

REGENERACION INICIAL Y COMPOSICION DE FORMAS DE VIDA DE PLANTAS EN ROZAS EXPERIMENTALES EN UNA SELVA HUMEDA TROPICAL DEL CHOCÓ COLOMBIANO

EARLY REGENERATION AND PLANT LIFE FORM COMPOSITION IN
EXPERIMENTAL CLEARINGS OF A COLOMBIAN TROPICAL RAIN FOREST, CHOCO

Silvio Zuluaga Ramirez

*Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Apartado Aéreo: 14490.
Bogotá, Colombia. E-mail: szuluagar@unal.edu.co*

RESUMEN

La regeneración inicial de las selvas húmedas tropicales, aspecto muy estudiado en árboles desde su temprana aparición, ha sido poco investigado para otras formas de vida que podrían tener un papel determinante o complementario en la ecología de claros. El estudio se realizó para determinar la composición de las formas de vida desde los primeros estadios de la regeneración así como la composición florística y la influencia que podrían ejercer factores como formas de terreno y condiciones de luz sobre rozas experimentales. El mayor porcentaje de especies correspondieron a las formas de vida de hierbas leñosas y árboles, otras formas como palmas y trepadoras fueron poco frecuentes. Formas como las gramíneas y graminoideas (Poaceae-Cyperaceae) junto con hierbas leñosas obtuvieron la mayor biomasa registrada. Para probar las condiciones de luz experimentales se hizo un análisis de varianza el cual fue significativo para las condiciones de luz plena, sombra parcial o luz cenital y sombra total. La riqueza como único factor presenta una variación significativa en las formas de terreno estudiadas. A pesar del corto tiempo del estudio se pudo establecer especies de carácter generalista para todas las formas de vida exceptuando las trepadoras. Gran parte de las formas se asociaron a aspectos dinámicos de la vegetación como fases de construcción o agradación, estado estacionario y fases de degradación.

Palabras clave: claros, disturbio, generalistas, luz plena, luz cenital, sombra, riqueza, tolerantes.

ABSTRACT

The natural regeneration of tropical rain forests has been extensively studied for trees since their early appearance; other life form has not received enough attention which could play a key or complementary role in gap ecology. The study was carried out to determine the life form composition at the start of regeneration, the floristic composition and the influence that factors as landforms and light conditions play on experimental clearings as well. The great percentage of species was found for graminoid, herb and tree forms, other forms like palms and climbers were scarce in the inventory; the great biomass for graminoid and herb forms was the largest registered. In order to test the experimental light conditions a variance analysis proved to be significant for plain sun, partial sun and shade light conditions. Richness was the only factor which varied significantly with terrain or landforms of the area. Despite the short time of the study, a group of generalists were established for all forms except climbers. A great part of the forms were associated to dynamic aspects of vegetation like building or aggradation, mature or steady state and degradation phases.

Key words: disturbance, gaps, generalists, partial sun, pioneer, richness, shade, tolerants

INTRODUCCIÓN

El fenómeno de los claros "gaps" en las selvas cálidas húmedas resulta cada vez más interesante si se piensa tan solo en el papel que desempeña en la regeneración de la comunidad y en sus probables implicaciones como generador de su alta diversidad. La formación de claros juega un papel importante en el mantenimiento de la diversidad arbórea (Denslow y Hartshorn 1994).

Los claros han llamado la atención igualmente sobre la existencia de hábitats específicos para ciertas especies arbóreas que necesitan un claro preciso para su desarrollo y madurez. Ante todo, la variación posible del número de tipos de árboles y de claros es enorme, debido al intrincado patrón vertical y horizontal de la luz que presentan las selvas húmedas tropicales como uno entre los innumerables factores de su complejidad ambiental.

Con todo, los estudios no han sido extensivos a otros elementos que también podrían tener un papel importante en la regeneración natural de la comunidad, como otras formas de vida que emplean un claro en algún momento de su ciclo vital; Putz (1983), Schnitzer *et al.* (2009) se han referido a este hecho y anotan que las diferentes condiciones ambientales de un claro sean estas bióticas o abióticas inducen una composición florística y formas de vida características. Por ejemplo gran parte de la flora vascular de la comunidad como bejucos, arbustos, hierbas, etc. requieren de claros para su regeneración, aspecto olvidado en la literatura. Schnitzer y Carson (2000) refieren que las lianas y los árboles pioneros en conjunto pueden representar más del 40% de la diversidad de especies leñosas en muchos bosques tropicales, lo que evidencia la importancia de los claros para mantener la diversidad leñosa.

La regeneración natural ocurre en los claros que se forman por la caída de árboles; tales caídas abren el dosel y permiten a la luz penetrar plenamente hasta el suelo e iniciar un proceso en el que diferentes formas de vida aprovechan los recursos anteriormente inexistentes antes del disturbio.

De acuerdo a Schnitzer *et al.* (2009) los claros son una de las formas de disturbio de los bosques tropicales que mantienen la diversidad a través de la creación de hábitats de alta luminosidad, donde se proveen nichos de regeneración para especies intolerantes a la sombra y para especies tolerantes intermedias que pueden llegar a la madurez,

evitando así su exclusión por especies de bosque o tolerantes a la sombra.

Whitmore (1989) y Brokaw (1985) han definido dos grupos fundamentales de especies. Uno corresponde a las especies de pequeños claros que germinan en la sombra y se desarrollan luego con la luz que les proporciona la abertura del dosel. El otro lo conforman especies colonizadoras de grandes claros o zonas muy abiertas; a diferencia del primer grupo estas especies no se encuentran antes de la creación del claro. Swaine y Whitmore (1988) han definido estos grupos como especies de "clímax" y especies "pioneras"; es decir, las pioneras pueden germinar a la sombra pero necesitan luz para sobrevivir y las no pioneras o "climáticas" germinan y se establecen en la sombra. Existe otro grupo según Hubbell *et al.* (1999) de especies "intermedias" las cuales persisten en la sombra pero necesitan luz para llegar a mayores tallas.

Los claros se han considerado como islas o discontinuidades efímeras y esporádicas donde las especies oportunistas aprovechan su alta disponibilidad momentánea de recursos y la inmigración o emigración son tan impredecibles como la perturbación que los ocasionó (Hubbell y Foster 1986). Las especies en una isla de estas condiciones tienden a ser de un lado ampliamente generalistas y de otro, especialistas que necesitan cierto grado de sombra u horas de luz; El papel que juega la luz en la regeneración según Del Amo (1976) es el aspecto más apropiado para segregar grupos de especies que crecen en ambiente de alta o baja luminosidad.

Los mencionados autores convergen en afirmar que la hipótesis de los claros requiere de predicciones sobre el papel que estos tienen en la diversidad de todos los grupos funcionales dominantes de plantas como árboles, bejucos, arbustos, hierbas etc. así como también si los "gaps" permiten a algunas especies su permanencia en la comunidad.

Los bosques húmedo tropicales se han descrito a menudo como mosaicos o parches en fases de madurez, construcción o claros (Denslow 1987, Whitmore 1989), lo cual le confiere una heterogeneidad lumínica muy amplia tanto a nivel vertical como horizontal. Una observación frecuente en las selvas húmedas es la gran proliferación de bejucos en rastrojos o vegetación secundaria muy iluminada que contrasta con el interior del bosque donde los bejucos disminuyen su frecuencia y se observan abundantes las trepadoras y epífitos.

La heterogeneidad lumínica del dosel, se espera, pueda tener alguna implicación en la presencia de diferentes formas de vida desde los inicios de la fase de construcción.

Para este trabajo se procedió a manejar esencialmente las condiciones de luz del dosel mediante parcelas experimentales y ubicar las mismas en áreas de vegetación que incluyeran los mosaicos básicos de madurez, construcción y claros como aspectos a tener en cuenta en la regeneración inicial de formas de vida adicionales a las arbóreas.

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio

El trabajo se realizó en la reserva del Parque Nacional Natural “Los Katíos”, situado en el extremo noroccidental de Colombia, departamento del Chocó en los límites con Panamá que incluye una porción del Tapón del Darién. El Parque se subdivide en sectores montañosos o colinas (100-200 msnm), una planicie inundable o pantanosa sobre el río Atrato y un sector de serranías en la Serranía del Darién (200-600 msnm). Posee una precipitación media de 10.000 mm. con una temperatura promedio de 27°C. El bioma más extenso es el de Selva húmeda o Bosque tropical higrofitico, con bosques de vega o “cativales” de Prioria copaifera, bosques asociados con factores fisiográficos como los de colinas bajas con *Cavanillesia platanifolia*, *Brosimum guianense*, colinas altas con *Brosimum utile*, *Anacardium excelsum* y serranías con *Dipteryx panamense*, *Eschweilera verruculosa*; se hallan presentes también los hidrobiomas localizados en el río Atrato ciénagas y tributarios. Para mayores detalles ver Zuluaga (1987).

Se han efectuado estudios preliminares de bosques para la zona por Silva Herrera (1978) e inventarios para empresas madereras de Cativo por CONIF (1991) y Villegas (1967) para el extremo norte del Chocó. Estudios en otras zonas de la parte media y sur del Chocó incluyen aspectos de la sucesión secundaria por Denslow (1974).

Los suelos de colinas y colinas altas corresponden a Tropepts de la serie Darién y Perancho desarrollados sobre condiciones húmedas, incluye también la serie Tanela. La planicie aluvial se presentan Aquepts, Aquepts y Fluvents para las zonas con marginales y terrazas; Las zonas mas inundadas como pantanos desarrollan Aquepts e

Histosoles ricos en materia orgánica.

La región fue habitada tradicionalmente por los indígenas Cuna quienes fueron desplazados por los Emberá Katíos, la región constituyó un puente natural desde el paleoindio para los contactos culturales. El parque fue creado en 1972 y actualmente tiene 72.000 Ha. Hasta esa fecha el grado de intervención humana se localizó en las zonas colindantes al río Atrato como consecuencia de la ganadería extensiva iniciada en los años cincuenta. Desde la década de los treinta todas las planicies aledañas al río Atrato fueron afectadas con el cultivo de la caña de azúcar.

Métodos

Para el trabajo de campo se consideró, además de los árboles, la presencia de otras formas de vida como trepadoras, helechos, bejucos, gramíneas, graminoideas (ciperáceas y juncáceas), hierbas leñosas, arbustos y palmas de acuerdo a Du Rietz(1931). También se prestó atención a las condiciones de iluminación como: la luz plena todo el día en zonas de pastizales y matorrales, la luz cenital en zonas de arbolitos, la luz cenital en zona de bosque, la sombra en zona de arbolitos y en zona de bosque, como condiciones de luz que podrían afectar la regeneración natural.

Para este estudio se seleccionaron las siguientes estructuras geomorfológicas del terreno predominantes en el parque: las terrazas, (zonas de topografía plana aledañas al río), las colinas bajas (menores a 200 m de altitud) y las colinas altas (mayores a 200 m de altitud).

Para efectuar este estudio se seleccionaron 42 parcelas de 25 metros cuadrados (5 X 5 m.) que fueron distribuidas en los tres tipos de terreno seleccionados de la manera siguiente: dieciocho parcelas en las terrazas, dieciocho parcelas en las colinas bajas y seis parcelas en las colinas altas. En el caso de las terrazas, la distribución de las parcelas fue la siguiente: a) tres se localizaron en un área de pastizales que denominamos “parcelas herbáceas” o parcelas de exposición plena a la luz H1, H2, H3 (ver Tabla 2); b) tres parcelas se ubicaron en un área de matorrales no mayores a tres metros de altura que se identificaron como “parcelas de arbustos” A1, A2, A3. Estas parcelas experimentan una reducción de luz plena debido a la sombra que proyectan los arbustos ya sea en las tempranas horas de la mañana o de la tarde; c) tres parcelas se localizaron en un área de arbolitos con alturas que variaron entre 3 y 10 m

ZULUAGA

Tabla 1. Valores promedios de biomasa (g/m²) para las especies de diferentes formas de vida en parcelas con diferentes condiciones de luz: herbáceas (H), arbustivas (A), arbolitos descubierto (Abd), arbolitos cubierto (Ab), bosque descubierto (Bd), bosque cubierto (B).

BEJUCOS	H	A	Abd	Ab	Bd	B
<i>Centrosema pubescens</i>	1,33	1,23	0,10	1,13		
<i>Cissus sicyoides</i>	0,27	0,53		1,00		
<i>Solanum lanceifolium</i>		0,40	0,67		2,00	
<i>Bauhinia glabra</i>				0,53	0,33	0,66
<i>Entada polystachia</i>			1,00			
<i>Cydista aequinoctialis</i>				0,17		
<i>Paullinia allata</i>					0,33	
TREPADORAS	H	A	Abd	Ab	Bd	B
<i>Philodendron guttiferum</i>				0,33	0,66	0,17
<i>Araceae</i>					0,33	0,33
HELECHOS	H	A	Abd	Ab	Bd	B
<i>Selaginella exaltata</i>		0,53	0,73	0,10	0,70	0,03
<i>Tectaria sp.</i>					4,20	6,87
POACEAE - CYPERACEAE	H	A	Abd	Ab	Bd	B
<i>Imperata contracta</i>	61,93	39,43	5,20	0,10		
<i>Rhynchospora nervosa</i>	2,57	0,50	0,17	0,10		
<i>Hyparrhenia rufa</i>	4,96	5,13	2,40			
<i>Paspalum virgatum</i>	0,83	0,27	4,17			
<i>Bambusoideae</i>				0,53	0,33	0,66
<i>Axonopus compressus</i>			0,23			
HIERBAS	H	A	Abd	Ab	Bd	B
<i>Jussiaea sp.</i>	1,33	1,23	0,10	1,13		
<i>Stachytarpheta cayennensis</i>		5,83	0,17	1,17		
<i>Spilanthes americana</i>		0,20	0,43			
<i>Mimosa pudica</i>	0,50					
<i>Lindernia diffusa</i>		0,33				
<i>Sida acuta</i>		0,70				
<i>Eupatorium sp.</i>		0,33				
<i>Erechtites hieracifolia</i>			0,33			
<i>Triumfetta lappula</i>			0,10			
<i>Diodia ocyimifolia</i>				0,33		
PALMAS	H	A	Abd	Ab	Bd	B
<i>Oenocarpus sp.</i>	0,27	0,53		1,00		
<i>Elaeis oleifera</i>			0,27			

REGENERACIÓN INICIAL EN UNA SELVA HÚMEDA TROPICAL

Continuacion Tabla 1. Valores promedios de biomasa (g/m²) para las especies de diferentes formas de vida en parcelas con diferentes condiciones de luz: herbáceas (H), arbustivas (A), arbolitos descubierto (Abd), arbolitos cubierto (Ab), bosque descubierto (Bd), bosque cubierto (B).

ARBUSTOS	H	A	Abd	Ab	Bd	B
<i>Solanum jamaicense</i>	1,26	7,37	0,20	0,66	0,73	
<i>Solanum</i> sp.	2,37		0,33		0,47	
<i>Isertia haenkeana</i>	0,33	0,93	2,13			
<i>Casearia arguta</i>		0,70	7,60	0,27		
<i>Aechmea magdalenae</i>					0,10	
<i>Randia</i> sp.						0,33
<i>Psychotria psychotriaefolia</i>						0,63
ARBOLES	H	A	Abd	Ab	Bd	B
<i>Trema micrantha</i>	0,36	21,43	15,93	0,36	24,26	
<i>Spondias mombin</i>		0,17	0,37	0,47	1,77	0,33
<i>Cecropia</i> sp.		0,93	0,06	0,06	14,26	
<i>Inga</i> sp.			0,20	1,46	13,13	0,46
<i>Luehea seemanii</i>		11,10	13,43		0,93	
<i>Ficus glabrata</i>		0,63		0,33		
<i>Calycophyllum candidissimum</i>		0,33			1,67	
<i>Zanthoxylum panamense.</i>				0,27	0,23	
<i>Heliocarpus</i> sp.			0,26		19,43	
<i>Cedrela</i> sp.		0,17				
<i>Jacaranda cf. hesperia</i>		0,10				
<i>Bombacopsis sessilis</i>			4,37			
<i>Guazuma ulmifolia</i>			1,00			
<i>Herrania albiflora</i>			0,13			
<i>Platypodium elegans</i>			0,33			
<i>Simaba cedron</i>			0,43			
<i>Copaifera canime</i>					0,33	
<i>Myroxylon balsamum</i>					0,33	
<i>Protium</i> sp.					0,13	
<i>Warszewiczia coccinea</i>					0,33	
<i>Virola</i> sp.						0,33
<i>Anacardium excelsum</i>						0,33
<i>Brosimum guianense</i>						0,66
<i>Browneopsis excelsa</i>						0,13
<i>Bursera simarouba</i>						0,33

Tabla 2. Biomasa total (g/m²) y valores de riqueza (entre paréntesis) para diferentes formas de vida de acuerdo a tipos de terreno con parcelas bajo diferentes condiciones de iluminación: herbáceas (H), arbustivas (A), arbolitos descubiertos (Abd), arbolitos cubiertos (Ab), bosque descubiertos (Bd) y bosque cubierto (B).

	Bejucos	Trepadoras	Helechos	Poaceae-Cyperaceae	Hierbas	Palmas	Arbustos	Arboles	Biomasa	Riqueza
Terrazas										
H1	1,40 (3)			331,30 (4)	56,70 (9)		51,00 (4)	1,10 (1)	441,5	21
A1	41,0 (5)			143,00 (6)	79,80 (10)		18,10 (5)	58,10 (3)	340,00	29
Abd1	77,2 (9)		1,50 (2)	30,40 (7)	72,00 (12)	2,30 (2)	37,00 (10)	41,70 (7)	262,10	49
Ab1	10,9 (10)		0,10 (1)	21,10 (5)	37,88 (12)	0,10 (1)	2,80 (6)	2,90 (7)	75,78	42
Bd1	2,9 (6)	0,50 (3)	15,40 (4)		51,90 (10)	2,50 (2)	29,10 (6)	224,10 (17)	326,40	48
Colinas bajas										
B1	0,70 (2)	0,20 (2)	17,70 (2)		9,90 (7)	0,10 (1)	2,00 (3)	1,90 (12)	32,50	29
H2	12,10 (2)			123,80 (6)	95,00 (6)		0,20 (2)		231,10	16
A2	6,30 (5)		2,00 (2)	66,00 (5)	88,10 (13)		10,60 (9)	51,30 (12)	224,30	46
Abd2	58,00 (5)		3,30 (4)	12,40 (4)	149,60 (14)	1,30 (1)	42,30 (8)	58,80 (19)	325,70	55
Ab2	84,20 (5)	0,20 (2)	3,00 (2)	1,70 (3)	73,90 (9)	1,00 (1)	40,90 (5)	9,20 (12)	214,10	39
Bd2	15,70 (7)		5,30 (3)		71,00 (8)	0,10 (1)	12,40 (8)	7,20 (19)	111,70	46
B2	0,40 (3)	0,50 (3)	4,60 (5)		4,20 (7)	0,20 (2)	1,90 (4)	4,50 (10)	16,30	34
H3	10,50 (2)			203,80 (2)					214,30	4
A3	24,10 (4)			31,10 (4)	56,70 (6)		6,00 (2)	2,10 (2)	120,00	18
Abd3	15,00 (4)		2,00 (1)	16,40 (3)	201,90 (2)		9,30 (2)	21,60 (4)	266,20	16
Ab3	18,30 (4)		47,00 (1)		5,30 (2)		4,80 (4)	6,20 (5)	81,60	16
Bd3	2,30 (1)		30,30 (1)	2,00 (1)	4,90 (4)	2,00 (1)	3,60 (1)	12,90 (10)	58,00	19
B3	1,10 (2)		2,30 (1)		3,50 (4)		0,30 (1)	2,80 (6)	10,00	14
Total F.V.	382,10	1,40	134,50	983,00	1062,28	9,60	272,30	506,40	3351,58	

de altura y con valores de DAP menores a 10 cm y fueron registradas como “parcelas de arbolitos cubiertos” Ab1, Ab2, Ab3. Aunque la superficie de estas parcelas estaba totalmente desnuda su dosel quedaba cubierto por los arbolitos vecinos sin ningún tipo de abertura; d) tres parcelas adicionales se ubicaron en la misma área de arbolitos pero con la diferencia que había una penetración de la luz cenital a 10 m de altura. Estas parcelas se identificaron como “parcelas de arbolitos descubiertos” Abd1, Abd2, Abd3; e) tres parcelas, se situaron en el interior del bosque quedando cubiertos por su dosel. Se denominaron “parcelas de bosque cubierto” B1, B2, B3; y f) tres parcelas se ubicaron en el mismo bosque sin dosel y expuestos a la luz cenital quedando registradas como a “parcelas de bosque descubierta” Bd1, Bd2, Bd3. Todas las parcelas de bosque, cubiertas o descubiertas, se establecieron en bosques con tres estratos arbóreos con un dosel mínimo de 30 m de altura.

En el caso de las colinas altas y colinas bajas se siguió el mismo diseño anterior. Se ubicaron 18 parcelas en las colinas bajas y dada la dificultad de acceso sólo seis parcelas se situaron en las colinas altas.

En cada una de las 42 parcelas se eliminó toda la vegetación mediante roza o clareo y se dejó solamente el suelo desnudo; el proceso de regeneración se observó a través de las plántulas, provenientes o no del banco de semillas. El área de cada una de estas parcelas se dividió en 25 subparcelas de 1 metro cuadrado; dos bandas de 5 X 1 m se reservaron para efectuar un inventario de las especies presentes después de un año de la roza; otras dos bandas intercaladas de 5 X 1 m se dejaron para caminar y una última banda de 5 X 1 m se dispuso para estimar la biomasa vegetal producida al año de la roza.

El estudio se inició en abril de 1983 y luego de un año, en mayo de 1984, se realizaron las lecturas de la regeneración en cada una de las parcelas. Se midió la biomasa por especie y se escogieron 3 réplicas de un metro cuadrado por parcela, cuyo material se secaba en una estufa a 80°C, previamente al pesado. Los ejemplares colectados se identificaron hasta el nivel taxonómico de especie mediante comparación con exsiccados pertenecientes al Herbario Nacional Colombiano COL.

La biomasa se expresó como el promedio por especie por parcela y por forma de terreno.

Se aplicó un análisis de varianza (Andeva) para comparar estadísticamente la biomasa y la riqueza de especies entre los tres tratamientos o condiciones

de iluminación siguientes: a) condiciones de luz en vegetación herbácea o arbustiva o luz plena, b) luz cenital o de sombra parcial en arbolitos descubiertos y bosque descubiertos y c) luz de sombra total bosque cubierto. Debe tenerse en cuenta que la luz no se midió directamente sino indirectamente a través del desarrollo de la biomasa (producto de la fotosíntesis) de cada parcela y las condiciones de la vegetación que rodeaban y cubrían la parcela como se anotó más arriba. Igualmente se aplicó un Andeva de dos vías para examinar la interacción entre la topografía y las condiciones de luz para los datos de biomasa y riqueza. Previamente a cada Andeva se realizaron pruebas de normalidad de los datos y la homocedasticidad de las varianzas. La riqueza se midió como número de especies encontradas en cada parcela. Los análisis de varianza se corrieron con el paquete estadístico STATGRAPHICS.

Para observar las correspondencias entre los diferentes tipos de vegetación y formas de vida tan abundantes como hierbas, arbustos y árboles se usó un análisis de correspondencias linealizado ACL sin (sin transformación de datos originales) del paquete estadístico PCORD.

RESULTADOS

De un total de 133 especies encontradas, casi la totalidad pertenece a parcelas con luz y algunas con sombra. Los árboles poseen el mayor número de especies (36%), seguidos por hierbas leñosas (22,5%), bejucos (12,7%), trepadoras (1,5%), helechos (3,7%), gramíneas y ciperáceas (6,7%), palmas (3,7%) y arbustos (13,5%). Se puede apreciar la escasa presencia de trepadoras, bejucos, palmas y helechos (Tablas 1 y 2).

Las formas de vida con mayor aporte a la biomasa como son las hierbas leñosas y gramíneas y graminoideas como Poaceae-Cyperaceae sobre parcelas herbáceas H, exhiben su mayor desarrollo, en parcelas de luz intensa H y A (Tablas 1 y 2). Menos numerosas son los bejucos y las palmas; su mayor contribución en biomasa ocurrió en las parcelas de Ab y Abd. Las formas trepadoras se encuentran restringidas a las parcelas de bosque B. Los helechos muestran un aumento de biomasa notorio en las parcelas de bosque B y Bd, pero reducidos en parcelas de arbolitos Ab y Abd. En la Tabla 2 se presenta la biomasa total de las diferentes formas de vida según el terreno y condiciones de iluminación. Se puede apreciar una

Tabla 3. Análisis de varianza para: A) la biomasa de diferentes formas de terreno, B) la biomasa en diferentes condiciones de luz, C) la riqueza en diferentes condiciones de luz. y D) la riqueza para diferentes formas de terreno y condiciones de luz.

A) Biomasa de diferentes condiciones de terreno					
	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrados medios	F	p
Formas de terreno	5524,52	2	2762,26	1,22	0,3
Residual	318403	141	2258,18		

B) Biomasa en diferentes condiciones de luz					
	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrados medios	F	p
Condiciones luz	15254,5	2	7627,27	3,48	0,033
Residual	308673	141	2189,17		

C) Riqueza en diferentes condiciones de luz					
	Suma de cuadrados	Grados De libertad	Cuadrados medios	F	p
Condiciones luz	103,347	2	51,673	3,16	0,045
Residual	2309,15	141	16,376		

D) Riqueza para diferentes formas de terreno y condiciones de luz					
	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrados medio	F	p
Formas de terreno	275,597	2	137,799	9,42	0,0001
Condiciones luz	103,347	2	51,67	3,53	0,032
Interacción	21,861	4	5,46	0,367	0,83
Residual	2033,55	139	14,63		

mayor concentración de biomasa en las parcelas con incidencia alta de luz y una disminución en las parcelas con sombra.

La Tabla 1 permite seleccionar especies generalistas y especies de distribución restringida dentro de cada forma de vida. Igualmente algunas especies de carácter exclusivo como las arbóreas o especies restringidas a un único tipo de parcela. En la Tabla 3, que muestra los resultados de los análisis de varianza se puede observar que la riqueza presenta diferencias significativas, en relación con las formas de vida y las condiciones de luz de las parcelas. En tanto que la biomasa presenta diferencias significativas con las condiciones de luz pero no con las formas de

terreno. No se encontraron interacciones entre formas de terreno y condiciones de luz.

En la figura 1 se presentan los resultados del análisis ACL para las biomasa de las formas de vida. De izquierda a derecha se puede observar cómo las gramíneas y graminoideas (Poaceae-Cyperaceae) se asocian con las condiciones de luz de parcelas herbáceas. Los bejucos, hierbas leñosas y arbustos se asocian con parcelas de condiciones de luz de arbolitos y arbustos. Finalmente, los árboles, palmas y helechos se asocian a condiciones de parcelas de bosque. Las trepadoras resultan en el análisis con distribución errática. Igualmente el ACL muestra (Figura 2) que la riqueza exhibe un patrón similar al anterior.

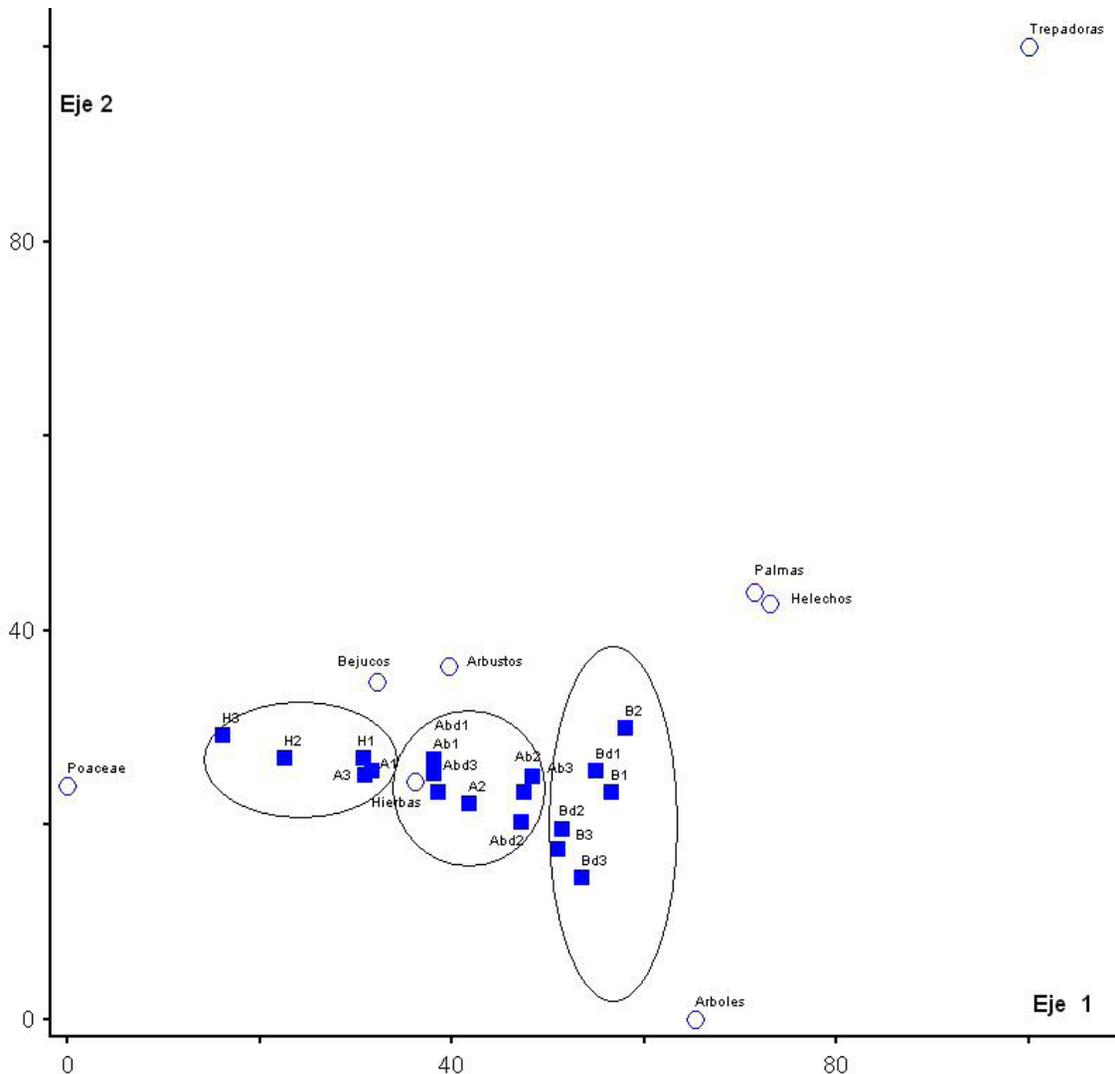


Figura 1. Análisis de correspondencias linealizado (ACL) para las formas de vida, las condiciones de luz, y los valores de biomasa. Los cuadrados oscuros representan las condiciones de luz y los círculos blancos representan las formas de vida.

DISCUSIÓN

Formas de Vida

El mayor porcentaje de las especies encontradas corresponde a las formas de vida hierbas leñosas y árboles. Las hierbas leñosas junto con las gramíneas y graminoideas (Poaceae-Cyperaceae) determinan el grueso de la biomasa en los primeros estadios de la regeneración natural de este estudio como son los pastizales y matorrales. El mayor crecimiento de estas formas de vida les confiere un mejor desempeño ante la futura competencia con otras formas de vida por ejemplo bejuocos.

Es conocido, la mayor competitividad de los bejuocos en estos medios de regeneración o gaps en el bosque (Schnitzer 2009). Los pastos en general junto con las ciperáceas crecen más rápido en áreas muy abiertas y de alta intensidad solar.

Las palmas y las trepadoras, con riquezas bajas, se caracterizan por ser formas de vida apenas presentes en los primeros estadios lo cual permite presumir una escasez de propágulos en dichos sitios o que probablemente para su proliferación requieran estadios más avanzados.

La biomasa, por el contrario, se recupera más lentamente y solo algunos grupos donde es característico su rápido

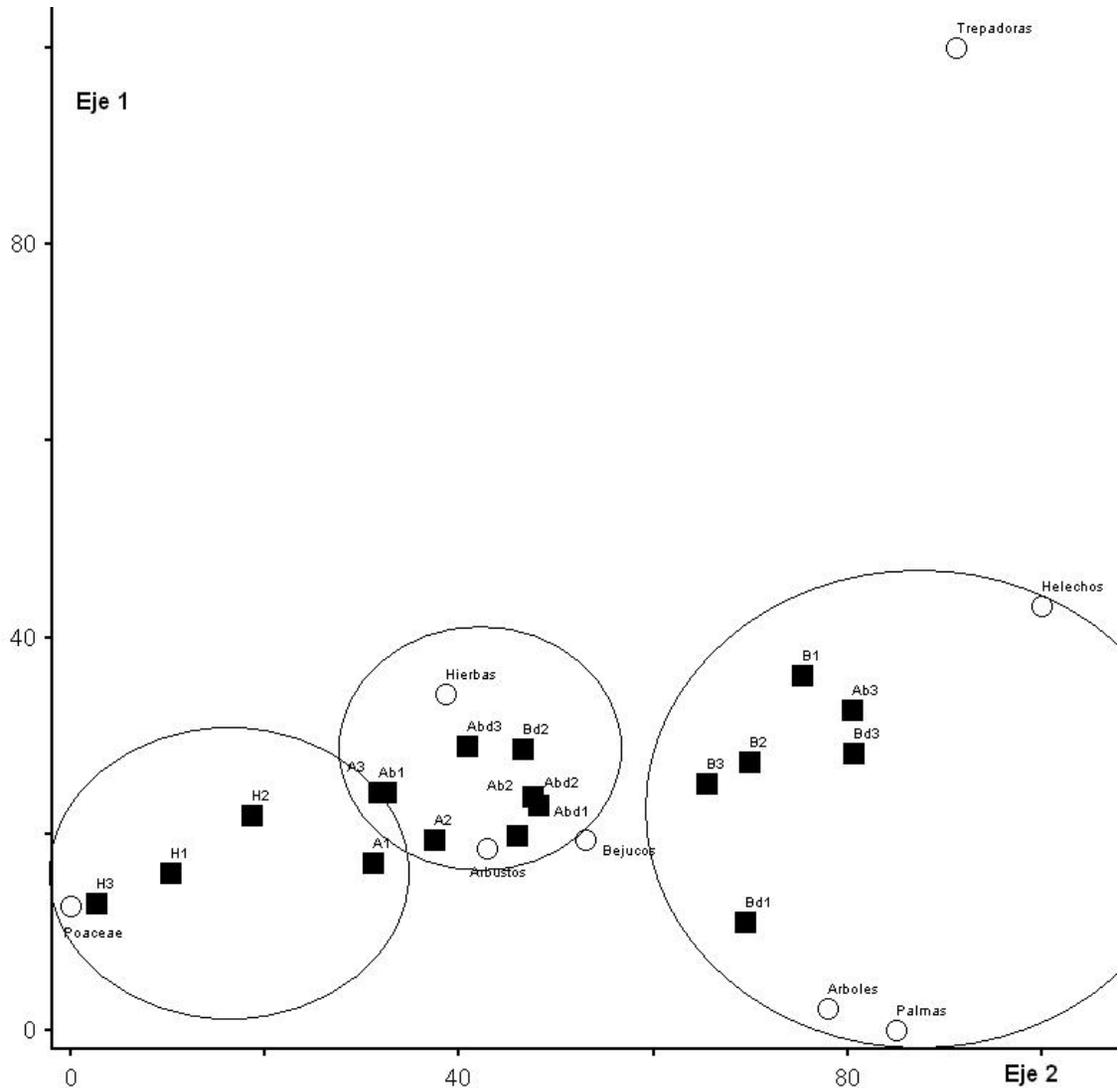


Figura 2. Análisis de correspondencias linealizado ACL para las formas de vida, las condiciones de luz y los valores de riqueza. Los cuadrados oscuros representan las condiciones de luz y los círculos blancos representan las formas de vida.

crecimiento manifiestan una pronta regeneración, como bejuco, gramíneas-graminoideas (Poaceae-Cyperaceae) y hierbas leñosas.

Resulta interesante, además de las consideraciones sobre la biomasa y la riqueza, observar los bajos desempeños o ausencias de ciertos grupos en las parcelas. Es notoria por ejemplo, la ausencia de palmas, helechos y Poaceae-Cyperaceae en varios parcelas, lo que induce a pensar no solo en las condiciones favorables de alta luz para las graminoideas sino en condiciones de germinación en claros muy específicos que podrían tener algún valor indicador. Las palmas según Whitmore

(1978) no son generalmente pioneras de gaps, aunque algunas pueden colonizar zonas muy abiertas y alteradas (Foster y Brokaw 1982).

Los bejuco crecen primero significativamente en gaps (Whitmore 1989) y son particularmente característicos de bosques muy alterados.

Las trepadoras, con una ausencia casi total y distribución errática como se muestra en las figuras 1 y 2, permiten pensar en bancos de semillas escasos o propágulos de distribución muy restringida.

Por el contrario, las demás especies, en especial los bejuco, hierbas leñosas, arbustos y árboles son

formas de vida que a nivel de grupo o grupos de especies caracterizan varios tipos de ambientes. Como se puede apreciar, existen filtros de selección para ciertos tipos de formas de vida como las palmas, helechos y trepadoras. Dicho filtro ambiental, por el contrario, no es determinante para las hierbas, arbustos y árboles, los cuales en general presentan a simple vista un alto valor competitivo en ambientes sucesionales tempranos; de igual manera, el filtro ambiental los afecta muy selectivamente en términos de las especies afectadas y no a nivel de grupo.

Condiciones de luz

Los resultados del análisis de varianza (Tabla 3) muestran que tanto la biomasa como la riqueza presentan diferencias significativas con relación a las diferentes condiciones de luz puestas a prueba, como son luz plena (H – A), sombra parcial o luz cenital (Abd – Bd) y sombra total (B).

Los valores significativos del análisis de varianza de las biomásas junto con la riqueza, permite apreciar que la riqueza como valor o representación de un grupo o forma de vida es un carácter muy flexible, y sus valores se regeneran temprana y rápidamente adaptándose por ejemplo, como este caso, a las diversas condiciones de luz incidente.

Generalismo

Casi todas las formas de vida con excepción de las trepadoras muestran la existencia de especies generalistas. Los árboles presentan el mayor número de ellas con especies muy conocidas en el neotrópico como *Trema micrantha*, *Cecropia* spp., *Spondias mombin* y *Luehea seemanii*. Por otra parte se aprecian también otro tipo de especies de distribución muy restringida y localizada para todas las formas de vida, estas especies podrían ser exclusivas o de carácter especialista, pero dado el tiempo del estudio no se puede determinar, a pesar de que ya están reclutadas, si son verdaderamente de carácter "especialista". Estos resultados confirman que el "generalismo" se contrapone corrientemente a la "especialización" de nichos. Welden (1991) y Lieberman *et al.* (1995) encontraron que las especies generalistas eran las más abundantes en sus estudios, estas sobrevivían bien en todos los ambientes, se distribuían aleatoriamente y mostraban un crecimiento pobre y un bajo reclutamiento por adulto reproductivo. Por su parte, Hubbell y Foster (1986, 1987) hacen énfasis en que en el bosque tropical las especies

de amplia distribución son las que priman y es la generalización y no la especialización la que conduce a la coexistencia de las especies.

De acuerdo a los datos hallados en el presente estudio, la regeneración inicial se manifiesta desde sus comienzos con comportamientos generalistas y probablemente especializados a la luz.

Tradicionalmente y según Oldeman (1990) las clasificaciones por luz que incluyen bosques templados contienen las categorías siguientes: a) especies de alta demanda de luz, la cual requieren tanto en la germinación como su desarrollo, b) especies semitolerantes que germinan en condiciones de sombra parcial y luego necesitan luz, y c) especies tolerantes a la sombra que germinan a la sombra pero necesitan luz para llegar a la madurez. En la clasificación anterior no se incluyen las especies de sombra que germinan y llegan a la adultez con sombra.

Para el neotrópico Hubbell y Foster (1992) establecen 4 tipos a saber: especies de sol, especies de sombra, especies indiferentes y especies de sol parcial.

En nuestro caso las condiciones de sol corresponden con las de luz plena de este estudio, al menos para las Poaceae-Cyperaceae y hierbas leñosas; las de sombra de los autores mencionados corresponden con las de sombra que germinan y llegan a adultos bajo sombra y las condiciones de sombra de este estudio.

Las especies indiferentes y sol parcial es posible determinarlas solo mediante estudios de su abundancia bajo diferentes alturas de dosel; las de sol parcial se ubicarán allí donde el dosel sea intermedio y las indiferentes cuando la distribución de las plántulas sea aleatoria con respecto a la altura del dosel.

La simulación de los claros con parcelas de luz cenital o aberturas en el dosel para arbolitos y bosque sugiere que el claro es necesario para el crecimiento y desarrollo exitoso en tallas mayores de las especies denominadas "no pioneras demandantes de luz" de Hawthorne (1995) las cuales tienen requerimientos intermedios de luz y que pueden también persistir en la sombra. Igualmente estos claros son primordiales para la germinación de especies de banco de semillas o diásporas que constituyen las especies pioneras.

El lapso de tiempo de un año permite establecer el reclutamiento de los brinzales y establecer que para esta edad existen tres estrategias de regeneración claras como las de sol o "pioneras", "especies de

sombra” y que existen otras estrategias tolerantes tendientes a más luz o más sombra o especies “no pioneras”.

Formas de Terreno

Las formas de terreno no tuvieron efectos sobre las biomásas, es decir que la regeneración procede de manera similar. Contrariamente las formas de terreno sí afectan la riqueza, la cual varía tanto con las condiciones de luz como con la topografía. Para las tres formas de terreno la exposición a la luz va desde áreas muy expuestas al sol de la mañana y tarde (terrazas), exposición fuerte en la mañana (colinas altas) a zonas muy húmedas enclavadas en vallecitos poco expuestos y con luz cenital avanzada la mañana y temprano en la tarde (colinas bajas, la zona montañosa del parque está orientada de norte a sur). Estas diferencias topográficas han desarrollado comunidades vegetales diferentes en cada una de ellas. La zona de terrazas alberga un complejo de ecotonías muy variado producto de los disturbios ocasionados por la hacienda azucarera en tiempos pasados, sumado a que esta zona posee la mayor incidencia de luz. Las colinas altas, por el contrario, exhiben menor número de comunidades vegetales y pocos disturbios donde se aprecia la dominancia de la especie *Copaifera canime*. Las colinas bajas, por sus condiciones muy húmedas, albergan otras comunidades muy adaptadas a los disturbios generados por la caída de ramas y árboles, eventos frecuentes en estas zonas. Este aspecto ha sido poco tratado y autores como Gale (2000) manifiestan que las diferencias topográficas en la incidencia de los “gaps” pueden potencialmente influir la distribución de las especies. A su vez los árboles vivos así como los muertos están relacionados con los factores que determinan los “gaps”. Este mismo autor encontró para las selvas tropicales de Ecuador que pequeños “gaps” menores o iguales a 5 m. de altura ocasionados por caída de ramas eran frecuentes a pequeñas elevaciones.

Ecounidades

Los resultados de este estudio (Figuras 1 y 2) muestran que la variación de las condiciones de luz está relacionada con la secuencia de formas de vida. Específicamente se encontró que las diferentes condiciones de iluminación que van de luz plena a condiciones de bosque está asociada a un primer grupo formado por las parcelas herbáceas H, pasando por un grupo compuesto de

arbustos y arbolitos A – Ab para finalizar con el grupo de parcelas de bosque B.

La secuencia va desde las parcelas más bajas en su porte hasta las más altas en el bosque.

Desde el punto de vista de un mosaico de parcelas en el que unas se encuentran en un estadio de desarrollo más temprano que otras, estas se podrían agrupar en un grupo de desarrollo temprano, otro de cierta “madurez” y otros grupos de cierta alteración o disturbio.

A este respecto Oldeman (1990) establece para los mosaicos de variación en bosques tropicales el concepto de “Ecounidad o unidad de vegetación que ha comenzado a crecer en un momento dado y en un espacio definido”; este espacio puede estar caracterizado por algún tipo de disturbio (árbol caído, deslizamientos de tierra etc.). El tiempo o momento se caracteriza por la frecuencia o el instante del disturbio o factores de origen. Las Ecounidades entonces consistirán en mosaicos de vegetación de desarrollo temprano en fase de construcción o “Ecounidades de agradación”, otras como “Ecounidades en fase de estado estacionario” o “Ecounidades cerca o en el máximo desarrollo de su biomasa” y “Ecounidades de degradación” en el que los mosaicos en esta fase se encuentran en procesos de degradación y que incluyen los “gaps”.

La vegetación aledaña a las parcelas del estudio se consideraría, entonces, como vegetación de “agradación” en fase de crecimiento que rodea a las parcelas herbáceas H, arbustivas A y de arbolitos Ab; El bosque primario o vegetación en “Estado estacionario” que incluye a las parcelas de bosque B y las parcelas de “Degradación” que se encuentran tanto en bosque que ha sido alterado en el dosel Bd, como en la vegetación de arbolitos donde se alteró igualmente el dosel del mismo o Abd.

La regeneración inicial, dependiendo del momento y sitios posee una composición relativa de especies y formas de vida. Para este estudio se tiene que: las formas de vida como las Poaceae – Cyperaceae, se asocian a la dinámica del bosque como formas de fases agradativas (Figura 1 grupo 1); las formas de vida, como las hierbas leñosas, bejuco y arbustos (Figura 1 grupo 2) se asocian a fases tanto agradativas de arbolitos y arbustos como de degradación de arbolitos; y las formas de vida como helechos, árboles y palmas (Figura 1 grupo 3) se asocian a la fase tanto de estado estacionario como a la fase de degradación de bosque.

En conclusión se puede ver que en las épocas tempranas de la regeneración natural las formas de

vida en general adoptan esquemas de adaptación a la luz y que desde temprano los árboles como forma de vida, no solamente son los más abundantes sino los que exhiben mayor número de adaptaciones, sin embargo, se encontraron formas como las hierbas leñosas y arbustos las cuales tienen un desempeño significativo. Una adaptación que depende fundamentalmente de la luz como la biomasa prueba para ciertas formas de vida de crecimiento a luz plena, su efectividad para evitar el desplazamiento competitivo por otras especies. La riqueza aunque significativa también para la luz, demuestra un grado de mayor significancia en relación con las formas de terreno y su relación con la dinámica de la vegetación, aquí las formas de vida en correspondencia con la dinámica de la vegetación responden desde los inicios de la regeneración, como elementos con un papel aún desconocido y por investigar en la ecología temprana del bosque.

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer a Víctor Emilio Castro su ayuda e inestimable compañía en toda la estadía y trabajo de campo; así mismo al profesor Gabriel Pinilla por sus anotaciones y comentarios y a dos revisores anónimos por sus invaluable correcciones sin las cuales el presente artículo no hubiera sido posible.

LITERATURA CITADA

AMO, S. DEL y A. GOMEZ POMPA. 1976. Crecimiento de estados juveniles de plantas en alta perennifolia. In: Gómez Pompa, A. (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. CECSA, CNEB, INIREB. México. D. F.

BROKAW, N. V. L. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In: Pickett, S. T. A. y P. S. White. 1985. (eds.). The Ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press.

CONIF – HOLANDA – PIZANO. 1991. La regeneración natural temprana del bosque de Cativo en Chocó, Colombia.

DENSLOW, J. S. 1974. Secondary succession in a colombian rainforest strategies of species response a long disturbance gradient. Ann. Arbor. University microfilms international. Phd Thesis, Cornell University S.L.

DENSLOW, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics 18, 431-451.

DENSLOW, J. S. y G. S. HARTSHORN. 1994. Treefall gaps environments and forest dynamic processes. Pp: 120-127. In: McDade, L. A., K. S. Bawa, H. A. Hespenheide y G. S. Hartshorn. (eds.). La Selva. Ecology and natural history of a neotropical forest rain forest. The University of Chicago Press, USA.

DU RIETZ, G. E. 1931. Life forms of terrestrial flowering plants. Acta phytogeographica Suecica 3, 1-95.

FOSTER, R. B. y N. V. L. BROKAW. 1982. Structure and history of the vegetation of Barro Colorado Island. Pp: 67-81 In: Leigh, E. G. Jr., A. S. Rand y D. M. Windsor. (eds.). The Ecology of a Tropical Forest. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

GALE, NEIL. 2000. The relationship between canopy gaps and topography in a western Ecuadorian rain forest. Biotropica 32(4a): 653-661

HAWTHORNE, W. D. 1995. Ecological profiles of Ghanaian forest trees. Tropical Forestry papers 29. Oxford Forestry Institute, Oxford.

HUBBELL, S. P. y R. B. FOSTER. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. Pp: 77-96. In: Crawley, M. J. (ed.). Plant Ecology. Blackwell Scientific. Oxford.

HUBBELL, S. P. y R. B. FOSTER. 1987. La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. Ecología y Ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos. Revista de Biología Tropical. 35: (supl. 1).

HUBBELL, S. P., AND R. B. FOSTER. 1992. Short-term dynamics of a neotropical forest: why ecological research matters to tropical conservation and management. Oikos 63:48-61.

HUBBELL, S. P., FOSTER, R. B., O'BRIEN, S. T. 1999. Light gap disturbances recruitment limitation and tree diversity in a neotropical forest. Science 283: 554-557.

LIEBERMAN, M., D. LIEBERMAN, R. PERALTA, y G. S. HARTSHORN. 1995. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. Journal of Tropical Ecology 11: 161-178.

OLDEMAN, ROELOF A.A. 1990. Forests: Elements of Silvology. Springer Verlag Heidelberg.

PUTZ, F. E. 1983. Treefall pits and mounds, buried

- seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 69(5):1069-1074.
- SCHNITZER, S. A., J. MASCARO y W. P. CARSON. 2009. Treefall gaps and the maintenance of plant species diversity in tropical forests. In: Carson, W. P. y S. A. Schnitzer (eds.). *Tropical Forest Community Ecology*. Wiley-Blackwell.
- SCHNITZER, S. A y W. P. CARSON. 2000. Have we forgotten the forest because of the trees? *Trends in Ecology and Evolution* 15, 375-376.
- SILVA HERRERA L. S. 1978. Memoria del mapa preliminar de bisques del centro y norte del Chocó y Urabá. Inderena FAO.
- SWAINE, M. D. y T. C. WHITMORE. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- VILLEGAS, V. A. 1967. Inventario forestal nacional, norte del depto. del Chocó, municipios de Acandí y Juradó. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, IGAC.
- WELDEN, C. W., S. W. HEWETT, S. P. HUBBELL y R. B. FOSTER. 1991. Sapling survival growth and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology* 72(1): 35-50.
- WHITMORE, T. C. 1978. Gaps in the forest canopy. Pp: 639-655. In: Tomlinson P. B. y M. H. Zimmermann (eds.). *Tropical trees as living systems* Cambridge. University Press London, New York.
- WHITMORE, T. C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70 (3) 536-538.
- ZULUAGA, R. S. 1987. Observaciones fitoecológicas en el Darién colombiano. *Parque Nal. Nat. "Los Katíos"*. *Perez Arbelaezia* 1(4-5):85-145.

Recibido 13 de mayo de 2010; revisado 23 de noviembre de 2010; aceptado 25 de octubre 2011