
**GRUPOS FUNCIONALES DE PLANTAS
CON POTENCIAL USO PARA LA RESTAURACIÓN EN BORDES
DE AVANCE DE UN BOSQUE ALTOANDINO**

**Plant Functional Groups of Potential Restoration Use in Advancing
Edges of High Andean Forests**

CAROLINA CASTELLANOS-CASTRO¹, Bióloga, M.Sc.;

MARÍA ARGENIS BONILLA¹, Ph. D.

¹ Grupo de Investigación “Biología de Organismos Tropicales”,
Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional
de Colombia, Sede Bogotá, Colombia.

Autor para correspondencia: carcastellanos@yahoo.es, Grupo de
Restauración Ecológica, Universidad Nacional de Colombia.
mabonillag@unal.edu.co.

Presentado 9 de diciembre 2009, aceptado 23 de julio 2010, correcciones 8 de febrero 2011.

RESUMEN

El estudio de grupos funcionales de plantas es una herramienta útil en la identificación de características ecológicas de importancia en la regeneración de una comunidad. El objetivo de este estudio fue la identificación de grupos funcionales de plantas en bordes de avance de un bosque alto andino y la evaluación de su importancia en el curso de la sucesión secundaria en pastizales abandonados. Con base en levantamientos de vegetación de 10 x 10 m para el estrato arbóreo-arbustivo y de 1 x 1 m para el estrato herbáceo, y la revisión de atributos vitales de las especies registradas, se realizó una clasificación multivariante de las especies en grupos emergentes de plantas. Los atributos más importantes para la clasificación de los grupos emergentes fueron el método de dispersión y la ramificación basal de tallo; adicionalmente se presentaron diferencias entre los grupos del estrato arbustivo-arbóreo en la presencia de propagación vegetativa, el área foliar específica y el cociente altura/diámetro a la altura del pecho. Se definieron cuatro grupos para las especies de estrato herbáceo y cinco para las del estrato arbustivo-arbóreo, los cuales reúnen especies con estrategias de colonización similares. Dentro de los grupos definidos, las especies herbáceas dispersadas por diversos medios abióticos, las especies arbustivas con ramificación basal dispersadas por viento y las especies dispersadas por aves representan estrategias claves en la colonización del área de potrero adyacente dominada por *Holcus lanatus* y en la facilitación del establecimiento de especies del bosque secundario.

Palabras clave: regeneración natural, atributos vitales, estrategias colonización, Colombia.

ABSTRACT

The study of plant functional groups constitutes a useful tool in the identification of ecological characteristics relevant in community regeneration. The aim of this study was

to identify plant's functional groups in high Andean forest advance edges and to evaluate their role during secondary succession in abandoned pasturelands. Based on 10 x 10m vegetation releves for the shrubby-arboreal stratum and 1 x 1 m plots for the herbaceous stratum and the revision of vital attributes for each of the species found, this study uses a multivariate approach to construct a trait-based emergent group's classification. The most important attributes in the definition of the groups were the dispersion mechanism and the presence of basal trunk ramification in woody species; in addition differences in the presence of vegetative propagation, specific leaf area index and the ratio height/diameter at breast height were found between groups of the shrubby-arboreal stratum. Four distinct groups were defined in the herbaceous layer and five in the shrubby-arboreal layer, each group contains species with similar colonization strategies. Among the defined groups, the herbaceous species dispersed by various abiotic factors, the shrubby species with basal ramification and dispersed by wind and the species dispersed by birds constitute key strategies in forest recovery in adjacent abandoned pasturelands dominated by *Holcus lanatus*, and facilitate the establishment of secondary forest species.

Key words: natural regeneration, vital attributes, colonization strategies, Colombia.

INTRODUCCIÓN

La diversidad funcional ha sido resaltada como un componente importante de la biodiversidad y un determinante de los procesos ecosistémicos (Noble y Slater, 1980; Tilman *et al.*, 1997; Wardle *et al.*, 1997; Wardle *et al.*, 2000; Díaz y Cabido, 2001). En términos generales, se define como la presencia y abundancia relativa de los rasgos funcionales de los organismos presentes en un ecosistema (Díaz y Cabido, 2001) y puede medirse en términos de atributos o grupos funcionales. Los atributos funcionales son las características de un organismo que se consideran relevantes en relación con su respuesta al ambiente y/o su efecto en el funcionamiento del ecosistema (Díaz y Cabido, 2001). Las especies que comparten el estado o nivel de varios atributos pueden conformar un grupo funcional y al igual que los atributos, pueden ser definidos respecto a su contribución a los procesos ecosistémicos o por la respuesta de las especies a cambios en las variables ambientales (Lavorel *et al.*, 1997). Aunque este concepto se aplica de forma general a todos los organismos que se encuentran en un ecosistema, la gran mayoría de estudios se centran en la comunidad vegetal debido a la mayor facilidad para obtener información y diseñar experimentos de corto y mediano plazo.

En las últimas décadas este enfoque se ha usado para estudiar cambios en la abundancia de rasgos o grupos funcionales en ambientes contrastantes y evaluar el efecto de diferentes factores en el ensamblaje de las comunidades vegetales, incluyendo la respuesta a disturbios (Noble y Slatyer, 1980; McIntyre *et al.*, 1995; Vargas-Ríos, 1997; Lavorel *et al.*, 1997), la colonización de ambientes modificados antropogénicamente (Verheyen *et al.*, 2003), la respuesta de comunidades vegetales a múltiples factores ambientales (Deckers *et al.*, 2004) e incluso, con el fin de hacer predicciones sobre el efecto de los cambios climáticos resultado del calentamiento global en las comunidades (Díaz y Cabido, 1997).

En el área de restauración ecológica, el estudio de la diversidad funcional posee un alto potencial al brindar información útil sobre los atributos que caracterizan a las especies que colonizan y participan en la regeneración natural y que serían buenas candidatas para ser reintroducidas en ambientes modificados (Pywell *et al.*, 2003).

Según la teoría de filtros ecológicos en el ensamblaje de comunidades, las especies que están involucradas en las fases iniciales del proceso de regeneración deben sobrellevar diferentes filtros para su establecimiento (Hobbs y Norton, 2004), entre los que se encuentran limitaciones para la dispersión, competencia con pastos exóticos y condiciones ambientales más drásticas que en el interior del bosque (e.g. mayor temperatura, luminosidad, menor humedad; Williams-Linera *et al.*, 1998; Holl, 1999). La comunidad pionera resultante debe entonces caracterizarse por atributos vitales que resultan en una alta capacidad de colonización y competencia con las especies que dominan los paisajes transformados, características deseables en etapas iniciales de una estrategia de restauración (Oosterhoorn y Kappelle, 2000).

En este contexto, son de particular interés los bordes, límites entre diferentes tipos de parches de cobertura (Ries *et al.*, 2004) y dentro de estos aquellos que se establecen entre fragmentos de vegetación natural y áreas modificadas. Aunque el estudio de los bordes se ha centrado en especial en el efecto de cambios ambientales sobre las comunidades de interior (Didham y Lawton, 1999; Ries *et al.*, 2004; Harper *et al.*, 2005), también son una oportunidad para identificar el efecto del bosque sobre las áreas adyacentes.

La zona de interés de este estudio corresponde a los límites entre dos tipos de vegetación contrastantes, el bosque altoandino, ubicado sobre los 3.000 m, y los sistemas de pastizales para ganadería de leche en el sistema andino colombiano. Actualmente, en la cordillera Oriental de Colombia, cerca del 50% del área original de bosque andino, en términos generales, se ha reemplazado por pastizales para ganadería de leche, cultivos de papa, plantaciones y áreas urbanas (Armenteras *et al.*, 2003). Las áreas de bosque conservadas se encuentran altamente fragmentadas, situación que ha impulsado el desarrollo de estrategias de restauración bajo diferentes escenarios, entre estos la reconexión de fragmentos (Camargo y Salamanca, 2000; Lozano-Zambrano, 2009). Las áreas de borde entre bosque altoandino y pastizales puede resultar en diferentes comunidades vegetales según la historia de disturbio (Montenegro y Vargas, 2008). Zonas con un grado alto de disturbio pueden resultar en bordes paramizados donde dominan especies de páramo y subpáramo que detienen la sucesión de comunidades altoandinas mientras que en zonas con menor disturbio se presentan bordes de chusque (*Chusquea scandens*) y bordes antiguos, siendo estos últimos los que mejor reflejan procesos de regeneración autónoma del bosque. La vegetación secundaria que se establece en los bordes antiguos invade en el transcurso del tiempo los pastizales abandonados y en menor medida el bosque maduro cercano, de tal manera que el ecotono del borde del bosque se difumina y simultáneamente induce procesos de recuperación en los terrenos del pastizal más alejados (Oosterhoorn y Kappelle, 2000), formando lo que se conoce como bordes de avances, caracterizados por poseer una vegetación densa que declina gradualmente en altura desde el punto de creación del eje y el punto de mantenimiento del mismo, que se encuentra varios metros alejados (Murcia, 1995).

Los objetivos de este trabajo fueron caracterizar la vegetación de los bordes de avance de un bosque alto andino, evaluar los rasgos de historias de vida de las especies vege-

tales presentes y con base en estos atributos diferenciar grupos funcionales. A partir de esta clasificación y de los patrones de presencia y abundancia de especies se caracteriza el papel de diferentes grupos en el proceso de regeneración en un pastizal abandonado y sus implicaciones para la restauración del bosque altoandino en la cordillera Oriental de Colombia.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se encuentra ubicada en la sección de la cuenca alta del río Blanco (La Calera, Cundinamarca, Colombia) a una altitud de 3.000 msnm. El sector hace parte del Parque Nacional Natural Chingaza localizado en la cordillera Oriental de Colombia (NE Bogotá, entre los 4° 51' - 4° 20' N y los 73° 30' - 73° 55' O).

La precipitación media anual es de 2.700 mm, con una distribución que muestra un solo pico de lluvias intensas entre los meses de mayo y agosto, durante los cuales se precipita cerca del 60% del total anual; los meses de diciembre a febrero son los menos lluviosos, representando apenas entre el 9 y el 17% del total anual (Vargas y Pedraza, 2004). La temperatura media anual oscila entre los 6,7 y 7,9 °C, con una variación mínima entre el mes más cálido y el más frío y en cambio, una variación térmica diaria alta que puede alcanzar 25 °C en los meses de diciembre a febrero (época seca) y 13 °C en los meses de junio a agosto (época de lluvias); además durante todo el año se registran valores de temperatura mínima por debajo de los 0 °C (Vargas y Pedraza, 2004). La humedad relativa presenta valores que sobrepasan el 80% durante todo el año, manteniéndose con frecuencia entre el 85 y 90% y la evaporación se sitúa por debajo de los 70 mm anuales (Franco-R *et al.*, 1986; Vargas y Pedraza, 2004).

Los suelos en la zona son inceptisoles, de la asociación *Humic Dystrudepts*, *Andic Dystrudepts* y *Humic Lithic Dystrudepts*, suelos profundos a superficiales, bien drenados, con texturas finas a moderadamente gruesas, reacción extremadamente ácida, mediana saturación de aluminio y fertilidad baja a moderada, formados a partir de un material parental de rocas clásticas limoarcillosas y arenosas (IGAC, 2000). En la región esta asociación de suelos se encuentra en zonas de climas fríos a muy fríos y en crestones, relieves con cimas agudas y flancos estructurales inclinados resultado de la degradación de fallamientos de pliegues anticlinales y sinclinales.

La vegetación de bosque alto andino en la zona está dominada por encenillos (*Weinmannia* spp.) y corresponde a la asociación fitosociológica *Drimio granadensis-Weinmannietum microphyllae* (Rangel-Ch y Ariza-N, 2000). En el estrato arbóreo que alcanza los 15 m de altura, son elementos importantes *Weinmannia microphylla* y *Drimys granadensis*. En el límite superior de la distribución (3.500-3.600 msnm) dominan *Escallonia myrtilloides*, *Myrsine depends* e *Ilex kanthiana*. Además de las especies que dan nombre a la asociación, otras características son *Brunellia colombiana*, *Clethra fagifolia*, *Clethra fimbriata*, *Clusia multiflora*, *Clusia alata*, *Gaiadendron punctatum*, *Geisanthus andinus*, *Hedyosmum* spp., *Hesperomeles goudotiana*, *Miconia* spp., *Oreopanax bogotensis* y *Oreopanax floribundum* (Vargas y Pedraza, 2004).

En el parque el bosque altoandino se presenta en forma de parches en terrenos escarpados con pendientes fuertes (Rangel-Ch y Ariza -N, 2000). Con base en fotografías aéreas de 1987 se observó que el bosque en la zona de muestreo se presenta como un

área extensa de cobertura vegetal continua que limita con las áreas de pastizales para ganadería. El terreno fue usado comúnmente para pastoreo y desde la formación del parque hace unos 30 años se disminuyó esta práctica, aunque aún se pasean algunos individuos vacunos por la zona, no siendo mayor la densidad a 1 ind/100 km². No se encontraron fotos más recientes en la zona pero se esperaría que con la compra de terrenos en el parque y la disminución de la ganadería, el área de bosque se haya extendido y formado los bordes de avance objeto de estudio. Los límites entre bosque y pastizal actualmente se presentan de una manera progresiva, pasando de vegetación boscosa alta con dosel cerrado a áreas con vegetación arbustiva de menor altura (6 m) y con un dosel abierto hasta finalmente encontrar las áreas de pastizales abiertos.

CARACTERIZACIÓN DE LA VEGETACIÓN

El estudio se llevó a cabo entre los meses de diciembre de 2004 y junio del 2005. La vegetación del borde se caracterizó usando un muestreo aleatorio estratificado. El estrato arbustivo y arbóreo se registró en seis parcelas de 10 m x 10 m, área mínima según (Vargas y Zuluaga, 1980) para levantamientos de vegetación de bosque altoandino. Las parcelas se ubicaron en el borde de avance en dos grupos distanciados entre sí 150 m, cada grupo consistió de tres parcelas separadas en promedio 40 m. En cada parcela se registraron altura (h), diámetro a la altura del pecho (DAP) y cobertura de todos los individuos con altura superior a 1 m y DAP > 1 cm. La estimación de la cobertura se realizó midiendo los dos ejes principales de la copa del individuo y el área se calculó usando la fórmula de un óvalo. La vegetación herbácea se registró en cuatro cuadrantes de 1 m² ubicados en los cuatro extremos de las parcelas, en cada uno se midieron altura promedio y porcentaje de cobertura de todas las especies con una altura menor a 1 m. La cobertura se estimó mediante conteo de cuadros de 10 x 10 cm, equivalentes al 1% del área del cuadrante. Se recolectaron ejemplares de todas las especies encontradas en el área para su identificación y depósito en el Herbario Nacional Colombiano (COL).

Para cada especie registrada se tomó una muestra aleatoria en promedio de cinco hojas maduras completamente desarrolladas de un individuo adulto, usualmente del mismo individuo del que se tomó la muestra botánica; en siete casos sólo se tuvo disponible una hoja (*Carex pichinchensis*, *Chusquea* sp., *Clusia* cf. *multiflora*, *Espeletia* sp., *Hypericum thuyoides*, *Oreopanax bogotensis*, *Oxalis spiralis*). El área foliar (AH) fue determinada usando el equipo LICOR Modelo LI-3000A, las hojas fueron secadas al menos por 48 horas en un horno a 70 °C, la masa determinada y se calculó el área foliar específica (AFE).

ANÁLISIS DE DATOS

Se construyó una curva de acumulación de especies a partir de los datos registrados en las parcelas de 10 x 10 m, por un lado y los cuadrantes de 1 x 1 m por el otro. La matriz de presencia – ausencia de especies fue analizada en el programa EstimateS Versión 8.2.0 (Colwell, 2006), adicionalmente se estimó el número de especies posible usando los índices de diversidad ICE y Chao2.

El análisis de patrones de asociación de especies se realizó mediante un escalamiento multidimensional no métrico (NMMS) usando como medida de similitud el índice Raup-Crick (Raup y Crick, 1979) para datos de presencia-ausencia. En el caso de las

especies del estrato herbáceo se consideraron 24 cuadrantes (cuatro en cada parcela) y en el caso de especies del estrato leñoso seis parcelas. Los análisis se realizaron en el programa PAST v.1.69 (Hammer *et al.*, 2007).

Para la clasificación de especies en grupos funcionales se construyeron dos matrices de especies vs atributos, haciendo diferenciación de especies según el estrato ocupado, la primera matriz con las especies del estrato herbáceo registradas en los cuadrantes de 1 m x 1 m y la segunda con las especies de estrato arbustivo-arbóreo muestreadas en las parcelas de 10 m x 10 m.

Los atributos se seleccionaron de acuerdo a tres criterios: que se relacionaran con estrategias exitosas de reproducción o vegetativas para la colonización de nuevos ambientes (e.g. producción de semillas, tipo de dispersión, crecimiento estolonado), que permitieran diferenciar formas de vida (e.g. altura, inmovilización carbohidratos) y que fueran de fácil registro en campo o que la información estuviera disponible en la literatura.

Cinco atributos están relacionados con estrategias reproductivas, dos con características de las hojas, cuatros con rasgos vegetativos, tres con el tipo de crecimiento de la planta y dos con su abundancia y frecuencia. En el anexo 1 se listan los 17 atributos seleccionados, especificando el tipo de variable y la categorización utilizada.

Con base en la matriz de similitud, las especies fueron agrupadas jerárquicamente en grupos emergentes usando el método UPGMA. La similitud entre especies se calculó mediante el índice de similitud de Gower que combina diferentes tipos de descriptores y procesa cada uno de acuerdo a su tipo matemático discriminando descriptores binarios, multiestado y numéricos (Legendre y Legendre, 1998). Los análisis se realizaron con el programa MVSP 3.1 (Kovach, 2009).

RESULTADOS

En el borde del bosque se encontraron 70 especies distribuidas en 54 géneros y 30 familias; cinco morfoespecies no fueron identificadas. Las familias que presentaron el mayor número de géneros y especies fueron Asteraceae, Poaceae, Melastomataceae, Ericaceae y Rosaceae (Tabla 1). Se presentaron tres registros nuevos para el parque, *Borreria verticillata* (L). G. Mey, *Palicourea lyrastipula* Wernham, y *Tropeolum trilobum* Turcz.

Familia	Géneros	Especies	Géneros	Especies
Asteraceae	8	13	<i>Ageratina</i>	3
Poaceae	5	5	<i>Baccharis</i>	3
Melastomataceae	3	5	<i>Carex</i>	2
Ericaceae	4	4	<i>Juncus</i>	2
Rosaceae	3	4	<i>Lachemilla</i>	2
Rubiaceae	3	3	<i>Miconia</i>	2
Caryophyllaceae	2	2	<i>Monochaetum</i>	2
Clusiaceae	2	2	<i>Weinmannia</i>	2
Polygonaceae	2	2		
Scrophulariaceae	2	2		

Tabla 1. Familias y géneros más diversos en la vegetación de los bordes de avance de un bosque altoandino en el PNN Chingaza.

En el estrato herbáceo el muestreo fue muy completo y es representativo de la diversidad de especies herbáceas estimadas, ya que el valor observado correspondió a 83,5% y 86,4% del valor estimado según los índices ICE y Chao2, respectivamente (Fig. 1A). En el estrato arbustivo-arbóreo por el contrario, el valor observado correspondió a 25,8% y 40% del valor estimado respectivamente (Fig. 1B). Varias especies sólo se registraron en una parcela, especialmente en el estrato arbustivo-arbóreo (18 spp.).

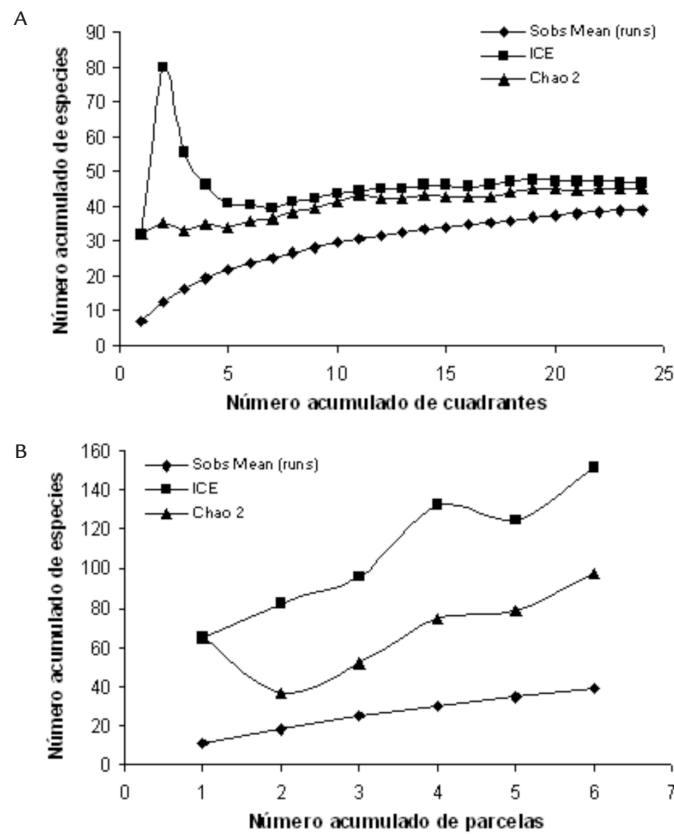


Figura 1. Curvas de acumulación de las especies de plantas registradas en los bordes de avance de un bosque altoandino. A) Estrato herbáceo, B) Estrato arbustivo-arbóreo.

ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN

La altura promedio de los individuos registrados en el estrato arbustivo-arbóreo fue de 2,6 m ($\pm 0,8$) y la altura máxima varió entre 4 y 12 m y en promedio fue de 6,8 m ($\pm 2,9$). La cobertura total de especies del estrato arbustivo-arbóreo en las parcelas varió entre 40 y 100%, y en promedio fue del 73% (± 34).

En el estrato arbóreo-arbustivo las especies más frecuentes fueron en orden de importancia: *Hesperomeles obtusifolia*, *Ageratina tinifolia*, *Miconia elaioides*, *Berberis* sp. y *Viburnum tinoides*. En el estrato herbáceo fueron: *Carex bonplandii*, *Agrostis perennans*, *Lachemilla orbiculata*, *Nertera granadensis*, *Rumex acetosella*, *Holcus lanatus* e *Hypochaeris radicata*.

En el estrado herbáceo se observó un gradiente de asociación de las especies que corresponde con una variación gradual de la regeneración del bosque (Fig. 2). En el extremo izquierdo del primer eje de coordenadas se encontró *Holcus lanatus*, la cual en campo se encontró asociada a *Carex bonplandi*, *Hydrocotyle bonplandii*, *Plantago australis* y *Lachemilla orbiculata* con valores de dominancia altos y en menor grado a *Geranium sibbaldioides*, *Hypochaeris radicata*, *Rumex acetosella* y *Trifolium repens*. Este caso se presentó en zonas con baja cobertura arbustiva y en algunos casos con vestigios de ramoneo.

En las zonas de borde donde no hubo presencia de *Holcus lanatus* se registró mayor cobertura de *Nertera granadensis* y *Sibthorpia repens*, acompañadas de pastos como *Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis perennans*, *Carex pichinchensis* y *Paspalum cf. bonplandianum*, además de especies raras como *Arenaria lanuginosa*, *Oxalis cf. spiralis* y *Stellaria cuspidata* y un componente de trepadoras representado por *Munnozia senecionides* y *Tropaeolum trilobum*. Estas especies se ubicaron en el extremo derecho del primer eje de coordenadas (Fig. 2), y se asociaron en campo con zonas más sombreadas, con mayor cobertura de hojarasca y presencia de briofitos.

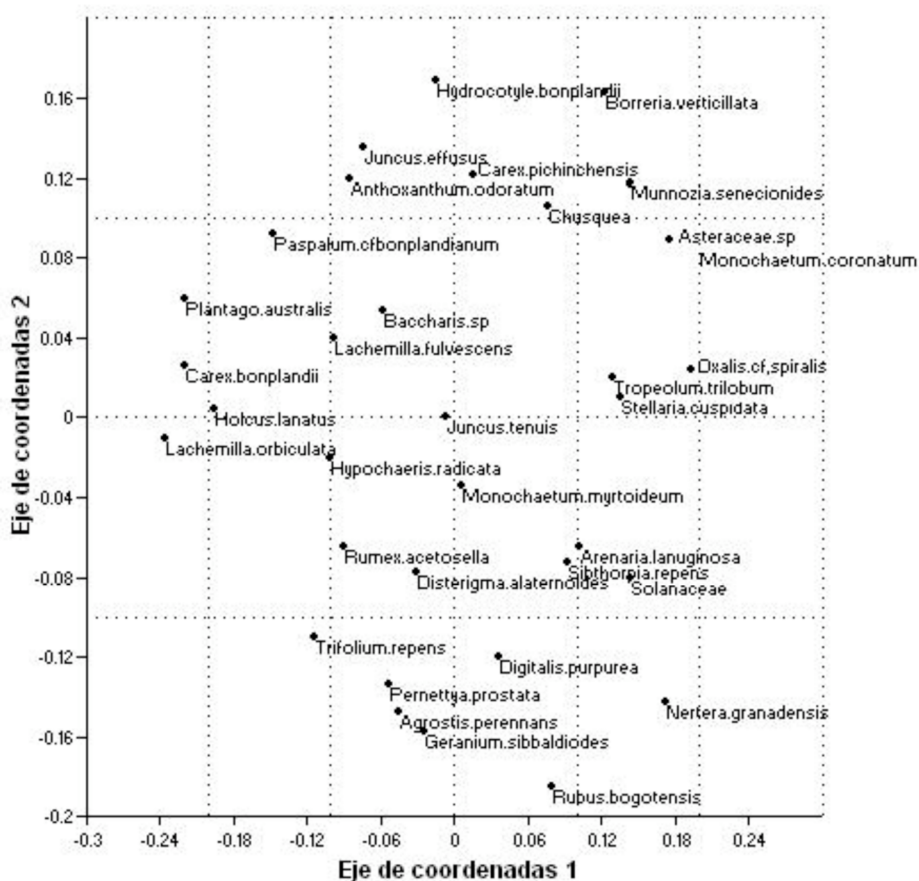


Figura 2. Análisis de escalamiento no métrico para las especies del estrado herbáceo.

En el estrato arbustivo-arbóreo leñoso no se observaron patrones claros de asociación ni indicios de gradientes (Fig. 3). Aún así, se debe mencionar que en los bordes de avance con estrato subarbóreo poco desarrollado se encontraron árboles de especies como: *Clusia* cf. *multiflora*, *Drimys granadensis*, *Lepechina conferta*, *Macleania rupestres*, *Monnina* sp. y *Monticalia pulchella*. En bordes con componente arbóreo y subarbóreo se encontraron individuos de *Escallonia myrtilloides*, *Palicourea lyrastipula*, *Myrcianthes rophaloides* y *Myrsine* cf. *guianensis* y en casos de dosel cerrado, aparecen lianas del género *Cestrum* sp. e invasión de *Chusquea* sp.

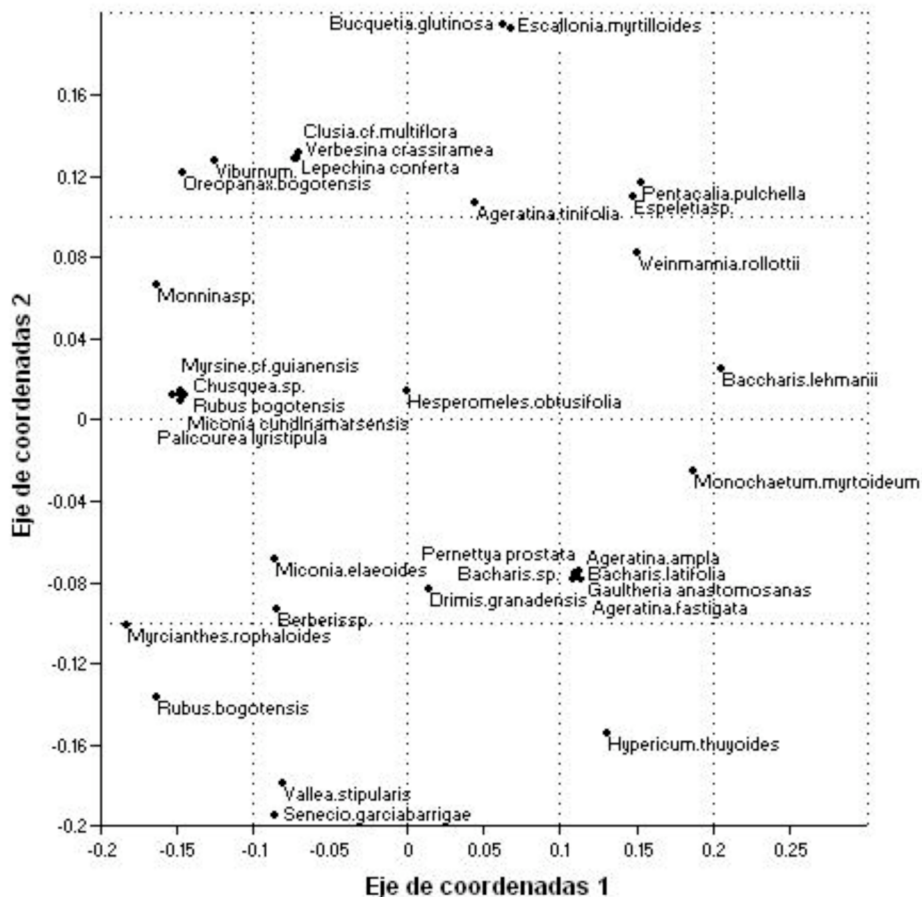


Figura 3. Análisis de escalamiento no métrico para las especies del estrato arbustivo-arbóreo.

CARACTERIZACIÓN DE GRUPOS EMERGENTES

Con base en la ocupación de los estratos, de las 70 especies registradas, 32 (45%) se encontraron en el estrato herbáceo y 39 (55%) en el estrato arbustivo-arbóreo.

En el estrato herbáceo se diferenciaron tres grupos (Fig. 3; Tabla 2): el primero está conformado por especies herbáceas asociadas al viento (anemófilas y anemócoras) de la familia Poaceae y Cyperaceae que van del estrato rasante al arbustivo con frutos

GF		Rasgos vegetativos	Rasgos reproductivos
Herbáceas asociadas al viento (8)		Vía fotosintética C3 y C4. AH $9,8 \pm 17,8 \text{ cm}^2$ y AFE $145,5 \pm 44,8 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$. Monocotiledóneas herbáceas. Estrato rasante a arbustivo. Pueden presentar ceras y pelos. Dominancia baja a mediana y frecuencia variable.	En general, propagación vegetativa y banco de semillas. Polinización anemófila y dispersión anemócora. Frutos pequeños con pocas semillas
Herbáceas asociadas a otros medios	Dispersión otros (13)	Vía fotosintética C3. AH $4,4 \pm 6,8 \text{ cm}^2$ y AFE $242,1 \pm 105,5 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$. Dicotiledóneas herbáceas. Estrato rasante a herbáceo. En general presenta ceras y pelos. Dominancia en general baja y frecuencia variable.	En general, presentan propagación vegetativa y forman banco de semillas. En general polinización entomófila y dispersión por otros medios. Frutos pequeños a medianos en general con pocas semillas.
	Dispersión zoócora (3)	Vía fotosintética C3 en general. AH $2,3 \pm 2,8 \text{ cm}^2$ y AFE $218,4 \pm 79,4 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$. Monocotiledóneas y dicotiledóneas herbáceas, estrato rasante. Presentan ceras y/o pelos en general. Dominancia baja y frecuencia variable.	En general, presentan propagación vegetativa y forman banco de semillas. Polinización entomófila y dispersión zoócora. En general frutos medianos con pocas semillas.
Leñosas y semileñosas (6)		Vía fotosintética C3. AH $8,0 \pm 9,8 \text{ cm}^2$ y AFE $141,0 \pm 68,2 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$. Dicotiledóneas semileñosas y leñosas generalmente ramificadas. Estrato rasante a herbáceo. Pueden presentar ceras y pelos. Dominancia y frecuencia bajas.	No forman banco de semillas. Algunas presentan propagación vegetativa. Polinización entomófila y dispersión zoócora o anemócora. Fruto pequeño a mediano con pocas o numerosas semillas.

Tabla 2. Grupos funcionales de plantas para las especies del estrato herbáceo. (N): Número de especies en cada uno de los grupos, AFE: índice de área foliar específica, AH: área promedio hoja madura. Valores promedios \pm desviación estándar.

pequeños de pocas semillas y que pueden formar banco de semillas; el segundo reunió especies herbáceas con polinización entomófila y dispersión por diferentes medios, el cual se dividió de acuerdo con su forma de dispersión diferenciando especies dispersadas por zoocoria y especies dispersadas por otros medios (barocoria, hidrocoria); y el tercero que incluyó especies leñosas y semileñosas de diferentes grupos taxonómicos que no forman bancos de semillas, tienen frutos pequeños a medianos con pocas semillas y su polinización y dispersión está asociada a la fauna (entomófilas y zoócoras). Las especies que conforman este último grupo no corresponden a plántulas ni individuos juveniles de especies arbustivas u arbóreas y no fueron registradas en las parcelas de 10 x 10 m, el que se encuentren en el estrato herbáceo está relacionado con su altura más no con su forma de vida.

En las especies leñosas se diferenciaron dos grupos generales, uno con las leñosas que presentan ramificación basal y otro con las leñosas no ramificadas (Fig. 4; Tabla 3). El grupo de leñosas ramificadas, se diferenció en dos subgrupos con base en el mecanismo de dispersión de los frutos, un subgrupo central dominado por especies con frutos con pocas semillas y con dispersión por anemocoria (e.g. Asteraceae) y un subgrupo que lo constituyen especies con dispersión por otros medios (e.g. zoocoria, barocoria, autocoria).

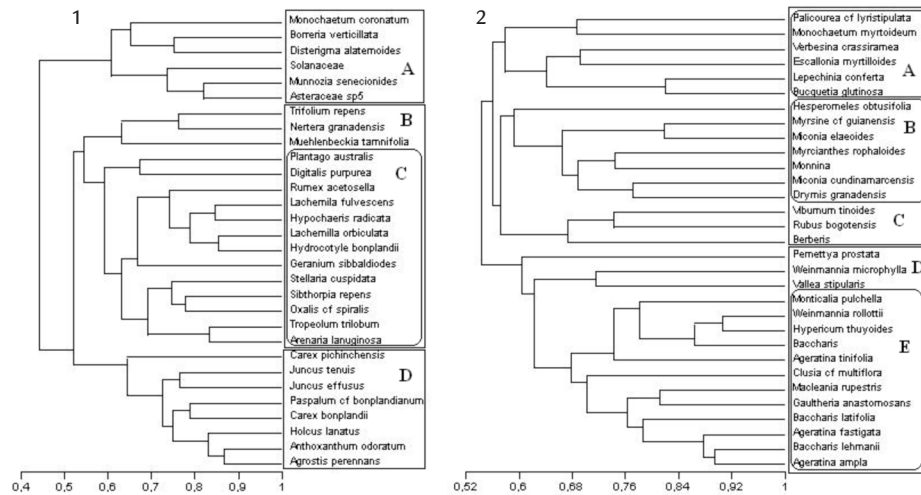


Figura 4. Cluster de grupos funcionales. 1) Estrato herbáceo, en cada recuadro se presentan los grupos funcionales diferenciados: (A) leñosas y semileñosas, (B) herbáceas dispersadas por zoocoria, (C) herbáceas especies dispersadas por otros medios, y (D) herbáceas asociadas al viento. 2) Estrato leñoso, en recuadro se presentan los grupos funcionales diferenciados: (A) leñosas no ramificadas dispersadas por medios abióticos, (B) leñosas no ramificadas dispersadas por zoocoria y sin propagación vegetativa, (C) leñosas no ramificadas dispersadas por zoocoria y con propagación vegetativa, (D) leñosas ramificadas dispersadas por varios medios y (E) leñosas ramificadas principalmente anemócoras.

El grupo de leñosas no ramificadas se diferenció también en dos subgrupos con base en el mecanismo de dispersión, uno se compone de especies con dispersión por medios abióticos y el otro subgrupo por aquellas dispersadas por zoocoria. Este último subgrupo de leñosas ramificadas dispersadas por zoocoria, se diferencia en dos subgrupos: uno con especies que presentan reproducción vegetativa y una menor AFE, y un subgrupo con especies que no presentaron propagación vegetativa y poseen una mayor AFE. En esta clasificación se excluyeron cuatro especies, *Chusquea* sp., *Espeletia* sp., *Oreopanax bogotensis* y *Senecio garciabarrigae*, las cuales a pesar de tener una altura mayor a 1 m, no presentaron crecimiento secundario en el tallo y en el cluster se diferenciaron claramente del resto de especies.

Los atributos más importantes para la delimitación de grupos emergentes en el estrato herbáceo fueron el método de dispersión y la inmovilización de carbohidratos. En el estrato arbustivo-arbóreo los factores más importantes fueron la ramificación basal de tallo, el método de dispersión y en menor medida, la presencia de propagación vegetativa, la relación A/DAP y el AFE. No se presentó una mayor influencia de alguno de los tipos de atributos (e.g. reproductivos, vegetativos) en la delimitación de grupos, aún así, los atributos de frecuencia y dominancia tuvieron baja variación considerando que la gran mayoría de especies presentaban valores bajos en ambos casos.

FRECUENCIA Y DOMINANCIA GRUPOS FUNCIONALES

Los grupos funcionales más frecuentes se determinaron en función de las especies más frecuentes y dominantes (Tabla 4). En el estrato herbáceo el grupo funcional con mayor

GF			Rasgos vegetativos	Rasgos reproductivos
Leñosas ramificadas	Principalmente anemócoras (12)	A/DAP mayor	Vía fotosintética C3. AH $22,6 \pm 23,9$ cm ² . AFE $76,4 \pm 25,4$ cm ² g ⁻¹ . Estrato arbustivo a arbóreo. A/DAP $2,3 \pm 0,4$. En general dicotiledóneas leñosas ramificadas. En general no presentan ceras y pelos. No presentan espinas. En general dominancia y frecuencia bajas.	Banco de semillas. En general presenta propagación vegetativa. Polinización entomófila y dispersión en general anemócora. En general frutos medianos con pocas semillas.
	Dispersión varios medios (3)	A/DAP r menor	Vía fotosintética C3. AH $16,5 \pm 27,5$ cm ² . AFE $129,5 \pm 64,2$ cm ² g ⁻¹ . Estrato herbáceo a arbóreo. A/DAP $0,9 \pm 0,2$. Dicotiledóneas semileñosas y leñosas ramificadas. Sin espinas, ni ceras y pelos. Dominancia y frecuencia baja.	Banco de semillas. Puede presentar propagación vegetativa. Polinización en general por entomófila y dispersión por varios medios. Frutos varios.
Leñosas no ramificadas	Dispersión abióticos (6)	Sin PV	Vía fotosintética C3. AH $30,9 \pm 42,0$ cm ² y AFE $95,2 \pm 20,3$ cm ² g ⁻¹ . Estrato arbustivo a arbóreo. A/DAP $3,0 \pm 1,0$. Dicotiledóneas leñosas, algunas presentan ramificación. Pueden presentar ceras y pelos. No presentan espinas. Dominancia y frecuencia baja.	En general no banco de semilla. No presenta propagación vegetativa. Polinización en general entomófila y dispersión por varios medios. En general frutos medianos con número de semillas variable
	Dispersión animales	PV (3) AFE menor	Vía fotosintética C3. AH $13,4 \pm 2,8$ cm ² . AFE $106,2 \pm 14,7$ cm ² g ⁻¹ . Estrato arbustivo a arbóreo. A/DAP $3,1 \pm 0,6$. Dicotiledóneas leñosas y semileñosas sin ramificación tallo. Puede presentar ceras, pelos y espinas. Dominancia baja y frecuencia mediana.	Puede presentar banco de semillas y propagación vegetativa. Polinización entomófila y dispersión zoócora. Frutos varios.
		Sin PV (7) AFE mayor	Vía fotosintética C3. AH $21,2 \pm 16,5$ cm ² . AFE $53,5 \pm 22,6$ cm ² g ⁻¹ . Estrato arbóreo. A/DAP $2,7 \pm 0,3$. Plantas leñosas en general no ramificadas. No presentan ceras y pelos. En general no presentan espinas. Dominancia baja y frecuencia variable.	En general presenta banco de semillas. En general no presenta propagación vegetativa. Polinización por varios medios y dispersión zoócora. Frutos variables.

Tabla 3. Grupos funcionales de plantas para las especies del estrato arbustivo-arbóreo. (N): Número de especies en grupo funcional, AFE: índice de área foliar específica, AH: área promedio hoja madura, A/DAP: relación altura (m)/diámetro (cm), PG: propagación vegetativa. Valores promedios \pm desviación estándar.

número de especies frecuentes es el de las herbáceas dispersadas por otros medios (e.g. barocoria, autocoria), seguido del de herbáceas asociadas al viento y finalmente por las herbáceas dispersadas por zoocoria. Todas las especies que componen el grupo de semileñosas y leñosas sólo se encontraron en uno o dos cuadrantes.

En el estrato arbustivo-arbóreo el grupo funcional con mayor número de especies frecuentes fue el de leñosas ramificadas anemócoras, seguido por el de leñosas no ramificadas dispersadas por animales en términos generales. Los demás grupos se componen de especies que se encontraron sólo en uno o dos cuadrantes.

Estrato herbáceo			
Especies	F	D	G
<i>Carex bonplandii</i>	6	3	D
<i>Agrostis perennans</i>	5	2	D
<i>Lachemilla orbiculata</i>	5	2	C
<i>Nertera granadensis</i>	5	2	B
<i>Rumex acetosella</i>	5	1	C
<i>Holcus lanatus</i>	4	3	D
<i>Hypochaeris radicata</i>	4	1	C
<i>Plantago australis</i>	3	3	C
<i>Carex pichinchensis</i>	3	2	D
<i>Geranium sibbaldioides</i>	3	1	C
<i>Lachemila fulvescens</i>	3	1	C
<i>Oxalis cf. spiralis</i>	3	1	C
<i>Paspalum cf. bonplandianum</i>	3	1	D
<i>Trifolium repens</i>	3	1	B

Estrato arbustivo-arbóreo			
Especies	F	D	G
<i>Hesperomeles obtusifolia</i>	6	2	B
<i>Ageratina tinifolia</i>	5	3	E
<i>Miconia elaeoides</i>	5	2	B
<i>Berberis sp.</i>	4	1	C
<i>Viburnum tinoides</i>	4	1	C
<i>Baccharis lehmanii</i>	3	2	E
<i>Hypericum thuyoides</i>	3	1	E
<i>Oreopanax bogotense</i>	3	1	E
<i>Weinmannia rollotii</i>	3	1	E

Tabla 4. Especies más frecuentes en los estratos herbáceo y arbustivo-arbóreo, se indica la frecuencia (F), la dominancia (D) y el grupo funcional al que pertenece (G). En el estrato herbáceo: (B) herbáceas dispersadas por zoocoria, (C) herbáceas especies dispersadas por otros medios, y (D) herbáceas asociadas al viento. En el estrato leñoso: (B) leñosas no ramificadas dispersadas por zoocoria y sin propagación vegetativa, (C) leñosas no ramificadas dispersadas por zoocoria y con propagación vegetativa, y (E) leñosas ramificadas principalmente anemócoras

DISCUSIÓN

Los bordes de avance estudiados en el Parque Nacional Natural Chingaza estuvieron compuestos por especies propias del bosque altoandino (Franco *et al.*, 1986; Rangel-Ch y Ariza-N *et al.*, 2000) y su composición y estructura indica que se encuentran en un proceso de regeneración de una cobertura boscosa similar a la de los bosques descritos en la zona. La composición florística presentó una mezcla de elementos florísticos característicos de páramo y de bosque altoandino, rasgo también reportado para otros estudios en ecosistemas altoandinos (Jaimes y Rivera, 1991; Salamanca y Camargo, 1993; Montenegro, 2000; Díaz, 2004). Aunque el número de especies reportadas se encuentra por debajo del número estimado, la riqueza de especies fue alta (70 spp.) y así mismo la variedad de estrategias de historia de vida involucradas en el proceso de regeneración del bosque alto andino.

Los atributos que diferenciaron en mayor medida los grupos funcionales se relacionan con estrategias de colonización y establecimiento, la importancia de cada uno durante el proceso de regeneración se ve reflejada en los análisis de asociación de especies y las diferencias en abundancia de los grupos funcionales.

En la etapa de colonización del pastizal dominado por *Holcus lanatus* son importantes las especies pertenecientes a los grupos funcionales de herbáceas asociadas al viento y al de herbáceas dispersadas por otros medios abióticos. Estas especies poseen frutos pequeños dehiscentes (cápsulas) o indehiscentes (aquenio, esquizocarpos) que dado su estrato rasante pueden ser dispersadas en época seca por el viento y en época de lluvias

por el agua. Las semillas anemócoras se ven favorecidas en etapas iniciales de la regeneración de bosques altoandino como resultado de los flujos de aire en áreas abiertas (Díaz 2004; Cantillo *et al.*, 2008) y en las áreas de borde se debe generar una mayor acumulación de semillas como resultado del efecto de barrera del límite arbóreo que atrapa las semillas y las deposita en la parte más externa del borde.

Si bien el tipo de dispersión es el rasgo más importante que delimita estos grupos y el filtro inicial para el ensamblaje de la comunidad, otros atributos vitales son importantes para sobrellevar las condiciones ambientales en el pastizal y asegurar su establecimiento. En relación a atributos reproductivos, ambos grupos pueden conformar bancos de semillas, lo que les permite mantenerse en el suelo hasta encontrar condiciones aptas para su establecimiento, como puede ser la época de lluvias. A su vez, presentan propagación vegetativa evidente en la formación de una red de estolones (e.g. *Lachemilla orbiculata*) que permite, por una parte aumentar la longevidad y por otra aumentar la producción del número de semillas a través de la reproducción sexual de individuos de origen clonal (Chaparro y Mora, 2003). Estos atributos de regeneración, se han relacionado con un mayor desempeño en comparación con especies que sólo dependen del reclutamiento por semillas (Pywell *et al.*, 2003).

Otros atributos que favorecen el desempeño son la presencia de pelos y ceras, que benefician a la planta en condiciones de alta radiación solar como las que se presentan en las zonas altas de los andes, y el crecimiento en roseta, que ha sido asociado a sitios que presentan suelos con diferentes niveles de disturbio como una forma de captar recursos de una manera efectiva (McIntyre *et al.*, 1995) y que es característico de especies comunes como *Hypochaeris radicata*, *Plantago australis* y *Rumex acetosella*.

En el desarrollo de estrategias de restauración que buscan disminuir la abundancia de especies exóticas se ha sugerido usar especies con rasgos de historia de vida similares al de la especie de interés (Funk *et al.*, 2008), que en este caso corresponde a *Holcus lanatus*, con características que le confieren una alta habilidad de colonización como el crecimiento clonal y una tasa rápida de crecimiento. La exploración de especies pertenecientes a los grupos colonizadores mencionados para disminuir la cobertura del forraje puede ser una estrategia paralela a la introducción de especies leñosas que aminore las condiciones adversas para el establecimiento de especies sucesionalmente tardías. Aunque especies aquí asociadas a *Holcus lanatus* han sido señaladas como características de sitios alterados en páramos húmedos de la zona (Cárdenas-Arévalo y Vargas-Ríos, 2009) y páramos sometidos a fuego (Vargas-Ríos, 1997), lo que resalta que son elementos característicos de páramo que migran en ambientes que favorecen su establecimiento. No se encontraron reportes que señalen que este componente límite la llegada de elementos leñosos, y en cambio, parece ser una etapa importante de la regeneración del bosque.

Con base en la fisionomía de la vegetación podemos decir que los bordes de avance estudiados se encuentran entre la etapa del precursor leñoso y la de precursor climácico, series intermedias de la sucesión secundaria en bosques altoandinos propuestas (Salamanca y Camargo 1993). La primera, se caracteriza por el establecimiento de las primeras leñosas que aparecen en la regeneración y el desarrollo de un tipo de vegetación heterogénea de arbolitos y arbustos heliófilos, algunos de ellos pioneros, que alcanzan un desarrollo y extensión considerables. Al final de esta etapa los individuos maduros ostentan un número reducido de ramitos y follaje discontinuo, lo cual permite la penetración

de luz y promueve crecimiento de plántulas y juveniles de estratos inferiores. Estas especies, que emergen de estratos inferiores, pueden corresponder a elementos de la etapa de precursor preclimácico, que se caracteriza por aparición de poblaciones dominantes que se establecen en sitios favorables creados por la cobertura arbustiva y que inducen la formación de un rastrojo alto; estos precursores pueden desaparecer a medida que avanza la sucesión o mantenerse como especies del sotobosque en los bosques climácicos.

En este estudio, las especies más frecuentes en el estrato arbustivo-arbóreo corresponden a estos precursores leñosos y preclimácicos. Las especies hacen parte en su mayoría del grupo funcional de leñosas ramificadas anemócoras y en menor medida de leñosas no ramificadas dispersadas por animales. Como ya mencionamos, la dispersión por anemocoria se ve favorecida en etapas iniciales de la sucesión, lo que en parte explica la mayor presencia del primer grupo. Adicionalmente, la ramificación basal es un rasgo reportado por Salamanca y Camargo, 1993, como típico en una etapa de precursores preclimácicos. Este grupo reúne varias especies arbustivas y arbóreas típicas de vegetación transicional entre el bosque altoandino y el páramo, especialmente *Ageratina tinifolia*, con una alta frecuencia y dominancia, y con menor importancia *Ageratina fastigata*, *Baccharis* sp. e *Hypericum thuyoides* (Franco *et al.*, 1986). Otros estudios han reportado a *Ageratina tinifolia* como especie dominante en matorrales en el límite altitudinal entre vegetación boscosa y paramuna (Franco *et al.*, 1986; Rangel-Ch y Ariza-N., 2000) y en pasturas abandonadas en bosque montanos nublados de Costa Rica (Oosterhoorn y Kappelle, 2000), lo que resalta su importancia en el proceso de regeneración natural.

Dentro de las especies anemócoras ramificadas, también se encuentran *Gaultheria anastomosans* y *Macleania rupestris* representantes de la familia Ericaceae quienes comparten la ramificación basal, más no la dispersión por anemocoria, y poseen un sistema radical extenso con raíces cladógenas, estolones y xilopodios (Sierra y Mora-Osejo, 1994). Esta expansión lateral de raíces es señalada como una característica que determina la capacidad competitiva de plantas establecidas, dada en una gran densidad de brotes y raíces (Grime, 1989) y que aumentan la superficie de captación de recursos del suelo.

Las especies leñosas no ramificadas dispersadas por zoocoria se componen de especies típicas de claros del bosque como *Hesperomeles obtusifolia*, *Miconia cundinamarcensis*, *Myrcianthes rophaloides* y *Myrsine* cf. *guianensis*. Dentro de este grupo, se diferencian *Berberis* sp., *Rubus bogotensis* y *Viburnum tinoides* que presentan un mayor AFE, rasgo que según la literatura se puede traducir en una mayor tasa de crecimiento (Poorter y Remkes, 1990) y representa una ventaja al aprovechar la disponibilidad de recursos más fácilmente durante el crecimiento.

Para las especies que son dispersadas principalmente por aves, la distancia que recorren está relacionada con el tamaño de la semilla, así: semillas entre 1 y 2,5 mm atraviesan el tracto y tienen alta posibilidad de aparecer en heces, a una mayor distancia de donde fueron tomadas y semillas mayores de 10 mm son regurgitadas en el sitio donde se alimentó el ave (Velasco, 2004). En este estudio las especies dispersadas por aves presentan diferentes tamaños de fruto y no se evidencia ninguna selección, es posible que el efecto del tamaño sea importante a mayores distancias. Para un bosque secundario altoandino las familias con mayor número de especies en cuanto a porcentaje de semillas en heces son Ericaceae, Rosaceae y Melastomataceae (Velasco, 2004), familias que en este estudio se encuentran dentro de las más diversas, sólo después de

Asteraceae y Poaceae, lo que refleja la importancia de esta fuente en el ensamblaje de la comunidad vegetal. Para las especies zoócoras la dispersión puede ser favorecida por la fructificación simultánea de varias especies, pues una oferta alimenticia abundante y variada puede atraer mayor cantidad de aves que una escasa y poco variada (Montenegro, 2000). Las condiciones ambientales en los bordes inducen mayores ofertas de flores y frutos, lo que debe aumentar el aporte de semillas y favorecer incrementos en la riqueza de especies. Las especies que componen este grupo también pueden formar banco de semillas, prolongando la germinación y establecimiento a periodos en que se presenten las condiciones microambientales necesarias.

Con cambios en las condiciones ambientales, en el estrato herbáceo se presentan cambios en la composición de la comunidad. Las herbáceas asociadas al viento pierden importancia, se presentan otras especies de las herbáceas dispersadas por otros medios y aparecen las herbáceas dispersadas por zoocoria (e.g. *Nertera granadensis*) y el grupo de leñosas y semileñosas (*Disterigma alaternoides*, *Monochaetum myrtoideum*). El establecimiento de estas especies se da con un incremento de la cobertura arbustiva, que aumenta la visita de aves, principales dispersores de semillas en estos bosques, y que a medida que avanza el proceso de regeneración incrementa la importancia de las especies zoócoras en la vegetación en pie, como se ha observado en otros bosques altoandinos (Cantillo *et al.*, 2008). Finalmente, con el aumento de la cobertura del terreno la matriz de herbáceas se enriquece con hierbas trepadoras como *Munnozia senecionides* y *Tropeolum trilobum*, características del bosque (Jaimes y Rivera, 1991), las cuales incrementan la complejidad estructural de la vegetación.

En el proceso de regeneración del bosque, la etapa del precursor leñoso puede mantenerse durante un tiempo prolongado o favorecer un proceso de paramización mientras no exista una disponibilidad de semillas de bosque altoandino, como resultado del aislamiento entre fragmentos de bosque y la ausencia de dispersores o un régimen de disturbio que limite el establecimiento de plántulas (Montenegro y Vargas, 2008). Este no es el caso de los bordes estudiados, los cuales se encuentran cercanos a las fuentes de semillas y desde la declaración del parque, el régimen de disturbios ha disminuido considerablemente favoreciendo la regeneración; este proceso se refleja en la presencia de diversos elementos en el estrato arbustivo-arbóreo, algunos característicos de etapas sucesionales más avanzadas del bosque alto andino.

Considerando que en una estrategia de restauración el principal objetivo de introducir especies leñosas es acelerar el proceso de regeneración y aumentar la cobertura vegetal, una vez superadas las limitaciones por dispersión lo deseable es introducir especies que se establezcan exitosamente. Este sería el caso de leñosas ramificadas dispersadas por viento, como *Ageratina tinifolia* y *Bacharis* sp., que al ser típica de zonas de subpáramo presentan mayor tolerancia a condiciones abiertas en comparación con el interior del bosque, y las especies ramificadas dispersas por aves como *Hesperomeles obtusifolia* y *Miconia elaeoides*, características de claros. En el caso de especies características del subpáramo es conveniente evitar densidades de plantación muy altas que pueden generar matorrales dominados por una sola especie, como ha sido reportado para *Ageratina* spp., y que pueden limitar el aumento en diversidad por aportes de especies dispersadas por aves. Es importante a su vez, seleccionar especies de crecimiento rápido, lo que en este caso se infirió a partir de mediciones del área foliar específica. El componente herbáceo

de comunidades restauradas se irá enriqueciendo a medida que las condiciones ambientales favorezcan el establecimiento de especies comunes de bosque, aunque no es necesario realizar acciones de siembra es importante hacer registro de su aparición. Siguiendo la línea de análisis, los grupos funcionales menos abundantes del estrato leñoso, corresponden a especies que necesitan condiciones más específicas para establecerse y que son elementos de etapas especies típicas del bosque como *Bucquetia glutinosa*, *Escallonia myrtilloides*, *Pernettya prostata*, *Vallea stipularis* y *Weinmannia rolletii* (Jaimes y Rivera, 1991; Rangel-Ch y Ariza-N, 2000). Estas especies hacen parte del grupo de especies ramificadas dispersadas por varios medios (hidrocoria, barocoria, ornitocoria) y leñosas no ramificadas dispersadas por medios abióticos (autocoria, barocoria, anemocoria) que son recomendables para etapas posteriores de estrategias de restauración, en las cuales el objetivo es realizar un enriquecimiento con leñosas típicas de bosque que requieran de condiciones específicas para establecerse. La identificación de grupos de plantas con características favorables para la colonización y establecimiento durante el proceso de regeneración del bosque altoandino en pastizales tiene implicaciones importantes en el desarrollo de estrategias de restauración. Es recomendable replicar la metodología utilizada en interiores de bosque y pastizales para conformar un gradiente de caracterización de la vegetación altoandina en cuanto a estructura y florística como en grupos funcionales de plantas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a UAESPNN (Unidad administrativa especial del sistema de Parques Nacionales Naturales) en especial al PNN Chingaza y su director Carlos Lora por permitir la realización de la fase de campo de este trabajo. Al Instituto de Ciencias Naturales y en especial al profesor Julio Betancur por permitir el acceso al Herbario Nacional Colombiano (COL). Tres evaluadores anónimos hicieron sugerencias valiosas que mejoraron el manuscrito original. Agradecemos la compañía y amabilidad de Alirio García y Edgar Castro durante la estadía en la cabaña del parque y a Miguel Rodríguez y Karina Banda por su colaboración en el trabajo de campo.

BIBLIOGRAFÍA

- ARMENTERAS D, GAST F, VILLAREAL H. Andean forest fragmentation and the representativeness of natural protected areas in the eastern Andes, Colombia. *Biol Conserv.* 2003;113:245-256.
- BRAUN - BLANQUET J. Fitosociología. Bases para el estudio de comunidades vegetales. Madrid: Editorial Blume; 1979.
- CAMARGO G, SALAMANCA B. Protocolo distrital de restauración. Guía para la restauración de ecosistemas nativos en las áreas rurales de Santa Fé de Bogotá. Convenio Fundación Estación Biológica Bachaqueros - Departamento Técnico Administrativo de Medio Ambiente. Bogotá D. C., DAMA; 2000.
- CANTILLO EE, CASTIBLANCO V, PINILLA DF, ALVARADO CL. Caracterización y valorización del potencial de regeneración del banco de semillas germinable de la Reserva Rorestal Cárpatos (Guasca, Cundinamarca). *Revista Colombia Forestal.* 2008;11:45-70.

CÁRDENAS C., POSADA C, VARGAS O. Banco de semillas germinable de una comunidad vegetal de páramo húmedo sometida quema y pastoreo (Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia). *Ecotropicos*. 2002;15(1):51-60.

CÁRDENAS-ARÉVALO G, VARGAS-RÍOS O. Rasgos de historia de vida de especies en una comunidad vegetal alterada en un páramo húmedo (Parque Nacional Natural Chingaza). *Caldasia*. 2009;30(2):245-264.

CHAPARRO HA, MORA F. Aporte de la reproducción sexual y asexual en la dinámica de una población de rosetas de *Puya criptantha* (Cuatrec.) en el PNN Chingaza [trabajo de pregrado]. Bogotá: Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia; 2003.

COLWELL RK. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. Persistent URL <<http://purl.oclc.org/estimates>>; 2006.

DECKERS B, VERHEYEN K, HERMY M, MUYS B. Differential environmental response of plant functional types in hedgerow habitats. *Basic Appl. Ecol.* 2004;5:551-566.

DÍAZ RM. Variación espacio temporal de la lluvia de semillas en pastizales abandonados de alta montaña tropical (Reserva Natural Municipio de Cogua, Cundinamarca) [tesis de pregrado]. Bogotá: Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia; 2004.

DÍAZ S, CABIDO M. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *J Veg Sci.* 1997;8:463-474.

DÍAZ S, CABIDO M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol Evol.* 2001;16(11):646-655.

DIDHAM RK, LAWTON JH. Edge structure determines the magnitude of change in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica*. 1999;31(1):17-30.

FRANCO-R P, RANGEL-CH O, LOZANO-C G. Estudios ecológicos en la cordillera Oriental – II. Las comunidades vegetales de los alrededores de la laguna de Chingaza (Cundinamarca). *Caldasia* 1986;15(71-75):219-248.

FUNK JL, CLELAND EE, SUDING KN, ZAVALA ES. Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends Eco Evo.* 2008;23(12):695-703.

GRIME JP. Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. Ed. Limusa. México D. F; 1989.

HAMMER O, HARPER DAT, RYAN PD. PAST: Palaeontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol Electronica*. 2007;4(1):9.

HARPER KA, MACDONALD SE, PJ BURTON, CHEN J, BROSOFSKE KD, SAUNDERS SC, EUSKIRCHEN ES, ROBERTS D, JAITEH MS, ESSEN P-A. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conserv Biol*. 2005;19(3):768-782.

HOBBS RJ, NORTON DA. Ecological filters, thresholds and gradients in resistance to ecosystem reassembly. En: Temperton *et al.*, (editores). *Assembly rules and restoration ecology*. Island Press. 2004;72-95.

HOLL KD. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate and soil. *Biotropica*. 1999;31(2):229-242.

IGAC. Estudio general de suelos y zonificación de tierras. Plancha 228. Bogotá, Colombia: Departamento de Cundinamarca. Subdirección Agrícola, Instituto Geográfico Agustín Codazzi; 2000.

JAIMES V, RIVERA D. Banco de semillas y tendencias en la regeneración natural de un bosque altoandino en la región de Monserrate (Cundinamarca, Colombia). Pérez Arbelaezia. 1991;3:3-35.

KOVACH WL. MVSP – a multivariate statistical package for Windows, versión 3.1. Kovach Computing Services, Anglesey, Wales, UK; 2009.

LAVOREL S, MCINTYRE S, LANDSBERG J, FORBES TDA. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Eco Evol.* 1997;12:474-478.

LEGENDRE P, LEGENDRE L. *Numerical Ecology*. Amsterdam: Elsevier Science B. V., 2da edición; 1998.

LOZANO-ZAMBRANO H. Herramientas de manejo para la conservación de biodiversidad en paisajes rurales. Bogotá D. C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca; 2009.

MCINTYRE S, LAVOREL S, TREMONT RN. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *J Ecol.* 1995;83:31-44.

MONTENEGRO AL. Estrategias de dispersión y regeneración por bancos de semillas en dos comunidades de bosque altoandino (Embalse de San Rafael, La Calera, Cundinamarca [tesis de pregrado]. Bogotá: Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia; 2000.

MONTENEGRO AL, VARGAS O. Caracterización de bordes de bosque altoandino e implicaciones para la restauración ecológica en la Reserva Forestal de Cogua (Colombia). *Rev Biol Trop.* 2008; 56(3):1543-1556.

MURCIA C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Eco Evo.* 1995;10(2):58-62.

NOBLE IR, SLATYER RO. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 1980;43:5-21.

OOSTERHOORN M, KAPPELLE M. Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. *For Ecol Manage.* 2000;126:291-307.

POORTER H, REMKES C. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia.* 1990;83:553-559.

PYWELL RF, BULLOCK JM, ROY DB, WARMAN L, WALKER KJ, ROTHERY P. Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *J Appl Ecol.* 2003;40:65-77.

RANGEL-CH JO, ARIZA-N C. La vegetación del parque Nacional Natural Chingaza. Pp. En: J. O. Rangel-Ch. (ed). *La región de vida paramuna. Colombia diversidad Biótica III*. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá; 2000;720-753.

RAUP D, CRICK RE. Measurement of faunal similarity in paleontology. *J Paleontol.* 1979;53:1213-1227.

RIES L, FLETCHER FJ, BATTIN JrJ, SISK TD. Ecological responses to habitat edges; mechanisms, models and variability explained. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 2004;35:491-522.

SALAMANCA B, CAMARGO G. Sucesión vegetal y revegetalización estratégica en la conservación y restauración de los ecosistemas altoandinos del corredor del Teusacá. Bogotá: Fundación Estación Biológica Bacheros – Fondo FEN Colombia; 1993.

SIERRA A, MORA-OSEJO LE. Estudio morfológico del sistema radical de plantas del páramo y del bosque altoandino. En: Mora-Osejo LE, Sturm H, editores. Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino Cordillera Oriental de Colombia. Tomo II. Bogotá: Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Jorge Alvarez Lleras. 1994;6:353-405.

TILMAN D, KROPS J, WEDIN D, REICH P, RITCHOE M, SIEMANN E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*. 1997;277:1300-1302.

VARGAS JO, ZULUAGA S. Contribución al estudio fitoecológico de la región de Monserrate [tesis de pregrado]. Bogotá: Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia; 1980.

VARGAS-RÍOS O. Un modelo de sucesión-regeneración de los páramos después de quemadas. *Caldasia*. 1997;19(1-2):331-345.

VARGAS-RÍOS O, PEDRAZA P. El Parque Nacional Natural Chingaza. Bogotá: Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia; 2004.

VELASCO P. Dinámica de la dispersión de plantas ornitócoras, reclutamiento y conectividad en fragmentos de bosque altoandino secundario (Reserva Natural Protectora, Cagua Cundinamarca) [tesis de pregrado]. Bogotá: Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia; 2004.

VERHEYEN K, HONNAY O, MOTZKIN G, HERMY M, FOSTER DR. Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. *J. Ecol.* 2003;91:563-577.

WARDLE DA, ZACKRISSON, HÖRNBERG G, GALLET C. The influence of island area on ecosystem properties. *Science*. 1997;277:1296-1299.

WARDLE DA, BONNER KI, BARKER GM. Stability of ecosystem properties in response to above-ground functional group richness and composition. *Oikos*. 2000;89:11-23.

WATSON L, DALLWITZ MJ. The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. Tercera versión; 2010. Disponible en línea: <http://delta-intkey.com/angio/www/index.htm>

WILLIAMS-LINERA G, DOMÍNGUEZ-GASTELÚ V, GARCÍA-ZURITA ME. Microenvironment and floristics of different edges in a fragmented tropical rainforest. *Conserv Biol*. 1998;12(5):1091-1102.

ANEXO 1. ATRIBUTOS VITALES

TA	Atributo vital	Estados	Fuente
M	Vía fotosintética	C3 = 0, C4 = 1, CAM = 2	Watson y Dallwitz, 1992
C	Área foliar específica (AFE)	*	Datos de campo
C	Área promedio de la hoja (AF)	*	Datos de campo
B	Propagación vegetativa	Ausencia de expansión clonal = 0, Expansión clonal evidente = 1	Datos de campo, literatura
M	Modos de polinización	Anemófila = 1, Entomofilia = 2, Otros = 3	Watson y Dallwitz, 1992
M	Dispersión de semillas en el espacio	Anemocoria = 1, Zoocoria = 2, Otros (Hidrocoria, Barocoria, Autocoria) = 3	Según tipo de fruto, literatura
B	Número de semillas	Pocas semillas (<10) = 1, Numerosas semillas > 20 = 2	Datos de campo, herbario, floras
M	Tamaño del fruto	< 4 mm = 1; 4,1-8 mm = 2, >8 mm = 3	Datos de campo, herbario, floras
M	Inmovilización de carbohidratos (Xilema y Corteza)	Mono. herbáceas = 0, dico. herbáceas = 1, dico. semileñosas = 2 dico. leñosas con tronco y corteza = 3	Datos de campo
M	Ramificación	Especies no leñosas = 0, tronco único = 1, 2 -1 troncos = 2	Datos de campo
C	Altura	Rasante (0-5 cm) = 1, herbáceo (<1 m) = 2, arbustivo (1-3 m) = 3, subarbóreo (3-5 m) = 4 y arbóreo (>5 m) = 5	Datos de campo
C	Relación Altura: Ancho (DAP)	*	Datos de campo
B	Ceras y pelo	Ausencia = 0, presencia = 1	Datos de campo
B	Espinas	Ausencia = 0, Presencia = 1	Datos de campo
B	Formación de banco de semillas	No forma banco de semillas = 0, Forma banco de semillas = 1	Jaimes y Rivera, 1991; Montenegro, 2000, Cárdenas <i>et al.</i> , 2002
M	Dominancia	De 1 a 5. Escala combinada leñosas y escala para levantamientos pequeños para herbáceas. (Braun-Blanquet, 1979)	Datos de campo
M	Frecuencia	De 1 a 6. Número de levantamientos en que se presenta la especie.	Datos de campo

Tipo de atributo (TA): C: numérico continuo, B: binario, M: multiestado. * Valor numérico.

ANEXO 2. LISTA COMPLETA DE ESPECIES REGISTRADAS EN ESTE ESTUDIO

Apiaceae	Cyperaceae	Plantaginaceae
<i>Hydrocotyle bonplandii</i>	<i>Carex bonplandii</i>	<i>Plantago australis</i>
<i>Hydrocotyle cf. humboldtii</i>	<i>Carex pichinchensis</i>	Poaceae
Araliaceae	Elaeocarpaceae	<i>Agrostis perennans</i>
<i>Oreopanax bogotense</i>	<i>Vallea stipularis</i>	<i>Anthoxanthum odoratum</i>
Asteraceae	Ericaceae	<i>Chasquea</i>
<i>Ageratina ampla</i>	<i>Macleania rupestris</i>	<i>Holcus lanatus</i>
<i>Ageratina fastigata</i>	<i>Pernettya próstata</i>	<i>Paspalum cf bonplandianum</i>
<i>Ageratina tinifolia</i>	<i>Disterigma alaternoides</i>	Polygalaceae
Asteraceae sp.	Fabaceae	<i>Monnina</i>
<i>Baccharis sp.</i>	<i>Trifolium repens</i>	Polygonaceae
<i>Baccharis latifolia</i>	Geraniaceae	<i>Muehlenbeckia tamnifolia</i>
<i>Baccharis lehmanii</i>	<i>Geranium sibbaldoides</i>	<i>Rumex acetosella</i>
<i>Espeletia sp.</i>	Grossulariaceae	Rosaceae
<i>Hypochaeris radicata</i>	<i>Escallonia myrtilloides</i>	<i>Hesperomeles obtusifolia</i>
<i>Pentacalia pulchella</i>	Juncaceae	<i>Lachemila fulvescens</i>
<i>Munnozia senecionides</i>	<i>Juncus effusus</i>	<i>Lachemilla orbiculata</i>
<i>Senecio garciabarrigae</i>	<i>Juncus tenuis</i>	<i>Rubus bogotensis</i>
<i>Verbesina crassiramea</i>	Lamiaceae	Rubiaceae
Berberidaceae	<i>Lepechina conferta</i>	<i>Nertera granadensis</i>
<i>Berberis sp.</i>	Melastomataceae	<i>Palicourea lyristipula</i>
Caprypholiaceae	<i>Bucquetia glutinosa</i>	<i>Borreria verticillata</i>
<i>Viburnum tinoides</i>	<i>Miconia cundinamarcensis</i>	Scrophulariaceae
Caryophyllaceae	<i>Miconia elaeoides</i>	<i>Digitalis purpurea</i>
<i>Arenaria lanuginosa</i>	<i>Monochaetum coronatum</i>	<i>Sibthorpia repens</i>
<i>Stellaria cuspidata</i>	<i>Monochaetum myrtoideum</i>	Solanaceae
Clusiaceae	Myrsinaceae	<i>Solanaceae sp.</i>
<i>Clusia cf. multiflora</i>	<i>Myrsine cf. guianensis</i>	Tropaeolaceae
<i>Hypericum thuyoides</i>	Myrtaceae	<i>Tropaeolum trilobum</i>
Cunnoniaceae	<i>Myrcianthes rophaloides</i>	Winteraceae
<i>Weinmannia microphylla</i>	Oxalidaceae	<i>Drymis granadensis</i>
<i>Weinmannia rollottii</i>	<i>Oxalis cf. spiralis</i>	