



ARTÍCULOS
DE INVESTIGACIÓN
CIENTÍFICA Y TECNOLÓGICA

CARACTERIZACIÓN FLORÍSTICA Y ESTRUCTURAL DE LA VEGETACIÓN EN CLAROS DE LA PARCELA PERMANENTE DE 25 ha EN LA RESERVA NATURAL LA PLANADA (NARIÑO)¹

Palabras clave: Claros, selvas subandinas, bosques de niebla, La Planada, Nariño, Colombia.

Key words: Canopy gaps, neotropical montane forest, La Planada, Nariño, Colombia.

*Adriana Rincón Velásquez²
Max Alejandro Triana-Gómez³
Javier Darío Burgos⁴*

RESUMEN

Las perturbaciones naturales del bosque promueven la diversidad biológica y estructural. Nosotros evaluamos los efectos de los claros sobre la estructura y composición de la vegetación, en la parcela permanente de 25 ha de La Planada. Con los datos del Instituto Alexander von Humboldt (IAvH), analizamos los cambios en dos tamaños de claro y dosel cerrado. Concluimos que no se evidencian cambios significativos en la estructura y composición de especies, género y familias.

ABSTRACT

The natural disturbances of the forest promote the biological and structure diversity. We evaluated the effects of canopy gaps at the structure and composition in the permanent plots of 25 ha in the La Planada. With the data of the Instituto Alexander von Humboldt (IAvH) we analyzed the changes in two size gaps and

closed canopy. We concluded that natural disturbance processes showed slow significant alterations at the structure and composition of species, genus and families.

INTRODUCCIÓN

Los bosques nublados andinos y subandinos se encuentran entre los ecosistemas más complejos y dinámicos en el marco mundial (Duellman, 1982). Debido, entre otras razones, a su topografía, biogeografía e historias de vida representan un mosaico de diferentes comunidades biológicas típicamente caracterizadas por niveles de endemismo muy elevados (Gentry, 1993, 1995). Al mismo tiempo, son también poco conocidos y muy amenazados en el trópico (Stadmuller, 1987, citado por Andrade 1993). En Colombia se estima que cerca del 90% de la extensión original de bosques andinos ha desaparecido (Henderson *et al.*, 1991), siendo una de las causas principales la

1 Investigación desarrollada en el marco del proyecto Caracterización florística, estructural, diversidad y dinámica de la vegetación en claros de la parcela permanente de 25 ha, Reserva Natural La Planada (Nariño), realizada por Adriana Rincón V. con la dirección externa de la Dra. Martha Isabel Vallejo y el apoyo del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y la Universidad Distrital Francisco José de Caldas.

2 Auxiliar de Investigación. Proyecto Curricular de Ingeniería Forestal, Facultad del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. mtriana@udistrital.edu.co

3 Ingeniero Forestal, MsC. Profesor de Silvicultura de Bosques Naturales-Silvicultura Comunitaria. Proyecto Curricular de Ingeniería Forestal, Facultad del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. mtriana@udistrital.edu.co

4 Biólogo, PhD. Profesor de bioestadística. Proyecto Curricular de Ingeniería Forestal, Facultad del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. mtriana@udistrital.edu.co

concentración de la población en estas regiones, la cual ha dado paso a la deforestación y adecuación de tierras para la agricultura y la ganadería (Andrade, 1993).

En estos bosques la formación de claros en el dosel puede determinar profundos cambios en las condiciones de luz y modificar la temperatura, humedad y riqueza de nutrientes del suelo (Denslow, 1980; Brokaw, 1985); estos cambios dependen del tamaño del claro, la edad y su posición en el bosque. Tales diferencias afectan la dinámica de las poblaciones de especies vegetales y conforman un "mosaico sucesional" que contiene simultáneamente diferentes fases de desarrollo del bosque; el conocimiento de su composición y estructura posterior a la apertura del dosel constituye una pieza clave para futuros programas de rehabilitación de bosques subandinos afectados por la fragmentación, el cambio de uso del suelo y la invasión de especies foráneas.

OBJETIVO GENERAL

Realizar la caracterización fisonómico-estructural del componente vegetal, relacionado con los claros de la parcela permanente de 25 ha en la Reserva Natural la Planada, Nariño, a partir del análisis de la estructura vertical y las variables asociadas al Índice de Valor de Importancia (IVI).

ÁREA DE ESTUDIO

La Reserva Natural La Planada está ubicada en la vertiente pacífica de la Cordillera Occidental, municipio de Ricaurte, departamento de Nariño (1°09'28."N, 77°58'34"W), y cuenta con una extensión aproximada de 3.200 hectáreas de bosque que van desde los 1.300 hasta los 2.100 msnm. No en toda su extensión se pueden encontrar bosques primarios o en buen estado de conservación; algunas zonas han sido transformadas en el pasado y corresponden a lo que se

conoce como bosques secundarios o zonas de regeneración natural (Vallejo *et al.*, 2004).

La parcela permanente de 25 ha (**Figura 1**) está ubicada dentro de la Reserva Natural La Planada en un terreno con buen estado de conservación del bosque, se estableció en un área ligeramente ondulada, con rango de elevación entre 1.796 y 1.891 msnm (Vallejo *et al.*, 2004). Legal y oficialmente, los predios de la planada están cobijados bajo la figura de Reserva Forestal Protectora, reconocida por la junta directiva del desaparecido Instituto Nacional de Recursos Naturales Renovables y del Ambiente (INDERENA), mediante el Acuerdo 19 del 25 de abril de 1984 (FES, 2001).

ASPECTOS GENERALES

La Planada forma parte de la región ampliamente conocida como Chocó Biogeográfico, de acuerdo con la clasificación de ecosistemas de Gentry (1995), también hace parte de los bosques húmedos tropicales (bh-T) que comúnmente se denominan bosques de niebla. Su ubicación intermedia entre las selvas de montaña y los húmedos bosques del Pacífico han propiciado el encuentro de plantas y especies animales de ambos ecosistemas (Vallejo *et al.*, 2004).

ASPECTOS CLIMÁTICOS

La Planada hace parte de un ecosistema conocido como bosque de niebla altoandino, con altos niveles de precipitación a lo largo del año. El clima es bimodal, existiendo dos periodos de alta pluviosidad y dos relativamente secos; los meses más lluviosos van de octubre a enero (media: 515 mm). La pluviosidad disminuye entre febrero y mayo (media: 432,5 mm); la época de verano por lo general se ubica entre julio y agosto (media: 162,5 mm), mientras que los meses de tendencia seca son junio y septiembre (media: 280 mm) FES (2001).

11 especies, *Cyathea* con 8 y *Psychotria* con 8. El 88% de los individuos censados corresponden a tallos entre 1 y 10 cm de DAP y solo un 2% agrupa especies con individuos de más de 30 cm de DAP, entre ellos se puede mencionar: el Corozo (*Couepia platycalyx*), el Corocillo (*Solanea* sp) y el Hojiano (*Alchornea triplinervia*), con registros de más de 100 cm de DAP (IAvH, 2000).

ESTABLECIMIENTO DE LA PARCELA

De acuerdo con Vallejo (2000), para el establecimiento de la parcela (500 x 500 m) y el inicio del primer censo de árboles se contó con el apoyo y asesoría del CTFS, y se siguió la misma metodología empleada para el montaje de la parcela de 50 ha en la Isla de Barro Colorado (Panamá), la cual fue detallada por Condit (1998). Se escogió un bosque maduro, ubicado en un terreno ligeramente ondulado, cuyo dosel alcanza alturas entre los 15 y 25 m. En su interior se diferencian varios tipos de hábitat generados en parte por los cambios microclimáticos ocasionados por la presencia de claros en el bosque.

La parcela fue dividida en 625 cuadrantes de 20x20 m demarcados con tubos plásticos de PVC de 1 m de altura. Cada cuadrante fue a su vez subdividido en 16 subcuadrantes de 5x5 m también marcados con tubos plásticos pero de 50 cm de altura; para la ubicación de los tubos que delimitan cuadrantes y subcuadrantes se hizo un levantamiento topográfico del terreno con curvas de nivel cada metro de altura.

CENSO DE ÁRBOLES

Durante el año siguiente (1997) todas las plantas leñosas (menos las lianas) (DAP mayor o igual a 1 cm fueron marcadas con placas de aluminio numeradas con 6 dígitos; cada cuadrante de 20x20 m se utilizó como mapa de referencia para localizar los árboles de la parcela.

A su vez, los subcuadrantes de 5x5 m sirvieron para hacer una aproximación más exacta de los individuos censados y como área de referencia para medir los claros.

Una vez terminado el censo se inició la fase de identificación taxonómica de especies. Los registros obtenidos del censo fueron procesados posteriormente en una base de datos diseñada para el proyecto y los mapas se digitalizaron mediante un Sistema de Información Geográfica (SIG) (Vallejo, 2000).

FUENTE DE LOS DATOS

Los datos que se utilizaron para conducir los análisis del presente estudio fueron facilitados por el Proyecto Dinámica del Bosque Andino del IAvH a través de su base de datos ANDIGENA, que contiene la información alfanumérica de todos los árboles leñosos marcados durante los censos. Los metadatos son los siguientes.

- Número de placa.
- DAP (Diámetro a la altura del pecho)
- Altura de medición del DAP
- Fecha de medición
- Identificación taxonómica de los individuos (familia, género y especie)
- Códigos de medición (múltiple o no)
- Códigos de forma (quebrado, inclinado, rebrote, sin hojas, raíces altas)
- Localización: Coordenadas cartesianas a nivel de cuadrantes de 20m x 20m y de subcuadrantes de 5m x 5m)
- Topografía: pendiente, elevación, convexidad

DEFINICIÓN DEL TAMAÑO DE CLAROS

Para efectos del presente estudio, se interpretó claro como una superficie de 5m x 5m o conjunto de éstas, existentes dentro de la parcela permanente, en las cuales se presenta una

abertura del dosel que permite la entrada de luz. Los claros se dividieron en dos tamaños en un área total en m² normalizada: los claros pequeños tienen una extensión de 25 a 75 m² y los claros grandes de 75 a 325 m². Para esta clasificación se tomó como referencia la compilación realizada por Louman et al. (2001), además de la resolución misma de la grilla, la cual no permitía el análisis de áreas menores de 5 x 5 m.

POBLACIÓN Y MUESTRA

La población de estudio se definió por plantas leñosas (menos lianas) (DAP mayor o igual a 1 cm, presentes en las muestras de vegetación correspondientes a claros y áreas bajo dosel en la parcela permanente de 25 ha localizada en la Reserva. La muestra consistió en individuos presentes en los dos tamaños de claros formados en el año 2003 y una muestra de vegetación presente en dosel cerrado, que se obtuvo de forma aleatoria en subparcelas bajo dosel, en un área total igual a la de claros (Tabla 1).

Tabla 1. Definición de las muestras

Tamaño	Rango m ²	Área m ²	Parcelas
Claro pequeño	25 – 75	1475	59
Claro grandes	100 – 325	1475	59
Bajo dosel	25	1475	59

SISTEMATIZACIÓN Y ANÁLISIS DE LOS DATOS

Se filtraron de la base de datos ANDIGENA los datos correspondientes a los individuos inventariados en las parcelas que presentaron claros en el 2003; la caracterización fisonómico-estructural y composición florística se hizo con base en los datos del segundo censo, excluyendo los individuos muertos y discriminando los datos por familias, géneros y especies. El análisis de la vegetación se define por medio

de atributos cuantitativos como abundancia, frecuencia y dominancia a través del Índice de Valor de Importancia.

ESTRUCTURA VERTICAL

El estudio de la estructura vertical se determinó por el método de clasificación de estratos idealizados, es decir, las especies fueron clasificadas según la posición que ocuparía en el dosel en la madurez, con el propósito de determinar los cambios que ocurren en grupos de plantas dentro de la parcela.

Se interpretó la clasificación de las especies presentes en claros y en dosel cerrado establecida por Mendoza y Ramírez (2000), según su forma de crecimiento (grupos), y en estratos, de acuerdo con lo propuesto por Rangel y Velásquez (1997), como se muestra en la Tabla 2.

Tabla 2. Clasificación de estratos y rango

Forma de crecimiento	Estrato	Rango m
Árbol de dosel	Arbóreo superior	> 25
Árbol mediano	Arbóreo inferior	12 - 25
Árbol pequeño	Arbolito	5 - 12
Arbusto	arbustivo	1.5 - 5

ESTRUCTURA HORIZONTAL

Se determinó en cada muestra la estructura horizontal a partir de las variables de abundancia, frecuencia, área basal, e IVI, para familias, géneros y especies de claros pequeños (25–75 m²), claros grandes (75–325 m²) y bajo dosel.

CARACTERIZACIÓN FLORÍSTICA

En 118 parcelas que presentaron claros (59 de claros grandes más 59 de claros pequeños) y

en 118 parcelas ubicadas bajo dosel se calculó la frecuencia de cada especie. De acuerdo con la metodología propuesta por Damascos y Rapaport (2002), se identificaron en primer lugar las especies exclusivas de los claros (heliófitas obligadas) y las de áreas bajo el dosel (esciófitas obligadas). Para las especies presentes en claros y bajo dosel, se determinó su preferencia por una de estas condiciones comparando su frecuencia mediante la prueba t Student para muestras emparejadas. Fueron clasificadas como heliófitas facultativas, aquellas especies con mayor frecuencia en los claros ($P < 0.05$); esciófitas facultativas, aquellas que presentaron mayor frecuencia bajo el dosel ($P < 0.05$), y generalistas, aquellas especies cuya frecuencia no difirió estadísticamente entre áreas de claros y áreas bajo el dosel.

De acuerdo con la metodología adoptada, las especies presentes en menos de tres parcelas (raras) fueron excluidas de este análisis; adicionalmente, las especies presentes en claros se clasificaron según su frecuencia en claros grandes o pequeños. La identificación de especies y su posterior clasificación taxonómica estuvo a cargo de profesionales especializados del IAvH, donde reposan además las respecti-

vas colecciones botánicas de soporte del presente trabajo.

RESULTADOS

CARACTERIZACIÓN FISONÓMICO ESTRUCTURAL

El estudio de la composición fisonómico estructural para la vegetación presente en los claros y bajo dosel, para las especies leñosas con $DAP \geq 1$ cm, encontró 1617 individuos, representados en 39 familias, 85 géneros y 161 especies, en un área muestreada total de 4425 m², correspondiente a la muestra (**Tabla 1**). Los estratos se idealizaron para las diferentes especies por la falta de datos de altura total y altura a la primera rama, con base en la clasificación de las especies de la Reserva, realizada por el Biólogo Humberto Mendoza del IAvH.

- *Distribución de estratos en claros pequeños*

Se analizaron los datos de 40 claros pequeños entre 25 y 75 m², donde hay 525 individuos pertenecientes a 37 familias, 63 géneros y 93 especies.

Tabla 3. Distribución de los estratos en claros pequeños

Estrato	No. Individuos	No. familias	No. géneros	No. especies
Arbóreo superior	121	18	24	31
Arbóreo inferior	138	13	20	26
Arbolito	93	13	18	22
Arbustivo	173	8	10	13

Los estratos con mayor representatividad de individuos son el arbustivo y el arbóreo inferior; el estrato con mayor heterogeneidad de familias, géneros y especies es el arbóreo superior, como se puede apreciar en la **Tabla 3**. La **Tabla 4** muestra la frecuencia relativa de

los estratos presentes en las parcelas de claro pequeño, donde el estrato arbustivo tiene la frecuencia relativa más alta por su alta cantidad de individuos, mientras que el estrato arbolito tiene la frecuencia relativa más baja por la poca representatividad de individuos.

Tabla 4. Frecuencia relativa de estratos presentes en claros pequeños

Clase	Rango	Estrato	Frecuencia A.	Frecuencia%
I	1.5 - 5	Arbustivo	173	32,95
II	5 - 12	Arbolito	93	17,71
III	12 - 25	Arbóreo inferior	138	26,29
IV	> 25	Arbóreo superior	121	23,05

En la **Tabla 5** se observan las familias, géneros y especies más importantes por estrato en las parcelas de claro pequeño, donde la familia Rubiaceae está presente en todos los estratos y es dominante en el estrato arbustivo con la especie con mayor cantidad de individuos *Faramea coffeoides* (616 ind/ha). La familia Arecaceae domina en los estratos de arbolito

y arbóreo inferior con los géneros *Prestoea* y *Aiphanes*. Las palmas que dominan estos estratos son *Prestoea acuminata* (81 ind/ha) y *Aiphanes erinaceae* (203 ind/ha); en el estrato superior, la familia Lauraceae está representada con el género *Ocotea* y la especie más representativa es *Elaeagia utilis* con 101 individuos por ha.

Tabla 5. Familias, géneros y especies importantes por estrato en claros pequeños

Estrato	Familias	No.	Géneros	No.	Especies	No.
Arbóreo superior	Lauraceae	26	Ocotea	22	<i>Elaeagia utilis</i>	15
	Euphorbiaceae	24	Alchornea	15	<i>Alchornea triplinervia</i>	12
	Rubiaceae	15	Elaeagia	15	<i>Hyeronima oblonga</i>	9
	Bombacaceae	8	Hyeronima	9	<i>Ocotea sp_1</i>	9
Arbóreo inferior	Arecaceae	38	Prestoea	32	<i>Prestoea acuminata</i>	32
	Leguminosae	30	Inga	29	<i>Inga ruiziana</i>	17
	Rubiaceae	19	Faramea	10	<i>Faramea calyptrata</i>	10
	Melastomataceae	15	Cecropia	9	<i>Cecropia monostachya</i>	8
Arbolito	Arecaceae	30	Aiphanes	30	<i>Aiphanes erinaceae</i>	30
	Rubiaceae	23	Palicourea	12	<i>Palicourea sp_2</i>	11
	Leguminosae	9	Faramea	9	<i>Macrolobium grillator</i>	9
	Cyatheaceae	7	Macrolobium	9	<i>Saurauia parviflora</i>	6
Arbustivo	Rubiaceae	119	Faramea	91	<i>Faramea coffeoides</i>	91
	Cyatheaceae	26	Palicourea	28	<i>Cyathea planadae</i>	26
	Monimiaceae	7	Cyathea	26	<i>Palicourea gibbosa</i>	24
	Gesneriaceae	6	Siparuna	7	<i>Siparuna subscandens</i>	7

• **Distribución de estratos en claros grandes**

los cuales incluyen 533 individuos, distribuidos en 34 familias, 63 géneros y 100 especies.

Se examinaron 9 claros grandes entre 100 m² y 325 m², que ocupan un área total de 1475 m²,

Tabla 6. Distribución de estratos en claros pequeños

Estrato	No. Individuos	No. familias	No. géneros	No. especies
Arbóreo superior	155	17	25	33
Arbóreo inferior	151	15	22	28
Arbolito	88	14	21	26
Arbustivo	139	7	10	13

En la **Tabla 6** se aprecia la distribución de los estratos en las parcelas de claro grande, donde el estrato con mayor número de individuos, familias, géneros y especies es el arbóreo superior, teniendo alta heterogeneidad y abundancia por sus 155 individuos distribuidos en 33 especies. El estrato arbustivo es más homogéneo,

ya que sus 139 individuos están representados en 13 especies. En la **Tabla 7** se muestra la frecuencia relativa de los estratos de las parcelas de claro grande, donde los estratos arbóreo superior y arbóreo inferior son los más representativos (57.4% de frecuencia relativa).

Tabla 7. Frecuencia relativa de los estratos en claros grandes

Clase	Rango	Estrato	Frecuencia A.	Frecuencia%
I	1.5 - 5	Arbustivo	139	26,1
II	5 - 12	Arbolito	88	16,5
III	12 - 25	Arbóreo inferior	151	28,3
IV	> 25	Arbóreo superior	155	29,1

Al analizar los estratos por número de familias, géneros y especies (**Tabla 8**) de las parcelas de claros grandes, se halló que la familia Rubiaceae es la única que se encuentra en los 4 estratos, siendo la más abundante en los estratos arbolito y arbustivo con los géneros *Aiphanes* y *Faramea*. Las especies más importantes son *Aiphanes erinaceae* y *Faramea coffeoides*. La familia Arecaceae está presente en los estratos

arbóreo inferior y en arbolito, pero solo domina en el primero con el género *Prestoea* y la especie *Prestoea acuminata*; la familia Cyatheaceae se presenta en los estratos arbolito y arbustivo, pero no es la dominante en ninguno de los dos. La familia Euphorbiaceae es la que tiene la frecuencia más abundante en el estrato arbóreo superior con el género *Ocotea* y la especie *Elaeagia utilis*.

Tabla 8. Familias, géneros y especies más importantes por estrato en claros grandes

Estrato	Familias	No.	Géneros	No.	Especies	No.
Árboreo superior	Euphorbiaceae	31	Ocotea	24	<i>Elaeagia utilis</i>	20
	Lauraceae	27	Elaeagia	20	<i>Hyeronima oblonga</i>	19
	Rubiaceae	20	Hyeronima	19	<i>Matiza bolívar</i>	15
	Bombacaceae	15	Matisia	15	<i>Alchornea triplinervia</i>	10
Árboreo inferior	Arecaceae	31	Prestoea	24	<i>Prestoea acuminata</i>	24
	Melastomataceae	24	Inga	17	<i>Faramea calyprata</i>	14
	Rubiaceae	23	Faramea	14	<i>Carapa guianensis</i>	12
	Leguminosae	17	Carapa	12	<i>Inga ruiziana</i>	10
Arbolito	Rubiaceae	22	Aiphanes	11	<i>Aiphanes erinaceae</i>	11
	Arecaceae	11	Faramea	10	<i>Cestrum megalophyllum</i>	7
	Solanaceae	9	Cestrum	7	<i>Faramea oblongifolia</i>	6
	Cyatheaceae	7	Cyathea	6	<i>Macrobium grillator</i>	6
Arbustivo	Rubiaceae	83	Faramea	57	<i>Faramea coffeoides</i>	57
	Cyatheaceae	22	Palicourea	26	<i>Cyathea planadae</i>	22
	Myrtaceae	9	Cyathea	22	<i>Palicourea gibbosa</i>	16
	Gesneriaceae	8	Eugenia	9	<i>Eugenia anastomosans</i>	9

- **Distribución de estratos de bajo dosel**

En la muestra bajo dosel se registraron 617 individuos agrupados en 34 familias, 67 géneros y 110 especies. El estrato más homogéneo es

el arbustivo, que solo registra 18 especies y 222 individuos; el estrato más heterogéneo es el arbóreo inferior con 26 especies y 128 individuos (**Tabla 9**).

Tabla 9. Distribución de estratos bajo dosel

Estrato	No. Individuos	No. familias	No. géneros	No. especies
Árboreo superior	155	18	30	37
Árboreo inferior	128	13	20	26
Arbolito	112	15	22	29
Arbustivo	222	10	14	18

Al observar la **Tabla 10** se halló que, en las parcelas bajo dosel, el estrato con mayor frecuencia relativa es el arbustivo (36%), que se concentra más en una parcela. El estrato arbo-

lito es el menos representativo en esta parcela, (18%) pero este registro es el más alto entre las parcelas estudiadas del estrato arbolito.

Tabla 10. Frecuencia relativa de los estratos bajos dosel

Clase	Rango	Estrato	Frecuencia A.	Frecuencia%
I	1.5 - 5	Arbustivo	222	36,0
II	5 - 12	Arbolito	112	18,2
III	12 - 25	Arbóreo inferior	128	20,7
IV	> 25	Arbóreo superior	155	25,1

En la **Tabla 11** se observan las más importantes familias, géneros y especies de las parcelas bajo dosel. La familia que se encuentra en todos los estratos es Rubiaceae y es la más represen-

tativa en tres estratos con los géneros *Elaeagia* y *Faramea*, con las especies *Elaeagia utilis*, *Aiphanes erinaceae* y *Faramea coffeoides*.

Tabla 11. Familias, géneros y especies más importantes por estrato bajo dosel

Estrato	Familias	No.	Géneros	No.	Especies	No.
Arbóreo superior	Rubiaceae	33	Elaeagia	33	Elaeagia utilis	33
	Euphorbiaceae	27	Hyeronima	15	Hyeronima oblonga	15
	Lauraceae	24	Ocotea	13	Marcia fallas	12
	Myrtaceae	14	Myrcia	12	Billia rosea	11
Arbóreo inferior	Arecaceae	39	Prestoea	31	Prestoea acuminata	31
	Melastomataceae	20	Inga	17	Inga ruiziana	12
	Leguminosae	18	Miconia	11	Psychotria allenii	10
	Rubiaceae	17	Psychotria	10	Calatola costaricensis	8
Arbolito	Rubiaceae	36	Faramea	23	Aiphanes erinaceae	15
	Arecaceae	15	Aiphanes	15	Faramea oblongifolia	15
	Cyatheaceae	15	Cyathea	11	Cyathea caracasana	10
	Leguminosae	7	Palicourea	8	Faramea sp_5	8
Arbustivo	Rubiaceae	175	Faramea	119	Faramea coffeoides	119
	Cyatheaceae	17	Palicourea	56	Palicourea gibbosa	51
	Melastomataceae	10	Cyathea	17	Cyathea planadae	17
	Gesneriaceae	6	Besleria	6	Besleria solanoides	6

La familia Arecaceae está presente en dos estratos, siendo la más representativa en el estrato arbóreo inferior con el género *Prestoea* y la especie *Prestoea acuminata*. Las familias Melastomataceae y Cyatheaceae están representadas en dos estratos, pero no son las representativas en los diferentes estratos.

• Índices de Valor de Importancia (IVI)

En los Anexos 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 y 8 se encuentran los primeros 10 datos de frecuencia relativa, abundancia relativa y dominancia relativa con los cuales se calculó el IVI absoluto y relativo para las familias, género y especies de los claros pequeños, claros grandes y bajo dosel.

Claros pequeños. Las familias con mayor abundancia relativa son Rubiaceae (33%), Arecaceae (10%), y Leguminosae (8%). La frecuencia relativa está representada por las familias Rubiaceae (17%), Arecaceae y Leguminosae (cada una 10%). Las familias con mayor dominancia por área basal son Euphorbiaceae (16%), Elaeocarpaceae (13%) y Rubiaceae (11%).

El IVI relativo para las familias del claro pequeño fluctúa entre 20.4% y 0.2%. Las familias con mayor IVI son Rubiaceae (20%), Arecaceae (9%), Euphorbiaceae y Leguminosae (cada una 8%). Los géneros con mayor abundancia relativa son *Faramea* (20%), *Palicourea* y *Cyathea* (7% cada una) y *Aiphanes* (6%). Los géneros que presentan mayor Frecuencia relativa son *Faramea* (13%), *Cyathea*, *Inga* y *Palicourea* (6% cada una). Los géneros que muestran mayor dominancia relativa por área basal son *Solanea* (13%), *Alchornea* (12%), *Ocotea* y *Faramea* (8%).

Los datos obtenidos de IVI para género fluctúan entre 14 y 0.2%. Los géneros con mayores porcentajes de IVI son *Faramea* (14%),

Ocotea, *Alchornea* y *Cyathea* (6% cada una); las especies que presentan mayor abundancia relativa son *Faramea coffeoides* (17%), *Aiphanes erinaceae* (6%), *Cyathea planadae* (5%) y *Palicourea gibbosa* (4%). Las especies que muestran más frecuencia relativa son *Faramea coffeoides* (10%), *Aiphanes erinaceae* y *Cyathea planadae* (cada una 5%), *Palicourea gibbosa* y *Prestoea acuminata* (4%). Las especies que tienen mayor dominancia por área basal son: *Sloanea sp_1* (13%), *Alchornea triplinervia* (10%), *Cecropia monostachya* (7%), *Ocotea sp_8* y *Faramea coffeoides* (5%). Las especies que presentan mayor IVI son *Faramea coffeoides* (11%), *Alchornea triplinervia* y *Sloanea sp_1* (cada una 5%), *Aiphanes erinaceae* y *Cyathea planadae* (4% cada una).

Claros grandes. Las familias que presentan mayor abundancia son Rubiaceae (27%), Melastomataceae y Lauraceae (cada un 7%), Euphorbiaceae y Cyatheaceae (6%). Las familias que muestran mayor frecuencia son Rubiaceae (15%), Lauraceae, Myrtaceae y Euphorbiaceae (7% cada una), Cyatheaceae, Arecaceae y Melastomataceae (cada una 6%). Las familias de mayor dominancia por área basal son Rubiaceae (20%), Myrtaceae (14%), Lauraceae y Leguminosae (9%).

Los datos obtenidos del IVI de las familias de claros grandes fluctúan entre 20.8% y 0.2%. Las familias más representativas por su mayor porcentaje de IVI son Rubiaceae (21%), Myrtaceae (9%), Lauraceae (8%) y Euphorbiaceae (7%). Los géneros que presentan mayor abundancia son *Faramea* con el 16%, *Cyathea* (6%), *Palicourea* (5%), *Ocotea* (5%) y *Hyeronima* (4%). Los géneros más frecuentes son *Faramea* (9%), *Cyathea*, *Palicourea* y *Ocotea* (5%) y *Hyeronima* (4%). Los géneros que presentan mayor dominancia por área basal son *Myrcia* (13%), *Faramea* (8%) e *Inga* (7%).

Entre los datos obtenidos de IVI relativo para los géneros bajo dosel sobresalen *Faramea* (11%), *Myrcia* (6%), *Elaeagia*, *Cyathea* y *Ocotea* (cada una 5%), *Inga*, *Hyeronima* y *Palicourea* (4%). Las especies que presentan mayor Abundancia son *Faramea coffeoides* (11%), *Cyathea planadae* (5%), *Hyeronima oblonga* (4%), *Elaeagia utilis*, *Faramea calyptrata* y *Palicourea gibbosa* (3%). Las especies con mayor frecuencia son *Faramea coffeoides* (7%), *Cyathea planadae* (4%), *Hyeronima oblonga*, *Elaeagia utilis*, *Faramea calyptrata*, *Carapa guianensis*, *Palicourea gibbosa*, y *Matisia bolivarii* (cada una 3%). Las especies que presentan mayor dominancia por área basal son *Myrcia fallax* (13%), *Elaeagia utilis* (9%), *Inga ruiziana* (6%), *Hyeronima oblonga* y *Faramea coffeoides* (5%).

Con respecto al IVI relativo para las especies presentes en claros grandes se destacan *Faramea coffeoides* (7%), *Myrcia fallax*, *Elaeagia utilis* (5%), *Hyeronima oblonga* (4%), *Inga ruiziana*, *Cyathea planadae* y *Matisia bolivarii* (3%).

Bajo dosel. Las familias que presentan mayor abundancia son Rubiaceae (42%), Arecaceae (8%), Melastomataceae, Cyatheaceae (6%) y Euphorbiaceae (5%), mientras que las más frecuentes son Rubiaceae (18%), Arecaceae (10%), Melastomataceae (8%), Euphorbiaceae y Myrtaceae, (7%). La mayor dominancia está representada por Rubiaceae (18%), Euphorbiaceae (14%), Moraceae, Myrtaceae (10%) y Leguminosae.

Las familias que presentan mayor porcentaje de IVI son Rubiaceae (26%), Euphorbiaceae (9%), Arecaceae, Myrtaceae (7%), Melastomataceae y Leguminosae (6%). En cuanto a los géneros, los presentan mayor IVI son *Faramea* (15%), *Elaeagia* (7%), *Palicourea* (6%) y *Miconia* (5%). Las especies presentes en parcelas de bajo dosel con mayor peso ecológico

son *Faramea coffeoides* (11.8%), *Myrcia fallax*, *Elaeagia utilis* (5%), *Hyeronima oblonga* (4%), *Inga ruiziana*, *Cyathea planadae* y *Matisia bolivarii* (3%).

Los géneros más abundantes son *Faramea* (25%), *Palicourea* (9%), *Elaeagia*, *Cyathea* (5%), *Prestoea* (4%); en cuanto a la frecuencia se destacan *Faramea* (13%), *Palicourea* (8%), *Elaeagia* (5%), *Cyathea*, *Prestoea*, *Inga* y *Miconia* (4%); mientras que por su dominancia sobresalen *Elaeagia*, *Meriania* (10%), *Miconia*, *Myrcia* (8%), *Faramea* (7%), *Eugenia* e *Inga* (6%).

Las especies que presentan mayor abundancia son *Faramea coffeoides* (11%), *Cyathea planadae* (5%), *Hyeronima oblonga* (4%), *Elaeagia utilis*, *Faramea calyptrata* y *Palicourea gibbosa* (3%); dentro de las más frecuentes se pueden mencionar *Faramea coffeoides* (7%), *Cyathea planadae* (4%), *Hyeronima oblonga*, *Elaeagia utilis*, *Faramea calyptrata*, *Carapa guianensis*, *Palicourea gibbosa*, *Matisia bolivarii* (3%), *Alchornea triplinervia* y *Eugenia anastomosans* (2%); finalmente por su área basal *Myrcia fallax* (13%), *Elaeagia utilis* (9%), *Inga ruiziana* (6%), *Hyeronima oblonga* y *Faramea coffeoides* (5%) constituyen el grupo más representativo.

• Caracterización florística

En el Anexo 10 se relacionan las especies por su forma de crecimiento y su preferencia lumínica. Se identificaron en total 161 especies, de las cuales se clasificaron las especies presentes en más de dos parcelas, siendo las especies esciófitas obligadas y facultativas las más numerosas (39%), seguidas de las especies heliófitas obligadas y facultativas (31%). Las especies generalistas representan el 17% del total; 21 especies se consideraron raras por estar presentes en menos de tres parcelas (Damascos y Rapaport, 2002).

Tabla 12. Distribución del número de especies según forma de crecimiento y preferencia lumínica

Forma de crecimiento	G	Hff	Hfo	Elf	Elo	R	Total sp.
Árbol de dosel	9	6	10	8	13	6	52
Árbol mediano	7	6	6	4	6	6	35
Árbol pequeño	4	3	11	4	13	5	40
Arbusto	2	5	1	3	8	3	22
Helecho arbóreo	3	1	1	0	1	0	6
Palma arbórea cespitosa	1	0	1	2	0	0	4
Palma arbustiva cespitosa	1	0	0	0	0	0	1
Total	27	21	30	21	41	20	160

G: Generalistas, Hff: Heliófito facultativa, Hfo: Heliófito obligada, Eff: Esciófito facultativa, Efo: Esciófito obligada, R: Raras

Con base en la **Tabla 12** y la **Figura 2**, es posible inferir que las formas de crecimiento predominantes corresponden a árboles, entre los cuales sobresalen los esciófitos obligados, seguidos de los heliófitos obligados y los generalistas. Sin embargo se debe resaltar que, en las formas de crecimiento superiores, la evidencia muestra que las preferencias lumínicas guar-

dan una proporción relativa, aun en las consideradas raras.

En general se puede afirmar, con base en la vegetación asociada a claros, que no existe una marcada diferenciación con respecto a preferencias sus lumínicas, es decir que independiente de las formas de crecimiento dentro del

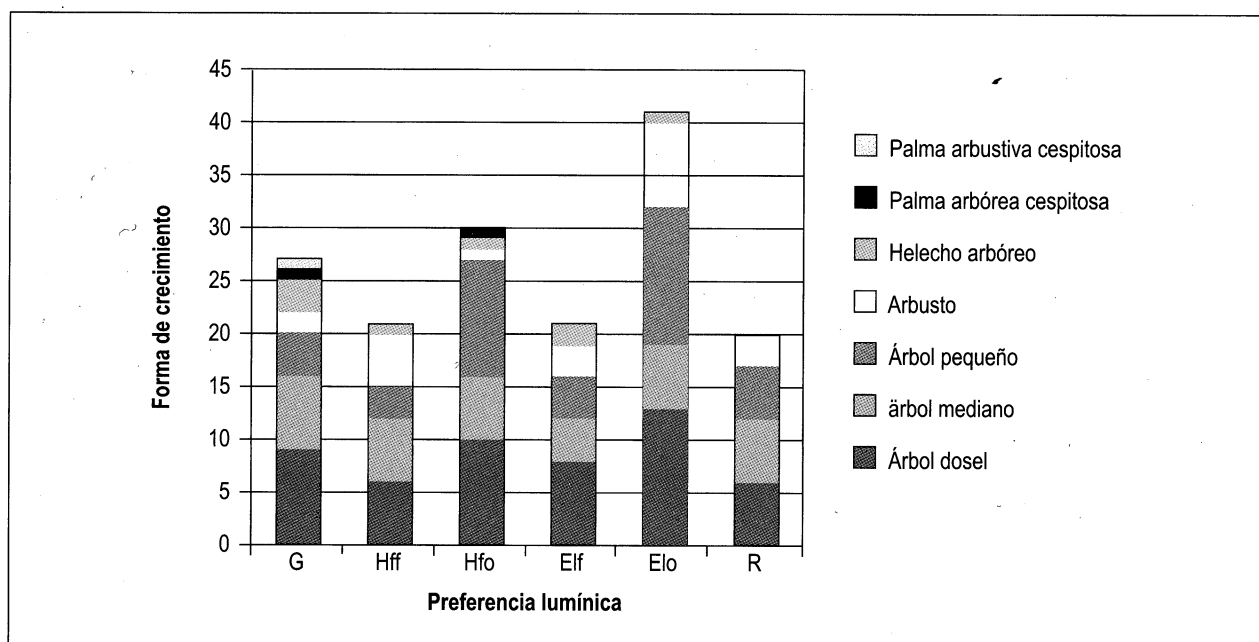


Figura 2. Distribución del número de especies según forma de crecimiento y preferencia lumínica. G: Generalistas; Hff: Heliófito facultativa; Hfo: Heliófito obligada; Eff: Esciófito facultativa; Efo: Esciófito obligada; R: Raras

bosque, la dinámica asociada a la formación y recuperación de claros lleva a una redistribución constante de los temperamentos de las especies, evitando el predominio competitivo y ampliando el espectro de posibilidades de la diversidad.

En la **Tabla 13**, como balance, se hace de nuevo énfasis en el carácter generalista de gran cantidad de especies, así como la equiparidad re-

lativa asociada a la preferencia lumínica en los tres diferentes ámbitos evaluados. Se reafirma lo anterior al evidenciarse un comportamiento similar a las generalistas de las facultativas, tanto heliófitas como esciófitas. Por otro lado, la cantidad de especies no experimenta grandes variaciones relacionadas con el tamaño de claro, lo cual podría estar asociado no solo al comportamiento antes reseñado, sino al tamaño de la perturbación.

Tabla 13. Distribución del número de especies en diferentes ambiente según preferencia lumínica

Preferencia lumínica	Claros pequeños	Claros grandes	Bajo dosel	Total
Generalistas	22	27	27	76
Heliófila facultativa	21	20	21	62
Heliófila obligada	21	18	1	40
Esciófita facultativa	17	20	21	58
Esciófita obligada	1	1	40	42
Raras	11	13	21	45
Total	93	99	131	323

CONCLUSIONES

Como se ha afirmado (Asquith, 2002), la investigación en claros ha contemplado muchos aspectos relacionados con la definición de sus límites espaciales, la frecuencia, el origen, el tamaño de la apertura del dosel, la dependencia de distintas especies de plantas a la presencia de un claro, su papel en la depredación de semillas, su efecto sobre los nutrientes del suelo y el crecimiento de las raíces y su injerencia en la tasa de mortalidad de los árboles remanentes. Aun así, salvo los casos ampliamente conocidos de La Selva y Barro Colorado, los trabajos basados en parcelas permanentes de monitoreo aún son pocos para nuestros bosques neotropicales; de ahí el significado de unos resultados que representan el esfuerzo institucional por contar con información válida con el tiempo.

Clark y Clark (1992) sugieren que los requerimientos de luz de las distintas especies de árboles varían durante su ciclo de vida de acuerdo con su estado de desarrollo, y que estos requerimientos pueden diferir entre una especie y otra. Los autores proponen incorporar las etapas del ciclo de vida de los árboles para lograr una clasificación más realista y objetiva de la estrategia ecológica de estos, y reemplazar así otras clasificaciones más rígidas, como la que distingue entre especies “pioneras” y especies “tolerantes a la sombra”, las cuales por lo general remiten a un solo estadio de tamaño.

Se ha sostenido también, que salvo algunas especies arbóreas consideradas estrictamente “pioneras” o “demandantes de luz”, la gran mayoría son en realidad “generalistas” (Lieberman *et al.* 1995); es decir, no presentan un alto grado de especialización en cuanto a sus

necesidades de luz. La hipótesis de la ausencia de tal dicotomía se soporta en que en el bosque húmedo neotropical, la luminosidad varía drásticamente entre el nivel más alto del dosel y el piso del bosque. A esta variabilidad se suma la determinada por la dinámica de perturbaciones naturales del bosque, que tipifican como factor ecológico la distribución de las especies que viven en distintos ámbitos del bosque y como factor evolutivo las adaptaciones que ellas desarrollan (Terborgh, 1985, citado por Hogan y Machado, 2002).

Los resultados que arroja la investigación apuntan en esa misma dirección al no encontrar grandes diferencias entre variables medidas en los tres ámbitos seleccionados, y resaltar el carácter generalista de una gran proporción de las especies, géneros y familias. De ningún modo esto sugiere la homogeneidad de este tipo de bosques, sino la importancia de la dinámica de perturbaciones en la estabilidad del sistema y en su funcionamiento. Se debe tener en cuenta que estos bosques están sujetos en su mayoría a perturbaciones naturales de pequeña escala, lo que haría en parte justificable la ausencia de valores extremos en las variables evaluadas; sin embargo, hay que destacar la gran amplitud en la capacidad de asimilar las perturbaciones que poseen estos bosques, pues como se mostró, la magnitud de la perturbación puede ampliarse hasta 13 veces sin castigar la estructura significativamente.

Consideraciones importantes derivadas del estudio sugieren que las preferencias lumínicas deben ser contrastadas de acuerdo con el estado de desarrollo, con la forma de crecimiento o incluso con los niveles de intervención del bosque para el diseño de propuestas de restauración o manejo. De igual forma se reiteran ideas de trabajos anteriores, los cuales sugieren considerar la dinámica de perturbaciones, ya sea natural o antrópica, como herramienta para el diseño de propuestas de manejo más

acordes con las condiciones de extensas selvas que nunca van a estar bajo un régimen de protección estricta, y deberán ser usadas para el cumplimiento de funciones sociales de comunidades que viven de ellas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH) y a la doctora Martha Vallejo por permitir el uso de la base de datos ANDIGENA del Proyecto Estructura, Dinámica y Regeneración del Bosque Andino, así como al Centro de Información y Documentación y al Banco de Imágenes Ambientales del IAvH; igualmente al profesor Orlando Riaño por su interés y asesoría, y fundamentalmente a la Universidad Distrital Francisco José de Caldas por su apoyo logístico y de capital humano, invaluable para el desarrollo del presente trabajo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrade, I. G.** 1993. Paisaje y biodiversidad en las selvas de los Andes. Pp. 31-47. En: Germán Andrade (ed.). En Carpanta, selva nublada y páramo. Ecología y conservación de un sistema alto andino.
- Asquith, N.** 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. Pp. 377-406. En: Guariguata M. y Kattan G. (compiladores). Ecología y conservación de bosques neotropicales. Ediciones Lur. Costa Rica, 691 p.
- Brokaw, N.** 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forest. En: The ecology of natural disturbance and patch dynamics. S.T. Pickett and P.S. White. Academic Press. Orlando, Florida.
- Condit, R.** 1998. Tropical Forest Census Plots: methods and results from BCI, Panamá and

- comparison with other plots. Springer-Verlang, 211 p.
- Damascos A. y Rapaport, E. 2002.** Diferencias de la flora herbácea y arbustiva entre claros y áreas bajo dosel en un bosque de *Notofagus pumilio* en Argentina. Departamento de Ecología. Universidad Nacional del Comahue, 8400 Bariloche, Argentina.
- Denslow, J. 1980.** Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica Supl.* to 12(2): 47-55
- Duellman, W.E. 1982.** Comprensión climática cuaternaria de los Andes. Efecto sobre la especiación. Pp 77-201. En Salinas, P.J. (De) *Zoología Neotropical. Acta VII Congreso Latinoamericano de Zoología.* Mérida Venezuela.
- FES. 2001.** Plan de Manejo Reserva Natural La Planada 2001-2010. Fundación FES, Reserva Natural la Planada. Bogotá, Colombia,
- Gentry, A.H. 1993.** Vistazo general a los bosques nublados andinos y a la flora de Carpanta. Pp. 67-79. En: Germán Andrade (ed). En Carpanta, selva nublada y páramo. *Ecología y conservación de un sistema alto andino.*
- Gentry, A.H. 1995.** Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forest. *Biodiversity. Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest.* Pp. 103-126.
- Henderson, A., S.P. Churchill & J. Luyeyn. 1991.** Neotropical plant diversity. *Nature* 351: 21-25.
- Hogan K. y J. L. Machado, 2002.** La luz solar: consecuencias biológicas y medición. En: Guariguata M. y Kattan G. (compiladores). *Ecología y conservación de bosques neotropicales.* Ediciones Lur. Costa Rica, 691 p.
- Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 2000.** Colombia megadiversa: cinco años explorando la riqueza de un país biodiverso. Bogotá: Instituto Humboldt. Pp. 57-61.
- Lamprecht, H. 1990.** Silvicultura en los trópicos: los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas; posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido. GTZ. República Federal Alemana.
- Lieberman, M., D. Lieberman, R. Peralta & 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.
- Louman B., Quirós D. y M. Nilsson. 2001** (Editores). *Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central.* Serie Técnica, Manual técnico 46. CATIE. Turrialba, Costa Rica, 265 p.
- Mendoza, C. y B. Ramírez. 2000.** Flora de La Planada: Guía ilustrada de Familias y Géneros. Instituto Alexander von Humboldt, Fundación FES, WWF, Bogotá.
- Mendoza, H. y Ramírez, B. 2001.** Dicotiledóneas de La Planada, Colombia: lista de especies. *Biota Colombiana:* V. 2, N° 1, septiembre de 2001.
- Rangel O. y Velásquez, A. 1997.** Métodos de estudio de la vegetación. En: O. Rangel, Lowy. P. y Aguilar. M. *Colombia Diversidad Biótica, Tomo II: Tipos de vegetación en Colombia.* Instituto de Ciencias Natu-

rales Universidad Nacional de Colombia.
Bogotá.

Vallejo, et al. 2004. Tropical forest diversity and dynamism: Findings from a Large-Scale Plot Metwork. University of Chicago Press.

Vallejo, M. I. 2000. Estructura, demografía y dinámica del bosque Andino. Instituto de Investigaciones Biológicas Alexander von Humboldt. Documento interno, s.p.

Whitmore T. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70: 536-538.

ANEXO 1. Abundancia (AB), frecuencia (FR), dominancia (DOM) e IVI de 10 familias más representativas en claros pequeños

FAMILIA	AB%	FR%	DOM%	IVI	IVI%
Rubiaceae	32.52	17.48	11.17	61.17	20.39
Arecaceae	10.40	10.14	5.18	25.71	8.57
Euphorbiaceae	4.65	4.90	15.68	25.23	8.41
Leguminosae	8.19	9.79	7.24	25.21	8.40
Lauraceae	5.97	6.99	8.27	21.23	7.08
Melastomataceae	5.75	6.99	6.88	19.62	6.54
Cyatheaceae	6.86	7.69	3.97	18.52	6.17
Elaeocarpaceae	0.44	0.70	13.32	14.46	4.82
Cecropiaceae	2.65	3.50	6.59	12.74	4.25
Myrtaceae	2.43	3.85	4.80	11.08	3.69

ANEXO 2. Abundancia (AB), frecuencia (FR), dominancia (DOM) e IVI de 10 géneros más representativos en claros pequeños

GÉNEROS	AB%	FR%	DOM%	IVI	IVI%
<i>Faramea</i>	20.35	12.80	7.72	40.88	13.63
<i>Ocotea</i>	4.87	5.06	7.75	17.67	5.89
<i>Alchornea</i>	2.65	2.98	11.73	17.37	5.79
<i>Cyathea</i>	6.64	6.25	3.85	16.74	5.58
<i>Inga</i>	5.31	5.95	3.34	14.60	4.87
<i>Sloanea</i>	0.44	0.60	13.32	14.35	4.78
<i>Palicourea</i>	6.86	5.65	1.41	13.92	4.64
<i>Aiphanes</i>	5.97	5.06	1.36	12.39	4.13
<i>Miconia</i>	2.65	3.57	4.46	10.69	3.56
<i>Cecropia</i>	1.99	2.08	6.53	10.60	3.53

ANEXO 3. Abundancia (AB), frecuencia (FR), dominancia (DOM) e IVI de 10 especies más representativas en claros pequeños

ESPECIES	AB%	FR%	DOM%	IVI	IVI%
<i>Faramea coffeoides</i>	16.59	10.42	5.13	32.15	10.72
<i>Alchornea triplinervia</i>	1.99	2.54	10.02	14.55	4.85
<i>Sloanea sp_1</i>	0.44	0.56	13.32	14.32	4.77
<i>Aiphanes erinaceae</i>	5.97	4.79	1.36	12.12	4.04
<i>Cyathea planadae</i>	5.31	4.51	1.23	11.05	3.68
<i>Prestoea acuminata</i>	3.10	3.66	3.26	10.02	3.34
<i>Cecropia monostachya</i>	1.77	1.69	6.51	9.97	3.32
<i>Ocotea sp_8</i>	1.55	1.97	5.15	8.67	2.89
<i>Elaeagia utilis</i>	3.32	3.10	1.74	8.16	2.72
<i>Palicourea gibbosa</i>	3.98	3.94	0.16	8.08	2.69

ANEXO 4. Abundancia (AB), frecuencia (FR), dominancia (DOM) e IVI de 10 familias más representativas en claros grandes

FAMILIA	AB%	FR%	DOM%	IVI	IVI%
Rubiaceae	27.37	14.92	20.23	62.52	20.84
Myrtaceae	5.39	6.98	14.02	26.39	8.80
Lauraceae	6.68	6.98	8.94	22.61	7.54
Euphorbiaceae	6.25	6.67	7.19	20.11	6.70
Leguminosae	4.96	4.76	8.92	18.64	6.21
Melastomataceae	6.90	6.03	5.59	18.52	6.17
Cyatheaceae	6.03	6.35	3.93	16.31	5.44
Arecaceae	5.17	6.35	2.18	13.70	4.57
Cecropiaceae	2.16	2.86	4.42	9.43	3.14
Meliaceae	3.02	4.13	1.39	8.53	2.84

ANEXO 5. Abundancia (AB), frecuencia (FR), dominancia (DOM) e IVI de 10 géneros más representativos en claros grandes

GÉNERO	AB%	FR%	DOM%	IVI	IVI%
<i>Faramea</i>	15.52	9.26	7.55	32.33	10.78
<i>Myrcia</i>	2.37	3.00	12.93	18.29	6.10
<i>Elaeagia</i>	3.45	3.27	9.27	15.99	5.33
<i>Cyathea</i>	5.82	5.18	3.69	14.68	4.89
<i>Ocotea</i>	4.74	4.90	4.04	13.69	4.56
<i>Inga</i>	3.23	3.00	7.23	13.46	4.49
<i>Hyeronima</i>	3.88	3.54	5.19	12.62	4.21
<i>Palicourea</i>	5.39	5.18	0.60	11.16	3.72
<i>Miconia</i>	3.45	3.00	3.59	10.04	3.35
<i>Matisia</i>	2.16	2.72	2.93	7.81	2.60

ANEXO 6. Abundancia (AB), frecuencia (FR), dominancia (DOM) e IVI de 10 géneros más representativos en claros grandes

ESPECIES	AB%	FR%	DOM%	IVI	IVI%
<i>Faramea coffeoides</i>	10.78	6.65	5.07	22.50	7.50
<i>Myrcia fallax</i>	1.72	2.05	12.73	16.50	5.50
<i>Elaeagia utilis</i>	3.45	3.07	9.27	15.79	5.26
<i>Hyeronima oblonga</i>	3.88	3.32	5.19	12.40	4.13
<i>Inga ruiziana</i>	1.94	1.53	6.01	9.48	3.16
<i>Cyathea planadae</i>	4.53	3.84	0.98	9.35	3.12
<i>Matisia bolivarii</i>	2.16	2.56	2.93	7.64	2.55
<i>Eschweilera caudiculata</i>	1.72	1.53	3.62	6.88	2.29
<i>Faramea calyptrata</i>	2.80	3.07	0.71	6.58	2.19
<i>Carapa guianensis</i>	2.37	2.81	1.20	6.38	2.13

ANEXO 7. Abundancia (AB), frecuencia (FR), dominancia (DOM) e IVI de 10 familias más representativas bajo dosel

FAMILIA	AB%	FR%	DOM%	IVI	IVI%
Rubiaceae	41.94	17.87	17.85	77.66	25.89
Arecaceae	7.71	10.03	4.43	22.17	7.39
Melastomataceae	6.45	7.84	4.21	18.50	6.17
Cyatheaceae	5.56	5.64	4.35	15.55	5.18
Euphorbiaceae	4.66	7.21	13.96	25.83	8.61
Myrtaceae	4.48	6.90	9.56	20.94	6.98
Leguminosae	4.30	5.64	7.19	17.14	5.71
Lauraceae	4.30	5.64	3.04	12.99	4.33
Bombacaceae	1.97	3.13	3.57	8.67	2.89
Moraceae	1.79	3.13	9.82	14.74	4.91

ANEXO 8. Abundancia (AB), frecuencia (FR), dominancia (DOM) e IVI de 10 familias más representativas en claros grandes

GÉNERO	AB%	FR%	DOM%	IVI	IVI%
<i>Faramea</i>	24.91	12.81	6.75	44.48	14.83
<i>Elaeagia</i>	5.20	5.28	9.64	20.12	6.71
<i>Palicourea</i>	9.32	7.54	0.78	17.64	5.88
<i>Miconia</i>	2.51	3.52	7.94	13.96	4.65
<i>Myrcia</i>	2.33	3.02	7.84	13.18	4.39
<i>Meriania</i>	1.08	1.51	9.60	12.18	4.06
<i>Inga</i>	2.87	3.52	5.67	12.06	4.02
<i>Prestoea</i>	4.84	3.77	3.32	11.92	3.97
<i>Cyathea</i>	3.58	4.27	3.64	11.50	3.83
<i>Eugenia</i>	1.79	2.01	5.80	9.60	3.20

ANEXO 9. Abundancia (AB), frecuencia (FR), dominancia (DOM) e IVI de 10 especies más representativas bajo dosel

ESPECIES	AB%	FR%	DOM%	IVI	IVI%
<i>Faramea coffeoides</i>	19.71	10.85	4.87	35.44	11.81
<i>Elaeagia utilis</i>	5.20	4.85	9.64	19.69	6.56
<i>Palicourea gibbosa</i>	7.71	6.00	0.38	14.09	4.70
<i>Hyeronima oblonga</i>	2.51	3.23	7.94	13.68	4.56
<i>Myrcia fallax</i>	2.15	2.54	7.83	12.52	4.17
<i>Prestoea acuminata</i>	3.58	3.93	3.64	11.15	3.72
<i>Inga ruiziana</i>	1.97	2.31	5.05	9.33	3.11
<i>Matisia bolivarii</i>	1.97	2.31	3.57	7.85	2.62
<i>Faramea oblongifolia</i>	2.69	3.00	0.74	6.43	2.14
<i>Aiphanes erinaceae</i>	2.69	3.00	0.48	6.17	2.06

ANEXO 10. Especies clasificadas según su tolerancia lumínica y ambiente ocupado, P: claro pequeño, G: claro grande, D: área bajo dosel

Gremio	Especie	Forma de crecimiento	Ambiente
Generalistas	<i>Aiphanes erinacea</i> (H. Karst.) H. Wendl.	Palma arbustiva cespitosa	PGD
	<i>Alsophila enguetii</i>	Helecho arbóreo	PGD
	<i>Billia rosea</i> (Planch. & Linden) C. Ulloa & P. Jørg.	Árbol de dosel	PGD
	<i>Calatola costaricensis</i> Standl.	Árbol mediano	PGD
	<i>Casearia zahlbruckneri</i> Szyszyl.	Árbol de dosel	GD
	<i>Cecropia monostachya</i> C.C. Berg	Árbol mediano	PGD
	<i>Centronia ruizii</i> Lozano	Árbol de dosel	PGD
	<i>Cestrum megalophyllum</i> Dunal	Árbol pequeño	GD
	<i>Cestrum ochraceum</i> Francey	Arbusto	GD
	<i>Chamaedorea pinnatifrons</i> (Jacq.) Oerst.	Palma arbórea monoestipitada	PGD
	<i>Conostegia apiculata</i> Wurdack	Árbol mediano	PGD
	<i>Cyathea caracasana</i> (Klotzsch) Domin	Helecho arbóreo	PGD
	<i>Cyathea ulei</i> (H. Christ) Domin	Helecho arbóreo	GD
	<i>Dussia lehmannii</i> Harms	Árbol de dosel	PGD
	<i>Elaeagia utilis</i> (Goudot) Wedd.	Árbol de dosel	PGD
<i>Eugenia sp_2</i>	Árbol pequeño	PGD	

Gremio	Especie	Forma de crecimiento	Ambiente
Generalistas	<i>Faramea coffeoides</i> C.M. Taylor	Arbusto	PGD
	<i>Guatteria chocoensis</i> R.E. Fr.	Árbol mediano	PGD
	<i>Inga ruiziana</i> G. Don	Árbol mediano	PGD
	<i>Matisia bolivarii</i> Cuatrec.	Árbol de dosel	PGD
	<i>Meriania maxima</i> Markgr.	Árbol de dosel	PGD
	<i>Miconia longifolia</i> (Aubl.) DC.	Árbol mediano	PGD
	<i>Naucleopsis naga</i> Pittier	Árbol de dosel	PGD
	<i>Otoba lehmannii</i> (A.C. Sm.) A.H. Gentry	Árbol de dosel	PGD
	<i>Piper imperiale</i> (Miq.) C. DC.	Árbol pequeño	GD
	<i>Psychotria allenii</i> Standl.	Árbol mediano	PGD
	<i>Schefflera lasiogyne</i> Harms	Árbol pequeño	PGD
Heliófitas Facultativa	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	Árbol de dosel	PGD
	<i>Besleria solanoides</i> Kunth	Arbusto	PGD
	<i>Carapa guianensis</i> Aubl.	Árbol mediano	PGD
	<i>Critoniopsis occidentalis</i> (Cuatrec.) H. Rob.	Árbol mediano	PGD
	<i>Cyathea planadae</i> N.C. Arens & A.R. Sm.	Helecho arbóreo	PGD
	<i>Eschweilera caudiculata</i> R. Knuth	Árbol mediano	PGD
	<i>Eugenia anastomosans</i> DC.	Arbusto	PGD
	<i>Faramea calyptata</i> C.M. Taylor	Árbol mediano	PGD
	<i>Miconia bella</i> Wurdack	Árbol mediano	PGD
	<i>Miconia sp_8</i>	Árbol mediano	PGD
	<i>Ocotea sp_2</i>	Árbol pequeño	PGD
	<i>Ocotea sp_4</i>	Árbol de dosel	PGD
	<i>Palicourea standleyana</i> C.M. Taylor	Arbusto	PGD
	<i>Piper sp_1</i>	Árbol pequeño	PGD
	<i>Pourouma bicolor</i> Mart.	Árbol de dosel	PGD
	<i>Prunus recurviflora</i> Koehne	Árbol de dosel	PGD
	<i>Psidium ooideum</i> O. Berg	Árbol de dosel	PGD
	<i>Psychotria sylvivaga</i> Standl.	Árbol pequeño	PGD
	<i>Siparuna subscandens</i> A.C. Sm.	Arbusto	PGD
	<i>Solanum lepidotum</i> Dunal	Arbusto	PGD
<i>Trichilia sp_1</i>	Árbol de dosel	PGD	

Gremio	Especie	Forma de crecimiento	Ambiente
Heliófito Obligado	<i>Aniba megaphylla</i> Mez	Árbol de dosel	G
	<i>Ardisia</i> sp_1	Árbol mediano	G
	<i>Bathysa</i> sp_1	Árbol pequeño	PG
	<i>Bunchosia</i> sp_1	Árbol pequeño	G
	<i>Cecropia angustifolia</i> Trécul	Árbol mediano	P
	<i>Chamaedorea linearis</i> (Ruiz & Pav.) Mart.	Palma arbórea monoestipitada	G
	<i>Clavija laplanadae</i> B. Stáhl	Árbol pequeño	P
	<i>Cyathea halonata</i> R.C. Moran & B. Øllg.	Helecho arbóreo	P
	<i>Cybianthus schlimii</i> (Hook. f.) G. Agostini	Árbol pequeño	PG
	<i>Erythrina</i> sp_1	Árbol mediano	P
	Indeterminado sp_6	Árbol pequeño	PG
	<i>Macrobium grallator</i> Barneby	Árbol pequeño	PG
	<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	Árbol de dosel	G
	<i>Ocotea camphoromoea</i> Rohwer	Árbol de dosel	PG
	<i>Ocotea</i> sp_1	Árbol de dosel	PG
	<i>Ocotea</i> sp_8	Árbol de dosel	PG
	<i>Ossaea spicata</i> Gleason	Arbusto	PG
	<i>Pachira patinoi</i> (Dugand & Robyns) Fern. Alonso	Árbol de dosel	P
	<i>Palicourea demissa</i> Standl.	Árbol pequeño	D
	<i>Palicourea</i> sp_2	Árbol pequeño	PG
	<i>Palicourea</i> sp_4	Árbol pequeño	P
	<i>Pleurothyrium</i> sp_1	Árbol mediano	G
	<i>Posoqueria coriacea</i> M. Martens & Galeotti	Árbol mediano	P
	<i>Rhodostemonodaphne</i> sp_1	Árbol de dosel	P
	<i>Rhodostemonodaphne</i> sp_2	Árbol de dosel	P
	<i>Salacia spectabilis</i> A.C. Sm.	Árbol mediano	PG
	<i>Solanum deflexiflorum</i> Bitter	Árbol pequeño	G
<i>Tetrorchidium macrophyllum</i> Müll. Arg.	Árbol de dosel	G	
<i>Tournefortia gigantifolia</i> Killip ex J.S. Mill.	Árbol pequeño	P	
<i>Weinmannia</i> sp_1	Árbol pequeño	P	
Esciófito	<i>Alchornea coelophylla</i> Pax & K. Hoffm.	Árbol de dosel	PD
Facultativa	<i>Aniba parviflora</i> (Meisn.) Mez	Árbol de dosel	GD

Gremio	Especie	Forma de crecimiento	Ambiente
Esciófita Facultativa	<i>Cordia cylindrostachya</i> (Ruiz & Pav.) Roem. & Schult.	Árbol de dosel	PGD
	<i>Faramea oblongifolia</i> Standl.	Árbol pequeño	PGD
	<i>Faramea sp_5</i>	Árbol pequeño	PGD
	<i>Ficus andicola</i> Standl.	Árbol de dosel	PGD
	<i>Geonoma undata</i> Klotzsch	Palma arbórea monoestipitada	PDG
	<i>Hieronyma oblonga</i> (Tul.) Müll. Arg.	Árbol de dosel	PGD
	<i>Inga sp_1</i>	Árbol mediano	PGD
	<i>Inga sp_4</i>	Árbol mediano	PGD
	<i>Licania veneralensis</i> Cuatrec.	Árbol de dosel	GD
	<i>Meriania tomentosa</i> (Cogn.) Wurdack	Árbol mediano	PGD
	<i>Miconia affinis</i> DC.	Arbusto	PGD
	<i>Miconia minutiflora</i> (Bonpl.) DC.	Árbol mediano	GD
	<i>Miconia sp_5</i>	Arbusto	PGD
	<i>Miconia theizans</i> (Bonpl.) Cogn.	Árbol pequeño	GD
	<i>Myrcia fallax</i> (Rich.) DC.	Árbol de dosel	PGD
	<i>Palicourea gibbosa</i> Dwyer	Arbusto	PGD
	<i>Prestoea acuminata</i> (Willd.) H.E. Moore	Palma arbórea cespitosa	PGD
	<i>Saurauia parviflora</i> Triana & Planch.	Árbol pequeño	PGD
	<i>Stephanopodium angulatum</i> (Little) Prance	Árbol de dosel	PGD
Esciófita Obligada	<i>Acalypha sp_1</i>	Arbusto	D
	<i>Aegiphila novogranatensis</i> Moldenke	Árbol mediano	D
	<i>Bathysa obovata</i> K. Schum. ex Standl.	Árbol pequeño	D
	<i>Beilschmiedia alloiophylla</i> (Rusby) Kosterm.	Árbol de dosel	D
	<i>Blakea eriocalyx</i> Wurdack	Hemiepífita leñosa	D
	<i>Blakea punctulata</i> (Triana) Wurdack	Árbol de dosel	D
	<i>Cedrelinga sp_1</i>	Árbol mediano	D
	<i>Cestrum sp_3</i>	Arbusto	D
	<i>Clusia sp_1</i>	Estrangulador	D
	<i>Cordia cymosa</i> (Donn. Sm.) Standl.	Árbol de dosel	D
	<i>Couepia platycalyx</i> Cuatrec.	Árbol de dosel	PG
	<i>Cybianthus sprucei</i> (Hook. f.) G. Agostini	Árbol pequeño	D
	<i>Dicksonia sellowiana</i> Hook.	Helecho arbóreo	D

Gremio	Especie	Forma de crecimiento	Ambiente
Esciófita Obligada	<i>Ficus cervantesiana</i> Standl. & L.O. Williams	Arbusto	D
	<i>Geissanthus bogotensis</i> Mez	Arbusto	D
	<i>Geissanthus occidentalis</i> Cuatrec.	Árbol mediano	D
	<i>Guarea glabra</i> Vahl	Árbol de dosel	D
	<i>Henriettea ramiflora</i> (Sw.) DC.	Arbusto	D
	<i>Macrobium colombianum</i> (Britton & Killip) Killip ex L. Uribe	Árbol pequeño	D
	<i>Meriania</i> sp_1	Árbol pequeño	D
	<i>Miconia lonchophylla</i> Naudin	Árbol mediano	D
	<i>Morus insignis</i> Bureau	Árbol mediano	D
	<i>Nectandra lineata</i> (Kunth) Rohwer	Árbol de dosel	D
	<i>Nectandra</i> sp_1	Árbol de dosel	D
	<i>Ocotea floccifera</i> Mez & Sodiro	Árbol de dosel	D
	<i>Ocotea hirtostyla</i> van der Werff	Árbol pequeño	D
	<i>Ocotea</i> sp_3	Árbol de dosel	D
	<i>Ossaea</i> sp_2	Arbusto	D
	<i>Palicourea stipularis</i> Benth.	Árbol pequeño	D
	<i>Palicourea tamaensis</i> (Standl. & Steyerem.) Steyerem.	Árbol pequeño	D
	<i>Passiflora</i> sp_1	Árbol pequeño	D
	<i>Piper longispicum</i> C. DC.	Árbol pequeño	D
	<i>Piper</i> sp_4	Árbol pequeño	D
	<i>Pouteria</i> sp_1	Árbol de dosel	D
	<i>Rhodostemonodaphne</i> sp.	Árbol de dosel	D
	<i>Rondeletia reflexa</i> Benth.	Arbusto	D
	<i>Ruagea glabra</i> Triana & Planch.	Árbol de dosel	D
<i>Salacia gigantea</i> Loes.	Árbol mediano	D	
<i>Sapium stylare</i> Müll. Arg.	Árbol de dosel	D	
<i>Styrax guyanensis</i> A. DC.	Árbol pequeño	D	
<i>Tabernaemontana panamensis</i> (Markgr., Boiteau & L. Allorge) Leeuwenb.	Arbusto	D	
Raras	<i>Alchornea</i> sp_1	Árbol de dosel	PGD
	<i>Allophylus excelsus</i> (Triana & Planch.) Radlk.	Árbol de dosel	PD
	<i>Banara guianensis</i> Aubl.	Arbusto	PD

