

## RESPUESTA HÍDRICA Y FENOLÓGICA DE EPÍFITAS Y PLANTAS DE SOTOBOSQUE DE UNA SELVA NUBLADA ANDINA INTRODUCIDAS EN UN BOSQUE SECUNDARIO

### HYDRIC AND PHENOLOGICAL RESPONSES OF ANDEAN CLOUD FOREST EPIPHYTES AND UNDERSTORY PLANTS TRANSPLANTED IN A SECONDARY FOREST

*Francisca Ely Bali<sup>1</sup>, Teresa Schwarzkopf<sup>2</sup>, Fermín Rada<sup>3</sup>, Yelitza León<sup>4</sup> y Juan Gaviria<sup>5</sup>*

*<sup>1,4,5</sup> Centro Jardín Botánico, <sup>2,3</sup> Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Universidad de Los Andes, Venezuela.  
E-mail: fely@ula.ve*

#### RESUMEN

Se evaluó el desempeño y potencial de restauración ecológica de un grupo de especies de selva nublada andina, luego de siete años de trasplante a un bosque secundario del Jardín Botánico de Mérida. Las especies seleccionadas fueron: *Peperomia rhombea* (Piperaceae), *Pleurothallis cardiantha*, *Maxillaria miniata* (Orchidaceae), *Elaphoglossum nigrocostatum* (Lomariopsidaceae), *Cyathea caracasana* (Cyatheaceae) y *Chamaedorea pinnatifrons* (Arecaceae). Durante un año se midieron variables microclimáticas tanto en el bosque nublado de procedencia como en el bosque secundario. Paralelamente, en ambos sitios se midió el potencial hídrico foliar y se monitorearon las fenofases reproductivas en cada una de las especies. Los resultados indican que la variación en la respuesta hídrica se relaciona con estrategias particulares de cada especie y en menor cuantía con la sensibilidad a las condiciones del bosque secundario. Todas las especies trasplantadas produjeron propágulos y los patrones fenológicos de las especies introducidas están perfectamente sincronizados con los de sus homólogos de la selva nublada. No se encontró correlación entre el comportamiento hídrico y fenológico, pues este depende más del tamaño de la planta o de la disponibilidad de luz. Se discuten las posibilidades de éxito de las especies en un programa de restauración de selvas nubladas.

**Palabras clave:** bosques secundarios, fenología reproductiva, potenciales hídricos foliares, restauración ecológica

#### ABSTRACT

A group of six cloud forest species was transplanted to a secondary forest in the Jardín Botánico de Mérida, with the purpose of evaluating their adaptation and their potential for ecological restoration. The selected species were: *Peperomia rhombea* (Piperaceae), *Pleurothallis cardiantha*, *Maxillaria miniata* (Orchidaceae), *Elaphoglossum nigrocostatum* (Lomariopsidaceae), *Cyathea caracasana* (Cyatheaceae) and *Chamaedorea pinnatifrons* (Arecaceae). Seven years after transplant, microclimate variables, leaf water potentials and reproductive phenology were monitored during one year both in the cloud forest of origin, and the secondary forest as well. Our results indicate that hydric variations are related to species strategies, and in lesser degree, with sensitivity to the secondary forest conditions. Propagule production was registered in all cases, and phenological patterns of transplanted species were perfectly synchronized with those of their cloud forest homologues. No correlation between hydric and reproductive phenology was observed; apparently, the latter depends mostly on the size of the plant or on light availability. The convenience and limitations of the diverse species strategies concerning their possibilities of success in cloud forest restoration programs are discussed.

**Key words:** ecological restoration, leaf water potentials, plant succession, reproductive phenology, secondary forests

## INTRODUCCIÓN

Las selvas nubladas concentran una gran diversidad vegetal de especies y hábitos (Standmuller 1987, Engwald 1999, Bruijnzeel y Hamilton 2001) y las de Los Andes Venezolanos no son una excepción (Sarmiento *et al.* 1971, Vareschi 1980, Schneider *et al.* 2003). Estos ecosistemas desempeñan un papel esencial en la regulación de los flujos de agua y la intercepción de neblina (Bruijnzeel y Hamilton 2001, Bruijnzeel 2001, Cavelier y Vargas 2002, Goldstein *et al.* 2002, Ataroff y Rada 2000). En la actualidad están sujetos a perturbaciones antrópicas como la deforestación, quemas y pastoreo (Ataroff y Rada 2000, Bruijnzeel y Hamilton 2001, Bruijnzeel 2001, Martínez-Garza y Howe 2003). La recuperación de estos bosques luego de sufrir cualquier perturbación es muy lenta (Oosterhoon y Kapelle 2000), y por lo general, los sitios deforestados son colonizados por pastizales constituidos por diversas especies de gramíneas (Poaceae) y Ciperáceas. En la medida en que se reestablecen condiciones de mayor humedad y sombra, a largo plazo, aparecen especies umbrófilas, de etapas sucesionales más tardías (Ramírez 1997). Si bien las especies pioneras se establecen espontáneamente en los terrenos abandonados bajo condiciones microclimáticas extremas, es conveniente introducir especies más tardías de la sucesión, cuyos propágulos atraerán una mayor diversidad de dispersores animales que contribuyen a acelerar el restablecimiento del ecosistema original (Ramírez 1997, Meli 2003). La restauración ecológica de bosques tropicales se ha venido practicando desde hace menos de 10 años, y la meta usualmente consiste en acelerar los procesos sucesionales mediante la introducción de especies autóctonas. Para alcanzar dicha meta es fundamental conocer la dinámica intrínseca de estos ecosistemas (Meli 2003). Allison (2004) considera la restauración una meta poco factible, por el simple hecho de que los ecosistemas son entidades muy complejas y su recuperación no puede ser lograda con una simple “asistencia horticultural”, que difícilmente revertirá la degradación sufrida. No obstante, la mayoría de los ecólogos considera importante además de identificar las causas de degradación, emprender su recuperación, aún cuando ello implique un proceso a largo plazo. Si bien el éxito de la restauración de un ecosistema depende de la recuperación de su funcionalidad, es necesario

evaluar, en las etapas preliminares, las respuestas de las especies individualmente, ya que de ello dependerá el éxito de la iniciativa. La restauración de bosques tropicales con especies arbóreas nativas ha sido lograda con éxito en países como Colombia (Cavelier 1995, Murcia, 1997, DAMA 2002). Sin embargo, hasta la fecha, en la mayoría de los países de Los Andes tropicales incluyendo Venezuela, los proyectos de recuperación de bosques nativos han consistido casi de manera exclusiva, en plantaciones de especies exóticas como *Eucalyptus* spp, *Fraxinus* spp y *Pinus* spp (Lamprecht 1958, Schneider 2001, Hofstede *et al.* 2002), cuya introducción desencadenó una serie de consecuencias, entre ellas, la pérdida de biodiversidad, el desplazamiento de las especies nativas, la modificación del paisaje original, y el empobrecimiento de los suelos (Schneider 2001, Hofstede *et al.* 2002).

El principal objetivo de la restauración ecológica es el de facilitar la recuperación de la diversidad, estructura y funcionamiento de un ecosistema (Singarayer y Westbrook, 2004; Ruiz-Jaen y Aide 2005). En el caso del ecosistema que nos ocupa, este objetivo cobra especial relevancia, pues se ubica en Los Andes tropicales, región que posee una flora muy diversa (aprox. 45.000 especies), contiene 6,7% de la flora endémica del planeta y es considerada uno de los “hotspots” de la diversidad biológica mundial (Myers *et al.* 1999).

Los ecosistemas tropicales de montaña han recibido relativamente poca atención en lo concerniente a su restauración ecológica, a pesar de su progresivo deterioro. El enfoque más apropiado para emprender programas de restauración ecológica, consiste en reintroducir especies nativas para mitigar el impacto de los procesos de fragmentación (Aide 1993, Ramírez 1997, Martínez-Garza y Howe 2003, Meli 2003). Las condiciones microclimáticas del hábitat como calidad y cantidad de luz y el agua disponible, representan filtros que seleccionan a las especies de acuerdo con sus caracteres tanto morfológicos, anatómicos, fisiológicos, como fenológicos. En la selección inicial de las especies es fundamental considerar aquellas que manifiesten cierta plasticidad en sus requerimientos hídricos y fotosintéticos, dado que facilitará su adaptación al nuevo ambiente. Uno de los métodos más directos para conocer los requerimientos hídricos de las especies, consiste en medir sus potenciales hídricos foliares, tanto durante la estación húmeda como durante la seca, lo cual revelará si presentan

alguna estrategia de economía hídrica particular. Las especies epífitas experimentan variaciones microambientales más pronunciadas que las del sotobosque, particularmente, durante los breves períodos de sequía (Ting 1985, Zotz y Andrade 2002). No obstante, durante los períodos lluviosos interceptan hasta un 18 % de las precipitaciones (Cavelier y Vargas 2002, Walker y Ataroff 2004). Un gran porcentaje de las epífitas vasculares presentan fotosíntesis CAM (Herrera *et al.* 2000, Zotz y Andrade 2002, Zotz 2004), razón por la cual toleran las fluctuaciones diurnas y estacionales de humedad sin modificar sustancialmente sus potenciales hídricos diurnos (Ely *et al.* 2007).

Desde 1997 se desarrolló en el bosque secundario del Jardín Botánico un proyecto dirigido a acelerar la sucesión hacia un bosque nublado, mediante la introducción de especies nativas procedentes de un bosque nublado cercano. Transcurridos siete años de la fecha de trasplante, se propuso evaluar la respuesta al cambio de hábitat en un grupo de estas especies. Dicha evaluación se llevó a cabo comparando el comportamiento de las especies introducidas en el bosque secundario con el de sus equivalentes en la selva nublada, tal como sugieren Ehrlinger y Sandquist (2006). Las características funcionales evaluadas fueron: respuesta hídrica, fenología reproductiva y producción de propágulos a término. La respuesta hídrica puede ser muy informativa, dado que bajo el dosel más abierto del bosque secundario, se esperaría que incrementa la demanda evaporativa de la atmósfera. El estrés hídrico suele ser el principal factor limitante en los proyectos de restauración (Ehrlinger y Sandquist 2006). Por otro lado, la fenología reproductiva y la producción de estructuras reproductivas a término son indicadores claves de la funcionalidad de la especie en un nuevo ecosistema, y en ambos casos permiten evaluar los factores que podrían estar limitando la polinización y el potencial de la especie para propagarse sin asistencia adicional. Concretamente, se plantearon las siguientes interrogantes: ¿Existe alguna diferencia en el comportamiento hídrico y fenológico como consecuencia del cambio de hábitat en las formas de vida seleccionadas? ¿Cuáles son las ventajas de las epífitas CAM respecto a las C3 en su respuesta hídrica y fenológica, cuando se introducen en un bosque secundario? Las respuestas a estas preguntas permitirán tomar decisiones más apropiadas con relación a las estrategias de restauración de selvas nubladas.

## MATERIALES Y METODOS

### Área de estudio

Este estudio se llevó a cabo en el bosque secundario del Jardín Botánico de Mérida y el bosque nublado de Monte Zerpa. Ambos sitios están ubicados al NNE de la Ciudad de Mérida (Venezuela), en el Municipio Libertador. El primero está ubicado a unos 1.800 m s.n.m y el segundo a 2.150 m s.n.m, la separación entre ambos sitios es de aproximadamente 2 Km. A partir de este momento, nos referiremos al bosque nublado de Monte Zerpa como BNMZ y al bosque secundario del Jardín Botánico como BSJB.

El BNMZ está ubicado sobre el material parental perteneciente al complejo Mirador y la formación Iglesias, mientras que área del BSJB se ubica en la formación Palmarito (PALMAVEN 1990, Schwarzkopf 2003). El clima del BNMZ, según los datos registrados en una estación meteorológica situada entre los dos sitios de estudio (estación Sta. Rosa, ubicada a 1.950 m), presenta una temperatura anual promedio de 16, 9 °C y una fluctuación de sólo 2 °C entre el mes más cálido y el más frío. La precipitación total anual promedio es de 2.072 mm. En esta localidad, el régimen de precipitaciones es bimodal, con un período de sequía ubicado entre enero y marzo y otro en julio (Schwarzkopf 1985, Santos 2006). Este sitio, según Holdridge (1967), corresponde a la categoría de bosques húmedos premontanos. La cercanía del BNMZ al BSJB sugiere condiciones abióticas, como clima y suelos similares, por lo que se presume que la mayor fuente de diferencias ambientales entre ambos sitios son factores microclimáticos.

La vegetación del BNMZ presenta tres estratos bien definidos; el primer estrato está conformado principalmente por *Clusia multiflora* H. B. K., *Alchornea grandiflora* Muell.-Arg., *Inga oerstediana* Benth., *Aniba* sp, *Persea caerulea* (Ruiz & Pavón) Mez y *Myrcia fallax* L. C. (Rich.) DC. El segundo estrato por *Hedyosmum racemosum* (Ruiz & Pavón) G. Don, *Cyathea caracasana* (Klotzsch) Domi., *C. arborea* (L.) Sm, *Axinaea grandifolia* (Naud.) Triana, *Miconia meridensis* Triana, *M. theazans* (Bonpl.) Cogn., *Ficus* sp, *Bocconia frutescens* L., *Piper aduncum* L., *Podocarpus oleifolius* D. Don ex Lambert, *Psychotrya* sp y *Palicourea demissa* Standl. El sotobosque está dominado por *Chamaedorea pinnatifrons* (Jacq.) Oerst. y *Renealmia thyrsoides* (Ruiz &

RESPUESTAS HÍDRICAS Y FENOLÓGICAS EN PLANTAS DE SELVA NUBLADA

Pav.) Poepp. & Endl., en menor proporción, por *Geonoma* sp., *Begonia dichotoma* Jacq. y *Begonia microphylla* A. DC (Schwarzkopf 1985). La vegetación epífita está dominada por briófitas (León, comunicación personal), pteridófitas y espermatófitas representadas principalmente por las familias Bromeliaceae, Araceae, Orchidaceae, Ericaceae y Piperaceae.

Las orquidáceas más comunes son *Maxillaria miniata* y *Pleurothallis cardiantha* (Ely et al. 2007), las piperáceas están representadas mayormente por *Peperomia rhombea* y las pteridófitas por *Elaphoglossum nigrocostatum* (Ely y León, comunicación personal). El BSJB se ubica en terrenos originalmente destinados a cafetales de sombra, probablemente

**Tabla 1.** Especies estudiadas, tamaño de muestra, principales características fisiológicas, anatómicas y mecanismos de propagación.

Especie	Hábito	Tipo de fotosíntesis	N° de individuos cuantificados por localidad		Estructura reproductiva cuantificada	Tipo de reproducción	Tejidos de almacenamiento acuífero
			BNMZ	BSJB			
<i>Maxillaria miniata</i> (Lindl.) L.O. Williams	Epífito	CAM	10	17	Cápsulas	Sexual por semillas y asexual por pseudobulbos.	Presentes, en pseudobulbos y hojas (clorénquima acuífero, (Ely et al. 2007).
<i>Pleurothallis cardiantha</i> Rchb.f.	Epífito	CAM	10	13	Cápsulas	Sexual por semillas	Presentes en hojas (hipodermis acuífera de 4-5 estratos y clorénquima acuífero, Ely et al. 2007).
<i>Elaphoglossum nigrocostatum</i> Mickel	Epífito	C3	10	7	Frondes reproductivas	Sexual por esporas y asexual por rizomas	Ausentes
<i>Peperomia rhombea</i> Ruiz & Pavón	Epífito	CAM	10	6	Espigas con flores y con frutos	Sexual por semilla y asexual por fragmentación de tallos	Presente, en tallos (parénquima acuífero) y hojas (epidermis adaxial de 12-15 estratos de células acuíferas, Ely y Torres 2007)
<i>Cyathea caracasana</i> (Klotzsch) Domin	Terrestre	C <sub>3</sub>	13	3	Frondes con soros maduros e inmaduros	Sexual por esporas	Ausentes
<i>Chamaedorea pinatifrons</i> (Jacq.) Oerst.	Terrestre	C <sub>3</sub>	30	12	Amentos con botones incipientes, inmaduros, flores, frutos inmaduros y maduros	Sexual por semillas	Ausentes

desde finales del siglo XIX. Dicho agroecosistema fue abandonado hace poco más de treinta años y se convirtió en un bosque secundario. El BSJB es mucho menos estratificado y está conformado por un único estrato arbóreo (4-10 m), conformado por especies nativas y algunas exóticas; entre ellas, *Toxicodendrum striatum* (R & P) O. Kuntze, *Annona cherimola* Mill., *Erythrina poeppigiana* (Walp.) O. F. Cook, *Inga spurua* Humb. & Bonpl. ex Willd. *Clusia multiflora* H. B. K., *Vismia ferruginea* H. B. K., *Miconia theazans* (Bonpl.) Cogn., *Rapanea ferruginea* (Ruiz & Pavón) Mez, *Myrcia acuminata* (H. B. K.) DC, *Calycolpus moritzianus* (O. Berg) Burret., *Syzygium jambos* (L.) Alston. Sobre este dosel se establecieron espontáneamente diversas epífitas, principalmente *Tillandsia fendleri* y *T. usneoides* y algunos pteridófitos, como *Polypodium lanceolatum* y *P. fraxinifolium* (Polypodiaceae) (Ely, comunicación personal). La selección de las especies que se introdujeron en el BSJB se basó en los estudios florísticos realizados en diferentes bosques nublados del Estado Mérida, por Schwarzkopf (1985), Engwald *et al.* (2000) y Schneider *et al.* (2003). A partir de dichos estudios, se seleccionaron las especies más representativas, en función de sus valores de cobertura y frecuencia en los bosques nublados andinos. Los forófitos del BSJB sirvieron de soporte a las epífitas que se introdujeron en la primera etapa de este estudio. Todas las plantas introducidas provenían del BNMZ; las epífitas espermatófitas consistieron principalmente en Aráceas, Bromeliáceas, Ericáceas, Orquidáceas y Piperáceas, y las pteridófitas, en Polipodiáceas y Lomariopsidáceas. Las plantas de sotobosque trasplantadas fueron principalmente Aráceas, Arecáceas, Begoniáceas, Melastomatáceas, Rubiáceas, y helechos de los géneros *Cyatea* y *Diplazium*. Dada la elevada mortalidad que usualmente presentan las plantas en la fase de plántula y a la ausencia de estudios demográficos en especies de bosques nublados, con excepción de *Chamaedorea pinnatifrons* (Ataroff y Schwarzkopf, 1993), se introdujeron individuos juveniles de especies arbóreas, epífitas y de sotobosque, con la finalidad de incrementar las probabilidades de sobrevivencia y compensar el lento crecimiento que caracteriza a la mayoría de las especies de los bosques nublados.

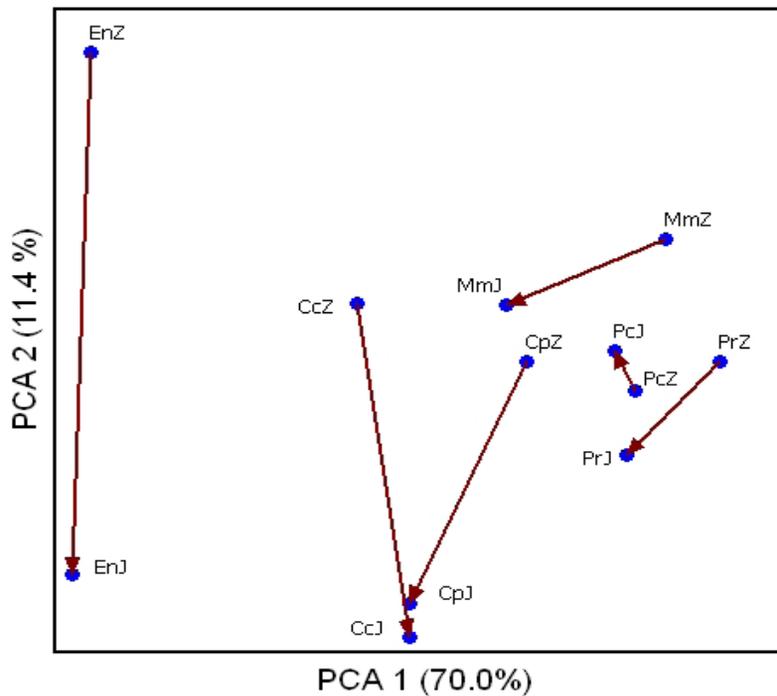
### Selección de especies

Transcurridos siete años de la fecha inicial de trasplante al Jardín Botánico, en 2003, se evaluó la respuesta hídrica y fenológica de las especies que sobrevivieron y alcanzaron la madurez reproductiva en el BSJB, con sus equivalentes en el hábitat de origen, es decir el BNMZ. No se incluyeron especies arbóreas en este estudio, ya que las mismas se encontraban aún en estadios juveniles. Las especies evaluadas fueron: *Maxillaria miniata* (Lindl.) L.O. Williams, *Pleurothallis cardiantha* Rchb.f. (Orchidaceae), *Peperomia rhombea* Ruiz & Pavón (Piperaceae), *Chamaedorea pinnatifrons* (Jacq.) Oerst. (Arecaceae), *Cyathea caracasana* (Klotzsch) Domin (Cyatheaceae, Pteridophyta) y *Elaphoglossum nigrocostatum* Mickel (Lomariopsidaceae, Pteridophyta). El número de individuos cuantificados por especie/sitio, tipo de fotosíntesis, tipo de propagación, tipo y número de estructuras reproductivas cuantificadas (por especie/sitio) y la presencia/ausencia de tejidos almacenadores de agua se indican para cada una de estas especies (Tabla 1).

### Variables medidas en campo

En campo se registró la temperatura del aire y humedad relativa en forma continua, tanto bajo como fuera del dosel del BSJB y bajo el dosel del BNMZ. Ambas variables se midieron en forma continua, en intervalos de 15 min, con registradores automáticos (TINYTALK II, Fa. Orion, USA), colocados a 1,8 m del suelo, con un error precisión de medida + 2 °C, desde abril 2004 hasta marzo 2005, con excepción del mes de agosto 2004. Los datos se descargaron con el programa OTML (Orion Tiny Logger Manager, Gemini Version 1.3).

La respuesta hídrica, en ambos sitios, se monitoreó mensualmente desde abril 2004 hasta marzo 2005, durante dos días consecutivos. Las mediciones se realizaron en 3 hojas por individuo y por especie, y se promedió el resultado de dichas mediciones. El potencial hídrico foliar se determinó con una cámara de presión de Scholander, siguiendo la metodología propuesta por Tyree y Hammel (1972). Todas las mediciones se realizaron en días despejados, a las 07:00 h, cuando el potencial hídrico es presumiblemente máximo y a las 13:00 h, cuando el potencial hídrico foliar adquiere valores mínimos en especies de metabolismo C3, como consecuencia del incremento de la



**Figura 1.** Ordenamiento de análisis de componentes principales (PCA) relativo a los potenciales hídricos foliares, basado en data de TABLA 4. % corresponde a porcentaje de varianza explicada por el eje. Las primeras dos letras de las etiquetas se refieren a las especies (Cc *Cyathea caracasana*, Cp *Chamaedorea pinnatifrons*, Es *Elaphoglossum nigrocostatum*, Mm *Maxillaria miniata*, Pc *Pleurothallis cardiantha* y Pr *Peperomia rhombea*), y la tercera letra se refiere a la localidad: Z a BNMZ y J a BSJB. Las flechas indican la tendencia desde el ecosistema de origen al ecosistema en restauración.

temperatura del aire y de la demanda evaporativa (Lambers *et al.* 1998).

La fenología reproductiva se registró mensualmente durante 13 meses consecutivos, desde marzo 2004 hasta abril 2005. En *P. cardiantha*, *M. miniata* y *Ch. pinnatifrons*, las fenofases reproductivas monitoreadas fueron: botones incipientes, botones maduros, flores abiertas (antesis), frutos inmaduros y frutos maduros. En el caso de *P. rhombea*, con inflorescencias espiciformes, se registró el número de espigas por planta, tanto inmaduras (con botones), como maduras (con frutos). *Ch. pinnatifrons*, es una palma dioica, por dicha razón, en el BNMZ se marcaron 15 individuos masculinos y 15 femeninos, mientras en el BSJB se hizo seguimiento a los únicos 12 adultos, de las cuales 8 eran del sexo masculino y 4 del sexo femenino. Para la cuantificación de propágulos se monitoreó la fenología reproductiva de las plantas femeninas, mediante el registro del número de amentos en

cada fenofase, el cual está usualmente entre 6 y 8. En los helechos, se cuantificó el número de frondes reproductivas por mes. En *C. caracasana* se registraron únicamente dos fenofases: frondes con soros inmaduros y frondes con soros maduros por mes. En *E. nigrocostatum* el desarrollo de los soros es relativamente lento y ocurre dentro de esporofilos que permanecen cerrados hasta la madurez, por lo que se registró únicamente la presencia y número de esporofilos, sin discriminar entre inmaduros (cerrados) y maduros (abiertos). Dada la imposibilidad de estudiar los individuos de las epífitas en las copas de los árboles del BNMZ que pueden llegar a alcanzar hasta 30 m (Schwarzkopf 2010), se monitorearon individuos que se encontraban sobre copas y ramas de árboles caídos que formaban pequeños claros, asumiendo que las condiciones microclimáticas de los claros son similares a las condiciones del estrato superior del dosel (Benzing 1987).

La heterogeneidad fisionómica del BNMZ dificulta hallar plantas del mismo tamaño, teniendo ello en consideración, se marcaron individuos de diferentes tamaños (todos fértiles), tanto en el BNMZ como en el BSJB. En el caso de *C. caracasana*, se establecieron tres categorías de tamaño: pequeños (0,5-1,0 m), medianos (1,5-2,0 m) y grandes (2 m o más). En el caso de *Ch. pinnatifrons*, todos los individuos marcados presentaban una altura entre 1,3-1,8 m en ambos sitios. También en el caso de las epífitas se agruparon los individuos marcados en categorías de tamaño en función de su desarrollo vegetativo. Para *E. nigrocostatum*, se catalogaron a los individuos como pequeños cuando tenían menos de 15 frondes y los grandes, generalmente más de 20. Para *P. rhombea* se definieron como pequeños a aquellos con entre 5-8 tallos péndulos y los grandes 10 o más. En el caso de *M. miniata*, se definieron como individuos pequeños a aquellos carecían de tallos péndulos y tenían sólo 1-2 pseudobulbos, los medianos al menos 2 tallos péndulos y 3-4 pseudobulbos, y los grandes, 4 o más tallos péndulos y generalmente más de 5 pseudobulbos. *P. cardiantha*, es cespitosa y no forma tallos péndulos ni pseudobulbos, para esta especie, se definieron como individuos pequeños a aquellos con 6-10 hojas, los medianos con 12 y 20 y los más grandes, con más de 20 hojas.

#### Análisis de datos

Ante la imposibilidad de practicar pruebas estadísticas paramétricas debido al reducido número de réplicas, y con la finalidad de contrastar las respuestas de las especies a las dos situaciones estudiadas, se realizaron análisis multivariantes, los cuales permiten, sintetizar y extraer la información más relevante relacionada con la respuesta de las especies en ambos sitios. Con los potenciales hídricos y datos fenológicos mensuales registrados para cada individuo, se elaboraron matrices cuantitativas para realizar tanto análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés) como análisis de correspondencias linealizado (DCA, por sus siglas en inglés). En todos los casos, el programa utilizado fue PC-ORD versión 5 para Windows elaborado por MjM Design (McCune and Mefford 1999).

La matriz de potenciales hídricos se elaboró a partir del promedio por especie de la diferencia entre el potencial hídrico máximo y mínimo (7:00 -13:00 h) mensual, por localidad durante los 11 meses (Tabla 4), resultando en una matriz

de 11 columnas correspondientes a los meses y 12 filas correspondientes a las 6 especies en las dos localidades. Estos datos fueron analizados mediante un PCA.

Los datos fenológicos fueron estudiados mediante métodos de análisis multivariado en dos instancias. En primer lugar, se analizó el comportamiento fenológico durante 13 meses en cada uno de los individuos marcados, obteniéndose un ordenamiento por especie. Para cada especie se construyó una matriz en la cual las filas correspondían a los individuos marcados y las columnas a las variables fenológicas registradas en cada caso. Dado que la mayoría de los ordenamientos con PCA arrojaron aglomeraciones y arcos indeseados, se realizó un análisis linealizado (DCA). El segundo análisis incluyó el porcentaje de individuos de cada especie con estructuras reproductivas a término durante los 13 meses (Tabla 5). Esta última matriz fue analizada mediante un PCA.

## RESULTADOS

### Variables ambientales

Durante el período de estudio (2004-2005) la precipitación total anual fue de 2.495,9 mm con sólo dos meses relativamente secos: diciembre 2004 con 77 mm y marzo 2005 con 35,9 mm. Los meses más húmedos fueron: mayo 2004 con 401,35 mm y noviembre 2004 con 404 mm.

Los registros continuos de temperatura y humedad relativa durante el período de estudio indican que las diferencias entre los dos sitios son relativamente pequeñas (Tablas 2 y 3). La temperatura promedio mensual varió entre 13 y 18° C. Bajo el dosel en el BSJB se mantiene en forma consistente entre 1-0,5°C por debajo de la situación fuera del dosel. Sin embargo, en el BNMZ se mantiene durante todo el año con valores entre 1-2°C por debajo de las temperaturas registradas en el BSJB. La razón por la cual las diferencias en la temperatura del aire entre el BNMZ y el BSJB son tan pequeñas, pueden atribuirse al hecho que tanto 2004 como 2005 constituyeron años particularmente húmedos, caracterizados por elevadas precipitaciones la mayor parte del año, con excepción de los meses diciembre 2004 a marzo 2005.

Los promedios mensuales de humedad relativa en los tres sitios de medición estuvieron entre 80 y el 100% (Tabla 3). La humedad relativa mínima registrada en el BNMZ fue del 60 % en horas

# RESPUESTAS HÍDRICAS Y FENOLÓGICAS EN PLANTAS DE SELVA NUBLADA

**Tabla 2.** Valores de temperatura del aire (°C) promedio, máximos y mínimos mensuales en los tres sitios.

Sitio	Abr.	May.	Jun.	Jul.	Sep.	Oct.	Nov.	Dic.	Ene.	Feb.	Mar.
JB <sub>abierto</sub>	(16) 17,7±1,2	(17) 17,9±0,7	(17) 18,1±0,9	(16) 17,7±1,6	(16) 17,4±1,4	(15) 17,7±0,7	(16) 17,8±0,6	(13) 15,8±0,7	(13) 15,9±0,4	(14) 17,6±0,7	(14) 17,7±0,6
	(28)	(28)	(28)	(27)	(27)	(26)	(26)	(27)	(25)	(27)	(27)
BSJB	(14) 16,8±0,4	(15) 17,6±0,9	(14) 17,0±1,3	(14) 17,6±1,2	(15) 16,8±2,3	(15) 16,9±2,7	(16) 17,4±0,9	(13) 14,9±2,1	(13) 15,0±1,4	(14) 15,8±2,3	(14) 17,2±3,1
	(23)	(23)	(22)	(21)	(22)	(23)	(23)	(21)	(21)	(23)	(23)
BNMZ	(11,3) 15,4±0,6	(10,7) 15,6±0,4	(10,6) 14,9±1,3	(9,4) 14,8±0,9	(9,0) 14,0±2,3	(9,2) 14,2±0,8	(9,7) 13,3±1,3	(8,3) 13,2±0,9	(8,6) 13,8±2,6	(8,9) 14,6±1,6	(8,7) 15,5±1,7
	(19)	(18)	(18)	(19)	(19)	(19)	(17,9)	(18)	(20)	(20)	(20,9)

Los valores máximos y mínimos se indican entre paréntesis. JBabierto: mediciones realizadas en el jardín botánico fuera del dosel. BSJB: mediciones realizadas bajo el dosel del Bosque secundario del jardín botánico. BNMZ: bosque nublado de Monte Zerpa.

**Tabla 3.** Valores de humedad relativa (%) promedio, máximos y mínimos mensuales en los tres sitios.

Sitio	Abr.	May.	Jun.	Jul.	Sep.	Oct.	Nov.	Dic.	Ene.	Feb.	Mar.
JB <sub>abierto</sub>	(63) 85±1,7	(57) 78± 2,3	(54) 82±1,3	(65) 79±3,4	(63) 81±4,1	(62) 84±3,2	(59) 87±1,7	(59) 82± 2,6	(58) 83±1,6	(56) 78±2,8	(60) 80±1,3
	(89)	(89)	(86)	(92)	(90)	(90)	(92)	(89)	(89)	(86)	(92)
BSJB	(68) 90±2,6	(73) 88±1,2	(67) 82±1,1	(70) 83±4,2	(70) 81±2,7	(74) 84±3,2	(74) 84±2,9	(69) 84±1,8	(69) 85±1,1	(69) 82±3,1	(75) 83±1,4
	(96)	(96)	(89)	(92)	(92)	(97)	(94)	(90)	(92)	(92)	(96)
BNMZ	(78) 90±1,6	(72) 87±2,3	(79) 91±1,2	(73) 82±2,7	(76) 82±1,9	(76) 89±2,4	(79) 86±3,1	(70) 82±2,7	(83) 92±1,3	(72) 86±2,6	(75) 89±1,4
	(100)	(100)	(96)	(96)	(100)	(100)	(97)	(96)	(93)	(93)	(100)

Los valores máximos y mínimos se indican entre paréntesis. JBabierto: mediciones realizadas en el jardín botánico fuera del dosel. BSJB: mediciones realizadas bajo el dosel del Bosque secundario del jardín botánico. BNMZ: bosque nublado de Monte Zerpa.

del mediodía, durante el mes de febrero 2005, y del 56 % en el BSJB durante el mismo mes. Esta variable bajo y fuera del dosel en el BSJB apenas llega a diferenciarse en 5%, aunque de manera constante durante el año, mientras el BNMZ se separa de los anteriores en un 10% sólo en los meses más secos.

### Potenciales hídricos foliares

Las diferencias entre los potenciales hídricos foliares máximos y mínimos medidos durante el estudio se presentan en la Tabla 4. El ordenamiento (PCA) basado en estas diferencias (Figura 1) indica que en el primer eje los individuos no se segregan en función de su procedencia. Este primer eje separa a las especies de acuerdo a su metabolismo fotosintético y a la presencia de

tejidos almacenadores de agua, situándose en el extremo izquierdo las especies carentes de estructuras especializadas de conducción y/o almacenamiento de agua, con potenciales hídricos más negativos durante todo el año, como es el caso de *E. nigrocostatum*. En el centro de este eje se sitúan aquellas especies con requerimientos intermedios de agua, representadas por *C. caracasana* y *Ch. pinnatifrons*, cuyos potenciales hídricos son superiores aún durante breves periodos de sequía, por tratarse de plantas de sotobosque que disponen del agua acumulada en el suelo y la hojarasca, particularmente en el caso de los individuos del BNMZ. Al extremo derecho de este eje, se sitúan las especies con una mayor eficiencia en el uso de agua (especies CAM), representadas por las epífitas suculentas:

*P. rhombea*, *P. cardiantha* y *M. miniata*, cuyos potenciales hídricos permanecen muy elevados y casi invariables durante el año. Estas tres especies son las que sufren menores desplazamientos en el ordenamiento (entre ambas localidades), siendo éste mayor en el eje 2. El segundo eje posiblemente representa un gradiente de disponibilidad de agua, ya que segrega a los individuos por localidad, con *E. nigrocostatum* como la especie más sensible a las fluctuaciones de humedad, como indican sus potenciales hídricos foliares más negativos (-0,8 y -1,0 MPa) y el marchitamiento de frondes durante el breve período de sequía (diciembre 2004 a marzo 2005).

### Fenología reproductiva de las especies

En todas las especies estudiadas se verificó el ciclo completo de reproducción sexual. Sin embargo, la frecuencia y reparto de las fenofases varió según la especie (Tabla 5). Así, *M. miniata*, *P. rhombaea* y *E. nigrocostatum* exhibieron una producción de propágulos errática en ambas localidades en comparación con *Ch. pinnatifrons*, *P. cardiantha* y *C. caracassana*. Ninguno de los ordenamientos realizados segregó a los individuos de las poblaciones del BSJB de las del BNMZ (Figura 2). La producción de propágulos, en general, parece estar muy vinculada al tamaño de los individuos independientemente de la localidad.

El ordenamiento (DCA) de los individuos de *Maxillaria miniata* (Figura 2), indica que el primer eje se relaciona con el número de eventos reproductivos y la cantidad de cápsulas producidas. En esta especie, la fecundidad está relacionada directamente con el tamaño de los individuos, ya que la producción de inflorescencias y por lo tanto de cápsulas, se limita a los individuos de mayor tamaño. Hacia el extremo derecho del primer eje, se ubican los individuos que no produjeron cápsulas (que corresponden a los individuos de menor tamaño en ambas localidades), en el centro se ubican los individuos con un único evento reproductivo al año y hacia el extremo izquierdo se sitúan los individuos con dos eventos reproductivos. En el BNMZ, el primer evento reproductivo se manifestó entre abril y julio y el segundo entre octubre y noviembre; sin embargo, en el BSJB, cuyos individuos son en su mayoría de menor tamaño, se presentó un único evento que se extendió desde junio a noviembre.

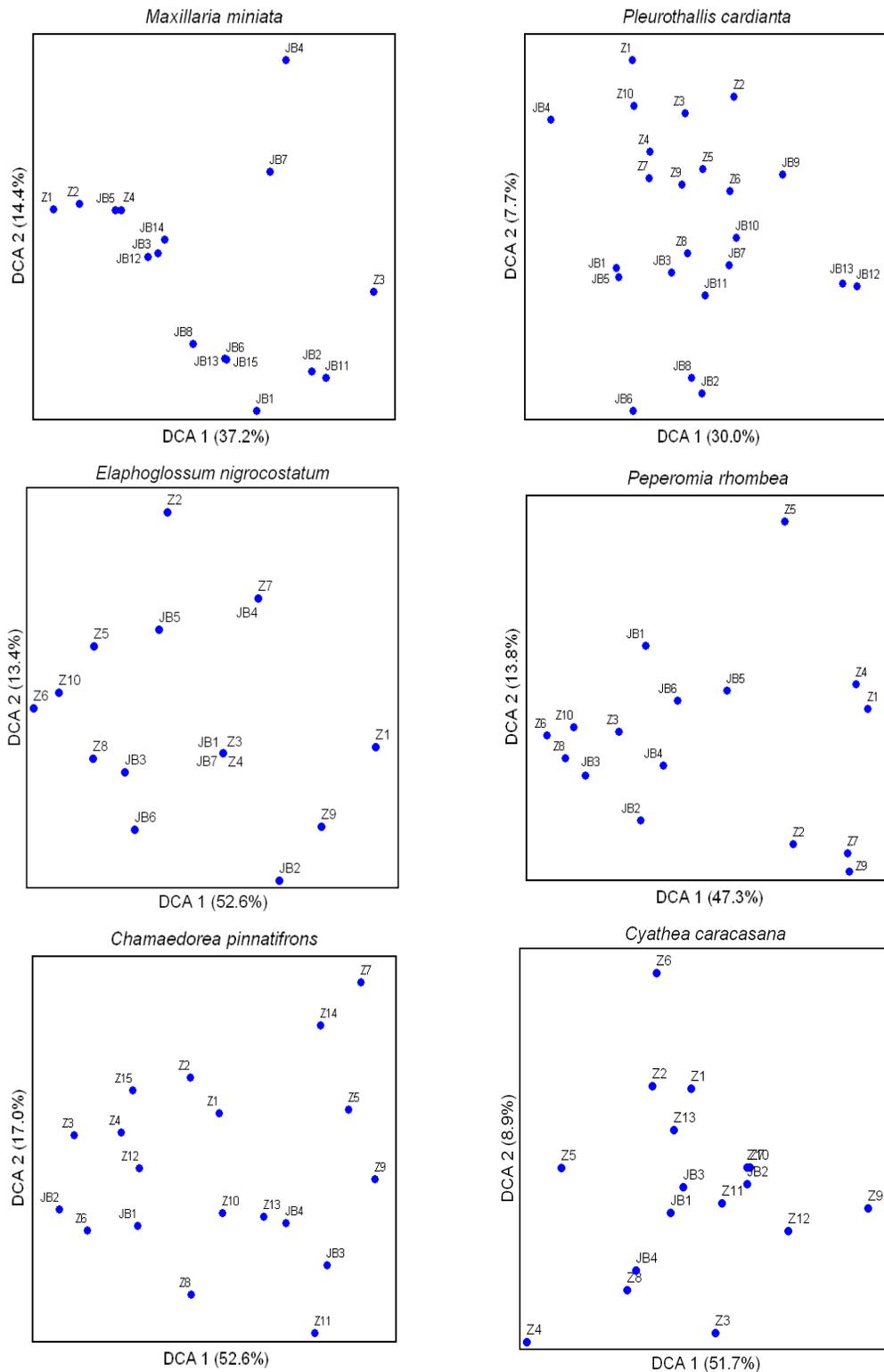
*Pleurothallis cardiantha* produce flores en forma casi continua durante todo el año, aunque la

mayor proporción de la producción se concentró en los meses de marzo-junio de 2004. Esta especie presenta una floración bastante precoz; no obstante, la producción de cápsulas requiere de un mayor desarrollo vegetativo de la planta y sólo fue observada en plantas de mayor tamaño (con 20 o más hojas). El DCA respectivo (Figura 2) ordenó a los individuos en función de su producción de cápsulas, ubicando en el extremo derecho a aquellos individuos que produjeron botones y flores pero no fructificaron y al extremo izquierdo, aquellos que fructificaron durante el período abril-junio del 2004 y enero-abril 2005. El segundo eje segrega a los individuos por localidad, ubicando hacia el extremo inferior a los del BSJB y en el superior, a los del BNMZ; sin embargo, este eje solo representa el 7,7 % de la variabilidad, por lo que aporta muy poca información.

La reproducción vegetativa en *Elaphoglossum nigrocostatum*, según nuestras observaciones, tiene más peso que la sexual, dado que la producción de frondes reproductivas (esporofilos) fue muy baja y errática en comparación con la producción de frondes vegetativas (trofofilos) en ambos sitios. El primer eje del ordenamiento con DCA (Figura 2) para esta especie posiblemente constituye un gradiente de fecundidad, que ubica en el extremo izquierdo a los individuos con mayor número de esporofilos en ambas localidades (coincidiendo con los individuos de mayor tamaño), y a la derecha, aquellos que no produjeron esporofilos durante el estudio. El segundo eje posiblemente representa un gradiente lumínico, encontrándose en la base del eje a aquellos que no produjeron esporofilos, y en el extremo superior, aquellos que produjeron mayor número de esporofilos durante el estudio, generalmente ubicados sobre troncos caídos en claros del BNMZ.

En ambos sitios, la producción de espigas de *Peperomia rhombea* se limitó a los individuos que crecían en condiciones más heliófitas y cuya producción de espigas estaba sincronizada con la estacionalidad hídrica. El DCA correspondiente (Figura 2) muestra un primer eje que separa a los individuos de ambas localidades en dos grupos: a la izquierda aquellos individuos que produjeron espigas durante los meses de abril y mayo 2004 y abril 2005, y a la derecha, a aquellos que permanecieron vegetativos. El segundo eje está relacionado con el tamaño de los individuos, dado que los de mayor tamaño, y por lo tanto los más productivos se sitúan hacia el extremo

# RESPUESTAS HÍDRICAS Y FENOLÓGICAS EN PLANTAS DE SELVA NUBLADA



**Figura 2.** Análisis de correspondencia linearizados (DCAs) basados en datos fenológicos mensuales para cada especie. El % corresponde a la varianza explicada por el eje. Las etiquetas indican la localidad (Z y J, indican BNMZ y BSJB, respectivamente) y el número de identificación de los individuos.

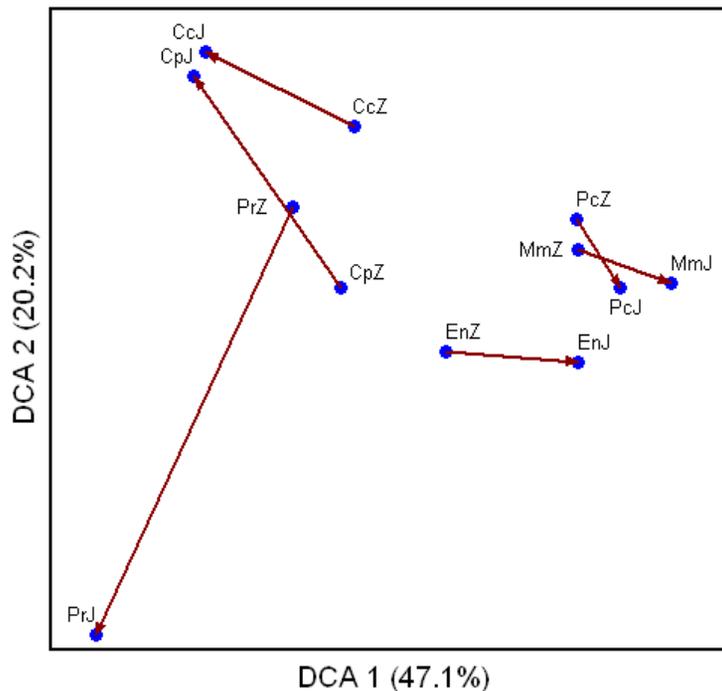
superior del eje y los de menor tamaño hacia la base del mismo.

El ordenamiento de los individuos de *Chamaedorea pinnatifrons* (Figura 2) separa en el primer eje a los individuos femeninos de ambas localidades en función del período del año en el que maduran sus frutos. En el extremo izquierdo del eje se ubican aquellos cuyos frutos maduraron entre marzo-junio 2004, y en el derecho, aquellos individuos cuyos frutos maduraron entre los meses septiembre-noviembre 2004. El segundo eje pareciera estar relacionado con un gradiente de producción de frutos a término, y en función de este atributo, segrega a los individuos en dos grupos: en la mitad inferior se ubican aquellos individuos que produjeron frutos a término en el año 2004 y en la mitad superior a aquellos cuyos frutos sufrieron daños por consumo por coleópteros o abortaron antes de completar su maduración, hechos que afectaron únicamente a las plantas ubicadas en el BNMZ.

*Cyathea caracasana* presentó una producción

sincronizada de frondes fértiles (trofoesporofilos) entre localidades. El ordenamiento con DCA (Figura 2) muestra un primer eje probablemente relacionado con el número de eventos de producción de esporas, y sitúa hacia el extremo izquierdo los individuos de mayor tamaño (2 m o más de altura) que presentaron tres eventos de esporulación durante este estudio; hacia el centro se sitúan los individuos de tamaño intermedio (1,5-2 m) con sólo dos eventos, y hacia el extremo derecho, se sitúan los dos individuos de menor tamaño (0,5-1 m) con un único evento de esporulación. El primer evento de esporulación, que correspondió también al más productivo, ocurrió entre los meses marzo-mayo 2004; el segundo menos marcado, entre octubre-noviembre 2004, el tercero y más breve, durante el período marzo-abril de 2005.

Con relación al porcentaje de estructuras reproductivas a término producidos por las especies, el PCA (Figura 3), basado en la Tabla 5, separa las especies en dos grupos de acuerdo



**Figura 3.** Ordenamiento de análisis de componentes principales (PCA) relativo a la producción mensual de estructuras reproductivas a término, basado en data de TABLA 5. % corresponde a porcentaje de varianza explicada por el eje. Las primeras dos letras de las etiquetas se refieren a las especies (Cc *Cyathea caracasana*, Cp *Chamaedorea pinnatifrons*, Es *Elaphoglossum nigrocostatum*, Mm *Maxillaria miniata*, Pc *Pleurothallis cardiantha* y Pr *Peperomia rhombea*), y la tercera letra se refiere a la localidad: Z a BNMZ y J a BSJB. Las flechas indican la tendencia desde el ecosistema de origen al ecosistema en restauración.

**Tabla 4.** Diferencia entre el potencial hídrico foliar máximo y mínimo promedio por especie (MPa).

Especies	2005											
	Abr.	May.	Jun.	Jul.	Sep.	Oct.	NOv.	Dec.	Ene.	Feb.	Mar.	
<i>Pleurothallis cardiantha</i> (Z)*	-0,48	-0,33	-0,41	-0,42	-0,46	-0,35	-0,28	-0,30	-0,34	-0,53	-0,37	
<i>Pleurothallis cardiantha</i> (J)	-0,33	-0,66	-0,62	-0,42	-0,28	-0,25	-0,36	-0,33	-0,33	-0,52	-0,40	
<i>Maxillaria miniata</i> (Z)	-0,40	-0,43	-0,39	-0,27	-0,33	-0,25	-0,37	-0,20	-0,46	-0,52	-0,38	
<i>Maxillaria miniata</i> (J)	-0,60	-0,60	-0,69	-0,43	-0,50	-0,26	-0,49	-0,34	-0,45	-0,42	-0,42	
<i>Peperomia rhombea</i> (Z)	-0,33	-0,30	-0,32	-0,29	-0,35	-0,21	-0,20	-0,33	-0,30	-0,63	-0,43	
<i>Peperomia rhombea</i> (J)	-0,33	-0,38	-0,40	-0,50	-0,43	-0,25	-0,37	-0,38	-0,30	-0,53	-0,50	
<i>Elaphoglossum nigrocostatum</i>	-0,80	-0,93	-0,68	-0,34	-0,90	-0,75	-0,63	-0,68	-0,83	-1,6	-0,83	
<i>Elaphoglossum nigrocostatum</i> (Z)	-0,70	-0,78	-0,90	-0,73	-0,90	-0,70	-0,52	-0,85	-0,88	-1,0	-1,0	
<i>Elaphoglossum nigrocostatum</i> (J)	-0,62	-0,97	-0,65	-0,42	-0,55	-0,51	-0,40	-0,47	-0,57	-0,83	-0,72	
<i>Cyathea caracasana</i> (Z)	-0,53	-0,78	-0,45	-0,67	-0,35	-0,45	-0,30	-0,53	-0,63	-0,83	-0,87	
<i>Cyathea caracasana</i> (J)	-0,39	-0,46	-0,53	-0,37	-0,52	-0,28	-0,40	-0,56	-0,47	-0,63	-0,55	
<i>Chamaedorea pinnatifrons</i> (Z)	-0,72	-0,38	-0,55	-0,60	-0,58	-0,3	-0,37	-0,57	-0,73	-0,57	-0,70	
<i>Chamaedorea pinnatifrons</i> (J)												

\* La letra Z denota a los individuos marcados en el BNMZ y la J a los individuos estudiados en el BSJB.

a su respuesta al traslado al BSJB. El primer eje, con excepción de *P. rhombea*, separa a las especies epífitas de las del sotobosque ubicando a las primeras hacia el extremo derecho, y a las segundas, en el izquierdo. *P. rhombea* se sitúa junto con las especies del sotobosque *C. caracasana* y *Ch. pinnatifrons*. Estos grupos, además, exhiben una tendencia en direcciones opuestas con respecto al primer eje, de acuerdo con su localidad (sentido de las flechas en la Figura 3). El primer eje representa un gradiente de productividad de propágulos, en el cual *C. caracasana*, *Ch. pinnatifrons* y *P. rhombea* incrementan su producción al ser trasladadas al BSJB. *M. miniata*, *P. cardiantha* y *E. nigrocostatum* presentan una

menor producción en el BSJB, posiblemente como consecuencia de su menor tamaño, con respecto a los del BNMZ. En el segundo eje, se aprecia un mayor desplazamiento de la población de *Ch. pinnatifrons* y *P. rhombea* del BSJB con respecto a los del BNMZ. En el caso de *Ch. pinnatifrons* este desplazamiento puede ser producto de una mayor productividad de propágulos en el primer sitio, atribuible a una mayor disponibilidad de luz por el dosel más abierto, y a al hecho que los frutos no sufrieron depredación, como sucedió con un gran porcentaje de los mismos en el BNMZ. Los ejes de este ordenamiento no presentaron una correlación significativa con el ordenamiento de los potenciales hídricos.

**Tabla 5.** Estructuras reproductivas totales a término cuantificadas por especie.

	2004						2005						
	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Sep	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb	Mar	Apr
<i>Pleurothallis cardiantha</i> (Z) *	29	29	14	14	0	0	0	7	0	7	7	0	14
<i>Pleurothallis cardiantha</i> (J)	14	14	7	7	7	0	0	0	0	7	0	7	21
<i>Maxillaria miniata</i> (Z)	0	10	10	20	10	0	30	30	10	10	0	0	20
<i>Maxillaria miniata</i> (J)	0	0	0	20	7	7	13	7	0	0	0	0	0
<i>Peperomia rhombea</i> (Z)	40	40	40	40	20	20	20	20	40	40	30	40	40
<i>Peperomia rhombea</i> (J)	33	33	0	0	50	50	0	83	83	83	25	83	83
<i>Elaphoglossum nigrocostatum</i> (Z)	30	0	30	0	40	40	10	20	20	0	0	40	40
<i>Elaphoglossum nigrocostatum</i> (J)	0	10	0	0	25	0	0	25	0	0	25	25	20
<i>Cyathea caracasana</i> (Z)	15	54	46	15	46	46	76	38	0	31	0	15	23
<i>Cyathea caracasana</i> (J)	50	50	33	75	75	0	50	50	50	0	0	50	50
<i>Chamaedorea pinnatifrons</i> (Z)	26	26	26	36	20	26	20	20	40	40	40	46	26
<i>Chamaedorea pinnatifrons</i> (J)	50	50	50	50	0	0	50	50	25	25	50	50	75

\* La letra Z denota a los individuos marcados en el BNMZ y la letra J a los individuos estudiados en el BSJB.

## DISCUSIÓN

Las mediciones microclimáticas indican que existen diferencias relativamente pequeñas en lo que concierne a temperatura y humedad relativa del aire promedio entre el BNMZ y el BSJB. Sin embargo, estas diferencias podrían estar afectando la permanencia de epífitas carentes de tejidos almacenadores de agua como *E. nigrocostatum*. De hecho, la evaluación del éxito de las especies trasplantadas al bosque secundario, basada en sus respuestas funcionales, indica que existen diferencias en la respuesta de las especies epífitas y de sotobosque con o sin mecanismos para almacenar y economizar agua. En este sentido, un factor limitante para las epífitas cuando son trasplantadas a bosques secundarios es la disponibilidad de agua y su consecuente estrés hídrico, como indican los resultados del presente estudio y los ensayos de trasplantes de epífitas realizados por Nadkarni y Solano (2002). Esta condición se acentúa en aquellas epífitas que no disponen de mecanismos especializados para almacenar agua como las briófitas y las pteridófitas, poniendo en relieve las ventajas que representa el metabolismo CAM para las plantas asociadas al dosel de los bosques nublados. Es posible que el desplazamiento en el segundo eje de los individuos de *E. nigrocostatum* del BSJB con respecto a los del BNMZ (Figura 1) sea consecuencia de su estrecha asociación con briófitas, ausentes en el dosel del BSJB. Se presume además, que ésta es la principal causa de su baja supervivencia al trasplante de bosques nublados a bosques secundarios.

En cuanto a la fenología del componente epífita, solo una de las cuatro especies *P. rhombea*, presenta una mayor producción de estructuras reproductivas a término en el BSJB. Esta especie incrementa la producción de espigas en las condiciones más heliófitas que proporciona el dosel del BSJB. En contraste con las epífitas, las especies del sotobosque, *C. caracasana* y *Ch. pinnatifrons*, manifestaron mayores diferencias en los valores de potenciales hídricos foliares entre localidades, sugiriendo que el balance hídrico es menos favorable en el BSJB. Sin embargo, estas diferencias no parecen afectar su fenología reproductiva, dado que en ambas especies la reproducción está perfectamente sincronizada con la de sus homólogos en el BNMZ.

Nuestras observaciones de campo indican que en *C. caracasana* el número de trofoesporofilos producidos es proporcional al tamaño de los individuos y pese a que casi en cualquier mes del año puede producirse un trofoesporofilo, su producción se concentra en picos estacionales. Los estudios fenológicos realizados por Arens (2001) en los Andes Colombianos indican que *C. caracasana* se comporta como una especie pionera en la dinámica de regeneración del bosque nublado. De acuerdo a dicha autora, la producción de frondes y esporas incrementan en *C. caracasana* cuando crece en condiciones más heliófitas como claros o bosques secundarios. Nuestros resultados apoyan los reportados por Arens (2001), en el sentido que demuestran que *C. caracasana* se adapta exitosamente a vegetación secundaria en ecosistemas montañosos, y la mayor incidencia de radiación probablemente estimula la producción de trofoesporofilos.

*Ch. pinnatifrons* produce de una a dos inflorescencias cuya maduración es lenta y aparentemente está controlada por la disponibilidad de luz en el sotobosque (Ataroff y Schwarzkopf 1993). Las plantas femeninas de *Ch. pinnatifrons* ubicadas en el BSJB, a diferencia de las del BNMZ presentan numerosas plántulas a su alrededor, lo cual evidencia una producción y germinación de semillas superior, consecuencia probablemente de la mayor disponibilidad de luz y una menor incidencia de depredadores en dicho sitio. En el período de estudio, los autores observaron abundantes polinizadores entomófilos (coccinélidos, dípteros e himenópteros) en el BSJB. La presencia de estos insectos, aunada a la abundante producción de cápsulas en *M. miniata* y *P. cardiantha*, y de drupas en el caso de *Ch. pinnatifrons*, demuestran que los polinizadores no constituyen un factor limitante para estas especies en el BSJB.

Es importante hacer énfasis en el hecho que las seis especies estudiadas exhiben patrones fenológicos sincronizados entre ambos sitios, a pesar de las diferencias que éstas presentan en cuanto a grupo taxonómico, forma de vida y mecanismos de adaptación a la sequía. Las diferencias observadas se relacionan mayormente con el tamaño de los individuos, y no con su procedencia. Esta sincronización sugiere, como señalan Eendex *et al.* (2006) que dichos eventos probablemente responden

a procesos de regulación genética aunados a respuestas al fotoperíodo, y en menor grado a las condiciones microclimáticas.

Los resultados obtenidos permiten concluir que *P. cardiantha*, *M. miniata*, *P. rhombea*, *Ch. pinnatifrons* y *C. caracasana* constituyen especies potencialmente apropiadas para emprender proyectos de restauración ecológica en bosques secundarios andinos. Esta inferencia se apoya en su capacidad de adaptación a condiciones de menor humedad, característica de bosques secundarios, su mantenimiento de la fertilidad (evidente por su producción de propágulos) y la estabilidad de sus patrones fenológicos. Estos resultados demuestran que si el dosel de un bosque secundario proporciona un microclima similar al del ecosistema de origen, puede minimizar la demanda evaporativa de la atmósfera y proporcionar un hábitat apropiado para la introducción de especies como señalan Ehrlinger y Sandquist (2006). En el caso de *Maxillaria miniata*, *Pleurothallis cardiantha* y *Peperomia rhombea*, la presencia de tejidos especializados en el almacenamiento de agua (Ely et al. 2007, Ely y Torres, 2007), aunados a estrategias fisiológicas desarrolladas para minimizar las pérdidas de agua (fotosíntesis CAM) facilitan su sobrevivencia y adaptabilidad, razón por la cual las epífitas suculentas constituyen candidatas muy apropiadas para iniciar proyectos de restauración ecológica, seguidas de especies del sotobosque, como es el caso de las palmas y los helechos arborescentes, al menos en zonas donde el régimen de precipitaciones no difiera de manera importante.

En este estudio, el área restaurada está relativamente cerca del ecosistema de origen, lo cual implica un régimen de precipitaciones muy similar; el hecho que los años 2004-2004 fuesen particularmente húmedos probablemente contribuyó a minimizar las diferencias en la respuesta fisiológica de estas especies en ambas localidades. Es de esperar que bajo sequías más severas, las especies C3 resulten más afectadas, y de manera particular, las de hábito epífita.

También es importante destacar que los métodos empleados en este estudio, basados en el comportamiento hídrico y fenológico de las especies, resultan herramientas apropiadas y factibles que aportan información ecológica, a la vez permiten evaluar las posibilidades futuras de las especies en el ecosistema en restauración,

más allá de la evaluación de la supervivencia de las especies después de un periodo determinado a partir del trasplante.

A pesar de su mayor sensibilidad al traslado, sería recomendable considerar la introducción de especies más exigentes, una vez que hayan mejorado las condiciones microclimáticas de la vegetación secundaria. Otra alternativa es la de complementar el proceso de restauración creando microhábitats favorables (riego por microaspersión) para el establecimiento de especies más sensibles, pues la restauración de la diversidad del ecosistema puede verse comprometida si se ignoran dichas especies (Pywell et al. 2003). De acuerdo con Foster (2001) y nuestros resultados, las especies CAM tolerarán mejor reducciones de humedad relativa del aire, nubosidad e incremento de temperatura, por lo que es factible asumir que sean las menos afectadas a largo plazo bajo posibles escenarios de cambio climático.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al TSU Ely Saúl Borregales del Centro Jardín Botánico por su valiosa ayuda en las salidas de campo y al CDCHT-ULA, Mérida, Venezuela, por el financiamiento recibido a través del proyecto C-1181-03-01-C.

## REFERENCIAS

- AIDE, T. M. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology* 74: 455-466.
- ALLISON, S. K. 2004. What do we mean when we talk about ecological restoration? A inquiry into values. 16 th International Conference, Society for Ecological Restoration, August 24-26, p. 1-5. Victoria, Canada.
- ARENS, N. C. 2001. Variation in performance of the tree fern *Cyathea caracasana* (Cyatheaceae) across a successional mosaic in an andean cloud forest. *American Journal of Botany* 88(3): 545-551.
- ATAROFF, M. y F. RADA. 2000. Deforestation impact on water dynamics in a Venezuelan Andean cloud forest. *Ambio* 29: 238-242.
- ATAROFF, M. y T. SCHWARZKOPF, T. 1993. Leaf production, reproductive patterns, field germination and seedling survival

- in *Chamaedorea bartlingiana*, a dioecious understory palm. *Oecologia* 92: 250-256.
- BENZING, D. H. 1987. Vascular epiphytes: Taxonomic participation and adaptive diversity. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74:183-204.
- BRUIJNZEEL, L.A. 2001. Hydrology of tropical montane cloud forest: a reassessment. *Land Use and Water Resources Research* 1: 1.1-1.18.
- BRUIJNZEEL, S. y HAMILTON, L.S. 2001. Decision time for cloud forests. IHP Humid Tropics Programme Series No.13. Paris, France, UNESCO.
- CAVELIER, J. 1995. Reforestation with native tree *Alnus acuminata*: effects on phytodiversity and species richness in an upper montane rain forest area of Colombia. pp. 125-137. In: Hamilton, L. S., Juvik, J. O. & F. N. Scatena (Eds.): *Tropical montane cloud forests. Ecological studies*, Vol. 110. Springer, New York.
- CAVELIER, J. y G. VARGAS. 2002. Procesos hidrológicos. En: Guarigata, M. R. & G. Kattan (Eds.). 2002. *Ecología y conservación de los bosques neotropicales*. pp. 145-166. Ediciones LUR. Costa Rica.
- DAMA. 2002. Protocolo Distrital de Restauración Ecológica. Fundación Bachaqueros. Bogotá, Colombia.
- EENDEX, J., HOMEIER, J., CUEVA ORTIZ, E., EMCK, P.S., BRECKLE, W., RICHTER, M. y E. BECK, 2006. Seasonality of weather and tree phenology in a tropical evergreen mountain rain forest. *International Journal of Biometeorology* 50, 370-384.
- EHRLINGER, J.R. y D.R. SANDQUIST, 2006. Ecophysiological constraints on plant responses in a restoration setting. En *Foundations of Restoration Ecology*, D.A. Falk, M. A. Palmer y J.B. Zedler, Eds. Islandpress.
- ELY, F., F. TORRES, F. RADA y Y. LEÓN. 2007. Estudio morfo-anatómico de dos orquídeas de una selva nublada tropical. *INTERCIENCIA* 32(6), 410-418.
- ELY, F. y F. TORRES. 2007. Anatomía foliar comparada de dos epifitas suculentas de la selva nublada de Venezuela. XVII Congreso Venezolano de Botánica. *Revista de la Facultad de Agronomía de La Universidad del Zulia* 284-287.
- ENGWALD, S. 1999. Diversität und Ökologie der Epiphyten eines Berg- und eines Tieflandregenwaldes in Venezuela. Diss., Libri BoD, Norderstedt: 412 S.
- ENGWALD, S., SCHMIT-NEUERBURG, V. y W. BARTHLOTT (2000): Epiphytes in rain forests of Venezuela - diversity and dynamics of a biocenosis.- En: Breckle, S.W., Schweizer, B. y U. Arndt (Eds.): *Results of worldwide ecological studies. Proceedings of the 1st Symposium by the A.F.W Schimper-Foundation - from H. and E. Walter -Hohenheim, Oktober 1998.- Stuttgart-Hohenheim, Verlag Günter Heimbach (ISBN 3-9805730-2-8): 425-434.*
- FOSTER, P., 2001. The potencial negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth Science Reviews* 55, 73-106.
- GOLDSTEIN, G., MEINZER, F. D. y J. L. ANDRADE. 2002. El flujo de agua en los árboles del dosel: mecanismos y patrones. En: Guarigata, M. R. & G. Kattan (Eds.). *Ecología y conservación de los bosques neotropicales*. pp. 252-270. Ediciones LUR. Costa Rica.
- HERRERA, A., FERNÁNDEZ, M. D. y M. A. TAISMA. 2000. Effects of drought on CAM and water relations in plants of *Peperomia carnevalii*. *Annals of Botany* 86, 511-517.
- HOFSTEDE, R., GROENEDIJLK, J. R., COPPUS, R., FEHSE, J. C., y J. SEVINK. 2002. Impact of Pine plantations on soils and vegetation in the Ecuadorian High Andes. *Mountain research and Development* 22(2): 159-167.
- HOLDRIDGE, L. R. 1967. *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center. San José, Costa Rica.
- LAMBERS, H., S.F. CHAPIN y T.L. PONS, 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer, 540 p.
- LAMPRECHT, H. 1958. *Der Gebirgsnebelwald der venezolanischen Anden*. Schweizer. Zeitschrift für Forstwesen. 109, 89-115.
- MARTÍNEZ-GANZA C. y HOWE, H. F. 2003. Restoring tropical diversity: beating the time tax on species loss. *Journal of Applied Ecology* 40,423-429.
- McCune, B. and M. J. Mefford. 1999. PC-ORD for Windows. In: *MjM Software Design*, Gleneden Beach, Oregon.
- MELI, P. 2003. Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia* 28,581-586.
- MURCIA, C. 1997. Evaluation of Andean alder as a catalyst for the recovery of tropical cloud forests in Colombia. *Forest Ecology and Management* 99:163-170.
- MYERS, N., RUSSELL, A. MITTERMEIER, C.G., MITTERMEIER, G., DA FONSECA, A. B.

- y J. KENT, 1999. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.
- NADKARNI, N.M. y SOLANO. 2002. Potential effects of climate change on canopy communities in a tropical cloud forest: an experimental approach. *Oecologia* 131, 580-586.
- OOSTERHOON, M. y M. KAPPELLE. 2000. Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud Forest. *Forest Ecology & Management* 126, 291-307.
- PALMAVEN, S.A. 1990. Estudio de suelos con fines de fertilidad del área del Jardín Botánico de Mérida. Región II de asistencia Técnica para La Facultad de Ciencias, ULA, Mérida. p 42.
- PYWELL, R.R., BULLOCK, J. M., ROY, D.B., WARMAN, L., WALKER, K. J. y ROTHERY, P. 2003. Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology* 40, 65-77.
- RAMÍREZ, N. 1997. Biología reproductiva de especies nativas para la recuperación de áreas degradadas: métodos y significado. *Acta Botánica Venezolánica* 20, 43-66.
- RUIZ-JAEN, M.C. y AIDE, T. M. 2005. Restoration Success: How is it being measured? *Restoration Ecology* 13, 569-577.
- SANTOS, N. (2006). Intercambio de gases y producción de materia seca en raíces de variedades de apio (*Arracacia xanthorrhiza* Bancr). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- SARMIENTO, G., MONASTERIO, M., AZÓCAR, A., CASTELLANO, E. y J. SILVA. 1971. Estudio integral de la cuenca de los ríos Chama y Capazón. Subproyecto N° 111. *Vegetación Natural*. U. L. A. Facultad de Ciencias. Mérida. Venezuela.
- SCHNEIDER, J. 2001. Diversity, structure and biogeography of a successional and mature upper Montane Rain forest of the Venezuelan Andes (La Caña, Valle San Javier, Mérida State). Der Andere Verlag. Frankfurt. Germany. 371 p.
- SCHNEIDER, J., GAVIRIA, J. y G. ZITKA. 2003. Inventario de un Bosque altimontano húmedo en el Valle de San Javier, Edo. Mérida, Venezuela. *PLANTULA* 3(2): 65-81.
- SCHWARZKOPF, T. 1985. Patrones de distribución en plantas del sotobosque de una Selva Nublada. Tesis de Licenciatura. Universidad de Los Andes. Mérida. Venezuela.
- SCHWARZKOPF, T. 2003. Biophysical characterization of Cloud Forest vegetation in the Venezuelan Andes. Ph. D. Thesis, Cornell University. Ithaca, USA.
- SCHWARZKOPF, T. 2010. Are cloud forest tree structure and environment related in the Venezuelan Andes? *Austral Ecology*. En prensa.
- SINGARAYER, K. y WESTBROOK, M. E. 2004. Restoration on abandoned tropical pastureslands- do we know enough? *Journal for Nature Conservation* 12, 85-94.
- STANDMULLER, T. 1987. Los Bosques nublados en el trópico húmedo. *CATIE*. Costa Rica. 85 p.
- TING, I. P. 1985. Crassulacean acid metabolism. *Annual Review of Plant Physiology* 78, 246-249.
- TYREE, M. y H. HAMMEL. 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *Journal of experimental Botany* 23:, 267-282.
- VARESCHI, V. 1980. *Ecología de la Vegetación Tropical*. Edición Especial de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Caracas. Venezuela.
- WALKER, R. y ATAROFF, M. 2004. Nutrientes en el dosel. *Lyonia* 7(2): 7-14.
- ZOTZ, G. 2004. How prevalent is crassulacean acid metabolism among vascular epiphytes? *Oecologia* 138, 184-192.
- ZOTZ, G. y J. L. ANDRADE. 2002. La ecología y fisiología de las epífitas y hemiepífitas. En: Guariguata, M. R. & G. Kattan (Eds.). *Ecología y conservación de los bosques neotropicales*. pp. 271-296. Ediciones LUR. Costa Rica.

---

Recibido 5 de mayo de 2010

Aceptado 2 de diciembre de 2010