UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA DE LA SELVA
ESCUELA DE POSGRADO
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN AGROECOLOGÍA
MENCIÓN: GESTIÓN AMBIENTAL

**SUCESIONES DE VEGETACIÓN EN ÁREAS DEFORESTADAS Y
EN PROCESO DE DEGRADACIÓN DEL BOSQUE DE
PROTECCIÓN DE CARPISH CON FINES DE RESTAURACIÓN
ECOLÓGICA**

TESIS

Para optar al grado académico de
MAESTRO EN CIENCIAS EN AGROECOLOGÍA

MENCIÓN: GESTIÓN AMBIENTAL

ANA ELIZABETH MEDINA BAYLÓN

Tingo María – Perú

2019

UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA DE LA SELVA
ESCUELA DE POSGRADO
DIRECCIÓN

"Año de la lucha contra la corrupción y la impunidad"

ACTA DE SUSTENTACIÓN DE TESIS
Nro. 043-2019-EPG-UNAS

En la ciudad universitaria, siendo las 6:00pm, del día miércoles 27 de noviembre del 2019, reunidos en la Sala de Grados de la Universidad Nacional Agraria de la Selva, se instaló el Jurado Calificador a fin de proceder a la sustentación de la tesis titulada:

**"SUCESIONES DE VEGETACIÓN EN AREAS DEFORESTADAS Y EN PROCESO DE
DEGRADACIÓN DEL BOSQUE DE PROTECCIÓN DE CARPISH CON FINES DE
RESTAURACIÓN ECOLÓGICA"**

A cargo del candidato al Grado de Maestro en Ciencias Agroecología, mención: Gestión Ambiental, Ing. ANA MEDINA BAYLON.

Luego de la exposición y absueltas las preguntas de rigor, el Jurado Calificador procedió a emitir su fallo declarando **APROBADO** con el calificativo de **MUY BUENO**.

Acto seguido, a horas 7:50pm. el presidente dio por culminada la sustentación; procediéndose a la suscripción de la presente acta por parte de los miembros del jurado, quienes dejan constancia de su firma en señal de conformidad.

.....
Dr. CASIANO AGUIRRE ESCALANTE
Presidente del Jurado

.....
M.Sc. JOSÉ LÉVANO CRISOSTOMO
Miembro del Jurado

.....
Dr. LADISLAO RUIZ RENGIFO
Miembro del Jurado

.....
Dr. EDILBERTO CHUQUILIN BUSTAMANTE
Asesor

DEDICATORIA

A Dios por ser la fuente de sabiduría y bondad infinita.

A mi familia por ellos soy lo que soy.

A mi madre Anatila Bailón Almada por su abnegación y entrega me ha dado todo lo que soy como persona, mis valores, mis principios, mi carácter, mi empeño, mi perseverancia, mi coraje para conseguir mis objetivos apoyo, consejos, comprensión, amor, es ella quien puso todo de su parte para el logro de mi vida profesional, no tengo palabras como agradecerte simplemente. Mil gracias MADRECITA.

A mi hijita Madián Annita Ríos Medina, mi tesoro más preciado, la razón de mi vida y motor y motivo.

A mi hermano Samuel Medina Baylón, por su confianza, sus consejos y el gran afecto que nos une siendo la fuerza de mi vida.

A mi padre político Older Mario Vásquez Espinoza por su apoyo incondicional y hacer las veces de Padre y Abuelo muy abnegado.

A la memoria de mi padre Aurelio Medina Albornoz quien juntamente con mi madre me trajeron a este mundo me inculcaron ser una persona de bien mediante sus sabios consejos. Desde el cielo siempre estarás junto a mí guiándome por el camino del bien, que Dios te tenga en su gloria.

A mi amiga casi hermana Iliana Janine Pérez Meléndez por todos los momentos compartidos siendo estudiantes y aun siendo profesionales.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Agraria de la Selva a través de la Escuela de Posgrado, especialmente a la mención de Gestión Ambiental, por haberme brindado nuevos conocimientos, técnicos y científicos.

De manera especial quiero expresar mi reconocimiento y gratitud al Dr. Edilberto Chuquilin Bustamante, por su esmero, interés y dedicación al presente estudio a su vez, su asesoramiento científico y apoyo incondicional, ocupándose muchas horas en revisar y sugerir mejoras al mismo.

A los miembros integrantes del jurado: M.Sc. Casiano Aguirre Escalante, M.Sc. José Lévano Crisóstomo e Ing. M.Sc. Ladislao Ruíz Rengifo, por sus orientaciones y valiosos consejos.

Al Proyecto de Investigación Aplicada con financiamiento del canon, sobrecanon y regalías mineras “Modelo de sucesión ecológica en los bosques fragmentados de la cordillera Carpish, Huánuco-Perú” (Resolución N° 127-2014-R-UNAS) por el apoyo en la ejecución de la presente tesis.

ÍNDICE GENERAL

	Pág.
I. INTRODUCCIÓN	1
II. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	4
2.1. Generalidades	4
2.2. Modelo conceptual sobre sucesiones ecológicas	6
III. MATERIALES Y MÉTODOS	11
3.1. Zona de estudio	11
3.1.1. Ubicación	11
3.1.2. Descripción	12
3.2. Metodología.....	13
3.2.1. Selección y ubicación de los puntos de muestreo	13
3.2.2. Muestreo	14
3.2.3. Análisis de datos	16
IV. RESULTADOS	18
4.1. Estructura, composición, y diversidad de especies de plantas en los diferentes estados de sucesión de la vegetación	18
4.2. Propiedades químicas del suelo en los diferentes estados de sucesión de la vegetación	25
4.3. Temperatura del aire y del suelo, la radiación lumínica y humedad relativa en los diferentes estados de sucesión de la vegetación	26

4.4. Propuesta de un modelo de sucesiones ecológicas de la vegetación con fines de restauración ecológica	28
V. DISCUSIÓN	30
5.1. Estructura, composición, y diversidad de especies de plantas en los diferentes estados de sucesión de la vegetación	30
5.2. Propiedades químicas del suelo en los diferentes estados de sucesión de la vegetación	35
5.3. Temperatura del aire y del suelo, la radiación lumínica y humedad relativa en los diferentes estados de sucesión de la vegetación	36
5.4. Propuesta de un modelo de sucesiones ecológicas de la vegetación con fines de restauración ecológica	37
VI. CONCLUSIONES	42
VII. RECOMENDACIONES	44
VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	45
ANEXOS	52

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadros		Pág.
1.	Unidades de vegetación, puntos de muestreo y edad de la vegetación en la zona de estudio	14
2.	Número de familias, riqueza de especies y abundancia de especies por cada edad de vegetación	18
3.	Matriz total de abundancia en las diferentes edades de la vegetación en la zona de estudio del bosque fragmentado de Carpish, localidad de Caracol, microcuenca Chinchao, distrito de Chinchao, provincia y región Huánuco	53
4.	Matriz de abundancia relativa (%) de las formas de vida y especies dominantes en las diferentes edades de la vegetación en la zona de estudio del bosque fragmentado de Carpish, localidad de Caracol, microcuenca Chinchao, distrito de Chinchao, provincia y región Huánuco	57
5.	Matriz de especies con el mayor IVI en las diferentes edades de la vegetación en la zona de estudio del bosque fragmentado de Carpish, localidad de Caracol, microcuenca Chinchao, distrito de Chinchao, provincia y región Huánuco	57
6.	Matriz de abundancia de especies de plantas con mayor IVI en las diferentes edades de la vegetación en la zona	58

de estudio del bosque fragmentado de Carpish, localidad de Caracol, microcuenca Chinchao, distrito de Chinchao, provincia y región Huánuco

7. Matriz del promedio mensual de radiación lumínica, temperatura ambiental, humedad relativa y temperatura del suelo en vegetación de menor de un año hasta mayor de treinta años. 1-J = el número (1, 3, 5, 10, 20, 30) corresponde a la edad de la vegetación y la letra (J, J, A, S), a los meses

ÍNDICE DE FIGURAS

Figuras		Pág.
1.	Ubicación de la zona de estudio y de las parcelas de muestreo	11
2.	Parcela modificada de Whittaker redibujado de STOHLGREN <i>et al.</i> (2000). S = muestreo de suelo	15
3.	Abundancia relativa en porcentaje de las principales formas de vida de plantas en las diferentes etapas sucesionales ..	20
4.	Riqueza e índices de diversidad de especies en diferentes estados sucesionales de vegetación en la zona de estudio del bosque de protección de Carpish	21
5.	Dendrograma de similitud, método de Ward, entre los diferentes estados sucesionales de vegetación en relación a la abundancia total de las especies en la localidad de Caracol del bosque de protección de Carpish	22
6.	Dendrograma de similitud, método de Ward, entre los diferentes estados sucesionales de vegetación en relación a las especies con el mayor índice de valor de importancia relativa en la localidad de Caracol del bosque de protección de Carpish	24
7.	Distribución de la abundancia de 29 especies de plantas con mayor IVI en relación a la edad de la vegetación en el	

	bosque montano de la localidad de Caracol en la zona de estudio del bosque de protección de Carpish	24
8.	Promedios de materia orgánica, pH, P y N en el suelo en los diferentes estados sucesionales de vegetación en la zona de estudio del bosque de protección de Carpish	26
9.	Gradiente del promedio mensual de radiación lumínica, temperatura ambiental, humedad relativa y temperatura del suelo en vegetación de menor de un año hasta mayor de treinta años. 1-J = el número (1, 3, 5, 10, 20, 30) corresponde a la edad de la vegetación y la letra (J, J, A, S), a los meses	27
10.	Modelo simplificado de sucesión ecológica de la vegetación en las áreas degradadas de la localidad de Caracol, bosque de protección de Carpish	29
11.	Vista panorámica de la cuenca Chinchao. A, río Chinchao; B, carretera Central; C, zona de estudio ubicada en la microcuenca Caracol en la margen derecha del río Chinchao	60
12.	Fragmentación del bosque de Carpish sobre los 1500 msnm en la cuenca Chinchao	60
13.	Tala, roza y quema del bosque secundario y primario en la cuenca Chinchao	61

14.	Deforestación en la cabecera de la microcuenca Caracol. La vegetación corresponde a un bosque secundario mayor de 30 años entre 1500 y 2000 msnm	61
15.	Vegetación herbácea menor de un año. Se observa la regeneración de <i>Pteridium aquilinum</i> y de gramíneas y ciperáceas	62
16.	Delimitación de la parcela modificada de Whittaker y muestreo de la abundancia de las especies de plantas herbáceas en un cuadrante metálico de 50 cm x 50 cm en la vegetación de cinco años	62
17.	Vegetación herbácea de tres años. Se observa <i>Pteridium aquilinum</i> y <i>Andropogon bicornis</i>	63
18.	Vegetación herbácea de cinco años. Se observa <i>Andropogon lateralis</i> , <i>A. bicornis</i> , e <i>Imperata brasiliensis</i> ...	63
19.	Vegetación arbustiva de diez años	64
20.	Vegetación arbórea correspondiente a un bosque secundario de veinte años	64
21.	Vegetación arbórea correspondiente a un bosque secundario mayor de treinta años y vértice de la parcela 06	65
22.	Monitoreo de la temperatura ambiental, radiación lumínica y temperatura del suelo en vegetación mayor de treinta años	65
23.	Estación meteorológica automática (EMA) en la parte media de microcuenca Caracol	66

24.	Toma de muestra de suelo en la parcela de vegetación de 5 años	66
-----	---	----

RESUMEN

El estudio se realizó con la finalidad de evaluar las sucesiones de vegetación en las áreas deforestadas y en proceso de degradación del Bosque de Protección de Carpish con fines de restauración ecológica, Huánuco. Se seleccionaron sistemáticamente seis estratos homogéneos de vegetación de diferentes edades. En cada estrato se delimitó una parcela modificada de Whittaker para cuantificar la abundancia de las especies de plantas. Además, se tomaron muestras de suelo y se midieron datos de la radiación lumínica, temperatura ambiental, humedad relativa y temperatura del suelo. Los datos se analizaron mediante el análisis clúster y la ordenación directa unidimensional. Se identificaron cuatro etapas serales; la primera correspondiente a la vegetación herbácea menor e igual a cinco años, la segunda a la vegetación arbustiva de diez años, la tercera y la cuarta a la vegetación arbórea, de veinte años y de mayor de treinta años, respectivamente. Tanto la riqueza de especies como los índices de diversidad tendieron a incrementar gradualmente; mientras que el índice de dominancia disminuyó significativamente. Se identificaron dos microclimas, uno en la vegetación entre menor de uno y cinco años, y otro, entre la de diez y mayor de treinta años. El pH promedio del suelo ha variado de extremadamente ácido a moderadamente ácido y los niveles de materia orgánica, fósforo y nitrógeno incrementaron durante el proceso sucesional. En relación a los patrones de las etapas serales identificadas se ha propuesto un modelo simplificado de sucesiones de vegetación en las áreas deforestadas y en proceso de degradación del Bosque de Protección de Carpish con fines de restauración ecológica.

Palabras claves: sucesión ecológica, etapa seral, bosque montano, Carpish.

ABSTRACT

The study was done with the purpose of evaluating vegetative succession in the deforested areas and the areas in the degradation process in the protected forest in Carpish with the goal of ecological restoration, Huanuco, Peru. Six homogeneous strata of vegetation at different ages were systematically selected. Within each stratum a Whittaker modified plot was marked off in order to quantify the abundance of the plant species. Moreover, soil samples were taken and data for the light radiation, environmental temperature, relative humidity and soil temperature were measured. The data was analyzed using the cluster analysis and the direct unidimensional order. Four seral stages were identified: the first corresponds to the herbaceous vegetation five years old or less, the second to the ten year old shrubby vegetation, the third and fourth to the arboreal vegetation of twenty years and older than thirty years, respectively. The microclimates were identified, one in the vegetation that is less than one and five years of age and the other between those that are ten years old and greater than thirty years old. The average pH level of the soil varied from extremely acidic to moderately acidic and the levels of organic matter, phosphorus and nitrogen increased during the successional process. In relation to the patterns of the seral stages identified, a simplified succession vegetation model was proposed for the deforested areas and the areas in the process of degradation in the protected forest in Carpish with the goal of ecological restoration.

Keywords: ecological succession, seral stage, mountain forest, Carpish.

I. INTRODUCCIÓN

“Las selvas tropicales húmedas han sufrido una intensa deforestación y degradación debido a las actividades antropogénicas y extensas áreas antes cubiertas por estos bosques de elevada diversidad actualmente se encuentran transformadas en campos agropecuarios, bosques secundarios, campos degradados abandonados y, en menor proporción, remanentes aislados de selva” (Ramos y García, 2007). Asimismo, los bosques tropicales lluviosos en las distintas altitudes y latitudes del Perú están sometidos a una elevada y acelerada tasa de deforestación (MINAM, 2009), quedando fragmentados y reducidos a parches, lo cual ha causado tanto la alteración significativa de su estructura y funcionamiento como la fragmentación y pérdida del hábitat.

De igual manera, el bosque tropical lluvioso en el departamento Huánuco y en particular, el bosque montano de Carpish también está sometido a esta misma presión. A nivel regional y local, principalmente los bosques montanos de alta diversidad biológica actualmente se encuentran altamente fragmentados rodeados por una matriz agropecuaria, bosques secundarios de diferentes edades y áreas degradadas abandonadas con vegetación herbácea y arbustiva de diferentes estados sucesionales.

Sin embargo, estos ecosistemas tienen la capacidad de resistencia y de restaurarse en forma natural frente a las perturbaciones en un corto o largo plazo. Tal es así, que un bosque deforestado inicia la restauración de su estructura mediante el proceso de sucesión ecológica. A través de este proceso,

los ecosistemas de bosques tropicales recuperan su estructura desde componentes como los microorganismos, animales y vegetación herbácea hasta el estrato arbóreo (Terradas, 2001).

La información que existe sobre sucesiones en bosques tropicales lluviosos en el Perú y la región es escaso, por lo que, es necesario conocer el proceso de sucesión en áreas deforestadas y en proceso de degradación del bosque montano de Carpish, lo cual contribuirá a la restauración ecológica de estos tipos de ecosistemas. Por lo tanto, los estudios de los cambios temporales sucesionales de la vegetación en estas áreas degradadas sirven de base o modelo para predecir la respuesta a las perturbaciones humanas sobre los ecosistemas, y a la aplicación de medidas correctivas o conservacionistas cuando se crea conveniente. Sin embargo, Ramos y García (2007) indican que “la teoría clásica de la regeneración natural en claros resulta insuficiente para el estudio de la sucesión y la restauración ecológica de selvas en los extensos campos deforestados. Se requieren nuevos principios ecológicos que permitan el desarrollo de tecnologías eficientes para la recuperación de campos degradados en estos tipos de ecosistemas”.

Considerando la problemática antes mencionada, se formuló como hipótesis que la vegetación de las áreas degradadas del bosque montano de Carpish sometida a perturbaciones como la tumba, roza y quema se recuperan mediante distintas etapas de la dinámica sucesional. Al respecto, se planteó los siguientes objetivos:

Objetivo general

- Evaluar las sucesiones de vegetación en las áreas deforestadas y en proceso de degradación del Bosque de Protección de Carpish con fines de restauración ecológica.

Objetivos específicos

- Determinar la estructura, composición, y diversidad de especies de plantas en los diferentes estados de sucesión de la vegetación en las áreas deforestadas y en proceso de degradación del Bosque de Protección de Carpish.
- Determinar las propiedades químicas del suelo (materia orgánica, pH, fósforo y nitrógeno) en los diferentes estados de sucesión de la vegetación.
- Determinar temperatura del aire y del suelo, la radiación lumínica y humedad relativa en los diferentes estados de sucesión de la vegetación.
- Proponer un modelo de sucesiones ecológicas de la vegetación con fines de restauración ecológica.

II. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. Generalidades

Ramos y García (2007), basados en Turner y Corlett (1996), Guevara et al. (2004a) y Laurance (2004), reportan que “muchos paisajes en los bosques tropicales lluviosos se caracterizan por la presencia de fragmentos o parches esparcidos en una matriz de tierras agrícolas, cultivos de coca, pastizales ganaderos, plantaciones forestales y bosques secundarios. El tamaño de los fragmentos es con frecuencia menor que 100 ha y es común que el grado de alteración del ecosistema en el entorno de los fragmentos sea severo”.

En el Perú, “el cambio de cobertura y uso del suelo es un problema que se ha presentado desde tiempos precolombinos (Malleux, 1975; INRENA, 1995b), y en las últimas cuatro décadas este proceso se ha incrementado significativamente. Tal es así que, el departamento Huánuco no escapa de este impacto y más aún, los bosques de la cordillera Carpish, en donde se presentan procesos de cambio de uso del suelo muy rápidos y existe poca información detallada sobre estos procesos”. “Las causas de la reducción y fragmentación de los bosques de Carpish son numerosas y distintas, en magnitud, historia, tendencias y grados de persistencia. Entre estas causas están la deforestación y el cambio de uso del suelo, que en el futuro sólo quedarán remanentes de bosques de poca accesibilidad en una matriz agropecuaria. Entre los efectos de estas causas”, según Herrerías y Benitez (2005), se incluyen a la “pérdida de la variabilidad genética de las poblaciones y la aceleración de su extinción local o

regional, pérdida de la diversidad biológica y reducción de las interacciones biológicas, modificación en la distribución de especies y la disminución de la colonización de nuevos hábitats, alteración de los balances de energía en el ecosistema fragmentado, alteración del ciclo de los nutrientes, y modificación de la humedad, temperatura del suelo y del aire, precipitación, evapotranspiración, entre otros efectos”.

En la actualidad, en “los bosques de la cordillera Carpish se desarrollan sistemas agrícolas (agricultura y floricultura) y pecuarios extensivos que ya están ocupando grandes superficies en esta zona, y para el establecimiento de estos sistemas se utiliza el método de roza, tumba y quema”, y según Bautista et al. (2009), este método es utilizado en toda la región Latinoamericana. Por lo que, es evidente que “la degradación de la cobertura vegetal y del suelo es de alto impacto, lo cual conlleva a un desequilibrio ecológico de consecuencias tal vez irreversibles como la pérdida y fragmentación de hábitat, erosión del suelo, desertificación, pérdida de especies de flora y fauna silvestre, cambios en los regímenes de lluvias, etc”. Esta situación es preocupante si estos cambios en los patrones de cobertura vegetal y de uso del suelo se acentúan significativamente y se asume que en el mediano plazo gran parte de los bosques de Carpish presentarán distintos grados de perturbación.

Sin embargo, los bosques de la cordillera Carpish como ecosistemas tienen propiedades que responden ante las perturbaciones o degradaciones antrópicas o naturales. Estas propiedades, según Maass (2003) y Sanchez

(2005), son la resistencia y la resiliencia, las cuales determinan la estabilidad de los ecosistemas. Estos bosques tienen algún grado de resistencia a los cambios originados por perturbaciones, y tienden a autorecuperarse o restaurarse por su propiedad de resiliencia mediante el proceso de sucesión ecológica.

2.2. Modelo conceptual sobre sucesiones ecológicas

El término sucesión fue introducido, en sentido ecológico, en 1825 por Dureau de la Malle (Terradas, 2001), por lo tanto, es un concepto científico histórico; sin embargo, los conocimientos relacionados con la aplicación práctica del modelo sucesional se han ido actualizando. La teoría clásica de la sucesión fue creada por Clements, quien veía a la sucesión como un proceso determinista (Weaver y Clements, 1950), que se daba de modo convergente a partir de una variedad considerable de estadios iniciales.

La sucesión puede definirse como una “serie de cambios del ecosistema en un área dada, que conduce progresivamente hacia una estructura y composición más complejas de la comunidad, y se caracteriza por el reemplazamiento de unas especies por otras en un lugar dado a través del tiempo; asimismo, la sucesión involucra la inmigración y extinción de especies junto con los cambios de su abundancia relativa” (McNaughton y Wolf, 1984; Begon et al., 1987; Kent y Coker, 1992). Además, Ramírez (1999) explica que “durante el proceso de sucesión en el cual las especies se acomodan paulatinamente sobre un sustrato, se reemplazan aquellas especies generalistas de alta tasa de reproducción, y pioneras en la colonización de sustratos libres,

por especies especialistas de menor tasa de reproducción, pero a su vez competitivamente más fuertes”.

Además, McNaughton y Wolf (1984) explican que “un rasgo común en casi cualquier tipo de sucesión es que la composición de especies cambia rápidamente al comienzo de la sucesión y más lentamente a medida que esta avanza”. Según Begon et al. (1987), por lo regular, “el número de especie presentes en la comunidad aumentará rápidamente cuando se inicia la sucesión, pero se estabiliza eventualmente en un valor más o menos constante, y el cambio que se produce en la riqueza de especies depende de varias propiedades de los ecosistemas”.

“La sucesión ecológica es el proceso de desarrollo del ecosistema en la búsqueda de una mayor productividad, biomasa, complejidad, estabilidad y control del ambiente por los seres vivos. A medida que la vegetación evoluciona, una misma área va siendo ocupada sucesivamente por diferentes comunidades vegetales, tal proceso es denominado sucesión vegetal” (Weaver y Clements, 1950). Además, en una misma zona, a través de esta serie de etapas sucesivas, se llega a una misma etapa final o clímax, sea que comience la sucesión en el agua, sobre roca viva o en suelos denudados. También, Odum (1988) enuncia que “el desarrollo de un ecosistema o sucesión ecológica involucra cambios en la estructura de especies y procesos de la comunidad a través del tiempo. La secuencia completa de comunidades que se sustituyen unas por otras en un área dada se denomina sere o serie; las comunidades relativamente transitorias son llamadas estadios o etapas serales o estadios de

desarrollo o estadios pioneros. El sistema estabilizado terminal es el clímax, el cual persiste, teóricamente, hasta ser afectado por grandes perturbaciones”.

Según Weaver y Clements (1950) y Begon et al. (1987), “la sucesión puede ser primaria, cuando ocurre sobre un sustrato desnudo, como en el caso de rocas, islas recién formadas. En estos casos, la sucesión es el paso de un ambiente físico en su totalidad, afectado por las condiciones circundantes, hasta uno con características netamente bióticas. La sucesión secundaria es la que se da en ecosistemas perturbados, comenzando por los remanentes de vegetación que la perturbación ha dejado. Ocurre en diversas situaciones, tales como incendios forestales, talas o caídas de árboles en el bosque, entre otras. En tales casos, la sucesión parte del potencial biótico superviviente como semillas, plántulas, y algunos adultos. Después del tiempo y pasando por diferentes estados o etapas sucesionales, el ecosistema retorna a un estado que si bien no es el inicial, se parece mucho en su composición a su estado inicial”.

También, Odum (1988) “clasifica a las sucesiones en primarias y secundarias. Las primarias se desarrollan en un sustrato previamente desocupado, por ejemplo un campo de lava; mientras que las secundarias, en un sustrato anteriormente ocupado por una comunidad, por ejemplo un bosque deforestado o un campo agrícola abandonado”.

También, Finegan (1993) “reconoce dos tipos de sucesiones, dependiendo del tipo de sustrato que la vegetación coloniza. Las sucesiones primarias son aquellas que se desarrollan sobre sustratos que nunca antes tuvieron vegetación. Las sucesiones secundarias son aquellas que se

desarrollan en zonas que son abandonadas después que su vegetación natural ha sido completamente eliminada; es decir, se inician más comúnmente en suelos que son cultivados durante un tiempo y luego se abandonan”.

“Muchos mecanismos se relacionan con las sucesiones entre los que se incluye la facilitación, inhibición, tolerancia, herbívoros selectivos, composición inicial, entre otros” (Connell y Slatyer, 1977; Tilman, 1993). Para Clements, “el mecanismo básico que rige los procesos sucesionales es la facilitación” (Weaver y Clements, 1950). En este mecanismo, “cada etapa de la sucesión, cada comunidad de la serie, produce una alteración gradual e inevitable del ambiente, en deterioro propio y a favor de los elementos de la etapa siguiente”. Según Connell y Slatyer (1977) y Tilman (1993), “además de la facilitación, los mecanismos de inhibición y tolerancia explican el proceso sucesional. En el de inhibición, los cambios sólo pueden producirse, debido a perturbaciones, se crean claros en la comunidad que son colonizados por especies de ciclos de vida más largos y más competitivos que las especies pioneras, porque éstas inhiben la germinación y el desarrollo de nuevas especies invasoras. En el de tolerancia, todas las especies que van a aparecer durante la sucesión podrían estar presentes ya en la etapa inicial de colonización, y la secuencia de ocupación por unas u otras especies es estocástica; por lo tanto, una vez iniciado el proceso, las especies con ciclos de vida más largos y crecimiento mayor se irán imponiendo competitivamente”.

“La determinación de las tendencias dinámicas de la vegetación se hace, en fitosociología, sobre la base de diversos tipos de evidencias” (Terradas,

2001). “Las más importantes suelen proceder de los estudios sincrónicos y diacrónicos. En los sincrónicos se estudian parcelas con comunidades claramente distintas que representan las etapas sucesionales y se ordenan en lo que denomina cronosecuencias. Los estudios diacrónicos se realizan en una misma parcela y se hace el seguimiento del proceso sucesional en el tiempo. Este tipo de estudio es casi siempre inviable para analizar sucesiones completas, debido a la duración del proceso en ecosistemas terrestres”.

“Los cambios en la sucesión pueden ser medidos por seguimiento de la abundancia de especies focales” (Inouye et al., 1994; Yao et al., 1999), “por investigación en los cambios en la dominancia de asociaciones de especies o historias de vida de grupos” (Leps, 1987) y “por seguimiento de los cambios en la composición de la comunidad, riqueza de especies o posición en un espacio multidimensional concreto” (Pickett, 1982; Myster y Pickett, 1994). “Las medidas de la heterogeneidad espacial en la composición y abundancia de especies pueden también variar durante la sucesión” (Collins, 1989; Legendre y Fortin, 1989). También, Odum (1969) y Margalef (1991) describieron “los principales cambios a lo largo de la sucesión mediante variables macroscópicas como la producción, la respiración, la relación producción/biomasa, la diversidad y otras, y asociaron los cambios sucesionales a cambios en las características de las especies: Las especies con selección tipo r pertenecen a las etapas iniciales de la sucesión, mientras que las especies con selección tipo k pertenecen a las etapas avanzadas”.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Zona de estudio

3.1.1. Ubicación

El estudio se realizó en la localidad de Caracol, en la microcuenca Chinchao distrito de Chinchao, provincia y departamento Huánuco (Figura 1).

Figura 1. Ubicación de la zona de estudio y de las parcelas de muestreo.

3.1.2. Descripción

De acuerdo a la clasificación ecológica de las zonas de vida de Holdridge (INRENA, 1995a), “la zona de estudio se encuentra en dos zonas de vida, predominando el bosque pluvial – Montano Bajo Tropical (bp-MBT) sobre el bosque muy húmedo – Montano Bajo Tropical (bmh-MBT)”. Altitudinalmente se encuentra entre un rango de 1500 a 2000 msnm.

Según WALSH PERÚ S.A. (2010) “la precipitación, humedad y temperatura promedio anual son 2348.0 mm, 88.7% y 14.4 °C, respectivamente, de acuerdo a los registros de la estación meteorológica de Carpish. La red hidrográfica en esta zona es dendrítica y sus tributarios son de recorrido corto con pendientes fuertes y la microcuenca de mayor extensión es la de Chinchao. Asimismo, según la estación meteorológica del Proyecto Carpish de la Universidad Nacional Agraria de la Selva, ubicada en la localidad de Caracol, se reportan datos específicos de clima de mayo de 2014 a abril del 2015. La temperatura varía entre 17.45 y 18.82°C con un promedio anual de 18.19 °C, la precipitación media mensual varía de 65 a 339.60 mm con un promedio anual de 2362.9 mm y la humedad varía de 79.53 a 91.52 % con un promedio anual de 86.74 %. La estación seca se presenta entre mayo y setiembre y la estación húmeda, entre octubre y abril”.

De acuerdo a la descripción en campo, la zona de estudio presenta dos unidades de vegetación: Área con influencia antrópica y bosque secundario montano. “El área con influencia antrópica corresponde a un área abandonada y con alta presión de pastoreo con ganado vacuno, la cual presenta vegetación

con diferentes estadios sucesionales y suelo con diferentes niveles de degradación, circundantes a los centros poblados Caracol y Challana, y a las áreas de influencia de las carreteras de penetración dentro de la zona de estudio. Asimismo, la zona de estudio esta influenciada por la carretera central. El bosque secundario montano está circundado por el área de influencia antrópica y es la unidad que presenta menor extensión que se distribuye en parches, con árboles emergentes de 20 a 25 de altura, los cuales tienen gran cantidad de epífitas. El incremento de las áreas deforestadas en la zona de estudio se relaciona directamente con la instalación de cultivos de granadilla, aguaymanto y rocoto, y pastizales para el pastoreo de ganado vacuno”.

3.2. Metodología

3.2.1. Selección y ubicación de los puntos de muestreo

“En la zona de estudio se seleccionaron seis estratos homogéneos de vegetación en base a los diferentes estados sucesionales de la vegetación y en relación a las características de suelo” (Terradas, 2001), cuatro en el área de influencia antrópica y dos en el bosque secundario montano. Cada estrato correspondió a vegetación menor de un año, de tres, cinco y diez años en el área de influencia antrópica, y de veinte años y de mayor de treinta años en el bosque secundario montano. En cada estrato se ubicó al azar un punto de muestreo, en el cual se delimitaron las parcelas de muestreo de la vegetación herbácea, arbustiva y arbórea, y para suelo (Figura 1 y Cuadro 1).

Cuadro 1. Unidades de vegetación, puntos de muestreo y edad de la vegetación en la zona de estudio.

Unidad de vegetación	Puntos de Muestreo	Edad de la vegetación (años) - Estrato -	Altitud (msnm)	Pendiente (%)	Coordenadas UTM	
					Este	Norte
	1	< 1	1558	22	383314	8934463
Área con influencia antrópica	2	3	1772	26	383520	8933721
	3	5	1558	30	383369	8934114
	4	10	1677	25	383555	8934157
Bosque secundario montano	5	20	1689	28	383677	8934134
	6	> 30	1835	17	384188	8933800

3.2.2. Muestreo

3.2.2.1. Vegetación y suelo

En cada punto de muestreo, “paralelo a la pendiente se delimitó con rafia una parcela modificada de Whittaker” (Stohlgren et al., 2000) para cuantificar la riqueza, abundancia, frecuencia, diámetro a la altura del pecho (dap) y altura de las especies de plantas y para el muestreo de suelo (Figura 2), entre marzo y diciembre de 2014. “La parcela mide 50 m x 20 m (1,000 m²) para la toma de datos de árboles de dap $\geq$ 10 cm, e incluye: Una subparcela central de 20 m x 5 m para la toma de datos de árboles y arbustos de dap $\geq$ 5 cm y < 10 cm, dos subparcelas de 5 m x 2 m colocadas en las esquinas opuestas de la parcela para la toma de datos de arbustos y árboles con dap $\geq$ 1 cm y < 5 cm, y

diez subparcelas de 2 m x 0.5 m colocadas dentro de la periferia de la parcela para la toma de datos de plantas herbáceas y plántulas de menos de 40 cm de alto”. En cada parcela y subparcelas se tomaron muestras botánicas, las cuales fueron procesadas mediante técnicas convencionales y enviadas a los herbarios de la Universidad Nacional Agraria de la Selva y de la Universidad Nacional de Trujillo para su identificación y conservación respectivas.

También en cada parcela se tomaron en forma sistemática seis muestras de suelo a 20 cm de profundidad, las cuales fueron mezcladas para obtener tres submuestras. Estas submuestras fueron colocadas en bolsas ziploc, se codificaron y se trasladaron al Laboratorio de Análisis de Suelos de la Universidad Nacional Agraria de la Selva para determinar la textura, el porcentaje de materia orgánica, pH y nitrógeno. Asimismo, se tomaron datos de pendiente, altitud y coordenadas UTM.

Figura 2. Parcela modificada de Whittaker redibujado de Stohlgren et al. (2000).

S = muestreo de suelo.

3.2.2.2. Determinación de la temperatura del aire, del suelo, la radiación lumínica y humedad relativa

“En cada estado sucesional de la vegetación se midieron los factores microclimáticos, instalando sensores de medición meteorológica en el centro de la parcela modificada de Whittaker a una altura de 1 m del nivel del suelo para la radiación lumínica, temperatura del aire y humedad relativa, y en los primeros 5 cm del nivel del suelo para la temperatura del suelo (Bahamonde et al., 2011). Se midieron por dos días consecutivos tres veces al día a las 9, 13 y 17 horas ” (Montenegro y Vargas, 2008) de cada semana durante los meses de junio, julio, agosto y setiembre del 2014.

3.2.3. Análisis de datos

Con los datos de riqueza, abundancia, área basal, altura y diversidad de especies de plantas y las variables del suelo se realizó “matrices de doble entrada con valores absolutos y relativos en el programa Microsoft Excel. A partir de estas matrices se obtuvo matrices primarias de especies para procesar los datos en el software libre PAST” (Hammer et al., 2001) usando la técnica de análisis clúster (Método de Ward y UPGMA) para comparar la similitud entre los diferentes estados sucesionales de la vegetación en cuanto a composición y abundancia de especies, y a las propiedades del suelo. Asimismo, se analizó “la diversidad de especies utilizando los índices de Shannon-Wiener y el de equidad, y el índice dominancia con las fórmulas de Magurran” (1989) y Kent & Coker (1992). También se obtuvo “la abundancia absoluta y relativa, frecuencia absoluta y relativa, área basal absoluta y relativa para determinar el índice de

valor de importancia (IVI)", utilizado las fórmulas de Matteucci y Colma (1982), Rangel y Velázquez (1997), y Salvador y Álvarez-Sánchez (2004).

IV. RESULTADOS

4.1. Estructura, composición, y diversidad de especies de plantas en los diferentes estados de sucesión de la vegetación

En la zona de Caracol del bosque de protección de Carpish, durante el estudio del proceso sucesional se registraron 118 especies de plantas con 3266 individuos agrupadas en 51 familias (Cuadro 2). En la vegetación menor de un año, de tres, cinco, diez, veinte y mayor de 30 años se registraron 6, 11, 11, 27, 52 y 60 especies con 600, 875, 709, 365, 288 y 429 individuos agrupadas en 4, 9, 6, 17, 31 y 31 familias, respectivamente.

Cuadro 2. Número de familias, riqueza de especies y abundancia de especies por cada edad de vegetación.

Edad de la vegetación (años)	Número de familias	Número de especies (S)	Número de individuos (N)
<1	4	6	600
3	9	11	875
5	6	11	709
10	17	27	365
20	31	52	288
> 30	31	60	429
Total	52	118	3266

De acuerdo a la composición y abundancia de especies, se han observado los cambios en la abundancia relativa de las principales formas de vida de plantas en las diferentes etapas sucesionales (Figura 3 y Cuadro 4 del Anexo). Las herbáceas fueron inicialmente dominantes, pero después de los cinco años declinaron gradualmente hasta una abundancia relativa de 45.5% en la etapa de mayor de treinta años. Dentro de este grupo de plantas, la abundancia relativa tanto de *Pteridium aquilinum* como de *Melinis minutiflora* presentó variaciones durante los diez primeros años, y la mayor abundancia fue en la etapa de tres años; sin embargo, *Andropogon bicornis* presentó una abundancia relativamente constante en los diez primeros años, que en la etapa de cinco años sólo alcanzó el 8.2%.

Los arbustos en los tres primeros años fueron escasos y luego incrementaron gradualmente hasta una abundancia relativa de 26% en la etapa de diez años, a partir de esta disminuyó hasta 8.4% en la etapa mayor de treinta años. Los árboles fueron escasos en los diez primeros años y luego alcanzaron una abundancia relativa de 47.5 y 45.2% en las etapas de veinte años y de mayor de treinta años, respectivamente.

Figura 3. Abundancia relativa en porcentaje de las principales formas de vida de plantas en las diferentes etapas sucesionales.

Durante el proceso sucesional en la zona de estudio, tanto la riqueza de especies como los índices de diversidad tendieron a incrementar gradualmente y alcanzaron valores significativamente altos entre las etapas sucesionales de veinte y mayor de treinta años, contrario al índice de dominancia de Simpson que tendió a disminuir hasta valores significativamente bajos entre las etapas de diez y de mayor de treinta años (Figura 4). Al primer año de iniciada la sucesión, la riqueza de especies expresado como $\ln S$ fue de 1.79, a los 3 y 5 años 2.40, a los diez años 3.30, a los veinte años 3.95 y a mayor de treinta años de 4.09; asimismo, el índice de Shannon-Wiener incrementó de 1.48 a 3.66 nats/ind del primer año hasta mayor de treinta años, respectivamente. Sin embargo, el índice de Equidad en los dos primeros años disminuyó de 0.83 a

0.63 nats/ind y luego incrementó gradualmente hasta 0.89 nats/ind en la etapa mayor de treinta años. La dominancia de especies presentó valores de 0.26 y 0.29 entre los dos primeros años y luego disminuyó significativamente hasta 0.03 en la etapa de mayor de años.

Figura 4. Riqueza e índices de diversidad de especies en diferentes estados sucesionales de vegetación en la zona de estudio del bosque de protección de Carpish.

El análisis clúster aplicado a los diferentes estados sucesionales de vegetación muestra la formación de cuatro etapas serales y por lo tanto, de cuatro patrones de asociaciones de vegetación durante el proceso de sucesión (Figura 5). La primera etapa seral corresponde a la vegetación de entre menor de un año y cinco años, la segunda a la de diez años, la tercera a la de veinte años, y la cuarta a la vegetación de mayor de treinta años.

Figura 5. Dendrograma de similitud, método de Ward, entre los diferentes estados sucesionales de vegetación en relación a la abundancia total de las especies en la localiad de Caracol del bosque de protección de Carpish.

Estos patrones presentaron diferente composición de especies de plantas, que según el IVI de la abundancia de especies (Figura 6) y su tendencia de distribución (Figura 7) en las diferentes etapas serales, la primera etapa está representada por una asociación de especies herbáceas dominantes como *Andropogon lateralis*, *Imperata brasiliensis*, *A. bicornis*, *Hyptis uncinata* con máximas abundancias de 250, 145, 68 y 58 individuos en la vegetación de cinco años, respectivamente; *Scleria bracteata* con máxima abundancia de 168 individuos en la vegetación menor de un año; *Melinis minutiflora* y *Pteridium aquilinum* con máximas abundancias de 310 y 331 individuos en la vegetación de tres años, respectivamente. Estas especies estuvieron asociadas a arbustos

con escasa abundancia como *Ayapana amigdalina*, *Baccharis trinervis*, *B. latifolia* y *Oreocallis grandiflora*. La segunda etapa está compuesta por una asociación de especies arbustivas dominantes como *O. grandiflora*, *Graffenrieda miconioides* y *Vernonia canescens* con máximas abundancias de 23, 10 y 6 individuos en la vegetación de diez años, respectivamente; esta etapa presentó un estrato herbáceo dominado por *M. minutiflora*, *S. bracteata*, *Hyptis uncinata*, *Pteridium aquilinum* y *Gloxinia sylvatica*; también en esta etapa aparece un árbol pionero *Myrsine oligophylla*. La tercera etapa está compuesta por una asociación de árboles pioneros dominantes como *Trema micrantha*, *Persea caerulea*, *Heliocarpus americanus*, *Psychotria stenostachya*, *Palicourea guianensis*, con máximas abundancias de 12, 4, 9, 5 y 5 individuos, respectivamente; y con un estrato arbustivo en el que domina *Condaminea corymbosa* y *Chusquea scandens*, con máximas abundancias de 7 y 12 individuos, y en el herbáceo *Costus* sp, *Blechnum cordatum*, *Tectaria andina*, *S. bracteata* y *Niphidium longifolium*, con máximas abundancias de 5, 35, 18, 26 y 9 individuos, respectivamente. La cuarta etapa seral esta compuesta por una asociación de árboles dominantes como *Miconia atrofusca*, *Clusia alata*, *Viburnum triphyllum* y *Vismia baccifera*, con abundancias máximas de 21, 17, 11 y 5 individuos, respectivamente; en el estrato arbustivo domina *Miconia calvescens* con 17 individuos y en el herbáceo destacan *Philodendron megalophyllum*, *Peperomia tetraphylla*, *Hymenophyllum lobatoalatum*, *Trichomanes lucens*, *Pearcea purpurea*, *Oxalis dolichopoda*, *Peperomia foliiflora* y *Elaphoglossum moorei*.

Figura 6. Dendrograma de similitud, método de Ward, entre los diferentes estados sucesionales de vegetación en relación a las especies con el mayor índice de valor de importancia relativa (IVI) en la localidad de Caracol del bosque de protección de Carpish.

Figura 7. Distribución de la abundancia de 29 especies de plantas con mayor IVI en relación a la edad de la vegetación en el bosque montano de la localidad de Caracol en la zona de estudio del bosque de protección de Carpish.

4.2. Propiedades químicas del suelo en los diferentes estados de sucesión de la vegetación

Las propiedades químicas del suelo durante el proceso sucesional presentaron variaciones (Figura 8). El pH promedio del suelo presentó variaciones entre extremadamente ácido y fuertemente ácido con un rango de 4.48 a 5.09 a los diez primeros años de iniciada la sucesión, y en los estados sucesionales de veinte y treinta años fue moderadamente ácido con un rango de 5.52 a 6.22. La materia orgánica presentó niveles medios con un rango porcentual de 2.44 a 3.21 en los tres primeros años, y luego se mantuvo relativamente constante en niveles altos con un rango de 4.15 a 4.85 entre las etapas de cinco y de mayor de treinta años. Los niveles de fósforo y nitrógeno incrementaron durante el proceso sucesional; el fósforo en el primer año presentó un nivel promedio muy bajo con un valor de 4.2 ppm, entre los tres y veinte años incrementó de 7.2 a 13.85 cuyo rango está dentro de niveles bajos, y en la etapa de mayor de treinta años presentó un nivel alto con valor promedio de 15.41. El nitrógeno presentó un incremento de 0.11 a 0.20 ppm en los primeros cinco años, cuyo rango está dentro de niveles medios, luego hubo un incremento relativamente estable de 0.19 a 0.25 entre los diez y mayor de treinta años, correspondiendo a niveles altos.

Figura 8. Promedios de materia orgánica, pH, P y N en el suelo en los diferentes estados sucesionales de vegetación en la zona de estudio del bosque de protección de Carpish.

4.3. Temperatura del aire y del suelo, la radiación lumínica y humedad relativa en los diferentes estados de sucesión de la vegetación

Respecto a las variables microclimáticas, tanto “la radiación lumínica como la temperatura del aire y la del suelo tendieron a disminuir al incrementar la edad de la vegetación; mientras que, la humedad relativa tendió a incrementar (Figura 9). Además, la temperatura del aire y la temperatura del suelo presentaron mayor estabilidad que la radiación lumínica y la humedad relativa. Tal es así que, el rango de radiación lumínica fue de 52.4 a 3.3 x 1000 luxes entre la vegetación de cinco años y mayor de treinta años, el de temperatura del aire fue de 27.8 a 19.7°C entre la vegetación de menor de un año y mayor de treinta años, el de humedad relativa fue de 68.8 a 32.3% entre la vegetación

mayor de treinta años y menor de un año, el de la temperatura del suelo fue de 28.8 a 16.4°C entre la vegetación menor de un año y mayor de treinta años”.

Figura 9. Gradiente del promedio mensual de radiación lumínica, temperatura del aire, humedad relativa y temperatura del suelo en vegetación de menor de un año hasta mayor de treinta años. 1-J = el número (1, 3, 5, 10, 20, 30) corresponde a la edad de la vegetación y la letra (J, J, A, S), a los meses.

4.4. Propuesta de un modelo de sucesiones ecológicas de la vegetación con fines de restauración ecológica

La composición y diversidad de especies de plantas (Figura 3 y 4), el análisis clúster (Figuras 5 y 6), y las tendencias de distribución de abundancia de las especies en relación a la edad de la vegetación (Figura 7) han permitido determinar patrones de etapas serales de la sucesión secundaria de la vegetación. En base a estos patrones y a las propiedades químicas del suelo y variables microlimáticas de los diferentes estados de sucesión de la vegetación se ha elaborado una propuesta de modelo simplificado de sucesión vegetal en áreas deforestadas y en proceso de degradación de la localidad de Caracol del bosque de protección de Carpish con fines de restauración ecológica (Figura 10).

Figura 10. Modelo simplificado de sucesión ecológica de la vegetación en áreas deforestadas y en proceso de degradación de la localidad de Caracol, bosque de protección de Carpish.

V. DISCUSIÓN

5.1. Estructura, composición, y diversidad de especies de plantas en los diferentes estados de sucesión de la vegetación

Se ha observado efectos significativos de las actividades antrópicas sobre la dinámica y los patrones de la sucesión vegetal en las áreas deforestadas y en proceso de degradación de la zona de estudio, así como también, la naturaleza y magnitud de estos efectos cambian en el tiempo y espacio (Figuras 5, 6, 7 y 10). En general, la vegetación sometida a perturbaciones como la tala, roza, quema, y pastoreo, presentó variaciones en abundancia, formas de vida y diversidad de especies durante el proceso sucesional (Cuadro 2, Figuras 3 y 4). Tal es así que, el número de especies incrementó de 6 a 118 en un proceso sucesional de hasta más de treinta años (Cuadro 2) y este incremento fue relativamente gradual (Figura 4); asimismo, en las principales formas de vida de las plantas (Figura 3), las herbáceas fueron dominantes en la etapa de los primeros cinco años como *Pteridium aquilinum*, *Melinis minutiflora* y *Andropogon bicornis*, los arbustos presentaron su máxima dominancia en la etapa de diez años y los árboles en las etapas de veinte y mayor de treinta años. Esto indica, según Cook et al. (2005), que “tanto el tiempo desde el sitio de iniciación es el principal determinante de la variación en la composición de la vegetación, como la trayectoria general de la sucesión”. Además, en bosques fragmentados, Yao et al. (1999) y Yao (2001) reportan que “muchos mecanismos pueden explicar los patrones espaciales de sucesión observados, por ejemplo, la colonización

inicial es mas rápida en fragmentos grandes de vegetación y cerrados”; mientras que, Honnay et al. (1999) indica que “los fragmentos pequeños son sensibles a la perturbación y así tienen una germinación baja o alta mortalidad de plántulas”. También “la dinámica de la vegetación puede ser alterada por el herbivorismo” (Ostfeld et al., 1997) y en la zona de estudio, el ganado vacuno y ovino generaría una presión de pastoreo en la vegetación en sucesión, tal como se observa la disminución de la abundancia de herbáceas en la vegetación de cinco años (Figura 3).

Tanto “la riqueza de especies como los índices de diversidad tendieron a incrementar gradualmente hasta las etapas sucesionales de veinte y mayor de treinta años; mientras que el índice de dominancia disminuyó hasta valores significativamente bajos” (Figura 4). En un proceso sucesional, según Huston (1994), “la diversidad de especies aumenta en el tiempo hasta un máximo en etapas intermedias y luego disminuye o tiende a variar relativamente, contrario a la dominancia que en la etapa inicial alcanza un máximo y luego disminuye”. Asimismo, el incremento de la diversidad de especies se explica con lo que postula Begon et al. (1987), que “en una comunidad la diversidad aumenta progresivamente durante las primeras etapas de la sucesión, debido a la invasión progresiva de las especies y luego disminuye en las etapas tardías por la exclusión competitiva”. De igual manera, Cook et al. (2005) reporta que “si la riqueza de especies aumenta durante un proceso sucesional de varios años, indica que la colonización ha superado consistentemente a la extinción”. En consecuencia, en la zona de estudio, las fluctuaciones relativas en la abundancia, riqueza de especies, índices de diversidad y dominancia, se deban

posiblemente tanto a la presión por quema y pastoreo como al clima estacional y microtopografía.

El análisis clúster explicó de manera concreta la formación de cuatro etapas serales en la sucesión secundaria de la vegetación (Figuras 5 y 6). “La primera etapa corresponde a la vegetación herbácea de entre menor de un año y cinco años, la segunda a la vegetación arbustiva de diez años, la tercera a la vegetación arbórea de veinte años, y la cuarta a la vegetación arbórea de mayor de treinta años. Durante el proceso de sucesión, estos patrones de sucesión presentaron diferente composición de especies”. La primera etapa estuvo representada por una asociación de especies herbáceas dominantes como *Andropogon lateralis*, *Imperata brasiliensis*, *A. bicornis*, *Hyptis uncinata*, *Scleria bracteata*, *Melinis minutiflora* y *Pteridium aquilinum*, asociadas a arbustos con escasa abundancia como *Ayapana amigdalina*, *Baccharis trinervis*, *B. latifolia* y *Oreocallis grandiflora*. La segunda compuesta por especies arbustivas dominantes como *O. grandiflora*, *Graffenrieda miconioides* y *Vernonia canescens*, y con un estrato herbáceo dominado por *M. minutiflora*, *S. bracteata*, *Hyptis uncinata*, *Pteridium aquilinum* y *Gloxinia sylvatica*; también en esta etapa aparece un árbol pionero *Myrsine oligophylla*. La tercera compuesta por árboles pioneros dominantes como *Trema micrantha*, *Persea caerulea*, *Heliocarpus americanus*, *Psychotria stenostachya*, *Palicourea guianensis*, con un estrato arbustivo en el que domina *Condaminea corymbosa* y *Chusquea scandens*, y con un estrato herbáceo dominado por *Costus sp*, *Blechnum cordatum*, *Tectaria andina*, *S. bracteata* y *Niphidium longifolium*. La cuarta etapa seral compuesta por árboles dominantes como *Miconia atrofusca*, *Clusia alata*, *Viburnum*

triphyllum y *Vismia baccifera*, con estrato arbustivo en el que domina *Miconia calvescens* y herbáceo en el que destacan *Philodendron megalophyllum*, *Peperomia tetraphylla*, *Hymenophyllum lobatoalatum*, *Trichomanes lucens*, *Pearcea purpurea*, *Oxalis dolichopoda*, *Peperomia foliiflora* y *Elaphoglossum moorei*.

En relación a estos patrones de sucesión, Finegan (1996) ha realizado un “análisis detallado de los primeros cien años de patrones y procesos de sucesión en bosques secundarios de la selva tropical lluviosa, en tres fases. En la primera fase, las áreas abandonadas recientemente son colonizadas por un denso crecimiento de herbáceas, arbustos y lianas y las plántulas de árboles pioneros emergen rápidamente iniciando la segunda fase; contrario a lo observado en el proceso sucesional de la zona de estudio, en el cual la segunda fase esta dominado por arbustos” (Figuras 6 y 7). “En la segunda fase los árboles pioneros de vida corta pueden formar un dosel de bosque en menos de tres años, que bajo la sombra la mayoría de las especies de la primera fase desaparecen. Esta fase puede durar de diez a treinta años. Estos árboles son reemplazados por individuos de árboles pioneros de vida larga en la tercera fase de la sucesión. Para alcanzar el dosel de bosque en diez a treinta años, las especies pioneras de vida larga probablemente siempre colonizan el sitio en los primeros años de la sucesión. La tercera fase, es similar a la segunda, es tan larga como la vida de las especies dominantes, en este caso de 75 a 150 años. Durante este intercambio de dominancia entre especies de árboles pioneros, colonización del sitio por más especies tolerantes a la sombra de todas las formas de vida es probablemente continúa”. Finegan (1996) asume que “dos factores principales son

la base de una sucesión: 1) el conjunto de diferencias intercorrelacionadas de la tasa de crecimiento, tolerancia a la sombra, la longevidad y el tamaño en la madurez entre las especies, la mayoría de las cuales colonizan el sitio poco después de su abandono, y 2) la competencia entre individuos de estas especies". También, Johnston y Odum (1956) reportan que "las especies tienen un rango de ocurrencia muy definido en cada etapa sucesional, pero algunas persisten a través de varias etapas sucesionales que implican la mayor parte del periodo de tiempo necesario para desarrollar una etapa de clímax o estable". En este estudio *Scleria bracteata*, *Blechnum cordatum*, *Hyptis uncinata* y *Oreocallis grandiflora* fueron encontrados en la mayoría de etapas sucesionales. Asimismo, Odum (1988) basado en los estudios de Oosting (1942), Keever (1950) y Johnston y Odum (1956), ilustra que las etapas sucesionales en una sucesión secundaria en campos agrícolas abandonados en la región de Piedemonte de Georgia de Estados Unidos, corresponden a una etapa de uno a tres años con vegetación herbácea dominada por gramíneas, la segunda etapa de tres a veinte años con vegetación arbustiva asociada con gramíneas, la tercera etapa de veinticinco a cien años con bosque de pinos y la cuarta etapa de más de cincuenta años con vegetación correspondiente a un clímax forestal de *Quercus-Carya*.

Además, este aporte de los resultados explica que las tendencias de "estos patrones de etapas serales no solo se relacionan con la edad de la sucesión, sino con las características edafológicas" (Grime, 2001; Clark, 2002), las adaptaciones al estrés (Sarmiento et al., 2003) y, es inducible también a las

condiciones climáticas en la estación seca y lluviosa y fisiográficas donde se desarrolla el proceso sucesional y del grado y tiempo de influencia de las perturbaciones.

5.2. Propiedades químicas del suelo en los diferentes estados de sucesión de la vegetación

Durante el proceso sucesional, las propiedades químicas del suelo presentaron variaciones (Figura 8). Por lo tanto, “tomando en cuenta los rangos de variación de estas propiedades” (Bazán, 1996), “el pH promedio del suelo ha variado de extremadamente ácido a fuertemente ácido en los diez primeros años de la sucesión, y en los estados sucesionales de veinte y treinta años fue moderadamente ácido. La materia orgánica presentó niveles medios en los tres primeros años y luego se mantuvo relativamente constante en niveles altos entre las etapas de cinco y de mayor de treinta años. Los niveles de fósforo y nitrógeno incrementaron durante el proceso sucesional”; el fósforo entre el primer año y los veinte años ha variado de un nivel promedio muy bajo a un nivel bajo y en la etapa de mayor de treinta años presentó un nivel alto. El nitrógeno presentó niveles medios en los primeros cinco años, y entre los diez y mayor de treinta años, niveles altos. Esto indica una variación significativa en las propiedades del suelo durante el proceso sucesional en los primeros cinco años, lo cual se explica con lo que postula Robinson et al. (1992), que “después de los cinco años de sucesión no hay efectos significativos de la vegetación en la humedad del suelo, depósito de nutrientes, o en la tasa de mineralización del nitrógeno”. Odum (1988) explica que “tendencias importantes en el desarrollo sucesional involucra

un aumento en el almacenamiento y ciclo de nutrientes importantes como el nitrógeno, fósforo y calcio”. También, Vitousek y Reiners (1975) observaron que “los nutrientes biogénicos probablemente serán retenidos dentro del sistema a medida que la biomasa se acumula durante los estadios iniciales de la sucesión, mientras que en los estadios finales la retención es baja”. Además, Cook et al. (2005) indica que “otros factores como la tasa de fotosíntesis varía con el tipo de vegetación, la tasa de descomposición de la hojarasca varía estacionalmente, lo que sugieren la existencia de efectos abióticos emergentes del tipo de vegetación”.

5.3. Temperatura del aire y del suelo, la radiación lumínica y humedad relativa en los diferentes estados de sucesión de la vegetación

Las variables microclimáticas (Figura 9) de estas áreas varían ampliamente en el espacio y tiempo y de acuerdo a la estructura del mosaico de vegetación puede observarse en la zona. La temperatura del aire y del suelo, humedad relativa y la radiación lumínica presentaron variaciones mensuales significativas en la vegetación de diferentes edades y en cada etapa sucesional. Es decir, “tanto la radiación lumínica como la temperatura del aire y la del suelo tendieron a disminuir al incrementar la edad de la vegetación; mientras que, la humedad relativa tendió a incrementar. Además, la temperatura del aire y la del suelo presentaron mayor estabilidad que la radiación lumínica y la humedad relativa. Según estos resultados, durante el proceso sucesional se generó dos microclimas bien definidos: un microclima entre la vegetación menor de uno y cinco años, caracterizado por valores altos de la temperatura del aire y del suelo y de la radiación lumínica, y valores bajos de la humedad relativa, debido a que

tuvo escasa cobertura vegetal; y otro entre la vegetación de diez a mayor de treinta años, caracterizado por valores bajos de la temperatura del aire y del suelo y de la radiación lumínica, y valores altos de la humedad relativa, debido a que tuvieron cobertura arbustiva y arbórea. En consecuencia, la vegetación arbustiva y arbórea serían las encargadas de amortiguar las variaciones extremas de temperatura, humedad y radiación, en comparación a la vegetación entre menor de uno y cinco años que no es capaz de amortiguar las condiciones ambientales extremas por presentar escasa cobertura, tal como indica Montenegro y Vargas (2008). Estudios similares fueron reportados por Del Pozo et al. (1989), quienes determinaron una zonación microclimática por efecto de la vegetación arbustiva en un matorral, en la cual encontraron que el flujo de radiación fue considerablemente menor que en los sitios abiertos sin vegetación y también fueron menores la evaporación potencial y las temperaturas del aire y del suelo”.

5.4. Propuesta de un modelo de sucesiones ecológicas de la vegetación con fines de restauración ecológica

El análisis clúster (Figuras 5 y 6) y las tendencias de distribución de abundancia de las especies en relación a la edad de la vegetación (Figura 7) ha permitido presentar un modelo simplificado de sucesión ecológica de la vegetación en las áreas degradadas de la localidad de Caracol del bosque de protección de Carpish con fines de restauración ecológica (Figura 10). En la actualidad, en esta zona, grandes áreas de bosque primario montano han sido convertidas en bosque secundario y el estado de estos bosques secundarios no es permanente, porque éstos pueden recuperarse de perturbaciones a través de

del proceso de sucesión ecológica. Se ha observado que la estructura de la vegetación y la composición de especies después de la perturbación difieren ampliamente entre bosques secundarios (Figuras 5, 6, 7 y 10), dependiendo del tipo de perturbación, del tiempo transcurrido desde la perturbación y de las condiciones locales del sitio. Debido a esto, se hace muy difícil predecir los efectos de las perturbaciones en los futuros cambios en la composición de especies.

Este es un modelo de sucesión vegetal para las áreas deforestadas y en proceso de degradación que han pertenecido a un bosque montano donde la deforestación por tumba, roza y quema es el principal agente de perturbación, la cual se practica por la población local para la instalación de cultivos y pastizales. Las comunidades vegetales son definidas por sus especies dominantes como hierbas, arbustos o árboles, las que son diferentes en cada etapa sucesional (Figuras 5, 6 y 7). Asimismo, la variación en las condiciones microclimáticas (Figuras 9) de estas áreas refleja básicamente variación en la humedad relativa, temperatura del suelo y del aire, radiación lumínica, pero también se podría considerar variaciones en la exposición de la pendiente, tipo de suelo (Figura 8), etc. Todos estos factores varían ampliamente en el espacio y tiempo y de acuerdo a la estructura del mosaico de vegetación puede observarse en la zona, donde tipos diferentes de comunidades vegetales son derivados de estados sucesionales tempranos con una similar composición de especies (Figura 10).

Se ha observado que, en las áreas de cultivos y pastizales abandonadas, las especies herbáceas pioneras que tienen la capacidad para recolonizar inmediatamente debido a la invasión de propágulos dispersados por el viento son *Pteridium aquilinum*, *Andropogon bicornis*, *A. lateralis*, *Melinis minutiflora*, *Hyptis uncinata* e *Imperata brasiliensis*. Similar capacidad colonizadora tiene las especies arbustivas pioneras como *Baccharis trinervis*, *B. latifolia*, *B. nítida* y *Vernonia canescens*. Las especies arbustivas pioneras *Oreocallis grandiflora*, *Graffenrieda miconioides*, *Tibouchina longifolia* y las especies de árboles pioneros *Myrsine oligophylla*, *M. coriacea* recolonizan estas áreas por invasión de semillas dispersadas por el ganado (Figura 10).

Depende de estas variaciones microclimáticas para que estas áreas presenten un bosque secundario de diferente composición. Por ejemplo, un bosque de veinte años está dominado por árboles pioneros como *Trema micrantha*, *Persea caerulea*, *Heliocarpus americanus* y un bosque de más de treinta años por árboles pioneros como *Miconia atrofusca*, *Clusia alata*, *Viburnum triphyllum* y *Vismia baccifera*. Estos tipos de bosques también pueden presentar algunas especies de árboles de bosque primario como *Hedyosmum scabrum*, *H. spectabile*, *Nectandra reticulata*, *N. membranacea*, *N. acutifolia*, *Podocarpus oleifolius*, entre otras especies.

El modelo ilustrado en la Figura 10 es una aplicación del modelo propuesto por Armesto y Pickett (1985), en el cual se describe las causas, procesos y mecanismos involucrados en una sucesión secundaria. La causa general de la sucesión es la disponibilidad de sitios deforestados y de especies

inmigrantes, la diferencia entre especies para adaptarse, las características del sitio deforestado y las especies ya establecidas. Los procesos que contribuyen a las causas son la perturbación, inmigración, disponibilidad de recursos, competencia, herbivoría o mutualismo. Los mecanismos son las características especie-específicas y sitio-específicas que determinan las interacciones que ocurren entre organismos en un momento y lugar dados. Para entender el modelo propuesto, Armesto y Pickett (1985) manifiestan que los cambios en la vegetación después de la perturbación son el resultado del rebrote o recolonización por las mismas especies que estuvieron presentes antes de la perturbación, y la total comprensión de la sucesión requiere tanto del esclarecimiento de los patrones de cambio de comunidades a través del tiempo como de la determinación del mecanismo del recambio o reemplazo de especies.

Este estudio es el inicio para comprender las sucesiones ecológicas que ocurren en ecosistemas de la selva alta y en los bosques montanos fragmentados de Carpish. Asimismo, determinar modelos de sucesión ecológica y entender sus procesos y mecanismos en diversos ambientes no solo resulta importante para la teoría ecológica, sino que es indispensable para la ecología de la restauración, y así establecer las bases científicas para la restauración de los ecosistemas y agroecosistemas de la región. Siendo la sucesión de la vegetación un mecanismo de restauración natural, es indispensable conocer cuál es el ritmo en que ocurre en los diferentes ecosistemas y bajo distintos tipos y regímenes de perturbación. Es decir, el estudio del proceso de sucesiones no sólo es importante en sí mismo, sino que proporciona las bases para el entendimiento de diferentes modelos aplicados a la restauración ecológica. El

proceso puede manipularse a fin de orientar la composición de especies plantas de un área según los fines de la misma y acelerar el proceso de sucesión con la finalidad de generar un modelo de restauración ecológica de áreas degradadas. Además, en ecosistemas cuyas actividades implican un drástico deterioro del substrato edáfico, tal es el caso de los bosques fragmentados de Carpish, y la consiguiente reducción de la productividad del sistema, ni la sucesión secundaria puede, en el largo plazo, recuperar la productividad, o en general, la integridad del mismo.

VI. CONCLUSIONES

1. El número de especies incrementó gradualmente de 6 a 118 en un proceso sucesional de hasta más de treinta años y las principales formas de vida de las plantas fueron las herbáceas que dominaron en la etapa de los primeros cinco años como *Pteridium aquilinum*, *Melinis minutiflora* y *Andropogon bicornis*, los arbustos presentaron su máxima dominancia en la etapa de diez años y los árboles en las etapas de veinte y de mayor de treinta años.
2. Tanto la riqueza de especies como los índices de diversidad tendieron a incrementar gradualmente hasta las etapas sucesionales de veinte y de la de mayor de treinta años: La riqueza de especies de 1.79 a 4.09, el índice de Shannon de 1.48 a 3.66 nats/ind., el índice de equidad de 0.83 a 0.89; mientras que el índice de dominancia disminuyó hasta valores significativamente bajos, de 0.26 a 0.03.
3. Se determinó la formación de cuatro etapas serales en la sucesión secundaria de la vegetación. La primera etapa corresponde a la vegetación herbácea de entre menor de un año y cinco años, con las especies dominantes *Andropogon lateralis*, *Imperata brasiliensis*, *A. bicornis*, *Hyptis uncinata*, *Scleria bracteata*, *Melinis minutiflora* y *Pteridium aquilinum*; la segunda a la vegetación arbustiva de diez años, con las especies dominantes *Oreocallis grandiflora*, *Graffenrieda miconioides* y *Vernonia canescens*; la tercera a la vegetación arbórea de veinte años, con las especies dominantes *Trema micrantha*, *Persea caerulea*, *Heliocarpus*

americanus, *Psychotria stenostachya* y *Palicourea guianensis*; y la cuarta a la vegetación arbórea de mayor de treinta años, con las especies dominantes *Miconia atrofusca*, *Clusia alata*, *Viburnum triphyllum* y *Vismia baccifera*.

4. La temperatura del aire y del suelo, la radiación lumínica y la humedad relativa promedio mensual presentaron variaciones significativas entre la vegetación menor de un año hasta de la de mayor de treinta años. La temperatura del aire disminuyó de 27.8 a 19.7°C y la del suelo, de 28.8 a 16.4°C, y la radiación lumínica disminuyó de 52400 a 3300 luxes; mientras que, la humedad relativa incrementó de 32.3 a 68.8%. Se generó dos microclimas bien definidos durante el proceso sucesional; un microclima en la vegetación entre menor de uno y cinco años, y otro, en la vegetación entre diez y mayor de treinta años.
5. Durante el proceso sucesional el pH promedio del suelo ha variado de extremadamente ácido (4.48) a fuertemente ácido (5.09) en los diez primeros años de la sucesión, y en los estados sucesionales de veinte y treinta años fue moderadamente ácido (6.22). La materia orgánica presentó niveles medios (3.21%) en los tres primeros años y luego se mantuvo relativamente constante en niveles altos (4.85%) entre las etapas de cinco y de mayor de treinta años. Los niveles de fósforo y nitrógeno incrementaron durante el proceso sucesional; el fósforo entre el primer año y los veinte años ha variado de un nivel promedio muy bajo (4.2 ppm) a un nivel bajo (13.85 ppm) y en la etapa de mayor de treinta años presentó un nivel alto (15.41 ppm). El nitrógeno presentó niveles medios en los primeros

cinco años (0.20 ppm), y entre los diez y mayor de treinta años, niveles altos (0.25 ppm).

6. En base a la estructura, composición y diversidad de especies de plantas, las propiedades químicas del suelo y variables microclimáticas de los diferentes estados de sucesión de la vegetación se ha propuesto un modelo simplificado de sucesión ecológica de la vegetación en las áreas degradadas de la localidad de Caracol del bosque de protección de Carpish con fines de restauración ecológica.

VII. RECOMENDACIONES

1. Realizar estudios de sucesiones ecológicas en los diferentes tipos de bosques tanto en las yungas como en la llanura amazónica de Huánuco.
2. Realizar estudios sobre los diferentes tipos de degradación que presentan los bosques fragmentados tanto en las yungas como en la llanura amazónica de Huánuco.
3. Determinar las áreas prioritarias para la restauración ecológica con fines de mejoramiento de los servicios ecosistémicos y la conectividad del paisaje tanto en las yungas como en la llanura amazónica de Huánuco.
4. Realizar estudios con las especies potenciales para la restauración indicadas en el modelo de sucesión ecológica, las cuales son *Cecropia engleriana*, *Chusquea scandens*, *Clusia alata*, *Clusia ducioides*, *Condaminea corymbosa*, *Hedyosmum spectabile*, *Heliocarpus americanus*, *Miconia atrofusca*, *Miconia barbeyana*, *Miconia calvescens*, *Palicaurea guianensis*, *Persea caerulea*, *Podocarpus oleifolius*, *Psychotria stenostachya*, *Toxicodendron striatum*, *Trema micrantha*, *Viburnum triphyllum*, *Vismia baccifera*.

VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Armesto, J.J., Pickett, S.T.A. 1985. A mechanistic approach to the study of succession in the Chilean matorral. *Rev.Chil.Hist.Nat.* 58: 9-17.
- Bahamonde, H., Peri, P., Pastur, M., Lencinas, M. 2011. Variaciones microclimaticas en bosques primarios y bajo uso silvopastoril de *Nothofagus antártica* en dos clases de sitio en Patagonia Sur. UNPA. Santa Cruz. 1-7 p.
- Bautista, F., Díaz-Castelazo, C., García-Robles, M. 2009. Changes in soil macrofauna in agroecosystems derived from low deciduous tropical forest on leptosols from karstic zones. *Tropical and Subtropical Agroecosystems.* 10: 185 – 197.
- Bazan, R. 1996. Manual para el análisis químico suelos, aguas, plantas. Universidad Nacional Agraria la Molina, Fundación Perú. Fundación para el Desarrollo Agrario. Lima, Perú.
- Begon, M., Harper, J.L., Townsend, C.R. 1987. *Ecology: Individuals, populations and communities.* Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Clark, D. B. 2002. Los factores edáficos y la distribución de las plantas. *En: Ecología y conservación de bosques neotropicales.* Libro Universitario Regional. Ed. por M. Guriguata, G. Kattan. Cartago, Costa Rica. p. 193 – 221.

- Collins, S.L. 1989. Experimental analysis of patch dynamics and community heterogeneity in tallgrass prairie. *Vegetatio*. 85: 57-66.
- Connell, J.H., Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The Amer. Natur.* 111: 1119-1144.
- Cook, W.M., Yao, J., Foster, B.L., Holt, R.D., Patrick, L.B. 2005. Secondary succession in an experimentally fragmented landscape: community patterns across space and time. *Ecology*. 86(5): 1267-1279.
- Del Pozo, A., Fuente, E., Hajek, E., Molina, J. 1989. Zonación microclimáticas por efecto de los manchones de arbustos en el matorral de Chile Central. p 87-93.
- Finegan, B. 1993. Procesos dinámicos en bosques naturales tropicales. Curso de bases ecológicas para la producción sostenible. CATIE. Turrialba, Costa Rica.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Tree*. 11: 119-124.
- Grime, J. P. 2001. Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties. Chichester, John Wiley & Sons.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontological Electronica* 4(1): 1-9.

- Herrerías, Y., Benítez, J. 2005. Consecuencias de la fragmentación de los ecosistemas. Pp. 114-121. En: Sánchez, O., E. Peters, R Márquez, E. Vega, G. Portales, M. Valdez y D. Azuara (Eds.). Temas sobre restauración ecológica. Diplomado en restauración ecológica. 2005. INE. México.
- Honnay, O., Endels, P., Vereecken, H., Hermy, M. 1999. The role of patch area and habitat diversity in explaining native plant species richness in disturbed suburban forest patches in northern Belgium. *Diversity and Distributions*. 5: 129-141.
- Huston, M.A. 1994. *Biological diversity*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Inouye, R.S., Alison, T.D., Johnson, N.C. 1994. Old field succession on a Minnesota sand plain: effects of deer and other factors on invasion by trees. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 121: 266-276.
- INRENA. 1995a. Mapa ecológico del Perú. Guía explicativa. Lima, Perú.
- _____. 1995b. Mapa forestal del Perú. Guía explicativa. Lima, Perú.
- Jaksic, F., Marone, L. 2007. *Ecología de comunidades*. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago de Chile, Chile.
- Johnston, D.W., Odum, E.P. 1956. Breeding bird populations in relation to plant succession on the Piedmont of Georgia. *Ecology*. 37(1): 50-62.
- Kent, M., Coker, P. 1992. *Vegetation description and analysis: a practical approach*. Belhaven Press. London.
- Legendre, P., Fortin, M.J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*. 80: 107-138.

- Leps, J. 1987. Vegetation dynamics in early old field succession: a quantitative approach. *Vegetatio*. 72: 2694-2705.
- Maass, M. 2003. Principios generales sobre manejo de ecosistemas. Pp. 117-135. *En: Sánchez, O., E. Vega, E. Peters y O. Monroy-Vilchis (Eds.). Conservación de ecosistemas templados de montaña en México. Diplomado en conservación, manejo y aprovechamiento de vida silvestre. 2003. INE. México.*
- Magurran, A.E. 1989. Diversidad ecológica y su medición. Ediciones VEDRA. Barcelona, España.
- Malleux, J. 1975. Mapa Forestal del Perú. Memoria Explicativa. Lima, Perú.
- Margalef, R. 1991. Ecología. Barcelona, España, Ediciones Omega, S.A.
- Matteucci, S.D., Colma, A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Monografía Científica N° 22, Serie de Biología. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C.
- McNaughton, S.J., Wolf, L.L. 1979. General ecology. New York, Holt, Rinehart and Winston.
- MINAM. 2009. Mapa de Deforestación de la Amazonía Peruana – 2000. Memoria Descriptiva. Lima, Perú.
- Montenegro, A., Vargas, O. 2008. Caracterización de bordes de bosque altoandino e implicaciones para la restauración ecológica en la reserva forestal de Cogua, Bogotá. 1542-1556 p.

- Myster, R.W., Pickett, S.T.A. 1994. A comparison of rate o succession over 18 tr in 10 contrasting old fields. *Ecology*. 75: 387-392.
- Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*. 164: 262-270.
- Odum, E.P. 1988. *Ecologia*. Rio de Janeiro, Brasil, Editora Guanbara Koogan S.A.
- Ostfeld, R.S., Manson, R.H., Canhan, C.D. 1997. Effects of rodents on survival of tree seeds and seedlings invading old fields. *Ecology*. 78: 1531-1542.
- Pickett, 1982. Population patterns through twenty years of old field succession. *Vegetatio*. 49: 45-59.
- Ramírez, A. 1999. *Ecología Aplicada*. Santa Fe de Bogotá, Colombia, Fundación Universidad de Bogotá.
- Ramos, M., García, X. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Bol.Soc.Bot.Méx.* 80 (Suplemento): 69-84.
- Rangel-Ch., J.O., Velázquez, A. 1997. Métodos de estudio de la vegetación. *En: Rangel-Ch., J.O., Lowy-C., P.D. y Aguilar-P., M. (Eds.). Colombia Diversidad Biótica II: 59-87*. Edit. Guadalupe Ltda. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Santa Fe de Bogotá, Colombia.
- Robinson, G.R., Holt, R.D., Gaines, M.S., Hamburg, S.P., Johnson, M.L., Fitch, H.S., Martinko, E.A. 1992. Diverse and contrasting effects of habitat fragmentation. *Science*. 257: 524-526.

- Salvador, J., Álvarez-Sánchez, J. 2004. Flora y vegetación. *En*: Bautista et al. (Eds.). Técnicas de muestreo para manejadores de recursos naturales. UNAM, Universidad Autónoma de Yucatán, CONACYT, INE. México.
- Sánchez, O. 2005. Restauración ecológica: algunos conceptos, postulados y debates al inicio del siglo XXI. Pp. 15-29. *En*: Sánchez, O., E. Peters, R Márquez, E. Vega, G. Portales, M. Valdez y D. Azuara (Eds.). Temas sobre restauración ecológica. Diplomado en restauración ecológica. 2005. INE. México.
- Sarmiento, L., Llambi, L. D., Escalona, A., Marquez, J. 2003. Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession of the high tropical Andes. *Plant Ecology*. 166 (1): 145-156.
- Stohlgren, T. J., Owen, A. J., Lee, M. 2000. Monitoring shifts in plant diversity in response to climate change: a method for landscapes. *Biodiversity and Conservation*. 9: 65-86.
- Terradas, J. 2001. *Ecología de la vegetación: de la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes*. Barcelona, España, Ediciones Omega, S.A.
- Tilman, D. 1993. Community diversity and succession: the roles of competition, dispersal and habitat modification. *In*: *Biodiversity and ecosystem function*. Ed. by E.D. Schulze, H.A. Mooney. Springer-Verlag, Berlin, Germany. p. 327-344.
- Vitousek, P.M., Reiners, W.A. 1975. Ecosystem succession and nutrient retention: a hypothesis. *BioScience*. 25(6): 376-381.

- WALSH PERÚ S.A. 2010. Modificación del Estudio de Impacto Ambiental del Proyecto Central Hidroeléctrica Chaglla. Volumen I EIA. Lima, Perú.
- Weaver, J.E., Clements, F.E. 1950. Ecología vegetal. Buenos Aires, Argentina, Ediciones Acme Agency, S.R.L.
- Yao, J., Holt, R.D., Rich, P.M., Marshall, W.S. 1999. Woody plant colonization in an experimentally fragmented landscape. *Ecography*. 22: 715-728.
- Yao, J. 2001. Patterns and impacts of woody plant colonization in an experimentally fragmented old field. Dissertation. University of Kansas, Lawrence, Kansas, USA.

ANEXOS

1. Matrices de diversidad y abundancia de especies de plantas

Cuadro 3. Matriz total de abundancia en las diferentes edades de la vegetación en la zona de estudio del bosque fragmentado de Carpish, localidad de Caracol, microcuenca Chinchao, distrito de Chinchao, provincia y región Huánuco.

Nombre Científico	Edad de la vegetación					
	< 1 año	3 años	5 años	10 años	20 años	> 30 años
<i>Aiphanes deltoidea</i>						1
<i>Allophylus peruvianus</i>						2
<i>Andropogon bicornis</i>	24	57	58	8		
<i>Andropogon lateralis</i>			250	7		
<i>Anthurium carpishense</i>					2	
<i>Anthurium incurvatum</i>						8
<i>Ayapana amygdalina</i>			36			
<i>Baccharis chilco</i>				11		
<i>Baccharis latifolia</i>	8		2	10	2	
<i>Baccharis nítida</i>				4		
<i>Baccharis trinervis</i>			11	7		
<i>Banara guianensis</i>					2	
<i>Begonia cyathophora</i>						3
<i>Begonia monadelphica</i>					3	
<i>Blechnum cordatum</i>				25	35	6
<i>Borreria capitata</i>		8		7		
<i>Brunellia carpishensis</i>					1	
<i>Calopogonium mucunoides</i>		19				
<i>Cavendishia bracteata</i>					1	
<i>Cecropia andina</i>					1	
<i>Cecropia engleriana</i>					3	
<i>Chusquea sp</i>					12	3
<i>Cinchona hirsuta</i>						2
<i>Cinnamomum heterotepalum</i>						2
<i>Cissus verticillata</i>		2				
<i>Clarisia biflora</i>					1	
<i>Clethra ferruginea</i>						6
<i>Clusia alata</i>					18	18
<i>Clusia ducuoides</i>						4
<i>Clusia minor</i>				4		
<i>Collaea speciosa</i>				6		
<i>Gloxinia sylvatica</i>				20		
<i>Condaminea corymbosa</i>					7	
<i>Costus sp</i>						5

<i>Cyathea caracasana</i>					4	9
<i>Cyperus aggregatus</i>	200					
<i>Duranta sprucei</i>				2		
<i>Elaphoglossum moorei</i>					1	8
<i>Elaphoglossum rimbachii</i>				2		
<i>Epidendrum carpishense</i>					3	
<i>Erythroides sp</i>					1	
<i>Ficus máxima</i>					2	
<i>Fragaria vesca</i>						2
<i>Furcraea occidentalis</i>				3		
<i>Geonoma weberbaueri</i>						1
<i>Graffenrieda miconioides</i>				13	1	
<i>Guarea kunthiana</i>						8
<i>Guzmania xipholepis</i>						3
<i>Hedyosmum angustifolium</i>						7
<i>Hedyosmum dombeyanum</i>						3
<i>Hedyosmum peruvianum</i>						2
<i>Hedyosmum racemosum</i>						3
<i>Hedyosmum scabrum</i>						9
<i>Hedyosmum spectabile</i>				2	6	16
<i>Heliocarpus americanus</i>					10	
<i>Hymenophyllum lobatoalatum</i>						21
<i>Hyptis uncinata</i>		24	68	40		
<i>Imperata brasiliensis</i>		108	145			
<i>Inga adenophylla</i>					6	3
<i>Inga hirsutissima</i>						1
<i>Melinis minutiflora</i>	140	310	53	68		
<i>Miconia amplexicaulis</i>				2		1
<i>Miconia barbeyana</i>					3	3
<i>Miconia carpishana</i>						3
<i>Miconia calvescens</i>						17
<i>Miconia caerulea</i>						2
<i>Miconia atrofusca</i>						21
<i>Munnozia senecionides</i>						2
<i>Myrsine coriacea</i>				6	1	
<i>Myrsine oligophylla</i>				1	1	
<i>Nectandra acutifolia</i>					5	2
<i>Nectandra lineatifolia</i>					3	3
<i>Nectandra membranacea</i>					6	15
<i>Nectandra reticulata</i>					3	21
<i>Niphidium longifolium</i>					9	1
<i>Ocotea obovata</i>					6	

<i>Oreocallis grandiflora</i>			3	30		
<i>Oreopanax pavonii</i>						1
<i>Oxalis dolichopoda</i>						17
<i>Palicaurea guianensis</i>					5	
<i>Palicourea nigricans</i>					8	
<i>Passiflora sp</i>					2	
<i>Pearcea purpurea</i>						13
<i>Peperomia acuminata</i>					3	
<i>Peperomia foliiflora</i>						13
<i>Peperomia leuconeura</i>					4	2
<i>Peperomia macrostachya</i>					1	
<i>Peperomia rhombea</i>						7
<i>Peperomia tetraphylla</i>						20
<i>Persea caerulea</i>					4	
<i>Philodendron ernestii</i>						1
<i>Philodendron megalophyllum</i>						26
<i>Piper acutifolium</i>						7
<i>Piper aduncum</i>					1	
<i>Piper arboreum</i>					1	
<i>Pleurothallis sp</i>					1	
<i>Podocarpus oleifolius</i>						2
<i>Pourouma cecropiifolia</i>					3	
<i>Pourouma minor</i>						1
<i>Psychotria boliviana</i>				2		
<i>Psychotria stenostachya</i>					8	2
<i>Pteridium aquilinum</i>	60	331	12	18		
<i>Rhodospatha latifolia</i>						1
<i>Rubus robustus</i>		6				
<i>Scleria bracteata</i>	168	8	71	53	26	14
<i>Sisyrinchium chilense</i>		2				
<i>Symplocos coriácea</i>						1
<i>Tectaria andina</i>					18	
<i>Thelypteris deflexa</i>					2	
<i>Tibouchina longifolia</i>				8		5
<i>Toxicodendron striatum</i>					7	2
<i>Tradescantia zanonía</i>					4	
<i>Trema micrantha</i>					21	
<i>Trichomanes lucens</i>						20
<i>Vernonia canescens</i>				6	2	
<i>Viburnum triphyllum</i>					3	13
<i>Vismia baccifera</i>						18
<i>Weinmannia pentaphylla</i>						1

Cuadro 4. Matriz de abundancia relativa (%) de las formas de vida y especies dominantes en las diferentes edades de la vegetación en la zona de estudio del bosque fragmentado de Carpish, localidad de Caracol, microcuenca Chinchao, distrito de Chinchao, provincia y región Huánuco.

Forma de vida y especies	Edad de la vgetación					
	< 1 año	3 años	5 años	10 años	20 años	>30 años
<i>Andropogon bicornis</i>	4.0	6.5	8.2	2.2	0.0	0.0
<i>Melinis minutiflora</i>	23.3	35.4	7.5	18.6	0.0	0.0
<i>Pteridium aquilinum</i>	10.0	37.8	1.7	4.9	0.0	0.0
<i>Scleria bracteata</i>	28.0	0.9	10.0	14.5	9.0	3.3
Otras hierbas	33.3	16.2	65.3	28.5	33.3	42.2
Total herbáceas	98.7	96.9	92.7	68.8	42.4	45.5
árboles	0.0	0.0	0.0	5.2	47.9	45.2
arbustos	1.3	0.0	7.3	26.0	9.0	8.4
liana	0.0	3.1	0.0	0.0	0.7	0.5
palmera	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5
Total	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0

Cuadro 5. Matriz de especies con el mayor IVI en las diferentes edades de la vegetación en la zona de estudio del bosque fragmentado de Carpish, localidad de Caracol, microcuenca Chinchao, distrito de Chinchao, provincia y región Huánuco.

Nombre Científico	Edad de la vegetación					
	< 1 año	3 años	5 años	10 años	20 años	> 30 años
<i>Andropogon bicornis</i>	13.4	16.3	23.3	0	0	0
<i>Andropogon lateralis</i>	0	0	50.4	0	0	0
<i>Imperata brasiliensis</i>	0	24.5	35.6	0	0	0
<i>Melinis minutiflora</i>	54.6	59.8	15.1	31.2	0	0
<i>Pteridium aquilinum</i>	31.9	62.2	6.2	15.0	0	0
<i>Scleria bracteata</i>	49.9	3.4	22.1	26.4	19.0	0
<i>Hyptis uncinata</i>	0	0	0	26.1	0	0
<i>Gloxinia sylvatica</i>	0	0	0	14.4	0	0
<i>Oreocallis grandiflora</i>	0	0	0	96.9	0	0
<i>Vernonia canescens</i>	0	0	0	46.8	0	0
<i>Graffenrieda miconioides</i>	0	0	0	39.6	0	0
<i>Myrsine oligophylla</i>	0	0	0	100.0	0	0
<i>Blechnum cordatum</i>	0	0	0	0	26.4	0
<i>Tectaria andina</i>	0	0	0	0	19.2	0
<i>Chusquea sp</i>	0	0	0	0	11.8	0
<i>Clusia alata</i>	0	0	0	0	10.0	31.0

<i>Niphidium longifolium</i>	0	0	0	0	7.4	0
<i>Inga adenophylla</i>	0	0	0	0	7.3	0
<i>Toxicodendron striatum</i>	0	0	0	0	6.8	0
<i>Condaminea corymbosa</i>	0	0	0	0	49.4	0
<i>Hedyosmum spectabile</i>	0	0	0	0	33.2	0
<i>Viburnum triphyllum</i>	0	0	0	0	28.8	24.6
<i>Trema micrantha</i>	0	0	0	0	52.9	0
<i>Persea caerulea</i>	0	0	0	0	48.4	0
<i>Heliocarpus americanus</i>	0	0	0	0	34.1	0
<i>Psychotria stenostachya</i>	0	0	0	0	22.3	0
<i>Philodendron megalophyllum</i>	0	0	0	0	0	17.8
<i>Peperomia tetraphylla</i>	0	0	0	0	0	12.2
<i>Hymenophyllum lobatoalatum</i>	0	0	0	0	0	10.8
<i>Trichomanes lucens</i>	0	0	0	0	0	10.5
<i>Miconia calvescens</i>	0	0	0	0	0	10.3
<i>Pearcea purpurea</i>	0	0	0	0	0	9.8
<i>Oxalis dolichopoda</i>	0	0	0	0	0	8.6
<i>Nectandra membranacea</i>	0	0	0	0	0	8.0
<i>Peperomia foliiflora</i>	0	0	0	0	0	8.0
<i>Elaphoglossum moorei</i>	0	0	0	0	0	7.1
<i>Vismia baccifera</i>	0	0	0	0	0	64.2
<i>Hedyosmum scabrum</i>	0	0	0	0	0	57.7
<i>Nectandra reticulata</i>	0	0	0	0	0	57.1
<i>Miconia atrofusca</i>	0	0	0	0	0	37.4
<i>Miconia barbeyana</i>	0	0	0	0	0	11.4

Cuadro 6. Matriz de abundancia de especies de plantas con mayor IVI en las diferentes edades de la vegetación en la zona de estudio del bosque fragmentado de Carpish, localidad de Caracol, microcuenca Chinchao, distrito de Chinchao, provincia y región Huánuco.

Nombre Científico	Edad de la vegetación					
	< 1 año	3 años	5 años	10 años	20 años	> 30 años
<i>Andropogon bicornis</i>	24.0	57.0	58.0	8.0		
<i>Andropogon lateralis</i>		1	250.0	1.0		
<i>Imperata brasiliensis</i>	1	108.0	145.0	1.0		
<i>Melinis minutiflora</i>	140.0	310.0	53.0	68.0		
<i>Pteridium aquilinum</i>	60.0	331.0	12.0	18.0		
<i>Scleria bracteata</i>	168.0	8.0	71.0	53.0	26.0	14.0
<i>Hyptis uncinata</i>	1	24	68	40.0	1	
<i>Oreocallis grandiflora</i>		1	3	23.0	1	
<i>Vernonia canescens</i>			1	6.0	1	

<i>Graffenrieda miconioides</i>			1	10.0	1	
<i>Myrsine oligophylla</i>			1	5.0	1	
<i>Blechnum cordatum</i>			1	25	35.0	6
<i>Chusquea scandens</i>				1	12.0	2
<i>Clusia alata</i>				1	14.0	17.0
<i>Inga adenophylla</i>				1	6.0	1
<i>Toxicodendron striatum</i>				1	5.0	2
<i>Condaminea corymbosa</i>				1	7.0	1
<i>Hedyosmum spectabile</i>				2	4.0	5
<i>Viburnum triphyllum</i>					2.0	11.0
<i>Trema micrantha</i>				1	12.0	1
<i>Heliocarpus americanus</i>				1	9.0	1
<i>Psychotria stenostachya</i>				1	5.0	1
<i>Miconia calvescens</i>					1	17.0
<i>Nectandra membranacea</i>					6	13.0
<i>Vismia baccifera</i>					1	5.0
<i>Hedyosmum scabrum</i>					1	9.0
<i>Nectandra reticulata</i>					2	9.0
<i>Miconia atrofusca</i>					1	21.0
<i>Miconia barbeyana</i>					1	3.0

2. Matriz de variables microclimáticas

Cuadro 7. Matriz del promedio mensual de radiación lumínica, temperatura ambiental, humedad relativa y temperatura del suelo en vegetación de menor de un año hasta mayor de treinta años. 1-J = el número (1, 3, 5, 10, 20, 30) corresponde a la edad de la vegetación y la letra (J, J, A, S), a los meses.

Edad de la vegetación	Código Edad-Mes	Variables microclimáticas			
		Radiación lumínica	Tem. Amb.	Humedad relativa	Temperatura del suelo
< 1 año	< 1-J	45.062	27.8	32.3	28.8
	< 1-J	48.101	27.4	33.4	27.8
	< 1-A	48.702	27.8	32.3	28.8
	< 1-S	30.570	25.2	44.6	27.6
3 años	3-J	31.817	24.5	41.2	23.1
	3-J	24.188	25.6	44.2	25.5
	3-A	36.575	25.1	59.1	21.3
	3-S	32.603	26.3	38.2	23.5
5 años	5-J	17.572	21.9	44.7	22.1
	5-J	47.574	24.8	38.3	21.7
	5-A	52.358	23.0	54.3	23.3
	5-S	32.629	24.5	38.3	23.0
10 años	10-J	10.141	22.1	48.1	20.8
	10-J	25.114	22.5	44.5	20.1
	10-A	8.943	21.5	47.3	21.5
	10-S	20.060	22.2	44.7	21.0
20 años	20-J	7.417	22.0	45.7	20.7
	20-J	14.830	21.6	52.0	20.2
	20-A	3.964	20.1	55.5	19.6
	20-S	18.938	22.7	46.1	21.6
> 30 años	> 30-J	4.369	20.8	59.6	18.4
	> 30-J	3.267	21.5	57.7	18.8
	> 30-A	3.778	19.8	68.2	16.4
	> 30-S	4.850	19.7	68.8	16.8

3. Vistas fotográficas de la toma de datos en la zona de estudio.

Figura 11. Vista panorámica de la cuenca Chinchao. A, río Chinchao; B, carretera Central; C, zona de estudio ubicada en la microcuenca Caracol en la margen derecha del río Chinchao.

Figura. 12. Fragmentación del bosque de Carpish sobre los 1500 msnm en la cuenca Chinchao.

Figura. 13. Tala, roza y quema del bosque secundario y primario en la cuenca Chinchao.

Figura 14. Deforestación en la cabecera de la microcuenca Caracol. La vegetación corresponde a un bosque secundario mayor de 30 años entre 1500 y 2000 msnm.

Figura 15. Vegetación herbácea menor de un año. Se observa la regeneración de *Pteridium aquilinum* y de gramíneas y ciperáceas.

Figura 16. Delimitación de la parcela modificada de Whittaker y muestreo de la abundancia de las especies de plantas herbáceas en un cuadrante metálico de 50 cm x 50 cm en la vegetación de cinco años.

Figura 17. Vegetación herbácea de tres años. Se observa *Pteridium aquilinum* y *Andropogon bicornis*.

Figura 18. Vegetación herbácea de cinco años. Se observa *Andropogon lateralis*, *A. bicornis*, e *Imperata brasiliensis*.

Figura 19. Vegetación arbustiva de diez años.

Figura 20. Vegetación arbórea correspondiente a un bosque secundario de veinte años.

Figura 21. Vegetación arbórea correspondiente a un bosque secundario mayor de treinta años y vértice de la parcela 06.

Figura 22. Monitoreo de la temperatura del aire, del suelo, y radiación lumínica en vegetación mayor de treinta años.

Figura 23. Estación meteorológica automática (EMA) en la parte media de microcuenca Caracol.

Figura 24. Toma de muestra de suelo en la parcela de vegetación de 5 años.