



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Efecto de la densidad de siembra sobre las interacciones biológicas entre las leguminosas *Lupinus bogotensis* y *Vicia benghalensis* con las nativas *Solanum oblongifolium* y *Viburnum tinoides* en parcelas experimentales de restauración ecológica del bosque altoandino

Effect of plant density on the biological interactions between the legume *Lupinus bogotensis* and *Vicia benghalensis* with natives *Solanum oblongifolium* and *Viburnum tinoides* in experimental plots of ecological restoration of the high Andean forest

Pilar Angélica Gómez Ruiz

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias

Bogotá, Colombia

2011

Efecto de la densidad de siembra sobre las interacciones biológicas entre las leguminosas *Lupinus bogotensis* y *Vicia benghalensis* con las nativas *Solanum oblongifolium* y *Viburnum tinoides* en parcelas experimentales de restauración ecológica del bosque altoandino

Pilar Angélica Gómez Ruiz

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Ciencias - Biología

Director:

MSc Jesús Orlando Vargas Ríos

Línea de Investigación:

Ecología

Grupo de Investigación:

Grupo de Restauración Ecológica

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias

Bogotá, Colombia

2011

Dedicado a mis padres, Gladys Angélica y Humberto, a mis hermanos Carol Andrea y Manuel Humberto, a la comunidad de la vereda El Hato (Usme) y a todos aquellos interesados en recuperar lo nuestro...

¡Gracias a la vida por siempre darme tanto!

La ignorancia afirma o niega rotundamente; la ciencia duda.

Voltaire

¿Esto del medio ambiente será porque ya destruimos la mitad?

Anónimo

Agradecimientos

A mi familia, mis padres *Gladys Angélica y Humberto*, mis hermanos *Carol Andrea* y *Manuel Humberto* por ser el motor de mi andar, el respaldo incondicional y mi mejor compañía en la vida.

A mi director y maestro, *Jesús Orlando Vargas Ríos*, profesor asociado del Departamento de Biología y director del Grupo de Restauración Ecológica de la Universidad Nacional de Colombia, por sus enseñanzas, orientación, sabios consejos y palabras de aliento durante el desarrollo de esta investigación y desde mi ingreso al grupo.

Al profesor Dr. *Roberto Lindig Cisneros*, director del Laboratorio de Ecología de Restauración del Centro de Investigación en Ecosistemas (CIECO) de la Universidad Autónoma de México, por su confianza, por su contribución y valiosos aportes en la realización de esta investigación, por abrirme las puertas en su grupo de trabajo y permitirme ampliar e intercambiar mis conocimientos.

A la comunidad de la vereda El Hato, localidad de Usme (Bogotá), en especial al señor *Vicente Vela y familia* por su apoyo, colaboración e interés incondicional durante todo el proceso de ejecución y monitoreo del experimento, y por su inmenso afecto.

Al Departamento Administrativo de Ciencia, Tecnología e Innovación COLCIENCIAS por aportar en la financiación mi investigación “Interacciones biológicas entre plantas y su importancia en procesos de restauración ecológica” con la convocatoria “Programa Jóvenes Investigadores e Innovadores año 2010”.

A la *Dirección de Investigación Sede Bogotá* de la Universidad Nacional de Colombia, por su apoyo para realizar mi estancia de investigación en el Centro de Investigación en Ecosistemas de la UNAM, por medio de la convocatoria “Apoyo de la DIB a tesis de investigación en posgrados” en la Modalidad 2: Apoyo a pasantías en el exterior para adelantar proyectos de tesis y trabajos de investigación. Proyecto: “Efecto de la densidad de siembra sobre las interacciones biológicas entre las leguminosas *Lupinus bogotensis* y *Vicia benghalensis* con las nativas *Solanum oblongifolium* y *Viburnum tinoides* en parcelas experimentales de restauración ecológica del bosque altoandino”, código 12261.

Al Dr. *Ragan Callaway* de la Universidad de Montana (USA), por su gentil ayuda y disposición para contribuir con sus comentarios en el planteamiento y desarrollo de esta investigación.

A la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá (EAAB) por facilitar los terrenos del área de estudio y a la Secretaria Distrital de Ambiente (SDA) por el apoyo logístico.

A mis compañeros del Grupo de Restauración Ecológica que participaron, contribuyeron, opinaron y colaboraron en distintas fases del desarrollo de este trabajo. En especial reconocimientos para Liz Ávila, Olga León y Sandra Reyes.

A mis grandes amigos que han estado conmigo en las buenas y malas: Iván Darío Barbosa, Margarita Albis, Lili Marciales, Ximena Hernández, Wendy López, Alejandra Rojas, Leidy Ávila, Sandra Reyes, Liz Ávila, Clarita Perilla, Catalina Vargas, Laura Mesa, Milton Bastidas y Diego Cabrera.

A mis compañeros y amigos del CIECO que me acompañaron durante el proceso decisivo de análisis y redacción de este documento, por hacer de los días de mi estancia en México una grata y feliz experiencia, en especial: Aline Pingarroni, Pauloc Carvajal, Arnulfo Blanco, Mariela Gómez y mi paisana Ángela Camargo.

Último pero no menos importante.... A Dios y a la Vida amorosa por los generosos regalos de cada día y por haberme permitido concluir esta linda etapa de mi vida.

Resumen

Durante nueve meses, se evaluó la interacción entre las especies leguminosas *Lupinus bogotensis* y *Vicia benghalensis*, con las especies arbóreas nativas *Solanum oblongifolium* y *Viburnum tinoides*, en parcelas experimentales de restauración ecológica ubicadas en los alrededores del embalse de Chisacá (vereda El Hato, Usme, Bogotá). Las variables evaluadas en las especies nativas fueron: altura, diámetro, número de hojas o ramas y supervivencia. Los tratamientos corresponden a las especies leguminosas y la distancia de siembra entre sus individuos (30, 60 y 90 cm.). La supervivencia de ambas especies nativas fue alta, superior en el caso de *S. oblongifolium* (98%). En todos los tratamientos hay evidencia de facilitación por parte de las leguminosas (índice de interacción > 0) excepto para *S. oblongifolium* con *V. benghalensis* a 30 cm. El mejor crecimiento de las dos especies arbóreas nativas se encontró con *L. bogotensis* en las distancias de 60 y 90 cm., también se detectaron efectos positivos a nivel de suelo (incremento de pH, carbono orgánico y fósforo). Se concluye que la facilitación entre plantas es una estrategia efectiva para la restablecer la vegetación nativa y de esta forma iniciar la recuperación del bosque altoandino.

Palabras clave: bosque altoandino, competencia, facilitación, interacciones planta-planta, plantas niñeras, restauración ecológica.

Abstract

For nine months, we evaluated the interaction between legume species, *Lupinus bogotensis* and *Vicia benghalensis* with native tree species *Solanum oblongifolium* and *Viburnum tinoides* in ecological restoration plots located in the vicinity of the reservoir of Chisacá (village of El Hato, Usme, Bogotá). The variables assessed in the native species were: height, diameter, number of leaves or branches and survival. The treatments correspond to legume species and planting distance among its individuals (30, 60 and 90 cm.). The survival of two native species was high, higher for *S. oblongifolium* (98%). In all treatments there is evidence of facilitation by legumes (interaction index > 0) except for *S. oblongifolium* with *V. benghalensis* at 30 cm. The best growth of two native tree species was found with *L. bogotensis* at distances of 60 and 90 cm., positive effects were also detected at soil level (increase in pH, organic carbon and phosphorus). It is concluded that facilitation between plants is an effective strategy for restoring native vegetation and thus initiate the recovery of high Andean forest.

Keywords: competition, ecological restoration, facilitation, high Andean forest, nurse plants, plant-plant interactions.

Contenido

Resumen	IX
Abstract	X
Lista de figuras.....	XIII
Lista de tablas	XIV
Introducción	1
1. Interacción entre <i>Solanum oblongifolium</i> y <i>Viburnum tinoides</i> con <i>Lupinus bogotensis</i> y <i>Vicia benghalensis</i>: evidencia de facilitación entre plantas.....	7
1.1 Marco Conceptual.....	7
1.2 Métodos.....	13
1.2.1 Área de Estudio.....	14
1.2.2 Especies de la Investigación	17
1.2.3 Diseño Experimental	20
1.2.4 Toma de Datos.....	22
1.2.5 Análisis Estadístico	23
1.2.6 Índice de la Intensidad Relativa de la Interacción (RII).....	23
1.3 Resultados.....	24
1.3.1 Supervivencia de <i>S. oblongifolium</i> y <i>V. tinoides</i>	24
1.3.2 Crecimiento de <i>S. oblongifolium</i>	27
1.3.3 Crecimiento de <i>V. tinoides</i>	29
1.3.4 Índice de la Intensidad Relativa de la Interacción (RII).....	31
1.3.5 Cobertura y supervivencia de las especies leguminosas.....	32
1.3.6 Análisis de Suelo.....	34
1.4 Discusión	35
1.5 Literatura Citada	44
2. Interacciones positivas entre plantas, ingeniería ecosistémica y construcción de nicho: de la teoría a la práctica	52
2.1 Literatura Citada	70
3. Conclusiones y recomendaciones.....	74
3.1 Conclusiones	74
3.2 Recomendaciones.....	76
A. Anexo: Salida de resultados del análisis de modelos mixtos con R.....	77
B. Anexo: Esquema de la distribución de las parcelas en el área de estudio (alrededores del Embalse de Chisacá, Usme, Bogotá).....	83

XII	Efecto de la densidad de siembra sobre las interacciones biológicas entre las leguminosas <i>Lupinus bogotensis</i> y <i>Vicia benghalensis</i> con las nativas <i>Solanum oblongifolium</i> y <i>Viburnum tinoides</i> en parcelas de restauración ecológica del bosque altoandino
-----	-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

C. Anexo: Registro fotográfico de las parcelas experimentales durante el periodo de evaluación (Octubre 2010 – Junio 2011)	87
-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	-----------

Lista de figuras

Figura 1-1: Hipótesis del gradiente de estrés. (Modificado de Callaway, 2007)	8
Figura 1-2: Diagrama de flujo del desarrollo del experimento	14
Figura 1-3: Área de estudio en los alrededores del Embalse de Chisacá.	15
Figura 1-4: Cambios en la cobertura del área de estudio	16
Figura 1-5: Precipitación (2009-2010) y temperatura media (2002-2004) mensual.....	16
Figura 1-6: Esquema ilustrativo de las parcelas experimentales	22
Figura 1-7: Supervivencia de <i>Solanum oblongifolium</i> con <i>Lupinus bogotensis</i>	24
Figura 1-8: Supervivencia de <i>Solanum oblongifolium</i> con <i>Vicia benghalensis</i>	25
Figura 1-9: Supervivencia de <i>Viburnum tinoides</i> con <i>Lupinus bogotensis</i>	26
Figura 1-10: Supervivencia de <i>Viburnum tinoides</i> con <i>Vicia benghalensis</i>	26
Figura 1-11: Promedio de las variables de crecimiento de <i>S. oblongifolium</i> : A) Altura, B) Diámetro y C) Hojas. Barras representan el error estándar.	28
Figura 1-12: Promedio de las variables de crecimiento de <i>V. tinoides</i> : A) Altura, B) Diámetro y C) Ramas. Barras representan el error estándar.	30
Figura 1-13: Cobertura promedio de leguminosas en parcelas de tratamientos	33
Figura 2-1: Relación de procesos ecológicos en diferentes escalas	57
Figura 2-2: <i>Lupinus bogotensis</i> como especie facilitadora e ingeniera del ecosistema en recuperación.	60
Figura 2-3: Interacciones biológicas (Modificado de Barbour <i>et al.</i> , 1999).....	61
Figura 2-4: Desarrollo de una planta bajo un gradiente de estrés.....	65
Figura 2-5: Esquema de relaciones entre interacciones y restauración ecológica	67

Lista de tablas

Tabla 1-1: Descripción y rasgos de historia de vida (RHV) de las especies empleadas..	18
Tabla 1-2: Tratamientos por especie leguminosa y distancia de siembra	21
Tabla 1-3: Porcentajes de supervivencia de <i>S. oblongifolium</i> en los tratamientos	24
Tabla 1-4: Porcentajes de supervivencia de <i>V. tinoides</i> en los tratamientos	25
Tabla 1-5: Promedio y error estándar de las variables de crecimiento de <i>S. oblongifolium</i>	27
Tabla 1-6: Promedio y error estándar de las variables de crecimiento de <i>V. tinoides</i>	29
Tabla 1-7: RII estimado para cada tratamiento	31
Tabla 1-8: Análisis de suelo del área intervenida en Septiembre de 2010 y 2011.....	34

Introducción

La restauración ecológica es una actividad deliberada que inicia o acelera la recuperación de un ecosistema que ha sido degradado, dañado o destruido, respecto a su salud, integridad y sostenibilidad (SER, 2004), hace referencia al esfuerzo práctico por recuperar de forma asistida las dinámicas naturales que tienden a restablecer algunas trayectorias posibles de los ecosistemas históricos o nativos de una región (Vargas, 2007). Actualmente se considera una necesidad cada vez más urgente debido a la rápida transformación y degradación de los ecosistemas a nivel mundial y por la disminución o pérdida de los servicios ecosistémicos.

Particularmente, el bosque altoandino es uno de los ecosistemas de montaña en Colombia más fuertemente intervenidos y transformados por actividades humanas como ganadería intensiva, agricultura e introducción de plantaciones forestales de especies exóticas y otras especies invasoras. La zona de estudio hace parte del área rural de Bogotá (vereda El Hato, localidad de Usme), donde la cobertura actual es el resultado de una larga historia de uso y transformación del ecosistema, que resulta en un mosaico de vegetación compuesto por plantaciones forestales de especies exóticas como *Pinus patula* Schlttdl. & Cham. y *Cupressus lusitánica* Mill., áreas invadidas por retamo espinoso (*Ulex europaeus* L.), grandes áreas potrerizadas y algunos pequeños relictos de vegetación nativa secundaria que se encuentran desconectados entre sí (León *et al.*, 2009), inmersos en matrices de sistemas de producción ganadera y agrícola. Por tal razón se hace necesaria la planeación e implementación de estrategias que logren recuperar progresivamente la vegetación nativa y con ello reactivar un proceso sucesional que permita recuperar las dinámicas naturales del ecosistema que contribuyan al restablecimiento de servicios ecosistémicos.

Teniendo en cuenta experiencias previas realizadas en la zona de estudio (Díaz-Espinosa & Vargas, 2009), se reconocen algunas especies clave para el éxito de

experimentos de restauración como el caso de las dos leguminosas utilizadas en esta investigación, *Lupinus bogotensis* Benth. y *Vicia benghalensis* L., que por su rápido crecimiento generan la cobertura vegetal necesaria para evitar la erosión del suelo y la recolonización en estado de plántula de *Ulex europaeus*, especie invasora que está ampliamente distribuida en la zona de estudio (León & Vargas, 2009). Como parte del proceso de restauración en un sector de los alrededores del embalse de Chisacá, se diseñó una estrategia de creación de parcelas como núcleos de regeneración para restablecer parte de la vegetación típica del ecosistema con dos especies arbóreas nativas pioneras del bosque altoandino *Solanum oblongifolium* Dunal y *Viburnum tinoides* L. f., sembradas junto a las dos especies leguminosas con el fin de evaluar como la interacción planta-planta entre estas especies puede incidir en el desempeño de las especies nativas dentro de las parcelas experimentales de restauración.

El planteamiento de esta estrategia se basa en el conocimiento de que todos los organismos tienen que interactuar con su medio y especies vecinas para persistir. Sin embargo, el signo y magnitud de la interacción varía dependiendo de las condiciones abióticas y la fase del ciclo de vida del individuo. Las teorías ecológicas clásicas sobre sucesión vegetal y dinámica de la vegetación (Clements, 1916; Connell & Slatyer, 1977; Grime, 1979; Pickett *et al.*, 1987) incluyen a las interacciones positivas y negativas entre especies como fuerzas importantes que dirigen la estructura y organización de las comunidades vegetales (Bertness & Callaway, 1994). Las interacciones entre plantas influyen fuertemente la estructura y dinámica del ecosistema y son responsables de la presencia o ausencia de determinadas especies (Padilla & Pugnaire, 2006). Aunque sólo hasta las últimas décadas se ha reconocido el papel determinante de la facilitación como una interacción positiva que afecta directamente el desempeño, distribución y metabolismo de las especies (Bruno *et al.*, 2003). Las interacciones negativas como depredación, alelopatía o competencia han sido temas centrales en el estudio de la ecología y evolución, pero es claro que los organismos también pueden mejorar el desarrollo de sus vecinos al modificar el ambiente de forma que beneficie a otras especies (Callaway, 2007). Por tal razón, es importante tener en cuenta o profundizar en el estudio de las interacciones más allá de la competencia, considerando la facilitación para una mayor comprensión los procesos que suceden en los ecosistemas.

En proyectos de restauración ecológica es clave utilizar especies con capacidad para modificar y mejorar las condiciones ambientales de las áreas que se quieren recuperar, con base en esto se diseñan estrategias que aprovechen las características particulares de las especies y así tener mayor probabilidad de éxito en las estrategias implementadas. Por ejemplo, las plantas niñeras o nodrizas, son una manera de utilizar determinadas especies dentro de los procesos de restauración de áreas muy degradadas o de características ambientales severas (Castro *et al.*, 2002; Padilla & Pugnaire, 2006). De especial interés se consideran algunas especies leguminosas por sus efectos benéficos sobre el medio y otras especies, al ser fijadoras de Nitrógeno y de ciclo de vida corto, lo cual favorece la sucesión. Algunas de las especies del género *Lupinus* pueden facilitar a otras especies al mejorar principalmente las condiciones a nivel del suelo (Morris & Wood, 1989; Blanco-García *et al.*, 2011).

El problema de investigación que se abordó en este estudio fue determinar el efecto de la densidad de siembra de dos especies leguminosas, de diferente hábito, sobre el desarrollo de dos especies nativas arbóreas, con base en la interacción entre cada pareja de especies (cada leguminosa con cada especie nativa). A partir de este planteamiento se esperaba encontrar evidencia de facilitación por parte de las leguminosas en la densidad media ya que, en la densidad alta sería más factible detectar competencia por el espacio limitado que comparten las especies y en la densidad baja podría no haber un efecto directo o evidente. La evaluación de la interacción entre las especies nativas y leguminosas se hizo a través del crecimiento y supervivencia de las primeras, respecto al efecto de las tres densidades de siembra de las segundas. Con base en el problema de investigación surgieron las siguientes hipótesis: i) los individuos jóvenes de *Solanum oblongifolium* y *Viburnum tinoides* tendrán un mejor desempeño en términos de crecimiento y supervivencia, al sembrarse cerca de individuos de *Lupinus bogotensis* y *Vicia benghalensis*, las cuales actuarán como plantas niñeras, al ser facilitadoras del establecimiento de las dos nativas y ii) considerando que cada leguminosa tiene un hábito de crecimiento particular, habrá un efecto diferencial entre las dos especies leguminosas sobre la supervivencia y crecimiento de *S. oblongifolium* y *V. tinoides*. A nivel de suelo se espera algún efecto positivo por la siembra de las especies leguminosas en el área, la hipótesis es que habrá un mejoramiento en las propiedades físico – químicas, para lo cual se harán análisis de muestras de las parcelas antes y al final del experimento.

La metodología utilizada consistió en la implementación de parcelas experimentales en un área con suelo desnudo, donde previamente se erradicó el retamo espinoso (*U. europaeus*), como estrategia de control de la invasión que se viene haciendo en el área desde el año 2005. El diseño experimental consistió en 52 parcelas de 3.5 X 3.5 m, para un área total intervenida de 637m². Los tratamientos corresponden a la distancia de siembra entre individuos de leguminosas dentro de cada parcela (30, 60 y 90 cm.), lo cual corresponde a tres densidades (81, 16 y 9 individuos respectivamente). Se diseñaron 12 combinaciones diferentes entre especie leguminosa, distancia de siembra y especie nativa, por ejemplo: *Lupinus* a 30 cm con *Solanum*. De cada combinación hay 4 parcelas (repeticiones). En todas las parcelas los individuos de las especies nativas se sembraron a la misma distancia, 50 cm. entre sí. Adicionalmente se establecieron dos parcelas control por cada especie nativa sembradas a igual distancia que en los tratamientos. Las especies utilizadas se propagaron a partir de semilla en un vivero local, excepto *V. tinoides*, cuyos individuos provenían de un vivero comercial. Para el análisis de suelo, se tomó una muestra compuesta antes de implementar las parcelas y un año después, para hacer un análisis de las propiedades físico – químicas.

Esta investigación pretende dar evidencia de conceptos y fenómenos, cuya importancia en las teorías ecológicas de plantas se ha resaltado en las últimas décadas: facilitación y plantas niñeras, dentro del planteamiento de estrategias de restauración ecológica. En Colombia, son pocos los estudios donde se evalúa el papel de las interacciones biológicas planta-planta dentro de procesos de restauración y menos frecuentes aquellos que traten con las especies niñeras (Díaz-Espinosa *et al.*, 2007; Díaz-Espinosa & Vargas, 2009). Es muy importante el uso de especies clave que ayuden al establecimiento de la vegetación de interés ya que es una estrategia que promueve la recuperación de áreas disturbadas, reduce costos económicos puesto que no requiere de equipos ni materiales especiales y permite direccionar la trayectoria sucesional hacia un estado deseado. Con base en los resultados obtenidos, podría predecirse el desarrollo de las especies de interés bajo condiciones similares y así mismo el papel que tendrían las especies leguminosas como facilitadoras de otras nativas. Si la recuperación de la vegetación es exitosa, con baja mortalidad de las especies nativas, se demuestra que las asociaciones entre especies bajo determinadas condiciones ayudan a acelerar la recuperación de zonas sin vegetación y así mismo recuperar algunas funciones y servicios ecosistémicos, que en el caso particular de la zona de estudio tienen un efecto directo sobre el embalse

de Chisacá, que es una fuente importante para el abastecimiento de agua potable en el sur de la ciudad de Bogotá.

Este documento está conformado por un primer capítulo donde se presenta el trabajo experimental dando evidencia del mecanismo de facilitación de las especies leguminosas sobre las especies arbóreas nativas y un segundo capítulo donde se hace una integración teórica del tema de interacciones positivas, sucesión vegetal, ingeniería ecosistémica, construcción de nicho y su implicación en la restauración ecológica. Este último capítulo pretende dar un aporte conceptual a la restauración ecológica desde el reconocimiento y aplicación de las interacciones entre plantas como una herramienta para modificar y mejorar las características de los ecosistemas alterados y que requieren ser intervenidos para su recuperación.

1. Interacción entre *Solanum oblongifolium* y *Viburnum tinoides* con *Lupinus bogotensis* y *Vicia benghalensis*: evidencia de facilitación entre plantas

En el presente capítulo se presentan los resultados obtenidos de la evaluación de las interacciones planta-planta, entre las especies nativas arbóreas *Solanum oblongifolium* y *Viburnum tinoides* y las especies leguminosas *Lupinus bogotensis* y *Vicia benghalensis*, con base en el crecimiento y supervivencia de las especies nativas. En 52 parcelas de 3.5 X 3.5 m., inicialmente se sembraron las especies leguminosas, en tres distancias diferentes para conformar parcelas de distintas densidades, posteriormente las especies nativas arbóreas se sembraron en una misma densidad en todos los tratamientos y con dos parcelas control para cada especie. Se hizo un monitoreo durante nueve meses. Los resultados indican que para ambas especies nativas existió un efecto positivo o facilitación por parte de las leguminosas, lo cual explica su buen desarrollo en las parcelas, especialmente de *S. oblongifolium* con *L. bogotensis*.

1.1 Marco Conceptual

Las interacciones biológicas entre especies son un aspecto fundamental para entender su dinámica y función en el ecosistema. Las plantas dependen de sus relaciones con el medio biótico y abiótico para su dispersión, establecimiento y persistencia, tanto en la escala temporal como espacial. La importancia de interacciones como la facilitación y la competencia en la estructuración de las comunidades de plantas puede entenderse al compararlas a lo largo de gradientes de estrés abiótico, presión por consumo de recursos y entre diferentes estados del ciclo de vida, tamaños y densidades de las especies que están interactuando (Callaway & Walker, 1997). Estas interacciones tienen una fuerte influencia en la estructura y dinámica de las comunidades, siendo responsables de la presencia o ausencia de especies particulares (Padilla & Pugnaire, 2006). La

competencia entre plantas se considera desde hace muchos años, como uno de los procesos más importantes en la dinámica sucesional y funcionamiento de diversos ecosistemas. Sin embargo, desde los últimos 20 años, la facilitación se reconoce como otra fuerza determinante, que actúa simultáneamente con la competencia y que varía en importancia y magnitud dependiendo de las condiciones ambientales predominantes (Bruno *et al.*, 2003). Particularmente, la hipótesis del gradiente de estrés (Figura 1-1), relaciona las características del medio con el tipo de interacciones y predice que la importancia relativa de la facilitación y de la competencia, variará dependiendo del gradiente de estrés ambiental y productividad del ecosistema, por ejemplo la facilitación será dominante en comunidades con alto estrés abiótico y cuando los recursos son escasos entonces se genera una presión alta en los consumidores (Bertness & Callaway, 1994; Callaway, 2007; Maestre *et al.*, 2009). Sin embargo, esto no es una regla general en todos los casos ya que también depende mucho del tipo de estrés abiótico evaluado y de las respuestas diferenciales de los organismos involucrados dependiendo de su habilidad competitiva y tolerancia al estrés abiótico, por lo tanto deben considerarse todos los factores involucrados tanto bióticos como abióticos (Maestre *et al.*, 2009).

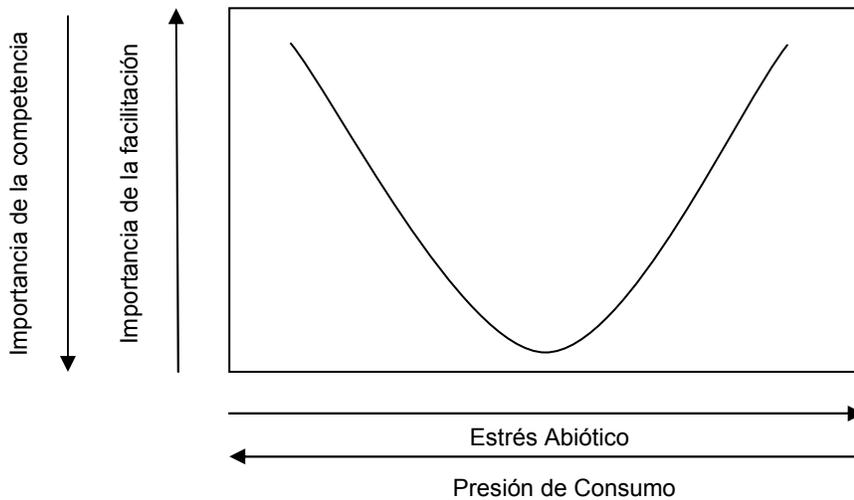


Figura 1-1: Hipótesis del gradiente de estrés. (Modificado de Callaway, 2007)

Las comunidades de plantas no son asociaciones completamente estables y predecibles como lo planteó Clements (1916) en su teoría de la sucesión vegetal, pero tampoco arreglos aleatorios de especies en consecuencia al desempeño particular de cada organismo (Gleason, 1926), que se dispersan y adaptan a las mismas condiciones

bióticas y abióticas en un lugar determinado. Actualmente se reconoce que la mayoría de las comunidades tienen características interdependientes, con algunas especies que crean condiciones determinantes para la ocurrencia y abundancia de otras especies (Callaway, 2007) y que pueden desarrollarse hasta estados avanzados que no necesariamente corresponden a una comunidad climax. Un ejemplo de asociaciones vegetales es la distribución particular de algunas especies en los ecosistemas desérticos, en donde muchas se desarrollan cerca de individuos ya establecidos, lo cual determina patrones espaciales específicos (Callaway, 1995; Carrillo-García *et al.*, 1999).

Durante la sucesión vegetal, en periodos de reclutamiento y cuando individuos adultos ya están establecidos, son frecuentes las interacciones positivas bajo condiciones ambientales severas ya que los primeros colonizadores pueden amortiguar y reducir el estrés abiótico a sus vecinos o la cercanía a una especie de gran tolerancia puede reducir el impacto sobre aquellas que son muy susceptibles. En comunidades bajo condiciones de mucho estrés físico y alta presión por consumo de recursos, las interacciones positivas serán dominantes por la necesidad de asociarse para protegerse y persistir (Bertness & Callaway, 1994). Sin embargo, hay que tener en cuenta los efectos de la vegetación circundante en el desempeño individual de las especies, que puede variar significativamente por las diferencias en sus rasgos fisiológicos y morfológicos que determinan la respuesta de cada organismo a las condiciones ambientales (Berkowitz *et al.*, 1995).

Cuando dos individuos vecinos compiten, alguno de ellos se verá afectado negativamente en algún aspecto de su desarrollo, lo que conlleva a una reducción en su desempeño o desaparición en el ecosistema. El análisis del crecimiento individual de una planta sugiere que los recursos son distribuidos de forma desigual dependiendo del número de competidores vecinos, su proximidad y tamaño (Bonan, 1988). La competencia resulta de una compleja mezcla de componentes como número de vecinos, tamaño, identidad y distancia (Vogt *et al.*, 2010). Las plantas solamente compiten por recursos con aquellos individuos localizados en sus cercanas inmediaciones, por lo tanto, el crecimiento de un individuo está limitado al grado de disponibilidad de los recursos tomados por los vecinos. Una planta con pocos vecinos, pequeños y distantes tendrá un mayor crecimiento relativo que una planta similar con vecinos más grandes, cercanos o numerosos y estas diferencias de tamaño se aumentarán con el tiempo (Bonan, 1988).

Para entender el balance entre interacciones positivas y negativas es necesario considerar factores como la fase de ciclo de vida de las especies, su fisiología, la densidad de plantas, las interacciones indirectas y el estrés abiótico (Callaway & Walker, 1997). La simultaneidad de estas interacciones en condiciones naturales sugiere que los modelos conceptuales basados sólo en la competencia por recursos están limitados en su potencial para representar con precisión los procesos en las comunidades de plantas (Callaway, 1995). Con base en esto, el estudio de la dinámica natural entre un grupo de especies no puede ser visto sólo considerando como se excluyen entre sí por competencia directa, es necesario ver la otra cara de la moneda y darle igual importancia.

La facilitación es una interacción positiva que ocurre cuando la presencia de una planta aumenta el crecimiento, supervivencia y/o reproducción de una planta vecina (Callaway, 1995; 2007). Es una interacción no trófica, que ocurre entre plantas fisiológicamente independientes por medio de cambios en el ambiente abiótico o a través de otros organismos (Brooker *et al.*, 2008). Es un proceso en el cual algunas plantas mejoran el desempeño de otras; que puede darse cuando individuos ya establecidos mejoran la disponibilidad de agua en el suelo, estabilizan la temperatura, modifican las condiciones de luz del medio circundante o actúan como plantas niñeras, aumentando las probabilidades de germinación y establecimiento de otras (Walker *et al.*, 2007). No necesariamente ambas especies que interactúan deben resultar beneficiadas, pero sí al menos una de ellas (Bertness & Callaway, 1994).

Las plantas niñeras o nodrizas, hacen referencia a la influencia positiva de plantas adultas sobre la germinación y el establecimiento de plántulas o juveniles que estén ubicadas bajo su dosel, a causa del mejoramiento del impacto de factores ambientales extremos o de gran severidad (Holmgren *et al.*, 1997; Castro *et al.*, 2002; Gómez-Aparicio *et al.*, 2004; Padilla & Pugnaire, 2006), se crean microhábitats más favorables para la germinación o reclutamiento de plántulas (Ren *et al.*, 2008). Igualmente pueden favorecer a individuos jóvenes de su misma especie u otra. Sin embargo, es posible que en ciertos casos algunas especies que iniciaron sus vidas como beneficiarias se conviertan posteriormente o bajo otras condiciones, en fuertes competidoras de sus benefactoras cuando lleguen a la madurez, ocasionando la muerte de las niñeras (Callaway & Walker, 1997).

Las plantas tienen efectos positivos directos e indirectos sobre sus vecinas, con lo cual mejoran su desempeño (Callaway *et al.*, 2002; Callaway, 2007). Evidentemente la presencia física o actividad fisiológica de una planta pueden afectar el microclima de su alrededor, alterando el régimen de evaporación, temperatura, corrientes de viento, intensidad y calidad de luz incidente, concentraciones gaseosas (vapor de agua y CO₂) y humedad del suelo (Hunter & Aarssen, 1988). Algunos de los efectos directos de la facilitación son: i) generación de sombra que disminuye la demanda de transpiración, dar protección contra la radiación ultravioleta previniendo la fotoinhibición, reduce el efecto de las temperaturas extremas y aumenta la humedad del suelo, ii) aporte de nutrientes provenientes de la hojarasca, que proveen energía a los microbios del suelo con lo cual se estimulan las tasas de descomposición y mineralización, además de aumentar la fertilidad del suelo, iii) el efecto del dosel que intercepta y condensa agua del aire, lo cual favorece la creación de hábitats más húmedos, iv) protección contra el viento de daños mecánicos y disminución de la temperatura de las hojas y v) tolerancia al disturbio, ya que algunas especies son capaces de tolerar altos niveles de estrés y crear ambientes estables que benefician a otras que no están adaptadas a estas condiciones (Callaway, 1995; 2007). Los efectos indirectos se relacionan con la atracción de dispersores y polinizadores y prevención de herbivoría por defensas compartidas.

Teniendo en cuenta la naturaleza dinámica de los ecosistemas y que las especies constantemente interactúan entre sí y con el medio para desarrollar las comunidades vegetales que hoy día conocemos, de las cuales hacemos uso directa e indirectamente y nos vemos beneficiados, es importante recuperar estas propiedades una vez los ecosistemas hayan sido alterados o degradados. Para lograr este objetivo es indispensable utilizar las herramientas que el desarrollo de la teoría de ecología de la restauración, es decir en sentido estricto la restauración ecológica, nos ha proporcionado por medio de la evidencia experimental. Las acciones deliberadas para recuperar un ecosistema perturbado a su estado original o aquel estado definido por los objetivos de la restauración, en sus funciones, estructura y composición es lo que define a la restauración ecológica (SER, 2004; Palmer *et al.*, 2006; Clewell & Aronson, 2007; Vargas, 2007). La recuperación de un ecosistema puede empezar por restablecer parte de la vegetación natural del sitio perturbado, manipulando la sucesión secundaria al introducir determinadas especies en el sistema. Este paso es determinante en el éxito de programas de restauración puesto que si las especies son adecuadas para recuperar

algunos de los bienes y servicios que ofrece el ecosistema intervenido, habrá mayores probabilidades de que el ecosistema se empiece a recuperar sin asistencia.

Sin embargo, deben considerarse las barreras que en muchos casos impiden que el ecosistema se recupere por sí mismo. Existen varios tipos de barreras, las de tipo económico se refieren a las actividades humanas que transforman el ecosistema como la ganadería o agricultura, y las de tipo ecológico se relacionan con los factores bióticos y abióticos resultantes del régimen de disturbios natural y humano, los cuales influyen en los diferentes mecanismos de regeneración y colonización de las especies, es decir, los procesos necesarios para que ocurra la dispersión de propágulos, el establecimiento de las plántulas y la persistencia de los individuos y las poblaciones (Vargas, 2007). Un mecanismo para superar la barrera ecológica es la adición de especies clave para el proceso sucesional que mejoren las condiciones abióticas del área disturbada y formen núcleos de regeneración donde pueden arribar y desarrollarse otras especies más tardías. Por esto es importante identificar asociaciones entre especies que indiquen la existencia de facilitación para que pueda aplicarse el fenómeno en el diseño e implementación de diversas estrategias de restauración del ecosistema de interés.

Las especies que logren recuperar la dinámica sucesional de un área disturbada pueden ser consideradas como ingenieras ecosistémicas y si hay implicaciones evolutivas también serán constructoras de nicho, ya que su desempeño en el ecosistema generará condiciones particulares que afectaran a otras especies que conviven en el mismo espacio. Estas especies pueden ser elementos determinantes en el éxito de las estrategias de restauración ya que tienen la capacidad de crear, mantener y modificar los hábitats (Byers *et al.*, 2006). El desarrollo de esta temática se amplía en el capítulo 2.

El ecosistema de la zona de estudio tiene un largo historial de uso y transformación por actividades como tala de especies maderables, ganadería y agricultura intensivas e introducción de plantaciones exóticas y de retamo espinoso (*U. europaeus*) como cerca viva (León *et al.*, 2009). Estos disturbios generaron un mosaico de vegetación distribuido en parches, impidiendo la conectividad de los remanentes de vegetación nativa presentes en la zona. Debido a las condiciones actuales de la zona y su importancia en el mantenimiento del recurso hídrico del embalse de Chisacá, es necesaria la

implementación de estrategias que ayuden en la recuperación del bosque altoandino para lo cual es clave la introducción de especies nativas que aumenten la cobertura vegetal en las áreas degradadas para acelerar el proceso sucesional y así mismo mejorar la dinámica natural del ecosistema.

Esta investigación busca evaluar cuál es el efecto de la densidad de siembra de las especies leguminosas *L. bogotensis* (arbusto) y *V. benghalensis* (hierba), en la interacción planta-planta con las especies arbóreas nativas (pionera *S. oblongifolium* y pionera tardía *V. tinoides*), esperando que en la densidad media y baja de las leguminosas se genere un efecto positivo sobre el desarrollo de las especies arbóreas nativas, en donde los individuos de éstas especies tendrán mayor supervivencia y crecimiento por el efecto positivo de las leguminosas. Por otro lado se espera determinar si existe un efecto diferencial de las dos especies leguminosas sobre el desarrollo de las especies arbóreas nativas, con la hipótesis de que habrá un efecto positivo diferencial de ambas leguminosas como consecuencia de su hábito de crecimiento, principalmente será más evidente en el caso de la especie arbustiva *L. bogotensis*. Finalmente se espera que la adición de especies leguminosas modifique algunas de las características físicas y químicas del suelo en el área disturbada, mejorando las condiciones del suelo, generando cambios en el nivel de nutrientes, pH y otras propiedades.

1.2 Métodos

El experimento se desarrolló en predios de la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá, en cercanías al Embalse de Chisacá, localidad de Usme, Bogotá, durante el periodo entre Abril de 2010 hasta Septiembre de 2011. El procedimiento se resume en la figura 1-2.

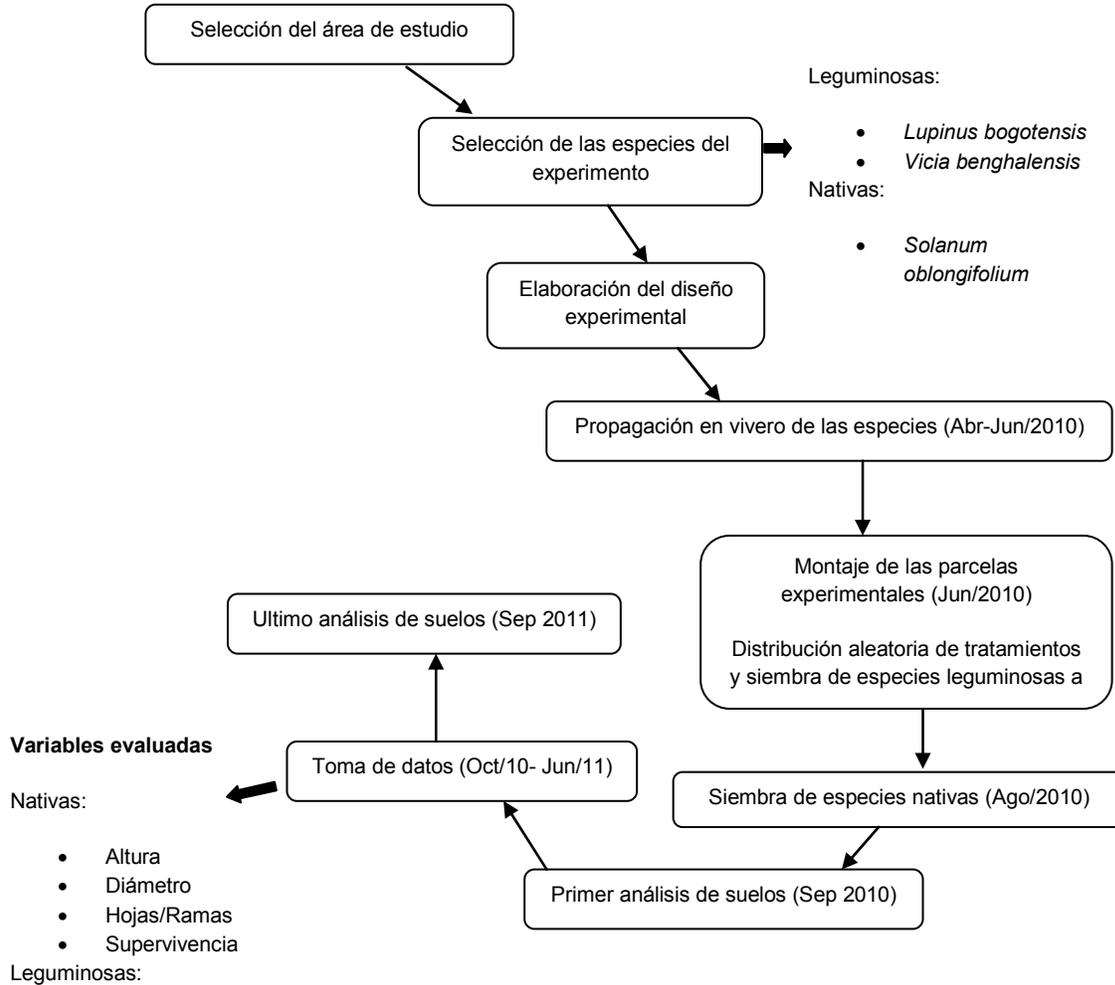


Figura 1-2: Diagrama de flujo del desarrollo del experimento

1.2.1 Área de Estudio

Las parcelas experimentales se establecieron en un sector cercano al embalse de Chisacá, en un área total de 1.23 Ha. (Figura 1-3), vereda El Hato, localidad de Usme, Bogotá (4° 23' 03.8" N y 74° 09' 59.4" W). Los predios son de propiedad de la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá (EAAB) quienes facilitaron el terreno para esta investigación.

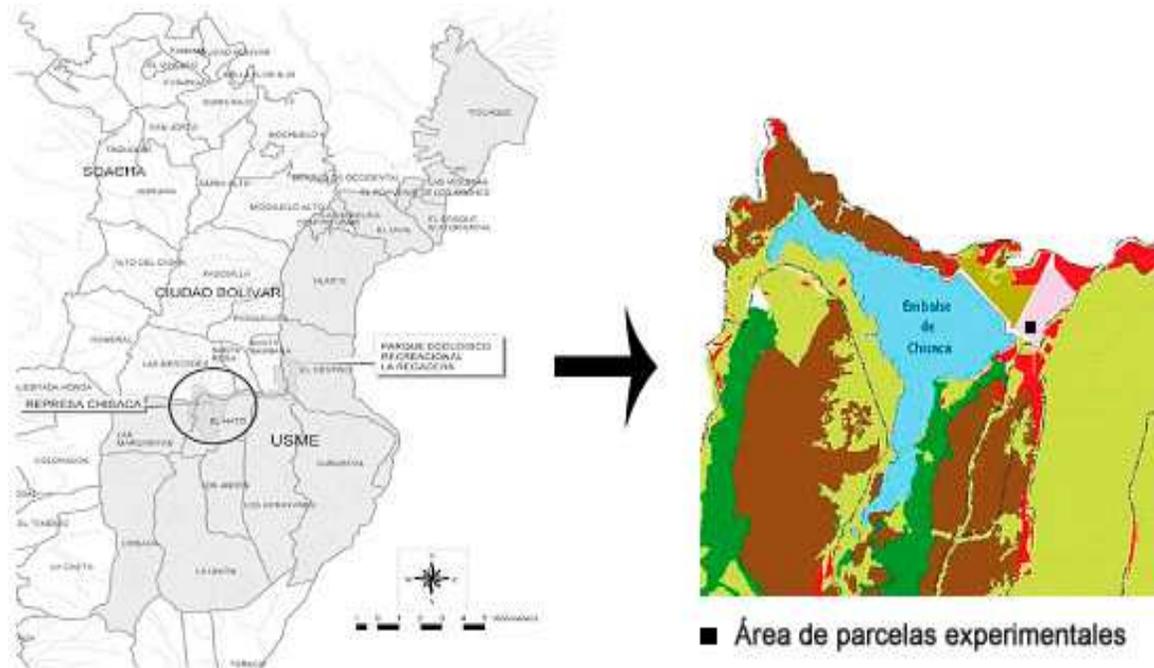


Figura 1-3: Área de estudio en los alrededores del Embalse de Chisacá.

El área intervenida fue despejada en su totalidad de la invasión del retamo espinoso (*U. europaeus*) con remoción manual y mecánica (arado con rastrillo y tractor) y quemas controladas para evitar la rápida recolonización de esta especie (León *et al.*, 2009; León & Vargas, 2010), posteriormente se hizo la siembra de las especies leguminosas dentro de las parcelas y dos meses después se añadieron las especies nativas arbóreas. Con el paso de los meses la cobertura vegetal fue cambiando, reduciendo la expresión de retamo dentro del área de estudio (Figura 1-4). La región tiene un historial de aproximadamente 150 años de uso intensivo, relacionado principalmente con el cultivo de papa y ganadería, plantaciones forestales exóticas y hace 60 años fue introducido el retamo espinoso *U. europaeus* como cerca viva para protección de las áreas que rodeaban el embalse de Chisacá; sin embargo, en la actualidad ya es considerada como un problema ambiental en la zona por ser una especie invasora muy difícil de controlar y erradicar. Esta invasión tiene fuertes impactos sobre los ecosistema locales ya que genera el desplazamiento de las especies nativas, altera los suelos, homogeniza los ecosistemas, perturba los ciclos de nutrientes, aumenta la frecuencia de incendios y causa la pérdida de espacios productivos (León & Vargas, 2010).



Figura 1-4: Cambios en la cobertura del área de estudio

- Características Abióticas

La zona presenta un régimen de precipitación bimodal, con el periodo más lluvioso entre Abril y Julio, con un pico de alta precipitación en Octubre y Noviembre. El promedio anual de lluvias fue de 707,5 mm/año y 1153,7 mm/año (datos de la estación del Hato 2009-2010 respectivamente), la temperatura media multianual es de 10,7°C (estación La Regadera 2002 - 2004), las temperaturas más altas se presentan entre Octubre y Mayo, mientras que las más bajas entre Junio y Septiembre (Figura 1-5 Fuente: EAAB 2011). De acuerdo con esto, el mayor déficit hídrico se presenta durante los meses de diciembre a marzo (León & Ramírez, 2011). En este periodo es cuando se presenta el fenómeno de las heladas, que afecta severamente a muchas de las especies nativas de la región y también cultivos. Durante el periodo de monitoreo del experimento, los meses más secos fueron Diciembre 2010 y Enero-Febrero de 2011.

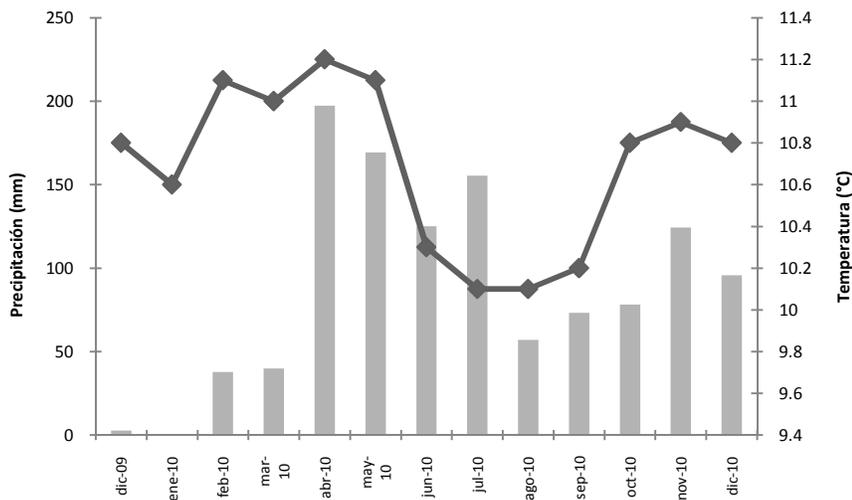


Figura 1-5: Precipitación (2009-2010) y temperatura media (2002-2004) mensual.

- Características Bióticas

La vegetación nativa de esta región se asocia con el ecosistema de bosque altoandino que se caracteriza por estar ubicado entre 2750-3300 m., con una precipitación entre 900-1500 mm y una temperatura entre 9-12°C. A nivel de vegetación, corresponde a un bosque dominado por *Weinmannia tomentosa* L. f., junto con el cual se presentan elementos típicos de bosque (Mora *et al.*, 2007) como *Hedyosmum bonplandianum* Kunth, *Clethra fimbriata* Kunth, *Myrsine dependens* (Ruiz & Pav.) Spreng., *Oreopanax bogotensis* Cuatrec., *Tibouchina grossa* (L. f.) Cong., *Macleania rupestris* (Kunth) A.C. Sm. y *Drimys granadensis* L. f., entre otros (Montenegro & Vargas, 2008). También se conocen como bosques de niebla, presentando una dinámica hídrica poco convencional que radica principalmente en que la niebla y la lluvia transportadas por el viento se convierten en un aporte adicional de agua y de nutrientes al sistema (Tobón, 2009).

1.2.2 Especies de la Investigación

Las cuatro especies empleadas en los experimentos se seleccionaron por sus características o rasgos de historia de vida idóneos para los objetivos de este estudio (Tabla 1-1) y por los buenos resultados reportados en otras investigaciones realizadas en zonas cercanas al área de estudio (Ávila & Vargas, 2009; Díaz-Espinosa & Vargas, 2009; Rodríguez & Vargas, 2009). Las leguminosas son *Lupinus bogotensis* (Fabaceae) y *Vicia benghalensis* (Fabaceae) y las especies arbóreas nativas son *Solanum oblongifolium* (Solanaceae) y *Viburnum tinoides* (Adoxaceae), clasificación según APG.

Tabla 1-1: Descripción y rasgos de historia de vida (RHV) de las especies empleadas

Especie	Descripción y RHV
<p data-bbox="272 380 548 415"><i>Lupinus bogotensis</i></p> 	<p data-bbox="654 323 1354 1058">Especie arbustiva, de ciclo de vida corto (1 año), alcanza hasta 1.5 m de altura, hojas con número impar de foliolos, fruto tipo legumbre, semillas con forma de esfera achatada (Universidad de Antioquia, 2011). Se distribuye entre 2400 y 3400 m., flores de color morado y con pintas blancas, dispuestas en inflorescencias terminales en forma de racimos verticales (Mahecha <i>et al.</i>, 2004). Sus rasgos de vida más importantes para proyectos de restauración son: rápido crecimiento, tolerancia a ambientes pobres en nutrientes puesto que fija nitrógeno por medio de nódulos en sus raíces, genera un abundante banco de semillas que se activa después de quemas y es tolerante a las heladas y sequías (Ávila & Vargas, 2009; Díaz-Espinosa & Vargas, 2009).</p>
<p data-bbox="277 1167 540 1203"><i>Vicia benghalensis</i></p> 	<p data-bbox="654 1079 1354 1864">Especie herbácea de ciclo anual, heliófila, de hábito trepador y crecimiento rastrero que le permite conformar un dosel herbáceo denso (Díaz-Espinosa & Vargas, 2009). Hojas con 5-9 pares de folíolos, lineales hasta oblongos; estípulas íntegras o dentadas, flores en racimos, de 5 a 12, de color purpúreo-rojizas, con ápice agudo. Cáliz giboso en su base y con lóbulos desiguales. Fruto legumbre de 2-4 cm, pubescente, de color marrón. Semillas de color negro y 5 mm de diámetro (Inbuy, 2011). Rasgos de historia de vida importantes: rápido crecimiento, gran resistencia a las sequías y heladas, tiene bancos de semillas y es formadora de dosel herbáceo (Díaz-Espinosa & Vargas, 2009). Nativa de la zona mediterránea de la Península Ibérica, no está considerada como especie invasora en Colombia.</p>

<p style="text-align: center;"><i>Solanum oblongifolium</i></p> 	<p>Arbolito pionero, de tronco erecto, delgado y tendencia monopódica, con hojas simples y alternas, inflorescencias apicales y frutos en bayas carnosas, heliófila pero tolera moderadamente la sombra, de distribución andina entre 2400-3100 m. Puede crecer en bordes de carreteras y zonas de plantaciones exóticas (Secretaría Distrital de Ambiente, 2011). Pertenece a la sección Germinata - Solanaceae (Knapp, 2002). Rasgos de vida importantes: abundante producción de semillas de alta viabilidad y rápida geminación, especie zoócora, por lo cual puede atraer fauna. (Ávila & Vargas 2009). Es uno de los elementos principales en la cobertura de los árboles nativos zoócoros del bosque altoandino (Mora <i>et al.</i>, 2007) y es importante para la restauración del ecosistema por considerarse especie colonizadora - inductora (Rodríguez & Vargas, 2009). Es de fácil propagación y aporta biomasa al suelo (Martínez <i>et al.</i>, 2011).</p>
<p style="text-align: center;"><i>Viburnum tinoides</i></p> 	<p>Árbol pionero tardío, frecuente en rastrojos riparios de pie de ladera y vegas, buena inductora sucesional, ornitócora y heliófila, alcanza hasta 15 m, distribución andina entre 2600-3000 m., Hojas simples, elípticas, lisas y enteras, cimas redondeadas, frutos tipo baya en corimbos apicales, son verdes y elipsoides; maduran morado oscuro, casi negro. Las hojas se agrupan en verticilos por pares, con nervios secundarios escasos curvos y frecuentemente ascendentes (Barrera- Cataño <i>et al.</i>, 2010; Secretaría Distrital de Ambiente, 2011). De distribución andina, principalmente en la cordillera oriental de Colombia (Killip & Smith, 1930).</p>

Los individuos de *S. oblongifolium* y *L. bogotensis* se propagaron en un vivero local a partir de semillas recolectadas en la zona, mientras que *V. benghalensis* se sembró directamente en las parcelas a partir de semillas comerciales. Los individuos de *V. tinoides* se consiguieron en un vivero comercial, por lo cual no se pudo tener control sobre su desarrollo y su tamaño en el momento de la siembra fue muy variable (entre 20-30 cm. aproximadamente). En el caso de *S. oblongifolium* los individuos sembrados en las parcelas tenían entre 3 y 4 meses de edad y medían entre 10 y 15 cm. Los individuos de *L. bogotensis* se trasplantaron cuando tenían una altura promedio de 40 cm.

Las especies leguminosas fueron seleccionadas por sus rasgos de historia de vida con el propósito de evaluar su papel como facilitadoras del establecimiento y crecimiento de las especies nativas. Utilizando especies de diferente hábito, en el caso de las leguminosas y de distinta etapa sucesional con las nativas arbóreas, se esperaba ver la interacción entre las especies para reactivar la dinámica sucesional y empezar a restaurar el ecosistema. La variación en densidad de las especies leguminosas dentro de las parcelas se planteó para determinar el efecto de la vecindad entre especies en el resultado de la interacción, que se evaluó por medio de la supervivencia y crecimiento de las nativas.

1.2.3 Diseño Experimental

Se implementaron 52 parcelas de 3.5 X 3.5 m. distribuidas en el área de estudio, con un total de 637m² intervenidos. En cada parcela se sembró una combinación de cada especie leguminosa (*L. bogotensis* - *V. benghalensis*) con cada especie nativa (*S. oblongifolium* – *V. tinoides*) variando la distancia de siembra entre individuos de leguminosas y así mismo su densidad. Las dos especies nativas se sembraron a una misma distancia entre sí (50 cm.) en todas las parcelas, lo que representa una densidad de 25 individuos en cada una. Los tratamientos corresponden a la especie leguminosa y su distancia de siembra entre individuos (30, 60 y 90 cm.), lo cual significa una densidad de 81, 16 y 9 individuos, para un total de 12 tratamientos con 4 parcelas de repetición para cada caso (Tabla 1-2). En las parcelas control sólo se sembraron individuos de las dos nativas en la misma distancia que en los tratamientos, dos parcelas por cada especie.

Se sembraron 650 individuos de cada una de las especies nativas y 848 individuos de cada especie leguminosa. En total, se adicionaron en la zona de estudio 1300 individuos de las especies nativas y 1696 de las especies leguminosas.

Tabla 1-2: Tratamientos por especie leguminosa y distancia de siembra

Leguminosa	Distancia	Especie Nativa	No. Parcelas	Tratamiento
<i>L. bogotensis</i>	30 cm	<i>S. oblongifolium</i>	4	T1
<i>L. bogotensis</i>	60 cm	<i>S. oblongifolium</i>	4	T2
<i>L. bogotensis</i>	90 cm	<i>S. oblongifolium</i>	4	T3
<i>L. bogotensis</i>	30 cm	<i>V. tinoides</i>	4	T4
<i>L. bogotensis</i>	60 cm	<i>V. tinoides</i>	4	T5
<i>L. bogotensis</i>	90 cm	<i>V. tinoides</i>	4	T6
<i>V. benghalensis</i>	30 cm	<i>S. oblongifolium</i>	4	T7
<i>V. benghalensis</i>	60 cm	<i>S. oblongifolium</i>	4	T8
<i>V. benghalensis</i>	90 cm	<i>S. oblongifolium</i>	4	T9
<i>V. benghalensis</i>	30 cm	<i>V. tinoides</i>	4	T10
<i>V. benghalensis</i>	60 cm	<i>V. tinoides</i>	4	T11
<i>V. benghalensis</i>	90 cm	<i>V. tinoides</i>	4	T12
Sin leguminosas	25 cm.	<i>S. oblongifolium</i> - <i>V. tinoides</i>	4 (2 por sp.)	Controles
TOTAL			52	

Luego de la erradicación del retamo que estaba presente en el área (Abril-Mayo 2010), en una primera fase se sembraron en las parcelas los individuos de las leguminosas (Junio 2010), seleccionando de forma aleatoria la distribución de los tratamientos (especie y su distancia de siembra). Dos meses después (Agosto 2010), se sembraron los individuos de *S. oblongifolium* y *V. tinoides*. En la figura 1-6 se puede apreciar el esquema de las parcelas según las distancias de siembra de las leguminosas. En Septiembre de 2010 se hizo el primer análisis de suelos y el último un año después. Se tomó una muestra de varias parcelas a una profundidad de 30 cm. y se mezclaron para obtener una muestra compuesta, de la cual se separó 1 Kg. que fue almacenado en bolsa sella pack e inmediatamente llevada al Laboratorio de Suelos de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de Colombia.

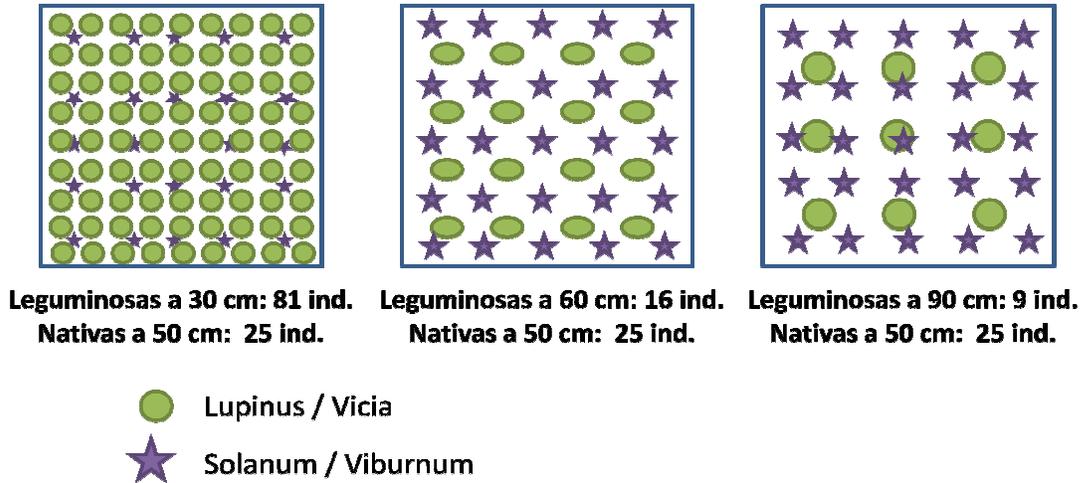


Figura 1-6: Esquema ilustrativo de las parcelas experimentales

En las parcelas de 30 cm se sembraron 81 individuos de las especies leguminosas, 16 individuos en las parcelas de 60 cm y 9 en las de 90 cm. En todas las parcelas se sembraron 25 individuos de las especies nativas. En Enero de 2011 se hizo una limpieza con azadón y remoción manual al interior de las parcelas para erradicar pastos invasores y plántulas de retamo espinoso, esto con el fin de evitar la interferencia de otras especies en el experimento. En este mismo periodo por ser época de sequías, hubo riego con motobomba en todas las parcelas durante algunos días.

1.2.4 Toma de Datos

Durante 9 meses (Octubre 2010 - Junio 2011), se tomaron datos de todos los individuos de *S. oblongifolium* y *V. tinoides* de las variables: supervivencia (vivo o muerto), altura (cm.) medida desde la base del tallo hasta el ápice de la hoja más alta, diámetro (mm.) usando un calibrador y producción de hojas para *Solanum* y ramas para *Viburnum*, por conteo. Se escogieron estas variables puesto que son una forma sencilla de monitorear el crecimiento de los individuos y dan un buen indicio de la distribución de recursos que están haciendo. Se registraron datos mensuales para un total de 1300 individuos de ambas especies. Adicionalmente se hizo la estimación del porcentaje de cobertura de las especies leguminosas cada dos meses y el registro mensual de su supervivencia en todos los tratamientos. Los análisis de suelo se hicieron en Septiembre de 2010 y Septiembre de 2011, para detectar los cambios en las características físico-químicas.

1.2.5 Análisis Estadístico

Los datos de crecimiento de *S. oblongifolium* y *V. tinoides* se analizaron para las variables: altura, diámetro y hojas/ramas por medio del *análisis de series de tiempo en modelo de efectos mixtos*, con el paquete estadístico R 2.14. Este análisis es apropiado para experimentos multifactoriales con algunos factores predeterminados (distancia de siembra) y otros factores aleatorios, donde se tienen submuestreos o parcelas divididas.

Para evaluar la supervivencia se utilizó el *análisis de riesgo proporcional de Cox*, del programa S-Plus 2000, que es un análisis no paramétrico y consiste en obtener una función lineal de las variables independientes (tipo de leguminosa y distancia de siembra), que permita estimar, en función del tiempo, la probabilidad de supervivencia de los individuos de *S. oblongifolium* y *V. tinoides*. El análisis del cambio de cobertura de las especies leguminosas se hizo con base en la estimación realizada en campo y el registro fotográfico.

1.2.6 Índice de la Intensidad Relativa de la Interacción (RII)

Para confirmar lo observado con las variables de crecimiento respecto al efecto facilitador de las leguminosas sobre las nativas, se hizo la estimación de la magnitud y signo de la interacción con base en el índice propuesto por Armas *et al.* (2004), quienes presentan la siguiente ecuación para estimar la interacción:

$$RII = \frac{B_w - B_o}{B_w + B_o}$$

Donde B_o representa a la variable de crecimiento considerada en ausencia de interacción (control) y B_w es la misma variable pero cuando se crece con otras plantas vecinas (tratamiento). El rango de valor del índice está entre -1 y 1, indicando que hay competencia entre -1 y 0, y facilitación entre 0 y 1. Para el cálculo se utilizó la altura promedio para cada tratamiento (B_w) y la altura promedio de las parcelas control (B_o). Se calculó el RII promedio de cada parcela para cada mes y se obtuvo un RII global promedio para cada tratamiento. Se utilizó la variable altura en lugar de la biomasa a diferencia de la propuesta original de Armas *et al.* (2004), debido a que no se cosecharon individuos en ningún caso y porque altura fue la variable más indicativa del crecimiento.

1.3 Resultados

1.3.1 Supervivencia de *S. oblongifolium* y *V. tinoides*

De los 650 individuos sembrados de cada especie, la supervivencia global fue de 98% para *S. oblongifolium* y 92% para *V. tinoides*. La mortalidad se incrementó a partir de los meses secos (Dic 2010, Ene y Feb 2011).

En el caso de *S. oblongifolium*, la supervivencia fue alta con ambas leguminosas y en las tres distancias de siembra de las mismas (Tabla 1-3; Figuras 1-7 y 1-8). Según el análisis de supervivencia de Cox, ninguna de las dos variables evaluadas (tipo de especie leguminosa y distancias) tuvo efecto en la mortalidad de los individuos ($p= 0.9$ con *Lupinus*, $p= 0.57$ con *Vicia* y $p= 0.48$ con distancias).

Tabla 1-3: Porcentajes de supervivencia de *S. oblongifolium* en los tratamientos

Leguminosa	<i>Lupinus bogotensis</i>			<i>Vicia benghalensis</i>			Control
	30 cm	60 cm	90 cm	30 cm	60 cm	90 cm	
% Supervivencia	99	98	96	98	98	99	96

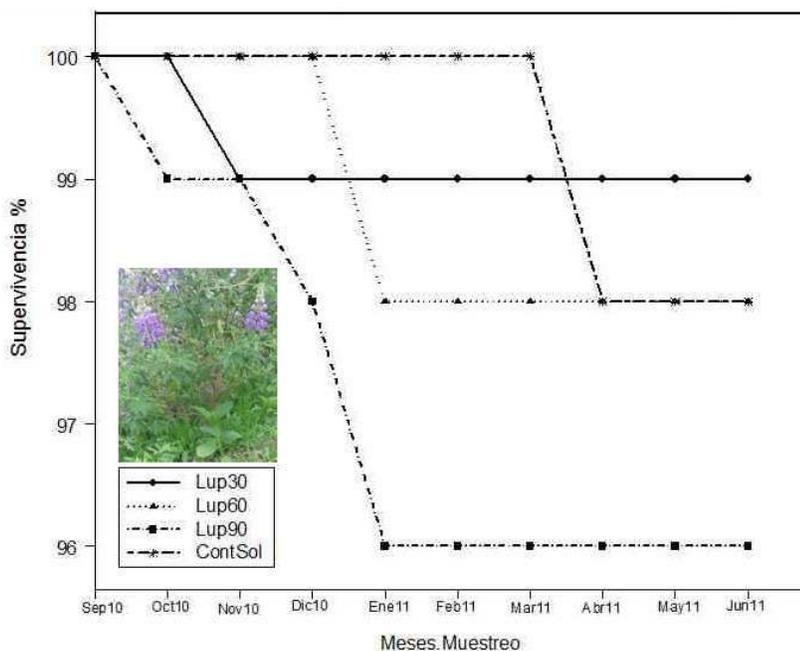


Figura 1-7: Supervivencia de *Solanum oblongifolium* con *Lupinus bogotensis*

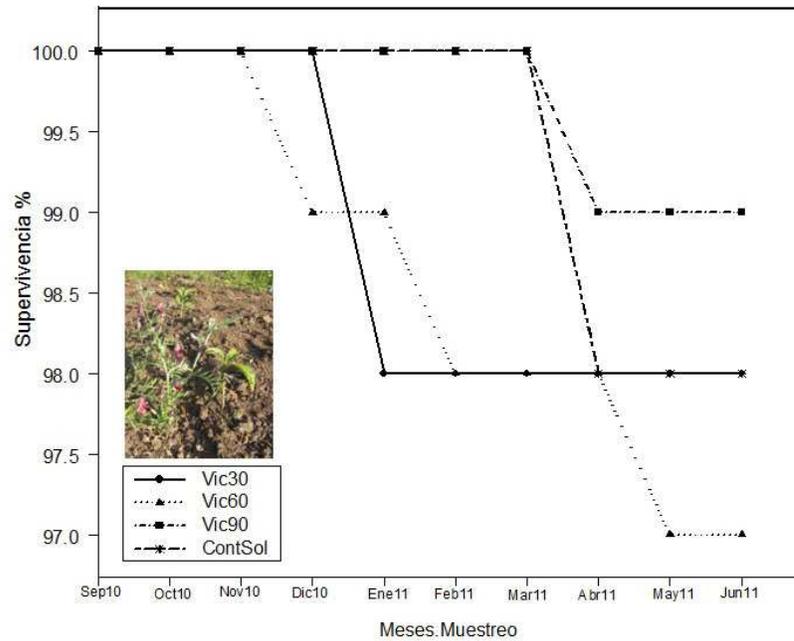


Figura 1-8: Supervivencia de *Solanum oblongifolium* con *Vicia benghalensis*

La supervivencia de los individuos *V. tinoides* fue mayor con *V. benghalensis*, superior al 90% en todos los casos (Tabla 1-4; Figuras 1-9 y 1-10). El análisis de Cox indica que si hay un efecto significativo de ambas especies leguminosas en la mortalidad de estos individuos (*Lupinus* $p= 0.02$ y *Vicia* $p= 0.001$), pero no en el caso de las distancias de siembra ($p= 0.35$).

Tabla 1-4: Porcentajes de supervivencia de *V. tinoides* en los tratamientos

Leguminosa	<i>Lupinus bogotensis</i>			<i>Vicia benghalensis</i>			Control
	30 cm	60 cm	90 cm	30 cm	60 cm	90 cm	
Distancia siembra							
% Supervivencia	96	83	91	92	93	93	80

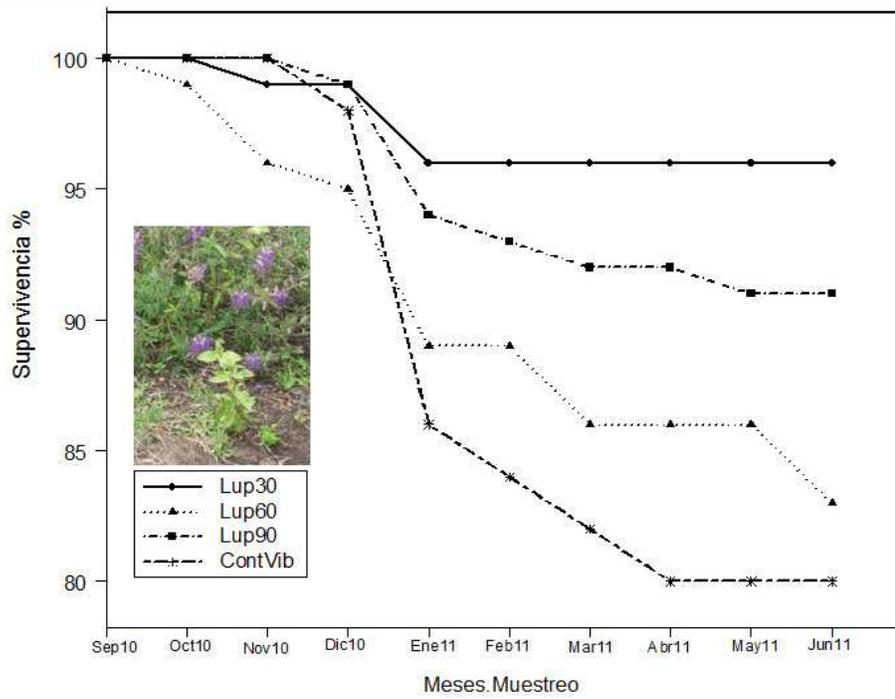


Figura 1-9: Supervivencia de *Viburnum tinoides* con *Lupinus bogotensis*

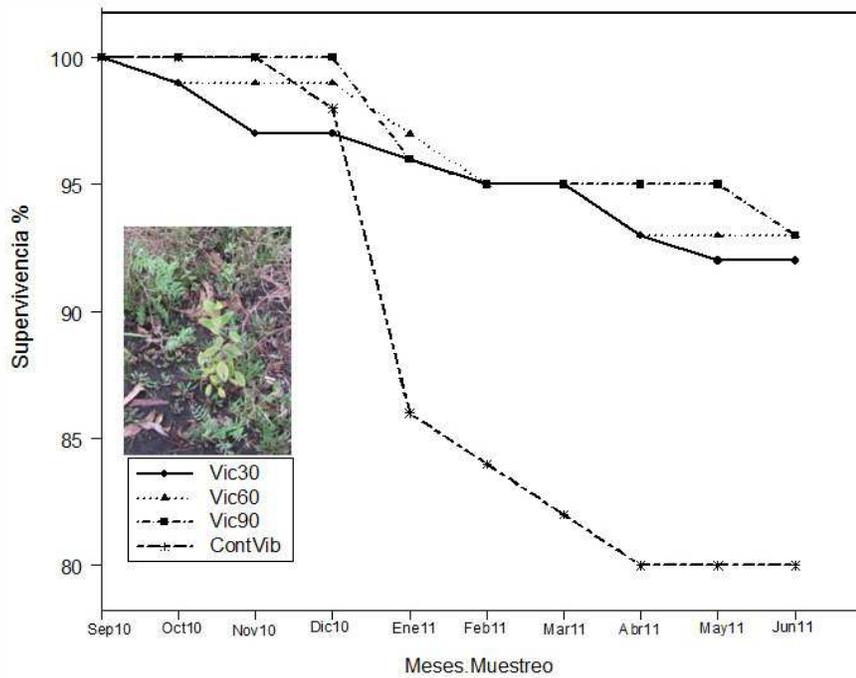


Figura 1-10: Supervivencia de *Viburnum tinoides* con *Vicia benghalensis*

1.3.2 Crecimiento de *S. oblongifolium*

S. oblongifolium fue la especie con mejor desarrollo, ya que creció más rápidamente que *Viburnum* y con mayor vigor, en comparación con los individuos de las parcelas control. A continuación se presentan los datos del valor promedio de las tres variables de crecimiento evaluadas para cada tratamiento y su respectivo error estándar (Tabla 1-5; Figura 1-11). La salida del análisis estadístico realizado en R para cada variable, se encuentra en Anexo A.

Tabla 1-5: Promedio y error estándar de las variables de crecimiento de *S. oblongifolium*

Tratamiento	Altura Prom. (cm)	Error Estándar	Diámetro Prom. (mm)	Error Estándar	Hojas Prom. (conteo)	Error Estándar
<i>Lupinus 30</i>	18.17	0.29	0.34	0.01	7.69	0.18
<i>Lupinus 60</i>	23.34	0.40	0.44	0.01	13.14	0.40
<i>Lupinus 90</i>	21.52	0.37	0.44	0.01	13.39	0.39
<i>Vicia 30</i>	15.21	0.22	0.29	0.00	6.82	0.15
<i>Vicia 60</i>	21.39	0.41	0.38	0.01	9.52	0.19
<i>Vicia 90</i>	19.38	0.28	0.40	0.00	10.49	0.23
Control	14.86	0.18	0.33	0.01	7.14	0.19

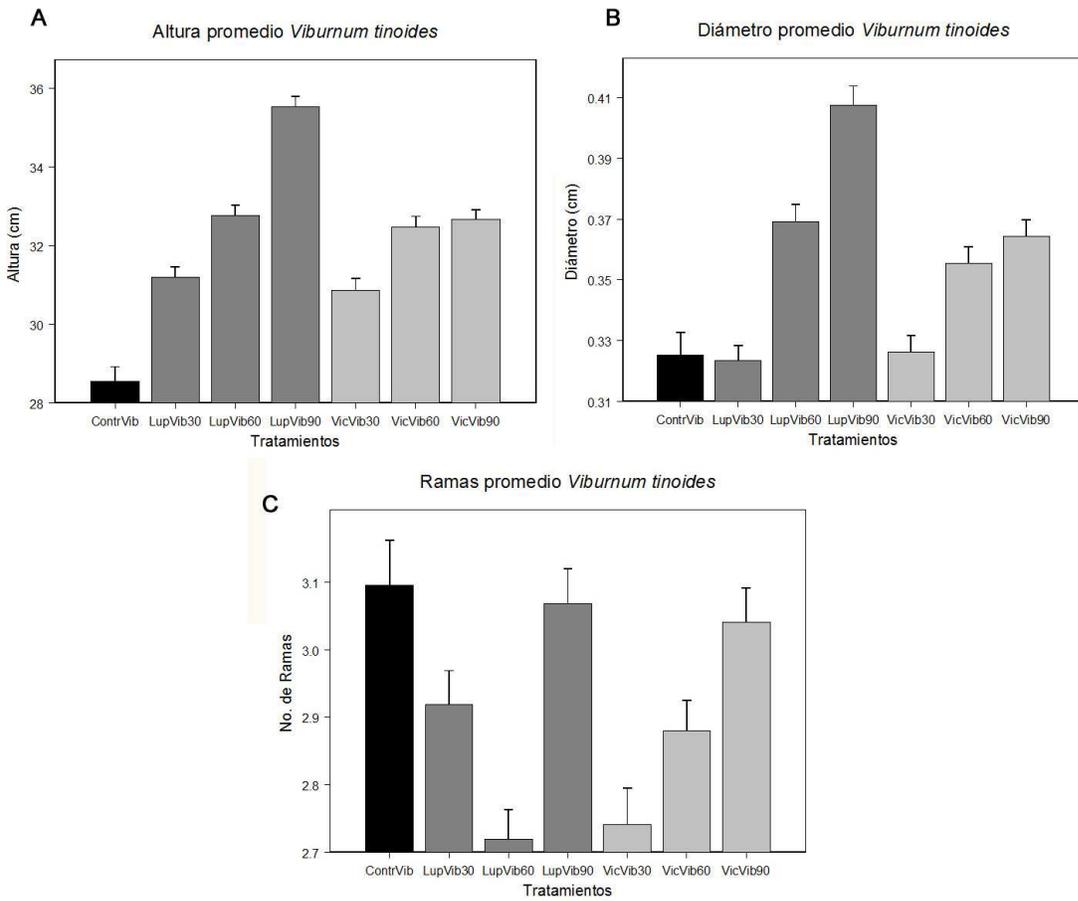


Figura 1-11: Promedio de las variables de crecimiento de *S. oblongifolium*: A) Altura, B) Diámetro y C) Hojas. Barras representan el error estándar.

Del análisis de modelos mixtos, se obtuvo que para el caso de la variable altura, hay diferencias significativas en el caso de la siembra con *L. bogotensis* a 60 y 90 cm ($t= 4,3$; $p_{(192)} < 0.001$ y $t=3,22$; $p_{(192)} < 0.001$) e igualmente con *V. benghalensis* a 60 y 90 cm ($t=3,15$; $p_{(192)} < 0.001$ y $t=1,95$; $p_{(192)} < 0.001$). Este mismo comportamiento se obtuvo para la variable diámetro, con diferencias significativas en la siembra con *L. bogotensis* a 60 y 90 cm ($t=5,19$; $p_{(192)} < 0.001$ y $t= 3,41$; $p_{(192)} < 0.001$) y *V. benghalensis* a 60 y 90 cm ($t=2,05$; $p_{(192)} < 0.001$ y $t=3,14$; $p_{(192)} < 0.001$). La variable hojas siguió el mismo comportamiento de las dos anteriores, con efectos significativos de ambas leguminosas a 60 y 90 cm. (*Lupinus* $t=3,93$; $p_{(192)} < 0.001$ y $t= 4,13$; $p_{(192)} < 0.001$ y *Vicia* $t=1,30$; $p_{(192)} < 0.001$ y $t= 2,02$; $p_{(192)} < 0.001$ respectivamente). La distancia de 30 cm en ambas especies no fue significativa para ninguna de estas variables.

1.3.3 Crecimiento de *V. tinoides*

V. tinoides tuvo un comportamiento más uniforme y con un crecimiento mucho más lento, sobretodo en el caso de los controles. A continuación se presentan los datos del valor promedio de las tres variables de crecimiento evaluadas para cada tratamiento y sus respectivas barras de error (Tabla 1-6; Figura 1-12). La salida del análisis realizado en R para cada variable, se encuentra en Anexo A.

Tabla 1-6: Promedio y error estándar de las variables de crecimiento de *V. tinoides*

Tratamiento	Altura Prom. (cm)	Error Estándar	Diámetro Prom. (mm)	Error Estándar	Ramas Prom. (conteo)	Error Estándar
<i>Lupinus 30</i>	31.20	0.26	0.32	0.00	2.92	0.05
<i>Lupinus 60</i>	32.77	0.25	0.37	0.01	2.72	0.04
<i>Lupinus 90</i>	35.54	0.26	0.41	0.01	3.07	0.05
<i>Vicia 30</i>	30.87	0.30	0.33	0.01	2.74	0.05
<i>Vicia 60</i>	32.48	0.27	0.36	0.01	2.88	0.05
<i>Vicia 90</i>	32.66	0.24	0.36	0.01	3.04	0.05
Control	28.54	0.38	0.33	0.01	3.10	0.07

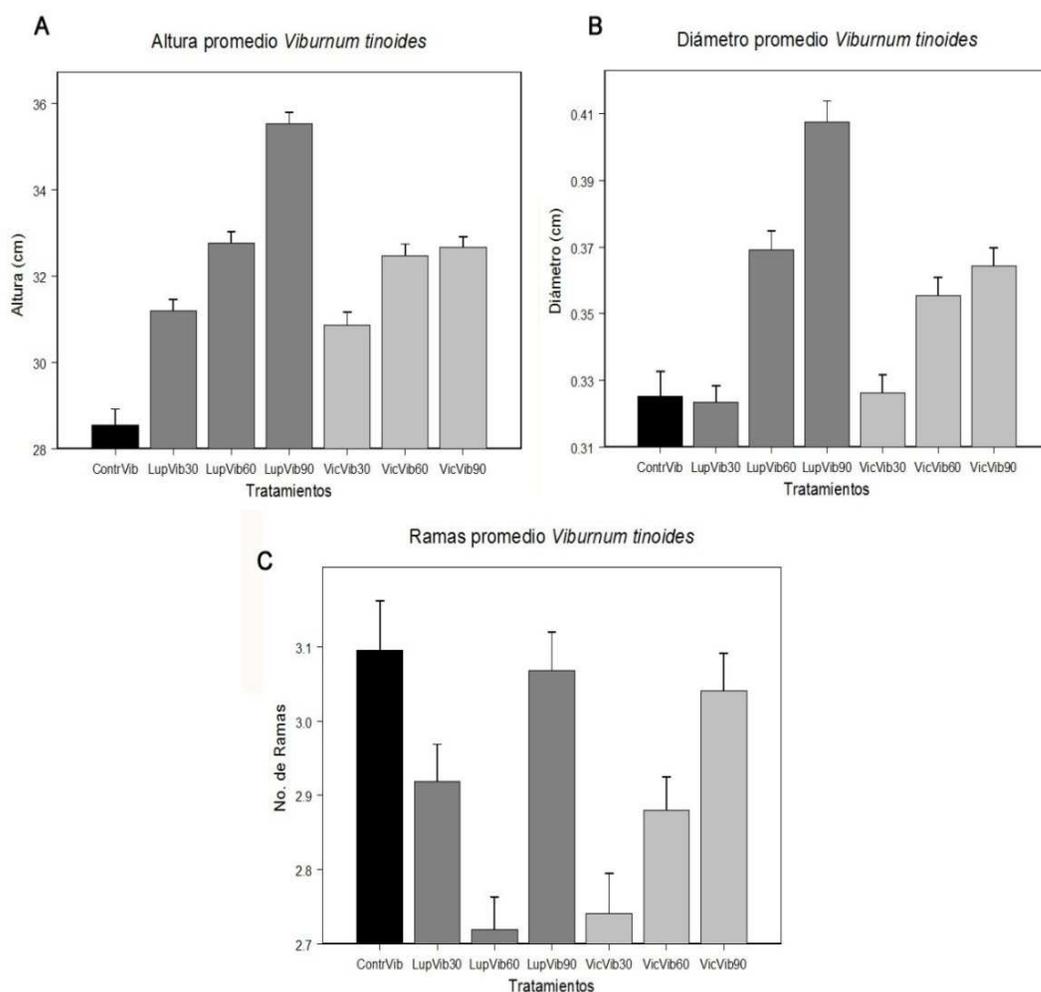


Figura 1-12: Promedio de las variables de crecimiento de *V. tinoides*: A) Altura, B) Diámetro y C) Ramas. Barras representan el error estándar.

Con el análisis de modelos mixtos, para *V. tinoides* se obtuvo que en la variable altura, hay diferencias significativas en todos los casos, las dos leguminosas sembradas en las 3 distancias (*Lupinus* a 30cm $t = 3,64$; $p_{(192)} < 0.001$; a 60 cm $t = 5,80$; $p_{(192)} < 0.001$ y 90 cm $t = 9,55$; $p_{(192)} < 0.001$; *Vicia* a 30 cm $t = 3,19$; $p_{(192)} < 0.001$; a 60 cm $t = 5,38$; $p_{(192)} < 0.001$ y 90 cm $t = 5,64$; $p_{(192)} < 0.001$). En el caso de la variable diámetro, se encontraron diferencias significativas en la siembra con *L. bogotensis* a 60 y 90 cm ($t = 3,67$; $p_{(192)} < 0.001$ y $t = 6,85$; $p_{(192)} < 0.001$) y *V. benghalensis* a 60 y 90 cm ($t = 2,48$; $p_{(192)} < 0.05$ y $t = 3,23$; $p_{(192)} < 0.001$). La variable ramas sólo fue significativa para *Lupinus* a 60 cm ($t = -4,18$; $p_{(192)} < 0.001$) y para *Vicia* a 30 y 60 cm ($t = -3,30$; $p_{(192)} < 0.001$ y $t = -2,00$; $p_{(192)} < 0.05$ respectivamente) de forma negativa. En este último caso, la siembra a 90 cm no

tuvo ningún efecto de alguna de las leguminosas. Con esta última variable es pertinente aclarar que el número de ramas siempre fue entero, es decir en todos los casos fue 3 pero por el análisis de los datos en promedio se obtuvieron los valores presentados en la gráfica.

1.3.4 Índice de la Intensidad Relativa de la Interacción (RII)

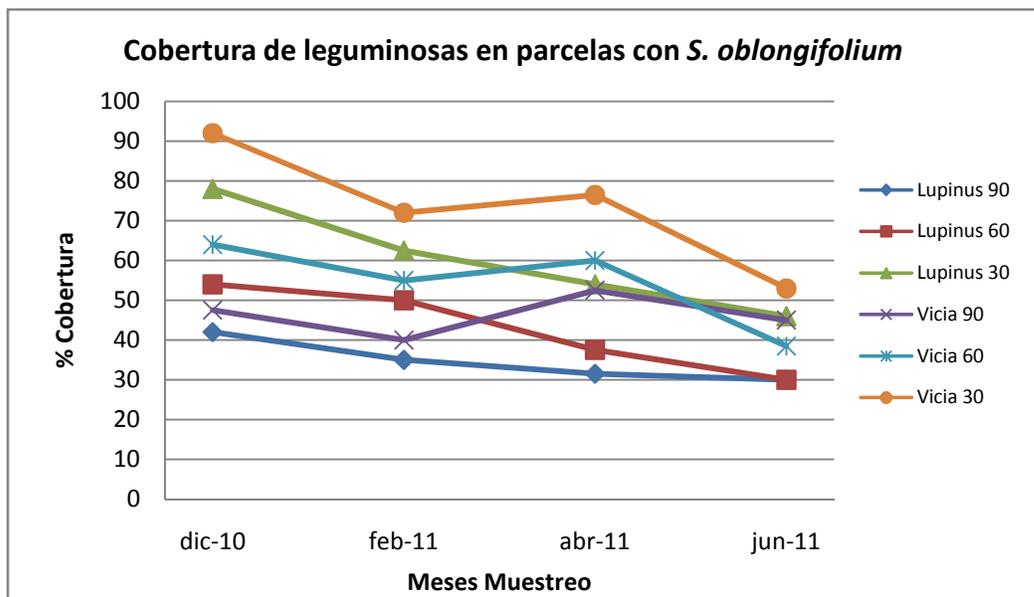
Para el cálculo de índice se utilizaron los datos de altura, que es la variable que mejor evidencia dio respecto al crecimiento de los individuos. Empleando el promedio de la variable altura de cada parcela se calculó un RII inicial y este resultado se promedió para obtener un RII de cada tratamiento. En todos los tratamientos hay evidencia de facilitación ($RII > 0$), excepto para *Vicia* a 30 cm. con *Solanum*. En el caso de *S. oblongifolium* el valor más alto de RII se obtuvo con *Lupinus* a 60 cm., lo cual concuerda con lo que se observó en las variables de crecimiento, mientras que *V. tinoides* tuvo mayor interacción positiva con *Lupinus* a 90 cm. En la tabla 1-7 se reporta el índice calculado para cada tratamiento.

Tabla 1-7: RII estimado para cada tratamiento

Tratamiento	RII promedio	Error Estándar
Lup-Sol 30	0.068	0.026
Lup-Sol 60	0.181	0.029
Lup-Sol 90	0.153	0.025
Vic-Sol 30	-0.008	0.021
Vic-Sol 60	0.132	0.030
Vic-Sol 90	0.110	0.023
Lup-Vib 30	0.044	0.005
Lup-Vib 60	0.068	0.005
Lup-Vib 90	0.106	0.008
Vic-Vib 30	0.036	0.010
Vic-Vib 60	0.063	0.006
Vic-Vib 90	0.067	0.004

1.3.5 Cobertura y supervivencia de las especies leguminosas

Ambas especies leguminosas presentaron un buen crecimiento dentro de las parcelas, llegando a su estado adulto pasados 3 meses para *L. bogotensis* y 6 meses para *V. benghalensis* después de sembrarse en las parcelas en Junio de 2010. La cobertura varió durante todo el experimento conforme al desarrollo de ambas especies, teniendo en cuenta que ambas son de ciclo de vida corto (1 año aprox.). Los tratamientos de alta densidad (30 cm) de *Lupinus* alcanzaron mayor cobertura antes que los de *Vicia*, sin embargo dentro de las repeticiones de cada tratamiento la cobertura varió ampliamente, considerando también que la densidad de las leguminosas en cada parcela es un factor en relación directa con el área cubierta (Figura 1-13). En promedio, las parcelas de *Lupinus* a 30 cm tuvieron una cobertura de 55-70%, a 60 cm de 35-50% y a 90 cm de 35-45%. En el caso de *Vicia*, la cobertura promedio fue de 60-70% en parcelas de 30 cm, 30-35% en las de 60 cm y 20-25% en las de 90 cm. La altura máxima que alcanzaron las leguminosas fue de 1.3 m para *Lupinus* y 0.97 m para *Vicia*.



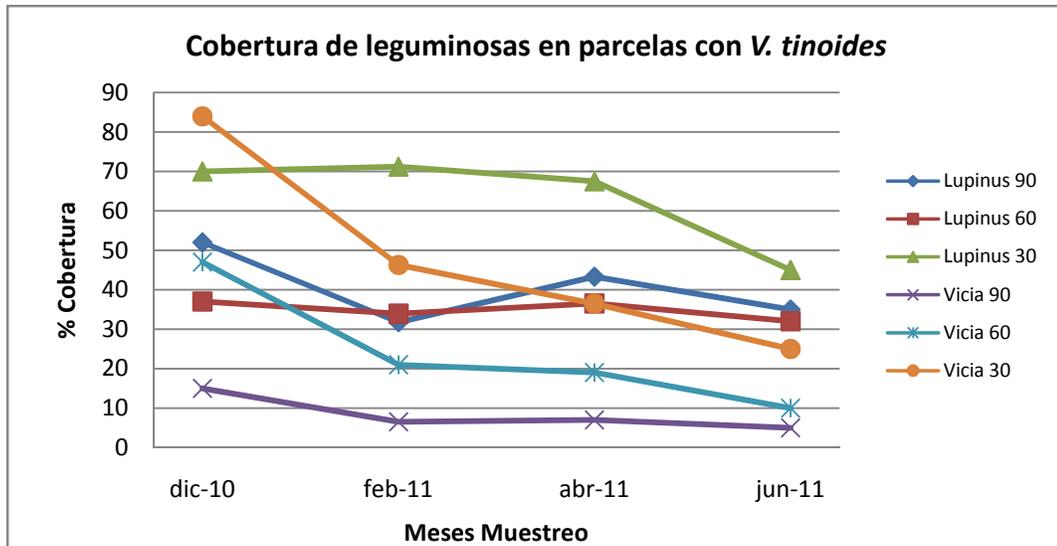


Figura 1-13: Cobertura promedio de leguminosas en parcelas de tratamientos

La variación en la cobertura también puede relacionarse con las condiciones propias del terreno ya que al costado derecho del área de estudio (ver Anexo B) el suelo era bastante arenoso y con mayor proporción de escombros producto de la remoción mecánica del retamo previa al montaje de las parcelas. Como se esperaba, la mayor cobertura se dio en las parcelas de 30 cm puesto que son las de mayor densidad, con porcentajes superiores a 70%, mientras que en las parcelas de 60 y 90 hubo una cobertura mucho más variable (ver Anexo C). Luego de los periodos de floración y fructificación, muchos individuos empezaron a morir y la biomasa disminuyó considerablemente hasta alcanzar porcentajes de cobertura inferiores al 40%.

La supervivencia de las leguminosas varió con respecto a la densidad de las parcelas. En las de 30 se registró el cambio más dramático pasando de 81 individuos a 13 de *Lupinus* y 18 de *Vicia* por parcela en promedio, de los 16 individuos de las parcelas de 60 cm, sobrevivieron 6 de *Lupinus* y *Vicia* en promedio. En el caso de las parcelas de 90 cm, 5 individuos de *Lupinus* y 3 de *Vicia*. Al final del experimento menos del 30% del total de los individuos sembrados sobrevivían. Esto también es una consecuencia lógica del ciclo de vida de las especies puesto que en el último mes de monitoreo, muchos de los individuos ya había muerto por pasar el tiempo normal de su ciclo de vida (1 año).

1.3.6 Análisis de Suelo

Para estimar los posibles cambios que generarían las especies leguminosas en el área intervenida, en Septiembre de 2010 se tomó una muestra de suelo de diferentes sectores de varias parcelas para tener una muestra mixta y se analizaron las propiedades físicas y químicas. De igual forma, se tomó una muestra un año después para hacer la comparación respectiva de las variables evaluadas. Los resultados de ambos análisis se presentan a continuación (Tabla 1-8).

Tabla 1-8: Análisis de suelo del área intervenida en Septiembre de 2010 y 2011.

Variable	Análisis Inicial (Sep. 2010)	Análisis Final (Sep. 2011)
pH	5.3	5.5
Carbono Orgánico	7.68 %	10.7 %
Acidez Intercambiable	1.67 meq/100g	2.28 meq/100g
Capacidad de Intercambio Catiónico	47.3 meq/100g	41.5 meq/100g
Nitrógeno Total	0.66 %	0.64 %
Fósforo	10.7 mg/kg	17.5 mg/kg
Calcio	4.19 meq/100g	3.63 meq/100g
Potasio	0.9 meq/100g	0.64 meq/100g
Magnesio	0.8 meq/100g	0.68 meq/100g
Sodio	0.19 meq/100g	0.14 meq/100g

1.4 Discusión

La manipulación de la vegetación existente en un sitio degradado o la introducción de especies de interés, es una estrategia efectiva para la restauración ecológica de ecosistemas disturbados, ya que ayuda a sobrepasar las barreras bióticas y abióticas que frecuentemente limitan la recuperación natural del ecosistema (Gómez-Aparicio, 2009). Teniendo en cuenta que la actividad de cualquier organismo modifica el ambiente en el cual vive y simultáneamente los organismos interactúan entre sí (Begon *et al.*, 2006), se introdujeron al ecosistema disturbado dos especies nativas pioneras *S. oblongifolium* y *V. tinoides* junto con dos especies leguminosas *L. bogotensis* y *V. benghalensis*, consideradas en este estudio como plantas niñeras o facilitadoras y que en estudios previos se reportaron como exitosas para la recuperación de cobertura vegetal por su rápido crecimiento y competidoras eficientes del retamo espinoso (Díaz-Espinosa & Vargas, 2009; Díaz-Espinosa *et al.*, 2007). La adición de estas especies se hizo con el propósito de introducir vegetación nativa en un área previamente invadida por retamo, de forma que iniciaran una dinámica sucesional para recuperar alguna trayectoria posible del bosque altoandino. Según los resultados el efecto neto de la interacción planta-planta fue positivo para las dos nativas, con ambas leguminosas actuando como niñeras, especialmente en el caso de *L. bogotensis*, lo cual favoreció el establecimiento de las especies nativas y con ello se reactivó la sucesión.

La supervivencia de *S. oblongifolium* fue mayor con *L. bogotensis* debido a que la competencia por espacio y luz fue más intensa con *V. benghalensis* por ser una hierba de hábito rastrero y trepador, lo cual limitaba el desarrollo de los individuos de *Solanum* que tenían poca altura cuando la matriz herbácea generada por *Vicia* ya estaba bien desarrollada. Sin embargo, esta misma matriz proporcionaba protección para la heladas al igual que el dosel de *Lupinus*, con lo cual se evidencia uno de los mecanismos de facilitación más reconocidos como es el mejoramiento de las condiciones microclimáticas (Callaway *et al.*, 2002; Callaway, 2007; Walker *et al.*, 2007). La supervivencia de *V. tinoides* fue menor que *S. oblongifolium* pero igualmente alta, con mejores resultados en compañía de *V. benghalensis* lo cual se debe a menos competencia porque no hay mucha interferencia por recursos como luz incidente, una vez los individuos de *Viburnum* han sobrepasado la matriz herbácea creada por *Vicia*. Según el análisis de supervivencia de Cox, existe un efecto diferencial de las especies leguminosas sobre la mortalidad de

Viburnum, con más individuos muertos en las parcelas con *Lupinus*, esto se puede explicar porque al ser una especie heliófila, la restricción lumínica causada por el dosel de *Lupinus* limitaba su desarrollo y establecimiento, mientras que en la matriz de *Vicia* si estaban muy cubiertos se restringía el crecimiento de los individuos.

En ecosistemas como el bosque altoandino, es muy importante aprovechar al máximo el recurso lumínico puesto que las condiciones de permanente nubosidad reducen la luz efectiva que pueden captar las plantas para su fotosíntesis, por lo tanto una interferencia causada por la sombra de una especie vecina puede retrasar el desarrollo de especies que son principalmente heliófilas, como el caso de *V. tinoides* quien demanda mucha más luz que *S. oblongifolium*. La siembra de las especies nativas se hizo en un periodo húmedo por lo cual no tendrían deficiencia hídrica en el sustrato, sin embargo si esta siembra se hubiera hecho en periodo de heladas, probablemente la mortalidad para ambas especies habría aumentado puesto que no estaban lo suficientemente adaptadas a las condiciones del medio ni estaban aun asociadas positivamente con las leguminosas.

S. oblongifolium es una especie con baja tolerancia a las heladas, que es un fenómeno muy común en los ecosistemas de montaña durante las épocas secas, por tal razón su supervivencia y desempeño en el ecosistema puede verse afectado seriamente si no cuenta con suficientes recursos para sobreponerse. En general, no fueron muchos los individuos afectados por este fenómeno, aproximadamente el 8% se “quemaron” durante los meses de enero y febrero de 2011, sin embargo los casos fueron más escasos en las parcelas donde estaban cerca de las especies leguminosas, lo cual significa que el microclima generado por ellas, logró amortiguar en buena parte el efecto de las heladas y sólo los individuos más expuestos al ambiente resultaron afectados. Este efecto benéfico es una evidencia de que las asociaciones entre plantas bajo condiciones climáticas severas pueden ser de tipo positivo, tal y como se predice en la hipótesis del gradiente de estrés (Bertness & Callaway, 1994).

Las heladas podían impedir o retrasar el desarrollo de *Solanum* pero al asociarse con sus vecinas leguminosas se reduce el impacto, ya que en zonas desprovistas de vegetación, los individuos expuestos tienen mayores probabilidades de morir al no tener ninguna

protección por la vegetación circundante. Bajo este alto nivel de estrés abiótico la facilitación cobra mayor importancia en la dinámica y funcionamiento del ecosistema (Bertness & Callaway, 1994; Maestre *et al.*, 2009). Los resultados en la supervivencia de ambas especies nativas, especialmente el caso de *Solanum*, permiten dar evidencia a favor de la hipótesis del gradiente de estrés, ya que el estrés abiótico generado por las heladas fue menos dañino para los individuos que tenían cerca a las leguminosas, gracias a las condiciones microclimáticas más favorables que se generaron al interior de las parcelas, reduciendo los espacios expuestos al ambiente dando mayor protección a los individuos de *Solanum*.

El crecimiento de *S. oblongifolium* fue mucho más vigoroso después de su recuperación de las heladas, evidente por un incremento notable en altura y producción de hojas, lo cual significa que pasaron la fase crítica de establecimiento y una vez superado el estrés de las heladas, invirtieron sus recursos en biomasa que les permitiera captar mayor cantidad de luz y con ello mayor crecimiento, superando la vegetación rasante que también se desarrolló en las parcelas. Al igual que la supervivencia, el crecimiento de *S. oblongifolium* fue mayor en compañía de *L. bogotensis*, contrario a lo reportado por Ávila & Vargas (2009), quienes encontraron que en claros de plantaciones forestales exóticas *Lupinus* tenía un efecto negativo sobre el crecimiento de *Solanum*, con densidad de siembra de 70 individuos de *Lupinus* y 15 de *Solanum* por parcela. Sin embargo, en ese experimento la entrada de luz a los claros y las condiciones del suelo fueron factores determinantes en el desarrollo de las especies evaluadas, además el tamaño de siembra de *Solanum* fue muy pequeño (3 cm.), por lo cual es muy probable que en esas condiciones, los individuos no tuvieran la suficiente habilidad para adquirir recursos y crecer vigorosamente, logrando competir con *Lupinus* para captar más luz y alcanzar un mayor crecimiento en los claros. Esta situación podría compararse con las parcelas de mayor densidad (30 cm), donde se registró el menor crecimiento de *Solanum* (18.2 cm. con *Lupinus* y 15.3 cm. con *Vicia*), ya que al tener restringida la entrada de luz por efecto de la cobertura de las leguminosas, los individuos reducían los recursos que podían invertir en crecimiento.

Que *Solanum* creciera mejor en las parcelas con densidad media y baja (60 y 90 cm respectivamente) sugiere que esta especie se puede beneficiar de una planta nifera pero no en densidades altas, ya que al ser una típica pionera, aprovecha la disponibilidad de

recursos y espacio para establecerse en lugares disturbados o con limitación de recursos. *L. bogotensis* es una especie que se ha sido reportada como efectiva competidora de las plántulas de retamo cuando está sembrada en altas densidades, según Díaz-Espinosa & Vargas (2009), esto comprueba que frente a especies que requieren mucha luz para su crecimiento, *Lupinus* actuará más como competidora que facilitadora.

En el caso de *V. tinoides*, el crecimiento fue mucho más lento, lo cual indica que inicialmente invierte sus recursos en adaptarse al medio. El mejor desarrollo fue en las parcelas de baja densidad (90 cm), esto sugiere que requiere menor asociación espacial con otras especies para establecerse adecuadamente y que no tiene gran habilidad competitiva, ya que en las parcelas con mayor densidad de leguminosas creció menos. Sin embargo, sí se beneficia de la presencia de otras especies en su vecindad principalmente durante el establecimiento. Al ser una especie de una etapa sucesional un poco más avanzada que *Solanum*, requiere que el ecosistema ya cuente con algunos elementos y condiciones ambientales que le permitirían un mejor desarrollo e igualmente requiere de un periodo de evaluación más largo para tener una mejor estimación de los efectos de las facilitadoras. Sin embargo, es importante considerar esta especie en los programas de restauración del área, por su gran resistencia y tolerancia a las condiciones naturales del ecosistema, además de ser considerada entre las especies potenciales para restaurar el bosque altoandino (Barrera *et al.*, 2010 y 2011).

Es importante considerar que *Solanum* se encuentra en el límite superior de su distribución, situación en donde es más común que ocurra la facilitación entre especies (Liancourt *et al.*, 2005), ya que se alejan de su óptimo ecológico y hay más condiciones de estrés. Los meristemas de crecimiento de los individuos afectados en las heladas no se dañaron por completo por lo cual, inmediatamente pasó el fenómeno, la mayoría de los que se habían considerado muertos rebrotaron y muchos de ellos crecieron con mayor vigor. Esta respuesta es muy importante porque la capacidad de retoñar es fundamental como mecanismo para persistir luego de un disturbio (Glenn-Lewin & Van del Maarel, 1992) y lograr sobreponerse a las heladas en este tipo de ecosistemas de montaña es fundamental para asegurar su persistencia. En el caso de *Viburnum*, aunque no es afectada por las heladas, hay otras condiciones de estrés que también pueden

afectar su desarrollo como falta de disponibilidad de nutrientes, compactación del suelo y ausencia de microclima favorable para su crecimiento, aspectos sobre los cuales las leguminosas tenían directa incidencia y por lo tanto ayudaron al establecimiento de estos individuos que fue mejor comparado con el desarrollo observado en las parcelas control.

Una evidencia adicional de que existieron efectos positivos de parte de las leguminosas hacia las especies nativas arbóreas, es el índice de intensidad relativa de la interacción (RII), que en casi todos los tratamientos fue superior a cero, indicando facilitación, la magnitud varió con respecto al tipo de leguminosa y la densidad de siembra. El único caso donde se indica competencia es el tratamiento de *Vicia* a 30 cm con *Solanum*. Para *S. oblongifolium* el mayor índice se obtuvo en el tratamiento con *Lupinus* a 60 cm (0.181) y para *V. tinoides* en el tratamiento con *Lupinus* a 90 cm (0.106), lo cual confirmó lo observado con las variables de crecimiento, presentado en las gráficas 1-11 y 1-12. Los mecanismos de facilitación, aunque no se evaluaron en este experimento, se propone que fueron: 1) generación de sombra que daba protección de la alta radiación, vientos desecantes y temperaturas extremas, 2) aporte de materia orgánica, 3) defensa contra daños mecánicos y herbivoría (Callaway, 2007), 4) mejoramiento de la estructura y disponibilidad de nutrientes del suelo y 5) creación de microclimas más favorables frente a las heladas. Aunque no todos los mecanismos actúan simultáneamente, el efecto positivo de cada uno favorece la supervivencia y crecimiento de las arbóreas nativas. La sombra que generaron las especies leguminosas fue parcial y muy variable en el tiempo, lo cual permitió que hubiera reducción del impacto de la alta radiación sin impedir totalmente la entrada de luz necesaria para los procesos fotosintéticos.

El objetivo principal de utilizar tres densidades de siembra de las leguminosas era evaluar el tipo de interacción entre las especies en escenarios diferentes, donde había más probabilidades de competencia en las densidades altas mientras que se esperaba detectar facilitación en la media o baja, teniendo en cuenta que el efecto de la densidad experimentado por un individuo depende del número, tamaño y posición de los individuos vecinos (Antonovics & Levin, 1980). Los resultados muestran que efectivamente para ambas especies nativas hay un desempeño diferencial en relación con la especie leguminosa y la densidad de siembra, con un efecto positivo significativo de *L. bogotensis* y *V. benghalensis* sobre el crecimiento de las nativas, en las parcelas con densidad media (60 cm) y baja (90 cm). En las parcelas de mayor densidad (30 cm), no hubo

diferencias significativas en ninguna variable frente a las parcelas control, aunque según el índice de interacción hubo competencia en el tratamiento de *Vicia* a 30 cm con *Solanum*, lo cual se esperaba por el espacio limitado que compartían haciendo más difícil el acceso a los recursos como luz y nutrientes del suelo. También considerando el hábito trepador de *Vicia*, en estas parcelas fue muy común encontrar a sus individuos enredados en las hojas y tallos de los juveniles de *Solanum*, con lo cual impiden su crecimiento normal. Estos factores determinan el desarrollo individual ya que, los recursos se distribuirán de forma desigual dependiendo del número de vecinos, cercanía y tamaño relativo (Bonan, 1988). Así entonces, los individuos serán más pequeños si permanentemente compiten con otras plantas y más grandes si la presencia de otras plantas es beneficiosa (Armas *et al.*, 2004).

Las especies leguminosas del experimento se pueden considerar plantas niñeras. Aunque no eran individuos adultos en el momento de la siembra de las nativas arbóreas, durante el desarrollo del experimento alcanzaron la madurez, por lo cual aplica la definición de planta niñera sobre la influencia positiva de plantas adultas en el mejoramiento del impacto de factores extremos ambientales para plántulas e individuos jóvenes (Callaway, 2007; Holmgren *et al.*, 1997; Castro *et al.*, 2002; Gómez-Aparicio *et al.*, 2004; Padilla & Pugnaire, 2006). Ambas leguminosas crearon condiciones positivas que influyeron de forma favorable en el desarrollo de los individuos de ambas especies nativas, por medio del mejoramiento del microclima en las parcelas. Gracias a esto, el establecimiento de las nativas fue exitoso, logrando un buen desarrollo, de forma que eventualmente ya podrían competir con sus propias benefactoras, pastos invasores, otras especies herbáceas y algunos parches de recolonización de retamo espinoso. El uso de plantas niñeras se recomienda para restaurar sitios degradados donde las condiciones físicas limitan seriamente el establecimiento de otras especies (Padilla & Pugnaire, 2006; Pugnaire *et al.*, 2011), por esta razón es indispensable incluir en los diseños de restauración especies que tengan el potencial de actuar como niñeras de especies de diferentes etapas sucesionales, ya que así podrá acelerarse la recuperación del ecosistema intervenido. Con esto también se demuestra que las plantas niñeras pueden ser ejemplo de ingenieras del ecosistema, al influir en el desarrollo de otras especies y las condiciones del medio abiótico (Jones *et al.*, 1994), esta función es determinante para modificar los hábitats de especies favoreciendo su establecimiento.

El balance de las interacciones no sólo depende de las condiciones ambientales que actúan sobre las especies, también hay un efecto importante de las características propias de cada especie en términos de sus óptimos fisiológicos y ecológicos (Callaway & Walker, 1997; Liancourt *et al.*, 2005), lo cual determina su respuesta ante las condiciones del medio y así mismo, su desempeño en el ecosistema. Es decir, los atributos vitales o rasgos de historia de vida de las especies que interactúan influyen directamente en este balance. Esta investigación da evidencia de que el resultado neto de las interacciones bióticas (positivas o negativas) también depende de las características intrínsecas de las especies, ya que para el caso de *S. oblongifolium* se evidencia su comportamiento de especie pionera, con un rápido crecimiento en condiciones favorables que fueron incrementadas por la presencia de las leguminosas a través de la regulación de la humedad y temperatura del microclima, aporte de nutrientes al suelo, defensa contra herbívoros y protección de las heladas. Mientras que *V. tinoides* es una especie de crecimiento mucho más lento, aunque es pionera hace parte de una sucesión más tardía por lo tanto requiere de unas condiciones del medio más estables para un mejor desempeño ecológico. Sin embargo, combinar especies de rasgos de historia de vida y estrategias de crecimiento diferentes, puede favorecer el avance en la sucesión según la trayectoria deseada. El estudio de los rasgos de historia de vida asociados a la tolerancia a estrés y habilidad competitiva es muy importante ya que podrían dar información relevante para predecir resultados de facilitación en comunidades de plantas (Liancourt *et al.*, 2005) y del desarrollo en las trayectorias sucesionales (Pickett *et al.*, 1987), pero sin olvidar que puede haber variación en respuesta al gradiente ambiental que experimentan las especies, es decir que bajo otras condiciones del ecosistema podrían tener un desempeño diferente al previsto.

Los resultados de las propiedades físicas y químicas evaluadas en los análisis de suelo, indican algunas variaciones en el contenido de nutrientes, pH y carbono orgánico. Este último factor tuvo un aumento significativo (7.7 a 10.7), lo que indica el aporte principalmente de las especies leguminosas por medio de su hojarasca de rápida descomposición. Un incremento en este aspecto es de gran importancia puesto que el carbono orgánico está relacionado con la cantidad y disponibilidad de nutrientes del suelo, modifica la acidez y la alcalinidad hacia valores cercanos a la neutralidad, aumenta la solubilidad de varios nutrientes y el efecto en las propiedades físicas se manifiesta mediante la modificación de la estructura y la distribución del espacio poroso del suelo

(Martínez *et al.*, 2008). Para los objetivos de restauración de la zona es fundamental tener condiciones adecuadas a nivel de suelo para el buen desarrollo de las especies de interés, ya que dependen en buena parte de la disponibilidad de nutrientes, espacio para desarrollar su sistema de raíces, captar agua y posibles asociaciones con micorrizas para su establecimiento en el sistema. Otro incremento notable fue el contenido de fósforo disponible (10.7 a 17.5 mg/kg) el cual es un elemento importante en las plantas porque adelanta la maduración, se almacena en tejidos jóvenes e interviene en la síntesis proteica y desarrollo radicular (Sanzano, 2011). Este aumento puede estar relacionado con el incremento en el pH (5.3 a 5.5) que aumenta la disponibilidad del nutriente. Sin embargo, a pesar del incremento, según los valores de referencia del análisis (<20) está en una proporción baja en el área de estudio. El porcentaje de nitrógeno no varió prácticamente nada, con una ligera disminución, lo cual indica que la fijación que hacía el retamo espinoso previamente a su erradicación, continuó en menor grado por la acción de las leguminosas facilitadoras. Según los valores de referencia, está en alta proporción para el tipo de clima de la zona (> 0.5 para clima frío). Todos estos cambios positivos representan un avance en el control de la invasión de retamo espinoso puesto que esta especie es capaz de modificar las propiedades del suelo (León & Vargas, 2009) y generar estos cambios resalta el papel de las leguminosas como ingenieras ecosistémicas, ya que modifican el medio evitando la recolonización de la invasora (Byers *et al.*, 2006). Sin embargo, todos los demás nutrientes evaluados disminuyeron, lo cual puede deberse a la alteración física que sufrió el suelo antes de la implementación de las parcelas y a que la acción de los microorganismos puede estar reducida por la misma alteración, es un corto periodo de tiempo para recuperar las condiciones óptimas del suelo en la zona.

La ventaja de utilizar especies leguminosas de ciclo de vida corto como facilitadoras, es que dan su aporte al sistema durante un periodo de tiempo determinado, ayudando al establecimiento de especies pioneras y posteriormente dando espacio para el establecimiento de otras más tardías. Una vez las leguminosas desaparecen, las especies beneficiarias ya se han adaptado al medio gracias al mejoramiento de las condiciones que hicieron las leguminosas y de esta forma se puede reactivar naturalmente una dinámica sucesional a la cual se le pueden añadir otras especies de interés por medio de propágulos o individuos, o limitar los factores tensionantes para que el ecosistema se recupere por sí mismo, esto según las necesidades y propósitos de la

restauración. El uso de las leguminosas arbustivas en una primera fase de una estrategia de restauración que sean plantadas en una matriz herbácea o suelo desnudo, donde en una segunda fase se introduzcan los árboles de interés, puede ser una estrategia efectiva para acortar los pasos en la sucesión (Gómez-Aparicio, 2009). Aunque las asociaciones de especies evaluadas en esta investigación no se dan en condiciones naturales, resultaron positivas para el establecimiento de las especies de interés. Esto demuestra la plasticidad de las especies empleadas y su habilidad para adaptarse a las condiciones alteradas del medio.

L. bogotensis, es un arbusto de vida corta (1 año aprox.), que se ha reportado como una buena competidora de *U. europaeus* en experimentos de control de su invasión en la misma zona de estudio (Díaz-Espinosa & Vargas, 2009). En esta investigación fue la especie que mejor desempeñó el papel de niñera o facilitadora, puesto que ambas nativas tuvieron un mejor desarrollo en su compañía. Esto apoya la afirmación de Gómez-Aparicio (2009) quien dice que los arbustos son la forma de vida más promisoría para actuar como facilitadora en actividades de restauración, ya que no son fuertes competidoras a nivel de suelo por su forma de distribución de recursos y arquitectura. Adicionalmente se sabe que algunas especies de este género han actuado como especies facilitadoras en otros ecosistemas o bajo otras condiciones, por ejemplo la influencia positiva en el crecimiento de plántulas de siete especies de árboles altoandinos con exclusión de herbivoría al compararse con zonas de potrero (Díaz-Espinosa *et al.*, 2007), el efecto facilitador de *Lupinus elegans* Kunth en la supervivencia de tres especies de coníferas nativas de México (Blanco *et al.*, 2011) y el mejoramiento las condiciones a nivel del suelo, como reducción de la alta temperatura superficial e incremento de la humedad por acción de *Lupinus lepidus* Douglas ex. Lindl., favoreciendo a dos especies pioneras *Anaphalis margaritacea* (L.) Benth. & Hook. f. y *Epilobium angustifolium* L. en una sucesión primaria (Morris & Wood, 1989). Respecto a *V. benghalensis* no se conocen estudios previos donde se haya evaluado su capacidad de facilitadora; sin embargo, según Díaz-Espinosa & Vargas (2009), se sabe que es una especie que genera una amplia cobertura vegetal en áreas muy disturbadas, lo cual puede mejorar aspectos abióticos que permitirían el inicio de proceso sucesional, evitando la erosión en suelos desnudos y aportando materia orgánica al suelo. Sin embargo, las hierbas no se consideran buenas facilitadoras puesto que en su historia de vida es natural un

crecimiento rápido que puede limitar a otras especies vecinas que no tienen las mismas capacidades, que son heliófilas o que son de sucesión tardía y crecen lentamente.

Los resultados obtenidos indican que *S. oblongifolium* fue más beneficiada que *V. tinoides*, lo cual concuerda con lo propuesto por Liancourt y colaboradores (2005), respecto a que las especies con menor tolerancia a las condiciones abióticas y la mayor habilidad de respuesta competitiva son las más facilitadas por sus vecinos. Este efecto facilitador tiene implicaciones a corto y largo plazo, puesto que incide en el funcionamiento del ecosistema mejorando el desempeño de las especies introducidas pero a su vez, actúa como una fuerza direccional en la sucesión primaria y secundaria (Holmgren *et al.*, 1997), además de los efectos evolutivos que pueden tener estas asociaciones. Para procesos de restauración ecológica es fundamental recuperar la vegetación nativa aunque sea de forma asistida, por tal razón el estudio de las interacciones entre especies y la selección de plantas niñeras o aquellas que sean ingenieras del ecosistema, constituye una herramienta de gran importancia para lograr reactivar y dirigir la sucesión de un sitio disturbado, teniendo en cuenta que hoy en día existe gran urgencia por desarrollar estrategias que aceleren la recuperación de los ecosistemas altamente degradados (Brooker *et al.*, 2008; Gómez-Aparicio, 2009).

1.5 Literatura Citada

- Antonovics, J. & Levin, D. (1980). The ecological and genetic consequences of density - dependent regulation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11, 411-452.
- Armas, C., Ordiales, R. & Pugnaire, F. (2004). Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology* 85 (10), 2682-2686.
- Ávila, L. & Vargas, O. (2009). Formación de núcleos de restauración de *Lupinus bogotensis* dentro de claros en plantaciones de *Pinus patula* y *Cupressus lusitanica*. En: O. Vargas, O., León & A. Díaz-Espinosa. (Eds.) *Restauración ecológica en zonas invadidas por retamo espinoso y plantaciones forestales de especies exóticas*. (pp. 234-262). Bogotá. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia.

- Barrera-Cataño, J., Contreras, S., Garzón, N., Moreno, A., & Montoya, S. (2010). *Manual para la restauración ecológica de los ecosistemas disturbados del distrito capital*. (pp. 301-302). Bogotá, Colombia. Secretaría Distrital de Ambiente & Pontificia Universidad Javeriana.
- Barrera-Cataño, J., Camargo, G & Montoya. S. (2011). Diseños para la restauración ecológica de la cantera Soratama, localidad de Usaquén, Bogota. D.C., Colombia. Secretaria Distrital de Ambiente -SDA-. Bogotá D.C., Colombia. En línea (2 de Octubre de 2011). Disponible en: http://www.secretariadeambiente.gov.co/sda/libreria/pdf/ecosistemas/restauracion/1_ar10.pdf
- Begon, M., Townsend, C. & Harper, J. (2006). *Ecology: from individual to ecosystems*. United Kindom. Blackwell Publishing.
- Berkowitz, A., Canham, C., & Kelly, V. (1995). Competition vs. Facilitation of tree seedling growth and survival in early successional communities. *Ecology*, 76 (4), 1156- 1168.
- Bertness, M. & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9, 191-193.
- Blanco-García, A., Sáenz-Romero, C. Martonell, C., Alvarado-Sosa, P. & Lindig-Cisneros, R. (2011). Nurse-plant and mulching effects on three conifer species in a Mexican temperate forest. *Ecological Engineering* 37 (6), 994-998.
- Bonan, G. (1988). The size structure of theoretical plant populations: spatial patterns and neighborhood effects. *Ecology*, 69 (6), 1721-1730.
- Brooker, R., Maestre, F., Callaway, R.M., Lortie, C., Cavieres, L., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielborger, K., Travis, J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C., Saccone, P., Schiffrers, K., Seifan, M. Touzard, B. & Michalet, R. (2008). Facilitation in plant communities: the past, the present and the future. *Journal of Ecology* 96, 18-34.
- Bruno, J., Stachowicz, J. & Bertness M. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 28 (3), 119-125.
- Byers, J., Cuddington, K., Jones, C., Talley, T., Hastings, A., Lambrinos, J., Crooks, J. & Wilson, W. (2006). Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *Trends in Ecology and Evolution* 21 (9), 493-499.

- Callaway, R. (1995). Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61 (4), 306-349.
- Callaway, R. & Walker, L. (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78 (7), 1958-1965.
- Callaway, R., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F., Newingham, B., Aschehoug, E., Armas, C., Kikodze, D. & Cook, B. (2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417, 844-848.
- Callaway, R. (2007). *Positive interactions and Interdependence in plant communities*. Netherlands. Springer.
- Carrillo-García, A., León de la luz, J., Bashan, Y. & Bethlenfalvay, G. (1999). Nurse plants, mycorrhizae, and plant establishment in a disturbed area of the sonoran desert. *Restoration Ecology* 7 (4), 321-335.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J. & Gómez, J. (2002). Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restoration Ecology* 10(2), 297-305.
- Clements, F. (1916). *Plant Succession*, Carnegie Inst. Wash. Washington D.C.
- Clewell, A. & J. Aronson. (2007). *Ecological restoration: principles, values and structure of an emerging profession*. Washington. Island Press.
- Connell J. & Slatyer, R. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111 (982), 1119-1144.
- Díaz-Espinosa, A., León, O. & Vargas, O. (2007). Sobrevivencia y crecimiento de plántulas debajo de *Lupinus bogotensis*: Implicaciones para la restauración. En: O. Vargas & Grupo de Restauración Ecológica. (Eds.) *Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino. El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca* (pp. 152-172). Bogotá. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia.
- Díaz-Espinosa, A. & Vargas, O. (2009). Efecto de la siembra de leguminosas herbáceas y arbustivas sobre el control del establecimiento de la especie invasora *Ulex europaeus* (Fabaceae), en los alrededores del Embalse de Chisacá (Localidad de Usme, Bogotá, D.C.) En: O. Vargas, O. León & A. Díaz-Espinosa. (Eds.) *Restauración ecológica en zonas invadidas por retamo espinoso y*

plantaciones forestales de especies exóticas. (pp. 93-130). Bogotá. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia.

- Gleason, H. (1926). The individualistic concept of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club*. 53, 7-26.
- Glenn-Lewin, D. & Van der Maarel, E. (1992). Patterns and processes of vegetation dynamics. En: Glenn-Lewin, D., Peet, R. & T. Veblen (Eds). *Plant succession: Theory and prediction*. London. Chapman & Hall.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J., Hódar, J., Castro, J. & Baraza, E. (2004). Applying plant facilitation to forest restoration: a Meta-Analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14 (4), 1128-1138.
- Gómez-Aparicio, L. (2009). The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology* 97, 1202-1214.
- Grime, J. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. England. John Wiley and Sons.
- Holmgren, M., Scheffer, M. & Huston, M. (1997). The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78 (7), 1966-1975.
- Hunter, A. & Aarssen, L. (1988). Plant helping plants: new evidence indicates that beneficence is important in vegetation. *Bioscience* 38 (1), 34-40.
- Inbuy "Base de datos de invasiones biológicas para Uruguay". En línea (2 de Octubre de 2011). Disponible en: http://inbuy.fcien.edu.uy/fichas_de_especies/DATAonline/DBASEonline/Vicia_ben_ghalensis_w.pdf
- Jones, C., Lawton, J. & Shachak, M. (1994). Organism as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373-386.
- Killip, E. & Smith, A. (1930). The South American species of *Viburnum*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 57 (4), 245-258.
- Knapp, S. (2002). *Solanum* section *Geminata* (Solanaceae). *Flora Neotropica* 84. New York. The New York Botanical Garden Press.
- León, O., Diaz-Espinosa, A. & L. Corzo. (2009). Selección y preparación del terreno para el proceso de restauración de zonas invadidas por *Ulex europaeus* (retamo espinoso) y plantaciones de *Pinus patula* (pino) y *Cupressus lusitanica* (ciprés). En: O. Vargas, O. León & A. Diaz-Espinosa. (Eds.) *Restauración ecológica en zonas invadidas por retamo espinoso y plantaciones forestales de*

especies exóticas (pp. 39-56). Bogotá. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia.

- León, O. & Vargas O. (2009). Caracterización espacial y conocimiento social de la invasión de retamo espinoso (*Ulex europaeus*) en la vereda El Hato (Localidad de Usme). En: O. Vargas, O. León & A. Diaz-Espinosa. (Eds.) *Restauración ecológica en zonas invadidas por retamo espinoso y plantaciones forestales de especies exóticas* (pp. 68-92). Bogotá. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia.
- León, O. & Vargas O. (2011). Estrategias para el control, manejo y restauración de áreas invadidas por retamo espinoso (*Ulex europaeus*) en la vereda el Hato, localidad de Usme, Bogotá D. C. En: O. Vargas & S. Reyes (Eds.) *La Restauración Ecológica en la Práctica: Memorias I Congreso Colombiano de restauración Ecológica y II Simposio Nacional de Experiencias en Restauración Ecológica* (pp. 474-490). Bogotá. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia.
- León, O. & Ramírez, P. (2011). Monitoreo de la vegetación sembrada y regeneración natural, en áreas invadidas por *U. europaeus* (retamo espinoso) en los alrededores del embalse de Chisacá (localidad de Usme, Bogotá). En: O. Vargas, O. Rojas & A. León (Eds.) *Disturbios, sucesión y restauración ecológica en áreas de bosque altoandino*. Bogotá. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. (En prensa).
- Liancourt, P., Callaway, R. & Michalet, R. (2005). Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* 86 (6), 1611-1618.
- Maestre, F., Callaway, R., Valladares, F. & Lortie, C. (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97, 199-205
- Mahecha, G., Ovalle, A., Camelo, D., Rozo, A. & Barrero, D. (2004). *Vegetación del territorio CAR: 450 especies de sus llanuras y montañas*. Bogotá. CAR.
- Martínez, A., Prieto, C. & Vargas, O. (2011). Atributos funcionales de *Abatia parviflora* (Salicaceae) y *Solanum oblongifolium* (Solanaceae) de importancia para la restauración ecológica del bosque altoandino. En: O. Vargas, O. Rojas & A. León (Eds.) *Disturbios, sucesión y restauración ecológica en áreas de bosque*

- altoandino*. Bogotá. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. (En prensa).
- Martínez, E., Fuentes, J. & Acevedo, E. (2008). Carbono orgánico y propiedades del suelo. *Revista de la ciencia del suelo y nutrición vegetal* 8 (1), 68-96.
 - Montenegro, A. & Vargas, O. Caracterización de bordes de bosque altoandino e implicaciones para la restauración ecológica en la Reserva Forestal de Cogua (Colombia). *Revista de Biología Tropical* 56 (3), 1543-1556
 - Mora, J., Figueroa, Y. & Vivas, T. (2007). Análisis multiescala de la vegetación de los alrededores del embalse de Chisacá (Cundinamarca, Colombia). En: O. Vargas & Grupo de Restauración Ecológica. (Eds.). *Restauración ecológica del bosque altoandino. Estudios diagnósticos y experimentales en los alrededores del embalse de Chisacá (Localidad de Usme, Bogotá)*. Bogotá. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia.
 - Morris, W. & Wood, D. (1989). The role of Lupine in succession on mount St. Helens: facilitation or inhibition?. *Ecology* 70 (3), 697-703.
 - Odling-Smee, J., Laland, K. & Feldman, M. (1996). Niche Construction. *The American Naturalist* 147 (4), 641-648.
 - Padilla, F. & Pugnaire, F. (2006). The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Front. Ecol. Environ* 4 (4), 196–202.
 - Palmer, M., Falk, D. & Zedler J. (2006). Ecological theory and the restoration Ecology. En: Flak, D., Palmer, M. & J. Zedler (Eds.). *Foundations of Restoration Ecology*. Washington. Island Press.
 - Pickett, S, Collins, S & Armes, J. (1987). Models, mechanisms and pathways of succession. *Botanical Review* 53 (3), 335-371.
 - Pugnaire, F., Armas, C & Maestre, F. (2011). Positive plant interactions in the Iberian Southeast: Mechanisms, environmental gradients, and ecosystem function. *Journal of Arid Environments* 75 (12), 1310-1320.
 - Ren H., Yang, L. & Liu, N. (2008). Nurse plant theory and its application in ecological restoration in lower subtropics of China. *Progress in Natural Science* 18, 137-142.
 - Rodríguez, C. & Vargas, O. (2009). Sucesiones experimentales en claros de plantaciones de *Cupressus lusitanica* en los alrededores del embalse de Chisacá. En: O. Vargas, O., León & A. Diaz-Espinosa. (Eds.) *Restauración ecológica en zonas invadidas por retamo espinoso y plantaciones forestales de especies*

exóticas. (pp. 234-262). Bogotá. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia.

- Sanzano, A. (2011). El fósforo del suelo. En línea (15 de Noviembre de 2011) Disponible en: <http://www.edafo.com.ar/Descargas/Cartillas/Fosforo%20del%20Suelo.pdf>
- Secretaria Distrital de Ambiente “Fichas Técnicas por especie”. En línea (2 de Octubre de 2011). Disponible en: <http://www.dama.gov.co/dama/libreria/php/decide.php?patron=03.1305020113>
- Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group (2004). The SER International Primer on Ecological Restoration. www.ser.org & Tucson: Society for Ecological Restoration International.
- Tobón, C. (2009). *Los bosques andinos y el agua*. Serie investigación y sistematización #4. Programa Regional Ecobona – Intercooperation, Condesan. Quito
- Universidad de Antioquia “Banco de objetos de aprendizaje y de información”. En línea (2 de Octubre de 2011). Disponible en: <http://aprendeonline.udea.edu.co/ova/?q=node/553#>
- Vargas, O. (2007). Los pasos fundamentales en la restauración ecológica y Establecer las barreras a la restauración. En: O. Vargas & Grupo de Restauración Ecológica. (Eds.) *Guía metodológica para la restauración ecológica del Bosque Altoandino*. Bogotá. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia.
- Vogt, D., Murrell, D. & Stoll, P. (2010). Testing Spatial Theories of Plant Coexistence: No Consistent Differences in Intra- and Interspecific Interaction Distances. *The American Naturalist* 75 (1), 73 – 84.
- Walker, L., Walker, J. & Del Moral, & R. (2007). Forging a new alliance between succession and restoration. En: L. Walker, J. Walker, & R. Hobbs. (Eds.). *Linking Restoration and Ecological Succession*. New York. Springer.

2. Interacciones positivas entre plantas, ingeniería ecosistémica y construcción de nicho: de la teoría a la práctica

Resumen

En este capítulo se hace una aproximación teórica sobre diversos aspectos relacionados con el desarrollo de las especies dentro de los ecosistemas y se propone una relación entre los conceptos mencionados y su aplicación en el campo de la restauración ecológica. Cada planta tiene la habilidad de modificar su entorno en aspectos bióticos y abióticos, la magnitud y duración de estos cambios determinan el potencial de las especies de ser ingenieras ecosistémicas. Si las modificaciones afectan algún rasgo evolutivo de las especies involucradas, hay un proceso de construcción de nicho que puede tener efectos a corto y largo plazo. Estos cambios en el ambiente están determinados por el desempeño diferencial de cada especie, por lo tanto afectan las trayectorias sucesionales posibles que tiene un ecosistema. La selección de especies que logren modificaciones positivas en un medio alterado o disturbado es fundamental para los procesos de restauración ecológica, ya que contar con una o varias especies ingenieras del ecosistema podría reducir los costos y tiempo en proyectos de restauración además de los beneficios sobre las interacciones entre especies, favoreciendo a la facilitación entre plantas como mecanismo dominante en la recuperación del ecosistema.

Introducción

Los organismos interactúan entre sí y con el ambiente durante todo su ciclo vital. El tipo, la intensidad y magnitud de estas interacciones varía dependiendo de las condiciones abióticas y bióticas del medio más el desempeño de cada individuo. La relación con otros organismos del mismo o diferente nivel trófico tiene un efecto significativo en el desarrollo y evolución de las especies, por ejemplo, los procesos de polinización y dispersión de semillas para muchas especies de plantas están mediados por grupos particulares de

animales que son indispensables para el éxito y permanencia de estos organismos. Es una relación bidireccional con efectos para ambos lados.

En los últimos 20 años, las teorías ecológicas sobre sucesión y dinámica de la vegetación, han sido reevaluadas, complementadas y modificadas a partir del desarrollo de nuevas tecnologías, además de la inquietud por entender el impacto de procesos antes no considerados en el marco conceptual de la ecología, como el caso de la facilitación, ingeniería ecosistémica y construcción de nicho. Recientemente se ha incrementado el número de estudios donde se resalta su importancia en el desarrollo de múltiples procesos que afectan considerablemente la estructura, función y diversidad de los ecosistemas, así como la evolución de las especies. Sin embargo, antes de entrar en las particularidades de cada proceso, es necesario establecer las bases conceptuales que dieron paso a estas nuevas teorías.

Teoría de Nicho en Plantas

El nicho de una planta se refiere a su relación con el ambiente en términos bióticos y abióticos (Grubb, 1977). Todo el desarrollo de una planta, desde el sitio de establecimiento, su interacción con otras especies o individuos de la misma población, los recursos que consume y hábito, hacen parte de su nicho natural. El concepto de nicho ha sido ampliamente discutido y presenta variaciones según la perspectiva desde la cual sea estudiada, particularmente en este artículo se hace énfasis en el nicho como el conjunto de requerimientos que necesita una planta para crecer, reproducirse y además coexistir con otras especies de necesidades similares. En este último aspecto aparecen las interacciones entre plantas como un factor determinante para definir cómo pueden integrarse las especies a las comunidades. Hutchinson en 1957, propone dos tipos de nichos, el nicho potencial o fundamental que serían las condiciones en ausencia de predadores y competidores, mientras que cuando están presentes se habla del nicho realizado. Sin embargo, en este concepto están ausentes las interacciones positivas ya que en ese entonces no se consideraban influyentes en la dinámica de las comunidades, y actualmente la inclusión de la facilitación puede alterar considerablemente la relación entre el nicho fundamental y realizado así como las predicciones sobre donde pueden y vivirán las especies en el espacio físico (Bruno *et al.*, 2003). Al incorporar a la facilitación dentro de esta teoría, las posibilidades de que el nicho realizado se expanda son

mayores puesto que puede haber beneficios por aumento de recursos y mejoramiento del hábitat que hacen unas especies e influyen en otras.

Los requerimientos de cada especie determinan si la coexistencia es posible, y esto sólo puede suceder si hay un "trade-off" en estos requerimientos, de esto depende cuales combinaciones de especies pueden coexistir (Leibold, 1995). Dentro de cualquier comunidad vegetal es determinante este proceso para la conformación y sostenimiento del conjunto de especies ya que si todos los nichos disponibles logran ser ocupados hay mayores posibilidades de que el ecosistema sea autosustentable y logre recuperarse sin asistencia en caso de alguna perturbación. Es necesaria una separación de nicho para que la especies puedan coexistir (Silvertown, 2004), que en el caso de esta investigación refleja que combinar deliberadamente especies de diversos hábitos y función en el ecosistema permite que se establezcan relaciones positivas que permiten avanzar en la conformación o recuperación del ecosistema de interés, sin olvidar que bajo determinadas condiciones puede haber competencia cuando hay interferencia de recursos, que no significa que estén modificando su nicho realizado. Cada especie tiene su papel en el ecosistema y su función se maximiza al no tener especies vecinas de comportamiento y requerimientos similares.

Con base en el desarrollo de cada organismo en su ambiente surgen en las últimas décadas, dos conceptos revolucionarios por resaltar el papel de algunas especies en el funcionamiento del ecosistema (ingeniería ecosistémica) y su efecto en procesos evolutivos (construcción de nicho). Aunque ambos conceptos han generado un amplio debate por su utilidad y generalización, se resalta el reconocimiento que hacen de las interacciones positivas como aspectos influyentes en el resultado de los procesos ecológicos y evolutivos.

Ingeniería Ecosistémica

Se refiere a la acción que hacen algunos organismos que directa o indirectamente determinan la disponibilidad de recursos para otras especies, causando cambios en el estado físico en materiales bióticos y abióticos, haciendo esto modifican, mantienen y crean hábitats (Jones *et al.*, 1994; Boogert *et al.*, 2006). Este concepto se ha propuesto para dar cuenta de procesos clave entre organismos y su ambiente que no son

directamente tróficos o competitivos (Berkenbusch & Rowden, 2003). Se plantea la existencia de dos tipos de “ingenieros”: alogénicos que cambian materiales vivientes y no vivientes de un estado físico a otro por diferentes medios, por ejemplo los castores creando sus madrigueras, y autogénicos que hacen estos cambios a través de sus propias estructuras como el caso de muchos árboles que sirven de nido y refugio para muchas especies (Jones *et al.*, 1994). Aunque este concepto parece incluir aspectos nunca antes considerados, es sencillamente una forma de destacar que la estrategia de todo organismo implica en alguna medida, la modificación del ambiente en el cual se desarrolla, sin embargo, no todas las especies se pueden considerar ingenieras ya que esto depende de la magnitud del impacto que tienen sobre el ambiente y otros organismos. La ingeniería ecosistémica está enfocada en el proceso y no el resultado final de las interacciones, su estudio se basa en una vía en dos sentidos, particular aunque variable, por la que los organismos interactúan con otros por medio de su influencia en el ambiente abiótico y por otro lado como estos cambios abióticos influyen a otros organismos o procesos bióticos-abióticos (Wright & Jones, 2006). Muchos ingenieros ecosistémicos tienen efectos importantes en diferentes procesos ecológicos relacionados con el mantenimiento de los ecosistemas como hidrología, ciclo y retención de nutrientes, prevención de erosión y procesos biogeoquímicos.

Construcción de Nicho

La teoría de construcción de nicho hace referencia a las modificaciones que un organismo hace a su entorno por medio de su metabolismo, actividades y comportamiento (Odling-Smee *et al.*, 1996, 2003; Laland *et al.*, 1999; Laland & Sterenly 2006), además tiene efectos sobre la distribución y abundancia de las especies, en la influencia de las especies clave, en el control del flujo de energía y materia, en la resiliencia del ecosistema y en las relaciones tróficas (Laland *et al.*, 1999), lo cual puede generar cambios importantes en la evolución de las especies implicadas (Laland *et al.*, 2005). Un organismo crea y destruye sus propios nichos, selecciona sus hábitats y recursos, además de construir elementos en su ambiente como nidos o madrigueras, generando ambientes seguros para su descendencia (Odling-Smee *et al.*, 2003). La construcción de nicho puede darse mediante la modificación directa del hábitat, selección de hábitat o por uso y agotamiento de los recursos (Donohue, 2005). Es evidente la similitud entre algunos aspectos de estos conceptos, por lo cual puede decirse que la

construcción de nicho se basa en la teoría de ingeniería ecosistémica aunque sus orígenes y desarrollo se hayan dado en paralelo (Wright & Jones, 2006).

En la naturaleza existen numerosos ejemplos de cómo las actividades regulares de los organismos, por más simples que parezcan, pueden desencadenar procesos que modifican considerablemente las características del ambiente, como el caso de las cianobacterias que permitieron crear una atmósfera terrestre rica en oxígeno, por medio de su metabolismo y así se generaron condiciones aptas para el desarrollo de vida en la Tierra y como consecuencia, organismos de mayor complejidad, o la acción de las lombrices de tierra sobre la estructura del suelo y su contenido de materia orgánica que afecta considerablemente a la vegetación que sustenta. En plantas la construcción de nicho puede estar mediada por el efecto de rasgos ecológicos como los tiempos de floración y germinación, que afectan el fenotipo y genotipo de las especies según las condiciones del medio en que se desarrollan, como el caso de *Arabidopsis thaliana* L. (Heynh.) (Donohue, 2005) y otro caso es la facilitación de una especie sobre otra porque es una modificación al ambiente que tiene un efecto positivo, como el caso reportado en esta investigación (capítulo 1) donde las especies leguminosas modificaron las condiciones microambientales que favorecieron a las dos especies nativas arbóreas, *S. oblongifolium* y *V. tinoides*.

Sin embargo, el concepto de construcción de nicho ha sido ampliamente criticado y no lo suficientemente valorado dentro de la comunidad científica, muchos lo consideran un sinónimo de “ingeniería ecosistémica”. En general es mucho más conocido y difundido el concepto de ingeniería de los ecosistemas dentro del campo de la ecología mientras que construcción de nicho es más utilizado por los biólogos evolutivos (Boogert, 2006). Si bien son más las similitudes que diferencias, es importante tener claro el enfoque de cada concepto, que en el caso de la ingeniería ecosistémica consiste en la dimensión ecológica de los cambios que un organismo causa al ambiente y a otros, mientras que la construcción de nicho se refiere al impacto evolutivo que tendrán los cambios causados por los organismos sobre las presiones de selección del ambiente (Erwin, 2008). Con base en esto, la facilitación que hacen algunas especies sobre el desarrollo de otras puede considerarse un proceso de ingeniería ecosistémica a corto plazo, aunque recientemente se ha establecido que existe una relación específica entre algunas

especies facilitadoras y sus beneficiarias, afectando la evolución de estas especies e indicando el impacto a largo plazo de la facilitación en la construcción de nicho de diferentes ecosistemas, de esta forma puede direccionarse la sucesión (Figura 2-1).

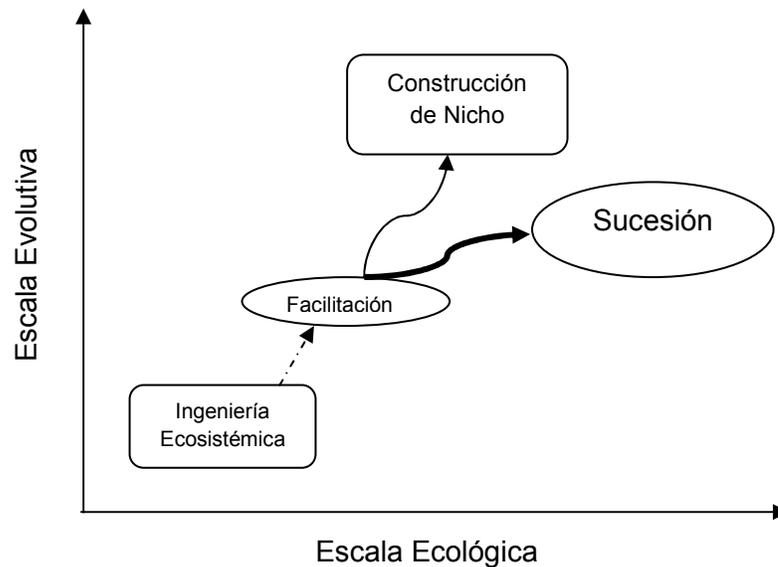


Figura 2-1: Relación de procesos ecológicos en diferentes escalas

Organismos y su impacto en la evolución

Las modificaciones del medio abiótico mediadas por determinadas especies, tienen un impacto grande en la estructura, función y biodiversidad de un amplio rango de ecosistemas (Bouma *et al.*, 2010). Cuando los organismos invierten en ser ingenieros del ecosistema, no solamente contribuyen en los flujos de energía y materia, además de afectar los patrones tróficos en sus ecosistemas, sino que también controlan estos procesos. Este control lo logran por una conexión establecida por las interacciones entre diversas especies de organismos ingenieros, la cual es llamada “red de ingeniería” (Jones *et al.*, 1994). Los cambios a nivel de flujos energéticos dentro del ecosistema y cómo estos afectan a las especies son el fundamento de la ingeniería ecosistémica.

La construcción de nicho por otro lado, tiene efectos en las presiones de selección a las que están sometidos los organismos durante todo su ciclo de vida. Si los organismos modifican sus ambientes y si adicionalmente afectan o controlan en parte algunos flujos de materia y energía en sus ecosistemas, entonces es probable que modifiquen ciertas presiones de selección presentes en sus ambientes locales y en los de otros organismos

(Odling-Smee *et al.*, 2003). Sin embargo, para que estas modificaciones tengan un valor adaptativo y evolutivo, deben ser persistentes en el tiempo, lo cual puede suceder por dos vías: en cada generación, cada individuo repetidamente cambia su propio ambiente ontogenético de la misma manera o hay una repetición en múltiples generaciones de los cambios hechos por sus antecesores mediada por las condiciones del ambiente externo. En el primer caso, las consecuencias inmediatas pueden ser transitorias y restringidas a pocas generaciones, pero si el mismo cambio ambiental es impuesto con suficiente frecuencia y por suficientes generaciones como en el segundo caso, se pueden modificar las presiones de selección natural (Odling-Smee *et al.*, 2003).

De lo anterior surge la “herencia ecológica” que transmiten los constructores de nicho, en donde los individuos ancestrales heredan a sus descendientes las presiones de selección que les han permitido permanecer en determinado ambiente, ya que las modificaciones se van acumulando por generaciones hasta convertirse en un factor de selección. Se generan efectos a corto plazo que modifican a las generaciones subsecuentes pero también hay efectos acumulativos que pueden tener un gran impacto a nivel ecosistémico (Laland *et al.*, 2005). Los cambios producidos por los organismos constructores frecuentemente perduran por más tiempo que los mismos individuos, continuando con la modelación del impacto del ambiente en las subsecuentes generaciones de la población. Desde la perspectiva de la construcción de nicho, la descendencia de un organismo hereda dos legados de sus antecesores: genes y un ambiente modificado selectivo (Laland & Sterelny, 2006), entonces hay una relación clara con la herencia genética ya que, inherentemente los genes instruyen a los organismos para hacer las modificaciones del ambiente que se han hecho desde otras generaciones (Odling-Smee *et al.*, 1996). La construcción de nicho tiene la facultad de alterar el potencial evolutivo de muchos rasgos cuya variación genética depende del ambiente modificado (Donohue, 2005). Mientras que la herencia genética es un proceso de una vía, de los padres a sus descendientes mediada por la transferencia de genes, la construcción de nicho por parte de un organismo puede modificar las presiones de selección que actúan sobre muchos otros (Odling-Smee *et al.*, 2003).

El acoplamiento entre organismos y su ambiente está mediado por la selección natural, en donde hay una adaptación a las condiciones del medio y por la construcción de nicho,

donde el organismo genera modificaciones que alteran su ambiente para favorecer su desarrollo (Laland & Sterelny, 2006). Teniendo en cuenta que los organismos no sólo se adaptan a su medio, también participan en su construcción (Odling-Smee *et al.*, 1996). Este proceso adaptativo al medio hace parte de una respuesta a los cambios en las presiones de selección, que las mismas especies u otras han generado a través de la construcción de nicho por varias generaciones, por ejemplo, las formas de mimetismo en animales y plantas son un mecanismo de defensa que se generó por la necesidad de evitar depredadores y que depende en gran medida de las características físicas del medio, por lo tanto se ha generado presión evolutiva para el desarrollo de este tipo de estrategias.

Las plantas modifican su medio local cambian la naturaleza química, el ciclo de nutrientes, temperatura, humedad, precipitación y fertilidad de los suelos en donde viven (Ricklefs, 1990). Pero a escala más amplia, como de paisaje, pueden afectar el clima local, la cantidad de precipitación y el ciclo del agua, además de modificar sus propios ambientes y el de otras especies por alelopatía o facilitación (Odling-Smee *et al.*, 1996). La habilidad de las plantas para percibir las condiciones del ambiente, les da la capacidad de responder de forma morfológica o fenológica de manera que alteran su exposición a ambientes específicos. Un mecanismo de construcción de nicho y selección de hábitat puede ser la elongación del tallo como una respuesta morfológica para captar la luz disponible al sobrepasar a sus vecinos (Donohue, 2005). En el caso de las especies nativas pioneras del estudio mencionadas en el capítulo uno, también se puede detectar la respuesta a las condiciones favorables generadas por las leguminosas, ya que aprovechando el mejoramiento del ambiente pudieron invertir más recursos en crecimiento, lo cual fue muy evidente en el caso de *S. oblongifolium* que respondió mejor con las leguminosas que en los controles donde no estaba acompañada.

Por ejemplo, podría considerarse a *Lupinus bogotensis* como especie ingeniera del ecosistema de tipo alogénico, ya que además de ser una eficiente competidora de especies invasoras como el retamo espinoso, modificando las condiciones de luz y humedad en el ambiente, también puede establecer asociaciones positivas con especies nativas como en el caso de esta investigación (Figura 2-2), particularmente la ingeniería ecosistémica detectada en este caso se debe al papel que tuvo la especie para favorecer la recuperación de la vegetación de un ecosistema altamente disturbado como el bosque

altoandino, la facilitación se da en una escala local dentro del proceso de restauración. Sin embargo, en condiciones naturales se desconoce si actúa como ingeniera ecosistémica y su impacto sobre determinados procesos ecológicos, aunque sólo el efecto por fijación de nitrógeno en el suelo debe afectar a un buen número de especies.



En círculos, individuos de *S. oblongifolium* (izquierda) y *V. tinoides* (derecha).

Figura 2-2: *Lupinus bogotensis* como especie facilitadora e ingeniera del ecosistema en recuperación.

Interacciones entre plantas

Una especie puede generar modificaciones importantes sobre otras y sus trayectorias evolutivas por medio de las interacciones biológicas. No existe ningún organismo que pueda permanecer en el tiempo y espacio, sin interactuar con otros individuos y su medio, resultado de esto es que las comunidades vegetales no son arreglos fortuitos. Las interacciones se definen por el efecto que tiene un organismo sobre el otro y dependen de los niveles tróficos y de organización, hay efectos en procesos específicos como las asociaciones con micorrizas, hasta los procesos generales como los ciclos de nutrientes.

Las interacciones positivas y negativas entre especies son consideradas en la ecología vegetal como importantes fuerzas que dirigen la estructura y organización de las comunidades (Bertness & Callaway, 1994), por lo tanto podrían ser mecanismos de construcción de nicho, porque el resultado final de una interacción puede determinar el desempeño y evolución de una especie dentro del ecosistema. Las interacciones entre un par o conjunto de especies no son estables porque varían en magnitud y signo bajo diferentes condiciones ambientales y ciclos de vida de las especies involucradas (Barbour *et al.*, 1999). La clasificación de una interacción debe basarse en el resultado neto en aspectos como crecimiento, reproducción y supervivencia de las especies implicadas. En términos generales, se consideran dos grandes grupos de interacciones: negativas y positivas, cuyos combinaciones de efectos entre organismos, dan lugar a las interacciones más ampliamente conocidas: competencia, mutualismo, parasitismo y depredación (Figura 2-3). Sin embargo, existen variaciones que dan lugar a otras interacciones más específicas como la facilitación entre plantas. Este conjunto de relaciones entre especies refleja de alguna manera la variabilidad en la respuesta y desempeño de las especies en diferentes contextos ambientales.

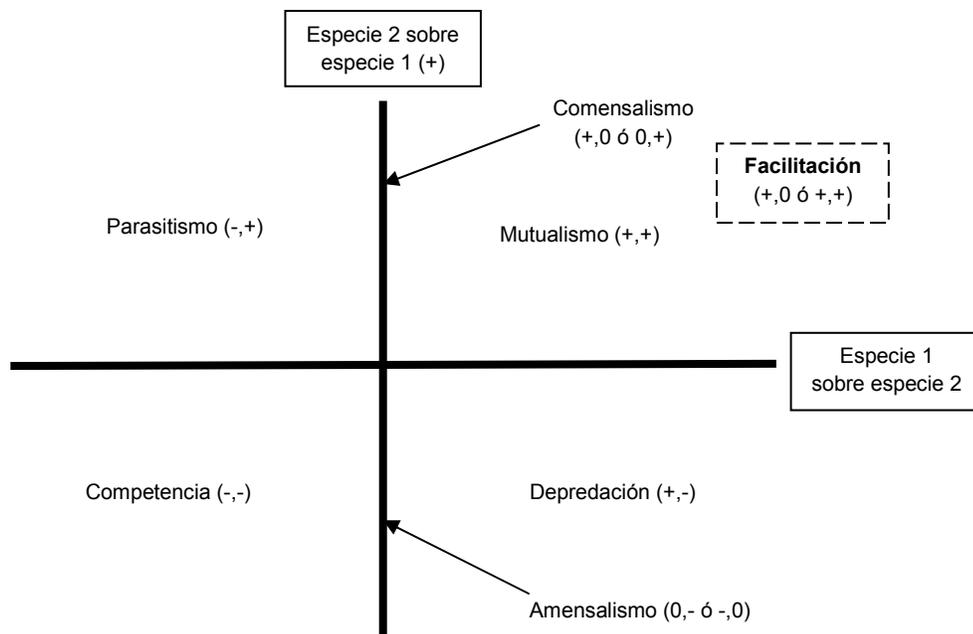


Figura 2-3: Interacciones biológicas (Modificado de Barbour *et al.*, 1999)

Competencia es una interacción de efectos mutuamente adversos de un organismo sobre otro y ha sido el foco central de muchos estudios entre plantas desde los inicios de la ecología vegetal (Barbour *et al.*, 1999). Razón por la cual, es un fenómeno considerado como fundamento de las principales teorías ecológicas y ha sido ampliamente estudiado por la relativa facilidad de evidenciar sus efectos. En el caso de las plantas, la competencia en la naturaleza resulta de una compleja mezcla de componentes como número de vecinos, tamaño, identidad y distancia (Vogt *et al.*, 2010). Al ser organismos sésiles, compiten entre sí por recursos como luz, nutrientes, agua y también por espacio, dispersores y polinizadores. El rendimiento individual de una planta está positivamente correlacionado con el espacio disponible para su crecimiento. Las plantas solamente compiten por recursos con aquellos individuos localizados en sus inmediaciones, por lo cual, el crecimiento de un individuo está limitado por la disponibilidad de recursos no usurpados por los vecinos (Bonan, 1988). La competencia por recursos y el estrés abiótico fueron consideradas por mucho tiempo como los principales mecanismos que determinan el curso de la sucesión vegetal (Connell & Slatyer, 1977).

En la otra cara de la moneda está el **mutualismo** que es una interacción donde hay efectos benéficos para ambos organismos y sus efectos pueden ser obligatorios o facultativos (Barbour *et al.*, 1999). Aunque es un proceso conocido desde hace muchos años, recientemente se han reconocido otras formas de interacciones positivas ya incorporadas en el marco conceptual de las teorías ecológicas, como el caso de la **facilitación** que se define como una interacción no trófica, que ocurre entre plantas fisiológicamente independientes y que está mediada por cambios en el ambiente abiótico o a través de otros organismos (Brooker *et al.*, 2008), ocurre cuando la presencia de una planta aumenta o mejora el crecimiento, supervivencia y reproducción de una planta vecina (Callaway, 2007). La facilitación se considera un concepto reciente en la teoría ecológica, a pesar de que se reconocen procesos positivos en las comunidades de plantas desde hace muchos años en múltiples estudios (Bruno *et al.*, 2003). La existencia de esta interacción fue y ha sido ampliamente ignorada por muchos investigadores (Brooker & Callaghan, 1998) hasta las últimas dos décadas donde se ha demostrado su importancia en muchos procesos biológicos, entre ellos la sucesión vegetal.

Sucesión Vegetal

Las interacciones anteriormente mencionadas han sido reconocidas aunque no estrictamente descritas, desde la concepción de las teorías ecológicas clásicas como la sucesión ordenada, predecible y sucesional que propone Clements (1916) donde hay facilitación de las pioneras para permitir la llegada de especies tardías que eliminarán a las que estaban establecidas por competencia de recursos. Otro es el caso que propone Gleason (1926) donde el desempeño individual de cada especie determina su permanencia en el sistema, lo cual implica que interactúa favoreciendo o eliminando a otras especies. Casi un siglo después, se sabe que la sucesión no es completamente predecible porque depende de las especies que componen las comunidades, su efecto sobre el medio y la heterogeneidad espacio-temporal. Sin embargo, el conocimiento de las especies a través de sus atributos vitales o rasgos de historia de vida (RHV), que les dan a cada especie una capacidad diferencial de colonización, crecimiento y supervivencia, son determinantes para lograr predecir la sucesión de determinado ecosistema e identificar patrones. Con la información que proveen los RHV se puede establecer la función ecológica y papel en la sucesión de cada especie.

Grime (1977) propone que la creación y modificación de las condiciones de un determinado sitio hecha por especies particulares, permite que se faciliten las condiciones para la colonización de nuevas especies y con ello se favorezca un reemplazo ecológico o sucesión que permita continuar la dinámica del ecosistema. Por otro lado, Connell & Slatyer (1977), proponen un modelo donde la sucesión está determinada por la facilitación, inhibición y tolerancia entre especies, con estados transitorios que dependen del efecto de las condiciones ambientales. En este modelo, la *facilitación* está determinada por el reemplazo florístico, a medida que unas especies van haciendo modificaciones favorables para especies más tardías, mientras que la *inhibición* se refiere a la competencia directa por recursos que causan la eliminación de las especies. Un estado intermedio es la *tolerancia* que se refiere a la capacidad de especies más tardías de adaptarse a las condiciones iniciales y coexistir con las especies pioneras. En este último caso, habría una alternancia de interacciones negativas y positivas que mantienen la dinámica del ecosistema. Este modelo de facilitación difiere con la definición anteriormente mencionada de este mismo fenómeno puesto que además de las modificaciones para que otras especies tardías se establezcan, la *facilitación* no causa que una segunda especie elimine a la primera.

La propuesta de Pickett y colaboradores (1987) hace críticas al modelo de Connell & Slatyer y a la falta de una teoría general que dirija los estudios sobre sucesión. Consideran que la complejidad y variabilidad de las vías sucesionales no pueden representarse sólo con los modelos de facilitación, tolerancia e inhibición. Se define sucesión como un proceso demográfico, de sustitución individual y de cambio en el desarrollo de los individuos. Una vía sucesional puede exhibir diversos mecanismos y no ser el producto de uno sólo, entonces la transición entre especies depende de la capacidad de cada organismo de responder a los cambios del ambiente e interactuar con las especies que coexisten. En la sucesión es determinante el desempeño diferencial de las especies que está dado por sus RHV e influye en su fisiología en aspectos como: germinación, tasas de asimilación de nutrientes e integración en el crecimiento, reproducción y capacidad de colonización.

Cuando la sucesión es asistida o manipulada, como sucede en los procesos de restauración ecológica, es posible que las especies pioneras o que se establecieron primero sean eliminadas del ecosistema debido a sus características vitales como duración del ciclo de vida y no por procesos de inhibición, en el caso de esta investigación ambas leguminosas están desapareciendo del ecosistema porque su ciclo de vida es corto y no por un efecto de competencia directa con las especies nativas.

Asociaciones entre Plantas

Un organismo puede influir positivamente en otros por diferentes mecanismos y sobre diversos factores, las mejoras al ambiente biótico incluyen protección contra herbívoros, patógenos y posibles competidores e igualmente beneficios por atracción de polinizadores y dispersores. De esta manera se evidencia la acción de los ingenieros ecosistémicos, modificando los diferentes hábitats donde se desarrollan ellos y las especies vecinas. Si se generan asociaciones espaciales positivas y con el paso de las generaciones aumenta la especificidad entre especies que interactúan, hay un proceso de construcción de nicho en marcha. Cada modificación hecha por un organismo en respuesta a las presiones selectivas o el estrés abiótico tiene un impacto en la interacción con las especies de su cercanía y esto a su vez es un proceso de ingeniería ecosistémica que de mantener los cambios en varias generaciones, modificaría la historia

evolutiva, tal como lo establece la construcción de nicho (Figura 2-4). En una comunidad diversa es muy probable encontrar asociaciones espaciales entre especies cercanas para evitar la depredación o herbivoría ya que se reducen las probabilidades de ser ubicado y consumido por efecto de defensas mecánicas o químicas que poseen algunas especies (Hunter & Aarssen, 1988). Las plantas pueden facilitar a otras directamente mejorando las condiciones ambientales severas, alterando las características del sustrato o incrementando la disponibilidad de los recursos, tal como se predice en la hipótesis de gradiente de estrés, porque es más fácil y productivo buscar asociaciones en períodos críticos para las especies que conforman la comunidad. También pueden actuar indirectamente eliminando potenciales competidores o introduciendo organismos benéficos como microbios del suelo, micorrizas o polinizadores (Callaway, 1995).

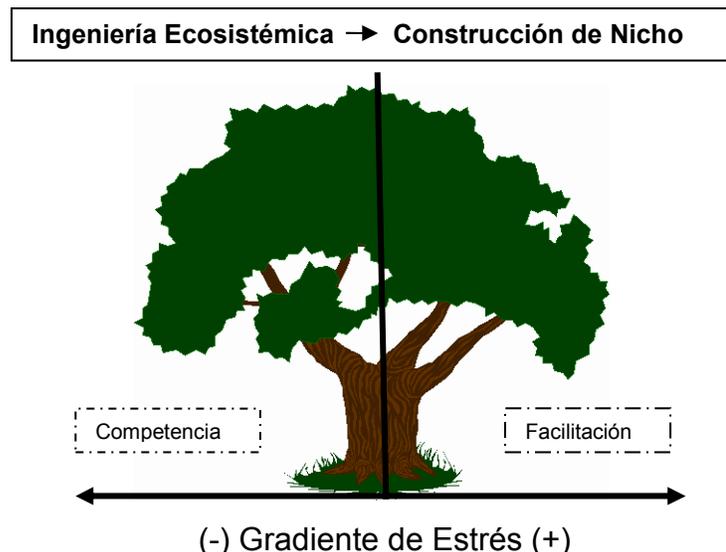


Figura 2-4: Desarrollo de una planta bajo un gradiente de estrés.

Una interacción positiva donde el efecto benéfico entre plantas es muy evidente son las plantas niñeras o nodrizas, en las cuales individuos adultos tienen una influencia positiva en plántulas (Niering *et al.*, 1963) y es uno de los primeros ejemplos registrados de una asociación espacial cercana entre plantas que es más ventajosa que perjudicial (Padilla & Pugnaire, 2006). Esta influencia positiva de plantas adultas sobre el establecimiento de plántulas o juveniles se debe al mejoramiento del impacto de factores extremos ambientales (Holmgren *et al.*, 1997, Castro *et al.*, 2002, Gómez-Aparicio *et al.*, 2004, Padilla & Pugnaire, 2006). Teniendo en cuenta este proceso, las plantas niñeras podrían

considerarse un ejemplo de ingeniería ecosistémica, ya que al mejorar las condiciones medioambientales, favorecen el establecimiento de nuevos individuos en el ecosistema. Posteriormente es posible que cambie el signo de la interacción y las especies beneficiarias pueden convertirse en competidoras de sus niñeras, porque al compartir espacio tendrán que luchar por los recursos disponibles en determinados períodos (Castro *et al.*, 2002). Este caso es muy frecuente y ampliamente estudiado en los desiertos, donde algunas especies están estrechamente relacionadas con su niñera y sólo pueden desarrollarse bajo su sombra (Callaway, 1995; Peters *et al.*, 2008), lo cual implica una fuerte relación evolutiva.

La relación entre grupos de especies que han co-evolucionado a través de las interacciones entre ellas, tiene directa relación con la construcción de nicho porque cuando hay facilitación entre especies se pueden mantener diversos grupos de especies que poca relación han tenido entre sí y por lo tanto se incrementa la diversidad filogenética del ecosistema (Valiente-Banuet & Verdú, 2007). La evolución de los organismos no depende completamente de las presiones de selección que haga el medio sobre ellos ni del azar de procesos naturales, el desempeño y adaptabilidad de cada individuo y su acción sobre el medio para generar cambios que le sean favorables es también una fuerza que direcciona los cambios en la dinámica ecosistémica. Si los ecosistemas están enlazados por las redes de constructores de nicho, entonces la desaparición de estos organismos puede conducir a cambios abruptos y significativos en las presiones de selección creadas por ellos y que actúan sobre otras poblaciones. Las poblaciones beneficiarias podrían haber llegado a ser tan dependientes de los recursos del nicho construido, que son incapaces de hacer frente a la pérdida, y la adaptación a través de la herencia genética podría ser demasiado lenta para contrarrestar las modificaciones ambientales conduciéndolas a un mayor decline (Boogert, 2006). Esto resalta la importancia de preservar las especies que construyen o mantienen el hábitat y los recursos para otras especies.

De la teoría a la práctica: el caso de la restauración ecológica

La teoría ecológica cobra más importancia en el momento de aplicar o poner a prueba algunos de sus conceptos y una de las pruebas más significativa puede darse a través de experimentos de restauración ecológica en ecosistemas altamente degradados, donde es

indispensable tener especies que generen condiciones favorables para la llegada y establecimiento de la vegetación nativa o que cambien las propiedades del medio para facilitar la permanencia de los grupos de interés. Es muy importante que los criterios para plantear acciones de restauración se basen en el estudio de las interacciones que determinan finalmente la distribución y abundancia de las especies (Martínez, 1996). No puede plantearse un proceso de restauración ecológica, que busca la integridad y recuperación de un ecosistema, si no se conocen sus partes como las especies que lo integran y la dinámica natural que determina todos los procesos, por ello es determinante considerar dentro del proceso no sólo sus componentes, también cómo interactúan. Los esfuerzos de restauración pueden dividirse más efectivamente en la alteración directa de los atributos bióticos o abióticos por actividades humanas o, la modificación de atributos abióticos por acción de los ingenieros ecosistémicos (Byers *et al.*, 2006). Una visión global de cómo se relacionan las interacciones con procesos de restauración puede verse a continuación en la figura 2-5.

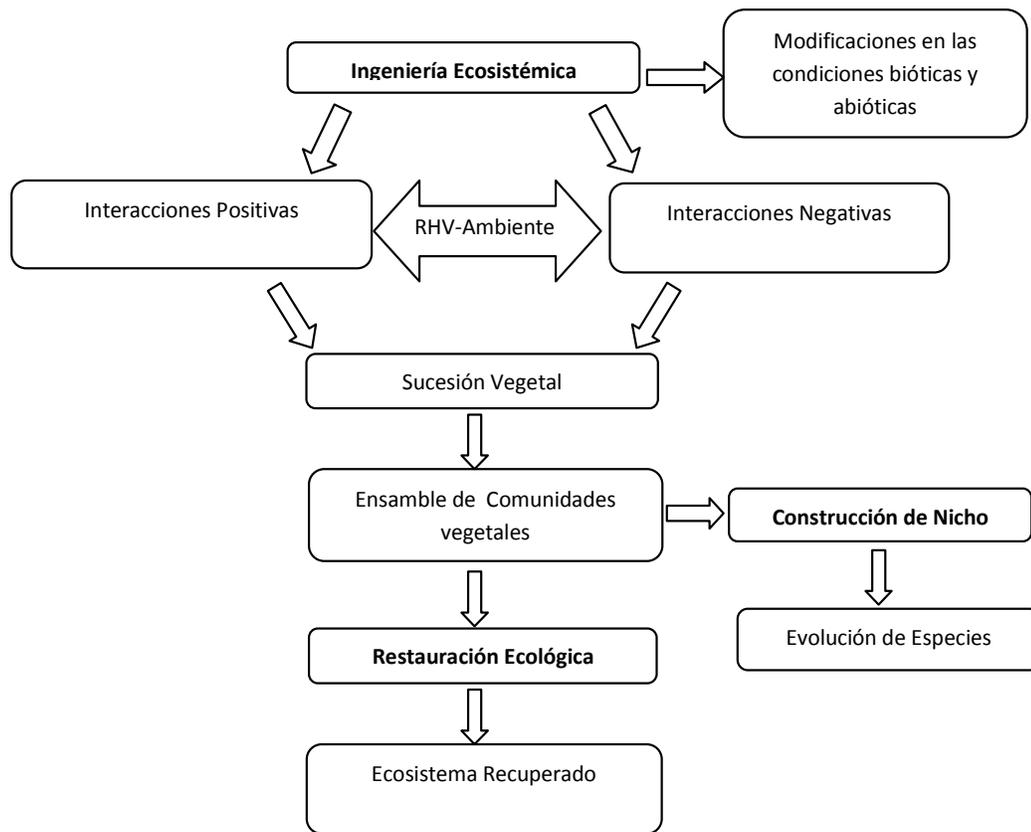


Figura 2-5: Esquema de relaciones entre interacciones y restauración ecológica

Replicar un fenómeno natural como lo son las asociaciones entre plantas para crear núcleos de regeneración, puede ser una herramienta muy eficiente y de bajo costo, que puede lograr la recuperación de vegetación nativa en menor tiempo comparado con la restauración pasiva, donde no hay intervención o asistencia humana en el ecosistema degradado. Teniendo un grupo de especies pioneras establecidas, puede iniciarse la dinámica sucesional que podría acercarse a las condiciones originales del ecosistema o las deseadas según los objetivos de restauración. Sin embargo, la selección de las especies de un proyecto de restauración debe hacerse considerando el potencial que tengan para generar los cambios en las condiciones abióticas que eviten retornar a estados previos a los esfuerzos de restauración, por ejemplo si el problema son especies exóticas, las especies introducidas deben ser capaces de modificar el medio abiótico de forma que se vuelva indeseable para las invasoras y no se requiera de intervención humana permanente (Byers *et al.*, 2006). En estos casos es donde se resalta la importancia de las especies ingenieras ecosistémicas para alterar y mejorar las condiciones de áreas disturbadas.

Adicionalmente, la evidencia principal de fenómenos de facilitación por parte de especies niñeras se ha dado para ecosistemas de condiciones ambientales estresantes como las zonas áridas y semiáridas, pero poca información se tiene sobre otros ecosistemas, donde las asociaciones positivas son menos evidentes pero también existen por lo cual se requieren estudios más diversos y complejos para ampliar la comprensión de estos fenómenos naturales. Aunque los ecosistemas tropicales no presentan una clara estacionalidad, lo cual podría ayudar a detectar con más facilidad las interacciones positivas, hay fenómenos de menor escala como las heladas en los ecosistemas montañosos donde la protección que dan algunas especies a otras es evidencia de facilitación. El aporte realizado en esta investigación demuestra la efectividad de las asociaciones entre plantas para aumentar las probabilidades de éxito en el desarrollo de especies de interés, demostrando que el papel como ingenieras ecosistémicas puede ser desarrollado por especies como *L. bogotensis*, dando una solución económica, fácil, rápida y sostenible para la recuperación del bosque altoandino.

Los avances en el campo de la ecología se deben a la aplicación y evaluación de propuestas conceptuales que surgen del interés y curiosidad de los investigadores. En el

caso de la ingeniería ecosistémica, es evidente que los organismos no están destinados a “soportar” las condiciones del medio en el que se encuentran, como una imposición. Los ingenieros ecosistémicos tienen una fuerte influencia en las relaciones entre las propiedades abióticas y los organismos, por lo tanto pueden influenciar el resultado de las interacciones entre especies (Jones *et al.*, 1994; Byers *et al.*, 2006). Por medio de su metabolismo y comportamiento, pueden seleccionar y modificar su ambiente para tener los mejores hábitats posibles, y así poder desarrollarse adecuadamente, sin embargo este proceso puede no ser muy útil para especies muy longevas o en peligro de extinción inminente, ya que las implicaciones evolutivas que tiene la construcción de nicho requieren de modificaciones en el fenotipo que pueden tardar mucho tiempo para fijarse en el genotipo y por ende, no ser transmitidas a las generaciones siguientes si no tienen un impacto importante en algún proceso vital o si el factor de selección que generó los cambios desaparece. Los esfuerzos por entender y mantener el funcionamiento de los ecosistemas pueden facilitarse cuando se tiene en cuenta la construcción de nicho (Laland & Boogert, 2010).

Por su parte la facilitación puede considerarse como un fenómeno universal ya que con estudios detallados puede encontrarse evidencia de presencia en todos los ecosistemas existentes, de otra manera no existirían las asociaciones entre plantas que muchas veces se describen por compartir polinizadores o dispersores, o aprovechar las defensas químicas y mecánicas de los vecinos para defenderse de los herbívoros. Sin embargo, esta interacción puede no ser evidente en muchos casos y en determinados ecosistemas ya que las condiciones del medio influyen bastante en que se origine la facilitación, no todas las plantas se asocian y no en todos los casos es por los mismos mecanismos. Aun hacen falta establecer a manera de patrones, cuáles son los mecanismos de facilitación que determinan que la relación entre determinadas especies de plantas sea positiva, teniendo en cuenta que las condiciones del medio son fluctuantes y los requerimientos de cada individuo varían en respuesta su estado de desarrollo, la interacción detectada en determinado espacio y tiempo, puede volverse competencia, generalmente cuando las condiciones del medio se hacen menos severas como lo postula la hipótesis de gradiente de estrés (Bertness & Callaway, 1994), y es esa dinámica alterna es la que permite que las comunidades vegetales cambien y mantengan la función, estructura y diversidad característica de cada ecosistema.

2.1 Literatura Citada

- Barbour, M., Burk, J., Pitts, W., Gilliam, F. & Schwartz., M. (1999). *Terrestrial Plant Ecology*. Third Edition. Benjamin Cummings.
- Bertness, M. & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9, 191-193
- Berkenbusch, K. & Rowden, A. (2003). Ecosystem engineering—moving away from ‘just-so’ stories. *New Zealand Journal of Ecology* 27, 67–73.
- Bonan, G. (1988). The size structure of theoretical plant populations: spatial patterns and neighborhood effects. *Ecology*, 69 (6), 1721-1730.
- Boogert, N., Paterson, D. & Laland, K. (2006). The implications of niche construction and ecosystem engineering for conservation biology. *BioScience* 56 (7), 570-578.
- Bouma, T., De Vries, M. & Herman P. (2010). Comparing ecosystem engineering efficiency of two plant species with contrasting growth strategies. *Ecology* 91 (9), 2696-2704.
- Brooker, R.W., Maestre, F., Callaway, R.M., Lortie, C., Cavieres, L., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielborger, K., Travis, J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C., Saccone, P., Schiffrers, K., Seifan, M. Touzard, B. & Michalet, R. (2008). Facilitation in plant communities: the past, the present and the future. *Journal of Ecology* 96, 18-34.
- Brooker, R. & Callaghan, T. (1998). The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* 81 (1), 196-207.
- Bruno, J., Stachowicz, J. & Bertness M. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 28 (3), 119-125.
- Byers, J., Cuddington, K., Jones, C., Talley, T., Hastings, A., Lambrinos, J., Crooks, J. & Wilson, W. (2006). Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *Trends in Ecology and Evolution* 21 (9), 493-499.
- Callaway, R. (1995). Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61 (4), 306-349.
- Callaway, R. (2007). *Positive interactions and Interdependence in plant communities*. Springer. Netherlands.

- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J. & Gómez, J. (2002). Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restoration Ecology* 10 (2), 297-305.
- Clements, F. (1916). *Plant Succession*, Carnegie Inst.Wash. Washington D.C.
- Connell J. & Slatyer, R. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111 (982), 1119-1144.
- Donohue, K. (2005). Niche construction through phenological plasticity: life history dynamics and ecological consequences. *New Phytologist* 166, 83-92.
- Erwin, D. (2008). Macroevolution of ecosystem engineering, niche construction and diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 23 (6), 304-310.
- Gleason, H. (1926). The individualistic concept of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club.* 53, 7-26.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J., Hódar, J., Castro, J. & Baraza, E. (2004). Applying plant facilitation to forest restoration: a Meta-Analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14 (4), 1128-1138.
- Grime, J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111, 1169–1194.
- Grubb, P. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52, 107-145
- Holmgren, M., Scheffer, M. & Huston, M. (1997). The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78 (7), 1966-1975.
- Hunter, A. & Aarssen, L. (1988). Plant helping plants: new evidence indicates that beneficence is important in vegetation. *Bioscience* 38 (1), 34-40.
- Hutchinson, G. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, 415-427.
- Jones, C., Lawton, J. & Shachak, M. (1994). Organism as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373-386.
- Laland, K. & Boogert, N. (2010). Niche construction, co-evolution and biodiversity. *Ecological Economics* 69, 731-736.
- Laland, K. & Sterelny, K. (2006). Seven reasons (not) to neglect niche construction. *Evolution* 60 (9), 1751-1762.

- Laland, K., Odling-Smee, J. & Feldman, M. (2005). On the breadth and significance of niche construction: a reply to Griffiths, Okasha and Sterelny. *Biology and Philosophy* 20, 37-55.
- Laland, K., Odling-Smee, J. & Feldman, M. (1999). Evolutionary consequences of niche construction and their implications for ecology. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96, 10242-10247.
- Leibold, M. (1995). The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* 76 (5), 1371-1382.
- Martínez, E. (1996). La restauración ecológica. *Ciencias* 43, 56-59.
- Niering, W., Whittaker, R. & Lowe, C. (1963). The Saguaro: a population in relation to environment. *Science* 142, 15-23.
- Odling-Smee, J., Laland, K. & Feldman, M. (2003). *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Odling-Smee, J., Laland, K. & Feldman, M. (1996). Niche Construction. *The American Naturalist* 147 (4), 641-648.
- Padilla, F. & Pugnaire, F. (2006). The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Front. Ecol. Environ* 4 (4), 196–202.
- Peters, E., Martorell, C. & Ezcurra, E. (2008). Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 72, 593–601
- Pickett, S, Collins, S & Armes, J. (1987). Models, mechanisms and pathways of succession. *Botanical Review* 53 (3), 335-371.
- Ricklefs, R. (1990). *Ecology*. Third Edition. New York. Freeman.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution* 19 (11), 605-611.
- Valiente-Banuet, A. & Verdú, M. (2007). Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters* 10, 1029–1036.
- Vogt, D., Murrell, D. & Stoll, P. (2010). Testing spatial theories of plant coexistence: no consistent differences in intra- and interspecific interaction distances. *The American Naturalist*, 75 (1), 73 – 84.
- Wright, J. & Jones, C. (2006). The Concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: progress, limitations and challenges. *Bioscience* 56 (3), 203-209.

3. Conclusiones y recomendaciones

3.1 Conclusiones

Se encontró evidencia de interacciones positivas entre las leguminosas *L. bogotensis* y *V. benghalensis* con las especies nativas del bosque altoandino *S. oblongifolium* y *V. tinoides* en las parcelas experimentales de restauración ecológica ubicadas en los alrededores del embalse de Chisacá (Usme, Bogotá). Las leguminosas actuaron como plantas niñeras de las dos nativas, facilitando su crecimiento y supervivencia.

La mejor especie facilitadora fue *L. bogotensis* ya que generó las mejores condiciones ambientales para ayudar en el establecimiento de las dos nativas, en especial para *S. oblongifolium*, que tuvo un desarrollo mucho mayor en comparación con las parcelas control y principalmente después del fenómeno de heladas. En el caso de *V. tinoides*, su crecimiento y supervivencia fueron menores pero igualmente fue beneficiada por ambas leguminosas. El desempeño diferencial de las especies nativas en las mismas condiciones abióticas y bajo la influencia de las mismas leguminosas se debió principalmente por su función en el ecosistema, puesto que *S. oblongifolium* es un arbolito pionero que crece rápidamente en condiciones favorables mientras que *V. tinoides* es un árbol de una etapa sucesional más tardía, de crecimiento más lento y que requiere de un ecosistema más estructurado para un desarrollo óptimo.

Una forma práctica de estimar la interacción entre un conjunto de especies es con el índice de intensidad relativa de la interacción (RII) que con datos de biomasa u otra variable de crecimiento puede calcular el signo y la magnitud de la interacción. Para este estudio se encontró que en todos los casos, excepto un tratamiento, hubo facilitación ya que el índice fue superior a 0. La mayor facilitación de ambas especies leguminosas se encontró en las parcelas con densidad media y baja (60 y 90 cm.). En las parcelas de 30 cm., por su alta densidad era más probable encontrar competencia entre las especies por

la limitación en la disponibilidad de recursos, lo cual fue evidente en el tratamiento de *Vicia* con *Solanum* puesto que el valor del RII fue negativo, para el resto de tratamientos de esta distancia, el índice muestra que si hay facilitación pero muy leve, lo cual se debe a la limitación de cada una de las especies por aprovechar los recursos disponibles en las parcelas.

El desarrollo que tuvieron las especies nativas en cada tratamiento, demuestra el efecto diferencial de las especies leguminosas que se esperaba en consecuencia con su hábito. Ya que *L. bogotensis* al ser un arbusto puede dar protección a las nativas sin restringir completamente la entrada de luz ni ocupar un espacio amplio a nivel de suelo como si lo hace *V. benghalensis* que por ser rastrera y de rápido crecimiento, se expande sobrepasando la vegetación vecina. Podría considerarse a *L. bogotensis* para procesos de reintroducción de otras especies de interés para la restauración ecológica de la zona.

La manipulación de la sucesión por medio de la introducción de especies nativas del bosque altoandino, puede ser una estrategia exitosa para restaurar el ecosistema que podría incrementar su efecto positivo si se tienen en cuenta especies facilitadoras como *L. bogotensis* que además se sabe por otros estudios que ayuda en el control de la invasión de retamo espinoso. La facilitación entre especies puede ser considerada como una herramienta adicional en el momento de diseñar las estrategias de restauración.

Posterior a la verificación de la existencia de facilitación entre el conjunto de especies, es necesario indagar sobre cuales mecanismos determinan el efecto positivo de las leguminosas, directos e indirectos.

A nivel de suelo, las leguminosas hacen un aporte importante en la disponibilidad de Nitrógeno y otros nutrientes, se resalta el aumento en el fósforo que es un elemento importante para el desarrollo vegetal, además del incremento en el pH y carbono orgánico. A pesar de que no todos los cambios fueron positivos, hay una tendencia hacia la recuperación de este componente tan importante en los procesos de restauración ecológica.

3.2 Recomendaciones

Este estudio es el primero en considerar las interacciones positivas entre plantas como una herramienta de restauración ecológica del bosque altoandino en áreas previamente invadidas por retamo espinoso, sin embargo es necesario evaluar otras posibles facilitadoras y más especies de interés para ver si las asociaciones detectadas pueden acelerar la recuperación del ecosistema en una escala espacial más grande, ya que todavía existen grandes sectores en el área de estudio dominados por el retamo, se requiere entonces la introducción de especies que mejoren el medio y modifiquen las condiciones que favorecen la invasión.

Para lograr una exitosa restauración de la zona, es necesario adicionar más especies nativas que amplíen la diversidad florística y estructural del ecosistema, pero además mantener el control de la invasión de retamo espinoso ya que estas áreas son muy susceptibles a la recolonización de esta especie por que mantienen durante mucho tiempo su banco de semillas latente en el suelo.

La evaluación de las interacciones entre especies es indispensable para un mejor conocimiento de la dinámica del ecosistema, por lo tanto se deben buscar posibles casos de facilitación natural en los remanentes de vegetación del bosque y también mantener el monitoreo de los experimentos de facilitación ya implementados, de esta manera se podrá tener más información que permita acelerar y direccionar adecuadamente el proceso sucesional.

El uso de plantas niñeras, de acuerdo con los resultados de este estudio, es una estrategia adecuada para el establecimiento de especies nativas en sitios que han sido invadidos por retamo espinoso. Esta estrategia de restauración aprovecha las interacciones positivas para permitir el establecimiento de especies pioneras arbóreas que en el mediano plazo formarán un dosel que evitará una nueva invasión de retamo y a su vez reactivarán la sucesión del ecosistema.

A. Anexo: Salida de resultados del análisis de modelos mixtos con R

Análisis de las variables de crecimiento para *S. oblongifolium*

- Altura

```
> Dataset$Parcela <- as.factor(Dataset$Parcela)
```

```
> attach(Dataset)
```

The following object(s) are masked from Dataset (position 3) :

Altura Diametro Hojas Muestreo Parcela Tratamiento

```
> LME<-lme(Altura~Tratamiento, random=~1|Muestreo/Parcela/Tratamiento)
```

```
> summary(LME)
```

Linear mixed-effects model fit by REML

Data: NULL

AIC	BIC	logLik
-----	-----	--------

1539.535	1577.210	-758.7676
----------	----------	-----------

Random effects:

Formula: ~1 | Muestreo

(Intercept)

StdDev: 3.538771

Formula: ~1 | Parcela %in% Muestreo

(Intercept)

StdDev: 3.745487

Formula: ~1 | Tratamiento %in% Parcela %in% Muestreo

(Intercept) Residual

StdDev: 5.272904 2.231296

Fixed effects: Altura ~ Tratamiento

	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	16.081495	1.926546	192	8.347318	0.0000
Tratamiento[T.LupSol30]	2.085172	1.685550	192	1.237087	0.2176
Tratamiento[T.LupSol60]	7.262950	1.685550	192	4.308949	0.0000
Tratamiento[T.LupSol90]	5.440728	1.685550	192	3.227865	0.0015
Tratamiento[T.VicSol30]	-0.864828	1.685550	192	-0.513084	0.6085
Tratamiento[T.VicSol60]	5.312950	1.685550	192	3.152057	0.0019
Tratamiento[T.VicSol90]	3.296283	1.685550	192	1.955613	0.0520

▪ Diámetro

```
> LME<-lme(Diametro~Tratamiento, random=~1|Muestreo/Parcela/Tratamiento)
```

```
> summary(LME)
```

Linear mixed-effects model fit by REML

Data: NULL

AIC BIC logLik

-463.5665 -425.8920 242.7832

Random effects:

Formula: ~1 | Muestreo

(Intercept)

StdDev: 0.1295181

Formula: ~1 | Parcela %in% Muestreo

(Intercept)

StdDev: 0.02988317

Formula: ~1 | Tratamiento %in% Parcela %in% Muestreo

(Intercept) Residual

StdDev: 0.06297643 0.0289777

Fixed effects: Diametro ~ Tratamiento

	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	0.3344034	0.04655537	192	7.182917	0.0000
Tratamiento[T.LupSol30]	0.0072633	0.02030288	192	0.357747	0.7209
Tratamiento[T.LupSol60]	0.1053189	0.02030288	192	5.187384	0.0000

```

Tratamiento[T.LupSol90] 0.1100411 0.02030288 192 5.419973 0.0000
Tratamiento[T.VicSol30] -0.0421811 0.02030288 192 -2.077594 0.0391
Tratamiento[T.VicSol60] 0.0417077 0.02030288 192 2.054277 0.0413
Tratamiento[T.VicSol90] 0.0639300 0.02030288 192 3.148812 0.0019

```

- Hojas

```
> LME<-lme(Hojas~Tratamiento, random=~1|Muestreo/Parcela/Tratamiento)
```

```
> summary(LME)
```

Linear mixed-effects model fit by REML

Data: NULL

AIC BIC logLik

1430.477 1468.151 -704.2383

Random effects:

Formula: ~1 | Muestreo

(Intercept)

StdDev: 3.67515

Formula: ~1 | Parcela %in% Muestreo

(Intercept)

StdDev: 1.751543

Formula: ~1 | Tratamiento %in% Parcela %in% Muestreo

(Intercept) Residual

StdDev: 4.33084 1.735331

Fixed effects: Hojas ~ Tratamiento

	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	7.744040	1.685660	192	4.594070	0.0000
Tratamiento[T.LupSol30]	-0.049595	1.363868	192	-0.036364	0.9710
Tratamiento[T.LupSol60]	5.367071	1.363868	192	3.935184	0.0001
Tratamiento[T.LupSol90]	5.644849	1.363868	192	4.138853	0.0001
Tratamiento[T.VicSol30]	-0.910706	1.363868	192	-0.667738	0.5051
Tratamiento[T.VicSol60]	1.783738	1.363868	192	1.307852	0.1925
Tratamiento[T.VicSol90]	2.755960	1.363868	192	2.020694	0.0447

Análisis de las variables de crecimiento para *V. tinoides*

- Altura

```
> LME<-lme(Altura~Tratamiento, random=~1|Muestreo/Parcela/Tratamiento)
```

```
> summary(LME)
```

Linear mixed-effects model fit by REML

Data: NULL

AIC BIC logLik

1113.322 1150.997 -545.6611

Random effects:

Formula: ~1 | Muestreo

(Intercept)

StdDev: 2.162665e-05

Formula: ~1 | Parcela %in% Muestreo

(Intercept)

StdDev: 0.0002120226

Formula: ~1 | Tratamiento %in% Parcela %in% Muestreo

(Intercept) Residual

StdDev: 2.537369 0.003735499

Fixed effects: Altura ~ Tratamiento

	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	28.533333	0.5980644	192	47.70947	0.0000
Tratamiento[T.LupVib30]	2.666667	0.7324762	192	3.64062	0.0003
Tratamiento[T.LupVib60]	4.250000	0.7324762	192	5.80224	0.0000
Tratamiento[T.LupVib90]	7.000000	0.7324762	192	9.55662	0.0000
Tratamiento[T.VicVib30]	2.338889	0.7324762	192	3.19313	0.0016
Tratamiento[T.VicVib60]	3.944444	0.7324762	192	5.38508	0.0000
Tratamiento[T.VicVib90]	4.133333	0.7324762	192	5.64296	0.0000

- Diámetro

```
> LME<-lme(Diametro~Tratamiento, random=~1|Muestreo/Parcela/Tratamiento)
```

```
> summary(LME)
```

Linear mixed-effects model fit by REML

Data: NULL

AIC	BIC	logLik
-712.1826	-674.5082	367.0913

Random effects:

Formula: ~1 | Muestreo

(Intercept)

StdDev: 0.1200354

Formula: ~1 | Parcela %in% Muestreo

(Intercept)

StdDev: 2.006283e-06

Formula: ~1 | Tratamiento %in% Parcela %in% Muestreo

(Intercept) Residual

StdDev: 0.0413655 0.001284204

Fixed effects: Diametro ~ Tratamiento

	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	0.3261111	0.04118370	192	7.918451	0.0000
Tratamiento[T.LupVib30]	-0.0027778	0.01194694	192	-0.232509	0.8164
Tratamiento[T.LupVib60]	0.0438889	0.01194694	192	3.673650	0.0003
Tratamiento[T.LupVib90]	0.0819444	0.01194694	192	6.859029	0.0000
Tratamiento[T.VicVib30]	-0.0002778	0.01194694	192	-0.023251	0.9815
Tratamiento[T.VicVib60]	0.0297222	0.01194694	192	2.487851	0.0137
Tratamiento[T.VicVib90]	0.0386111	0.01194694	192	3.231882	0.0014

- Ramas

```
> LME<-lme(Ramas~Tratamiento, random=~1|Muestreo/Parcela/Tratamiento)
```

```
> summary(LME)
```

Linear mixed-effects model fit by REML

Data: NULL

AIC	BIC	logLik
-----	-----	--------

341.1655 378.84 -159.5828

Random effects:

Formula: ~1 | Muestreo

(Intercept)

StdDev: 0.241059

Formula: ~1 | Parcela %in% Muestreo

(Intercept)

StdDev: 0.08404714

Formula: ~1 | Tratamiento %in% Parcela %in% Muestreo

(Intercept) Residual

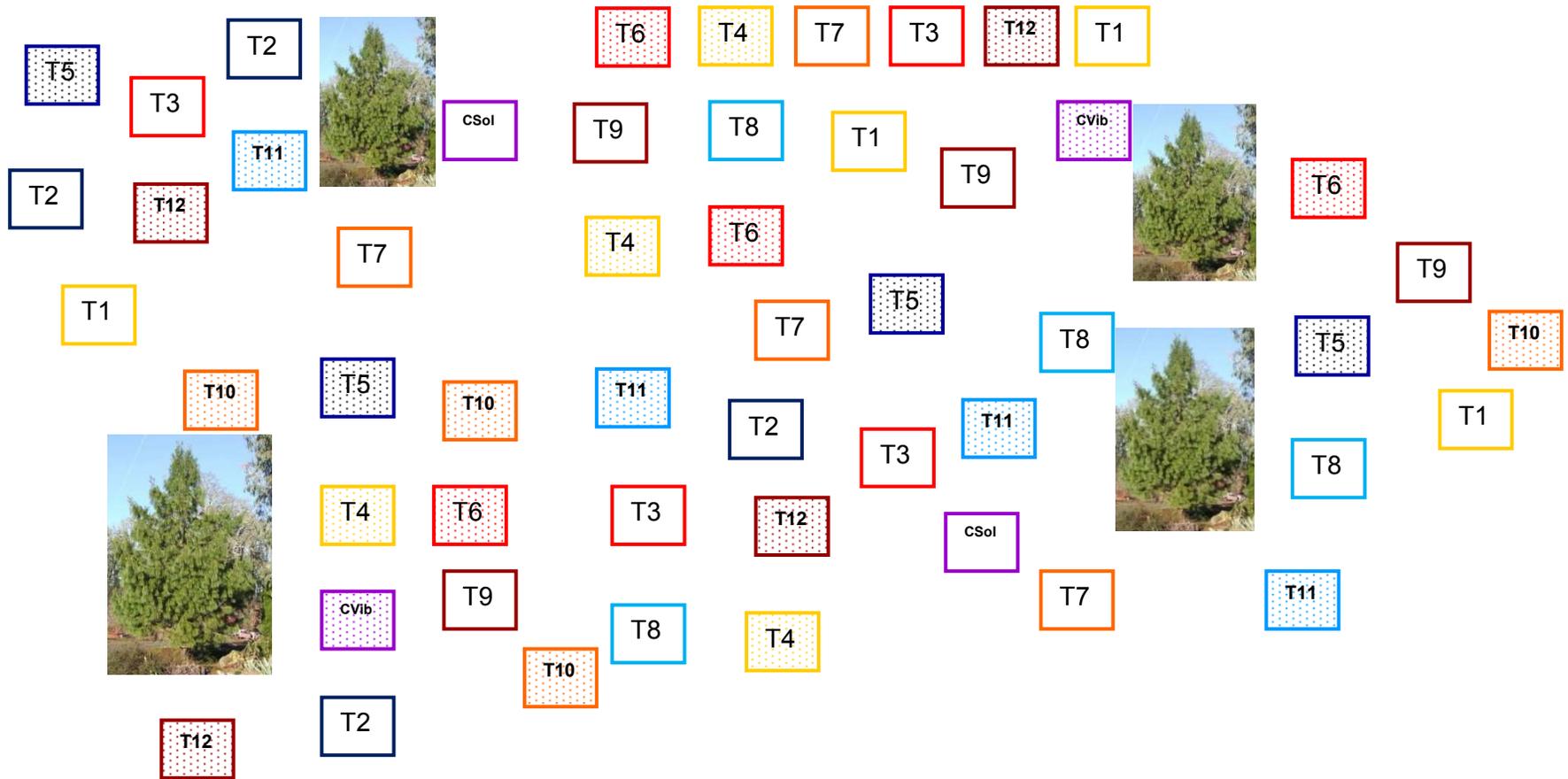
StdDev: 0.4156385 0.144269

Fixed effects: Ramas ~ Tratamiento

	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	3.199769	0.1325429	192	24.141378	0.0000
Tratamiento[T.LupVib30]	-0.227547	0.1276390	192	-1.782735	0.0762
Tratamiento[T.LupVib60]	-0.533102	0.1276390	192	-4.176640	0.0000
Tratamiento[T.LupVib90]	-0.116435	0.1276390	192	-0.912225	0.3628
Tratamiento[T.VicVib30]	-0.421991	0.1276390	192	-3.306129	0.0011
Tratamiento[T.VicVib60]	-0.255324	0.1276390	192	-2.000363	0.0469
Tratamiento[T.VicVib90]	-0.116435	0.1276390	192	-0.912225	0.3628

B. Anexo: Esquema de la distribución de las parcelas en el área de estudio (alrededores del Embalse de Chisacá, Usme, Bogotá)

Código	Tratamiento
T1	Lup 30- Sol
T2	Lup 60- Sol
T3	Lup 90- Sol
T4	Lup 30- Vib
T5	Lup 60- Vib
T6	Lup 90- Vib
T7	Vic 30- Sol
T8	Vic 60- Sol
T9	Vic 90- Sol
T10	Vic 30- Vib
T11	Vic 60- Vib
T12	Vic 90- Vib
CSol	Control <i>Solanum</i>
CVib	Control <i>Viburnum</i>



	Lup-Vib 30		Vic-Vib 30		Vic-Vib 60		Lup-Vib 60		Lup-Vib 90		Vic-Vib 90		Control <i>Viburnum</i>
	Lup-Sol 30		Vic-Sol 30		Vic-Sol 60		Lup-Sol 60		Lup-Sol 90		Vic-Sol 90		Control <i>Solanum</i>

C. Anexo: Registro fotográfico de las parcelas experimentales durante el periodo de evaluación (Octubre 2010 – Junio 2011)

1	Parcelas Control de <i>Solanum oblongifolium</i>
2	Parcelas Control de <i>Viburnum tinoides</i>
3	Parcelas de <i>Lupinus bogotensis</i> y <i>Solanum oblongifolium</i>
4	Parcelas de <i>Lupinus bogotensis</i> y <i>Viburnum tinoides</i>
5	Parcelas de <i>Vicia benghalensis</i> y <i>Solanum oblongifolium</i>
6	Parcelas de <i>Vicia benghalensis</i> y <i>Viburnum tinoides</i>

Parcelas control de Solanum oblongifolium



Octubre-2010



Noviembre-2010



Diciembre-2010



Enero-2011



Febrero-2011



Marzo-2011



Abril-2011



Mayo-2011



Junio-2011

Parcelas control de Viburnum tinoides



Octubre-2010



Noviembre-2010



Diciembre-2010



Enero-2011



Febrero-2011



Marzo-2011



Abril-2011



Mayo-2011



Junio-2011

Parcelas de Lupinus bogotensis y Solanum oblongifolium



Octubre-2010



Noviembre-2010



Diciembre-2010



Enero-2011



Febrero-2011



Marzo-2011



Abril-2011



Mayo-2011



Junio-2011

Parcelas de Lupinus bogotensis y Viburnum tinoides



Octubre-2010



Noviembre-2010



Diciembre-2010



Enero-2011



Febrero-2011



Marzo-2011



Abril-2011



Mayo-2011



Junio-2011

Parcelas de Vicia benghalensis y Solanum oblongifolium



Octubre-2010



Noviembre-2010



Diciembre-2010



Enero-2011



Febrero-2011



Marzo-2011



Abril-2011



Mayo-2011



Junio-2011

Parcelas de Vicia benghalensis y Viburnum tinoides



Octubre-2010



Noviembre-2010



Diciembre-2010



Enero-2011



Febrero-2011



Marzo-2011



Abril-2011



Mayo-2011



Junio-2011