miconia* sp. en el sistema de reemplazo, estarían indicando que los dispersores no están realizando mayores intercambios de semillas entre ambientes. Holl (1999) en Costa Rica y Vargas *et al.* (2008) en Colombia, también encontraron que la baja dispersión de semillas de especies del bosque hacia las pasturas constituye una limitante para la regeneración del bosque, pues la lluvia de semillas de origen zocócrico y anemocócrico disminuye drásticamente en la dirección bosque-pastizal.

Por su parte, algunos estudios muestran la influencia positiva que tienen los árboles aislados sobre los pastizales al favorecer la

LLUVIA DE SEMILLAS EN SELVA NUBLADA

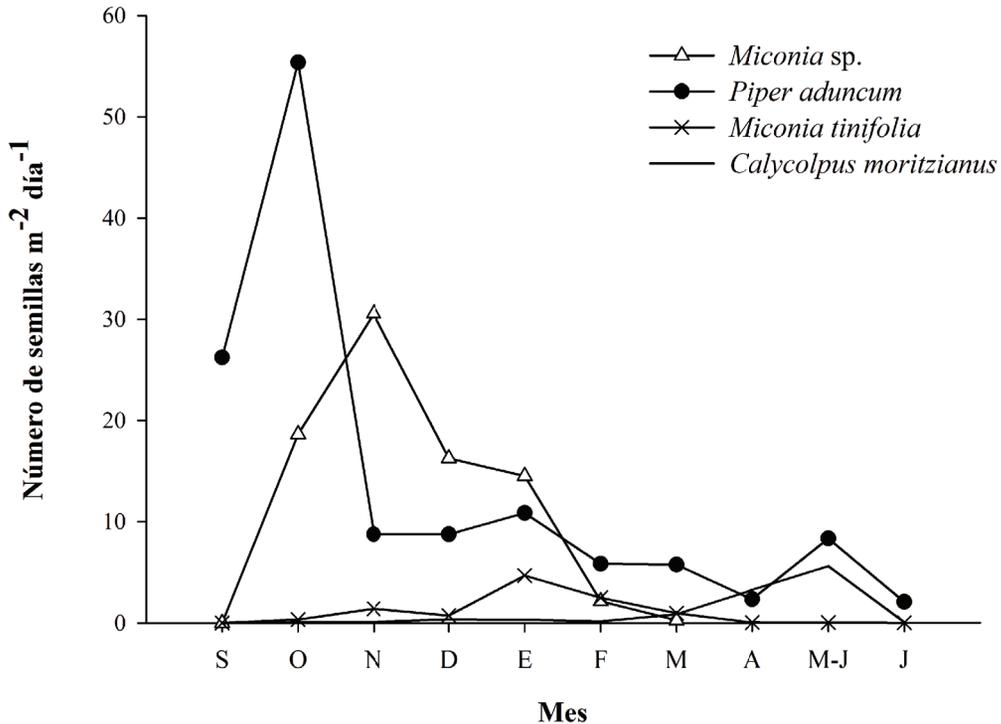


Figura 4. Curso mensual de la lluvia de semillas de las especies más abundantes de La Mucuy, estado Mérida, Venezuela.

dispersión zoocórica y ha sido recomendado el mantenimiento de corredores y árboles en coberturas de estructura más simple respecto a las selvas para proporcionar refugio, favorecer conexiones y movimientos a nivel de paisaje y enlazar fragmentos (Opdam *et al.* 1995; Harvey y Haber 1999; Galindo-Leal 2000; Esquivel y Calle 2002). En la presente investigación, aún cuando el sistema de reemplazo todavía conserva una estructura arbórea, persisten profundas diferencias en la lluvia de semillas y el movimiento de semillas parece ser bastante limitado.

El marcado cambio en la flora encontrada en el bosque secundario de reemplazo respecto a la selva original determina una lluvia de semillas numéricamente mayor y más estable en el año, aunque significativamente menos diversa. Debido a que las curvas de acumulación de especies para los sitios estudiados no alcanzaron la saturación, las comparaciones de riqueza y diversidad son válidas sólo en el contexto de esfuerzos de muestreo equivalentes para ambos ambientes. La alta diversidad vegetal conocida para la selva

nublada hace que generar listados exhaustivos de la flora requiera muestrear superficies muy grandes, entre 2500 y 14.517 m² (Vareschi 1992; Ataroff 2001; Schwarzkopf 2003). Estudios previos para describir la vegetación en la selva nublada de La Mucuy encontraron una riqueza superior de especies vegetales con 202 a 208 especies de plantas vasculares (Vareschi 1992; Linares-Morillo 2008), en comparación a las 78 especies de semillas generadas por la lluvia de semillas. Adicionalmente, algunas especies de selva nublada, como *Chamaedorea bartlingiana* (Ataroff y Schwarzkopf 1992) tienen patrones fenológicos superiores a un año de duración, con lo cual no quedan representadas en muestreos anuales.

Como elementos positivos para una eventual restauración de la selva nublada, se cuentan que la composición en la lluvia de semillas en el sistema de reemplazo es mayor a la riqueza de la comunidad arbórea *in situ* y que los procesos de dispersión de semillas ocurren durante todo el año. Sin embargo, el flujo de semillas

registrado en el sistema de reemplazo parece ser una limitante en la regeneración de la selva nublada, ya que aún teniendo vecindad con una selva no intervenida que serviría como fuente de propágulos, ocurre una notable disminución en la riqueza y diversidad de la lluvia de semillas. Los planes de manejo y conservación deben considerar también que la presencia del ganado y el constante pisoteo y ramoneo, así como el control de malezas por parte de los productores, podrían impedir la sobrevivencia y el establecimiento de las plántulas en el bosque secundario (Harvey y Haber 1999; Rodríguez-Santamaría *et al.* 2006) y el hecho de que las especies de selva nublada son con frecuencia especies tolerantes a la sombra (Guevara *et al.* 2004) que deben enfrentarse a ambientes de mayor luminosidad y menor humedad durante el proceso de germinación y establecimiento.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a INPARQUES por permitirnos trabajar en el Parque Nacional Sierra Nevada, Mérida, en el sector La Mucuy. Así mismo, agradecemos al Sr. Erasmo Rodríguez por permitirnos el acceso a los terrenos de su propiedad en la Agropecuaria la Isla.

LITERATURA CITADA

ÁLVAREZ-BUYLLA, E. y M. MARTÍNEZ-RAMOS. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecología* 84: 314-325.

ATAROFF, M. 2001. Venezuela. Pp. 397-442, en: Kappelle, M. y A. Brown (Eds.). *Bosques Nublados del Neotropico*. IMBIO, Costa Rica.

ATAROFF, M. 2003. Selvas y bosques de montaña. Pp. 762-811, en: Aguilera, M., A. Azócar y E. González-Jiménez (Eds.). *Biodiversidad en Venezuela*. CONICIT-Fundación Polar, Caracas.

ATAROFF, M. y F. RADA. 2000. Deforestation impact on water dynamics in a Venezuelan Andean cloud forest. *AMBIO* 29(7): 440-444.

ATAROFF, M. y L. SARMIENTO. 2004. Las unidades ecológicas de Los Andes de Venezuela. Pp. 10-26, en: La Marca, E. y P. Soriano (Eds.). *Reptiles de Los Andes de Venezuela*. Fundación Polar, Mérida.

ATAROFF, M. y T. SCHWARZKOPF. 1992. Leaf production, reproductive patterns, field germination and seedling survival in *Chamaedorea bartlingiana*, a dioecious understory palm. *Oecología* 92:250-256.

BEDOYA-PATIÑO, J., J. ESTÉVEZ-VARÓN y G. CASTAÑO-VILLA. 2010. Banco de semillas del suelo y su papel en la recuperación de los bosques tropicales. *Boletín Científico Museo de Historia Natural* 14(2): 77-91.

CARRIÈRE, S., A. MATHIEU, P. LEUTOURMY, I. OLIVIER y D. MCKEY. 2002. Seed rain beneath remnant trees in a slash-and-burn agricultural system in southern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 18:353-374.

CECCON, E. y P. HERNANDEZ. 2009. Seed rain dynamics following disturbance exclusion in a secondary tropical dry forest in Morelos, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 57 (1-2):257-269.

COLWELL, R.K. 2005. EstimateS 7.5 user's guide. Department of Ecology & Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs. <http://purl.oclc.org/estimates>. (Consultado 15/11/12).

COSTA, M., A. CEGARRA, L. LUGO, J. LOZADA, J. GUEVARA y P. SORIANO. 2007. The bioclimatic belts of the Venezuelan Andes in the State of Mérida. *Phytocoenologia* 37(3-4):711-738.

DALLING, J., H. MULLER-LANDAU, S. WRIGTH y S. HUBBELL. 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology* 90:714-727.

Decreto Ejecutivo N° 398 de fecha 2 de mayo de 1952 publicado en *Gaceta Oficial* N° 23.821.

DÍAZ-MARTIN, R. 2007. Lluvia de semillas en área de alta montaña tropical con diferentes tipos de transformación. Implicaciones para la restauración ecológica, Pp. 146-180, en: Vargas, O. (Ed.). *Restauración ecológica del bosque altoandino. Estudios diagnósticos y experimentales en los alrededores del embalse de Chisacá (Localidad de Usme, Bogotá D.C.)*, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

ENGWALD, S. 1999. Diversität und ökologie der vaskularen epiphyten in einem berg.und einem tieflandregenwald in Venezuela. Tesis de Doctorado, Universität Bonn, Bonn.

ESQUIVEL, M. y Z. CALLE. 2002. Árboles aislados en potreros como catalizadores de la sucesión en la Cordillera Occidental colombiana.

- Agroforesteria en las Américas 9:33-34.
- FLORES, S. y N. DEZZEO. 2005. Variaciones temporales en cantidad de semillas en el suelo y en lluvia de semillas en un gradiente bosque-sabana en La Gran Sabana, Venezuela. *Interciencia* 30(1): 39-43.
- GALINDO-LEAL, C. 2000. La ciencia de la conservación en Latinoamérica. *Interciencia* 25: 129-135.
- GROMBONE-GUARATINI, M. y R. RIBEIRO. 2002. Seed bank and seed rain in a seasonal semideciduous forest in southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 18: 759-774.
- GUEVARA, S., J. LABORDE y G. SANCHEZ-RIOS. 2004. Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra. Instituto de Ecología, AC, México.
- HARDESTY, B. y V. PARKER. 2002. Community seed rain patterns and a comparison to adult community structure in a West African tropical forest. *Plant Ecology* 164: 49-64.
- HARVEY, C. y HABER, W. 1999. Remnant trees and the conservation of biodiversity in Costa Rica pastures. *Agroforestry System* 44:37-68.
- HOLL, K. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture. *Biotropica* 31(2):229-242.
- JIMÉNEZ, A. y J. HORTAL. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios ecológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* 8: 151-161.
- KETTENRING, K. y S. GALATOWITSCH. 2011. Seed rain of restored and natural prairie wetlands. *Wetlands* 31: 283-294.
- LINARES-MORILLO, A. 2008. Análisis florístico y estructural de la vegetación de una selva nublada en un gradiente altitudinal en La Mucuy, Estado Mérida. Tesis de Doctorado, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, ICAE, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- LLAMOZAS, S., R. DUNO DE STEFANO, W. MEIER, R. RIINA, F. STAUFFER, G. AYMARD, O. HUBER y R. ORTIZ. 2003. Libro rojo de la flora venezolana. PROVITA, Fundación POLAR, Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. Tobias Lasser", Conservación Internacional, Caracas.
- LONG, C. y S. YU. 2008. Spatial variation of seed rain and seed banks in gaps of karst forest in the Maolan Nature Reserve, Guizhou Province. *Front For China* 3(3): 315-320.
- MAGURRAN, A. 1988. Ecological diversity and its measurement. University Press, Cambridge.
- MCCUNE, B. y M.J. MEFFORD. 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data, Version 4. Glendon Beach, MjM Software Design.
- MULLIGAN, M. 2010. Modelling the tropics-wide extent and distribution of cloud forest and cloud forest loss, with implications for conservation priority. Pp. 14-38, en: Bruijnzeel, L., F. Scatena y L. Hamilton (eds.). *Tropical montane cloud forests: Science for conservation and management*. International Hydrology Series, Cambridge University Press, Cambridge.
- NORUŠIS, M. 2010. SPSS 17.0 Guide to Data Analysis. Editorial Pearson, United States.
- OPDAM, P., R. FOPPEN, M. REIJNEN y A. SCHOTMAN. 1995. The landscape ecological approach in bird conservation: integrating the metapopulation concept into spatial planning. *IBIS* 137: S139-S146.
- PACHECO, C., I. AGUADO y D. MOLLICONE. 2011. Las causas de la deforestación en Venezuela: Un estudio retrospectivo. *BioLlania Edición Especial* 10: 281-292.
- RENGIFO, C., A. NAVA y M. ZAMBRANO. 2005. Lista de aves de La Mucuy y Mucubají, Parque Nacional Sierra Nevada, Mérida-Venezuela. Serie Aves de Mérida, Vol. 1. Estación Ornitológica La Mucuy, INPARQUES, Mérida.
- RODRIGUEZ, J., F. ROJAS-SUAREZ y D. GIRALDO (Eds.) 2010. Libro Rojo de los Ecosistemas Terrestres de Venezuela. Provita, Shell Venezuela, Lenovo (Venezuela). Caracas-Venezuela.
- RODRÍGUEZ-SANTAMARÍA, M., J. PUENTES-AGUILAR y F. CORTÉS-PÉREZ. 2006. Caracterización temporal de la lluvia de semillas en un bosque nublado del Cerro de Mamapacha (Boyacá-Colombia). *Revista Académica Colombiana de Ciencias* 30(117): 619 - 624.
- SARABIA, D. 2012. Variabilidad genética en cinaro (*Calycolpus motitzianus* O. Berg, Myrtaceae) en distintas localidades de la cuenca del río Chama del estado Mérida, Venezuela. Tesis de Licenciatura, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- SCHWARZKOPF, T. 2003. Biophysical characterization of cloud forest vegetation in the Venezuelan Andes. Tesis Doctoral, Cornell University.
- SCHWARZKOPF, T., S. RIHA, T. FAHEY y S. DEGLORIA. 2011. Are cloud forest tree structure and environment related in the Venezuelan Andes? *Austral Ecology* 36:280-289.

- SORIANO, P. 1983. La comunidad de quirópteros de las selvas nubladas en Los Andes de Mérida. Patrón reproductivo de los frugívoros y las estrategias fenológicas de las plantas. Tesis de Maestría, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- SORIANO, P., A. DÍAZ DE PASCUAL, J. OCHOA y M. AGUILERA. 1999. Biogeographic analysis of the mammal communities in the Venezuelan Andes. *Interciencia* 24(1):17-25.
- SORIANO, P. y C. RENGIFO. 2003. Juntos pero no revueltos: análisis del ensamblaje de comunidades de aves en algunos ecosistemas tropicales. Pp. 31-32 en: Machado-Allison, A. (Ed.). Libro de resúmenes del V congreso venezolano de ecología: ¿Qué hay de nuevo... sobre lo viejo? Nueva Esparta, Venezuela.
- SVENNING, J. y S. WRIGHT. 2005. Seed limitation in a Panamanian forest. *Journal of Ecology* 93:853–862.
- THIES, W. y E. KALKO. 2004. Phenology of neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* (Phyllostomidae). *OIKOS* 104:362–376.
- TRUJILLO, L., A. LÓPEZ y O. VARGAS. 2008. Lluvia de semillas en borde de bosque, Pp. 282-293, en: Vargas, O. (Ed.). Estrategias para la restauración ecológica del Bosque Altoandino (El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca). Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Bogotá.
- VARESCHI, V. 1992. Ecología de la vegetación tropical. Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, Caracas, Venezuela.
- VARGAS, O., A. DÍAZ-ESPINOSA, L. TRUJILLO, P. VELASCO-LINARES, R. DÍAZ-MARTIN, O. LEÓN y A. MONTENEGRO. 2008. Barreras para la Restauración Ecológica, Pp. 52-82, en: Vargas, O. (Ed.). Estrategias para la restauración ecológica del Bosque Altoandino (El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca). Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Bogotá.
- VELÁSQUEZ, M. 2013. Composición de la lluvia de semillas en una selva nublada y en un sistema de reemplazo en La Mucuy (Mérida-Venezuela). Tesis de Licenciatura, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- WRIGHT, S., H. MULLER-LANDAU, O. CALDERO y A. HERNANDEZ. 2005. Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a neotropical forest. *Ecology* 86(4): 848-860.
- ZAR, J. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice Hall. USA.
- ZHANG, Z. 1996. Soil seed bank. *Chinense Journal of Applied Ecology* 15 (6): 36–42.
- ZIMMERMAN, J., J. PASCARELLA y T. AIDE. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8(4):350-360.

Recibido 09 de febrero de 2015; revisado 14 de abril de 2015; aceptado 20 de julio de 2015