

Modelo preliminar de sucesión ecológica de la vegetación herbácea en bosques fragmentados

Edilberto Chuquilín Bustamante¹; José Mostacero León²; Manuel A. Ñique Alvarez¹; José D. Lévano Crisóstomo¹; Ronald H. Puerta Tuesta¹

¹ Facultad de Recursos Naturales Renovables, Universidad Nacional Agraria de la Selva, ecbangel@gmail.com,

² Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de Trujillo, jobry1990@yahoo.com,

Recibido: 27-10-2015

Aceptado: 10-12-2015

RESUMEN

El estudio tuvo como objetivo determinar la composición, abundancia y la diversidad de especies de plantas en parcelas con diferentes etapas sucesionales de vegetación herbácea en las áreas de colinas bajas sometidas a perturbaciones como la tala, roza y quema, y pastoreo en la localidad de Caracol de los bosques fragmentados de Carpish, Huánuco. Se delimitó una parcela de Whittaker modificada para cuantificar la riqueza, cobertura y biomasa de las especies de plantas en vegetación herbácea de medio año hasta cinco años de edad, entre abril y noviembre de 2014. Los datos se analizaron mediante el análisis clúster (UPGMA) y la ordenación directa unidimensional. Las especies con mayor dominancia durante el proceso de sucesión en las colinas bajas de clase 2 fueron *Imperata brasiliensis* (100%) en el segundo año; *Pteridium aquilinum* (95%), *Adropogon bicornis* (82%), especies de Fabaceae (*Centrosema pubescens* y *Calopogonium mucooides*) (63%) en el quinto año; y en las de clase 1, fueron las especies de Poaceae (*I. brasiliensis* y *A. bicornis*) (70%) y Cyperaceae (*Cyperus aggregatus* y *Scleria bracteata*) (45%) en el primer año, las especies de Araceae (*Colocasia sculenta* y *Xanthosoma sp*) (90%), *Tradescantia zanonía* (45%) y las de Pteridophyta (*Thelypteris sp*, *Asplenium sp* y *Bolbitis sp*) en el tercer año, las especies de Fabaceae (*C. pubescens* y *C. mucooides*) (60%) en el cuarto año y *Hedychium coronarium* (70%) en el quinto año de la sucesión. El número de especies y el índice de diversidad incrementaron hasta el segundo año de la sucesión y en los siguientes tres años tendieron a estabilizarse. Asimismo, la biomasa seca y la cobertura incrementaron gradualmente siguiendo un modelo asintótico durante los cinco años de sucesión. Se determinó dos etapas serales y dos patrones de asociación de especies de la vegetación herbácea durante la sucesión. En las colinas bajas de clase 2, la primera etapa seral correspondió a los dos primeros años, conformada por *I. brasiliensis* y, la segunda, a los tres últimos años, conformada por *P. aquilinum*, *A. bicornis* y especies de Fabaceae (*C. pubescens* y *C. mucooides*). En las de clase 1, la primera etapa correspondió a los tres primeros años, conformada por especies de Poaceae (*I. brasiliensis* y *A. bicornis*), de Cyperaceae (*C. aggregatus* y *S. bracteata*), *T. zanonía* y de Araceae (*C. sculenta* y *Xanthosoma sp*) y, la segunda, a los dos últimos años, conformada por *H. coronarium*, especies de Fabaceae (*C. pubescens* y *C. mucooides*) y de Pteridophyta (*Thelypteris sp*, *Asplenium sp* y *Bolbitis sp*).

Palabras clave: sucesión, vegetación, bosques fragmentados.

ABSTRACT

The aim of the study was to determine the composition, abundance and diversity of plant species in plots with different successional stages of herbaceous vegetation in areas of low hills subject to disturbances in the locality of Caracol of fragmented forests Carpish, Huanuco. A plot of Whittaker modified was delimited to quantify the richness, coverage and biomass of plant species in herbaceous vegetation half-year up to five years, between april and november 2014. Data were analyzed by cluster analysis (UPGMA) and the unidimensional direct ordination. The most dominant species in the process of succession in the low hills of class 2 were *Imperata brasiliensis* (100%) in the second year; *Pteridium aquilinum* (95%), *Adropogon bicornis* (82%), Fabaceae species (*Centrosema pubescens* and *Calopogonium mucooides*) (63%) in the fifth year; and in Class 1, were Poaceae species (*I. brasiliensis* and *A. bicornis*) (70%) and Cyperaceae (*Cyperus aggregatus* and

Scleria bracteata) (45%) in the first year, Araceae species (*Colocasia sculenta* and *Xanthosoma sp*) (90%), *Tradescantia zanonía* (45%) and Pteridophyta species (*Thelypteris sp*, *Asplenium sp* and *Bolbitis sp*) in the third year, Fabaceae species (*C. pubescens* and *C. mucoídes*) (60%) in the fourth year and *Hedychium coronarium* (70%) in the fifth year of the succession. The number of species and diversity index increased until the second year in succession and in the following three years tended to stabilize. Also, the dry biomass and coverage gradually increased following an asymptotic model during the five years of succession. Two successional stages and two patterns of species association of herbaceous vegetation during the succession were determined. In the low hills of Class 2, the first successional stage corresponded to the first two years, composed by *I. brasiliensis* and the second, to the last three years, composed of *P. aquilinum*, *A. bicornis* and species of Fabaceae (*C. pubescens* and *C. mucoídes*). In Class 1, the first stage corresponded to the first three years, composed of Poaceae species (*I. brasiliensis* and *A. bicornis*), Cyperaceae (*C. aggregatus* and *S. bracteata*), *T. zanonía* and Araceae (*C. sculenta* and *Xanthosoma sp*) and the second, to the last two years, composed of *H. coronarium*, Fabaceae species (*C. pubescens* and *C. mucoídes*) and Pteridophyta species (*Thelypteris sp*, *Asplenium sp* and *Bolbitis sp*).

Keywords: succession, vegetation, fragmented forests.

I. INTRODUCCIÓN

El término sucesión fue introducido, en sentido ecológico, en 1825 por Dureau de la Malle (Terradas, 2001), por lo tanto, es un concepto científico histórico; sin embargo, los conocimientos relacionados con la aplicación práctica del modelo sucesional se han ido actualizando. La teoría clásica de la sucesión fue creada por Clements, quien veía a la sucesión como un proceso determinista (Weaver y Clements, 1950), que se daba de modo convergente a partir de una variedad considerable de estadios iniciales.

La sucesión puede definirse como una serie de cambios del ecosistema en un área dada, que conduce progresivamente hacia una estructura y composición más complejas de la comunidad, y se caracteriza por el reemplazamiento de unas especies por otras en un lugar dado a través del tiempo; asimismo, la sucesión involucra la inmigración y extinción de especies junto con los cambios de su abundancia relativa (McNaughton y Wolf, 1984; Begon et al., 1987; Kent y Coker, 1992). Además, Ramírez (1999) explica que durante el proceso de sucesión, en el cual las especies se acomodan paulatinamente sobre un sustrato, se reemplazan aquellas especies generalistas de alta tasa de reproducción, y pioneras en la colonización de sustratos libres, por especies especialistas de menor tasa de reproducción, pero a su vez competitivamente más fuertes.

Además, McNaughton y Wolf (1984) explican que un rasgo común en casi cualquier tipo de sucesión es que la composición de especies cambia rápidamente al comienzo de la sucesión y más lentamente a medida que esta avanza. Según Begon et al. (1987), por lo regular, el número de especie presentes en la comunidad aumenta rápidamente cuando se inicia la sucesión, pero se estabiliza eventualmente en un valor más o menos constante, y el cambio que se produce en la riqueza de especies depende de varias propiedades de los ecosistemas.

La sucesión ecológica es el proceso de desarrollo del ecosistema en la búsqueda de una mayor productividad, biomasa, complejidad, estabilidad y control del ambiente por los seres vivos. A medida que la vegetación evoluciona, una misma área va siendo ocupada sucesivamente por diferentes comunidades vegetales, tal proceso es denominado sucesión vegetal (Weaver y Clements, 1950). Asimismo, Odum (1988) enuncia que el desarrollo de un ecosistema o sucesión ecológica involucra cambios en la estructura de especies y procesos de la comunidad a través del tiempo. La secuencia completa de comunidades que se sustituyen unas por otras en un área dada se denomina serie o serie; las comunidades relativamente transitorias son llamadas estadios o etapas serales o estadios de desarrollo o estadios pioneros. El sistema estabilizado terminal es el clímax, el cual persiste, teóricamente, hasta ser afectado por grandes perturbaciones.

Según Weaver y Clements (1950) y Begon et al. (1987), la sucesión puede ser primaria, cuando ocurre sobre un sustrato desnudo, como en el caso de rocas, islas recién formadas. En estos casos, la sucesión es el paso de un ambiente físico en su totalidad, afectado por las condiciones circundantes, hasta uno con características netamente bióticas. La sucesión secundaria es la que se da en

ecosistemas perturbados, comenzando por los remanentes de vegetación que la perturbación ha dejado. En ambos tipos, la sucesión parte del potencial biótico superviviente como semillas, plántulas, y algunos adultos, y después de un tiempo y pasando por diferentes estados o etapas sucesionales, el ecosistema retorna a un estado que si bien no es el inicial, se parece mucho en su composición a su estado inicial. También, Odum (1988) clasifica a las sucesiones en primarias y secundarias. Las primarias se desarrollan en un sustrato previamente desocupado, por ejemplo un campo de lava; mientras que las secundarias, en un sustrato anteriormente ocupado por una comunidad, por ejemplo un bosque deforestado o un campo agrícola abandonado. Asimismo, Finegan (1993) reconoce dos tipos de sucesiones, dependiendo del tipo de sustrato que la vegetación coloniza. Las sucesiones primarias son aquellas que se desarrollan sobre sustratos que nunca antes tuvieron vegetación. Las sucesiones secundarias son aquellas que se desarrollan en zonas que son abandonadas después que su vegetación natural ha sido completamente eliminada; es decir, se inician más comúnmente en suelos que son cultivados durante un tiempo y luego se abandonan.

Muchos mecanismos se relacionan con las sucesiones entre los que se incluye la facilitación, inhibición, tolerancia, herbívoros selectivos, composición inicial, entre otros (Connell y Slatyer, 1977; Tilman, 1993). Para Clements, el mecanismo básico que rige los procesos sucesionales es la facilitación (Weaver y Clements, 1950). En este mecanismo, cada etapa de la sucesión, cada comunidad de la serie, produce una alteración gradual e inevitable del ambiente, en detrimento propio y a favor de los elementos de la etapa siguiente. Según Connell y Slatyer (1977) y Tilman (1993), además de la facilitación, los mecanismos de inhibición y tolerancia explican el proceso sucesional. En el de inhibición, los cambios sólo pueden producirse, debido a perturbaciones, se crean claros en la comunidad que son colonizados por especies de ciclos de vida más largos y más competitivos que las especies pioneras, porque éstas inhiben la germinación y el desarrollo de nuevas especies invasoras. En el de tolerancia, todas las especies que van a aparecer durante la sucesión podrían estar presentes ya en la etapa inicial de colonización, y la secuencia de ocupación por unas u otras especies es estocástica; por lo tanto, una vez iniciado el proceso, las especies con ciclos de vida más largos y crecimiento mayor se irán imponiendo competitivamente.

La determinación de las tendencias dinámicas de la vegetación se hace, en fitosociología, sobre la base de diversos tipos de evidencias (Terradas, 2001). Las más importantes suelen proceder de los estudios sincrónicos y diacrónicos. En los sincrónicos se estudian parcelas con comunidades claramente distintas que representan las etapas sucesionales y se ordenan en lo que denomina cronosecuencias. Los estudios diacrónicos se realizan en una misma parcela y se hace el seguimiento del proceso sucesional en el tiempo. Asimismo, los cambios en la sucesión pueden ser medidos por seguimiento de la abundancia de especies focales (Inouye et al., 1994; Yao et al., 1999), por investigación en los cambios en la dominancia de asociaciones de especies o historias de vida de grupos (Leps, 1987) y por seguimiento de los cambios en la composición de la comunidad, riqueza de especies o posición en un espacio multidimensional concreto (Pickett, 1982; Myster y Pickett, 1994). Las medidas de la heterogeneidad espacial en la composición y abundancia de especies pueden también variar durante la sucesión (Collins, 1989; Legendre y Fortin, 1989). También, Odum (1969) y Margalef (1991) describieron los principales cambios a lo largo de la sucesión mediante variables macroscópicas como la producción, la respiración, la relación producción/biomasa, la diversidad y otras, y asociaron los cambios sucesionales a cambios en las características de las especies: las especies con selección tipo *r* pertenecen a las etapas iniciales de la sucesión, mientras que las especies con selección tipo *k* pertenecen a las etapas avanzadas.

En relación a los antecedentes mencionados, la información que existe sobre sucesiones en bosques tropicales en el Perú y la región es escasa, por lo que, es necesario conocer el proceso de sucesión ecológica de la vegetación herbácea en las áreas deforestadas de los bosques fragmentados de Carpath, lo cual contribuirá a la restauración ecológica de estos tipos de ecosistemas. En tal sentido, los estudios de los cambios temporales sucesionales de la vegetación servirán de base para predecir la respuesta a las perturbaciones humanas sobre los ecosistemas, y a la aplicación de medidas correctivas o conservacionistas cuando se crea conveniente.

Dentro de este contexto, se formuló como problema ¿Cuál es la dinámica de sucesión ecológica de la vegetación herbácea? y como hipótesis que la vegetación herbácea en áreas sometidas a perturbaciones como la tala, roza y quema, y pastoreo se recupera mediante distintas etapas de la dinámica sucesional. Al respecto, el objetivo fue determinar la composición, abundancia y la

diversidad de especies de plantas en parcelas con diferentes etapas sucesionales de vegetación herbácea en las áreas de colinas bajas sometidas a perturbaciones como la tala, roza y quema, y pastoreo en la localidad de Caracol de los bosques fragmentados de Carpish, Huánuco.

II. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1 ZONA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en el área deforestada de los bosques fragmentados de Carpish, la cual tiene una superficie aproximada de 30000 ha, ubicado en la localidad de Caracol, distrito Chinchao, provincia y región de Huánuco. De acuerdo a la clasificación ecológica de las zonas de vida Holdridge (INRENA, 1995), se presentan dos zonas de vida, predominando el bosque pluvial – Montano Bajo Tropical (bp-MBT) sobre el bosque muy húmedo – Montano Bajo Tropical (bmh-MBT). Altitudinalmente se encuentra entre un rango de 1550 a 1850 msnm. De acuerdo a la descripción en campo, existen dos unidades de vegetación claramente definidas: área con influencia antrópica y bosque montano. En el área con influencia antrópica existe vegetación con diferentes estadios sucesionales y suelo con diferentes niveles de degradación, circundantes a las localidades de Caracol y Challana, y a las áreas de influencia de las carreteras de penetración dentro de la zona de estudio. El incremento de las áreas deforestadas en el bosque montano se relaciona directamente con la instalación de cultivos de granadilla, aguaymanto y rocoto, y pastizales para el pastoreo de ganado vacuno.

2.2 MÉTODOS

Para determinar la tendencia de la dinámica sucesional se utilizó el método sincrónico (Terradas, 2001), el cual consiste en estudiar parcelas con etapas sucesionales claramente distintas y ordenadas en cronosecuencias. Asimismo, para determinar las diferentes unidades fisiográficas en la localidad de Caracol se ha considerado la clasificación de Gutierrez (2008): plano ondulado (PO), colinas bajas de clase 1 (CB1) y 2 (CB2), colinas altas de clase 1 (CA1) y 2 (CA2) y montañoso (MO), con pendientes de 2 a 5, > 5 a ≤ 20, > 20 a ≤ 40, > 40 a ≤ 70, > 70 a ≤ 80 y > 80%, respectivamente.

Tanto en las colinas bajas de clase 1 (CB1) como en las de clase 2 (CB2), paralelo a la pendiente, se delimitó con rafia una parcela de Whittaker modificada (Stohlgren et al., 2000) para cuantificar la riqueza, cobertura y biomasa de las especies de plantas en vegetación de medio año hasta cinco años de edad, entre abril y noviembre de 2014. La cobertura y la biomasa aérea expresada en biomasa seca se determinaron mediante la técnica de Matteucci y Colma (1982) y la de MacDicken (1997), respectivamente. Las muestras botánicas fueron procesadas mediante técnicas convencionales y enviadas a los herbarios de la Universidad Nacional Agraria de la Selva y de la Universidad Nacional de Trujillo para su identificación y conservación respectivas.

2.3 ANÁLISIS DE DATOS

Los datos de riqueza, cobertura y de la biomasa seca de especies se registraron en una matriz de datos originales y fueron procesados en el programa Microsoft Excel en matrices de doble entrada con valores absolutos y relativos de las variables. Estas matrices fueron utilizadas para realizar gráficos de ordenación directa unidimensional (Kent & Coker, 1992): riqueza y abundancia de las especies versus tiempo, y para determinar el índice de diversidad de Shannon – Wiener utilizando las fórmulas de Begon et al. (1987), Kent & Coker (1992) y Ramirez (1999). Asimismo, se analizó la composición de especies, biomasa y cobertura mediante el análisis clúster (UPGMA) para determinar las etapas serales durante el proceso sucesional.

III. RESULTADOS

En la unidad fisiográfica de colinas bajas de clase 2 del área deforestada de la localidad de Caracol (Fig. 1), el promedio de especies por metro cuadrado incrementó aceleradamente de cinco a trece en los dos primeros años después de la perturbación y en los tres últimos años se mantuvo entre nueve y diez especies. También, el índice de diversidad de especies presentó una tendencia similar,

incrementando de 0.6 a 1.2 nats/ind, en los dos años y luego tendió a variar relativamente durante el proceso sucesional.

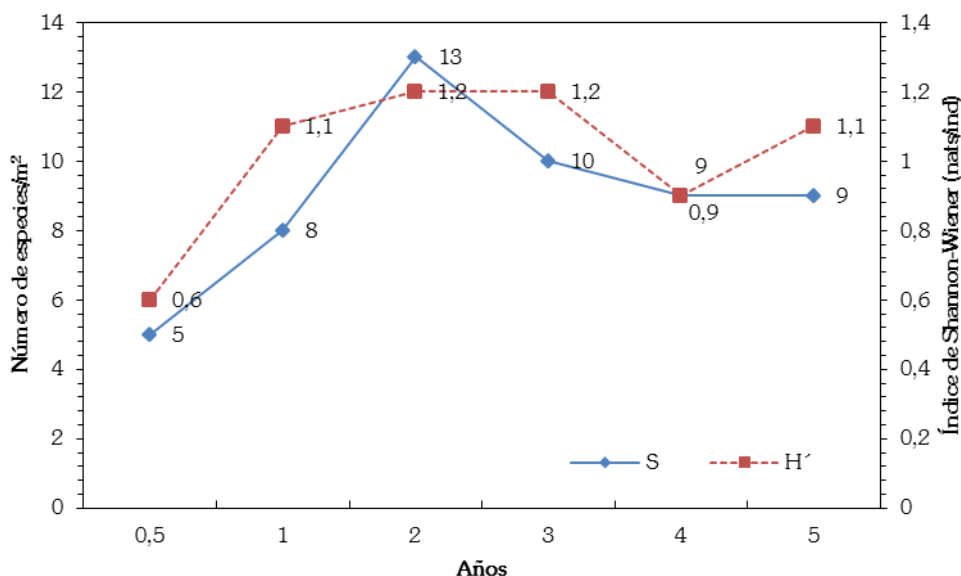


Fig. 1. Número promedio de especies e índice de diversidad durante el proceso sucesional en la unidad fisiográfica de colinas bajas de clase 2 (CB2).

En la unidad fisiográfica de colinas bajas de clase 1 (Fig. 2), a los seis meses de iniciada la perturbación se registró un promedio de siete especies de plantas herbáceas por metro cuadrado, el cual incrementó aceleradamente hasta quince especies en el segundo año, luego se mantuvo relativamente constante hasta los cinco años. El índice de diversidad de especies aumentó gradualmente de 1.2 a 1.9 nats/ind, desde los seis meses hasta los dos años y luego se mantuvo relativamente estable durante el proceso sucesional.

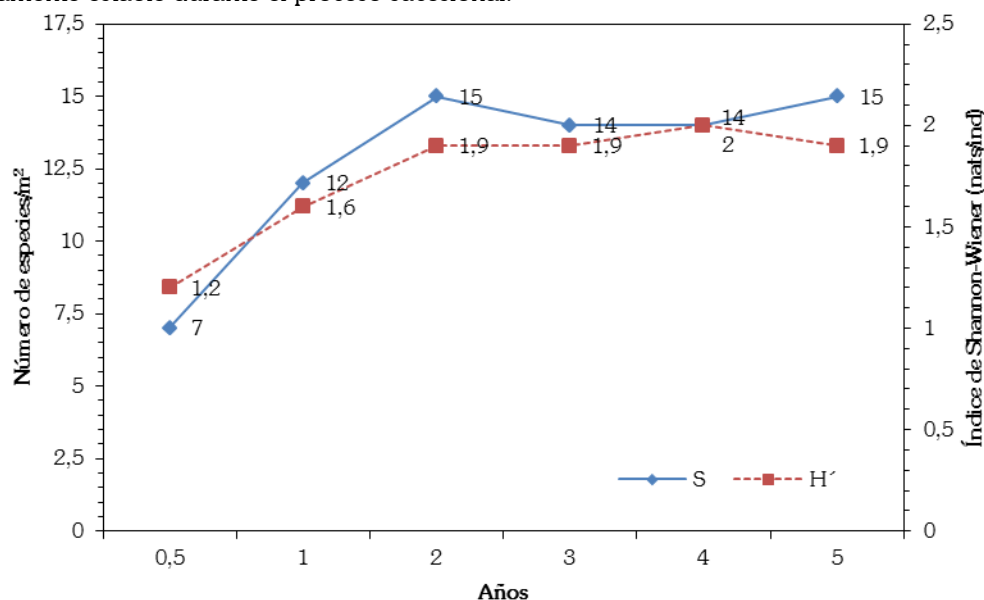


Fig. 2. Número promedio de especies e índice de diversidad durante el proceso sucesional en la unidad fisiográfica de colinas bajas de clase 1 (CB1).

En la unidad fisiográfica de colinas bajas de clase 2, los promedios de biomasa seca (Fig. 3) de las especies de plantas dominantes presentaron incremento gradual durante el proceso sucesional, a excepción de *Imperata brasiliensis*. Así, la biomasa seca de *I. brasiliensis* incrementó de 160 a 1128 g/m² en los primeros dos años y luego declinó hasta 80 g/m² en el quinto año; mientras que, la biomasa seca de *Pteridium aquilinum*, *Andropogon bicornis* y especies de Fabaceae (*Centrosema*

pubescens y *Calopogonium mucooides*) incrementó gradualmente hasta los tres años y luego tendió a estabilizarse en el cuarto y quinto año, correspondiendo la mayor cantidad de biomasa seca a *P. aquilinum*. Asimismo, la biomasa seca total ha incrementado gradualmente de 220 a 3460 g/m² durante el proceso sucesional.

Similares tendencias se ha presentado en la cobertura (Fig. 4), tal es así que *I. brasiliensis* alcanzó el 100% en el segundo año de la sucesión y luego declinó hasta 13% en el quinto año, a diferencia de *P. aquilinum* que presentó una cobertura baja (3%) en los dos primeros años y después incrementó aceleradamente hasta 95% en el quinto año. *A. bicornis* y las especies de Fabaceae (*C. pubescens* y *C. mucooides*) presentaron un incremento gradual hasta el tercer año y luego tendió a estabilizarse, alcanzando el 82 y 63% de cobertura, respectivamente. También, la cobertura total incrementó gradualmente de 42 a 253%.

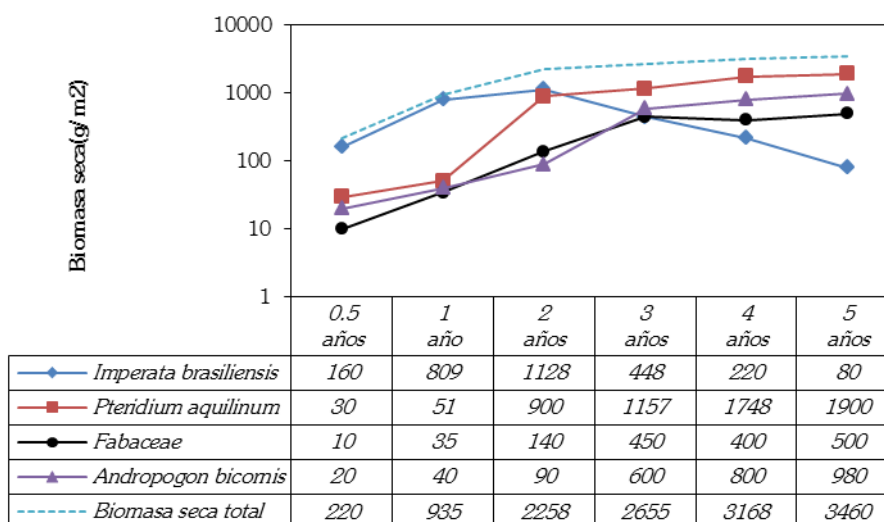


Fig. 3. Promedio de biomasa seca de la vegetación herbácea durante el proceso sucesional en la unidad fisiográfica de colinas bajas clase 2 (CB2).

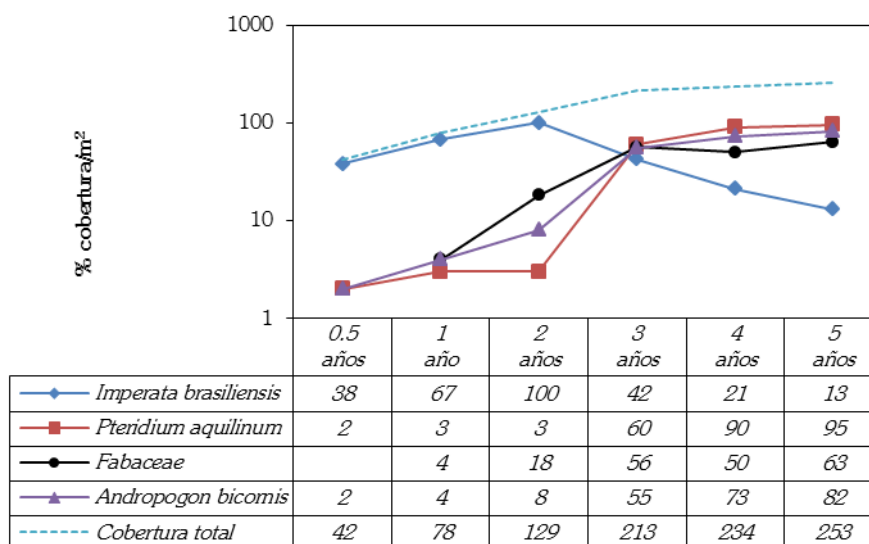


Fig. 4. Promedio de la cobertura de la vegetación herbácea durante el proceso sucesional en la unidad fisiográfica de colinas bajas clase 2 (CB2).

En la unidad fisiográfica de colinas bajas de clase 1 (Fig. 5), las tendencias del promedio de la cobertura de la vegetación herbácea presentó variaciones con respecto a la de clase 2; tal es así que, la cobertura de las especies de Poaceae (*I. brasiliensis* y *A. bicornis*) y Cyperaceae (*Cyperus aggregatus* y *Scleria bracteata*) alcanzó el 70 y 45% en el primer año de la sucesión y luego declinó

hasta 10 y 5% en el quinto año, respectivamente. En el tercer año, las especies de Araceae (*Colocasia sculenta* y *Xanthosoma sp*), *Tradescantia zanonía* y de Pteridophyta (*Thelypteris sp*, *Asplenium sp* y *Bolbitis sp*) alcanzaron una cobertura de 90, 45 y 25% y luego declinó hasta 15, 5 y 5% en el quinto año, respectivamente. Al contrario, las especies de Fabaceae (*C. pubescens* y *C. mucooides*) y *Hedychium coronarium*, en el cuarto año, presentaron una cobertura máxima de 60 y 65%, respectivamente, y luego tendió a estabilizarse durante la sucesión. La cobertura total de la vegetación herbácea incrementó gradualmente de 125 a 275% en los tres primeros años y luego declinó hasta 160%.

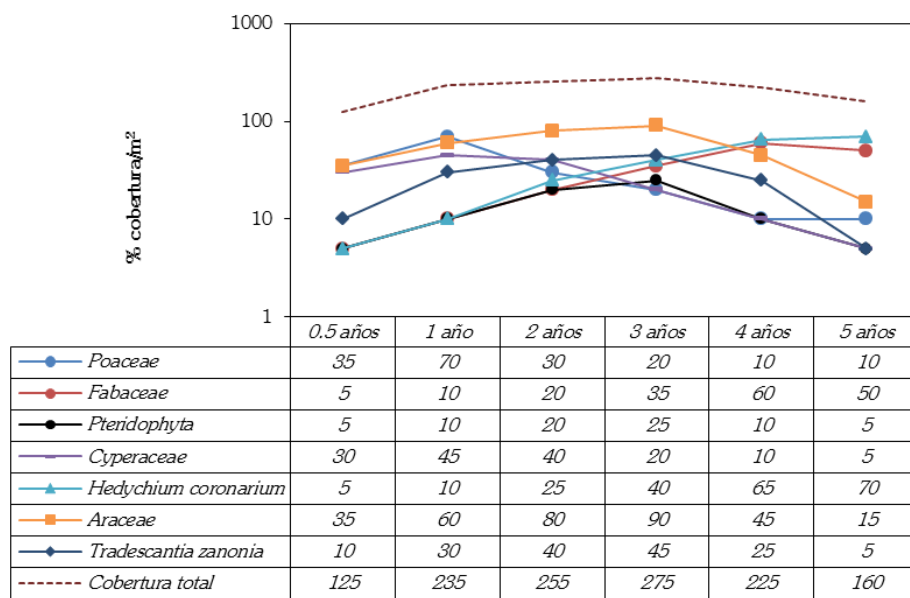


Fig. 5. Promedio de la cobertura de la vegetación herbácea durante el proceso sucesional en la unidad fisiográfica de colinas bajas de clase 1 (CB1).

El porcentaje de similitud, utilizado en el dendrograma del análisis clúster (Fig. 6, 7 y 8), aplicado a la cobertura de la vegetación herbácea muestra que tanto en las colinas bajas clase 2 como en las de clase 1, se formaron dos etapas serales y dos patrones de asociaciones de especies de vegetación durante el proceso sucesional. En las de clase 2 (Fig. 6a), la primera etapa corresponde a los dos primeros años y la segunda los tres últimos años; en cambio en las de clase 1 (Fig. 7), la primera etapa corresponde a los tres primeros años y la segunda a los dos últimos años del proceso sucesional. Los dos patrones de asociación de especies de plantas herbáceas presentaron composición diferente. En las colinas bajas de clase 2 (Fig. 6b), el primer patrón está formado por la especie dominante *I. brasiliensis* y el segundo, por *P. aquilinum*, *A. bicornis* y Fabaceae (*C. pubescens* y *C. mucooides*), correspondiente a la primera y segunda etapa seral, respectivamente. En cambio, en las de clase 1 (Fig. 8), el primer patrón está formado por especies de Poaceae (*I. brasiliensis* y *A. bicornis*), Cyperaceae (*C. aggregatus* y *S. bracteata*), *T. zanonía* y Araceae (*C. sculenta* y *Xanthosoma sp*) y el segundo, por especies de Fabaceae (*C. pubescens* y *C. mucooides*), la especie dominante *H. coronarium* y de especies de Pteridophyta (*Thelypteris sp*, *Asplenium sp* y *Bolbitis sp*), correspondiente a la primera y segunda etapa seral, respectivamente.

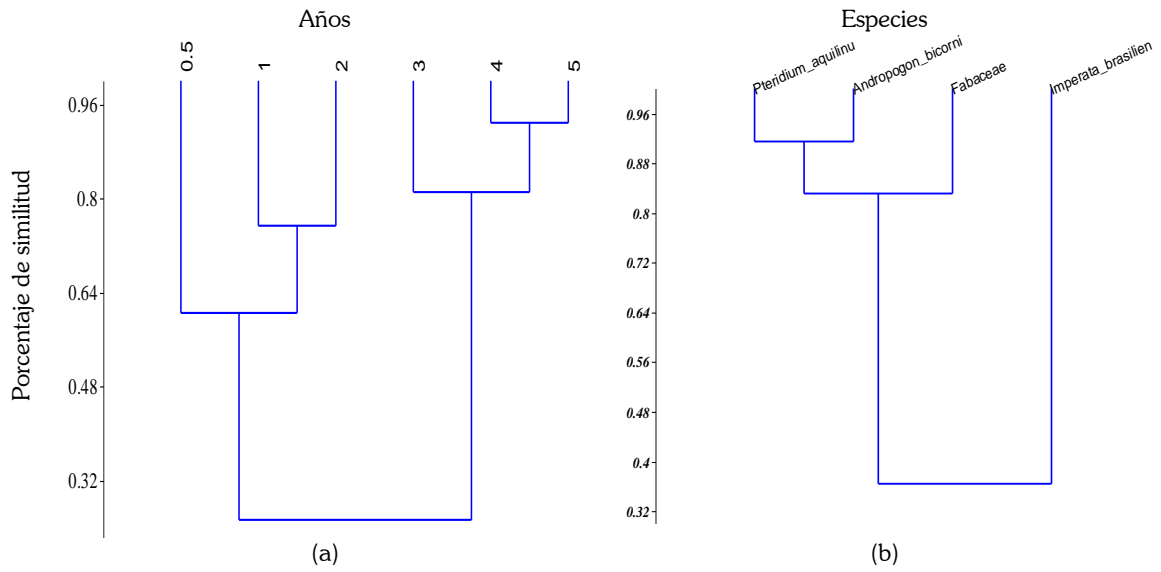


Fig. 6. Dendrograma de similitud (UPGMA) de la cobertura de la vegetación herbácea durante el proceso sucesional en la unidad fisiográfica de colinas bajas clase 2 (CB2). (a), etapas serales y (b), patrones de asociación de la vegetación en cada etapa seral.

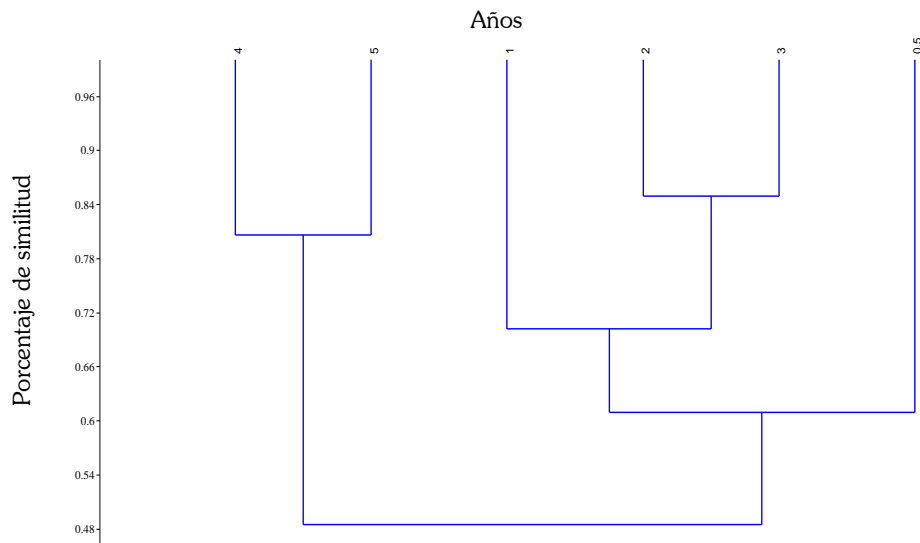


Fig. 7. Dendrograma de similitud (UPGMA) de la cobertura de la vegetación herbácea que muestra las etapas serales durante el proceso sucesional en la unidad fisiográfica de colinas bajas de clase 1 (CB1).

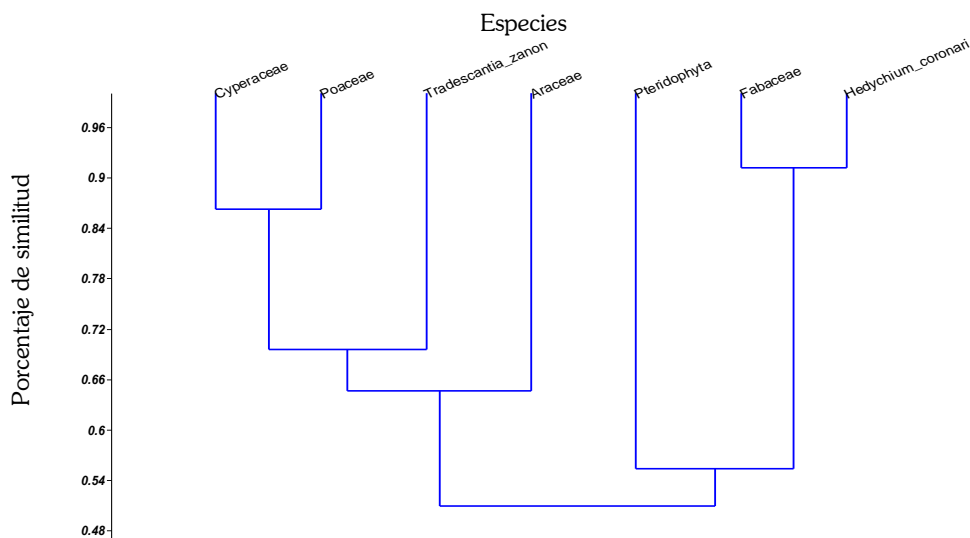


Fig. 8. Dendrograma de similitud (UPGMA) de la cobertura de la vegetación herbácea que muestra los patrones de asociación de la vegetación en cada etapa seral durante el proceso sucesional en la unidad fisiográfica de colinas bajas de clase 1 (CB1).

IV. DISCUSIÓN

La vegetación herbácea sometida a perturbaciones como la tala, roza y quema, y pastoreo, tanto en las colinas bajas de clase 1 como en las de clase 2, presentó variaciones en el número de especies durante los cinco años del proceso sucesional. Tal es así que, en las colinas bajas de clase 2 refleja un reducido número promedio de especies y un índice de diversidad bajo (Fig. 1), lo cual se explica por la presión constante de la quema anual y pastoreo, efecto de la estación seca y lluviosa, tipo de suelo y fisiografía. Mientras que, en las colinas bajas de clase 1, la vegetación presentó un alto número de especies e índice de diversidad más elevado que en las de clase 2 (Fig. 2), a pesar de que la presión de quema y pastoreo fue de la misma intensidad como en las de clase 2; sin embargo, debido a las pendientes leves (5 a 20%) de esta unidad fisiográfica, el tipo de suelo contiene una alta humedad inclusive en la estación seca, lo cual expresa la mayor riqueza de especies. En ambas unidades fisiográficas el número promedio de especies y el índice de diversidad incrementaron hasta el segundo año de iniciada la sucesión y en los siguientes años presentaron variaciones; tal es así que, en las colinas bajas de clase 2 tendieron a variar relativamente; mientras que, en las de clase 1 tendieron a estabilizarse. Estos resultados están dentro de los que se esperaría en el proceso sucesional, en el cual la diversidad aumenta en el tiempo hasta un máximo en etapas intermedias y luego disminuye o tiende a variar relativamente (Huston, 1994). Asimismo, este incremento de la diversidad de especies se explica con lo que postula Begon et al. (1987), que en una comunidad la diversidad aumenta progresivamente durante las primeras etapas de la sucesión, debido a la invasión progresiva de las especies y luego disminuye en las etapas tardías por la exclusión competitiva. En consecuencia, en la zona de estudio, la disminución o fluctuaciones relativas en la riqueza de especies, índices de diversidad, cobertura y biomasa, se deban posiblemente tanto a la presión de quema y pastoreo como al clima estacional y microtopografía.

En las colinas bajas de clase 2, la biomasa seca total incrementó gradualmente hasta los dos años del proceso sucesional correspondiente a la primera etapa seral y luego hubo un aumento relativo durante la segunda etapa. Según estos resultados, la acumulación de biomasa tiende a un proceso asintótico, pero no siempre es así. En algunos casos, después de alcanzar un máximo con una curva logística, se pasa a un mosaico variable con cierto descenso en la biomasa, y tal vez sucesivas fluctuaciones (Borman y Likens, 1979), en función a las condiciones climáticas, edafológicas y fisiográficas. En general, en la primera etapa seral, al inicio de la sucesión, hay un mínimo de

biomasa, la cual aumenta hasta un máximo en el segundo o tercer año de sucesión y luego tiende a estabilizarse durante el proceso, e inclusive después del segundo año puede decaer rápidamente en algunas especies como en *I. brasiliensis* (Figura 3); mientras que, en el tercer año de la sucesión, inicio de la segunda etapa seral, la biomasa de *P. aquilinum*, *A. bicornis* y especies de Fabaceae (*C. pubescens* y *C. mucooides*) alcanzó valores altos en forma gradual y luego tendió a estabilizarse relativamente durante el proceso. Similares tendencias de biomasa ocurrieron en las colinas bajas de clase 1. Estudios realizado por Montilla et al. (2002) demuestran que la biomasa total de un ecosistema de páramo aumenta en forma lineal, contrario al resultado de este estudio, en el cual el aumento de biomasa se ajustó a una tendencia de modelo logístico. También, Montilla et al. (2002), al comparar la biomasa total entre estaciones, observó una tendencia consistente a valores mayores durante la estación húmeda, siendo la diferencia marcada en las etapas tempranas entre estaciones, por ejemplo, en parcelas de un año la biomasa total fue de 1.8 veces mayor en la estación húmeda que en la seca.

El análisis general de la cobertura promedio de las especies más abundantes explica que tanto en las colinas bajas de clase 2 como en las de clase 1 hubo variaciones (Fig. 4 y 5). Sin embargo, en ambas unidades la sucesión se muestra como un continuo, debido a que los rangos de tolerancia de la mayoría de especies son amplios, lo que indica que se mantienen durante el proceso sucesional, pudiendo aumentar o disminuir en abundancia pero sin desaparecer completamente, lo que dificulta la definición de etapas serales. Esta característica explica que el reemplazo de las especies durante la sucesión parece ser menos importante que sus cambios en abundancia. Similares patrones fueron observados en sucesiones secundarias como consecuencia de una exclusión competitiva incompleta, donde la adaptación al estrés es más importante que la competencia entre especies (Sarmiento et al., 2003), en un ambiente como el de colinas bajas de clase 2.

Pero, en el análisis de la cobertura promedio por especie se identificó tendencias sucesionales definidas. Tal es así que, tanto *I. brasiliensis* como las especies de Poaceae (*I. brasiliensis* y *A. bicornis*), Cyperaceae (*C. aggregatus* y *S. bracteata*), Araceae (*C. sculenta* y *Xanthosoma sp*) y *T. zanonía* son exclusivas de edades iniciales de la sucesión, entre el primer y segundo años en las colinas bajas de clase 2 (Fig. 4) y entre el primer y tercer años en las de clase 1 (Fig. 5), respectivamente; a diferencia de *P. aquilinum*, *A. bicornis* y especies de Fabaceae (*C. pubescens* y *C. mucooides*) que corresponden a edades sucesionales de tres a cinco años en las de clase 2 y de *H. coronarium*, especies de Fabaceae (*C. pubescens* y *C. mucooides*) y de Pteridophyta (*Thelypteris sp*, *Asplenium sp* y *Bolbitis sp*), a edades sucesionales de cuatro a cinco años en las de clase 1. Estudios similares realizados por Yassir et al. (2010) en praderas dominados por *Imperata sp*, demuestran que a los tres años de sucesión esta especie alcanzó el promedio más alto de cobertura y luego tendió a perder dominancia a partir del cuarto año de este proceso; al contrario, la cobertura promedio de *P. aquilinum* fue inicialmente baja pero incrementó después del tercer año; además, esta especie puede alcanzar alturas de 2 a 3 m y producir mucho más sombra que *Imperata sp* e inducir estancamiento de su regeneración y eliminarlo mediante competencia por interferencia. Similares tendencias de la cobertura de estas dos especies se presentaron en las colinas bajas de clase 2, pero en diferentes años, *Imperata brasiliensis* presentó una cobertura máxima en el segundo año y luego perdió dominancia, contrario a *P. aquilinum* que tuvo una cobertura baja en los dos primeros años y luego incrementó aceleradamente. Por lo tanto, *P. aquilinum*, es la dominante en la siguiente etapa y puede inducir el estancamiento de la sucesión por su potencial competitivo en el que incluye la amplia tolerancia al estrés y a las perturbaciones ambientales como la quema y pastoreo en la zona. Según esta hipótesis, *H. coronarium* y las especies de Fabaceae (*C. pubescens* y *C. mucooides*) también tendrían los mismos efectos sobre las especies de la primera etapa seral en las colinas bajas de clase 1.

A diferencia del análisis de cobertura de las especies, el análisis clúster explicó de manera concreta la formación de dos etapas serales y de dos patrones de asociación de la vegetación herbácea en la sucesión (Fig. 6, 7 y 8), tanto en las colinas bajas de clase 2 como en las de clase 1. En las de clase 2 (Fig. 6a), la primera etapa seral correspondió a los dos primeros años y la segunda, a los tres últimos años; mientras que, en las de clase 1 (Fig. 7), la primera etapa correspondió a los tres primeros años y la segunda, a los dos últimos años del proceso sucesional. Los patrones de asociación de especies de la vegetación herbácea presentaron composición diferente. En las colinas bajas de clase 2 (Fig. 6b), el primer patrón estuvo formado por la especie dominante *I. brasiliensis* y el segundo, por *P.*

aquilinum, *A. bicornis* y especies de Fabaceae (*C. pubescens* y *C. mucooides*), correspondiente a la primera y segunda etapa seral, respectivamente. En cambio, en las colinas bajas de clase 1 (Fig. 8), el primer patrón estuvo formado por especies de Poaceae (*I. brasiliensis* y *A. bicornis*), Cyperaceae (*C. aggregatus* y *S. bracteata*), *T. zanonía* y Araceae (*C. sculenta* y *Xanthosoma sp*) y el segundo, por especies de Fabaceae (*C. pubescens* y *C. mucooides*), la especie dominante *H. coronarium* y de Pteridophyta (*Thelypteris sp*, *Asplenium sp* y *Bolbitis sp*), correspondiente a la primera y segunda etapa seral del proceso sucesional, respectivamente. Este aporte de los resultados explica que las tendencias de estos patrones de etapas serales y de vegetación herbácea en la sucesión no solo se relacionan con la edad de la sucesión, sino con las características edafológicas (Grime, 2001; Clark, 2002), las adaptaciones al estrés (Sarmiento et al., 2003) y, es inducible también a las condiciones climáticas en la estación seca y lluviosa y fisiográficas donde se desarrolla el proceso sucesional.

En resumen, la dinámica de la sucesión en vegetación herbácea en estas unidades fisiográficas depende de los factores limitantes climáticos, edafológicos, fisiográficos y del grado y tiempo de influencia de las perturbaciones. En tal sentido, según los resultados de biomasa y cobertura durante el proceso sucesional y por las características de los factores que están influenciando en la dinámica de la vegetación se ajusta a un modelo de proclimax (Grime, 2001); en el cual, las especies que dominan compiten bajo presiones de perturbación como la tala, roza y quema, y pastoreo y factores climáticos estacionales, donde la representación de algunas especies puede variar en un proceso sucesional normal y solo dominan las especies con mayor adaptabilidad (Tilman, 1993), como en el caso de *I. brasiliensis* en las colinas bajas de clase 2 (Fig. 6a y 6b) y especies de Araceae (*C. sculenta* y *Xanthosoma sp*) y *T. zanonía* y en las de clase 1 (Figura 7 y 8), correspondientes a la primera etapa seral y, de *P. aquilinum* en las de clase 2 y de *H. coronarium* en las de clase 1, correspondientes a la segunda etapa.

Este estudio es el inicio para comprender las sucesiones ecológicas que ocurren en ecosistemas de la selva alta y en los bosques montanos fragmentados de Carpih. Asimismo, determinar modelos de sucesión ecológica y entender sus procesos y mecanismos en diversos ambientes no solo resulta importante para la teoría ecológica, sino que es indispensable para la ecología de la restauración, y así establecer las bases científicas para la restauración de los ecosistemas y agroecosistemas de la región. Siendo la sucesión de la vegetación un mecanismo de restauración natural, es indispensable conocer cuál es el ritmo en que ocurre en los diferentes ecosistemas y bajo distintos tipos y regímenes de perturbación. Es decir, el estudio del proceso de sucesiones no sólo es importante en sí mismo, sino que proporciona las bases para el entendimiento de diferentes modelos aplicados a la restauración ecológica. El proceso puede manipularse a fin de orientar la composición de especies plantas de un área según los fines de la misma y acelerar el proceso de sucesión con la finalidad de generar un modelo de restauración ecológica de áreas degradadas. Además, en ecosistemas cuyas actividades implican un drástico deterioro del substrato edáfico, tal es el caso de colinas bajas de los bosques fragmentados de Carpih, y la consiguiente reducción de la productividad del sistema, ni la sucesión secundaria puede, en el largo plazo, recuperar la productividad, o en general, la integridad del mismo.

V. CONCLUSIONES

1. Las especies con mayor dominancia durante el proceso de sucesión en las colinas bajas de clase 2 fueron *Imperata brasiliensis* (100%) en el segundo año; *Pteridium aquilinum* (95%), *Adropogon bicornis* (82%), especies de Fabaceae (*Centrosema pubescens* y *Calopogonium mucooides*) (63%) en el quinto año; y en la de clase 1, fueron las especies de Poaceae (*I. brasiliensis* y *A. bicornis*) (70%) y Cyperaceae (*Cyperus aggregatus* y *Scleria bracteata*) (45%) en el primer año, las especies de Araceae (*Colocasia sculenta* y *Xanthosoma sp*) (90%), *Tradescantia zanonía* (45%) y las de Pteridophyta (*Thelypteris sp*, *Asplenium sp* y *Bolbitis sp*) en el tercer año, las especies de Fabaceae (*C. pubescens* y *C. mucooides*) (60%) en el cuarto año y *Hedychium coronarium* (70%) en el quinto año de la sucesión.
2. Tanto en las colinas bajas de clase 1 como en las de clase 2, el número de especies y el índice de diversidad incrementaron hasta el segundo año de la sucesión y en los siguientes tres años tendieron a estabilizarse. La riqueza de especies y el índice de diversidad fueron mayores en la unidad de colinas bajas de clase 1 (15/m² y 1.9 nats/ind) que en la de clase 2 (9/m² y 1.1

nats/ind). En colinas bajas de clase 2, la biomasa seca total incrementó gradualmente de 220 a 3460 g/m² durante los cinco años de sucesión siguiendo un modelo asintótico. Similares tendencias se presentó en la cobertura.

3. Tanto el análisis clúster como el de la cobertura identificaron tendencias sucesionales definidas, en las cuales se determinó dos etapas serales y dos patrones de asociación de especies de la vegetación herbácea. En las colinas bajas de clase 2, la primera etapa seral correspondió a los dos primeros años, conformada por *I. brasiliensis* y, la segunda, a los tres últimos años, conformada por *P. aquilinum*, *A. bicornis* y especies de Fabaceae (*C. pubescens* y *C. mucooides*). En las de clase 1, la primera etapa correspondió a los tres primeros años, conformada por especies de Poaceae (*I. brasiliensis* y *A. bicornis*), de Cyperaceae (*C. aggregatus* y *S. bracteata*), *T. zanonía* y de Araceae (*C. sculenta* y *Xanthosoma sp*) y, la segunda, a los dos últimos años, conformada por *H. coronarium*, especies de Fabaceae (*C. pubescens* y *C. mucooides*) y especies de Pteridophyta (*Thelypteris sp*, *Asplenium sp* y *Bolbitis sp*).

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo de Investigación de la Universidad Nacional Agraria de la Selva por el apoyo con el financiamiento del canon, sobre canon y regalías mineras.

VI. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BEGON, M., HARPER, J. L., TOWNSEND, C. R. 1987. **Ecology: Individuals, populations and communities**. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- BORMAN, F. H., LIKENS, G. E. 1979. **Pattern and process in a forested ecosystem**. New York, Springer Verlag.
- CLARK, D. B. 2002. **Los factores edáficos y la distribución de las plantas. En: Ecología y conservación de bosques neotropicales**. Libro Universitario Regional. Ed. por M. Guriguata, G. Kattan. Cartago, Costa Rica. p. 193 – 221.
- COLLINS, S. L. 1989. **Experimental analysis of patch dynamics and community heterogeneity in tallgrass prairie**. *Vegetatio*. 85: 57-66.
- CONNELL, J. H., Slatyer, R.O. 1977. **Mechanisms of succession in natural communities and their rol in community stability and organization**. *The Amer. Natur.* 111: 1119-1144.
- FINEGAN, B. 1993. **Procesos dinámicos en bosques naturales tropicales**. Curso de bases ecológicas para la producción sostenible. CATIE. Turrialba, Costa Rica.
- GRIME, J. P. 2001. **Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties**. Chichester, Jhon Willey & Sons.
- GUTIERREZ, F. 2008. **Ordenamiento Territorial del Bosque Reservado de la Universidad Nacional Agraria de la Selva (BRUNAS)**. Tesis Mg. Escuela de Posgrado, Universidad Agraria la Molina. Lima, Perú.
- HUSTON, M. A. 1994. **Biological diversity**. Cambridge, Cambridge University Press.
- INOUYE, R. S., ALISON, T. D., JHONSON, N. C. 1994. **Old field succession on a Minnesota sand plain: effects of deer and other factors on invasion by trees**. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 121: 266-276.
- INRENA. 1995. **Mapa ecológico del Perú**. Guía explicativa. Lima, Perú.
- KENT, M., COKER, P. 1992. **Vegetation Description and Analysis: A Practical Approach**. London, Belhaven Press.
- LEGENDRE, P., FORTIN, M. J. 1989. **Spatial pattern and ecological analysis**. *Vegetatio*. 80: 107-138.

- LEPS, J. 1987. **Vegetation dynamics in early old field succession: a quantitative approach.** *Vegetatio*. 72: 2694-2705.
- MACDICKEN, K. 1997. **A guide to monitoring carbon storage in forestry and agroforestry projects.** Morrilton, AR., Winrock International Institute for Agricultural Development.
- MARGALEF, R. 1991. **Ecología.** Barcelona, España, Ediciones Omega, S.A.
- MATTEUCCI, S. D., COLMA, A. 1982. **Metodología para el Estudio de la Vegetación.** Monografía Científica N° 22, Serie de Biología. Washington, D.C., Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos.
- MCNAUGHTON, S. J., WOLF, L. L. 1979. **General ecology.** New York, Holt, Rinehart and Winston.
- MONTILLA, M., MONASTERIO, M., SARMIENTO, L. 2002. **Dinámica sucesional de la fitomasa y los nutrientes en parcelas en sucesión-regeneración en un agroecosistema de páramo.** *Ecotropicos*. 15 (1): 75-84.
- MYSTER, R. W., PICKETT, S. T. A. 1994. **A comparison of rate o succession over 18 yr in 10 contrasting old fields.** *Ecology*. 75: 387-392.
- ODUM, E.P. 1969. **The strategy of ecosystem development.** *Science*. 164: 262-270.
- ODUM, E.P. 1988. **Ecología.** Rio de Janeiro, Brasil, Editora Guanbara Koogan S.A.
- PICKETT, 1982. **Population patterns through twenty years of old field succession.** *Vegetatio*. 49: 45-59.
- RAMÍREZ, A. 1999. **Ecología Aplicada.** Santa Fe de Bogotá, Colombia, Fundación Universidad de Bogotá.
- SARMIENTO, L., LLAMBI, L. D., ESCALONA, A., MARQUEZ, J. 2003. **Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession of the high tropical andes.** *Plant Ecology*. 166 (1): 145-156.
- STOHLGREN, T. J., OWEN, A. J., LEE, M. 2000. **Monitoring shifts in plant diversity in response to climate change: a method for landscapes.** *Biodiversity and Conservation*. 9: 65-86.
- TERRADAS, J. 2001. **Ecología de la vegetación: de la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes.** Barcelona, España, Ediciones Omega, S.A.
- TILMAN, D. 1993. **Community diversity and succession: the roles of competition, dispersal and habitat modification.** *In: Biodiversity and ecosystem function.* Ed. by E.D. Schulze, H.A. Mooney. Springer-Verlag, Berlin, Germany. p. 327-344.
- WEAVER, J. E., CLEMENTS, F. E. 1950. **Ecología vegetal.** Buenos Aires, Argentina, Ediciones Acme Agency, S.R.L.
- YAO, J., HOLT, R. D., RICH, P. M., MARSHALL, W. S. 1999. **Woody plant colonization in an experimentally fragmented landscape.** *Ecography*. 22: 715-728.
- YASSIR, I., VAN DER KAMP, J., BUURMAN, P. 2010. **Secondary succession after fire in Imperata grasslands of East Kalimantan, Indonesia.** *In: 19th World Congress of Soil Science, Soil Solutions for a Changing World.* Brisbane, Australia. p. 61-63.