



**Pontificia Universidad Javeriana**  
**Facultad de Estudios Ambientales y Rurales**  
**Carrera Ecología**

**PATRÓN DE INVASIÓN Y ESTRUCTURA DEMOGRÁFICA DE LA ESPECIE  
INVASORA URAPÁN (*Fraxinus uhdei*), EN UN REMANENTE DE BOSQUE  
ANDINO (CERRO MAJUY, TENJO - CUNDINAMARCA)**

**Trabajo de grado para optar por el título de Ecóloga**

**Autor: Kelly Alejandra Saavedra Ramírez**

**Director: Andrés Etter**

**Co-director: Alberto Ramírez**

**Bogotá, D.C. 2014**

## **Título.**

Patrón de invasión y estructura demográfica de la especie invasora Urapán (*Fraxinus uhdei*), en un remanente de Bosque Andino (cerro Majuy, Tenjo - Cundinamarca)

## **Pregunta de investigación.**

¿Cuál es el patrón de invasión y la estructura demográfica de la especie invasora Urapán (*Fraxinus uhdei*) en un remanente de Bosque Andino (cerro Majuy, Tenjo)?

## **Preguntas específicas.**

¿Cuál es el patrón espacial de distribución del Urapán en un remanente de Bosque Andino?

¿Cómo es la estructura y distribución demográfica de la población de Urapán en un remanente de Bosque Andino?

¿Cuáles son variables biofísicas que explican el patrón de invasión y la estructura demográfica de la población de Urapán?

## **Objetivo general.**

Analizar el patrón de invasión y la estructura demográfica del Urapán (*Fraxinus uhdei*), en función de variables biofísicas tales como la distancia a la fuente de propágulos, el tipo de cobertura vegetal, la densidad de sotobosque y la cobertura del dosel.

## **Objetivos específicos.**

1. Identificar el patrón espacial de distribución en la invasión del Urapán al remanente de Bosque Andino.
2. Describir la estructura y distribución demográfica de la población de Urapán en el sitio de estudio.
3. Identificar y analizar variables biofísicas que explican el patrón de invasión y la estructura demográfica de la población de Urapán.

**PATRÓN DE INVASIÓN Y ESTRUCTURA DEMOGRÁFICA DE LA ESPECIE  
INVASORA URAPÁN (*Fraxinus uhdei*), EN UN REMANENTE DE BOSQUE ANDINO  
(CERRO MAJUY, TENJO - CUNDINAMARCA)<sup>1</sup>**

**Kelly Alejandra Saavedra Ramírez**

Pontificia Universidad Javeriana  
Facultad de Estudios Ambientales y Rurales.  
Transversal 4 No 42-00. Edificio Rafael Arboleda, S. J. Piso 8  
Bogotá, Colombia  
E mail: kelly.saavedra@hotmail.com  
Celular: 316 370 3959

Director: **Andrés Etter**  
Co-director: **Alberto Ramírez**  
Pontificia Universidad Javeriana  
Facultad de Estudios Ambientales y Rurales  
Departamento de Ecología y Territorio  
Transversal 4 No 42-00. Edificio Rafael Arboleda, S. J. Piso 8  
Bogotá, Colombia

---

<sup>1</sup>Tesis de grado para optar por el título de Ecóloga. (Dirección: Andrés Etter; Co-dirección: Alberto Ramírez).

## **Resumen**

Las especies exóticas invasoras son uno de los mayores impulsores directos a nivel global de la pérdida de diversidad biológica y de los servicios que proveen los ecosistemas. En Colombia, las actividades de reforestación comercial han sido una de las vías de introducción de especies alóctonas invasoras, dentro de las cuales se encuentra el Urapán (*Fraxinus uhdei*), una especie nativa de México.

Esta investigación aborda la temática de invasiones biológicas vegetales dentro del marco de paisajes transformados, por lo que explora la invasión del Urapán en un remanente de bosque andino del altiplano de la Sabana de Bogotá. El objetivo fue analizar el patrón de invasión y la estructura demográfica del Urapán en un remanente, en función de variables biofísicas como la distancia a la fuente de propágulos, el tipo de cobertura vegetal, la densidad de sotobosque y la cobertura del dosel. Se encontró un proceso activo de invasión en donde la especie sigue un patrón de distribución agregado, su estrategia reproductiva es de tipo “r”, la población alberga individuos adultos pero la tasa de supervivencia es baja, y existe una interacción entre las variables de distancia a la fuente y cobertura vegetal que constituyen un efecto aditivo en la estructura demográfica de la población.

## **Palabras clave**

Bosque andino – Estructura demográfica – *Fraxinus uhdei* – Especies exóticas – Invasiones biológicas vegetales – Patrón de invasión.

## **Abstract**

The invasive exotic species are one of the major direct drivers globally of the loss of biological diversity and the loss of the ecosystem services. In Colombia, the commercial reforestation activities have been a major introduction pathways of exotic invasive species, inside which is the Urapán (*Fraxinus uhdei*), a native specie of Mexico.

This study approaches the issue of vegetal biologic invasions within the framework of transformed landscape, so we explored the invasion of the Urapán in Andean forest remnant of the altiplano of Sabana de Bogotá. Our aim was to analyse the invasion pattern and the demographic structure of Urapán in a remnant, in function of biophysical variables like the distance from source of propagule, the vegetation type, the underwood density and the canopy cover. We found active process of invasion where the specie have aggregate pattern of distribution, it have a reproductive strategy of “r” type, the population have mature individuals but the survival rate is low, and we found a interaction between the

variables of distance from source and vegetation type, with additive effect in the demographic structure of the population.

### **Key words**

Andean Forest – Demographic structure – *Fraxinus uhdei* – Introduced species – Vegetal biologic invasions – Invasion pattern

### **Introducción**

Los mayores impulsores directos a nivel global de la pérdida de diversidad biológica y de los servicios que proveen los ecosistemas, son la modificación de los hábitats, las especies exóticas invasoras, la explotación excesiva de los recursos, la contaminación y el cambio climático (Millenium Ecosystem Assessment -MEA 2005). A pesar de ser factores diferentes, su concurrencia en un lugar puede revelar relaciones sinérgicas entre ellos (Vilá et al. 2007). En particular, se sabe que las dinámicas ecológicas en las especies invasoras conservan una estrecha relación con la transformación en el paisaje y los cambios en el clima (Thuiller et al. 2007), al amplificar su efecto sobre los ecosistemas (Vilá et al. 2007).

A nivel mundial, los bosques montanos son valorados por su papel fundamental en el proceso de almacenamiento de carbono, de productividad primaria neta global, de reciclaje del agua y el por ser un reservorio de biodiversidad (Galbraith et al. 2014). En Colombia, estos ecosistemas albergan gran riqueza y son reconocidos por sus importantes cifras de endemismo de la biota (Hernández-Camacho et al. 1992), sin embargo los altos niveles de intervención humana constituyen una amenaza permanente (Armenteras et al. 2003). En este sentido, las alteraciones en los hábitats de la región Andina Colombiana responden a un proceso de transformación de los ecosistemas superior al 70%, que se evidencia por un mosaico de remanentes de bosque dispersos en matrices antropogénicas que se extienden por sus tres cordilleras (Etter and van Wyngaarden 2000).

Los fragmentos remanentes de bosque andino presentan amenazas similares a las de cualquier parche de vegetación nativo sumergido en una matriz agrícola o de otro uso de la tierra, y esto significa que deben enfrentar variaciones en factores tales como el agua, el viento, la radiación, los nutrientes, entre otros, que a su vez intervienen en las dinámicas de la biota dentro del ecosistema (Saunders et al. 2007). En el altiplano de la Sabana de Bogotá, los remanentes de bosque han estado sujetos a la pérdida, degradación y transformación del ecosistema, por ello se encuentran protegidos bajo

figuras de conservación y manejo (Conservación Internacional, Colombia- CI y Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca –CAR 2009). Por ejemplo, el cerro Majuy, en jurisdicción del municipio de Cota y Tenjo (Cundinamarca), está incluido dentro del plan de ordenamiento territorial (POT) del municipio de Tenjo como área especial de protección y conservación, e integra el Distrito de Manejo Integrado de Juaica, (Concejo municipal de Tenjo 2000).

Como respuesta a los procesos de degradación de los ecosistemas andinos se han desarrollado actividades de reforestación comercial, un negocio que surgió para la venta de madera pero que actualmente está dirigido hacia la venta de bonos de carbono, la venta de servicios ambientales, la conservación y recuperación de suelos, entre otros (Trujillo 2012). De igual forma, la reforestación comercial es considerada una de las vías de introducción de especies exóticas (Richardson and Rejmánek 2011; Tererai et al. 2013), y en Colombia ha estado ligada con programas de protección de áreas de captación de agua, para lo cual se han realizado siembras masivas de especies alóctonas tales como Acacias, Pinos, Eucaliptos, Cipreses y Urapanes (Berrio et al. 2006).

La problemática alrededor de la introducción de flora y fauna radica en que especies alóctonas pueden superar las barreras naturales, algunas con asistencia del hombre y otras gracias a su facilidad de dispersión, con lo cual pasan a tener un potencial de invasión biológica (Gutiérrez 2006). Los impactos negativos de estas especies se centran en los daños a los ecosistemas debido a los desequilibrios ecológicos entre las poblaciones silvestres (Tererai et al. 2013), los cambios en la productividad de los niveles tróficos (Tallamy 2004), los cambios en la estructura y composición de especies (Tererai et al. 2013), la transmisión de enfermedades y la pérdida de biodiversidad (Gutiérrez 2006). Es común que la presencia de las invasoras tenga una relación negativa con la riqueza de la vegetación nativa en los ecosistemas (Gerber et al. 2008; Gaertner et al. 2009).

Una herramienta útil para comprender procesos ecológicos, como por ejemplo las invasiones biológicas, es la identificación de patrones (demográficos, espaciales y temporales) basada en un análisis espacial de la presencia de la especie, lo cual arroja información sobre las relaciones recíprocas entre los organismos y el medio ambiente (Ramón 2009). Examinar la distribución espacial de una especie aporta a la evaluación de hipótesis sobre los procesos ecológicos que han causado dicho patrón (Ramón 2009).

La comprensión de las invasiones biológicas de las especies requiere de hipótesis que pongan en consideración características tanto de invasibilidad como de invasividad (Lamarque et al. 2011). El primer término referido a la capacidad de la especie para

establecerse o dispersarse, y el segundo relacionado con la susceptibilidad del ecosistema para el establecimiento y la proliferación de invasores (Colautti et al. 2006).

En las especies exóticas un factor significativo relacionado con su invasibilidad es la presión de propágulos, pues una mayor disponibilidad de propágulos incrementa el chance de establecimiento, de persistencia, y de naturalización e invasión (Rouget and Richardson 2003; Catford et al. 2011). Se ha demostrado por medio de procesos de modelamiento, que esta característica es mejor predictor de invasión que otras variables ambientales como la altitud, la geología o la precipitación (Rouget and Richardson 2003). En cuanto a la invasividad de los hábitats, los factores locales como el pH, la humedad del suelo, la hojarasca, el grado de erosión, la cobertura del dosel y la cobertura del sotobosque, son necesarios para tener en cuenta dentro del estudio de invasiones biológicas (Alston and Richardson 2006).

El Urapán es una planta perenne capaz de vivir de 80 a 100 años (Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad –CONABIO 2008). Su fruto es en forma de sámara con una sola semilla, la cual a su vez tiene adaptaciones para ser dispersada por el viento pues posee un ala delgada, lisa y aplanada (CONABIO 2008). Adicionalmente, la producción de semillas es anual y en grandes cantidades (Tunison 1995).

La distribución nativa del Urapán (*Fraxinus uhdei*) abarca el oeste y sur de México (1.100-2.600 m), y el sur de Guatemala y Honduras (US Forest Service, Pacific Island Ecosystem at Risk -PIER 2008). Sus primeras introducciones en Costa Rica y las áreas subtropicales de Estados Unidos, se dieron utilizándolo como árbol de sombra debido a que en su estadio de plántula y juvenil es tolerante a esta condición (Francis 1990). A partir de allí, su potencial como árbol maderable le permitió extenderse hacia Hawaii, Puerto Rico, y la India (United States Department of Agriculture -USDA S.f). Particularmente en Colombia, el Urapán fue introducido hace más de 60 años (Infante 1958) y fue plantado en bosques andinos de la Cordillera central con fines de reforestación (García and Murcia 2005), sin embargo la ornamentación también tuvo participación en las zonas urbanas (Infante 1958). Los factores que potenciaron su propagación en estas zonas son los mismos que describen el hábitat ideal para su establecimiento, es decir, condiciones de humedad, fertilidad y profundidad en los suelos (CONABIO 2008). A esto se añade que la época de floración se presenta en la temporada seca, mientras que la fructificación ocurre en la temporada de lluvias (USDA S.f), por lo que los eventos de precipitación junto con las corrientes de viento son los mecanismos

más aptos para la dispersión de las semillas, las cuales pueden permanecer en latencia durante 6 años o más (US Forest Service, Pacific Island Ecosystem at Risk -PIER 2008).

El Urapán ha sido incluido dentro del grupo de las mejores especies invasoras de islas a nivel mundial (Ares and Fownes 2000), afectando los ciclos de los nutrientes, especialmente del fósforo y del carbono, y la dinámica de descomposición en los bosques (Rothstein et al. 2004). También es considerada una especie exitosa en los procesos de invasión por su crecimiento rápido en los diferentes estadios, la producción de semillas y su alta capacidad de regeneración (Tunison 1995). Por ejemplo en Hawaii, el Urapán es reconocido como una de las especies causantes de las mayores alteraciones en los ecosistemas, ya que ha logrado colonizar masivamente las áreas de bosques perturbados (Smith 1985).

En Colombia, de acuerdo a la evaluación de análisis de riesgo de establecimiento e invasión de Baptiste et al. (2010), el Urapán se encuentra en la categoría de especies exóticas que requieren análisis más profundos, pues a pesar de ubicarse en el límite entre riesgo moderado y riesgo alto de invasión, la información actual no es suficiente para determinar si se considera como invasora o no. Algunos estudios sobre el Urapán (*Fraxinus chinensis*) a nivel nacional, como el de Durán y Kattan (2005), aportan información sobre los beneficios a pequeña escala asociados a una plantación de Urapán, como fuente de recursos para aves amenazadas como el caso de la Pava Caucana (*Penelope perspicax*). De otra parte, investigaciones como la de García y Murcia (2005) reflejan el potencial de invasión de la especie en los andes centrales de Colombia, pues analiza el patrón de invasión del Urapán y muestra cómo diferentes procesos que afectan el establecimiento de este, como el crecimiento de semillas y plántulas y la supervivencia de plántulas, pueden variar según el tipo de cobertura del paisaje. Arévalo (2009) exploró, por medio de un modelo lineal generalizado y uno de idoneidad de hábitat, los patrones de invasión del Urapán en un remanente de bosque andino como respuesta a la distancia desde la fuente de propágulos y al tipo de cobertura vegetal, y encontró que la abundancia de la especie, así como los patrones de crecimiento y establecimiento, son influenciados por variables como el tipo de vegetación y la distancia a la fuente.

El Urapán fue introducido en Bogotá y sus alrededores con fines de ornamentación (Organización para la Educación y Protección Ambiental –OpEPA 2014), y fue plantado en las partes bajas del cerro Majuy en los años 60's debido a la necesidad de delimitación de los territorios (cercas vivas) y de aprovisionamiento de madera (Rodríguez 1997).



El presente estudio aborda la temática de invasiones biológicas vegetales en el marco de los paisajes transformados. El propósito es analizar el patrón de invasión y la estructura demográfica del Urapán (*Fraxinus uhdei*), en función de variables biofísicas tales como la distancia a la fuente de propágulos, el tipo de cobertura vegetal, la densidad de sotobosque y la cobertura del dosel. Se investiga el proceso de invasión del Urapán con los siguientes objetivos: a) Identificar el patrón espacial de distribución de la especie en un remanente de bosque andino, b) Describir la estructura y distribución demográfica de la población, c) Identificar y analizar variables biofísicas que explican el patrón de invasión y la estructura demográfica de la población.

## **Métodos**

### **Área de estudio**

El estudio se llevó a cabo en la Cordillera oriental, en el flanco occidental del Macizo Majuy específicamente en la vereda El Chacal, municipio de Tenjo, departamento de Cundinamarca (Figura 1). La serranía Majuy es una formación montañosa que cuenta con una extensión de 3.068,85 hectáreas, divide los valles de Bogotá y Tenjo y que pertenece al altiplano de la Sabana de Bogotá (EcoNat Ltda. y Fundación Cerros de Bogotá 2013). Registra como máximos relieves de sur a norte el cerro Majuy (3000 m), el cerro las Águilas (2890 m) y el cerro de la Cruz (2860 m), con alturas de hasta 400 m sobre el nivel del altiplano (Rodríguez 1997).

Se caracteriza por pendientes que varían desde 25% a más de 50% (Rodríguez 1997). Los suelos son relativamente jóvenes, muy superficiales y están conformados principalmente por Entisoles, aunque sectorialmente hay presencia de Andisoles (Rodríguez 1997). En la parte media y sur de la Serranía, las bases y el fósforo escasean, y el pH varía de ácido a muy ácido (Rodríguez 1997).

La precipitación promedio anual es de 500 a 1000 milímetros, con 157 días lluviosos como índice más alto, distribuido en dos periodos secos y dos periodos húmedos (EcoNat Ltda. y Fundación Cerros de Bogotá 2013). La temperatura del macizo oscila entre 5°C y 14°C y tiene una temperatura media anual de 13.5°C, que corresponde a un clima frío sub-húmedo estacional (EcoNat Ltda. y Fundación Cerros de Bogotá 2013).

A pesar de que en la sabana de Bogotá la dirección de los vientos predomina hacia el Noreste (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia - IDEAM 2014), sobre el Majuy se descarga la evaporación originada en la superficie de la

sabana de Bogotá y del valle de Tenjo, la cual es impulsada por corrientes de convección hacia las zonas más elevadas (EcoNat Ltda. y Fundación Cerros de Bogotá 2013).

El cordón montañoso es una figura de conservación dentro de la estructura ecológica principal de la Sabana de Bogotá, pues contiene uno de los remantes más importantes de bosques nativos del altiplano (Montañez y Cereh 2013). La zona montañosa se encuentra cubierta por bosques densos en buen estado de conservación, con diferentes tipos de doseles ligados a la variación de la geoforma (Arévalo 2009). En la planicie aladaña a la montaña se puede identificar un mosaico de pastos y cultivos, delimitado por una serie de cercas vivas compuestas por especies nativas e introducidas, como el Urapán (*Fraxinus uhdei*) y la Acacia (*Acacia decurrens*, *Acacia mangium*). Adicionalmente, en la zona existen potreros para ganado de leche, cultivos de papa y maíz, así como invernaderos para floricultivo (Arévalo 2009).



**Figura 1.** Área de estudio (Delimitada en rojo).

## **Metodología**

La población objetivo de este estudio fueron los Urapanes ubicados dentro del remanente de bosque andino. El marco de muestreo tuvo un área aproximada de 88 ha y las unidades de muestreo se estratificaron por tipo de cobertura vegetal y distancia a la fuente de propágulos.

### *Mapa de coberturas*

Para la construcción del mapa de coberturas se utilizó una imagen satelital obtenida del sensor Worldview 2, del año 2009 con una resolución espacial de 0,5m. Se realizó un procedimiento de segmentación usando el software Monteverdi (Orfeo ToolBox 2014) y con base en el mejor resultado de este proceso se hizo una fotointerpretación en el software ArcGIS versión 10, perfeccionando la delimitación de las coberturas. Así, se identificaron las siguientes cinco categorías: Potrero arbolado, bosque alto, bosque medio, matorral, cerca viva, pastos y cultivos, infraestructura y plantación (Figura 2).

### *Variables biofísicas*

Las variables biofísicas que se tuvieron en cuenta para realizar el estudio fueron cuatro: tipo de cobertura vegetal, distancia a la fuente de propágulos, densidad de sotobosque y cobertura del dosel. Definidas como:

#### 1. Tipo de cobertura vegetal

Los tipos de cobertura vegetal hacen referencia a las tres de las unidades de paisaje que se identificaron dentro del remanente de bosque andino: bosque alto, bosque medio y matorral.

#### 2. Distancia a la fuente de propágulos

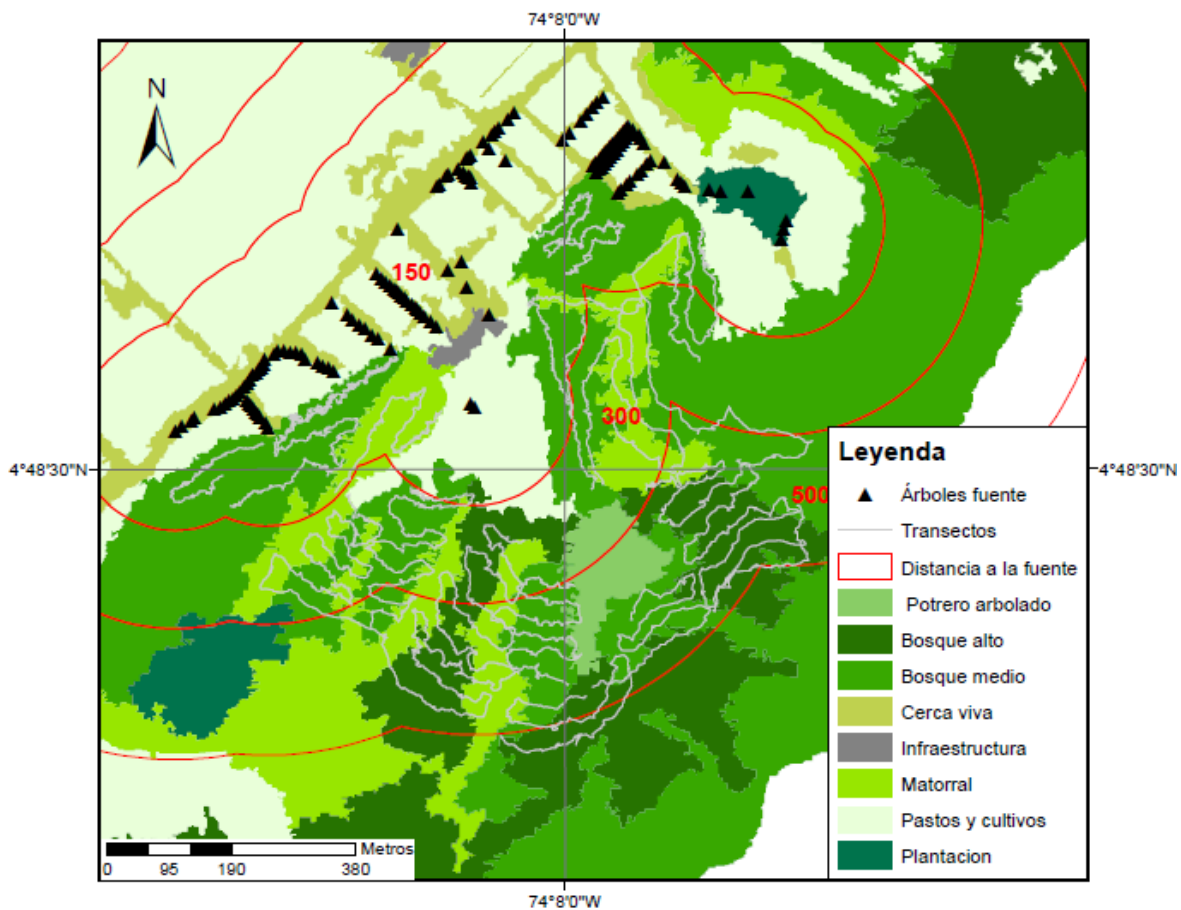
Para elaborar el mapa de distancias se utilizaron los árboles fuentes de propágulos (puntos originales en los que se introdujo la especie) consignados en el estudio de Arévalo (2009), actualizados con base en el muestreo de campo. A continuación, se construyó un buffer de distancias y se agrupó en tres rangos: el primer rango comprendió 0-150m, el segundo 150-300m y el tercero 300-500m (Figura 2). La división entre los rangos se hizo con el objetivo de segmentar la muestra en distancias cercanas, intermedias y lejanas a las fuentes.

### 3. Densidad de sotobosque

Fue una variable cualitativa, con categorías definidas de acuerdo a las observaciones preliminares de campo. La categoría fue asignada de acuerdo a lo observado en un diámetro de 1m alrededor de cada individuo, donde un valor bajo (1) correspondía a un sotobosque despejado, mientras que un valor alto (5) significaba un área de sotobosque denso.

### 4. Cobertura de dosel

Para determinar el porcentaje de cobertura del dosel en cada uno de los individuos se utilizó un densiómetro, tomando el dato a la altura del pecho. Porcentajes bajos corresponden a coberturas bajas del dosel, mientras que un 100% indicaba cobertura total. Para facilitar el análisis de datos, se determinaron cinco categorías: 0-20% (1), 20-40% (2), 40-60% (3), 60-80% (4), 80-100% (5).



**Figura 2.** Mapa de coberturas y distancias del área de estudio.

### *Trabajo de campo*

El trabajo de campo se realizó entre el 14 de agosto y el 6 de septiembre de 2014, con 17 días efectivos.

El muestreo se estratificó con base en el mapa de coberturas y el de distancias a la fuente de propágulos. Para cada clase de cobertura-distancia (Ej. bosque alto 0-150m; bosque alto 150-300m), se realizaron recorridos en forma de transectos de banda (3 m de ancho) siguiendo un patrón meándrico en el sentido de la pendiente. Mientras se realizaba el transecto de banda se controlaba la distancia recorrida para estandarizar lo mejor posible las muestras. Además, se utilizó cinta flagging fotodegradable para identificar las zonas por las que ya se habían realizado recorridos, y guiarse en los transectos posteriores.

La distancia total recorrida en los transectos de banda fue de 20,755.6m, y los promedios de muestreo por clase de cobertura-distancia estuvieron entre 136 y 539m/ha. Específicamente, en la cobertura bosque alto se recorrieron un total de 3,816.4m, en el bosque medio 11,499.2m y en el matorral 5,440.1m. Para el caso de los rangos de distancia, en el primer rango se recorrieron 7,185.5m, en el segundo 5,663.9m, y en el tercero 7,905.9m.

En cada transecto se registraron todos los individuos de Urapán, y para cada presencia se consignaron los siguientes datos: posición geográfica (GPS), tipo de cobertura vegetal, rango de distancia a las fuentes, número de transecto de banda, número de individuo, diámetro a la altura del pecho (DAP), altura aproximada, cobertura del dosel, densidad de sotobosque y observaciones generales del sitio.

### *Exploración de datos.*

La primera fase de análisis comprendió la exploración de los datos. Se examinó la distancia total recorrida en cada transecto, y se sumó la longitud de todos los transectos en cada clase de cobertura-distancia. Con este cálculo y las frecuencias correspondientes, se extrajo una medida de densidad para cada clase de cobertura-distancia (#individuos/100m).

El patrón de distribución espacial del Urapán dentro del remanente de bosque fue analizado por medio del software Arcgis utilizando la función K de Ripley (Haase 1995; Duncan and He 2000; Fajardo and Alaback 2005; Soto et al. 2010), implementada mediante una transformación común que corresponde (ArcGis Resources 2014):

$$L(d) = \sqrt{\frac{A \sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n k_{i,j}}{\pi n(n-1)}}$$

donde A es el área, n es el número de puntos, d es la distancia y k(i, j) es el peso, que adquiere el valor de 1 si no hay corrección de límites, cuando la distancia entre i y j es menor o igual que d, y adquiere el valor de 0 cuando la distancia entre i y j es mayor que d. Cuando se aplica la corrección de bordes, el peso de k(i,j) se modifica levemente.

Para el análisis de los datos de la población de Urapanes se construyeron cinco categorías diferentes representadas por 5 clases diamétricas (Tabla 1). Se evaluó la correlación entre la altura y el DAP, por medio de un gráfico de dispersión (Ospina et al. 2013).

**Tabla 1.** Categorías de diamétricas (DAP)

<b>Categorías</b>	<b>DAP</b>
Plántula	≤ 0.9 cm
Juvenil primario (1)	1– 1.9 cm
Juvenil intermedio (2)	2– 4.9 cm
Juvenil tardío (3)	5– 9.9 cm
Adulto	≥ 10 cm

La estructura demográfica de la población se exploró graficando las abundancias de cada clase diamétrica, lo cual arrojó como supuesto una curva de supervivencia (Lauenroth and Adler 2008). También se examinó la relación entre la abundancia del Urapán por categorías diamétricas, el tipo de cobertura vegetal y la distancia a la fuente.

Durante el muestreo realizado al interior del remanente de bosque se encontraron individuos en estado adulto (DAP ≥ 15cm) (Mullah et al. 2014), que no fueron considerados en la matriz de puntos inicial de árboles fuente. Debido a esto se realizó un análisis cuyo objetivo fue mostrar la relación entre distancia a la fuente y abundancia de plantas (Harper 1977), comparando dos conjuntos de datos: i) Fuentes= árboles externos (cerca viva); ii) Fuentes= árboles externos y del interior del bosque. Para ello se construyó un nuevo mapa de distancias incluyendo los nuevos individuos, y se redujeron los rangos de distancia a 20m de longitud. Estos insumos permitieron comparar los resultados de las dos distribuciones demográficas, con ayuda del software CurveExpert versión 1.3 (Rau 2005) se encontró el tipo de curva que mejor se ajustaba a los datos.

Para las categorías de densidad de sotobosque y cobertura del dosel, se examinaron las frecuencias de cada categoría, y utilizando los promedios y las desviaciones estándares, se valoraron las diferencias en cada tipo de cobertura vegetal.

### *Análisis estadístico*

Se realizaron pruebas de comparación de frecuencias ( $\chi^2$ ) (Pyle 1995) utilizando el software Past versión 2.17c: i) para las categorías diamétricas; ii) para las categorías de densidad de sotobosque; iii) para las categorías de cobertura de dosel.

Con miras a analizar la influencia de las variables ya descritas en el patrón de distribución de los Urapanes, se corrieron pruebas de comparación de medianas (Dickens and Allen 2013) utilizando el software Past versión 2.17c. Para ello los rangos de distancia se ampliaron (0-300m y 300-600m) y se conformaron tres grupos de individuos: el primero contenía los 5 individuos de mayor talla en cada clase de cobertura-distancia, el segundo los 10 de mayor talla, y el tercero los 15 de mayor talla. A cada conjunto de datos se le realizó la prueba de normalidad y homoscedasticidad, y debido a la heterogeneidad de varianzas se procedió a realizar la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis.

El grupo de los 5 individuos de mayor talla se sometió a una prueba ANOVA factorial (comparación de promedios), aún sin haber cumplido la condición de homoscedasticidad para un nivel de significancia del 5%, pero asumiendo homogeneidad de varianzas para una significancia del 3%. Particularmente, este análisis se llevó a cabo para evaluar si el cambio en la estructura demográfica de la población respondía a la interacción entre el tipo de cobertura vegetal y la distancia a la fuente.

Se hizo un modelo de regresión en Excel para ver la relación entre densidad de individuos y la distancia a la fuente (Harper 1977). Adicionalmente, se utilizó estadística multivariada para realizar un análisis de componentes principales (ACP) usando el software Past, en donde se relacionaron todos los individuos encontrados con los diferentes factores biofísicos (Broennimann et al. 2007). En éste último análisis se incluyó el DAP como variable para observar posibles relaciones con los factores biofísicos.

## **Resultados**

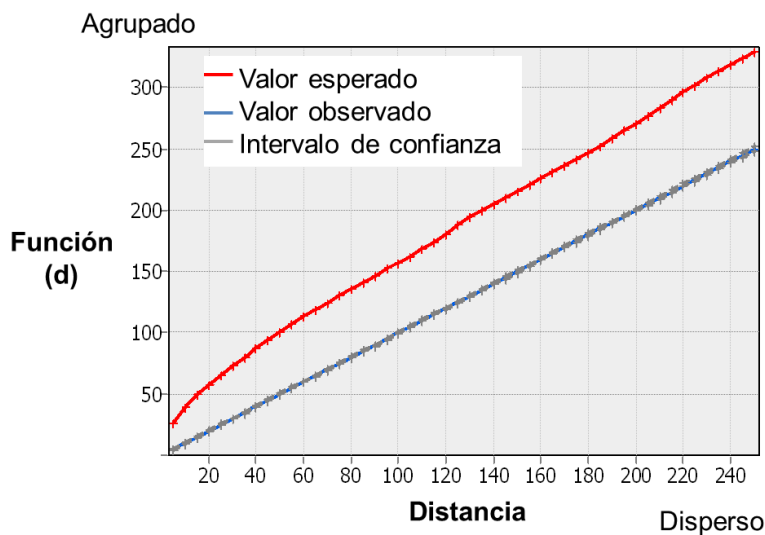
### **Abundancia y patrón de distribución de los individuos de Urapán**

Se censaron un total de 2078 individuos de Urapán, de los cuales 333 (16%) correspondieron a plántulas (CAP <2cm). El 6.7% de los Urapanes (140 individuos) se

hallaron en el bosque alto, el 74.5% (1548 individuos) en el bosque medio y el 18,8% (390 individuos) en el matorral (Tabla 2). Vale la pena resaltar que la proporción de individuos que se recogió en cada cobertura tuvo relación con el área que abarcaba la misma (Tabla 2), así el bosque medio cuya área fue de 50.6 ha presentó la mayor cantidad de individuos, mientras que el matorral y el bosque alto, que presentaron una extensión de 17.7 ha y 19.7 ha respectivamente, mostraron valores más bajos de abundancia. En cuanto a la distancia a la fuente de propágulos, el primer rango (0-150m) con ha registró el 64.9% (1349 individuos), el segundo rango (150-300m) el 24.7% (513 individuos), y el tercer rango (300-500m) el 10.4% (216 individuos) (Tabla 2).

**Tabla 2.** Abundancia y densidad de Urapán por cobertura vegetal y distancia a la fuente.

Variable	Categoría	Abundancia	Densidad (Individuos/ha)
Cobertura vegetal	Bosque alto	140	7
	Bosque medio	1548	31
	Matorral	390	22
Distancia a la fuente	0-150m	1349	84
	150-300m	513	18
	300-500m	216	7



**Figura 3.** Patrón de distribución del Urapán.

La distribución espacial del Urapán siguió un patrón agregado debido a que en todos los rangos de distancia el valor observado se mantuvo por encima del valor esperado (Figura 3). Los resultados mostraron que el agrupamiento espacial fue estadísticamente



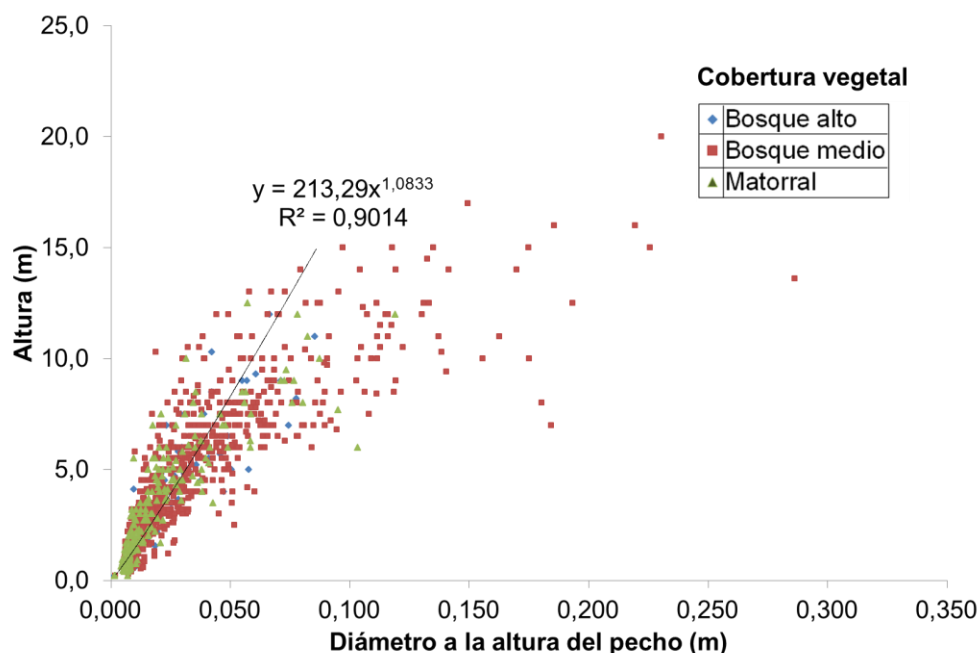
significativo para todas las distancias, puesto que los valores observados estuvieron por encima del límite superior del intervalo de confianza (90% de confianza).

### **Estructura poblacional del Urapán**

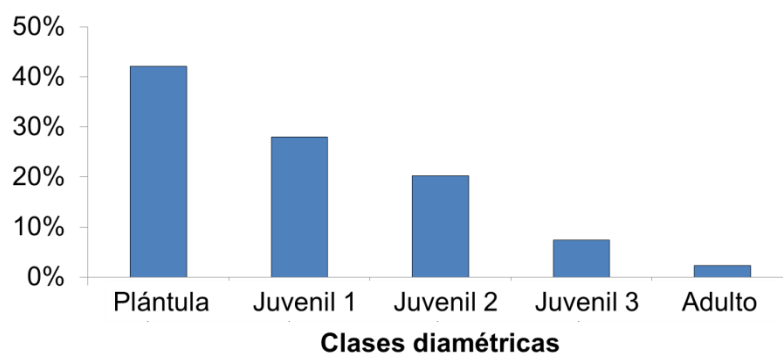
Al examinar la altura y la talla (DAP) de todos los individuos se registró una relación potencial entre ambas variables. En la Figura 4 se observa que valores bajos de altura y talla generaron poca dispersión en los datos, mientras que valores altos registraron alta dispersión; más específicamente, el rango de variación de las alturas de los árboles para un mismo diámetro fue amplio, igualmente, la variación en las medidas de DAP para una misma altura fue amplia. También se evidenció que la cobertura de bosque medio fue la que registró la mayor cantidad de valores estadísticamente atípicos.

En general, la distribución de los datos de abundancia mostró que la categoría de plántulas presentó la mayor proporción de individuos (Figura 5). Como consecuencia, las dos primeras categorías reunieron cerca del 70% de los individuos lo que significó un predominio generalizado del estadio plántula y juvenil primario en toda la población (Figura 5). Como se puede ver en la Figura 6a, el matorral presentó la mayor proporción de plántulas, mientras que en el bosque medio y bosque alto tuvieron prevalencia las tres primeras categorías, es decir plántulas e individuos juveniles. De cualquier modo el bosque medio fue el que tuvo la mayor proporción de las tallas grandes, es decir, juveniles tardíos y adultos.

Al abordar los rangos de distancia a la fuente, se observó que a una distancia cercana hay más individuos de talla pequeña, así como también más de tallas grandes; el rango de distancia intermedio y el más lejano mostraron una proporción similar de plántulas y juveniles, y en contraposición presentaron una baja proporción de adultos (Figura 6b).

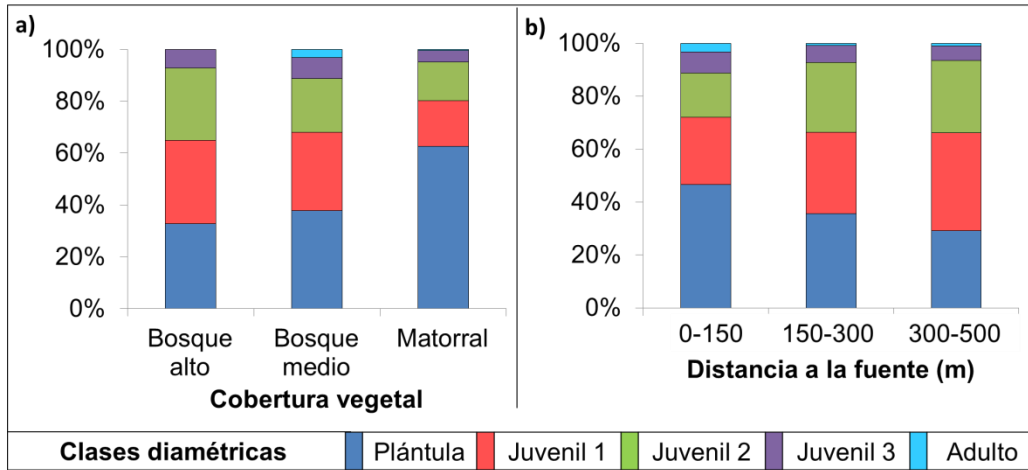


**Figura 4.** Relación entre altura y DAP por tipo de cobertura vegetal.

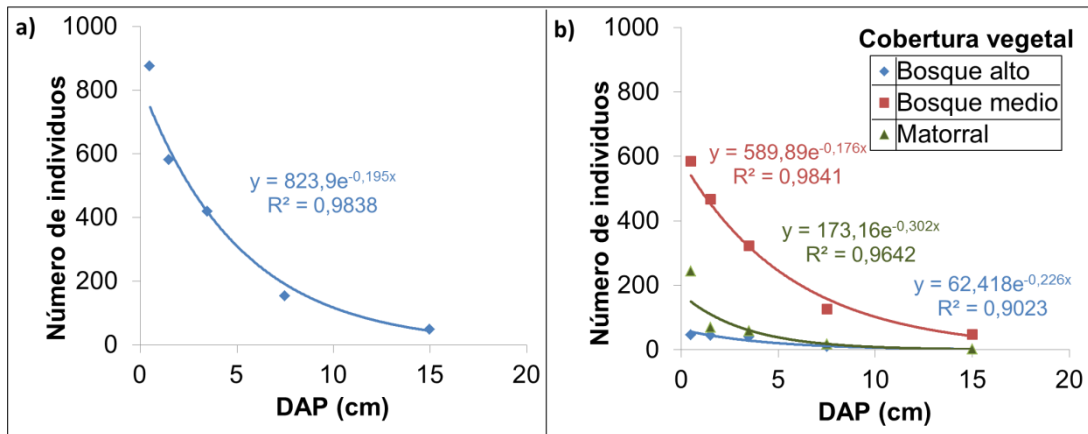


**Figura 5.** Proporción de clases diamétricas.

El patrón demográfico de la especie mostró una estructura de J invertida. La tasa de supervivencia presentó una tendencia exponencial negativa y resultó ser baja pues, como lo indica la Figura 7a, la probabilidad de que un individuo llegue a la edad adulta disminuye progresivamente mientras este se desarrolla. La misma tendencia se observó al comparar los diferentes tipos de cobertura vegetal (Figura 7b), pero el análisis también permitió evidenciar una mayor probabilidad de supervivencia de individuos en el bosque medio, en comparación con el bosque alto y el matorral. Se pudo distinguir una disminución significativa de individuos entre categorías diamétricas para el bosque medio, mientras que en el bosque alto y el matorral variaron sutilmente.



**Figura 6.** Proporción de clases diamétricas: (a) por cobertura vegetal; (b) por distancia a la fuente.



**Figura 7.** Curva de supervivencia: (a) de toda la población de Urupán; (b) por tipo de cobertura vegetal.

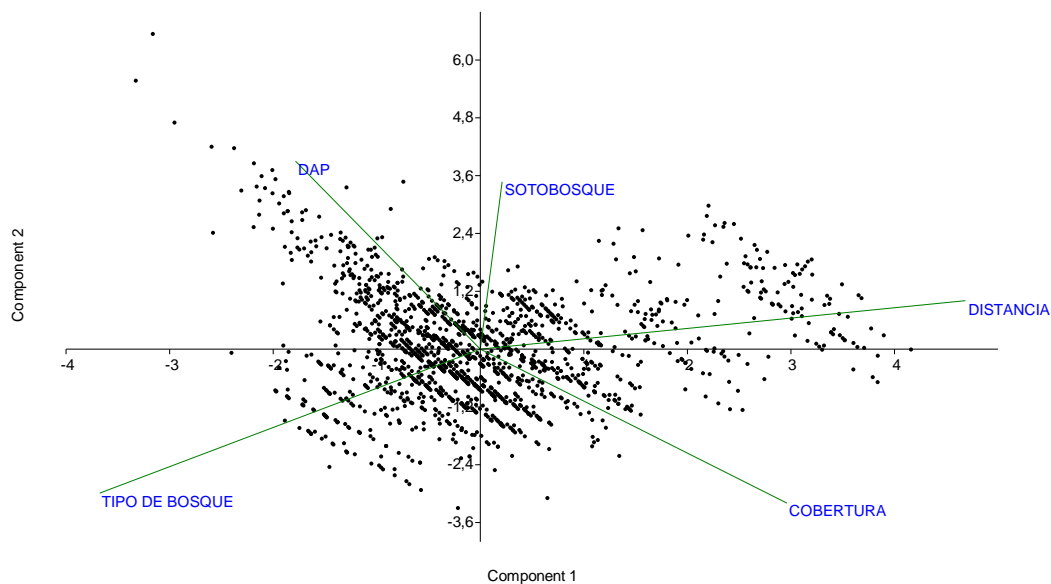
### Relación de la abundancia de la especie con las variables biofísicas

El proceso de ordenación arrojó 5 componentes, de estos, el primero obtuvo el 25% (Tabla 3) y las variables que más contribuyeron a este fueron la distancia a la fuente, la cobertura del dosel y la densidad del sotobosque. Por su parte, las variables más fuertemente relacionadas con el segundo componente fueron el DAP, la densidad del sotobosque, y la distancia a la fuente. Como lo muestra la Figura 8, hubo una relación negativa entre la distancia a la fuente y el DAP, entre el tipo de bosque y la cobertura del dosel, y entre el DAP y la cobertura del dosel.

El análisis de PCA indica poca asociación entre las variables, pues la varianza explicada por los componentes fue muy baja (Tabla 3).

**Tabla 3.** Varianzas para cada componente principal.

Componente Principal	Varianza (%)
1	25.7
2	24.1
3	18.6
4	16.9
5	14.7



**Figura 8.** Resultados de PCA biplot para los individuos de Urapán. (DAP= diámetro a la altura del pecho; Sotobosque=densidad de sotobosque; Distancia=Distancia a la fuente; Cobertura= cobertura del dosel; Tipo de bosque= tipo de cobertura vegetal).

#### *Tipo de cobertura vegetal*

Al comparar las categorías diamétricas en los tipos de cobertura vegetal se encontraron diferencias significativas en las frecuencias registradas para el bosque alto y el matorral, y para el bosque medio y el matorral (Tabla 4). Adicionalmente, los rangos de distancia dentro de cada cobertura vegetal presentaron diferencias significativas en las frecuencias de las categorías diamétricas, es decir, se encontró que una misma cobertura podría tener variaciones en la estructura diamétrica a diferentes distancias del parental (Tabla 5). Por ejemplo, en el bosque medio en rangos 1 y 2 de distancia se encontraron diferencias significativas, así como entre el 2 y el 3; igualmente, la cobertura de matorral presentó diferencias en rangos 1 y 2 de distancia, y en 1 y 3.

**Tabla 4.** Resultados de la prueba  $\chi^2$  entre tipos de cobertura vegetal y entre rangos de distancia a la fuente.

<b>Variable</b>	<b>Relación</b>	<b>p-value</b>
Tipo de cobertura vegetal	Bosque alto -bosque medio	0.08
	Bosque alto - matorral	<b>9.3E-08</b>
	Bosque medio - matorral	<b>7.2E-17</b>
Distancia a la fuente de propágulos	0 -150m y 150-300m	<b>2.1E-08</b>
	150-300m y 300-500m	0.40
	0-150m y 300-500m	<b>9.7E-08</b>

**Tabla 5.** Resultados de la prueba  $\chi^2$  (p-value) relacionando tipos de cobertura vegetal con rangos de distancia a la fuente.

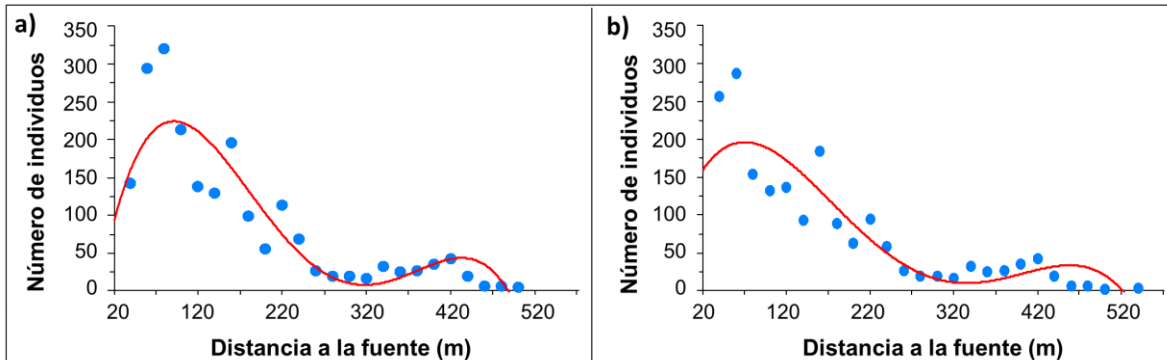
<b>Rango de distancia/ Cobertura vegetal</b>	0-150m y 150-300m	150-300m y 300-500m	0-150m y 300-500m
Bosque alto		0.72	
Bosque medio	<b>4.3E-4</b>	<b>0.01</b>	0.08
Matorral	<b>2.9E-23</b>	0.39	<b>7.3E-16</b>

*Distancia a la fuente de propágulos.*

Se determinó que existen diferencias significativas en las frecuencias de las categorías diamétricas entre el rango 1 y 2 de distancia, y entre el rango 1 y 3, lo cual revela que la estructura de edades de la población a una distancia cercana (Rango 1= 0-150m) es distinta a la que se presenta en un rango intermedio o lejano (Tabla 4).

La figura 8 muestra la variación en la abundancia de individuos a medida que la distancia a la fuente va aumentando, en los dos casos (Figura 9a y 9b) la función polinomial de cuarto grado fue la que mejor se ajustó a los datos. La figura 9a, que involucró como fuentes solo los árboles de las cercas vivas, presentó un ascenso inicial en la curva que se explica por las unidades no colonizables de pastos y cultivos intermedias entre las cercas vivas y el borde del bosque. En la segunda gráfica (Figura 9b) no se observa dicho ascenso puesto que allí se incluyeron árboles referenciados como fuentes dentro del bosque, lo cual eliminó el efecto de los pastos y cultivos intermedios. Aun así, el patrón observado en ambos casos fue similar ya que el número de individuos disminuyó a razón del aumento en la distancia a la fuente de propágulos, y al mismo tiempo, el descenso en las dos curvas culminó alrededor de los 300m de distancia, lo que

presupone una lluvia de semillas significativa hasta esta distancia, porque posterior a ella los valores de abundancia se mostraron bajos, sin embargo se presentó un segundo ascenso en la curva en ambos casos, cercano a los 420m de distancia a la fuente.



**Figura 9.** Abundancia por rangos de distancia a la fuente: (a) Fuentes = individuos sembrados en cercas vivas; (b) Fuente = individuos de cerca viva e interior de bosque.

#### *Densidad de sotobosque*

La densidad de sotobosque intermedia mostró una mayor frecuencia de individuos de Urapán (Figura 10a) en las coberturas vegetales, siendo la más frecuente la categoría 3 con el 38.5% (673 individuos) de la muestra. Se observó la poca presencia de la especie en la primera categoría, para el caso del bosque alto y el matorral; en estas dos coberturas la distribución de frecuencias fue similar (Figura 10a). Por su parte el bosque medio, que fue donde se encontró la mayor cantidad de plantas, mostró una prevalencia de la especie hacia densidades altas conservando la mayoría de individuos en una densidad intermedia (Figura 10a).

Se encontraron diferencias significativas en la densidad de sotobosque al comparar el bosque medio con el matorral, y el bosque alto con el matorral (Tabla 6). Adicionalmente, el promedio y la desviación estándar de los valores de densidad de sotobosque para cada cobertura vegetal no mostraron diferencias significativas (Tabla 7).

**Tabla 6.** Resultados de la prueba chi<sup>2</sup> para densidad de sotobosque y cobertura del dosel, según los tipos de cobertura vegetal.

	Bosque alto y bosque medio	Bosque medio y matorral	Bosque alto y matorral
p-value densidad de sotobosque	0.07	<b>1.5E-4</b>	<b>0.05</b>
p-value cobertura del dosel	<b>3.7E-4</b>	<b>2.1E-4</b>	<b>0.05</b>

**Tabla 7.** Variación de la densidad de sotobosque en los tipos de cobertura vegetal.

Cobertura vegetal	Promedio	Desviación estándar
Bosque Alto	3.54	0.89
Bosque medio	3.48	1.04
Matorral	3.23	1.01

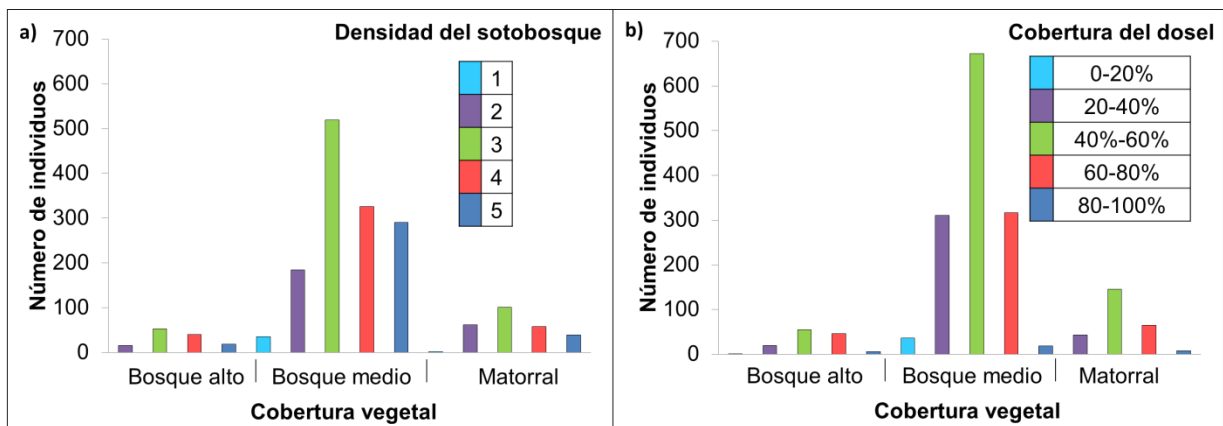
*Cobertura del dosel.*

La cobertura de dosel intermedia mostró mayor frecuencia de individuos de Urapán (Figura 10b). Se observó la poca presencia de la especie en la primera categoría, para el caso del bosque alto y el matorral, la mayor concentración de individuos se halló en las tres categorías centrales (Figura 10b). Por su parte el bosque medio registró una abundancia sobresaliente de la categoría intermedia frente a las demás (Figura 10b).

Los promedios del dosel en las diferentes coberturas vegetales, junto con sus respectivas desviaciones estándar, no mostraron diferencias significativas (Tabla 8). Al analizar las frecuencias de cada categoría se hallaron diferencias significativas entre el bosque medio y el matorral, entre el bosque medio y el bosque alto, y entre el bosque alto y el matorral (Tabla 6).

**Tabla 8.** Variación de la cobertura del dosel en los tipos de cobertura vegetal.

Cobertura vegetal	Promedio	Desviación estándar
Bosque Alto	55%	16%
Bosque medio	50%	15%
Matorral	53%	14%



**Figura 10.** Tipo de cobertura vegetal en relación a: (a) densidad de sotobosque por tipo de cobertura; (b) cobertura del dosel por tipo de cobertura vegetal.

### Clases de Cobertura-Distancia

Se encontró que los valores de densidad (#individuos/100m -Ver complemento metodología) de la población registrados para cada clase de cobertura-distancia, responden a cambios en la distancia a la fuente, con una relación negativa; no se evidenció influencia del tipo de cobertura vegetal en la densidad (Tabla 9).

De acuerdo al análisis de comparación de medianas al que se sometieron los individuos de mayor talla en cada clase de cobertura-distancia (Tabla 10 y 11), el bosque medio 0-300m conservó las mayores diferencias en las medianas. Estos análisis registraron una similitud de medianas entre las tres coberturas vegetales ubicadas en el rango de distancia 300-600m, así mismo, hubo una constante en las tres pruebas y fue la similitud entre las clases de matorral 300-600m y el bosque alto 0-300m. En este orden de ideas, se evidenció que en ambos rangos de distancia el bosque medio registró las mayores diferencias con respecto al matorral y al bosque alto; en el caso de las distancias, el primer rango (0-300m) albergó las mayores variaciones entre las coberturas.

**Tabla 9.** Regresión lineal múltiple de la densidad, en relación a la distancia a la fuente y la cobertura vegetal.

	<b>Coefficientes</b>	<b>Error Estadístico típico</b>	<b>t</b>	<b>Probabilidad</b>	<b>Inferior 95%</b>	<b>Superior 95%</b>
Intercepto	23.29	2.64	8.81	<b>3.0E-4</b>	16.49	30.08
Distancia a la fuente	-0.06	0.008	-7.52	<b>6.0E-4</b>	-0.09	-0.04
Cobertura vegetal	0.34	1.10	0.31	0.76	-2.49	3.19

**Tabla 10.** Resultados de la prueba Kruskal-Wallis para los cinco individuos de mayor talla en cada clase cobertura-distancia

	Bosque medio 300-600	Matorral 300-600	Bosque Alto 0-300	Bosque Medio 0-300	Matorral 0-300
Bosque Alto 300-600	0.67	<b>0.03</b>	<b>0.01</b>	<b>0.01</b>	<b>0.02</b>
Bosque Medio 300-600		0.09	<b>0.03</b>	<b>0.01</b>	0.52
Matorral 300-600			0.11	<b>0.01</b>	<b>0.01</b>
Bosque Alto 0-300				<b>0.01</b>	<b>0.01</b>
Bosque Medio 0-300					<b>0.01</b>



**Tabla 11.** Resultados de la prueba Kruskal-Wallis para los diez y quince individuos de mayor talla en cada clase cobertura-distancia

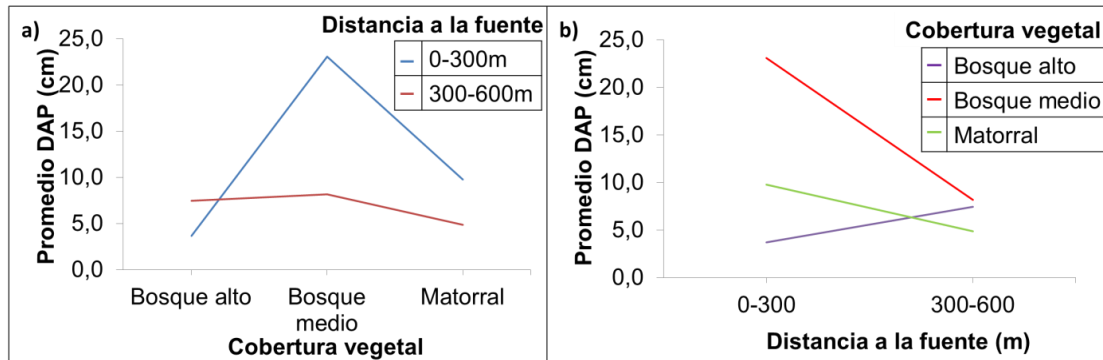
	Bosque medio 300-600	Matorral 300-600	Bosque Alto 0-300	Bosque Medio 0-300	Matorral 0-300
Bosque Alto 300-600	<b>0.01</b>	<b>1.5E-04</b>	<b>1.3E-05</b>	<b>3.3E-06</b>	<b>2.6E-03</b>
Bosque Medio 300-600		<b>0.02</b>	<b>8.8E-04</b>	<b>3.3E-06</b>	<b>2.4E-03</b>
Matorral 300-600			0.11	<b>3.3E-06</b>	<b>1.5E-05</b>
Bosque Alto 0-300				<b>3.3E-06</b>	<b>3.3E-06</b>
Bosque Medio 0-300					<b>3.3E-06</b>

\*El resultado que arrojó la prueba para los diez individuos fue igual al resultado para los quince individuos de mayor talla.

La prueba factorial a la que se sometieron los 5 individuos de mayor talla en cada clase de cobertura-distancia permitió observar que: los promedios de DAP definidos por los rangos de distancia dentro de cada tipo de bosque son significativamente diferentes (Tabla 12 y Figura 11a); los promedios de DAP definidos por los tipos de bosque dentro de cada rango de distancia son diferentes (Tabla 12 y Figura 11b); el efecto de la interacción entre el tipo de bosque y la distancia a la fuente es significativamente positivo (Tabla 12 y Figura 11). Se puede afirmar entonces que las diferencias en la estructura demográfica entre rangos de distancia no es la misma en los distintos tipos de bosque, osea que el efecto que tenga la distancia a la fuente en la estructura demográfica de la población depende del tipo de cobertura vegetal del lugar, y viceversa, el tipo de cobertura va a generar un efecto dependiendo de la distancia a la fuente en la que se encuentre.

**Tabla 12.** Prueba ANOVA factorial para los cinco individuos de mayor talla en cada clase.

	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Media de cuadrados	F	p (value)
Cobertura vegetal	573.4	2	286.7	56.89	<b>8E-10</b>
Distancia a la fuente	213.3	1	213.3	42.34	<b>1E-06</b>
Interacción	443.6	2	221.8	44.01	<b>9E-09</b>



**Figura 11.** Interacción de las variables “cobertura vegetal” y “distancia a la fuente”: (a) promedios de DAP definidos por los rangos de distancia dentro de cada tipo de bosque; (b) promedios de DAP definidos por los tipos de bosque dentro de cada rango de distancia.

## Discusión

Los ecosistemas de bosques altoandinos son importantes reservorios de biodiversidad (Armenteras et al. 2003), pero se encuentran altamente transformados y subsisten mayormente en forma de fragmentos residuales (Etter and van Wyngaarden 2000; Rodríguez et al. 2012), lo que los hace sensibles al problema de invasión de especies.

Este estudio permite evidenciar el proceso activo de invasión del Urapán (*Fraxinus uhdei*) en los bosques altoandinos del altiplano de la Sabana de Bogotá, pues además de que la población invasora tiene una estructura demográfica bien consolidada con una tendencia de “J” invertida, su tasa de supervivencia, la dispersión a grandes distancias y la existencia de adultos reproductivos dentro del remanente de bosque, son elementos que mantienen el proceso dinámico de invasión.

La investigación también reconoce el efecto del tipo de cobertura vegetal, la distancia a la fuente de semillas, la densidad de sotobosque y la cobertura del dosel, en la estructura demográfica de la población. Los aspectos resaltados en este trabajo permiten una mejor planeación y control de la especie.

## Abundancia y patrón de distribución de los individuos de Urapán

Con base en Ramírez (2006), la abundancia y estructura demográfica de esta especie indica su adaptabilidad al hábitat de bosque andino, que se puede explicar por las condiciones del suelo del sitio, descritas por Rodríguez (1997), que favorecen el crecimiento del Urapán que prefiere suelos ácidos, fértiles, frescos y húmedos (CONABIO

2008). Se diría pues, que condiciones agrestes como las observadas en la cobertura de matorral, con suelos de horizontes poco profundos, pendientes pronunciadas y rocas expuestas, limitarían el establecimiento de la especie (Arévalo 2009). Los resultados de esta investigación, muestran que los individuos logran establecerse pero solo han llegado a un estadio juvenil, lo que podría explicarse por las limitantes en los suelos. No obstante, cabe la posibilidad de que en dicha cobertura vegetal las semillas permanezcan en periodo de latencia, una característica propia de la especie (US Forest Service, PIER 2008), esperando algún detonante ambiental y por ello la diferencia en abundancia para el matorral al comparar este estudio con el de Arévalo (2009), realizado hace cinco años.

El patrón espacial agregado que muestra la especie podría explicarse según Soto et al. (2010) por la concentración de individuos de categorías diamétricas pequeñas, que fue lo se encontró en este estudio. Un patrón aleatorio se presentaría si la mayoría de individuos fueran maduros, basándose en el efecto de la mortalidad de juveniles asociada a la competencia por recursos (Kenkel 1988). Un patrón espacial agregado en una población puede darse por efecto de la denso-dependencia de la especie pero también por los condicionantes ambientales (Crawley 2002). De acuerdo con los resultados, el patrón espacial encontrado en el Urapán puede atribuirse a un efecto combinado de variables biofísicas tales como la distancia a la fuente, el tipo de cobertura vegetal, la densidad de sotobosque y la cobertura del dosel.

### **Estructura poblacional del Urapán**

Se evidenció que la estrategia de reproducción de la especie responde a un comportamiento tipo "r". Según Crawley (2002), las especies que pertenecen a este grupo son buenas dispersoras pero débiles en la competencia con otras especies, en los que su habilidad de colonización es alta y se refleja en la producción de un gran número de semillas pequeñas. Esta estrategia de reproducción también concuerda con los resultados de Arévalo (2009), y de García y Murcia (2005).

La curva exponencial negativa es significativa si se tiene en cuenta que los estudios del Urapán, a la fecha, únicamente dan cuenta del crecimiento rápido de la especie por su condición de invasora (Durán and Kattan 2005; Ares and Fownes 2001). Según Rollet (1980), y Hubbell y Foster (1980), una estructura de J invertida se asocia a especies tolerantes a la sombra, y como se evidenció en este estudio el Urapán es una de ellas, mientras que una estructura en forma de campana o unimodal se hubiera presentado si fuera una especie demandante de luz.

Para una especie de rápido crecimiento como el Urapán (CONABIO 2008) se esperaría tener representatividad de la clase reproductiva, más aún si fue un árbol introducido hace más de 40 años en el área de estudio, pero en este caso, se evidenció una abundancia baja de individuos maduros e igualmente una tasa de supervivencia baja donde menos de un cuarto de la población inicial llega al estadio adulto. Esto podría explicarse por una capacidad reducida del Urapán para competir con otras especies, lo que limita su supervivencia en el remanente de bosque andino, presentando en consecuencia una alta mortalidad de edades jóvenes. Hay otro aspecto que apunta a la baja competitividad de la especie, y es el hecho de que la mayoría de las plantas se ubicaron en niveles intermedios de cobertura del dosel y densidad de sotobosque, lo cual indicaría limitaciones para competir, por ejemplo, por recursos como la luz o el sustrato.

Es importante mencionar que una lluvia de propágulos, sobre todo a partir de una variedad de fuentes, por un lado incrementa la probabilidad de establecimiento, persistencia, naturalización e invasión (Rouget and Richardson 2003), y por otro, elimina el cuello de botella genético esperado para invasiones en su periodo inicial, mejorando así la probabilidad de supervivencia (Simberloff 2009). Sin embargo, a pesar del poco hallazgo de árboles en estado maduro dentro del bosque, pareciera ser que las etapas iniciales de la invasión ya fueron superadas, y se infiere que el aporte de los árboles de interior junto con los sembrados en las cercas vivas es significativo y continuo en la lluvia de semillas. Los individuos maduros de interior de bosque se ubicaron a distancias muy cercanas a las fuentes, y una posible explicación es que la lluvia de semillas allí sea más abundante y por ende la probabilidad de supervivencia sea mayor.

Estas consideraciones apoyan la idea de que la invasión del Urapán en el sitio de estudio ya superó la etapa temprana del proceso a pesar de que la tasa de supervivencia indicaría un ritmo de invasión lento. La explicación general parte de que la invasión no se encuentra únicamente constreñida por la disponibilidad de propágulos, si no que los requerimientos de la especie en cuanto al hábitat tienen protagonismo en el proceso (Rouget and Richardson 2003), como por ejemplo las condiciones de la cobertura del dosel y la densidad del sotobosque.

### **Relación de la abundancia de la especie con las variables biofísicas**

Varios autores han analizado el proceso de invasión a partir del estudio de variables como la distancia a la fuente de propágulos (Rouget and Richardson 2003; Sebert-Cuvillier et al. 2008), el tipo de cobertura vegetal (Arévalo 2009; Kuhman et al. 2010), la densidad de

sotobosque y el porcentaje del dosel (Alston and Richardson 2006; Edward et al. 2009). Esta investigación mostró interacciones entre la distancia a la fuente y el tipo de cobertura vegetal al analizar la abundancia del Urapán, así como también dejó ver el papel de la densidad de sotobosque y la cobertura del dosel en la etapa de establecimiento y desarrollo de la especie. Con respecto a esta última variable, se encontraron valores altos de cobertura de dosel en el bosque alto, en el bosque medio valores intermedios y en el matorral valores bajos.

La invasividad e invasibilidad interactúan para promover los procesos de invasión (Colautti et al. 2006), de modo tal que ningún mecanismo de manera individual puede explicar completamente las invasiones de especies arbóreas (Lamarque et al. 2011). Tal vez sea esta una explicación para el comportamiento de las variables biofísicas evaluadas en este estudio, que como se observó en el PCA, mostraron varias relaciones entre ellas.

En especies que tienen como vector de dispersión el viento, es de esperarse una relación negativa entre la distancia a la fuente de semillas y la densidad de las mismas (Harper 1977; Edward et al. 2009), lo cual es confirmado por los resultados de esta investigación.

El análisis de rangos de distancia, mostró una mayor cantidad individuos en el primer rango lo que se explica por una mayor presión de propágulos al estar más cerca de las fuentes de semillas (Catford et al. 2011). Entre tanto, el segundo y tercer rango fueron similares con valores de abundancia bajos, lo que puede significar una leve interrupción de las corrientes de viento por el relieve a partir de los 300m, por la existencia de barreras, como por ejemplo colinas, por variaciones en la pendiente, o quizás porque la altura a la que se liberan las semillas es constante y eso influye en la distancia que pueden recorrer hasta tocar el suelo. En general la relación distancia-abundancia fue negativa, pero se encontró un ascenso aproximadamente a los 400 metros de distancia a la fuente, lo cual se puede explicar porque el esfuerzo de muestreo (distancia recorrida) fue mayor en el tercer rango de distancia, entonces a pesar de arrojar una densidad baja de individuos en comparación con los otros dos rangos, la cantidad de transectos realizados permitieron que se diera un ascenso en la abundancia a una distancia lejana.

En contraposición a lo afirmado por Tunison (1995), y Ares and Fownes (2001), se encontró que la dispersión y establecimiento de las semillas de Urapán se da a rangos amplios de distancia por efecto de las corrientes de viento, pues se pudieron ubicar individuos de Urapán sobrepasando el límite de los 500m desde la fuente de dispersión. Es de resaltar que la dirección del viento es un factor que está participando en el proceso

de invasión, pues aunque no fue una variable biofísica considerada, hay que tener en cuenta que el remanente de bosque se encuentra ubicado justamente en la dirección en la que el viento fluye la mayor parte del año (IDEAM 2014).

En cuanto a los tipos de cobertura vegetal, el matorral presentó las mayores diferencias en las frecuencias de las categorías diamétricas. A pesar de que el bosque medio no tuvo diferencias significativas con el bosque alto, la estructura de abundancias de la población manifestó una preferencia a las condiciones ofrecidas por la cobertura de bosque medio. Lo anterior se respalda en la curva de supervivencia donde el bosque medio arrojó la mayor probabilidad de supervivencia de los individuos en contraste con las otras coberturas vegetales. Esto complementa los resultados hallados en el estudio de Arévalo (2009), quien afirma que el bosque medio parece ser el más apto para el establecimiento de semillas puesto que registra la mayor área basal. Sería posible afirmar que además de facilitar la etapa de establecimiento, también favorece la supervivencia de los individuos a lo largo de su desarrollo.

El bosque medio es la cobertura ideal para la invasión del Urapán. En el caso del bosque alto los siguientes aspectos pueden influir en la limitación a la invasión: a) La presencia de diferentes estratos vegetales que interfieren en la llegada de la semilla al suelo, b) El estrato rasante denso por una alta presencia de chusque que disminuye la probabilidad de establecimiento, c) Las unidades muestrales de la cobertura se ubican en su mayoría en el rango de distancia de los 300-500m, donde aparentemente el alcance de las semillas disminuye. Para el caso del matorral podría explicarse por las siguientes condiciones limitantes: a) Suelo poco profundo, roca expuesta y pendientes pronunciadas que impiden el establecimiento de individuos, b) Ubicación de las unidades muestrales en la cima de los cerros, lo que disminuye la probabilidad de llegada de las semillas y, c) Estrato rasante demasiado denso que impide el establecimiento de individuos.

El cerro Majuy ha experimentado diversos episodios de incendios, el más reciente ocurrió en el año 2013 donde más de 10 hectáreas de bosque fueron consumidas (El tiempo 2013). Estos incendios han repercutido notablemente en la estructura del bosque (Rodríguez 1997), por lo que es necesario recopilar información detallada de las áreas correspondientes a los eventos, para poder analizar las coberturas vegetales del remanente en función de este tipo de disturbios.

De acuerdo con la regresión estadística para la densidad de individuos, la distancia a la fuente es la variable biofísica que más influye en el patrón de invasión del Urapán, así como se demuestra en la mayoría de estudios sobre invasiones de especies vegetales

(Arévalo 2009; Edward et al. 2009; Alston and Richardson 2006; Catford et al. 2011). Sin embargo, gracias al análisis de frecuencias de las categorías diamétricas y al ANOVA factorial, se logró demostrar que el efecto de la distancia depende directamente del tipo de cobertura vegetal del lugar.

El factor “efecto de borde” en el marco de las invasiones vegetales (Brothers and Springarn 1992; Murcia 1995; Parendes and Jones 2000) no fue tenido en cuenta en este estudio, y podría explicar que fue esta zona del bosque la que registró la mayor cantidad de individuos, tanto plántulas como maduros. Como lo explica Parendes y Jones (2000), estos bordes pueden proveer hábitats adecuados para la propagación de la especie así como también contener reservorios de propágulos que participarán en invasiones futuras.

A pesar de que la investigación no abordó el impacto negativo del Urapán a las especies nativas del ecosistema remanente, se tienen datos que respaldan los efectos negativos de la especie invasora en los eventos de colonización masiva a las áreas de bosques perturbados (Smith 1985). Es posible afirmar sobre un proceso activo de invasión en el remanente de bosque andino, pues el frente de colonización es bastante amplio (en términos de número de individuos) y adicionalmente hay individuos maduros al interior del bosque que están aportando para las nuevas generaciones, lo que presupone una ocupación de nicho que directamente afecta a otras especies. No obstante, si bien se sabe que el Urapán ha desplazado especies en otros lugares (Ares and Fownes 2000), se requieren estudios que permitan afirmar sobre estos procesos a escala local.

Entre las posibles limitaciones de este trabajo está la fotointerpretación del área de estudio la cual se realizó con una imagen satelital del año 2009, puesto que las imágenes actuales son escasas y no presentaban una buena resolución espacial lo que podía impedir una correcta clasificación de coberturas. Adicionalmente, una condición que restringió la ampliación de los rangos de distancia a la fuente fue el difícil acceso después de los 600 m, pues a partir de esa zona el relieve se tornaba escarpado y pendiente. De igual forma, el difícil acceso en algunos sitios al interior de las coberturas pudo haber limitado y modificado el patrón meándrico de desplazamiento.

Para complementar los resultados de este estudio, se recomienda estudiar a futuro las posibles interacciones con la flora y fauna del lugar, pues pueden existir asociaciones importantes que estén influyendo en el proceso de invasión del Urapán (García and Murcia 2005). Del mismo modo, examinar los disturbios y la modificación del hábitat en el proceso de invasión puede ser un punto clave para entender la dinámica y el impacto de la especie en el ecosistema (Cuddington and Hastings 2004).

Otra recomendación tiene que ver con hacerle seguimiento a la estructura demográfica de la especie, a través del tiempo y en cada cobertura vegetal, esto con el objetivo de identificar otros posibles factores que con el tiempo puedan ser evidenciados. Adicionalmente, se considera importante explorar en detalle las condiciones de cobertura de dosel y densidad de sotobosque que la especie requiere para su desarrollo, describiendo las variaciones dentro de las coberturas vegetales y examinando la ocurrencia del Urapán en este tipo de ecosistemas.

En orden a proteger zonas de conservación como el cerro Majuy, es necesario tener un monitoreo constante del frente de invasión de la especie, así como de los eventos de introducción en otras zonas aledañas. Al ser esta una especie de uso humano, para ornamentación y madera, es más factible su propagación asistida, por lo que el trabajo con la comunidad es un pilar clave no solo en el área de estudio, sino en todo el altiplano de la Sabana de Bogotá.

Finalmente, es clave que la información ecológica de la especie se amplíe y profundice, para así poder tomar decisiones de gestión orientadas hacia planes de manejo de la especie, que tengan en cuenta no solo los antecedentes de invasión a nivel nacional, sino también los procesos locales de los que el Urapán es protagonista.

## **Conclusión**

En este estudio se pudo evidenciar un proceso activo de invasión del Urapán (*Fraxinus uhdei*) en los bosques altoandinos del altiplano de la Sabana de Bogotá. Se demostró que la distribución espacial de la especie sigue un patrón agregado, y que es limitado por variables tales como la distancia a la fuente de semillas, la cobertura vegetal, la cobertura del dosel y la densidad de sotobosque. La interacción entre la distancia a la fuente y la cobertura vegetal sobre la estructura demográfica de la especie fue uno de los aportes más importantes de la investigación, y puede servir de base para estudios posteriores sobre invasiones biológicas vegetales.

## **Agradecimientos**

A mis padres por hacer esto posible, y a Jorge Rivera por compartir esta experiencia. A quienes fueron un apoyo durante la fase de campo: Marcelino, Felipe, Estefanía Delgado y Andrés Giraldo. Un agradecimiento especial a Andrés Etter por su colaboración y apoyo durante todo el proceso, a Alberto Ramírez por su guía y sus consejos, a Paulo Arévalo por compartir sus conocimientos y a Paula Amaya por sus valiosos aportes.



## Referencias

- ArcGis Resources. (2014). *Análisis cluster espacial de distancia múltiple (Función K de Ripley)*. Recuperado de <http://resources.arcgis.com/es/help/main/10.1/index.html#//005p0000000s000000>
- Alston, K. P., Richardson, D. M. (2006). The roles of habitat features, disturbance, and distance from putative source populations in structuring alien plant invasions at the urban/wildland interface on the Cape Peninsula, South Africa. *Biological Conservation*, 132(2), 183–198.
- Ares, A., Fownes, J. H. (2000). Comparisons between generalized and specific tree biomass functions as applied to tropical ash (*Fraxinus uhdei*). *New Forests*, 20(3), 277–286.
- Ares, A., Fownes, J. H. (2001). Productivity, resource use, and competitive interactions of *Fraxinus uhdei* in Hawaii uplands. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(1), 132–142.
- Arévalo, P. (2009). Topical Ash (*Fraxinus uhdei*) invading Andean forests in central Colombia: a modeling approach using statistical methods. Tesis de pregrado, Facultad de estudios Ambientales y Rurales, Pontificia Universidad Javeriana, 30 pp.
- Armenteras, D., Gast, F., Villareal, H. (2003). Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia. *Biological Conservation*, 113(2), 245–256.
- Berrio, J., Dávila, A., Giraldo, V., Hernández, R. J., Camacho, E., Lozano, D., Acosta, I. (2006). *La reforestación en Colombia. Visión de futuro*. Bogotá, Colombia: FEDEMADERAS.
- Broennimann, O., Treier, U. A., Müller-Schärer, H., Thuiller, M., Peterson, A. T., Guisan, A. (2007). Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters*, 10, 701–709.
- Brothers, T., Springarn, A. (1992). Forest fragmentation and alien plant invasion of Central Indiana old-growth forests. *Conservation Biology*, 6(1), 91–100.
- Catford, J. A., Vesk, P. A., White, M. D., Wintle, B. A. (2011). Hotspots of plant invasion predicted by propagule pressure and ecosystem characteristics. *Diversity and Distribution*, 17(6), 1099–1110.
- Colautti, R. I., Grigorovich, I. A., MacIsaac, H. J. (2006). Propagule Pressure: A Null Model for Biological Invasions. *Biological Invasions*, 8(5), 1023–1037.

- Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad-CONABIO. (2008). *Fraxinus uhdei*. Recuperado de [http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/info\\_especies/arboles/doctos/53-oleac1m.pdf](http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/info_especies/arboles/doctos/53-oleac1m.pdf) en 15 Octubre 2014.
- Consejo municipal de Tenjo. (2000). Plan de Ordenamiento Territorial. Recuperado de <http://cdim.esap.edu.co/BancoMedios/Documentos%20PDF/pot%20-%20plan%20de%20ordenamiento%20territorial%20-%20tenjo%20-%20cundinamarca%20-%202000.pdf> en 16 de Enero 2015
- Conservación Internacional, Colombia – CI, Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca – CAR. (2009). Reserva Forestal Protectora Bosque Oriental de Bogotá. Inventario Fauna. Bogotá, Colombia: CI y CAR.
- Crawley, M. L. (2002). *Plant Ecology*. Oxford, United Kingdom: Blackwell Publishing Ltd.
- Cuddington, K., Hastings, A. (2005). Invasive enginners. *Ecological Modelling*, 178, 335–347.
- Dickens, S. J. M., Allen, E. B. (2013). Exotic plant invasion alters chaparral ecosystem resistance and resilience pre- and post-wildfire. *Biological invasions*, 15(10).
- Duncan, P., He, F. (2000). Density-dependent effects on tree survival in an old- growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology*, 88(4), 676–688.
- Durán, S. M., Kattan, G. H. (2005). A Test of the Utility of Exotic Tree Plantations for Understory Birds and Food Resources in the Colombian Andes. *Biotropica*, 37(1), 129–135.
- EcoNat Ltda., Fundación Cerros de Bogotá. (2013). Plan de manejo ambiental (PMA) Universidad de los Andes Hacienda el Noviciado. Recuperado de <http://cerrosdebogota.org/quienessomos/nuestrosproyectos/descargables/INFORME%20FINAL%20PLAN%20MANEJO%20SERRANIA%20MAJUI.pdf> en 14 de Enero 2015.
- Edward, E., Munishi, P. K. T., Hulme, P. E. (2009). Relative Roles of Disturbance and Propagule Pressure on the Invasion of Humid Tropical Forest by *Cordia alliodora* (Boraginaceae) in Tanzania. *Biotropica*, 41(2), 171–178.
- El tiempo. (2013). Tres niños serían los responsables del incendio en Cota. Recuperado de <http://www.eltiempo.com/archivo/documento/CMS-12508809> en 19 de Enero 2015.
- Etter, A., van Wyngaarden, W. (2000). Patterns of Landscape Transformation in Colombia, with Emphasis in the Andean Region. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 29(7), 432–439.

- Fajardo, A., Alaback, P. (2005). Effects of natural and human disturbances on the dynamics and spatial structure of *Nothofagus glauca* in south-central Chile. *Journal of Biogeography*, 32(10), 1811–1825.
- Francis, J. K. (1990). *Fraxinus uhdei* (Wezing) Lingelsh. Fresno , tropical ash. Oleaceae. Olive family. Retrieved from [www.treesearch.fs.fed.us/pubs/30403](http://www.treesearch.fs.fed.us/pubs/30403) on 30 October 2014.
- Gaertner, M., Den Breeyen, a., Richardson, D. M. (2009). Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: a meta-analysis. *Progress in Physical Geography*, 33(3), 319–338.
- Galbraith, D., Malhi, Y., Aragão, L., Baker, T. (2014). The ecosystem dynamics of Amazonian and Andean forests. *Plant Ecology Diversity*, 7(1-2), 1–6.
- García, C. A., Murcia, C. (2005). Comparative habitat susceptibility to invasion by Chinese ash (*Fraxinus chinensis*: Oleaceae) in a tropical Andean landscape. *Biological Invasions*, 7(1), 405–415.
- Gerber, E., Krebs, C., Murrell, C., Moretti, M., Rocklin, R., Schaffner, U. (2008). Exotic invasive knotweeds (*Fallopia* spp.) negatively affect native plant and invertebrate assemblages in European riparian habitats. *Biological Conservation*, 141(3), 646–654.
- Gutiérrez, F. (2006). *Estado de conocimiento de especies invasoras. Propuesta de lineamientos para el control de los impactos*. Bogotá D.C, Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Haase, P. (1995). Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: Introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science*, 6(4), 575–582.
- Harper, J. L. (1977). *Population biology of plants*. London, United Kingdom: London Academic Press.
- Hernández-Camacho, J., Ortíz-Quijano, R., Walshburger, T., Hurtado-Guerra, A. (1992). Estado de la biodiversidad en Colombia. En: Halffter, G. (ed.) *La diversidad biológica de Iberoamérica*. I. INECOL, México.
- Hubbell, S. P., Foster, R. B. (1987). La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. En Clark, D. A., Fetcher, N. (eds.). *Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos*. *Revista de Biología Tropical*, 35(1), 7-22.
- Infante, J. (1958). El Urapán. *Revista Nacional de Agricultura*, 52(634), 30–33.
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia- IDEAM. (2014). Rosa de vientos Santafé de Bogotá. Recuperado de <http://bart.ideam.gov.co/cliciu/rosas/viento.htm> en 14 de Enero de 2015.

- Kenkel, N. (1988). Pattern of Self-Thinning in Jack Pine : Testing the Random Mortality Hypothesis. *Ecology Society of America*, 69(4), 1017–1024.
- Kuhman, T., Pearson, S., Turner, M. (2010). Effects of land-use history and the contemporary landscape on non-native plant invasion at local and regional scales in the forest-dominated southern Appalachians. *Landscape Ecology*, 25(9), 1433–1445.
- Lamarque, L., Delzon, S., Lortie, C. (2011). Tree invasions: a comparative test of the dominant hypotheses and functional traits. *Biological Invasions*, 13(9), 1969–1989.
- Lauenroth, W. K., Adler, P. B. (2008). Demography of perennial grassland plants: survival, life expectancy and life span. *Journal of Ecology*, 96(5), 1023–1032.
- Millenium Ecosystem Assessment -MEA. (2005). *Ecosystems and human well-being. Biodiversity Synthesis*. Washington D.C, US: World Resources Institute.
- Montañez, L. E., Cereh, A. (2013). Propuesta de un corredor ecológico entre la Reserva Forestal Regional Productora del Norte de Bogotá y el cerro de Majuy (Cota). Bogotá, Colombia: Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca (CAR).
- Mullah, C. J. A., Klanderud, K., Totland, Ø., Odee, D. (2014). Community invasibility and invasion by non-native *Fraxinus pennsylvanica* trees in a degraded tropical forest. *Biological Invasions*. 1-9.
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology Evolution*, 10, 58–62.
- Organización para la Educación y la Protección Ambiental –OpEPA. (2014). Urapán: *Fraxinus chinensis*. Recuperado de [http://www.opepa.org/index.php?option=com\\_content&task=view&id=398&Itemid=30](http://www.opepa.org/index.php?option=com_content&task=view&id=398&Itemid=30) en 13 Noviembre 2014.
- Ospina, R., Ardila, A. F., Martínez, D. F., Rengifo, E. (2013). Biomasa aérea y contenido de carbono del saladillo (*Caraipa llanorum*) en Puerto Carreño, Vichada, Colombia. *Colombia Forestal*, 16(2), 158-170.
- Orfeo ToolBox. 2014. *The Orfeo ToolBox Cookbook, a guide for non-developers Updated for OTB-4.2*. Retrieved from <http://www.orfeo-toolbox.org/CookBook/> on 20 September 2014.
- Parendes, L. A., Jones, J. A. (2000). Role of Light Availability and Dispersal in Exotic Plant Invasion along Roads and Streams in the H. J. Andrews Experimental Forest, Oregon. *Conservation Biology*, 14(1), 64–75.
- Pyle, L. L. (1995). Effects of disturbance on herbaceous exotic plant species on the floodplain of the Potomac River. *American Midland Naturalist*, 134 (2), 244-253.

- Ramírez, A. (2006). *Ecología. Métodos de Muestreo y Análisis de Poblaciones y Comunidades*. Bogotá D.C, Colombia: Pontificia Universidad Javeriana.
- Ramón, P. (2009). *Modelos en ecología: un enfoque a la distribución espacial de especies vegetales mediante procesos de puntos*. Loja, Ecuador: Instituto de Ecología, Unidad de Ecología, Universidad Técnica Particular.
- Rau, J. R. (2005). Factores de impacto de Biological Research: 1998-2004. *Biological Research*, 38(2-3), 147-149.
- Richardson, D. M., Rejmánek, M. (2011). Trees and shrubs as invasive alien species - a global review. *Diversity and Distributions*, 17(5), 788–809.
- Rodríguez, W. (1997). *Regeneración natural y sucesión vegetal temprana en un matorral altoandino afectado pro fuego (Cota, Cundinamarca)*. Tesis de pregrado, Facultad de estudios Ambientales y Rurales, Pontificia Universidad Javeriana, 50 pp.
- Rodríguez Eraso, N., Armenteras-Pascual, D., Retana Alumbrosos, J. (2012). Land use and land cover change in the Colombian Andes: dynamics and future scenarios. *Journal of Land Use Science*, 8(2), 154–174.
- Rollet, B. (1980). El bosque tropical y la biosfera. En Unesco/PNUMA/FAO (eds.). *Ecosistemas de bosques tropicales: informe sobre el estado de conocimientos*. París, Francia: Unesco-CIFCA.
- Rothstein, D. E., Vitousek, P. M., Simmons, B. L. (2004). An Exotic Tree Alters Decomposition and Nutrient Cycling in A Hawaiian Montane Forest. *Ecosystems*, 7(8), 805–814.
- Rouget, M., Richardson, D. M. (2003). Inferring process from pattern in plant invasions: a semimechanistic model incorporating propagule pressure and environmental factors. *The American Naturalist*, 162(6), 713–724.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J., Margules, C. R. (2007). Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation : A Review. *Conservation Biology*, 5(1), 18–32.
- Sebert-Cuvillier, E., Simon-Goyheneche, V., Paccaut, F., Chabrierie, O., Goubet, O., Decocq, G. (2008). Spatial spread of an alien tree species in a heterogeneous forest landscape: a spatially realistic simulation model. *Landscape Ecology*, 23(7), 787–801.
- Simberloff, D. (2009). The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 81–102.
- Smith, C. W. (1985). Impact of alien plants on Hawaii's native biota. pp. 180-250. In Stone, C. P., Scott, J. M. (eds.). *Hawaii's terrestrial ecosystems: preservation and management*. Hawaii: Univ. Hawaii Coop. Natl. Park Resource. Studies Unit.

- Soto, D., Salas, C., Donoso, P., Uteau, D. (2010). Heterogeneidad estructural y espacial de un bosque mixto dominado por *Nothofagus dombeyi* después de un disturbio parcial. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83, 335–347.
- Tallamy, D. W. (2004). Do alien plants reduce insect biomass?. *Conservation Biology*, 18, 1689–1692.
- Tererai, F., Gaertner, M., Jacobs, S. M., Richardson, D. M. (2013). Eucalyptus invasions in riparian forests: Effects on native vegetation community diversity, stand structure and composition. *Forest Ecology and Management*, 297, 84–93.
- Thuiller, W., Richardson, D. M., Midgley, G. F. (2007). Will Climate Change Promote Alien Plant Invasions ?. *Biological Invasions*, 193, 197–211.
- Trujillo, E. (2012). Otro Enfoque para Entender la “Reforestación Comercial”. *Revista El Mueble Y La Madera*. Recuperado de <http://www.revista-mm.com/> en 10 Octubre 2014.
- Tunison, T. (1995). *Fraxinus uhdei*. Honolulu, Hawaii: The Nature Conservancy Element Stewardship Abstract.
- United States Department of Agriculture-USDA. (S.f). *Fraxinus uhdei (Wenzig) Lingelsh.* Retrieved from <http://www.fs.fed.us/global/iitf/Fraxinusuhdei.pdf> on 4 September 2014.
- US Forest Service, Pacific Island Ecosystem at Risk -PIER. (2008). *Fraxinus uhdei risk assesment*. Retrieved from [http://www.hear.org/pier/wra/pacific/fraxinus\\_uhdei\\_htmlwra.htm](http://www.hear.org/pier/wra/pacific/fraxinus_uhdei_htmlwra.htm) on 4 September 2014.
- Vilá, M., Corbin, J. D., Dukes, J. S., Pino, J., Smith, S. D. (2007). *Linking Plant Invasions to Global Environmental Change*. In Canadell J.G., Pataki D.,

## ANEXOS DEL TRABAJO DE GRADO

### ANEXO 1: LINEAMIENTOS DE PUBLICACIÓN EXIGIDOS POR AL REVISTA BIOLOGICAL INVASIONS

#### Manuscript submission

##### *Online manuscript submission*

*Biological Invasions* has a fully web-enabled manuscript submission and review system. This system offers authors the option of tracking in real time the review process of their manuscripts. The online manuscript and review system offers easy and straightforward log-in and submission procedures. It supports a wide range of submission file formats, including Word, WordPerfect, RTF, TXT and LaTeX for article text and TIFF, EPS, PS, GIF, JPEG and PPT for figures. PDF is not a recommended format.

Manuscripts should be submitted to: <http://binv.edmgr.com> Authors are requested to download the Consent to Publish and Transfer of Copyright form from this system. Please send a completed and signed form either by mail or fax to the Biological Invasions Office.

**NOTE:** By using the online manuscript submission and review system, it is NOT necessary to submit the manuscript also as printout + disk. In case you encounter any difficulties while submitting your manuscript online, please get in touch with the responsible Editorial Assistant by clicking on 'CONTACT US' from the toolbar.

##### *Electronic figures*

Electronic versions of your figures must be supplied. For vector graphics, EPS is the preferred format. For bitmapped graphics, TIFF is the preferred format. The following resolutions are optimal: line figures – 600–1200 dpi; photographs – 300 dpi; screen dumps – leave as is. Colour figures can be submitted in the RGB colour system. Font-related problems can be avoided by using standard fonts such as Times Roman, Courier and Helvetica.

##### *Colour figures*

Colour figures may be printed at the author's expense. Please indicate at submission which figures should be printed in colour, the number of colour pages you prefer and to which address we can send the invoice. In addition, please specify if figures are to appear together on a colour page.

##### *Language*

We appreciate any efforts that you make to ensure that the language is corrected before submission. This will greatly improve the legibility of your paper if English is not your first language.

### **Manuscript presentation**

The journal's language is English. British English or American English spelling and terminology may be used, but either one should be followed consistently throughout the article. Please double-space all material, including notes and references. Quotations of more than 40 words should be set off clearly, either by indenting the lefthand margin or by using a smaller typeface. Use double quotation marks for direct quotations and single quotation marks for quotations within quotations and for words or phrases used in a special sense.

Number the pages consecutively with the first page containing:

- **title**
- **author(s)**
- **affiliation(s)**
- **full address for correspondence, including telephone and fax number and e-mail address**

#### *Abstract*

Please provide a short abstract of 100–250 words. The abstract should not contain any undefined abbreviations or unspecified references.

#### *Key words*

Please provide 5–10 key words or short phrases in alphabetical order.

#### *Abbreviations*

Abbreviations and their explanations should be collected in a list.

#### *Article types*

##### *A. Regular papers*

These are full length papers describing original research. A concise presentation is encouraged; the paper should not ordinarily exceed 30 pages of double-spaced typed text (including abstracts, tables, figures and references). One doublespaced, typed page contains approximately 300–350 words.

##### *B. Perspectives and paradigms*

This section provides a venue for conceptual, synthetic and novel papers beyond the prevue of normal research papers published in Biological Invasions. While there is no tacit length restriction for papers in this section, authors are urged to be concise. Typically, the Editor-in-Chief or Editorial Board members commission articles for this section. However, we are pleased to entertain proposal for articles from interested contributors.



### *C. Invasion notes*

Invasion notes are brief communications documenting new species invasions, range expansions, taxonomic clarifications, and technical issues. In addition, brief conference summaries and the results and recommendations of invasion working groups are appropriate.

### *D. Book reviews*

Biological Invasions publishes critical reviews of recently published volumes on all themes related to invasion biology.

### *Section headings*

First-, second-, third-, and fourth-order headings should be clearly distinguishable but not numbered.

### *Appendices*

Supplementary material should be collected in an Appendix and placed before the Notes and Reference sections.

### *Notes*

Please use endnotes rather than footnotes. Notes should be indicated by consecutive superscript numbers in the text and listed at the end of the article before the References. A source reference note should be indicated by means of an asterisk after the title. This note should be placed at the bottom of the first page.

### *Cross-referencing*

In the text, a reference identified by means of an author's name should be followed by the date of the reference in parentheses and page number(s) where appropriate. When there are more than two authors, only the first author's name should be mentioned, followed by 'et al.'. In the event that an author cited has had two or more works published during the same year, the reference, both in the text and in the reference list, should be identified by a lower case letter like 'a' and 'b' after the date to distinguish the works.

### *Examples:*

Winograd (1986, p. 204)  
(Winograd 1986a, b)  
(Winograd 1986; Flores et al. 1988)  
Bullen and Bennett 1990)

### *Acknowledgements*

Acknowledgements of people, grants, funds, etc. should be placed in a separate section before the References.

### *References*

References to books, journal articles, articles in collections and conference or workshop proceedings, and technical reports should be listed at the end of the article in alphabetical order. Articles in preparation or articles submitted for publication, unpublished observations, personal communications, etc. should not be included in the reference list but should only be mentioned in the article text (e.g., T. Moore, personal communication).

*References to books* should include the author's name; year of publication; title; page numbers where appropriate; publisher; place of publication, in the order given in the example below.

Domenico PA and Schwartz FW (1990) *Physical and Chemical Hydrogeology*. John Wiley, New York, 807 pp

*References to articles in an edited collection* should include the author's name; year of publication; article title; editor's name; title of collection; first and last page numbers; publisher; place of publication, in the order given in the example below.

Vaughn JM and Landry EF (1983) Viruses in soils and groundwaters. In: Berg G (ed) *Viral Pollution of the Environment*, pp 163–210. CRC Press, Boca Raton, Florida

*References to articles in conference proceedings* should include the author's name; year of publication; article title; editor's name (if any); title of proceedings; first and last page numbers; place and date of conference; publisher and/or organization from which the proceedings can be obtained; place of publication, in the order given in the example below.

McKey DB and Kaufmann SC (1991) Naturalization of exotic *Ficus* species (Moraceae) in south Florida. In: Center TD, Doren RF, Hofstetter RL, Myers RL and Whiteaker LD (eds) *Proceedings of the Symposium on Exotic Pest Plants*, pp 221–236. United States Department of the Interior/National Park Service, Washington, DC

*References to articles in periodicals* should include the author's name; year of publication; article title; full title of periodical; volume number (issue number where appropriate); first and last page numbers, in the order given in the example below.

Sadiq M and Alam I (1997) Lead contamination of groundwater in an industrial complex. *Water, Air, and Soil Pollution* 98: 167–177

*References to technical reports or doctoral dissertations* should include the author's name; year of publication; title of report or dissertation; institution; location of institution, in the order given in the example below.

Tingle CCD (1985) Biological control of the glasshouse mealybug using parasitic Hymenoptera. PhD thesis, Department of Biological Sciences, University of London, 375 pp

*References to Internet publications* should include the author's name; year of publication; title of work; Internet address; date of access, in the order given in the example below.

Bath M and Deguara J (2002) Tropical cyclone impacts along the Australian east coast from November to April 1858 to 2000. Retrieved from <http://australiasevereweather.com/cyclones/impacts-eastcoast.htm> on 30 October 2003

### *Figures*

All photographs, graphs and diagrams should be referred to as a 'Figure' and they should be numbered consecutively (1, 2, etc.). Multi-part figures ought to be labelled with lower case letters (a, b, etc.). Please insert keys and scale bars directly in the figures. Relatively small text and great variation in text sizes within figures should be avoided as figures are often reduced in size. Figures may be sized to fit approximately within the column(s) of the journal. Provide a detailed legend (without abbreviations) to each figure, refer to the figure in the text and note its approximate location in the margin. Please place the legends in the manuscript after the references.

### *Tables*

Each table should be numbered consecutively (1, 2, etc.). In tables, footnotes are preferable to long explanatory material in either the heading or body of the table. Such explanatory footnotes, identified by superscript letters, should be placed immediately below the table. Please provide a caption (without abbreviations) to each table, refer to the table in the text and note its approximate location in the margin. Finally, please place the tables after the figure legends in the manuscript.

### **Proofs**

Proofs will be sent to the corresponding author by e-mail (if no e-mail address is available or appears to be out of order, proofs will be sent by regular mail). Your response, with or without corrections, should be sent within 72 hours. Please do not make any corrections to the PDF file. Minor corrections (+/10) should be sent as an e-mail attachment to [roofscorrection@springer.com](mailto:roofscorrection@springer.com). Always quote the four-letter journal code and article number and the PIPS No. from your proof in the

subject field of your email. Extensive corrections must be clearly marked on a printout of the PDF file and should be sent by first-class mail (airmail overseas).

### **Offprints**

Seventy-five offprints of each article will be provided free of charge. Additional offprints (both hard copies and PDF files) can be ordered by means of an offprint order form supplied with the proofs.

### **Page charges and colour figures**

No page charges are levied on authors or their institutions except for colour pages. Please see the section labelled 'Colour figures' in 'Manuscript submission'.

### **Copyright**

Authors will be asked, upon acceptance of an article, to transfer copyright of the article to the Publisher. This will ensure the widest possible dissemination of information under copyright laws.

### **Permissions**

It is the responsibility of the author to obtain written permission for a quotation from unpublished material, or for all quotations in excess of 250 words in one extract or 500 words in total from any work still in copyright, and for the reprinting of figures, tables or poems from unpublished or copyrighted material.

### **Additional information**

Additional information can be obtained from: Biological Invasions, Springer, P.O. Box 17, 3300 AA Dordrecht, The Netherlands  
Phone: +31-78-6576244; Fax: +31-78-6576254;  
E-mail: [suzanne.mekking@springer.com](mailto:suzanne.mekking@springer.com); Internet: [www.springeronline.com](http://www.springeronline.com)

## **ANEXO 2: MARCO TEÓRICO**

### **1. Antecedentes.**

El proyecto de investigación se llevó a cabo en el flanco occidental del Macizo Majuy, perteneciente al municipio de Tenjo, Cundinamarca. Han sido pocos los estudios que se han realizado en la zona, entre ellos se encuentra la investigación de Rodríguez (1997), quien evaluó al proceso de regeneración natural y sucesión vegetal que tuvo lugar después de un evento de fuego ocurrido en la zona oriental del cerro para el año 1996. Adicionalmente, el estudio de Arévalo (2009) da relevancia al proceso de modelamiento con especies invasoras, al analizar la influencia de diferentes variables ambientales y estructurales en el proceso de invasión del Urapan (*Fraxinus uhdei*).

El interés por estudiar variables biofísicas que expliquen la distribución de las especies invasoras, ha estado respaldado por trabajos como el de Alston y Richardson (2006), quienes evaluaron el papel de tres variables (características del hábitat, perturbación y distancia desde la fuente de propágulos) en la estructura de la invasión vegetal en una península de Sur África. De igual modo, Catford et al. (2011) utilizan diferentes variables ambientales para predecir la ocupación y abundancia de especies invasoras en el sur este de Australia, como resultado encontraron que las variables relacionadas con presión de propágulos, impactos humanos, características abióticas y de la comunidad vegetal, son las más influyentes en los modelos desarrollados.

### **2. Marco conceptual.**

El marco conceptual de esta investigación sitúa como eje central las invasiones biológicas vegetales, consideradas como un proceso resultante de dos factores claves: los mosaicos de paisajes transformados que albergan ecosistemas remanentes, y la introducción y uso de especies exóticas vegetales (uso silvopastoril, forestal, ornamental, entre otros). Se concibe entonces, que el conocimiento del aspecto biofísico del lugar de invasión, así como de los requerimientos de la especie en cuestión, permiten estudiar el patrón local de distribución de la especie invasora, y de esta forma conocer y comprender el proceso y los mecanismos subyacentes que favorecen dicho patrón.

A continuación se presentan los principales componentes que se abordarán en el marco teórico, con sus respectivos subtemas.

#### **2.1 Transformación del paisaje**

##### **2.1.1 Generalidades de la transformación de ecosistemas.**

América Latina y el Caribe es una de las regiones representativas en cuanto a recursos forestales, ya que alberga el 57% del área total de bosques primarios en el mundo (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación –FAO- 2011). Por su parte, Colombia se encuentra dentro de los cinco países con mayor extensión forestal de la región (FAO 2011).

La principal amenaza contra el recurso natural es la deforestación, que se produce por la expansión de la frontera agrícola y la urbanización, lo cual significa el cambio desde coberturas boscosas hacia mosaicos de pastos, cultivos y ciudades (FAO 2011). En este sentido, la remoción masiva de vegetación nativa

hace que se vuelva recurrente la presencia de vegetación remanente fragmentada en parches, que a su vez consolida una matriz de usos y coberturas variadas dentro del paisaje (Saunders et al. 2007).

Como es sabido, la fragmentación de ecosistemas tiene repercusiones que trascienden al ambiente físico y biogeográfico (Saunders et al. 2007). Por ejemplo, dependiendo de aspectos como el tamaño y la forma, uno de los efectos dentro del ambiente físico es el cambio en el microclima dentro y alrededor del remanente de vegetación, en donde el flujo de la radiación, del viento y del agua juegan un rol importante (Saunders et al. 2007). En cuanto al aspecto biogeográfico de la fragmentación, es clave hacer alusión a algunos determinantes de las repuestas en la biota, dentro de los que se encuentra el tamaño de la isla o del remanente, la distancia entre parches adyacentes y el grado de conectividad entre ellos (Saunders et al. 2007).

### **2.1.2 Ecología y transformación de ecosistemas andinos.**

Según Armenteras et al. (2003), en Colombia la pérdida de biodiversidad y la transformación del paisaje se vienen dando a un ritmo acelerado, a tal punto que actualmente todos los ecosistemas nacionales registran algún tipo de amenaza de extinción.

Los bosques montanos tropicales pertenecientes a los Andes del norte, son altamente valorados en términos de conservación por sus condiciones de endemismo y riqueza biológica (Armenteras et al. 2003; Etter and van Wyngaarden 2000). Es por ello que para el año 2003, el ecosistema andino y subandino era el mejor representado en las áreas naturales protegidas nacionales de la Cordillera oriental (Armenteras et al. 2003). No obstante, la transformación de los bosques en la región Andina se registra por encima del 70%, con una concentración de remanentes en las áreas húmedas del flanco oriental de la Cordillera oriental, y del flanco occidental de la Cordillera occidental (Etter and van Wyngaarden 2000).

Etter y van Wyngaarden (2000) afirman que las transformaciones tempranas de los ecosistemas andinos se dieron en las zonas montañosas debido a una alta densidad de zonas rurales, un bajo porcentaje de pastos, y el uso intensivo de la tierra; mientras que las perturbaciones más recientes se vienen dando en las tierras bajas y responden a densidades rurales bajas, aumento del terreno dedicado a pastoreo, y uso extensivo de la tierra.

### **2.1.3 Ecología del paisaje y las invasiones biológicas.**

Abordar el tema de invasiones biológicas requiere involucrar de manera estricta el tema de paisaje (With 2002). Es por eso que se dice que el proceso de invasión de una especie depende, directamente y en una secuencia de interacciones, de las características propias del invasor y del ecosistema receptor (With 2002). Se comprende que las características del ecosistema son una clave para entender la invasibilidad ecosistémica, por ende se deben tener en cuenta factores bióticos (comunidades, poblaciones, etc.) e igualmente abióticos (suelo, geología, etc.) (With 2002).

Como lo mencionan Sebert-Cuvillier et al. (2008), se tiene pleno conocimiento de que la Ecología de Paisaje es la disciplina encargada de estudiar cómo el patrón espacial interviene el proceso ecológico, y es con base en ello que se define la “Ecología de Paisaje de Extensiones Invasoras”, como aquella que

investiga la influencia del patrón espacial en las diferentes etapas del proceso de invasión.

#### **2.1.4 Transformación del bosque andino en el Macizo Majuy.**

Uno de los cambios significativos en la zona del Cerro Majuy para los años 60's, se dio por la necesidad de delimitación en los territorios y de aprovisionamiento de madera, fue así como algunas especies exóticas empezaron a ser utilizadas, dentro de ellas están los pinos, eucaliptos, cipreses y Urapanes (Rodríguez 1997).

Posteriormente, a comienzos de la década de los 70's el motor principal de cambio en el bosque andino pasó a ser el auge en la ganadería vacuna tecnificada, la cual trajo consigo una época de importantes introducciones de especies alóctonas (pastos y forrajeras) (Rodríguez 1997).

Por último, entre la década de los 80's y 90's, el proceso de colonización de tierras planas y laderas bajas del macizo Majuy, fue protagonista del aceleramiento de los procesos de degradación (Rodríguez 1997). A pesar de ello, Rodríguez (1997) señala que existen remanentes de vegetación Andina en las partes altas, áreas hondonadas y el flanco oeste con más humedad del macizo, compuestos por Encenillos (*Weinmannia spp.*), tunos (*Miconia spp.*) y romeros (*Diplostephium rosmarinifolium*).

## **2.2 Ecología de poblaciones vegetales**

### **2.2.1 Estructura de las poblaciones vegetales.**

La estructura de una población vegetal en cualquier sitio es el resultado de la acción de fuerzas bióticas y abióticas (Crawley 2002), y es por esto que la abundancia de una especie funciona como un indicador de la posibilidad que tiene ésta para sobrevivir en un sitio, de igual forma su presencia allí es el resultado de una oferta de nicho que hubo en un tiempo anterior (Ramírez 2006).

Dentro de las estrategias de reproducción que determinan la estructura de una población, se encuentran las especies tipo "k" y "r", las primeras presentan una pobre dispersión pero son buenas competidoras, mientras que aquellas con estrategia "r" son buenas dispersoras pero la competencia con las otras especies se ve diezmada (Crawley 2002). Dentro de estas últimas se ubican la mayoría de las especies invasoras, puesto que estas persisten por la fuerza de una habilidad de colonización superior.

La natalidad, la mortalidad y la supervivencia son fuerzas que determinan el estado de una población (Crawley 2002), entonces cuando hablamos de una población bien consolidada, nos referimos a un grupo de individuos que mantiene una población viable a través del tiempo, y cuya tasa de supervivencia garantiza la existencia de individuos maduros que aporten a las siguientes generaciones.

Las poblaciones vegetales

### **2.2.2 Distribución y dispersión en el espacio de las especies.**

El mecanismo por medio del cual las plantas logran dispersarse se conoce como transporte pasivo, ya que es asistido por otro agente que es quien realiza el movimiento (Begon et al. 2006). En este orden de ideas, la dispersión es definida como un proceso de colonización que permite a una población de una especie ocupar más territorio, no obstante, también tiene un papel fundamental en el mantenimiento de la propia población cuando suceden cambios ambientales (Begon et al. 2006).

Mas aún, la probabilidad de que una semilla liberada por un parental se establezca, puede ser función de variables como la elevación y distancia de la fuente de las semillas, la concentración de las fuentes de semillas, la dispersabilidad de la semilla (de acuerdo a su vector), y el comportamiento de los agentes dispersores (Harper 1977), entre otros. Según lo señala Cremer (como se citó en Harper 1977), en el caso del viento la dispersión puede estar condicionada por la rapidez con que la semilla cae a través del aire, la altura a la cuál se libera la semilla, y la velocidad y turbulencia del viento entre el suelo y el punto de liberación; para este vector es de esperarse una función que relacione la distancia a la fuente de semillas, y la densidad de las mismas (Harper 1977).

De cualquier modo, la dispersión potencial de una especie vegetal se toma como un condicionante directo del patron de distribución, el cual puede presentarse de tipo aleatorio, regular o agregado (Begon et al. 2006). De esta manera, patrones estrictamente aleatorios no son muy comunes en las poblaciones de plantas, tampoco lo es la distribución uniforme o regular; la mayoría de las poblaciones de plantas reflejan algún grado de agregación espacial, y esto ocurre ya que la germinación de las especies puede ser denso-dependiente, o simplemente el tipo de reproducción puede ser vegetativa, lo que obliga a una agregación de los individuos (Crawley 2002). Paralelamente, otro factor facilitador en la agregación puede ser el riesgo de mortalidad de las especies, el cual suele estar relacionado con la distancia al árbol parental, o con la densidad de individuos en un determinado lugar (Crawley 2002).

Hay que añadir que un patrón de distribución espacial aleatorio suele predominar cuando se examinan árboles dominantes con valores altos de diámetro a la altura del pecho, mientras que un patrón agregado es más común para individuos de clases de edad menores; no obstante, estas variaciones pueden estar también determinadas por las características del hábitat (Soto et al. 2010).

### **2.2.3 Influencia de factores ecológicos en la vegetación.**

Varios autores han realizado estudios en donde afirman que los tamaños poblacionales están principalmente determinados por fuerzas externas a la población, como por ejemplo la meteorología, y otras condiciones medioambientales (Begon et al. 2006). Como es bien sabido, el tamaño de la población es consecuencia de los factores que afectan la densidad, sean estos dependientes de la densidad (competencia intraespecífica, enfermedades parasitarias), o independientes de la densidad (influencias climáticas y medioambientales) (Universidad Nacional de Colombia 2014).

Dentro de los factores clave que influyen el desarrollo de las poblaciones en plantas, están el clima (precipitación, radiación, temperatura, luz, viento), suelo (profundidad, permeabilidad, capacidad de retención de agua, fertilidad, salinidad) y fisiografía (orografía, altitud, pendiente, exposición) (Serrada 2008).

## **2.3 Invasiones biológicas**

### **2.3.1 Generalidades de las invasiones biológicas.**

Una de las mayores causas que subyacen la pérdida de biodiversidad y los cambios ecosistémicos, tiene que ver con la globalización y la creación de una sociedad móvil responsable de la redistribución de especies en el mundo



(Vitousek et al. 1996). Pese a que las dinámicas de las poblaciones biológicas incluyen migraciones o desplazamientos a grandes distancias, la asistencia del hombre, intencional o accidental, ha sido fundamental en el transporte, ingreso y desplazamiento de especies no nativas en los ecosistemas (Baptiste et al. 2010).

El proceso de invasión incluye la proliferación y posterior distribución y persistencia de la especie, que en la mayoría de los casos produce un detrimento en las especies y ecosistemas nativos (Mack et al. 2000). De este modo, las oportunidades para que especies exóticas colonicen e invadan un cierto tipo de ecosistema se pueden resumir en: un efectivo escape a controles naturales, circunstancias en las que las especies encuentran nichos disponibles para ocupar, un favorecimiento de perturbaciones propiciadas por humanos, entre otros (Mack et al. 2000).

### **2.3.2 Características de especies exóticas invasoras y su proceso de invasión.**

Las especies invasoras vegetales se pueden caracterizar por los siguientes aspectos: producción elevada de semillas, tolerancia a disturbios humanos, semillas con capacidad de latencia que aportan a la formación de bancos de semillas permanentes, reproducción por estrategias sexuales y vegetativas con buena capacidad de rebrote, y por último la facultad para formar núcleos de individuos altamente densos (Baptiste et al. 2010).

En general, el proceso de invasiones biológicas requiere la presencia de una serie de barreras ambientales y reproductivas (Baptiste et al. 2010). Entonces, según Hellmann y colaboradores (2008), el proceso de invasión comienza con la superación de barreras geográficas, que depende de la tasa de transporte de propágulos, así como de la viabilidad de estos al momento de arribar al nuevo sitio; el segundo paso es sobrevivir y tolerar las condiciones ambientales del nuevo hábitat; en tercer lugar, se encuentra la interacción propia entre la especie exótica y las nativas del sitio de llegada, también la capacidad para adquirir recursos fundamentales; el último paso consiste en el establecimiento de nuevas poblaciones en sitios diferentes al de llegada, mediado por la capacidad y el patrón de dispersión, el éxito de establecimiento, y la conectividad entre parches del hábitat viable.

### **2.3.3 Impacto de invasión biológica de especies vegetales.**

Los impactos de las invasiones biológicas son especialmente negativos, y recaen no solo sobre la diversidad nativa, sino también en la economía, y la salud agropecuaria y humana (Baptiste et al. 2010).

Haciendo alusión a los ecosistemas, aquellos más vulnerables son las islas y los ecosistemas perturbados, mientras que si de especies se trata, son las especies nativas las que se ven en detrimento en términos de riqueza por la presencia de alóctonas invasoras (Gerber et al. 2008). En general, los efectos sobre la biodiversidad se centran en el desplazamiento, pérdida del acervo genético y extinción, a causa de factores como la competencia por sustrato, espacio, alimento o luz, la predación directa o la hibridación (Baptiste et al. 2010). A nivel ecosistémico, vale la pena resaltar los desequilibrios ecológicos entre las poblaciones silvestres (Tererai et al. 2013), los cambios en la productividad de los niveles tróficos (Tallamy 2004), y la trasmisión de enfermedades (Gutiérrez 2006).

Para complementar lo anterior, Gutiérrez (2006) menciona la manera como se ve afectada la abundancia, distribución, viabilidad, y las funciones ecológicas de

las especies nativas, así mismo la estructura y función de los ecosistemas hospederos, al igual que puede generar un deterioro en los servicios ambientales que prestan dichos ecosistemas.

#### **2.3.4 Gestión de riesgo de invasiones biológicas.**

El primer documento que instó al establecimiento de lineamientos nacionales para abordar la temática de invasiones biológicas, fue el “Plan Nacional para la prevención, manejo y control de las especies introducidas, trasplantadas e invasoras de Colombia”, publicado en 2011 por el Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible -MADS-. Allí se sugirió la necesidad de implementar herramientas de análisis de riesgo y definir categorías que cobijaran a todas las especies introducidas, trasplantadas e invasoras del país (MADS 2011). En el marco de este documento, se concibió la creación de un Comité de asesoría, seguimiento y coordinación del Plan Nacional, que debería estar compuesto por miembros pertenecientes a los institutos adscritos y vinculados al MADS (MADS 2011).

Por su parte, el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt -IAvH-, resalta el papel que tienen las evaluaciones de análisis de riesgo, en la medida en que son la base del proceso de toma de decisiones sobre el tema en cuestión (Baptiste et al. 2010). Dichas evaluaciones analizan el potencial de establecimiento, impacto y capacidad de control que una especie alóctona puede causar sobre la diversidad, economía, cultura y salud (Baptiste et al. 2010). En pocas palabras, la fortaleza de estos análisis consiste en que permite reconocer la probabilidad de que una especie introducida se convierta en invasora, su potencial de impacto, sin dejar de lado, la viabilidad del control y erradicación en caso de llegar a calificarse como invasora (Baptiste et al. 2010).

## **2.4 Ecología del ecosistema bosque andino**

### **2.4.1 Distribución en Colombia.**

El bosque andino se ubica en la franja climática fría de Colombia, y pueden encontrarse tanto en zonas húmedas, catalogados como bosques de niebla andinos, como en lugares secos donde se reemplazan gradualmente por matorrales semiáridos (Organización para la Educación y Protección Ambiental – OpEPA 2014).

Actualmente los bosques andinos se extienden por las tres cordilleras andinas, por Sierra Nevada de Santa Marta, la Sierra de la Macarena y la Serranía del Darién (FAO 2002). Se localizan desde los 2,400 m, aproximadamente, hasta el límite más alto del bosque que puede estar entre los 3,300 m y los 3,800 m (OpEPA 2014). Debido a los niveles tan altos de perturbación humana, estos bosques se presentan en forma de áreas relictuales ubicadas más que todo en las cuencas del Sinú-Caribe, río Catatumbo, Meta, Caquetá, Patía, medio Cauca, alto y medio Magdalena, río Atrato y Sabana de Bogotá (FAO 2002).

Aquellos bosques que se sitúan en una franja entre los 2,900 m y los 3,800 m se les conocen como Altoandinos, dentro de los que están los robledales y los bosques de niebla, la niebla formada a partir del aire saturado de vapor de agua que haciendo desde las partes bajas y se condensa (FAO 2002).

### **2.4.2 Diversidad de los bosque andinos.**

Los niveles de endemismo en los bosques andinos le han otorgado un lugar muy importante dentro de los planes de conservación a nivel nacional (OpEPA 2014). En cuanto a la flora, es una generalidad de este ecosistema la dominancia de una o unas cuantas especies vegetales, de aquí que se reconozcan árboles característicos como el encenillo (*Weinmannia* sp.), el roble (*Quercus* sp., *Trigonobalanus* sp.), el aliso (*Alnus* sp.), la palma de cera (*Ceroxylon* sp.), entre otros (OpEPA 2014). Una característica importante de estos bosques es que presenta una alta diversidad de especies de líquenes y briófitos, cuyos huéspedes principales son los árboles, las rocas, los árboles caídos y el mismo suelo (OpEPA 2014).

Con respecto a la fauna, la diversidad de insectos no es tan alta en comparación con las zonas bajas, sin embargo la distribución de algunas especies es restringida (OpEPA 2014). Por su parte, la abundancia de bromelias garantiza la supervivencia de una rica fauna de invertebrados; la mayoría de los peces son de tamaños pequeños y habitan las quebradas que pasan por los bosques; anfibios y reptiles también tienen protagonismo en el bosque andino, siendo los primeros más comunes en zonas húmedas cercanas a riachuelos (OpEPA 2014). En cuanto a los mamíferos, el grupo de los roedores predomina en todos los estratos de los bosques, incluso en el agua; las especies de murciélagos son relativamente escasas en este ecosistema al igual que los grandes mamíferos, de estos últimos se puede destacar el oso de anteojos (*Tremarctos ornatus*), la danta de páramo (*Tapirus pinchaque*) y los venados de los géneros *Mazama* y *Pudu* (OpEPA 2014).. Por su parte, las aves se encuentran representadas por un amplio número de especies de colibríes, los cuales participan activamente en la polinización de numerosas plantas al interior del bosque andino (OpEPA 2014).

## **2.5 Ecología de la especie *Fraxinus uhdei***

### **2.5.1 Fenología y descripción botánica del Urapán (*Fraxinus uhdei*).**

El Urapán, perteneciente a la familia Oleaceae, se describe como un árbol perenne que crece rápidamente de 15 a 20 m de altura, y de diámetro a la altura del pecho hasta 1 m, además puede vivir de 80 a 100 años (Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad -CONABIO 2008). Su fruto es en forma de sámara con una sola semilla, crece en racimos de hasta 15 o 20 cm de largo; la semilla se produce anualmente y presenta dimensiones promedio entre 2,5 y 6 cm de largo, y 0,6 cm de ancho, con un ala delgada, lisa y aplanada (CONABIO 2008).

Su hábitat nativo son las laderas de los cerros, cañadas o bordes de quebradas o ríos; los suelos donde se desarrolla son arcillosos, arenosos, ácidos o calcáreos, de preferencia profundos, fértiles, frescos y húmedos (CONABIO 2008).

La reproducción del Urapán se da en su mayoría por semilla, cuya producción es masiva; los frutos tienen adaptaciones para ser dispersados por viento, sin embargo los cortos rangos a los que se establecen ponen en duda la frecuencia de dispersión por el viento (Tunison 1995). Es significativo que la especie tiene la capacidad de conformar bancos de semillas que pueden durar hasta ocho años (Tunison 1995).

Por otra parte, parece ser que el nicho de la especie conserva amplias dimensiones, esto a raíz de que en Hawaii se ha cultivado y ha escapado de las plantaciones tanto en climas húmedos como templados, se ha extendido desde elevaciones bajas hasta los 2.000 m (Tunison 1995).

### **2.5.2** Distribución natural e introducciones de la especie.

El rango de distribución natural del Urapán comprende México, en la parte occidental y meridional (de Sinaloa a San Luis Potosí, y Oaxaca), donde se utiliza como árbol de sombra especialmente en las calles de las ciudades (Little and Skolmen 1989). También se encuentra distribuido por el sur de Guatemala y Honduras (US Forest Service, Pacific Island Ecosystem at Risk –PIER 2088). En su hábitat nativo, se le puede encontrar de forma silvestre dentro de los bosques de galería, bosques mixtos de pino-encino y bosques mesófilos de montaña (CONABIO 2008).

Los usos que se le han atribuido a esta especie son variados: recuperación de terrenos degradados; uso ornamental, puesto que se la han considerado como planta de ornato por su valor estético sembrándola en parques, avenidas y jardines; la sombra y refugio es otro de los usos que ha sido altamente valorado en zonas rurales y en las calles y jardines (CONABIO 2008). De igual forma, esta especie se utiliza con fines artesanales ya que la madera se destina a la elaboración de artesanías, juguetes e instrumentos musicales, también para realizar implementos de trabajo (Mangos para herramientas), muebles, artículos deportivos y decorar interiores (CONABIO 2008). Relativo a sus usos medicinales, se conoce el uso de sus hojas y corteza para reducir síntomas como la fiebre, por su contenido de Fraxina (Alcaloide), así mismo enfermedades como la malaria y el paludismo han sido tratadas con ella (CONABIO 2008).

Skolmen (como se citó en Ares and Fownes 2001) afirma que el Urapán fue considerado una especie promisoría para la producción de madera, lo que impulsó sus primeras introducciones en Hawaii, que se dieron alrededor del año 1800 (Little and Skolmen 1989), y en otras áreas del trópico y subtrópico, como bien lo señalan Shukla y Sangal (como se citó en Ares and Fownes 2001). Hoy en día se tienen registros de sus introducciones en países como Puerto Rico, India, Estados Unidos (Francis 1990), Costa Rica y Ecuador (US Forest Service, Pacific Island Ecosystem at Risk 2008).

### **2.5.3** Antecedentes nacionales de invasión del Urapán.

En Colombia, el Urapán fue introducido hace más de 50 años (Infante 1958). Se tienen referencias que apuntan a que la especie fue plantada en bosques andinos (Cordillera central) con fines de reforestación (García and Murcia 2005), sin embargo la ornamentación también tuvo participación especialmente en las zonas urbanas (Infante 1958).

El estudio de Durán and Kattan (2005), llevado a cabo en la Cordillera central de los Andes, resalta la importancia que ha tenido la introducción de esta especie para procesos de reforestación en lugares degradados, la especie (clasificada como *Fraxinus chinensis*) fue introducida en plantaciones monoespecíficas con fines de revegetalizar cuencas. Específicamente en el río Otún, la especie fue cultivada hace cuatro décadas en plantaciones que conformaron parches intermezclados con bosques de roble, bosques en sucesión y pastos (García and Murcia 2005).

#### 2.5.4 Impactos de la invasión de la especie.

Dentro de los impactos negativos que se atribuyen a esta especie exótica, está el efecto en las dinámicas de descomposición y el ciclado de nutrientes, lo que se genera por la capacidad del Urapán para producir grandes cantidades de hojarasca, con altas concentraciones de nitrógeno y fósforo, y con poca cantidad de lignina y polifenoles solubles (Rothstein et al. 2004).

El éxito en su colonización reside en la capacidad de reclutamiento de plántulas por el volumen tan alto de producción de semillas, la capacidad de crecimiento rápido al inicio de su ciclo de vida, y la tolerancia a la sombra de las plántulas y árboles jóvenes (Tunison 1995).

Hay que reconocer que su presencia no solo está ligada a impactos negativos, el estudio de Durán and Kattan (2005), en donde se hace una comparación entre una plantación de Urapán y un bosque andino regenerado naturalmente, encuentra que el sotobosque de la plantación representa un hábitat adecuado y una fuente de alimento importante para las aves nectarívoras y frugívoras.

#### Referencias

- Alston, K. P., Richardson, D. M. (2006). The roles of habitat features, disturbance, and distance from putative source populations in structuring alien plant invasions at the urban/wildland interface on the Cape Peninsula, South Africa. *Biological Conservation*, 132(2), 183–198.
- Ares, A., Fownes, J. H. (2001). Productivity, resource use, and competitive interactions of *Fraxinus uhdei* in Hawaii uplands. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(1), 132-142.
- Arévalo, P. (2009). Topical Ash (*Fraxinus uhdei*) invading Andean forests in central Colombia: a modeling approach using statistical methods. Tesis de pregrado, Facultad de estudios Ambientales y Rurales, Pontificia Universidad Javeriana, 30 pp.
- Armenteras, D., Gast, F., Villareal, H. (2003). Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia. *Biological Conservation*, 113(2), 245–256.
- Baptiste, M. P., Castaño, N., Cárdenas, D., Gutiérrez, F. de G., Gil, D., Lasso, C. A. (2010). *Análisis de riesgo y propuesta de categorización de especies introducidas para Colombia*. Bogotá D.C, Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Begon, M., Harper, J. L., Townsend, C. R. (2006). *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Oxford, United Kingdom: Blackwell Publishing Ltd.
- Catford, J. A., Vesk, P. A., White, M. D., Wintle, B. A. (2011). Hotspots of plant invasion predicted by propagule pressure and ecosystem characteristics. *Diversity and Distribution*, 17(6), 1099–1110.
- Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad-CONABIO. (2008). *Fraxinus uhdei*. Recuperado de [http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/info\\_especies/arboles/doctos/53-oleac1m.pdf](http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/info_especies/arboles/doctos/53-oleac1m.pdf) en 15 Octubre 2014.
- Crawley, M. L. (2002). *Plant Ecology*. Oxford, United Kingdom: Blackwell Publishing Ltd.

- Durán, S. M., Kattan, G. H. (2005). A Test of the Utility of Exotic Tree Plantations for Understory Birds and Food Resources in the Colombian Andes. *Biotropica*, 37(1), 129–135.
- Etter, A., van Wyngaarden, W. (2000). Patterns of Landscape Transformation in Colombia, with Emphasis in the Andean Region. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 29(7), 432–439.
- Francis, J. K. (1990). *Fraxinus uhdei* (Wezing) Lingelsh. Fresno , tropical ash. Oleaceae. Olive family. Retrieved from [www.treesearch.fs.fed.us/pubs/30403](http://www.treesearch.fs.fed.us/pubs/30403) on 30 October 2014.
- García, C. A., Murcia, C. (2005). Comparative habitat susceptibility to invasion by Chinese ash ( *Fraxinus chinensis*: Oleaceae ) in a tropical Andean landscape. *Biological Invasions*, 7(1), 405–415.
- Gerber, E., Krebs, C., Murrell, C., Moretti, M., Rocklin, R., Schaffner, U. (2008). Exotic invasive knotweeds (*Fallopia* spp.) negatively affect native plant and invertebrate assemblages in European riparian habitats. *Biological Conservation*, 141(3), 646–654.
- Gutiérrez, F. (2006). *Estado de conocimiento de especies invasoras. Propuesta de lineamientos para el control de los impactos*. Bogotá D.C, Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Harper, J. L. (1977). *Population biology of plants*. London, United Kingdom: London Academic Press.
- Hellmann, J. J., Byers, J. E., Bierwagen, B. G., Dukes, J. S. (2008). Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology*, 22(3), 534–43.
- Infante, J. (1958). El Urapán. *Revista Nacional de Agricultura*, 52(634), 30–33.
- Little, E. L., and Skolmen, R. G. (1989). *Common forest trees of Hawaii (native and introduced)*. Washington D.C., US: Department of Agriculture, Forest Service.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F. (2000). Invasiones biológicas: causas, epidemiología, consecuencias globales y control. Washington D.C, US: Sociedad Norteamericana de Ecología-ESA
- Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible -MADS. (2011). *Plan Nacional para la Prevención, el Control y Manejo de las Especies Introducidas, Trasplantadas e Invasoras: Diagnóstico y listado preliminar de especies introducidas, Trasplantadas e invasoras en Colombia*. Bogotá D.C., Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt -IAvH; The Nature Conservancy –Colombia – TNC.
- Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación FAO. (2002). *Estado de la información forestal en Colombia*. Recuperado de <http://www.fao.org/docrep/006/ad392s/ad392s10.htm> en 13 Noviembre 2014.
- Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación FAO. (2011). *Situación de los bosques del mundo*. Recuperado de <http://www.fao.org/docrep/013/i2000s/i2000s00.htm> en 10 Septiembre 2014.
- Organización para la Educación y la Protección Ambiental –OpEPA. (2014). *Bosque andino – Descripción completa*. Recuperado de [http://www.opEPA.org/index.php?Itemid=31&id=198&option=com\\_content&task=view](http://www.opEPA.org/index.php?Itemid=31&id=198&option=com_content&task=view) en 13 Noviembre 2014.

- Ramírez, A. (2006). *Ecología. Métodos de Muestreo y Análisis de Poblaciones y Comunidades*. Bogotá D.C, Colombia: Pontificia Universidad Javeriana.
- Rodríguez, W. (1997). *Regeneración natural y sucesión vegetal temprana en un matorral altoandino afectado pro fuego (Cota, Cundinamarca)*. Tesis de pregrado, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Pontificia Universidad Javeriana, 50 pp.
- Rothstein, D. E., Vitousek, P. M., Simmons, B. L. (2004). An Exotic Tree Alters Decomposition and Nutrient Cycling in A Hawaiian Montane Forest. *Ecosystems*, 7(8), 805–814.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J., Margules, C. R. (2007). Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation : A Review. *Conservation Biology*, 5(1), 18–32.
- Sebert-Cuvillier, E., Simon-Goyheneche, V., Paccaut, F., Chabrierie, O., Goubet, O., Decocq, G. (2008). Spatial spread of an alien tree species in a heterogeneous forest landscape: a spatially realistic simulation model. *Landscape Ecology*, 23(7), 787–801.
- Serrada, R. (2008). *Apuntes de Selvicultura*. Madrid, España: Servicio de Publicaciones EUIT Forestal.
- Soto, D., Salas, C., Donoso, P., Uteau, D. (2010). Heterogeneidad estructural y espacial de un bosque mixto dominado por *Nothofagus dombeyi* después de un disturbio parcial. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83, 335–347.
- Tallamy, D. W. (2004). Do alien plants reduce insect biomass?. *Conservation Biology*, 18, 1689–1692.
- Tererai, F., Gaertner, M., Jacobs, S. M., Richardson, D. M. (2013). Eucalyptus invasions in riparian forests: Effects on native vegetation community diversity, stand structure and composition. *Forest Ecology and Management*, 297, 84–93.
- Tunison, T. (1995). *Fraxinus uhdei*. Honolulu, Hawaii: The Nature Conservancy Element Stewardship Abstract.
- Universidad Nacional de Colombia-UNAL-. (2014). *Ecología de poblaciones*. Recuperado de [http://www.virtual.unal.edu.co/cursos/ciencias/2000088/lecciones/seccion1/capitulo02/tema02/01\\_02\\_02.htm](http://www.virtual.unal.edu.co/cursos/ciencias/2000088/lecciones/seccion1/capitulo02/tema02/01_02_02.htm) en 10 Octubre 2014
- US Forest Service, Pacific Island Ecosystem at Risk (PIER). (2008). *Fraxinus uhdei risk assesment*. Retrieved from [http://www.hear.org/pier/wra/pacific/fraxinus\\_uhdei\\_htmlwra.htm](http://www.hear.org/pier/wra/pacific/fraxinus_uhdei_htmlwra.htm) on 4 September 2014.
- Vitousek, P. M., D Antonio, C. M., Loope, L. L., Westbrooks, R. (1996). Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84, 468–478.
- With, K. (2002). The landscape ecology of invasive spread. *Conservation Biology*, 16 (5), 1192-1203.

### ANEXO 3: COMPLEMENTO DE METODOLOGÍA

#### *Mapa de coberturas.*

Se identificaron las siguientes categorías: Potrero arbolado, bosque alto, bosque medio, bosque bajo, cerca viva, infraestructura, matorral, matorral alto, plantación, y pastos y cultivos. Para efectos del muestreo se homogenizaron algunas coberturas, resultando: Potrero arbolado, bosque alto, bosque medio, matorral, cerca viva, pastos y cultivos, infraestructura y plantación.

Los tipos de cobertura vegetal identificados dentro del remanente de bosque se describen a continuación.

1. Bosque alto: Esta cobertura registró una extensión de 19,7 ha y se identificó, más que todo, entre las faldas los cerros. En cuanto a la estructura vertical del bosque, se observó una tendencia a individuos con alturas superiores a 20 metros que presentaban musgo, epífitas, y líquen abundante. La estratificación de esta cobertura comprendió un estrato emergente, uno de dosel, un sotobosque abierto con algunos arbustos dispersos, y un estrato rasante altamente denso caracterizado por la presencia de chusque, orquídeas y plántulas de diferentes especies vegetales.
2. Bosque medio: Las unidades de muestra de esta cobertura tuvieron un área total de 50,6 ha, y se ubicaron en las laderas de las montañas así como en el pie de las faldas de los cerros. Esta cobertura vegetal registró la mayor área dentro de la zona de estudio. La estructura de la vegetación se caracterizó por árboles altos que presentaron epífitas, musgo y líquen. La estratificación del bosque estuvo definida por un estrato de dosel, en algunas zonas denso y en otras con claros visibles, uno de sotobosque de densidades variables, al igual que un estrato rasante. Este último se caracterizó por la presencia de orquídeas, helechos, bromelias y musgo. Peculiarmente, las madrigueras, y los nidos de chulo (*Coragyps atratus*) fueron recurrentes en esta cobertura.
3. Matorral: Registró un área de 17,7 ha, y se localizó en las cimas de los cerros, así como en las zonas con altas pendientes. La vegetación observada tenía un porte bajo (< 2m), aunque se encontraron árboles ocasionales de alturas superiores (> 3m) en la transición entre coberturas. Adicionalmente, los sitios con pendientes altas tendían a presentar la roca expuesta, con algunos parches de vegetación baja. Como última observación, se pudieron identificar frailejones (*Espeletiinae*) y otras especies endémicas de las partes altas del bosque andino.



## *Variables biofísicas*

### 2. Distancia la fuente de propágulos.

Las unidades de muestreo, resultantes del mapa de distancias y la fotointerpretación, se distribuyeron de la siguiente forma: el primer rango de distancia (0-150m) reunió una unidad de bosque alto, cuatro de bosque medio y tres de matorral; la segunda distancia (150-300m) tuvo dos unidades de bosque alto, tres de bosque medio y tres de matorral; el tercer rango (300-500m) estuvo compuesto por tres unidades de bosque alto, tres de bosque medio y dos de matorral.

### 4. Densidad de sotobosque.

Las categorías de densidad de sotobosque se muestran en la Tabla 1.

**Tabla 1.** Categorías de densidad de sotobosque.

<b>Categoría</b>	<b>Descripción</b>
1	Hojarasca dispersa y de profundidad inferior a 1cm. Poca presencia de musgo, únicamente en el tronco del individuo. Sin plantas rasantes, helechos, ramas secas u orquídeas.
2	Hojarasca medianamente dispersa, profundidad entre 1cm - 2cm. Presencia moderada de musgo en el tronco del individuo y su alrededor. Plantas rasantes, o helechos, o ramas secas u orquídeas dispersas u ocasionales.
3	Hojarasca agregada, profundidad entre 2cm – 3cm. Plantas rasantes, y/o orquídeas, y/o ramas secas, y/o helechos medianamente agregados. Presencia alta de musgo en el tronco, y media en zonas aledañas.
4	Hojarasca agregada, profundidad entre 3cm – 4cm. Plantas rasantes, y/o orquídeas, y/o helechos, y/o ramas secas agregados. Proporción de musgo alta en tronco y sus alrededores.
5	Hojarasca agregada, profundidad superior a los 4 cm. Plantas rasantes, y/o orquídeas y/o helechos y/o ramas secas altamente agregados. Alta presencia de musgo en el tronco y a su alrededor.

## *Trabajo de campo*

La distancia total recorrida en los transectos de banda se muestra en la Tabla 2.

**Tabla 2.** Esfuerzo de muestreo para cada clase de cobertura-distancia.

<b>Cobertura-Distancia</b>	<b>Longitud (m)</b>	<b>Frecuencia (# individuos)</b>	<b># Individuos /100m</b>
Bosque alto 0-150m	32.7	0	0.0
Bosque alto 150-300m	464.8	31	6.7
Bosque alto 300-500m	3318.8	109	3.3
Bosque medio 0-150m	6000.8	1121	18.7
Bosque medio 150-300m	2953.1	357	12.1
Bosque medio 300-500m	2545.3	70	2.8
Matorral 0-150m	1152.3	228	19.8
Matorral 150-300m	2246.0	125	5.6
Matorral 300-500m	2041.8	37	1.8

#### *Exploración de datos.*

El patrón de distribución espacial del Urapán dentro del remanente de bosque fue estimado por medio del software Arcgis versión 10 utilizando la función K de Ripley. Esta función permite ver el cambio del clustering espacial o la dispersión de los individuos cuando cambia el tamaño de la vecindad, básicamente cuantifica la desviación de los puntos observados respecto a una distribución aleatoria (Ej. Distribución de Poisson) (Ramón 2009). Lo cierto es que dicha función ha sido implementada con éxito en diversos estudios ecológicos dentro de matorrales (Haase 1995) y bosques (Duncan and He 2000; Fajardo and Alaback 2005; Soto et al. 2010).

Para este caso se utilizaron 50 bandas de distancia, tomando como punto de inicio del análisis los 0m y como incremento durante cada iteración 5m; el método de corrección de límites elegido fue la Fórmula de corrección de Ripley debido a que el área de estudio presentaba una forma cuadrada.

#### *Análisis estadístico.*

Se realizaron pruebas de comparación de frecuencias ( $\chi^2$ ) utilizando el software Past versión 2.17c (Pyle 1995): 1- para las categorías diamétricas; 2- para las categorías de densidad de sotobosque; 3- para las categorías de cobertura de dosel.

Con las categorías diamétricas se hicieron comparaciones en los diferentes tipos de cobertura vegetal y los rangos de distancia a la fuente. Dentro de cada tipo de bosque se examinaron las diferencias entre sus tres rangos de distancia, y dentro de cada rango de distancia se compararon diferentes bosques. El mismo procedimiento se realizó con las categorías de densidad de sotobosque y de cobertura de dosel.

Con miras a analizar la influencia de las variables biofísicas en el patrón de distribución de los Urapanes, se corrieron pruebas de comparación de medianas

utilizando el software Past versión 2.17c (Dickens and Allen 2013). El procedimiento requirió otros tratamientos que se describen a continuación.

En primer lugar, para efectos de una adecuada representatividad de los datos en todas las clases de cobertura-distancia se tuvieron que ampliar los rangos de distancia, resultando: primer rango (0-300m) y segundo rango (300-600m). Partiendo de esto, se identificaron las siguientes clases de cobertura-distancia: bosque alto 0-300m, bosque alto 300-600m, bosque medio 0-300m, bosque medio 300-600m, matorral 0-300m, matorral 300-0m.

En segundo lugar, para evitar la varianza que genera combinar plántulas con adultos dentro de un mismo set de datos de DAP, los análisis de comparación de promedios se hicieron con los individuos de mayor talla (DAP) en cada clase de cobertura-distancia. En consecuencia, se conformaron tres grupos: el primero contenía los 5 individuos de mayor talla en cada clase de cobertura-distancia, el segundo los 10 individuos de mayor talla, y el tercero los 15 individuos de mayor talla. Las pruebas de normalidad y homoscedasticidad se corrieron para cada grupo, pero los resultados fueron analizados en conjunto. Debido a la heterogeneidad de varianzas resultante en los tres casos, fue necesario realizar pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis.

## Referencias.

- Dickens, S. J. M., Allen, E. B. (2013). Exotic plant invasion alters chaparral ecosystem resistance and resilience pre- and post-wildfire. *Biological Invasions*, 15(10).
- Duncan, P., He, F. (2000). Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology*, 88(4), 676–688.
- Fajardo, A., Alaback, P. (2005). Effects of natural and human disturbances on the dynamics and spatial structure of *Nothofagus glauca* in south-central Chile. *Journal of Biogeography*, 32(10), 1811–1825.
- Pyle, L. L. (1995). Effects of disturbance on herbaceous exotic plant species on the floodplain of the Potomac River. *American Midland Naturalist*, 134 (2), 244-253.
- Ramón, P. (2009). *Modelos en ecología: un enfoque a la distribución espacial de especies vegetales mediante procesos de puntos*. Loja, Ecuador: Instituto de Ecología, Unidad de Ecología, Universidad Técnica Particular.
- Soto, D., Salas, C., Donoso, P., Uteau, D. (2010). Heterogeneidad estructural y espacial de un bosque mixto dominado por *Nothofagus dombeyi* después de un disturbio parcial. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83, 335–347.