UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

OFERTA DE SEMILLAS, GERMINABILIDAD Y MICROSITIOS DE ESTABLECIMIENTO DE *Espeletia uribei* CUATREC. 1978. EN EL PARQUE NACIONAL NATURAL CHINGAZA – CUNDINAMARCA

Angélica María Gallego Maya

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias
Área Curricular de Biología
Maestría en Ciencias-Biología
Bogotá D.C., Colombia
2014

OFERTA DE SEMILLAS, GERMINABILIDAD Y MICROSITIOS DE ESTABLECIMIENTO DE *Espeletia uribei* CUATREC. 1978. EN EL PARQUE NACIONAL NATURAL CHINGAZA – CUNDINAMARCA

Angélica María Gallego Maya

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de

Magister en Ciencias-Biología

DIRECTORA

Dra. MARÍA ARGENIS BONILLA G.

Línea de Investigación

Ecología

Grupo de Investigación

Biología de Organismos Tropicales (BIOTUN)

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias

Área Curricular de Biología

Maestría en Ciencias-Biología

Bogotá D.C., Colombia

2014

A la memoria de mi padre que con su amor y exigencia constante me enseño la importancia del estudio y la búsqueda del éxito en la vida

El peor error es no hacer nada por pensar que es poco lo que se puede hacer"

E. Burke

Agradecimientos

Al programa de Jóvenes Investigadores e Innovadores de Colciencias, a la Dirección de Investigación Sede Bogotá (DIB) y a la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional de Colombia por el financiamiento de esta investigación dentro de la convocatoria 566 año 2012 (Convenio 0729 de 2012).

A la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional de Colombia por la beca de excención de derechos académicos período I-2014.

A la Subdirección de Gestión y Manejo de Áreas Protegidas de Parques Nacionales Naturales de Colombia por el permiso de estudio de investigación científica en diversidad biológica 003 de 13 de febrero de 2013.

Al Parque Nacional Natural Chingaza, a los funcionaros y guardabosques del parque que nos brindaron su ayuda y compañía en el desarrollo de la investigación en la fase de campo.

A mi directora de tesis Argenis Bonilla quien me ha brindado la oportunidad de desarrollar esta investigación dentro del grupo de Biología de Organismos Tropicales (BIOTUN), y quien también con su valiosa experiencia, ha enriquecido el desarrollo y la consolidación de esta investigación, así como, mi formación académica.

A los laboratorios del BIOTUN y de Ecología de la Universidad Nacional sede Bogotá por brindar los espacios, los equipos y la asesoría en el desarrollo de la fase de laboratorio.

A mis padres por su amor y apoyo, por su exigencia en pro de la excelencia, por su educación basada en valores como el respeto, la honestidad y la responsabilidad, buscando y fomentando siempre mi bienestar y la construcción de un valioso futuro. A mi hermano por su amor, su alegría, y su compañía.

A William por su apoyo y amor, por animarme siempre a buscar y lograr mis sueños y metas.

A mis amigos y compañeros de la Universidad que durante el desarrollo de la tesis me brindaron su valiosa ayuda: Denisse Viviana Cortés, Jennifer Rojas, Mary Lee Berdugo, Carolina Becerra, Francisco Fajardo, William Usaquén, Laura Manchuca, Alfonso Pineda, Alejandra Franco, Dayana Quiceno, Manuela Restrepo y demás personas que de una y otra manera estuvieron en el planteamiento y desarrollo de la investigación.

Resumen

Se analizó la relación entre la oferta de semillas, la germinabilidad y los micrositios de establecimiento de *Espeletia uribei* para identificar cuál de estos factores está afectando el reclutamiento o la regeneración de esta población de frailejón endémico y valor objeto de conservación del Parque Nacional Natural Chingaza. Los resultados mostraron que hubo una producción alta de semillas por individuo (15318 semillas en promedio). Sin embargo, la proporción de semillas viables no supero el 30%, lo que estuvo relacionado con daños en el embrión, posiblemente por efecto de la depredación, la infección por hongos y la inmadurez. Este hecho fue evidente en la baja tasa de germinación que presentó la especie, que pese a un inicio rápido, germinando durante los primeros ocho días y con un pico a los 16 días, presentó una disminución drástica en el tiempo, alcanzando un porcentaje total de germinación de 19.4% en el tratamiento de luz, y 12.1% en oscuridad. Al caracterizar los micrositios de establecimiento de las plántulas de *E. uribei*, se encontró que entre las variables bióticas y abióticas evaluadas, las que más se relacionaron con el establecimiento fueron: la distancia al adulto reproductivo más cercano, el tipo de zona de luz “abierta” y el tipo de vegetación asociada “herbácea”. La primera variable es resultado del tipo de dispersión primaria que posee la especie, que es barocora y dificulta que las semillas colonicen micrositios más alejados. El tipo de zona de luz “abierta” y el tipo de vegetación asociada “herbácea”, son condiciones que se relacionan con la dificultad que tienen las semillas para germinar y establecerse en sitios oscuros y con vegetación densa. En consecuencia, se puede decir que el reclutamiento de *E. uribei* estuvo afectado por la baja oferta de semillas viables y la disponibilidad de micrositios óptimos, factores importantes para identificar y tener en cuenta en el planteamiento de futuros proyectos de conservación y restauración de esta especie.

Palabras clave:

Reclutamiento, *Espeletia uribei*, Oferta de semillas, Micrositios de Establecimiento

Abstract

The analysis of the relationship among the supply of seeds, germination and establishment microsites of *Espeletia uribei*, allowed us to identify which of these factors were limiting the recruitment or regeneration of this endemic species, conservation object at the Parque Nacional Natural Chingaza. We found that, there was a high production of aquenios per individual, with 15318 seeds on average. Nevertheless, the proportion of viable or able germinable seeds was low, since was less than 30%. Instead, there was a high loss of seeds for embryon damage, due to effects of predation, infection or immaturity. This fact was also evident in the low seed germination rate despite of the quick germination start during the first week. The characterization of establishment microsites of *E. uribei* seedlings, proved that variables most related with establishment were: distance to the nearest reproductive adult, "open" type of light zone and "herbaceous" type of vegetation associated. The first variable was related with barocoria, the primary dispersion type of this species and the seeds difficulty colonize distant microsites. The "open" and “herbaceous” types were conditions related to the obstacle for seed germination and seedlings establishment in darkness and densely vegetation sites. In general, this results suggest that the *E. uribei* recruitment coul be limited by the short supply of viable seeds and the availability of optimal microsites. These factors are important to be considered for future conservation and restoration projects of this specie.

Key words:

Recruitment, *Espeletia uribei*, seed supply, germination, establishment microsites

Contenido

	Pág.
Resumen	**VII**
Abstract	**VIII**
Lista de Figuras	**XI**
Lista de Tablas	**XIV**
Introducción	**15**
1. Planteamiento del Problema	**17**
1.1. Formulación del problema	17
1.2. Objetivos	18
1.2.1 Objetivo General	18
1.2.2 Objetivos Específicos	18
1.3. Justificación	19
2. Marco Conceptual	**21**
2.1. Reclutamiento	21
2.1.1. Oferta de Semillas	22
2.1.2. Depredación de Semillas	24
2.1.3. Dispersión de Semillas	25
2.1.4. Banco de semillas	27
2.1.5. Germinación	28
2.1.6. Micrositios de Establecimiento	29
3. Generalidades	**32**
3.1 Área de Estudio	32
3.2 Especie de Estudio	38
4. Oferta de Semillas y Germinabilidad de *Espeletia uribei* en el Parque Nacional Natural Chingaza	**41**
4.1 Introducción	41
4.2 Métodos	42
4.2.1 Oferta de semillas	42
4.2.2 Germinabilidad	45
4.2.3 Estado de las semillas	45
4.2.4 Análisis estadístico	46
4.3. Resultados	47
4.3.1 Oferta de semillas	47
4.3.2 Germinabilidad	50
4.3.3. Estado de las semillas	52
4.4. Discusión	54
4.4.1 Oferta de semillas	54

4.4.2 Germinabilidad 57

5. Caracterización de los micrositios de establecimiento de las plántulas de *Espeletia uribei* en el Parque Nacional Natural Chingaza 60
5.1 Introducción 60
5.2 Métodos 61
5.2.1 Fase de campo y laboratorio 61
5.2.2 Análisis estadístico 62
5.3. Resultados 63
5.4. Discusión 70

6. Síntesis 76

7. Conclusiones y Recomendaciones 78
7.1. Conclusiones 78
7.2. Recomendaciones 79

8. Literatura Citada 81

9. Anexos 92
Anexo A 92
Anexo B 96
Anexo C 97
Anexo D 98
Anexo E 99

Lista de Figuras

Figura 2-1: Esquema general de los procesos que afectan el reclutamiento de Espeletia uribei 23

Figura 2-2: Patrones de reclutamiento representados como combinaciones particulares de las curvas de dispersión, la supervivencia y el establecimiento. (a) Modelo Janzen y Connell, (b) Compensación exacta, (c) Modelo Hubbell, (d) Supervivencia invariante; (e) Modelo McCanny. Gráficas modificadas de Nathan y Casagrandi (2004). 27

Figura 3-1: Ubicación del área de estudio en el Parque Nacional Natural Chingaza. tomado de http://www.guiatodo.com.co. 33

Figura 3-2: Promedio de precipitación mensual multianual periodo 2006-2012 en la zona de estudio. Fuente: Estación meteorológica Campamento Palacio. Guasca, Cundinamarca. EAAB y Sistema de Información Hidrológica-SIH. 34

Figura 3-3: Perfil de vegetación N° 1. Zona de Subpáramo. Área de Estudio. 36

Figura 3-4: Perfil de vegetación N° 2. Zona de Subpáramo. Área de Estudio. 37

Figura 3-5: Comunidades vegetales presentes en el área de estudio: a) Rosetal alto-Chuscal alto con *Espeletia uribei* y *Chusquea tessellata.* b) Rosetal alto-Pajonal medio con *E. uribei* y *Calamagrostis effusa*. 38

Figura 3-6: Espeletia uribei a) Adulto con flor b) jueveni c) semillas 40

Figura 4-1: Ubicación espacial de las trampas de semillas y de los Adultos reproductivos y no reproductivos de *E. uribei* dentro del área de estudio. 43

Figura 4-2: Esquema del montaje para estimar la sombra de semillas o distribución espacial de las plántulas. (p)=plántulas, (j) juveniles, (a)=adultos..... 44

Figura 4-3: Estado de las semillas de E. uribei. a) Aquenio bueno. b) Aquenio vacío. c) Aquenio abortado. d) Aquenio dañado. e) Aquenio viable. 46

Figura 4-4: Relación entre el número de semillas recolectadas dentro de las trampas, el número de adultos florecidos en el área de estudio y el promedio de precipitación media multianual (periodo 2006-2012, Estación campamento Palacios- Guasca, Cundinamarca. Fuente: EAAB-SIH). 48

Figura 4-5: Relación entre el número de semillas que caen vs la distancia de la trampa con respecto al adulto reproductivo más cercano. Coeficiente de correlación de Sperman..... 49

Figura 4-6: Promedio y desviación estándar de los datos de las plántulas establecidas en términos de la dirección y la distancia con respecto al adulto reproductivo. 50

Figura 4-7: Proporción de semillas germinadas por cada tratamiento (luz y oscuridad) en el transcurso de los días de observación..... 51

Figura 4-8: Semilla de *E. uribei* germinadas a) aparición de la radícula. b) aparición de los primordios de hojas. 52

Figura 4-9: Proporción de semillas en cada una de las categorías de estado para el lote de semillas provenientes de los experimentos de germinación. 53

Figura 5-1: Cuadricula de coberturas para medir variables dentro del micrositio. 63

Figura 5-2: Variables de tamaño de las plántulas presentes en los micrositios de establecimiento. 64

Figura 5-3: Promedio, desviación estándar y p-valor resultante de los análisis de varianza para las variables cuantitativas: pH, porcentaje de vegetación muerta, cantidad de agua en el suelo, distancia al adulto reproductivo más cercano, número de especies asociadas y porcentaje de suelo desnudo. 66

Figura 5-4: Relación entre micrositios con plántulas y vacíos en cuanto a la variable tipo de vegetación asociada. 67

Figura 5-5: Relación entre micrositios con plántulas y vacíos en cuanto a la variable tipo de zona de luz. 68

Lista de Tablas

Tabla 5-1: Especies acompañanates más abundantes en los micrositios…….69

Tabla 5-2: Especies exclusivas de los micrositios……70

Introducción

La dinámica de una población de organismos se puede medir y comprender en términos de nacimientos, muertes y transiciones entre diferentes estados, tamaños o edades. En las plantas, una de estas transiciones o fases es el reclutamiento, donde una serie de procesos y factores determinan el número de individuos nuevos que entran a la población (Rey y Alcántara, 2000).

La probabilidad de pasar del estado de semilla a plántula, depende de los rasgos de la historia de vida de cada especie, así como, de factores bióticos y abióticos, que afectan el éxito del reclutamiento. Dicho éxito se ve reflejado en el mantenimiento y la regeneración de las poblaciones, en la capacidad de colonización y en general en la estructura y composición de las comunidades (Crawley, 1992).

Reconocer los factores y procesos que influyen sobre el reclutamiento es necesario porque las condiciones no son las mismas para cada especie, por lo cual, son numerosos los estudios sobre las estrategias de reclutamiento que usan las plantas para establecerse y mantenerse en los ecosistema. Algunos énfasis de los estudios han sido: la producción de semillas (Moreno, 2008; Sanguinetti y Kitzberger, 2009), los mecanismos de dispersión (Rey y Alcántara, 2000; Díaz y Armesto, 2007; Contreras, 2009; Montenegro, 2000; Velasco, 2004), la formación de bancos de semillas (Montenegro, 2000), los procesos de germinación (Schupp, 1995; Pinedo, 2000; García y Monroy, 2005; Contreras, 2009), la depredación de semillas (Ruiz, 1977; Arango, 2001; Contreras, 2009), la disponibilidad de luz (Wenny, 2000; Méndez *et al.,* 2006), las características del suelo, el efecto de la vegetación competidora o nodriza sobre el establecimiento y desarrollo de las plántulas (Mora *et al.,* 2006a; Méndez *et al.,* 2006), o la elección de microhábitats adecuados (Rey y Alcántara, 2000; Moreno, 2008).

Debido a que procesos como la oferta de semillas, la germinación, la elección de un hábitat favorable (micrositios), la depredación de semillas o plántulas y la supervivencia y crecimiento de las plántulas determinan la regeneración de las plantas, en este estudio se propuso analizar las estrategias de reclutamiento de *Espeletia uribei*, planteando como pregunta de investigación: ¿Cómo se relaciona la oferta de semillas, la germinabilidad y los micrositios de establecimiento con el reclutamiento de *Espeletia uribei* en el Parque Nacional Natural Chingaza - Cundinamarca? Se encontró que de estos tres procesos, el reclutamiento de *E. uribei* se ve afectado principalmente por la baja oferta de semillas viables o capaces de germinar, así como por la existencia de micrositios que reúnan primordialmente una disponibilidad alta de luz y la presencia de vegetación herbácea.

1. Planteamiento del Problema

1.1. Formulación del problema

Espeletia uribei es una especie endémica del Parque Nacional Natural Chingaza y valor objeto de conservación del parque, por lo que se deben generar proyectos y programas en torno a éste, pues su desaparición significaría la pérdida de una parte singular de la biodiversidad. Por esta razón, se hace necesario desarrollar estudios sobre su dinámica poblacional y los factores y procesos que actúan sobre ella, uno de los cuales es el reclutamiento o la incorporación de individuos a la población.

El estudio de las estrategias de reclutamiento es crucial ya que durante la reproducción, la germinación y el establecimiento, semillas y plántulas son individuos muy vulnerables, siendo esta fase una de las etapas más críticas en el ciclo de vida de una planta.

El éxito del reclutamiento depende de varios procesos, entre ellos, la oferta de semillas, la germinación, la elección de un hábitat favorable (Micrositios), la depredación de semillas y plántulas y el establecimiento de las plántulas.

El propósito de esta investigación fue analizar las estrategias de reclutamiento de *Espeletia uribei*, por lo que se planteó como problema de investigación la siguiente pregunta: ¿Cómo se relacionan la oferta de semillas, la germinabilidad y los micrositios de establecimiento con el reclutamiento de las plántulas de *Espeletia uribei* en el Parque Nacional Natural Chingaza- Cundinamarca?

1.2. Objetivos

1.2.1 Objetivo General

Analizar la relación entre la oferta de semillas, la germinabilidad y las características de los micrositios de establecimiento y el reclutamiento de las plántulas de *Espeletia uribei* Cuatrec. 1978 en el Parque Nacional Natural Chingaza – Cundinamarca.

1.2.2 Objetivos Específicos

Establecer la oferta de semillas y la germinabilidad de *Espeletia uribei* en el Parque Nacional Natural Chingaza – Cundinamarca.

Caracterizar los micrositios de establecimiento de plántulas de *Espeletia uribei* en el Parque Nacional Natural Chingaza – Cundinamarca.

1.3. Justificación

El Parque Nacional Natural Chingaza es un área protegida que alberga una variedad de ecosistemas de alta montaña, entre ellos el páramo, el bosque altoandino y subandino, ambientes de una riqueza y diversidad biológica incalculable, que permite considerarlos ecosistemas estratégicos. Dentro de sus múltiples beneficios ambientales se puede destacar su alta biodiversidad como reserva genética para la seguridad alimentaria y el descubrimiento de nuevas especies promisorias o útiles para la industria y la farmacia, la generación y regulación del agua, y la captación de gas carbónico (Parques Nacionales Naturales de Colombia, 2013).

Muchos estudios revelan que las regiones de alta montaña en Colombia están desapareciendo rápidamente, para dar paso a los asentamientos humanos y con ello a las actividades agrarias y pecuarias, las cuales son la principal causa de la deforestación, de la introducción de especies exóticas, de las quemas y del desecamiento de turberas y quebradas (Vargas y Pedraza, 2003).

Dichas amenazas afectan a las comunidades de flora y fauna presentes en el parque, principalmente a aquellas poblaciones endémicas (como *Espeletia uribei*), que por su distribución restringida son más vulnerables a los disturbios. Este es el caso de las poblaciones de “frailejón” (*Espeletia* spp.) las cuales son afectadas por el pastoreo y las quemas recurrentes, que aumentan la mortalidad principalmente de los juveniles y las plántulas, así como, la pérdida del banco de semillas en el suelo (Vargas y Pedraza, 2003).

Por esto, es necesario aumentar los esfuerzos para proteger o establecer nuevamente a estas especies endémicas. No obstante, los proyectos se ven limitados por el escaso conocimiento sobre la biología y ecología de las especies, específicamente en los temas relacionados con las dinámicas de reproducción como la etapa de reclutamiento (el paso de semilla a plántula), que se considera de alto riesgo en la historia de vida de las plantas.

La propuesta de investigación que se plantea en este estudio, contribuye al conocimiento sobre los factores y procesos que afectan el reclutamiento de *Espeletia uribei*. Entender estas estrategias es un aspecto importante para el éxito de la regeneración de la especie, así como la restauración de los ecosistemas degradados. Este estudio aporta información esencial sobre los procesos de oferta de semillas, germinación y establecimiento de plántulas, información de línea base para desarrollar futuros planes de manejo, conservación y restauración.

2. Marco Conceptual

2.1. Reclutamiento

Cada individuo o ser vivo en la naturaleza posee características particulares que le permiten interactuar con el ambiente y con otros organismos, estas características en conjunto constituyen los rasgos de la historia de vida, aspectos que inciden directamente en la reproducción o en la supervivencia de los individuos, parámetros importantes cuando se pretende identificar y comprender el ciclo de vida y la dinámica de la población, es decir sus cambios en términos de nacimientos, muertes y transiciones entre diferentes estados, tamaños o edades (Begon *et al.,* 2006). Una de estas transiciones o fases es el paso de semilla a plántula, un proceso conocido como “reclutamiento”, que abarca las estrategias y factores que determinan el número de individuos nuevos que entran a la población (Ricklefs y Miller, 1999).

El reclutamiento es un proceso complejo; Chambers y MacMahon (1994) desarrollaron un modelo que describe los movimientos y los destinos de las semillas después de salir de la planta madre, examinando la influencia relativa de los factores abióticos y bióticos en estos movimientos y destinos. La Fase I del modelo es la dispersión, es decir, el movimiento de una semilla a partir de la matriz a una superficie, mientras que en la Fase II la dispersión incluye los movimientos horizontales o verticales posteriores. Algunos de los factores que nombran los autores en el modelo son, abióticos como, la distancia, la morfología de la semilla, los atributos de la superficie (o el suelo), y la naturaleza de las fuerzas físicas que provocan el movimiento. Y bióticos, como los animales que mueven las semillas para nuevos sitios, haciéndolo de forma pasiva, ya sea en la superficie del cuerpo, o activamente cuando consumen frutas o semillas, o a través de la actividad de excavar y esconder.

Además, el modelo reconoce la importancia de la llegada a micrositios adecuados, donde sea posible la germinación de las semillas y el posterior establecimiento de las plántulas, en este estudio la mortalidad puede ocurrir en cualquier punto del modelo.

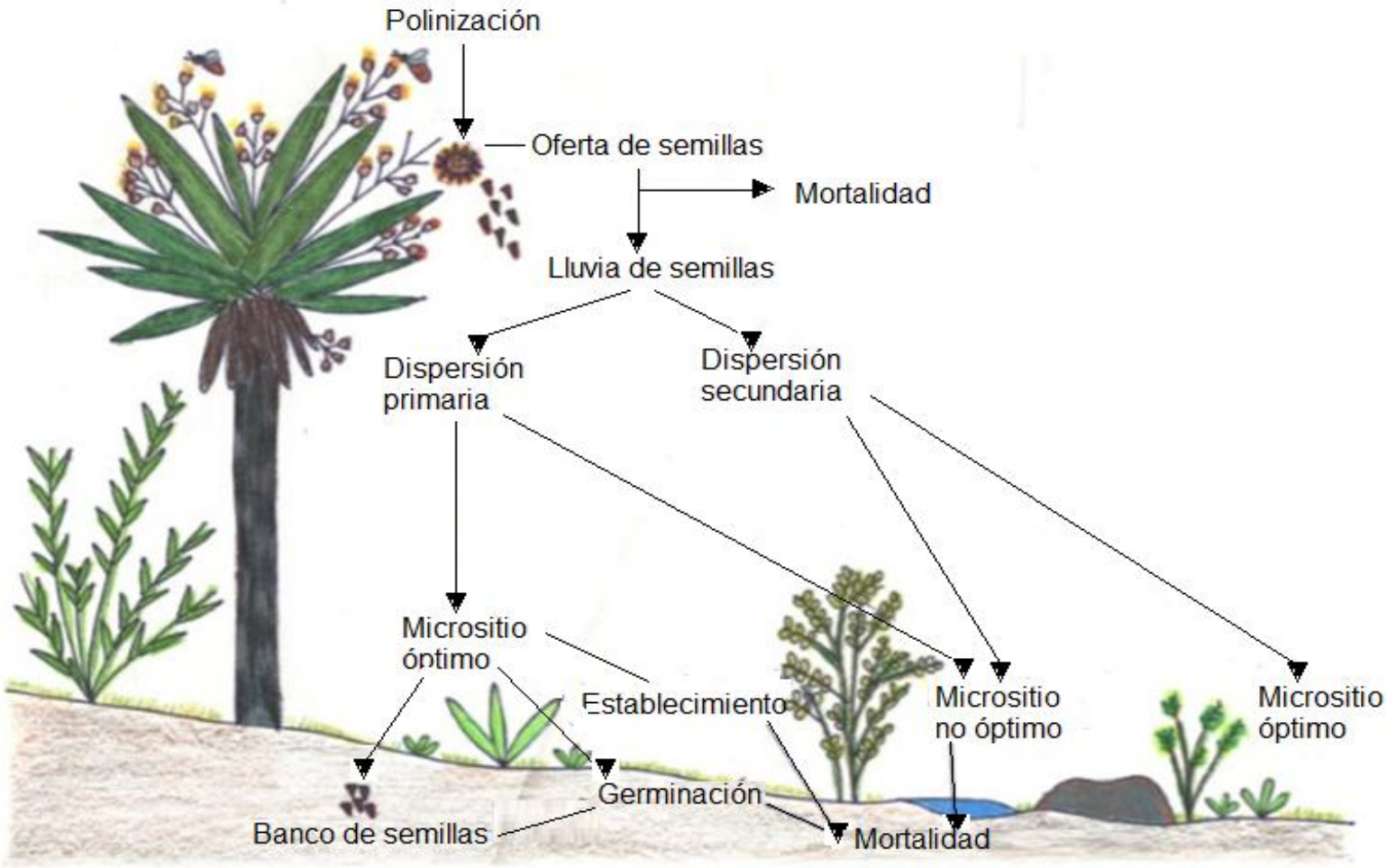
Otro modelo de reclutamiento fue propuesto por Khurana y Singh (2001) donde además de los procesos involucrados en el reclutamiento, enfatiza en las variables intrínsecas y extrínsecas (variables bióticas y abióticas) a las que semillas y plántulas están expuestas, entre ellas luz, temperatura, humedad, nutrientes, concentración de CO_2, fuego, disturbios, depredación, tamaño de las semillas y acción de las micorrizas.

De este modo, el establecimiento de los reclutas, nuevos individuos o plántulas, que han germinado y que son capaces de sobrevivir sin recursos maternos (Ribbens *et al.,* 1994) depende de las características de la especie y de las condiciones del ambiente; por lo que se puede resumir, que el reclutamiento se determina por procesos tales como, la oferta de semillas, la dispersión, la germinación, la elección de un hábitat favorable (micrositios), la depredación de semillas y plántulas, y la supervivencia y crecimiento de las mismas (Figura 2.1).

2.1.1. Oferta de Semillas

La oferta de semillas es uno de los procesos que restringe las estrategias de reclutamiento, pues está relacionado con la cantidad y calidad de semillas que produce un individuo. Las semillas son el medio principal por el cual las plantas se mueven a través de los paisajes, por lo que factores físicos y biológicos las afectan. El periodo de desarrollo de las semillas puede ser una de las fases de mayor riesgo en su ciclo de vida, pues depende de la supervivencia y fecundidad de los adultos; ya que en muchas plantas solo una pequeña proporción de los óvulos llegan a ser semillas viables, y muchas flores fracasan en la producción de frutos y muchos frutos en la producción de semillas (Contreras, 2009).

Figura 2-1: Esquema general de los procesos que afectan el reclutamiento de *Espeletia uribei.*



La pérdida de semillas en el estado pre-dispersión puede deberse a un déficit en la polinización, a defectos genéticos y a la falta de recursos para el desarrollo (Ferner y Thompson, 2005). Sobrevila (1986) considera que en los páramos andinos las condiciones extremas, como suelos pobres, bajas temperaturas, heladas, fuertes vientos y alta radiación solar son factores críticos para la etapa de floración y fructificación, al ocasionar cambios en los eventos de polinización o afectar directamente la productividad de las plantas, alterando la calidad (semillas vacías, infértiles, depredada, etc.) o el número de semillas. Por otro lado, la pérdida de semillas puede ocurrir durante el desarrollo de estas, antes o después de la maduración, como resultado también de los insectos, agentes patógenos, o por animales predadores (Chambers *et al.,* 1999).

2.1.2. Depredación de Semillas

Otro aspecto que influye en el reclutamiento de las plántulas es la depredación de semillas, al ser una fuente de mortalidad muy importante. Los depredadores de semillas y herbívoros como los invertebrados y mamíferos, pueden jugar un papel muy importante en amoldar la composición y estructura de la vegetación, pues alteran los patrones de reclutamiento de las plantas (Greig-Smith y Sagar 1981; Arango, 2001).

La depredación de semillas puede ser antes o después de la dispersión. Los animales que atacan las semillas antes de la dispersión, suelen ser especializados, atraídos por señales químicas que emanan la planta madre y los frutos; dentro de estos depredadores se destacan escarabajos, gorgojos Bruchidae, larvas de polilla y avispas (Forget *et al.,* 2005). Si las semillas son depredadas antes de ser dispersadas el consumo de los cotiledones y el daño del eje embrionario puede inducir el aborto de los frutos o generar un cambio en el tamaño, la forma y la composición química de las semillas, aumentando los niveles de proteínas y acelerando su maduración (Sallbanks y Courtney, 1992).

La mortalidad de las semillas por efecto de la depredación post-dispersión tiene relación con el número total de las plántulas o reclutas que se incorporan a la población, lo que ejerce una influencia significativa en los patrones de reclutamiento de las plantas, la diversidad de especies y la estructura de la comunidad vegetal (Leadem *et al.,* 1997).

2.1.3. Dispersión de Semillas

Si la semilla logra sobrevivir mientras esta en el adulto, procede la dispersión, un proceso también clave en la dinámica de la población y específicamente en el reclutamiento de las plantas. La dispersión limita el reclutamiento cuando la probabilidad de que una semilla sea dispersada es más baja que la probabilidad de que una semilla dispersada se convierta en una plántula establecida (Crawley, 1992).

Los patrones y mecanismos de dispersión de semillas tienen diferentes implicaciones en el reclutamiento de las plantas y su organización dentro de las comunidades vegetales (Montenegro, 2000). La dispersión de semillas reduce la diferenciación entre poblaciones, introduce nuevas variaciones genéticas e influye en los límites de la población (Nason *et al.,* 1997).

Según Howe y Smallwood (1982, citado por Montenegro, 2000) la dispersión de semillas implica notables beneficios para las plantas: 1) reduce la desproporcionada mortalidad de semillas denso-dependientes cerca de la planta parental, 2) incrementa la probabilidad de colonizar nuevos hábitats, que quedan disponibles luego de un disturbio, y 3) permite localizar microhábitats adecuados para el establecimiento y crecimiento de la futura plántula.

La dispersión de semillas puede tener dos fases, la dispersión primaria que involucra cualquier mecanismo por el cual una semilla se mueve o se transporta desde la planta madre a una superficie (Chambers y MacMahon, 1994) y la dispersión secundaria, durante la cual las semillas son movidas por uno o más agentes después de golpear el suelo (Leadem *et al.,* 1997) pues una vez que la semilla ha llegado sobre una superficie puede permanecer allí y ser incorporada en el suelo (movimiento vertical) o puede moverse a una nueva ubicación (movimiento horizontal) (Chambers y MacMahon, 1994).

Las características de la semilla, así como la forma y tamaño particular de éstas, se relacionan con la peculiaridad de la superficie donde cae la semilla, influyendo en el movimiento horizontal y vertical de las mismas. En un terreno inclinado la gravedad puede mover semillas cuesta abajo, la pendiente afecta tanto la dirección como la distancia de la dispersión (Westelaken y Maun, 1985). Sin embargo, la distancia también dependerá del

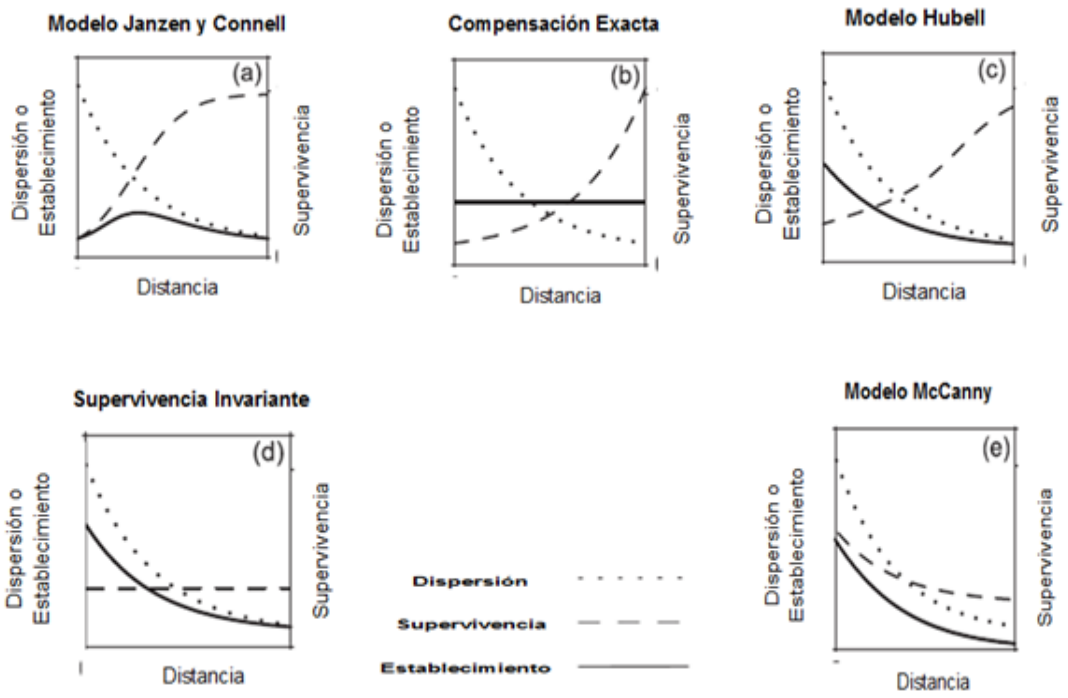
tamaño de los poros del suelo, pues las dimensiones físicas o el exterior de la semilla influyen en recorrido total las semillas (Chambers y MacMahon, 1994).

Igualmente, factores como el viento favorecerán el movimiento de las semillas, hecho que se relaciona con las características del entorno; donde la vegetación es escasa o de estructura baja, probablemente el viento tendrá un mayor efecto. Además, la lluvia en términos de su intensidad y cantidad, es suficiente para dar lugar a un movimiento horizontal por efecto de las escorrentías, o al movimiento vertical a través de las columnas u horizontes del suelo. En conclusión, la probabilidad de distribución de las semillas se determina por la naturaleza de los factores que actúan sobre ella, las características del sitio donde la semilla se apoya, y las interacciones que establece con los factores bióticos o abióticos presentes en el ecosistema (Chambers y MacMahon, 1994).

La distancia de dispersión de las semillas conforman la “sombra de semillas”, que se entiende como la forma de la lluvia de semillas en términos de la densidad, distancia y heterogeneidad en la distribución espacial de las semillas dispersadas por un individuo (Rojas, 2012). De ahí que, la distancia al adulto reproductivo parental sea un factor influyente, pues se relaciona con la heterogeneidad ambiental, la disponibilidad de micrositios adecuados y el escape a la depredación.

La teoría de Janzen (1970) y Connell (1971) evalúa el efecto de la proximidad a los adultos sobre la dispersión de semillas y la posterior probabilidad de reclutamiento, al argumentar que muchas especies mostrarían probabilidades de reclutamiento reducidas cerca de los adultos, hipótesis que se resume con un modelo gráfico simple donde se expone, que al aumentar la distancia a los padres, el número de semillas por unidad de superficie (I) disminuye rápidamente, pero la probabilidad (P) que una semilla dispersada o plántula madure, se incrementa (Janzen, 1970). Sin embargo, los resultados de la dispersión y consecutivo reclutamiento tienen resultados muy variables y no se predice con facilidad, porque, incluso después de la depredación de semillas post-dispersión, la densidad de los reclutas o plántulas es generalmente más alta junto a los padres y disminuye al aumentar la distancia (Hubbell, 1980); de manera que, han sido otros los patrones de reclutamiento que se han desarrollado de forma alternativa, como los propuestos por McCanny (1985) donde combina curvas de dispersión, supervivencia y establecimiento (Figura 2-2).

Figura 2-2: Patrones de reclutamiento representados como combinaciones particulares de las curvas de dispersión, la supervivencia y el establecimiento. (a) Modelo Janzen y Connell, (b) Compensación exacta, (c) Modelo Hubbell, (d) Supervivencia invariante; (e) Modelo McCanny. Gráficas modificadas de Nathan y Casagrandi (2004).



2.1.4. Banco de semillas

Las semillas, producidas por reproducción sexual, son el medio por el cual las plantas producen descendencia genéticamente diversa, capaz de sobrevivir en entornos cambiantes y variables. Algunas semillas maduras permanecen latentes por días o incluso años y en este estado son capaces de tolerar condiciones adversas y entornos de estrés, como frío intenso, calor, sequía y oscuridad (Baskin y Baskin, 1998; Forget *et al.,* 2005). La acumulación y permanencia de semillas con potencial germinativo, dentro o sobre el suelo o asociadas a la hojarasca, conforman los bancos de semillas y su germinación dependerá de factores internos o condiciones ambientales favorables (Simpson *et al.,* 1989).

En dichos reservorios las semillas se mantienen en estado de latencia y dormancia, al ser estas adaptaciones importantes de supervivencia y reclutamiento de la planta en el tiempo (Vasquez-Yanes, 1976). En los ecosistemas tropicales las estrategias de las semillas son muy amplias y tienen como principal objetivo adaptarse a las variaciones en la distribución de la cantidad de lluvias, luz, temperatura, nutrientes en el suelo, intensidad de los depredadores y disturbios (Lopera, 2004). El reclutamiento exitoso de un banco de semillas persistente dependerá de sobrevivir a la depredación y a la infección por invertebrados del suelo o por microbios patógenos (Forget *et al.,* 2005).

2.1.5. Germinación

Otro de los aspectos que restringe el reclutamiento es el proceso de germinación, puesto que no todas las semillas dispersadas tienen probabilidad de germinar. La germinación requiere en principio, que la semilla esté en un óptimo estado fisiológico ya que el bajo porcentaje de germinación y el escaso vigor de las semillas es un comportamiento típico de su baja calidad (Hartmann y Kester, 1981). La calidad o viabilidad de las semillas se entiende como la capacidad que tiene el embrión de permanecer vivo y poder germinar (Vasquez-Yanes, 1976). También se refiere a si la semilla presenta tejidos con actividad metabólica y si posee reservas energéticas y enzimas para el funcionamiento de las células de la planta (Suárez y Melgarejo, 2010).

La germinación retardada puede deberse a factores intrínsecos como capas impermeables de las semillas, embriones inmaduros, latencia del embrión, o presencia de inhibidores (Pack, 1921; Gerbracht, 1937; Barton, 1951; Djavanshir y Fechner, 1976 citados por Chambers *et al.,* 1999). También por factores extrínsecos relacionados con las condiciones ambientales o requerimientos básicos para germinar como niveles óptimos de humedad en el suelo, concentración de gases, temperatura, así como de las interacciones con otros organismos (Barcelo *et al.,* 1992).

2.1.6. Micrositios de Establecimiento

El reclutamiento también puede estar limitado o depender de la disponibilidad de micrositios, debido a que las condiciones ambientales de un lugar, son frecuentemente

heterogéneas a escalas espaciales y temporales, de tal forma que el ecosistema es concebido como un mosaico de parches habitables y no habitables por una especie (Begón *et al.,* 1995).

La elección del hábitat es impuesta primero por los diversos patrones de la dispersión de semillas a lo largo de parches y segundo por la variación ambiental que favorece la supervivencia de las plantas en algunos parches más que en otros (Schupp, 1995). A la heterogeneidad ambiental, se suman los requerimientos concretos de cada especie, es decir, las condiciones particulares para desarrollarse, y todo esto en conjunto ha recibido el nombre de Micrositio (Khurana y Singh, 2001). Un micrositio se puede definir como el ambiente tanto aéreo como subterráneo que rodea a una planta, a partir de su germinación y que le permite la supervivencia y desarrollo al proporcionarle los requerimientos suficientes para realizar al menos un evento reproductivo exitoso durante su ciclo de vida (García y Monroy, 2005; Chambers *et al.,* 1999; Eriksson y Ehrlén, 1992).

El micrositio presenta un conjunto de condiciones que pueden diferir en favorabilidad, es decir, ser óptimos para la germinación pero no necesariamente para la plántula (Chambers y MacMahon, 1994), situación que se ha denominado “conflicto semilla–plántula”. Este plantea que los lugares más favorables para las semillas son los peores para las plántulas y consecuentemente los patrones de dispersión difieren de los patrones espaciales finales del reclutamiento (Schupp, 1995). El conflicto semilla-plántula puede ocurrir tanto en la fase de dispersión de semillas como en la supervivencia de las plántulas. Durante la fase de dispersión las semillas pequeñas pueden tener una gran probabilidad de dispersión más que las grandes y así una gran probabilidad de escape de la depredación, pero estas semillas contienen pocas reservas que limitaran el establecimiento final y exitoso de las plántulas (Schupp, 1995).

El éxito del reclutamiento está relacionado con las condiciones que reúne el micrositio entre ellas las propiedades del suelo, cantidad de materia orgánica y vegetación asociada (Jones y Moral, 2005). Las propiedades del suelo influyen sobre la retención de las semillas y el microambiente de germinación y establecimiento de las plántulas. Partículas grandes en el suelo aumentan el número de semillas atrapadas (Chambers y MacMahon, 1994) y dan lugar a tiempos más largos de permanencia de las semillas lo que tiene consecuencia en una mayor germinación (Johnson y Fryer, 1992). Sin embargo, hay un tamaño de las

partículas del suelo por encima del cual se ve comprometido el establecimiento de las plántulas. Suelos de mayor tamaño de partícula tienen menor capacidad de retención de nutrientes y de agua, mientras suelos con partículas pequeñas permiten un mayor contacto entre suelo y raíz, relación necesaria para el crecimiento y supervivencia de las plántulas (Chambers y MacMahon, 1994). La cantidad de agua en el suelo es un limitante de la regeneración pues el exceso o la escasez de esta puede inhibir la germinación de semillas y producir la mortalidad de las plántulas (Marañon *et al.,* 2004)

La presencia de vegetación, ya sea en términos de composición, abundancia o estructura (estratos) puede crear una variación en las condiciones microclimáticas del micrositio (Jones y Moral, 2005), o puede establecer una interacción con la plántula, así, una planta vecina puede ser facilitadora, favoreciendo el establecimiento de la plántula, o al contrario, puede competir por la luz, el agua y los nutrientes y afectar de forma negativa el crecimiento y la supervivencia del nuevo recluta (Bertness y Callaway, 1994; Titus y Moral, 1998; Chambers *et al.,* 1999).

En ambientes con condiciones extremas, la vegetación existente puede actuar como “planta nodriza” y proporcionar sitios seguros, ya sea por la creación de sombra o mediante la adición de nutrientes a la tierra (Jones y Moral, 2005). El potencial de usar las plantas nodrizas, en algunos proyectos de restauración ha sido comprobado en áreas de alta montaña, estepas semiáridas, salinas costeras, bosques tropicales secos, matorrales áridos y sabanas a nivel mundial (Padilla, 2008).

Otra variable asociada a los micrositios y que interactúa con las plántulas son los restos de vegetación muerta, esta relación puede facilitar el establecimiento (Myster y Pickett, 1993; Legrasa *et al.,* 2010) o interferir con éste (Facelli y Pickett, 1991; Singh *et al.,* 2001; Legrasa *et al.,* 2010). La materia orgánica tiene efectos químicos, físicos y mecánicos sobre las semillas (During y Van Tooren, 1990; Donath y Eckstein, 2010). Algunos efectos químicos son el resultado de los compuestos secundarios lixiviados de los restos de vegetación muerta (Bosy y Reader, 1995) que pueden afectar negativamente la germinación y emergencia de las plántulas, fenómeno conocido como alelopatía (Marañon *et al.,* 2004).

Así mismo, se presentan efectos mecánicos positivos cuando las semillas están protegidas de los herbívoros a través de una capa de superposición (During y Van Tooren, 1990) o

negativos, si la capa es muy gruesa e interfiere con la capacidad de la radícula para alcanzar el suelo u obtener la luz (Mallik *et al.,* 1984; Chambers *et al.,* 1999; Rotundo y Aguiar, 2005). Esto se relaciona con la ubicación o posición exacta de las semillas, sobre o debajo de los residuos vegetales, al tamaño de las semillas y al volumen de la capa de residuos vegetales.

Posterior a la germinación de las semillas en un micrositio óptimo, sigue la etapa de establecimiento y supervivencia de la plántula. La probabilidad de supervivencia de las plántulas aumenta con el tiempo debido al engrosamiento de la pared celular y la lignificación (Augspurger, 1984), por lo que se considera que los primeros años son el periodo de mayor mortalidad (Chambers *et al.,* 1999). Los factores externos que conducen a la muerte de las plántulas se pueden clasificar en cinco grupos principales: (1) la falta de recursos, (2) el ataque de depredadores o parásitos, (3) la interferencia por otras plantas, (4) la falta de relaciones simbióticas y (5) los sucesos aleatorios (Nadolny, 1999).

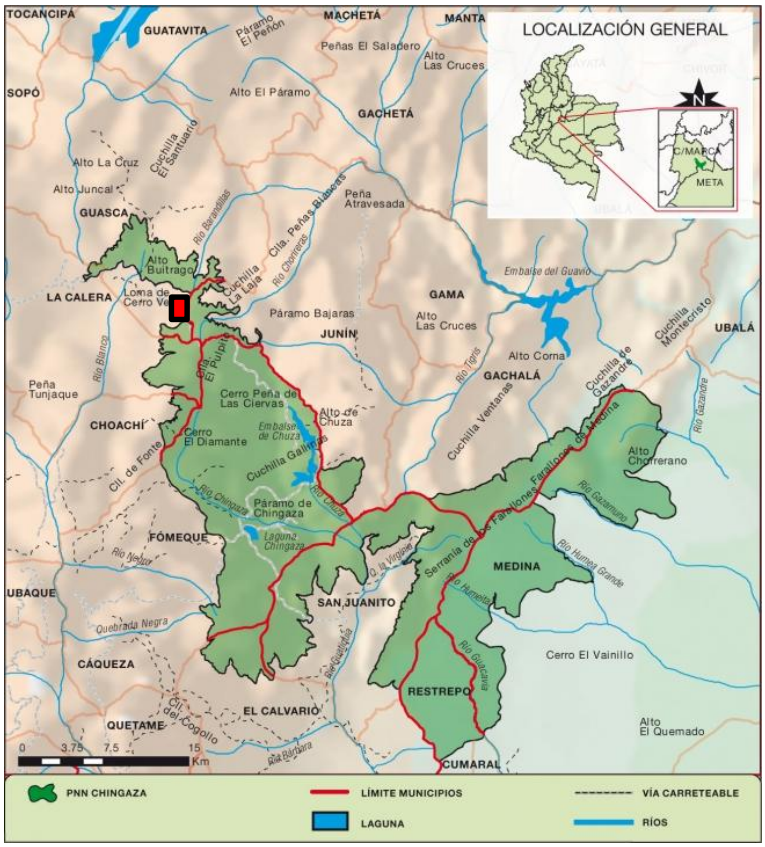
3. Generalidades

3.1 Área de Estudio

Este estudio se realizó entre febrero de 2013 y enero de 2014 en el Parque Nacional Natural Chingaza (PNN Chingaza), un área protegida inscrita a la Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales de Colombia (UAESPNN). El Parque Chingaza está ubicado en la cordillera Oriental, entre los departamentos de Cundinamarca (zona nororiente de Bogotá) y el departamento del Meta (Figura 3-1).

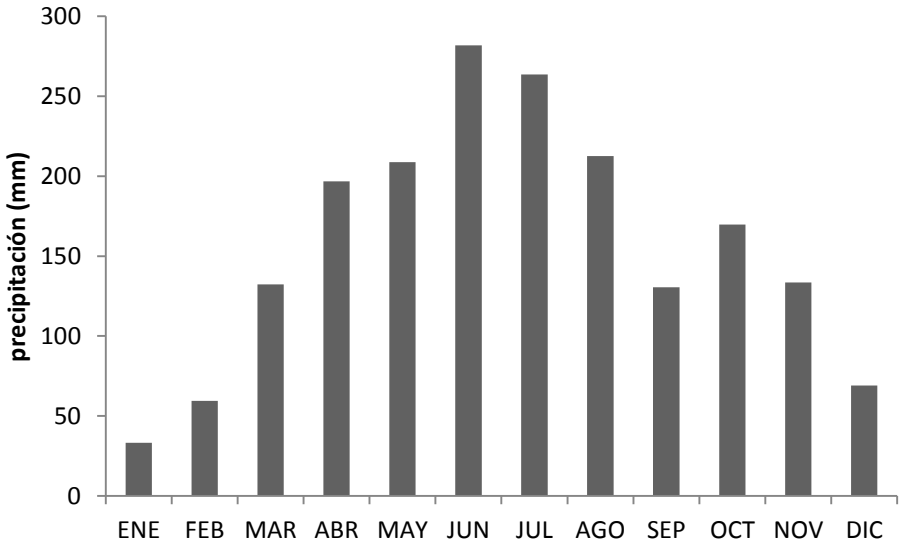
El PNN Chingaza presenta un rango altitudinal que va desde los 800 hasta los 4200m, pero con un mayor porcentaje de zonas sobre los 3300m, lo que incluye ecosistemas típicos de alta montaña tropical andina, caracterizados por un conjunto de condiciones ambientales, tales como variaciones diarias de temperatura, alta exposición de energía radiante, estacionalidad hídrica, sequía fisiológica, bajas temperaturas en el suelo y en el aire, baja presión atmosférica (con poca disponibilidad de oxígeno), vientos fuertes y disponibilidad limitada de polinizadores (Monasterio, 1986; Mora-Osejo y Sturm, 1994; Vargas y Pedraza, 2003).

Figura 3-1: Ubicación del área de estudio ( ) en el Parque Nacional Natural Chingaza. tomado de http://www.guiatodo.com.co.



La franja de páramo del PNN Chingaza se caracteriza por presentar condiciones de alta humedad y bajas temperaturas, ya que recibe toda la humedad de los vientos que vienen cargados de vapor de agua desde la Orinoquia y Amazonia (Vargas y Pedraza, 2003). Presenta un régimen de lluvias unimodal-biestacional, con lluvia máxima en junio y julio, y con una época más seca entre diciembre y enero (Figura 3-2). El promedio de precipitación media multianual (periodo 2006-2012) fue de 1891mm y la temperatura promedio multianual (periodo 2008-2010) de 9.9°C (Fuente: Estación meteorológica Campamento de Palacios, Guasca, Cundinamarca – Altitud: 3200 m. EAAB-SIH).

Figura 3-2: Promedio de precipitación mensual multianual periodo 2006-2012 en la Estación meteorológica Campamento Palacio. Guasca, Cundinamarca. EAAB y Sistema de Información Hidrológica-SIH.



La zona de estudio, en el camino por donde se transita hacia la zona del Parque denominada Bosque Palacio (4°43.318´ N 73° 49.961´ W), se seleccionó bajo los siguientes criterios: a) en este sector se presenta la distribución natural de *E. uribei,* siendo una franja de transición entre el límite superior del bosque alto andino y el subpáramo, b) la población de *E. Uribei* tiene un número grande de adultos y plántulas, lo cual es necesario para los análisis esadísticos, c) la zona tiene fácil acceso lo que permitió el muestreo,y finalmente, d) no hubo presión de pastoreo por ganado que alterará la densidad de adultos y plántulas durante el estudio.

El área de estudio comprendió un terreno de 5200 m^2 (65*80m), con una altitud que oscilo entre los 3278 y 3297m. La pendiente fue leve con un ángulo de inclinación general de 22.78° y una pendiente positiva de 0.42.

En el área se presentaron árboles pequeños y aislados dentro de la matriz de vegetación abierta, dominada principalmente por gramíneas, hierbas y arbustos, donde se destacan los matorrales (arbustales) con especies de la familia Asteraceae (*Pentacalia*, *Diplostephium* y *Baccharis*), Hypericaceae (*Hypericum*) y Ericaceae (*Macleania*,

Gaultheria, Vaccinium y *Pernettya*) (Vargas y Pedraza, 2003), así como pastizales de *Calamagrostis effusa*, pajonales de *Agrostis* sp. y arbustos como, *Aragoa abietina, Diplostephium revolutum*, *Pernettya prostrata*, *Bucquetia glutinosa*, entre otras plantas que no superan los cuatro metros de altura (Figura 3-3 y 3-4).

En el PNN Chingaza las comunidades vegetales que alcanzan su máximo desarrollo bajo las condiciones climáticas regionales (vegetación zonal) son los frailejonales, pajonales y chuscales. Los frailejonales son formaciones dominadas por especies de la subtribu Espeletiinae de la familia Asteraceae, las cuales poseen una forma de crecimiento en roseta muy distintiva, son plantas principalmente endémicas y muy importantes en los páramos, dado que por su abundancia son los elementos más distintivos de ésta zona de vida (Vargas y Pedraza, 2003). Los frailejones se mezclan a lo largo de toda la región dando origen a tipos de vegetación mixta que para el caso de la zona de estudio son: el Rosetal alto-Chuscal alto (*E. uribei* y *Chusquea tessellata*), el Rosetal alto-Pajonal medio (*E. uribei* y *Calamagrostis effusa*), el Rosetal alto-Arbustal alto (*E. uribei* y *Bucquetia glutinosa*) (Vargas y Pedraza, 2003. Figura 3-5).

La historia de uso de la tierra en la zona occidental del Parque donde se ubica el área de estudio, se caracteriza por haber sido explotadas temporalmente para uso agrícola, y luego abandonadas o simplemente dejadas de usar hace aproximadamente 10 años, originando posibilidades de recuperación natural. Estos procesos permiten el establecimiento de un tipo de vegetación transicional, con características que varían dependiendo de la ubicación, grado de intervención a la que haya sido sometida y el tiempo que haya transcurrido sin ser perturbada. Los potreros que han dejado de ser utilizados presentan vegetación en los primeros estados sucesionales, como gramíneas y helechos en el estrato herbáceo y arbustos de varias especies de melastomatáceas de hasta tres m de altura. Se observa con frecuencia la presencia de chusque, principalmente en los claros (Lopéz-Arévalo y Villareal, 1992 citados por PNN Chingaza 2005-2009)

Figura 3-3: Perfil de vegetación en la zona de Subpáramo a 3297m de altitud. Especies: 1. *Puya goudotiana,* 2. *Chusquea tessellata, 3. Diplostephium revolutum, 4. Aragoa abietina. 5. Agrostis perennans, 6. Sphagnum Sp. 7. Gaultheria anastomosans. 8.Indeterminado. 9. Bucquetia glutinosa. 10. Hesperomeles cf goudotiana. 11. Calamagrostis effusa. 13. Plántula E. uribei. 15. Hypericum goyanesii. 16. Adulto E. uribei. 17. Symplocos theiformis.*

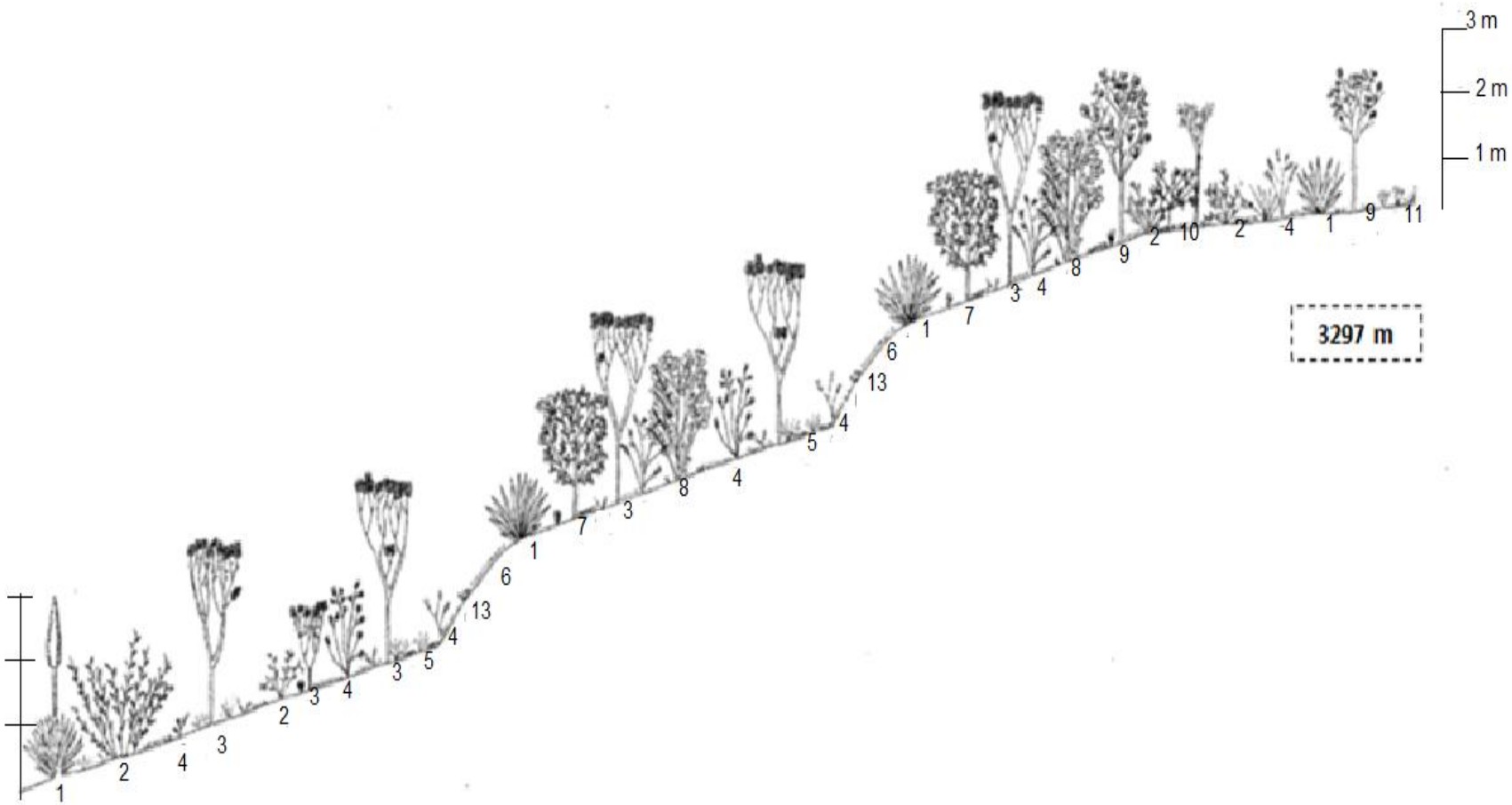
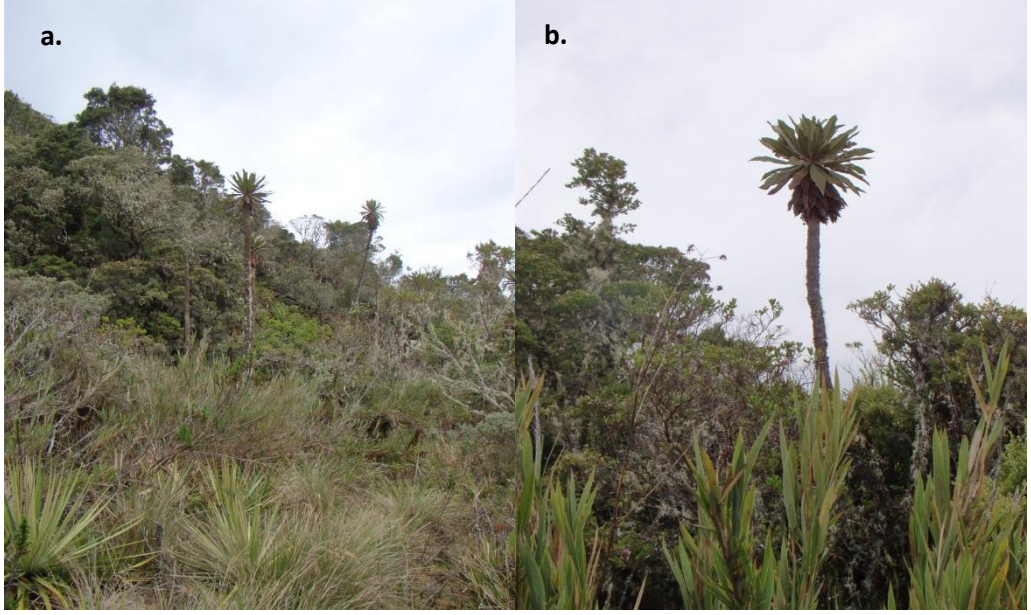


Figura 3-4: Perfil de vegetación en la zona de Subpáramo a 3278m. Especies: 1. *Puya goudotiana,* 2. *Chusquea tessellata, 3. Diplostephium revolutum, 4. Aragoa abietina. 5. Agrostis perennans, 6. Sphagnum spp. 7. Gaultheria anastomosans. 8.Indeterminado. 9. Bucquetia glutinosa. 10. Hesperomeles cf goudotiana. 11. Calamagrostis effusa. 13.* Plántula *E. uribei. 15. Hypericum goyanesii. 16.* Adulto *E. uribei. 17. Symplocos theiformis.*

Figura 3-5: Comunidades vegetales presentes en el área de estudio: a) Rosetal alto-Chuscal alto con *Espeletia uribei y Chusquea tessellata.* b) Rosetal alto-Pajonal medio con *E. uribei* y *Calamagrostis effusa.*



3.2 Especie de Estudio

Espeletia uribei es una especie endémica del PNN Chingaza, se encuentra entre el límite superior del bosque altoandino y el subpáramo, así como en algunas áreas abiertas que quedan después de la destrucción del bosque, o de forma aislada en los bosques achaparrados que crecen en los pliegues de las montañas y entre los abrigos rocosos (Vargas y Pedraza, 2003).

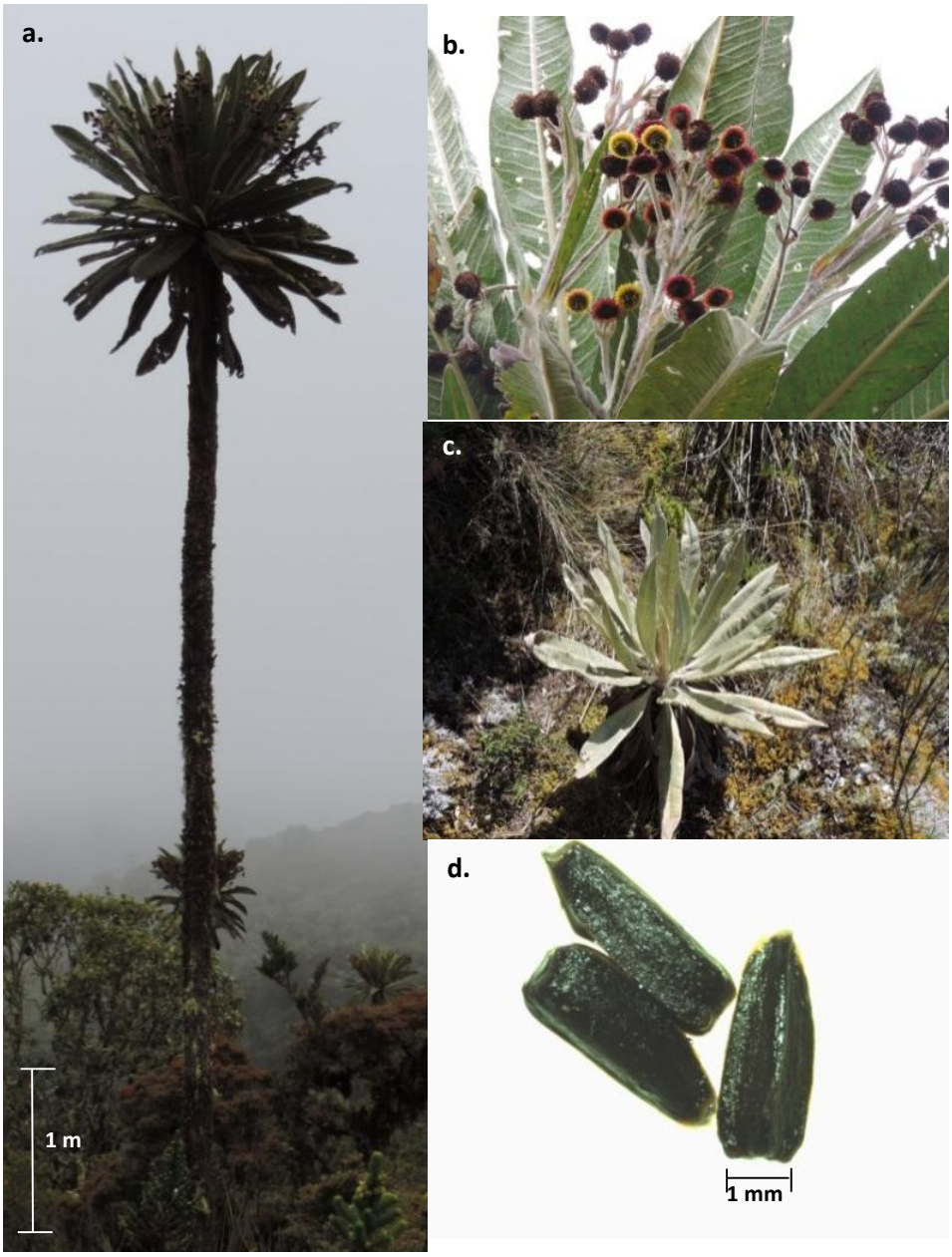
Espeletia uribei se distingue fácilmente entre los frailejones por presentar un tallo totalmente desnudo (sin presencia de necromasa) que alcanza hasta 10 m de altura, hojas grandes y coriáceas, e inflorescencias cortas y cubiertas por la roseta de hojas (Vargas y Pedraza, 2003; Figura 3-6). Las hojas de los adultos son glabras, es decir, que no presenta

una capa densa de pelos, por lo que su estructura es más coriácea o dura a diferencia de *E. grandiflora* y *E. killipii.*

Las inflorescencias son terminales con inflorescencias radiales (capítulos) inicialmente amarillas y rojizas al envejecer (*Obs. personal*). Las semillas denominadas aquenios, son un complejo fruto-semilla. Las semillas son pequeñas de 1*2.5mm de longitud y de forma ovoide triangular, la cubierta seminal es de color castaño, superficie lisa y consistencia endurecida, delgada y quebradiza. Los cotiledones y el embrión están recubiertos por una capa delgada. No presenta endospermo, su embrión es central, lineal, recto, de color blanquecino y está provisto de dos cotiledones carnosos y gruesos (Moreno, 2008).

La época de floración de la especie durante esta investigación inicio a finales de junio hasta mediados de octubre del año 2013, y la época de dispersión de semillas fue durante la temporada seca entre los meses de septiembre de 2013 y enero de 2014 (Datos no publicados). La dispersión primaria de *Espeletia* es barócora, donde las semillas pueden caer por debajo de los padres, y una dispersión secundaria donde el viento o la escorrentía mueven las semillas a una mayor distancia de los adultos reproductivos.

Figura 3-6: *Espeletia uribei* a) Adulto reproductivo b) Inflorescencias c) Juvenil d) Semillas.



4. Oferta de Semillas y Germinabilidad de *Espeletia uribei* en el Parque Nacional Natural Chingaza

4.1 Introducción

La producción y germinación de semillas son procesos importantes en el reclutamiento, considerándose fases de alto riesgo en el ciclo de vida de las plantas. Los factores que limitan la producción de semillas viables frecuentemente implican condiciones intrínsecas a la planta como son los patrones de asignación de recursos para la reproducción, los aspectos ligados a la biología floral y el lugar de crecimiento (luz y recursos disponibles). También influyen factores bióticos extrínsecos tales como la limitación de la polinización, reduciendo el cuajado de frutos, la acción de patógenos y herbívoros sobre las estructuras reproductivas, y la actividad de los depredadores de semillas después de la dispersión (Jordano *et al.*, 2004).

Así mismo, la germinación es afectada por factores intrínsecos y extrínsecos. Entre los primeros se tiene la viabilidad de las semillas, que es el periodo durante el cual las semillas conservan su capacidad para germinar, y varía dependiendo de las condiciones de almacenamiento y por supuesto del tipo de semilla; y los extrínsecos entre los cuales están los factores ambientales como agua, gases, temperatura, luz e interacciones con otros organismos en procesos como la depredación (Barcelo *et al.*, 1992).

Este investigación busca establecer ¿Cómo se relacionan la oferta de semillas y la germinabilidad con el reclutamiento de *Espeletia uribei* en el Parque Nacional Natural

Chingaza - Cundinamarca? Para responder este interrogante se determinó la oferta de semillas de *E. uribei* en términos de cantidad (producción, flujo y distribución de las semillas) y calidad (viabilidad). Adicionalmente se registró el porcentaje y el tiempo de germinación en condiciones de luz y oscuridad.

4.2 Métodos

4.2.1 Oferta de semillas

Para determinar la oferta de semillas de un individuo de *Espeletia uribei* se evaluó la producción, la lluvia y la sombra de semillas.

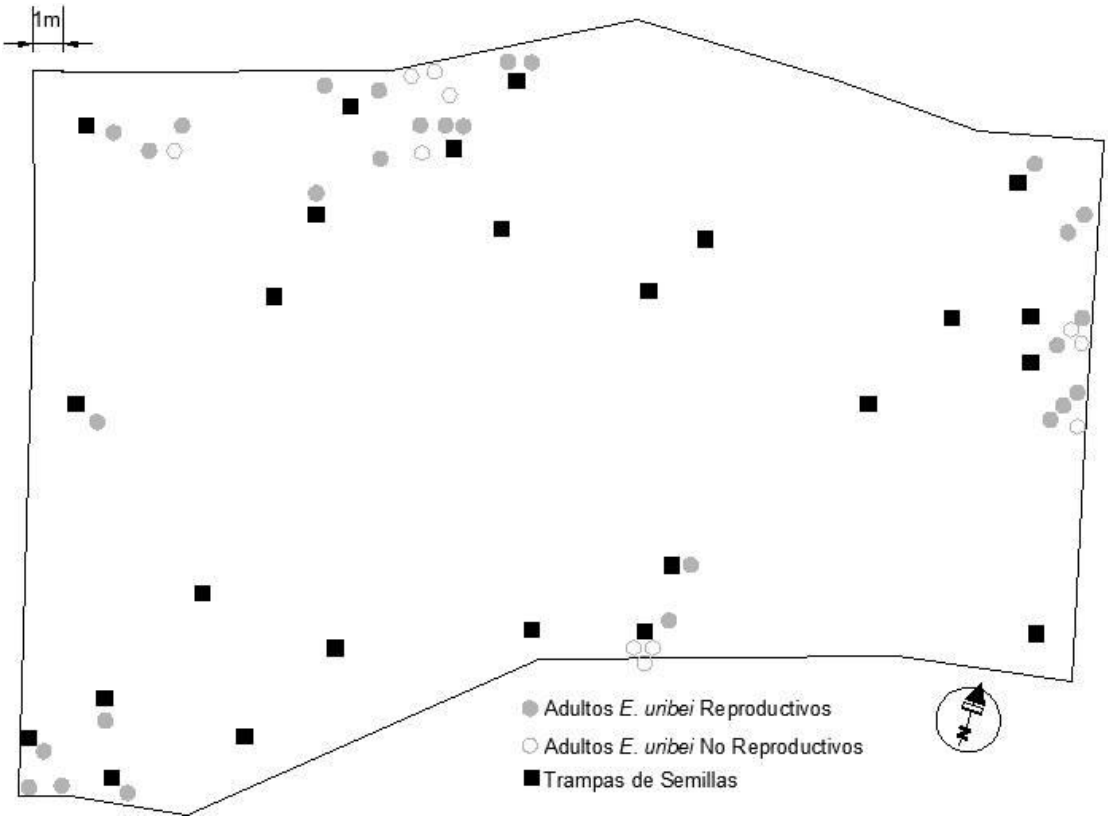
4.2.1.1 Producción de semillas

Se contó el número total de individuos adultos de *E. uribei* en estado reproductivo y no reproductivo dentro del área de estudio (5200m^2) y a cada uno se le registró su ubicación espacial (Figura 4-1). Luego se escogió una muestra equivalente a más del 70% del total de adultos reproductivos en el área (N=22) a los que se les midió la altura y contó el número de ejes florales. Posteriormente, y de forma aleatoria, se recolectó una inflorescencia por cada individuo para calcular el número de capítulos por eje floral y dos capítulos por inflorescencia para establecer el número de semillas por capítulo. Con esta información se estableció la estructura y producción de los individuos.

4.2.1.2 Lluvia de semillas

Se evaluó la lluvia de semillas a partir del montaje de 25 trampas de semillas, ubicadas de forma aleatoria dentro de la zona de estudio (Figura 4-1). Las semillas caídas en las trampas se recogieron cada 20 días, desde el mes de julio de 2013 cuando se observaron los primeros individuos adultos con flor dentro del área, hasta el mes de enero donde finalizó la floración de *E. uribei*, para un total de nueve visitas.

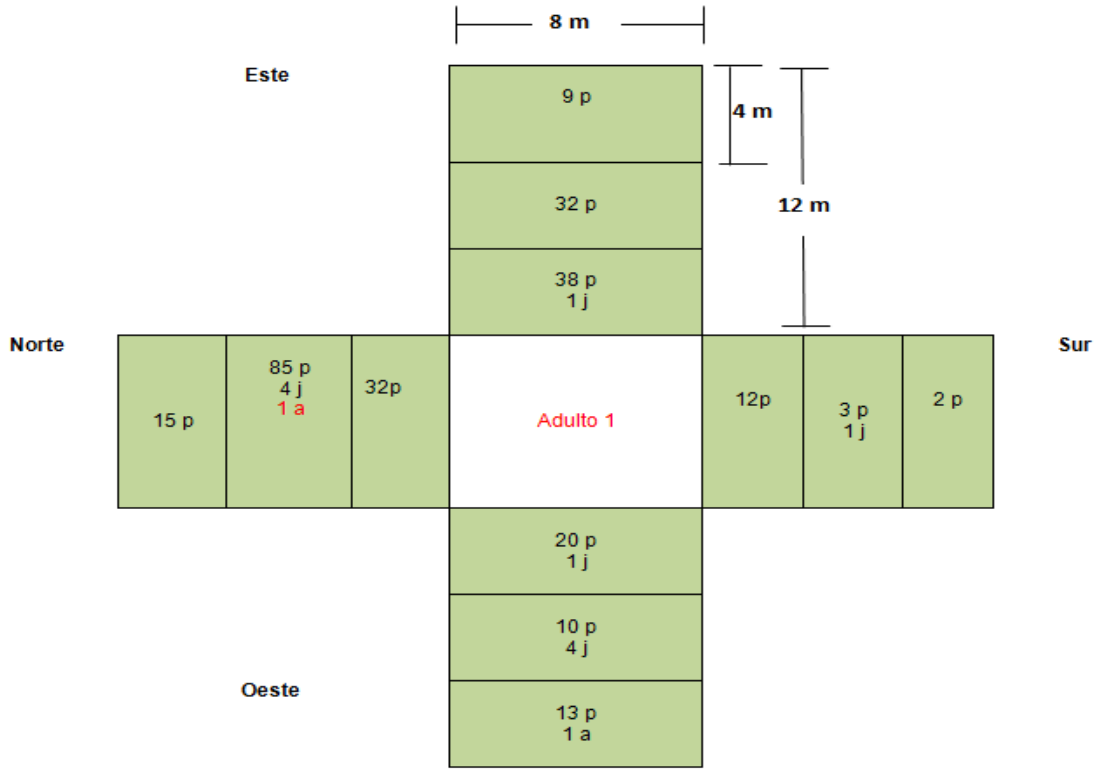
Figura 4-1: Ubicación espacial de las trampas de semillas y de los Adultos reproductivos y no reproductivos de *E. uribei* dentro del área de estudio.



4.2.1.3 Sombra de semillas

La sombra de semillas se estimó a partir de la distribución espacial de las plántulas establecidas. Debido a que la cercanía entre los individuos era muy alta, se dificultó adjudicar las plántulas a uno u otro adulto. Por esta razón, se tomaron los siete individuos adultos con flor más distantes entre sí. Alrededor de cada adulto se delimitaron cuatro parcelas de 8*12 m (96 m^2) en los cuatro puntos cardinales y al interior de cada parcela se establecieron franjas cada cuatro metros (0–4m, 4–8m y 8-12m). En cada franja se contó el número de plántulas presentes en ese instante (Figura 4-2).

Figura 4-2: Esquema del montaje para estimar la sombra de semillas o distribución espacial de las plántulas. (p)=plántulas, (j) juveniles, (a)=adultos.



4.2.2 Germinabilidad de Semillas

Del conjunto de semillas extraídas de los capítulos, se tomaron dos lotes para realizar las pruebas de germinación. Mil semillas se ubicaron en luz y 1000 semillas en oscuridad. Las semillas se colocaron durante dos meses en cajas de Petri, bajo las mismas condiciones de humedad (80%) y temperatura (20° C día – 10°C noche). El conteo del número de semillas germinadas se realizó periódicamente, inicialmente cada ocho días y luego de un mes, cada 15 días.

4.2.3 Estado de las semillas

El estado de las semillas se refiere al aspecto físico que presentaron las semillas; para ello se definieron cinco categorías de estado (Figura 4-3). 1) Aquenio abortado: semilla en la que se evidencia un embrión sin desarrollo, con una alta desecación 2) Aquenio vacío: semilla en donde solo se observó la testa sin embrión, 3) Aquenio dañado: semillas con el embrión de coloración café-verdosa, de apariencia mucilaginosa, deforme y sin desarrollo, 4) Aquenio bueno: semilla turgente con su embrión intacto, sin signos de depredación y que no se deshace al ejercerle presión. Dentro de esta última categoría fue posible distinguir un quinto estado, que se denominó: 5) Aquenio viable: semilla buena que evidencia actividad metabólica al realizar la prueba de Tetrazolium (sal de tetrazolium: 2,3,5- cloruro de trifeniltetrazolium. Suarez y Melgarejo, 2010).

El estado de las semillas se evaluó en el lote de semillas del ensayo de germinación (N=2000), así como en las recolectadas a partir de las trampas de semillas (N=779). Para cada lote se determinó el número de aquenios buenos, abortados, vacíos, dañados y viables.

Figura 4-3: Estado de las semillas de *E. uribei*. a) Aquenio bueno. b) Aquenio vacío. c) Aquenio abortado. d) Aquenio dañado. e) Aquenio viable.

4.2.4 Análisis estadístico

Para el análisis estadístico de la oferta de semillas y la germinabilidad de *E. uribei* se realizaron pruebas de estadística univariada descriptiva (medidas de tendencia central y bloxplot) y se aplicaron pruebas de normalidad y homocedasticidad para determinar el comportamiento de los datos.

Para evaluar si hubo diferencias en el número de semillas entre las trampas (lluvia de semillas) se aplicó el test de Kruskal- Wallis. La diferencia en la cantidad de plántulas establecidas (sombra de semillas) entre los cuadrantes o franjas de distancias se evaluó con una ANOVA. Para determinar el grado de asociación entre el número de semillas que llegan al suelo y la distancia al adulto reproductivo más cercano se realizó una prueba de independencia y de asociación de variables a partir del coeficiente de correlación de Spearman.

Con el fin de comparar el porcentaje de germinación en los tratamientos de luz vs oscuridad se realizaron los Test de Wilcoxon y prueba de Kolmogorov-Smirnov usados para dos muestras independientes sin distribución normal. Para determinar si existe un pico de germinación, o señalar si hubo similitud durante los periodos o semanas de observación en los experimentos de germinación, se hizo una ANOVA de Friedman, para *k* variables relacionadas.

Los análisis estadísticos y los gráficos se hicieron usando el programa R Versión 3.0.0 (R Development Core Team, 2014); empleando y modificando los scripts de Guisande *et al.* (2011) (Anexo A).

4.3. Resultados

4.3.1 Oferta de semillas

4.3.1.1 Producción de Semillas

En el área de estudio se encontraron 28 adultos en estado reproductivo y 11 adultos vegetativos (Figura 4-1). Los adultos presentaron en promedio una altura de 5.19m (N=22, máx=6.90 mín= 3.6, SD=±0.98), nueve ejes florales (N=22, máx=15, mín=3, SD=±2.89), 23.96 capítulos por inflorescencia (N=22, máx=33, mín=14, SD=±4.68) y 74 semillas por capítulo (N=44, máx=115, mín=26, SD=±19.36). Esto indica que un adulto de *Espeletia uribei* produce un promedio aproximado de 15318 aquenios.

4.3.1.2 Lluvia de semillas

La lluvia de semillas que llegó al suelo, fue significativamente diferente a lo largo de los meses (Kruskal-Wallis, chi^2=56.8815, df=6, p<0.001). La dispersión de semillas inició en la época seca (hacia finales del mes de septiembre), presentó un valor máximo o pico durante el mes de octubre y posteriormente fue disminuyendo hasta finalizar completamente en enero (Figura 4-4). El ciclo de dispersión de las semillas de *E. uribei* abarcó un período total de cinco meses.

De las 25 trampas ubicadas en el área solo en 21 trampas se recolectaron semillas, con un conteo total de 851. El número de semillas fue significativamente diferente entre las trampas (Kruskal-Wallis chi^2 =39.4684, df=20, p-valor=0.005828). Las diferencias

registradas entre el número de semillas por trampa se relacionó a la distancia en que se ubicaron las trampas con respecto al adulto más cercano, la correlación fue negativa y significativa (coeficiente de Sperman ρ= -0,62, p-valor=0,0023). La tendencia que mostraron los datos sugiere que a mayor distancia menor es la proporción de semillas que llegan a la superficie del suelo (r^2=0.169, p=0.04. Figura 4-5).

Figura 4-4: Relación entre el número de semillas de *E. uribei* recolectadas dentro de las trampas, el número de adultos florecidos en el área de estudio y el promedio de precipitación media multianual (periodo 2006-2012, Estación campamento Palacios-Guasca, Cundinamarca. Fuente: EAAB-SIH).

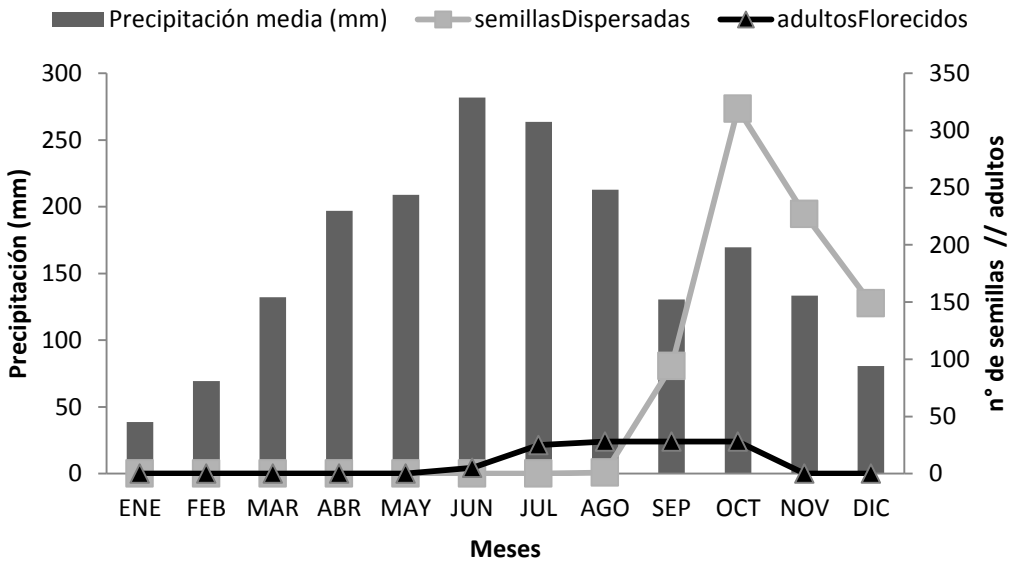
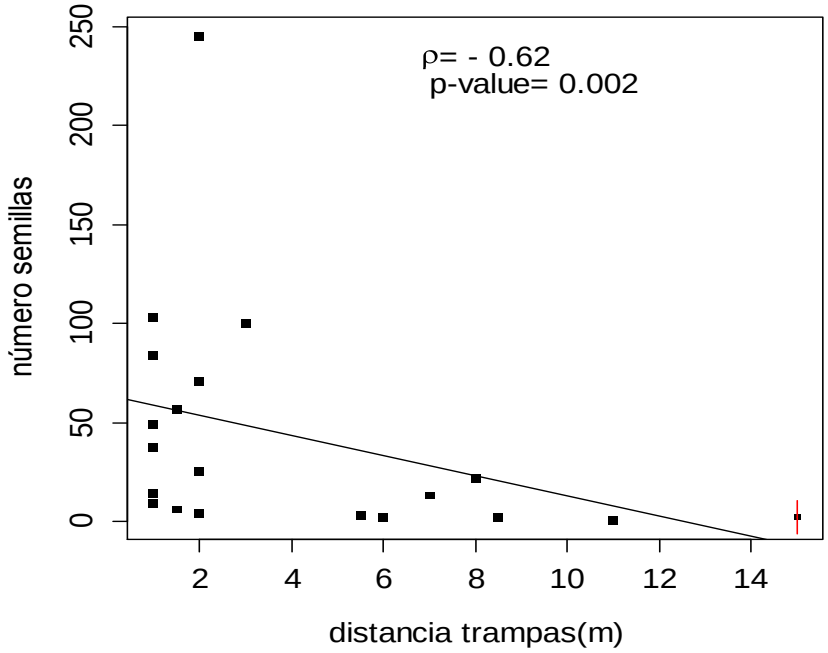


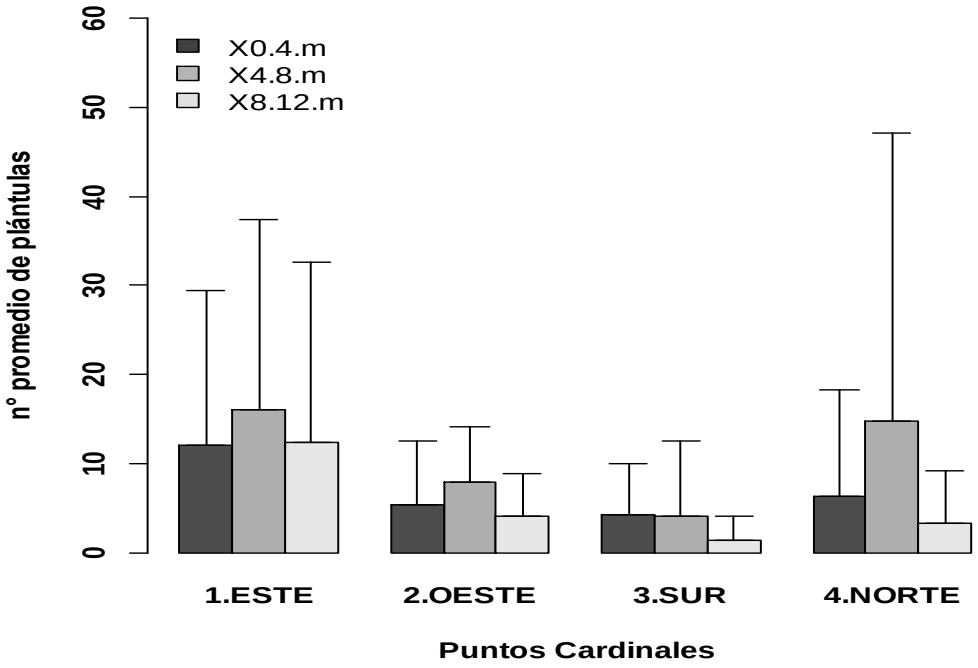
Figura 4-5: Relación entre el número de semillas que caen y la distancia de la trampa con respecto al adulto reproductivo más cercano. Coeficiente de correlación de Sperman (ρ)



4.3.1.3 Sombra de Semillas

El mayor establecimiento de plántulas se localizó en la segunda franja o zona intermedia comprendida entre los 4 y 8m de distancia al adulto reproductivo más cercano (Figura 4-6. Anexo B). Sin embargo, no hubo diferencias significativas entre el número de plántulas y las franjas de distancias al adulto (Kruskal-Wallis chi^2=0.4567, df=2, p=0,7958) ni entre el número de plántulas y los cuatro puntos cardinales (Kruskal-Wallis chi^2= 3.3567, df=3, p=0.3398).

Figura 4-6: Promedio y Desviación estándar de los datos de las plántulas establecidas en términos de la dirección y la distancia con respecto al adulto reproductivo.



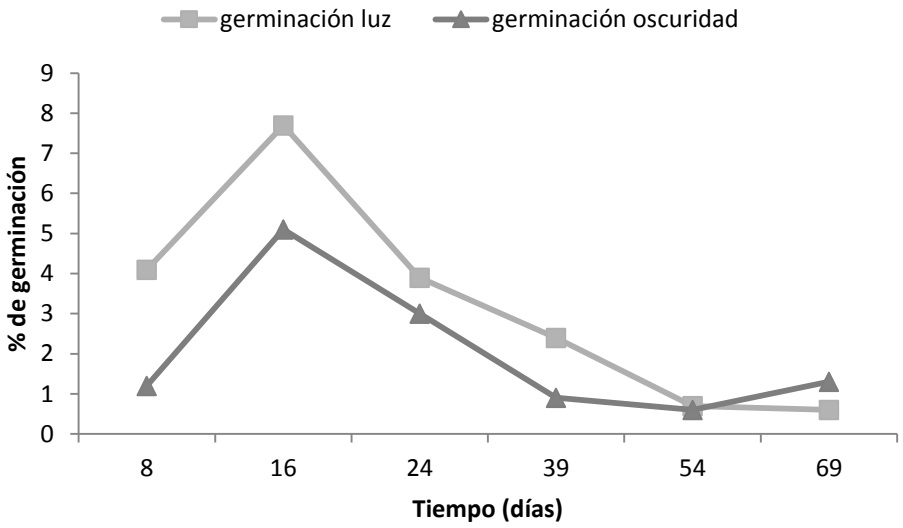
4.3.2 Germinabilidad

En el tratamiento de luz el pico de germinación se presentó durante la segunda semana (15 días) con un 7.7% de semillas germinadas y a partir del día 39 disminuyó alcanzando valores muy bajos (Figura 4-7, Anexo C). Hubo diferencias significativas en el número de semillas germinadas entre los periodos de observación (ANOVA de Friedman, chi^2=16.2121, df=5, p=0.0062), específicamente al comparar la segunda semana (pico de germinación) con la quinta y sexta observación (Wilcoxon -Observación 2–5, V=49, p=0.03109; observación 2-6, V=49, p=0.0312).

La proporción de semillas germinadas en condiciones de oscuridad fue baja. El mayor porcentaje de semillas (5.1%) germinó hacia la segunda semana, presentando el menor valor hacia el día 54 (Figura 4-7, Anexo C). Aunque se presentó diferencia en el número de semillas germinadas para cada periodo de observación, esta relación no fue significativa (ANOVA de Friedman, chi^2=4.6196, df=5, p=0.464).

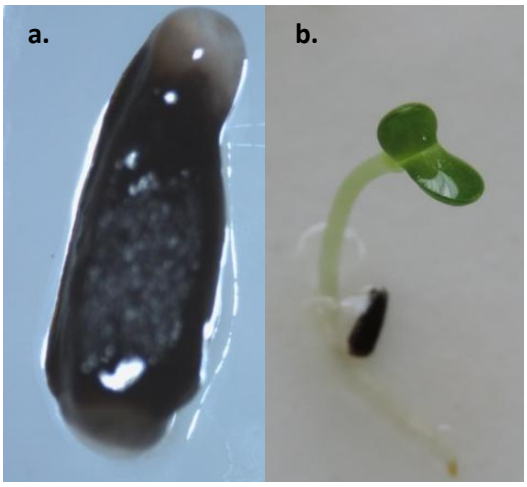
En total, el porcentaje de germinación de las semillas de *Espeletia uribei* fue de 19.4% en el tratamiento de luz y 12.1% en oscuridad, siendo estos porcentajes significativamente distintos (Wilcoxon W=3947.5, p=0.006122; Kolmogorov-Smirnov, D=0.2222, p=0.03849), por lo que se puede afirmar que la germinación se ve favorecida cuando hay presencia de luz.

Figura 4-7: Proporción de semillas germinadas por cada tratamiento (luz y oscuridad) en el transcurso de los días de observación.



Tres meses después de la germinación inicial se encontró que solo un 23% de las semillas que germinaron permanecían con la radícula, pero sin crecimiento o elongación visible; más del 50% de semillas tenían el embrión dañado y solo el 3% de semillas ya germinadas elongaron su radícula, sin embargo, lo hicieron en longitudes muy pequeñas, sin presencia del hipocótilo o de las primeras hojas, situación que solo se observó pasados cinco meses de la fecha inicial del montaje y únicamente en tres semillas del total (Figura 4-8).

Figura 4-8: Semilla de *E. uribei* germinadas a) aparición de la radícula. b) aparición de los primordios de hojas.



4.3.3. Estado de las semillas

Con respecto al estado de las semillas provenientes del experimento de germinación, se encontró que el mayor porcentaje correspondió a semillas dañadas con un valor del 57.5% seguido por las semillas buenas (32.4%), semillas vacías (6.5%) y semillas abortadas (3.7%). Hubo diferencias significativas entre el número de semillas por categoría de estado (Kruskal-Wallis Chi^2=82.094, df=4, p<0.001. Figura 4-9).

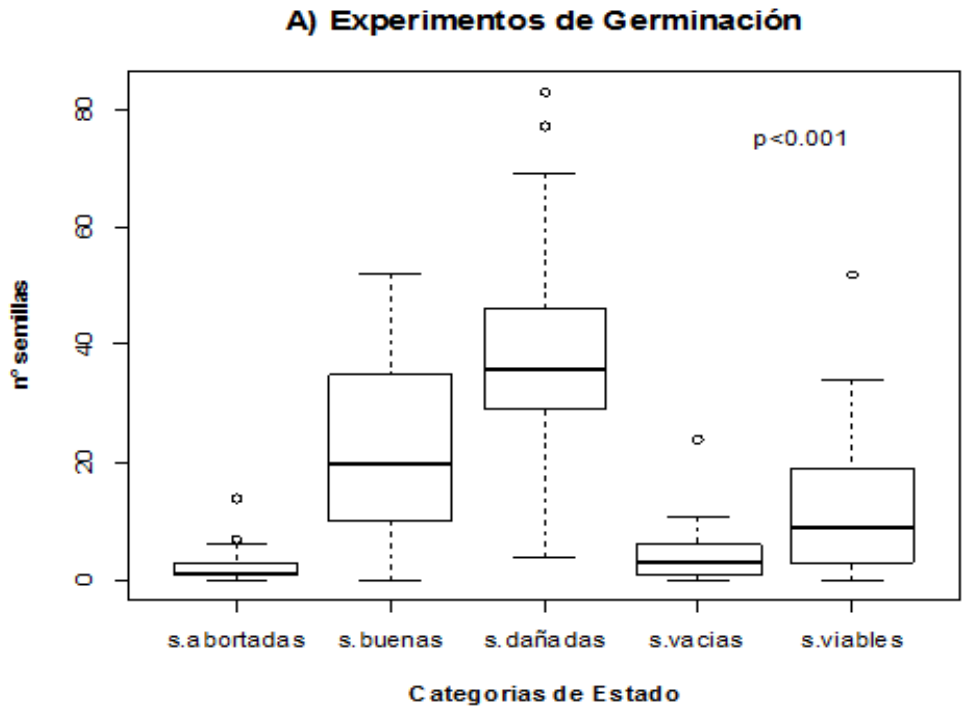
En las semillas recolectadas a partir de las trampas se observó que 52.9% de las semillas eran buenas, 29% eran semillas dañadas, 11.2% semillas vacías, y 8% semillas abortadas (Figura 4-9). No obstante, el porcentaje de semillas entre las categorías de estado no presentó diferencias significativas (Kruskal-Wallis Chi^2=6.218, df=4, p=0.1834).

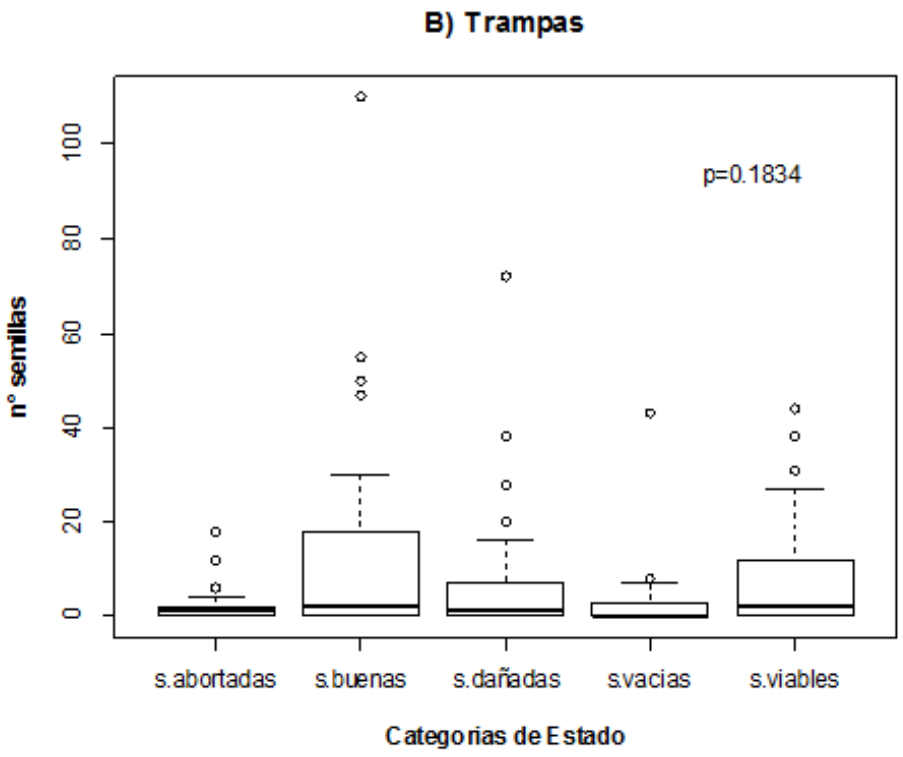
Al realizar la prueba de viabilidad se encontró, que en el lote de germinación, el 18.8% del total (N=2000) fueron semillas viables, mientras en las trampas el porcentaje de viabilidad fue del 31.4%. Estos valores estuvieron por debajo del total de semillas buenas, lo que demostró que la apariencia de un embrión bueno no asegura que éste tenga un correcto estado fisiológico o actividad metabólica que le permita germinar.

Independientemente del número total de semillas en cada lote (Germinación N=2000 y Trampas N=851) así como al tiempo de almacenamiento, es evidente que existe una

pérdida relevante de semillas dentro de la población, pues más del 50% fueron semillas dañadas, abortadas, vacías y sin viabilidad.

Figura 4-9: Proporción de semillas de *E. uribei* en cada una de las categorías de estado para A) El lote de semillas provenientes de los experimentos de germinación. B) Lote de semillas provenientes de las trampas.





4.4. Discusión

4.4.1 Oferta de semillas

4.4.1.1 Producción

La oferta de semillas de *Espeletia uribei* fue alta con un promedio de 15318 semillas por individuo durante la época de estudio. La alta producción de semillas puede estar relacionada con un mecanismo que presentan las plantas para compensar la alta tasa de mortalidad de las semillas (Begon *et al.,* 2006). Esto se corrobora con los resultados obtenidos en las pruebas de viabilidad, las cuales mostraron que solo el 30% de las semillas estaba en condiciones de generar nuevos individuos.

Chaves (2006) mostró que en las poblaciones de *E. barclayana*, *E. corymbosa y E. argentea* estudiadas en el páramo de Guerreo (Cogua-Cundinamarca) la viabilidad de las semillas estuvo entre 30 y 52%. Esta condición de baja viabilidad, parece diferir en otras especies del género *Espeletia*, tal y como encontró Moreno (2008) para poblaciones de *E. killiipii* y *E. grandiflora* en el PNN Chingaza*,* las cuales presentaron una viabilidad superior al 70%.

Adicionalmente, en estos estudios se reporta una alta proporción de semillas abortadas, vacías o depredadas, situación que también ocurre en *E. uribei* que presentó una pérdida de semillas cercana al 50%. La pérdida de semillas se puede relacionar con la acción de patógenos, herbívoros o defectos fisiológicos, que en conjunto afectan el eje embrionario y no permiten el desarrollo de las semillas (Chambers *et al.,* 1999; Ferner y Thompson, 2005).

Se ha demostrado que la pérdida o baja supervivencia de las semillas también está relacionada con las condiciones extremas del páramo, en donde los suelos pobres, bajas temperaturas, heladas, fuertes vientos y la alta radiación solar, pueden provocar cambios en la floración, fructificación y productividad de las plantas o generar limitaciones en la polinización y en consecuencia, afectar la cantidad y calidad de las semillas (Sobrevila, 1986).

Para *Espeletia grandiflora* y *E. killippii*, en el área de estudio, Moreno (2008) encontró variabilidad interanual en la producción de semillas, efecto de la interacción de eventos como la depredación de semillas, la disponibilidad de luz, o diferencias en la densidad y el tamaño de los adultos.

Cuando la oferta de semillas es afectada fuertemente por la depredación, algunas especies han desarrollado una estrategia de sobreproducción de semillas conocida como masting, las especies que presentan un año *masting* tienen un incremento significativo en la producción de semillas como estrategia para saciar la actividad de los depredadores y aumentar la supervivencia de las semillas y el establecimiento de las plántulas en años próximos o inmediatamente posteriores a los eventos de *masting* (Sanguinetti y Kitzberger, 2009). Esta variabilidad en las proporciones de reproducción, podría implicar un *trade-off,*

es decir, un compromiso energético entre la reproducción actual y la reproducción futura (Chaves, 2006).

La probabilidad de fructificación también podría depender de las condiciones particulares del sitio. Así, Giménez *et al.* (2008) en ecosistemas alpinos del Mediterraneo encontraron en su estudio diferencias significativas en la floración de acuerdo a la distribución altitudinal de la especie y al año de muestreo; en general, el rendimiento reproductivo fue más grande en la población de gran altitud y muy bajo durante el segundo año donde la sequía fue más drástica en comparación con los demás años.

La producción de semillas no es continua en el tiempo, por lo que se pueden distinguir "cohortes de semillas" (Rojas *et al*., 2008), que en el caso de la población de *E. uribei* estudiada se caracterizó por presentar en ese momento una alta tasa de perdida de semillas, generando la hipótesis de que fue un año malo de producción, donde factores climáticos o de depredación afectaron la calidad de las semillas, por lo cual se tendría que evaluar la oferta de semillas de *E. uribei* durante otra época o año, así como en dos o más puntos de estudio (rango altitudinal). Esto podría exponer la relación de la intensidad de la precipitación entre años, es decir, la respuesta de los individuos y de la población a fenómenos climáticos como el niño y la niña.

4.4.1.2 Lluvia y sombra de semillas

La temporada de dispersión de las semillas de *E. uribei* se presentó durante la época seca, lo que concuerda con lo reportado para otras especies de *Espeletia* en Venezuela (Guariguata y Azocar, 1988) y el el área de estudio (Zambrano, 2000; Fagua y González, 2007). Durante esta época en el área de estudio (de septiembre de 2013 a enero de 2014), los fuertes vientos facilitan la liberación y dispersión de las semillas, ya que las semillas de los *Espeletia* carecen de un vilano o papus que asista a la planta en la diseminación o dispersión.

E. uribei, presenta un tipo de dispersión primaria barocora, donde las semillas caen debajo de los padres, y una dispersión secundaria donde el viento o la escorrentía mueven las semillas a una mayor distancia de los adultos reproductivos (Zasada *et al.,* 1992; Chambers

y MacMahon, 1994). Estos mecanismos de dispersión determinan los patrones de distribución de la lluvia y sombra de semillas de la especie, por consiguiente, la mayor densidad de semillas se encontró cerca de los adultos fuente, siendo, en este caso, la distancia al adulto reproductivo más cercano una variable asociada al número de semillas que llegan al suelo. Sin embargo, el establecimiento de las plántulas estuvo relacionado principalmente con las condiciones del micrositio. Por esta razón, pese a que la lluvia de semillas fue mayor cerca a los adultos parentales, la germinación y el establecimiento de las mismas se dio en sectores donde hubo mayor disponibilidad de luz y probablemente menor competencia por este recurso con vegetación de estratos superiores.

En otras palabras, el patrón de reclutamiento de *E. uribei* coincide con el modelo propuesto por Janzen y Connell (1978), donde la tendencia fue que con el aumento de la distancia a los padres, el número de semillas por unidad de superficie disminuyó rápidamente, pero la probabilidad que una semilla o plántula madure es estable o invariable y depende de otros factores independientes de la distancia.

4.4.2 Germinabilidad

La tasa de germinación de *E. uribei* fue baja, con valores inferiores al 20%. Estos datos son similares a los reportados por Chaves (2006) que encontró, en condiciones de laboratorio, valores del 20% en la germinación de *E. argentea*, 15% para *E. barclayana* y 10% para *E. corymbosa*. Ochoa (1994) encontró para *E. grandiflora* valores de germinación entre cinco y 25% y Sánchez (2004) halló porcentajes de germinación del 18% en tratamiento de polinización natural de *E. grandiflora.*

Entre los factores que afectan la germinación de una semilla se pueden mencionar la falta de viabilidad, así como las condiciones ambientales que afectan o determinan la tasa y velocidad de germinación, ya que por un lado puede ocasionar en la semilla un estado de latencia y por el otro pueden generar daños en el embrión. La baja tasa de germinación es común en las zonas de alta montaña, en donde se reporta una fuerte inhibición y mortalidad de los individuos, debido esencialmente a las condiciones ambientales extremas de temperaturas diarias y regímenes hídricos a las que son sometidas las semillas (Guariguata y Azocar, 1988; Luteyn, 1999; Körner, 2003).

En el presente estudio, la luz mostró ser un factor importante para la germinación de *E. uribei*, y aunque hubo germinación en la oscuridad, el porcentaje fue significativamente superior cuando la luz estaba disponible. Esto se debe a que la luz es un agente regulador de la germinación de las semillas pues estimula y aumenta la velocidad de germinación de las mismas (Marañon *et al.,* 2004). La respuesta positiva a la luz esta favorecida por dos presiones selectivas, por un lado germinar en la superficie del suelo confiere más probabilidades de éxito que hacerlo enterrada en profundidad; y por otro lado, germinar en un claro abierto e iluminado también aumenta la probabilidad de éxito respecto a una zona densa y oscura (Marañon *et al.,* 2004).

Otras especies de páramo en las que se reportan porcentajes de germinación mayores en presencia de luz que en oscuridad son *Espeletia schultzii* y *E. timotensis* (Guariguata y Azocar, 1988), *Puya santosii*, *Puya trianae* y *Gautheria anastomosans* (Rodríguez, 2012).

Con respecto al tiempo de germinación se encontró que *E. uribei* germinó más temprano, que *E. grandiflora* y *E. killipii,* de acuerdo con los datos reportados por Moreno (2008); mientras éstas especies tuvieron su inicio de germinación hacia la segunda semana, *E. uribei* lo hizo durante los primeros ocho días después del montaje. La rápida germinación, puede evidenciar la habilidad colonizadora de *Espeletia uribei* y sus requerimientos para aprovechar los claros de luz que se crean entre el subpáramo y el bosque altoandino donde se distribuye. Esta condición se corrobora con la estrecha relación que se presentó entre la variable tipo de zona de luz abierta con los micrositios de establecimiento de las plántulas de *E. uribei* encontradas en este estudio.

Teniendo en cuenta los aspectos discutidos anteriormente, el reclutamiento de *E. uribei* es afectado por la limitación de semillas (*source limitation*), lo que implica que no se producen suficientes semillas viables para ser dispersadas a todos los lugares potencialmente disponibles para el establecimiento exitoso (Jordano *et al.,* 2004). Los factores que limitan la producción de semillas viables frecuentemente implican factores intrínsecos a la planta como son los patrones de asignación de recursos para la reproducción, los aspectos ligados a la biología floral y el lugar de crecimiento (luz y recursos disponibles), y factores bióticos extrínsecos tales como la limitación en la polinización que reduce el cuajado de

frutos, o la acción de patógenos y herbívoros sobre las estructuras reproductivas y semillas (Jordano *et al.*, 2004).

El trabajo de Chaves (2006) sobre *E. argentea* y *E corymbosa* reportan una alta incidencia de depredación sobre los capítulos por efecto de las larvas de dípteros, coleópteros y lepidópteros, que ejercen un efecto perjudicial en el éxito reproductivo de la especie, pues consumen la totalidad del embrión. La presencia de larvas de insectos al interior de los capítulos florales también se observó en *E. uribei*, situación que se podría relacionar en cierta medida al daño de las semillas.

En conclusión, la población de *E. uribei* estudiada está siendo limitado por la baja oferta de semillas viables, ya que pese a tener una alta producción total de aquenios, las semillas pierden fácilmente su calidad o potencial, ya sea, por efecto de las condiciones adversas del clima en Chingaza, por la acción de insectos o patógenos que dañan el embrión, o por la dificultad para arribar o ser transportadas a micrositios óptimos quebrinden los requisitos necesarios para germinar, establecerse o entrar al banco de semillas.

5. Caracterización de los micrositios de establecimiento de las plántulas de *Espeletia uribei* en el Parque Nacional Natural Chingaza

5.1 Introducción

El reclutamiento en las plantas, entendido como la incorporación de individuos en la población, se determina por procesos como, la oferta de semillas, dispersión, germinación, depredación y elección de un hábitat favorable (micrositios) que permita el establecimiento, la supervivencia y el crecimiento de las plántulas (Rey y Alcántara, 2000; Wenny, 2000; Méndez *et al.,* 2006; Mora *et al.,* 2006a; Díaz y Armesto, 2007; Moreno, 2008; Sanguinetti y Kitzberger, 2009).

Comprender los factores que afectan el reclutamiento de las plantas es fundamental para entender los procesos de regeneración de las especies en un ecosistema. Los ecosistemas de alta montaña se caracterizan por su heterogeneidad ambiental, generando un mosaico de parches habitables y no habitables para las especies. Esta situación conlleva a que el reclutamiento sea limitado por la disponibilidad de micrositios óptimos para la germinación y el establecimiento. Un micrositio se define como el ambiente tanto aéreo como subterráneo que rodea a una planta y que le permite la supervivencia y desarrollo, al proporcionarle los requerimientos suficientes para realizar al menos un evento reproductivo exitoso durante su ciclo de vida (García y Monroy, 2005). En los ecosistemas de alta montaña, por ejemplo, existe una marcada heterogeneidad ambiental, generando un

mosaico de parches habitables y no habitables para las especies (Vargas y Pérez-Martínez, 2014). Esta situación hace que el reclutamiento sea limitado por la disponibilidad de micrositios óptimos para la germinación y el establecimiento.

En general, comprender los factores que determinan el reclutamiento de las plantas es necesario para entender los procesos de regeneración de las poblaciones. En este estudio, el objetivo fue indagar por las condiciones bióticas y abióticas necesarias para que las plántulas de Espeletia uribei logren establecerse, identificando y analizando los factores que limitarían el reclutamiento de la especie.

5.2 Métodos

5.2.1 Fase de campo y laboratorio

Para evaluar las características de los micrositios de forma aleatoria se sortearon 99 puntos dentro del área de estudio, caracterizando 40 micrositios de establecimiento de plántulas de *E. uribei,* y 59 micrositios vacíos o de no establecimiento, identificando y comparando así las condiciones que predominan cuando las plántulas de E. uribei están presentes

Cada micrositio se delimitó con un cuadrante de 50cm^2 alrededor de la plántula o punto vacío, donde se registraron las siguientes variables: número de plántulas de *Espeletia uribei,* tipo de vegetación asociada (estratos), porcentaje de suelo desnudo, composición y número de especies asociadas, porcentaje de cobertura de cada especie asociada, porcentaje de vegetación muerta, cantidad de agua en el suelo (humedad del suelo), pH del suelo, tipo de zona de luz y distancia al adulto más cercano.

Se consideró como plántula a los individuos que no presentaban estípite o presencia de un tallo. Cuando se encontró una plántula, se tomaron otras variables como: número de hojas, longitud de la hoja más larga y aspecto físico de la plántula, para determinar la estructura de tamaño y el estado de las plántulas de E. uribei.

En la toma de las variables con porcentajes como: suelo desnudo, cobertura de cada especie asociada y vegetación muerta se usó una cuadricula de coberturas (Figura 5-1); para la variable de humedad, se tomó una muestra de suelo que se analizó en el laboratorio de Ecología de la Universidad Nacional, a cada muestra se le registró el peso húmedo y el peso seco. El suelo se secó en un horno de convección natural a temperatura constante de 65°C, durante cinco días. A la muestra de suelo seco se le retiraron 5gr que se disolvieron en agua destilada para medir posteriormente el pH del suelo.

La variable tipo de zona de luz se evaluó de acuerdo a la presencia-ausencia de luz que generó la estructura y cobertura de las especies asociadas, definiendo así tres categorías: 1) abierta, se refiere a una zona donde llega directamente la radicación solar 2) parcialmente cerrada, cuando un 50% de la zona presenta sombra y 3) cerrada cuando es muy baja o nula la cantidad de luz que llega al suelo. La variable estructura de vegetación asociada, tuvo tres categorías: 1) Herbácea: cuando las plantas presentaron un altura máxima de un metro, 2) Arbustiva: se refiere a plantas entre uno y tres metros de altura, 3) Herbáceo-Arbustivo: cuando el 50% de las plantas presentes eran hierbas de porte pequeño, y había presencia de un arbusto. Para la variable de composición de especies asociadas, se usó la guía de plantas ilustradas de Chingaza (Madriñan, 2004), así como la recolección de ejemplares para la posterior identificación botánica en el herbario de la Universidad Nacional.

5.2.2 Análisis estadístico

Para determinar si hubo diferencias significativas entre los micrositios de establecimiento de plántulas y los micrositios vacíos se realizó estadística descriptiva, pruebas de normalidad, homocedasticidad y análisis de varianza. Las pruebas de Wilcoxon y Kolmogorov-Smirnov se aplicaron para las variables: porcentaje de vegetación muerta, pH, porcentaje de suelo desnudo y distancia al adulto más cercano; la prueba t-Test para las variables: cantidad de agua en el suelo y número de especies asociadas; y el Test de Chi2 y test G con corrección de Williams para las variables cualitativas tipo de vegetación asociada y tipo de zona de luz.Para evaluar cuales variables tuvieron mayor relación y

probabilidad de ocurrir con el establecimiento de las plántulas se realizó una regresión logística.

Los análisis estadísticos y gráficos, se hicieron usando el programa R Versión 3.0.0 (R Development Core Team, 2008), empleando y modificando los scripts de Guisande *et al.* (2011) (Anexo A).

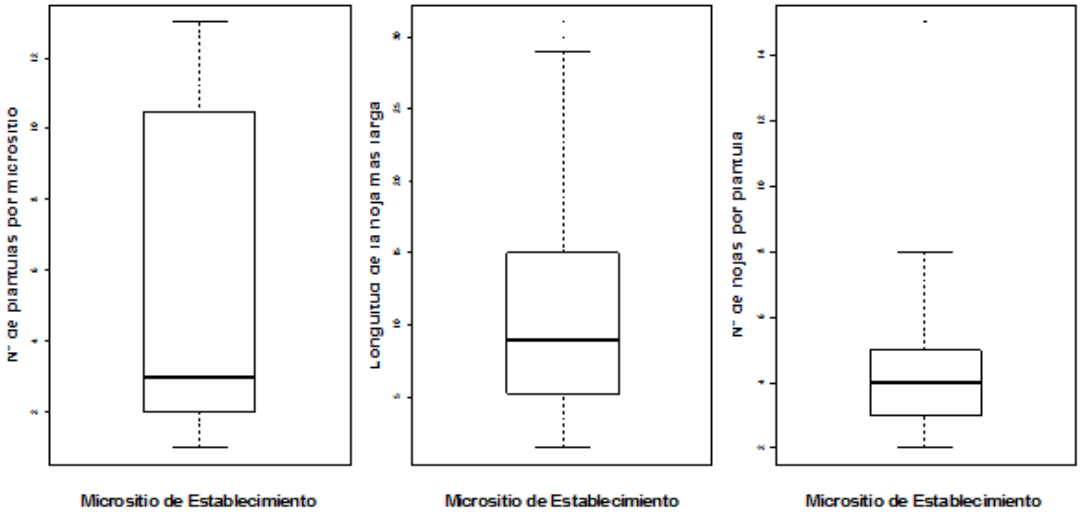
Figura 5-1: Cuadricula de coberturas para medir variables dentro del micrositio.

5.3. Resultados

En los micrositio de establecimiento se encontraron en promedio dos plántulas, con un valor máximo de 13 plántulas (N=40, máx=13, mín=1, SD±2.79). El tamaño de las plántulas, de acuerdo con la longitud de la hoja más larga, fue en promedio de 10.97 cm (N=40, máx=31, mín=1.5, SD±7.42), presentando en promedio cuatro hojas por individuo (N=40, máx=15, mín=2,SD±1.67). Estos datos presentaron un intervalo amplio y una desviación estándar alta, sugiriendo que las plántulas tuvieron una distribución desigual de tamaños (Figura 5-2).

El 53.8% de las plántulas evaluadas no presentó ningún daño, mientras que 34.6% presentó hojas secas y 11.5% con señales de herbivoría.

Figura 5-2: Variables de tamaño de las plántulas presentes en los micrositios de establecimiento.



El porcentaje de vegetación muerta en los micrositios con plántulas fue en promedio de 16% (N=40, máx=30, mín=0, SD±7.55) y para micrositios vacíos de 23% (N=59, máx=80, mín=0, SD ±16.40). No hubo diferencias significativas en el porcentaje de vegetación muerta entre estos dos tipos de micrositios (Wilcoxon, W=1389, p=0.1365 y Kolmogorov-Smirnov, D=0.2398, p=0.12. Figura 5-3).

El pH del suelo no presentó diferencias significativas entre micrositios vacíos y micrositios con plántulas (Wilcoxon, W=1136.5, p=0.75; Kolmogorov-Smirnov, D=0.1021, p=0.96), ya que tuvo valores promedio de 3.90 y 3.91 respectivamente (micrositios vacíos: N=59, máx=4.64, mín=3.19, SD ±0.32. micrositios llenos: N=40, máx=4.39, mín=3.49, SD ±0.27. Figura 5-3).

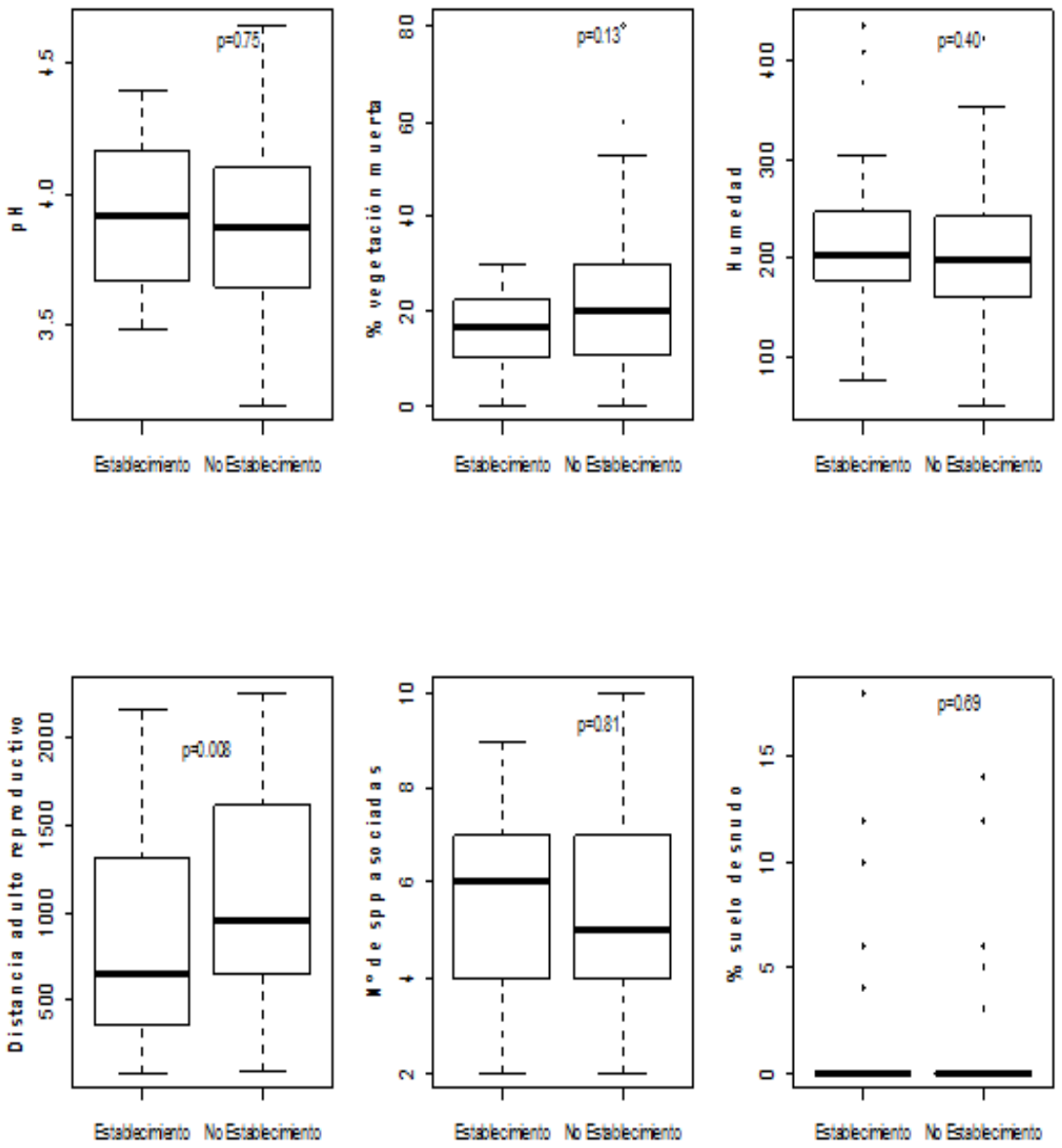
La cantidad de agua en el suelo en micrositios con plántulas fue en promedio de 213.05 gr (N=40, máx=433,84, mín=74.53, SD ±77.19) y para micrositios vacíos 199,51 gr (N=59, máx=421.55, mín=49.41, SD ±66.85). No hubo diferencias significativas entre micrositios (t=-0.8405, df=79.157, p=0.4032. Figura 5-3).

En cuanto al porcentaje de suelo desnudo, no hubo diferencias entre micrositios vacíos y micrositios con plántulas (Wilcoxon W=1144.5, p=0.69; Kolmogorov-Smironov D=0.0822, p=0.99), sus valores medios fueron de 1.10% y 1.55% respectivamente (Figura 5-3).

El número de especies asociadas no cambio significativamente entre micrositios con plántulas y micrositios vacíos, (t-Test, t=-0.2376, df=80.95, p=0.8128), pues este valor en promedio fue de cinco especies en ambos micrositios (m. vacíos: N= 59, máx=10, mín=2, SD ±1.80; m. llenos: N=40, máx=9, mín=2, SD ±1.89; Figura 5-3).

La distancia al adulto más cercano tuvo un valor promedio de 1124,22 cm (N=59, máx=2250, mín=100, SD ±599,10) para micrositios vacíos y de 825,5 cm (N=40, máx=2150, mín=90, SD ±560,52) en micrositios de establecimiento de plántulas. Presentándose diferencias significativas entre micrositios (Wilcoxon W=1547.5, p=0.008. Figura 5-3).

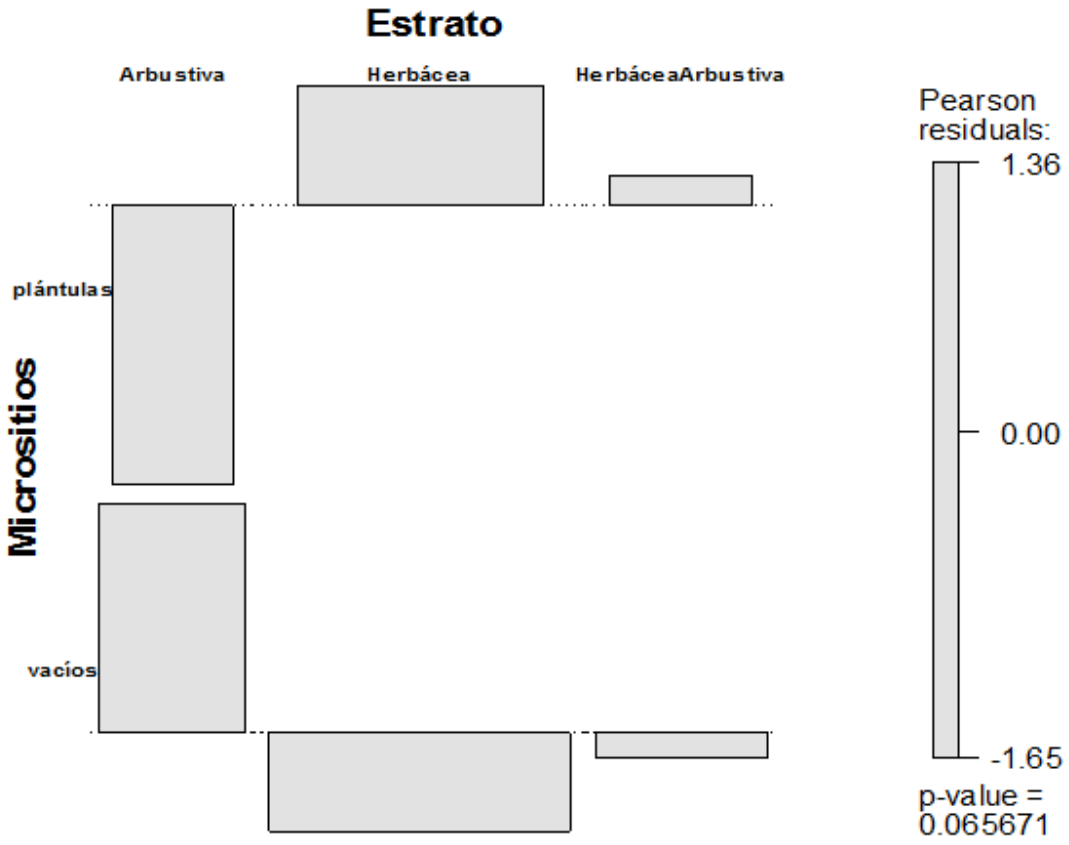
Figura 5-3: Promedio, Desviación Estándar y p-valor resultante de los análisis de varianza para las variables cuantitativas: pH, porcentaje de vegetación muerta, cantidad de agua en el suelo, distancia al adulto reproductivo más cercano, número de especies asociadas y porcentaje de suelo desnudo.



El tipo de vegetación asociada, fue con mayor frecuencia el estrato herbáceo, tanto para los micrositios vacíos como para micrositios con plántulas; lo que muestra que no hubo diferencias entre los micrositios (estadístico X^2 de Pearson=5.4462, df=2, p=0.065, test G sin corrección G= 6.1723, X^2 df=2, p=0.045. Figura 5-4). Sin embargo, en el caso de los micrositios sin plántulas, el segundo estrato más frecuente fue el arbustivo, caso contrario

para los micrositios de establecimiento o con plántulas donde dicho estrato tuvo una frecuencia muy baja.

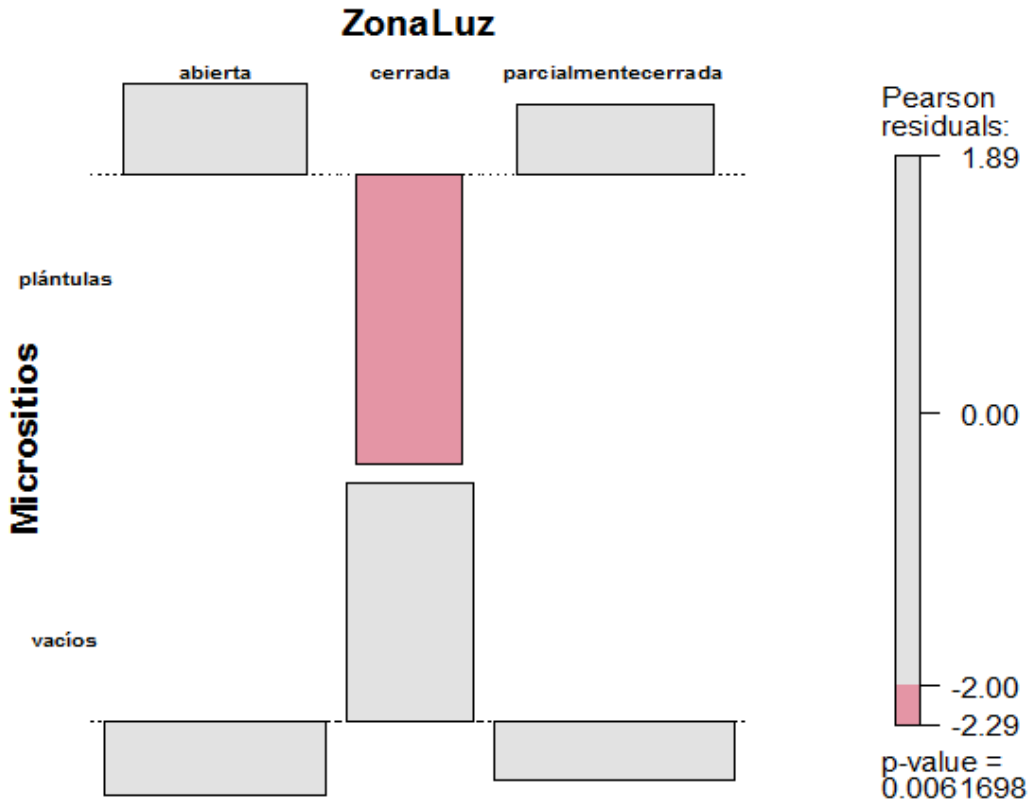
Figura 5-4: Relación entre micrositios con plántulas de *E. uribei* y vacíos en cuanto a la variable tipo de vegetación asociada.



Aunque el tipo de zona de luz más común para micrositios con y sin plántulas fue “parcialmente cerrada” hubo diferencias significativas entre los dos tipos de micrositios (estadístico X^2 de Pearson d=10.1762, df=2, p=0.0061), pues se observa que la categoría cerrada es superior en micrositios sin plántulas y no se presentó en ningún de los casos donde hubo plántulas de *E. uribei* (Figura 5-5).

Al considerar el conjunto de las variables evaluadas, para conocer su relación con el establecimiento de las plántulas de *E. uribei* se encontró que el modelo de regresión logística, donde se estima la probabilidad de ocurrencia del proceso de establecimiento, pudo predecir correctamente 60% de los casos de los micrositios donde si hay establecimiento de plántulas y el 71% de casos donde no lo hay.

Figura 5-5: Relación entre micrositios con plántulas y vacíos en cuanto a la variable tipo de zona de luz.



El establecimiento de las plántulas disminuyó cuando el tipo de vegetación arbustiva estuvo presente (r=-3,76e+01; p=0,99). Igualmente, la mayor probabilidad de que hubiera establecimiento de plántulas estuvo asociada a la variable zona de luz parcialmente cerrada (r=3,618e-03; p=0,54). La distancia al adulto reproductivo más cercano fue la variable más relacionada con el establecimiento de la plántulas (r=-9.91e-04, p=0.02 Anexo D).

Se registró un total de 48 especies asociadas a los micrositios, perteneciente a 23 familias y 33 géneros. Las especies más abundantes y comunes entre los micrositios vacíos y llenos fueron, *Hypnum amabile, Chusquea tessellata, Agrostis perennans, Pernettya prostrata* (Tabla 5-1). Las coberturas y frecuencias de las especies exclusivas fueron muy bajas (Tabla 5-2) y no hubo diferencias significativas entre los porcentajes de cobertura relativa de las especies y los tipos de micrositios (Wilcoxon, W=1280, p-valor=0.1851; Kolmogorov-Smirnov D=0.2553, p-valor=0.09341).

Tabla 5-1: Especies más abundantes en los micrositios.

Micrositio	Especie	Familia	Cobertura Relativa (%)
Con plántula	*Hypnum amabile*	Hypnaceae	18.99
Con plántula	*Agrostis perennans*	Poaceae	13.49
Con plántula	*Chusquea tessellata*	Poaceae	8.92
Con plántula	*Sphagnum magellanicum*	Sphagnaceae	8.11
Con plántula	*Aragoa abietina*	Scrophulariaceae	5.52
Vacío	*Hypnum amabile*	Hypnaceae	12.77
Vacío	*Pernettya prostrata*	Ericaceae	12,41
Vacío	*Chusquea tessellata*	Poaceae	12,11
Vacío	*Agrostis perennans*	Poaceae	10,72
Vacío	*Diplostephium revolutum*	Asteraceae	7,69

Tabla 5-2: Especies exclusivas en los micrositios.

Micrositio	Especie	Familia	Cob. Relativa (%)	Frecuencia
Vacío	*Rubus acantophylium*	Rosaceae	*0,06*	*1*
Vacío	*Blechnum sp,*	Blechnaceae	*0.06*	*1*

Vacío	*Berberis sp*	Berberidaceae	*0,16*	*2*
Vacío	*Stereocaulon sp*	Stereocaulaceae	*0,26*	*1*
Vacío	*Arcytophylum nitidum*	Rubiaceae	*0,23*	*1*
Con plántula	*Ageratina sp*	Asteraceae	*1,48*	*3*
Con plántula	*Hesperomeles obtusifolia*	Rosaceae	*0,31*	*2*
Con plántula	*Melpomene sp.*	Polypodiaceae	*0,58*	*2*
Con plántula	Musgo 6		*0,14*	*1*
Con plántula	*Gaylussacia buxifolia*	Ericaceae	*0,17*	*1*
Con plántula	*Halenia cuatrecasasii*	Gentianaceae	*0,11*	*1*
Con plántula	*Paepalanthus columbiensis*	Eriocaulaceae	*0,29*	*1*

5.4. Discusión

El establecimiento de los nuevos reclutas, o individuos que entran a la población, es una etapa crítica en la vida de las plantas, por lo que depende en gran parte de micrositios óptimos que brinden nutrientes y protección necesaria para la germinación, el crecimiento y la supervivencia de las semillas y de las plántulas (Eriksson y Ehrlen, 1992; Begon, 1995; Schupp, 1995, Chambers y MacMahon, 1994; Chambers *et al.,* 1999; Fenner y Thompson 2005).

En ambientes con condiciones ambientales drásticas como los páramos, el reclutamiento de las plántulas es un factor limitante en la dinámica de las poblaciones, sin embargo, son poco los estudios sobre las estrategias que les permiten a las semillas y las plántulas persistir en estos ambientes (Vargas y Pérez-Martínez, 2014). Entre los estudios se reportan datos para el género *Espeletia* (Smith, 1981), *Senecio keniodendro* en los páramos africanos (Smith y Young 1982), *P. dasylirioides* (Augspurger, 1985), *Puya spp.* (Miller, 1987, Mora *et al.,* 2007), *E. spicata* (Estrada y Monasterio, 1988), *E. granfilora* (Fagua y González, 2007) y *E.killipii* (Moreno, 2008).

En el páramo las semillas y plántulas están sometidos a temperaturas cercanas al punto de congelamiento, periodos de sequía con altas temperaturas en la superficie del suelo,

inestabilidad del sustrato, bajos niveles de oxígeno y suelos ácidos que producen gran cantidad de mortalidad de plántulas (Vargas y Pérez-Martínez, 2014). Para superar estas restricciones, muchas plantas requieren condiciones más favorables que son encontradas a pequeña escala (de semilla y de plántula) en los llamados “micrositios favorables” para la germinación y establecimiento. Estos micrositios son un factor decisivo en la regeneración de muchas especies de plantas en los páramos y constituye un tema de estudio muy importante para la conservación y restauración ecológica en estos ecosistemas estratégicos (Vargas y Pérez-Martínez, 2014).

Las variables que determinaron el establecimiento exitoso de las plántulas de *E. uribei* en los micrositios de establecimiento fueron la zona de luz abierta, el tipo de vegetación asociada herbácea y la distancia al adulto más cercano. Aunque, las otras variables evaluadas no presentaron relaciones de significancia, es necesario tener en cuenta que en ocasiones pueden llegar a afectar la germinación y el establecimiento de las plántulas.

El porcentaje de vegetación muerta no tuvo en este estudio una relación significativa con el establecimiento; sin embargo puede llegar a afectar las etapas de germinación y emergencia de las plántulas, de forma positiva cuando su presencia determina la cantidad y calidad de nutrientes y minerales presentes en el suelo, y que serán usados por las plántulas en sus procesos fisiológicos, así como el papel que ejercen en la regulación de condiciones microambientales (McGee y Birmingham, 1997; Caspersen y Saprunoff, 2005). Al contrario para otras plántulas es mejor contar con sustratos con poca vegetación muerta, pues, algunas semillas son incapaces de penetrar las capas gruesas de la hojarasca y acceder al suelo mineral (McGee y Birmingham, 1997; McGee, 2001).

Aunque el establecimiento de las plántulas de *E. uribei* no estuvo limitado por el porcentaje de vegetación muerta se observó que en los micrositios de establecimiento hubo un porcentaje bajo de restos de vegetación (16% en promedio). Esto puede estar relacionado con una mayor supervivencia de las plántulas en los microhábitats con acumulación de vegetación muerta con respecto a zonas de suelo totalmente desnudos o pedregosos (Marañon *et al.*, 2004), debido a que se reducen las amplitudes de temperatura, aumenta la humedad del suelo y se regulan los niveles de luz según la masa y el espesor de la cubierta (Donath y Eckstein, 2010). Así mismo, al ser una capa delgada, no limitó el crecimiento de las plántulas.

El pH no presentó diferencias entre micrositios vacíos y llenos, ni relevancia sobre el establecimiento, sino que correspondió a las características del suelo de Chingaza, los cuales se caracterizan por ser ácidos, con baja saturación de bases, alta capacidad catiónica de cambio, pobres en sílice, ricos en aluminio, con alta capacidad de absorción de agua, con predominio de arcillas, y, con sustancias húmicas muy ácidas y poco evolucionadas (Malagón y Pulido, 2000). No obstante, se debe reconocer que la heterogeneidad en la composición química del suelo tiene un conocido efecto diferencial sobre el reclutamiento de las especies. Es conocida la distribución preferente de las especies de plantas en determinados tipos de suelos; por ejemplo las calcícolas en suelos calizos de pH básico, las silicícolas en suelos silíceos de pH ácido, y las halófilas en suelos salinos (Marañon *et al.,* 2004). En el caso de los suelos ácidos, la disponibilidad elevada del aluminio y sus efectos tóxicos, parece ser el principal limitante para la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas, de las especies más sensibles (Marañon et al. 2004) pero como se mencionó para este estudio el pH no fue transcendental, valdría la pena evaluar otras variables químicas del suelo y su efecto en el establecimiento.

La variable porcentaje de suelo desnudo, que ha sido reportada para algunas especies como un factor positivo para el reclutamiento (Finegan, 1984; Macario, 1991; Ángeles y Sakimoto, 1999 citados por Mora *et al*., 2006), no mostró asociación con los micrositios, y al contrario sus valores fueron muy bajos e insignificantes frente al establecimiento ya que *E. uribei* se ve favorecido por un suelo cubierto que lo proteja de las heladas, la alta radiación ultravioleta y de posibles depredadores de semillas. En contraste, Moreno (2008) encontro que para *Espeletia grandiflora*, tambien estudiada en Chingaza, la mayor germinación de semillas y establecimiento de plántulas se presentó en zonas libres de vegetación, en donde la capa edáfica fue alterada, es decir, en micrositios donde la cobertura de suelo desnudo estuvo entre 50-70%.

La cantidad de agua en el suelo no constituyó un factor limitante en el establecimiento de las plántulas de *E. uribei.* Correspondió al hábitat de esta especie que se caracteriza por ser un zona semihumeda, ligeramente inclinada y de suelos bien drenados (Vargas y Pedraza, 2003).

La distancia al adulto reproductivo más cercano fue un factor relacionado con el proceso de reclutamiento de la especie, ya que, hubo diferencias significativas con los micrositios vacíos, la mayoría de las plántulas de *E. uribei* se encontraron cerca a los adultos parentales, a mayores distancias era menor la posibilidad de encontrar plántulas, esto es efecto primordialmente de los mecanismos de dispersión de la especie, la cual es una dispersión primaria barocora, donde las semillas pueden caer debajo de los padres, y una dispersión secundaria donde el viento o la escorrentía mueven las semillas a una mayor distancia de los adultos reproductivos (Zasada *et al.,* 1992; Chambers y MacMahon, 1994).

La variable de vegetación asociada a los micrositios se midió en dos aspectos, la estructura de la vegetación (estratos) y la composición y cobertura de las especies. Se encontró que en cuanto a la composición y cobertura, no hubo relación con el establecimiento de las plántulas pues la mayoría de las especies fueron comunes en ambos micrositios (vacíos – con plántulas) y las que fueron exclusivas presentaron una cobertura inferior al 1% y una frecuencia muy baja. Aunque estudios desarrollados en especies de frailejón asocian la presencia de musgos a la germinación y establecimiento de las plántulas (Moreno 2008), en el caso de esta investigación no se encontró relación entre la presencia de musgos y la presencia de plántulas de *E. uribei.*

Con respecto a la estructura y tamaño de la vegetación asociada al micrositio, se encontró que existe una relación significativa con el establecimiento. En este sentido, los micrositios con vegetación de porte herbáceo presentaron mayor establecimiento de plántulas en comparación con los micrositios donde la vegetación acompañante era de porte arbustivo.

En condiciones microclimáticas de estrés, las plantas vecinas actúan a menudo como facilitadoras o como competidoras (Tielborger y Kadmon, 2000; Brooker *et al.,* 2008). La competencia de las plántulas con la vegetación asociada al micrositio se presenta principalmente por tres casos, 1) a nivel de sistema radical disputando nutrientes y agua, 2) por la luz, y c) por sus efectos alelopáticos sobre el crecimiento de las plántulas (Mora *et al.,* 2006). En el caso de *E. uribei* se halló que las hierbas, a diferencias de los arbustos, facilitaron el establecimiento de las plántulas, porque permitieron una mayor disponibilidad de luz.

Una condición que también estuvo asociada fuertemente a los micrositios de establecimiento de *E. uribei* fue el tipo de zona de luz abierta. Esto se relacionó con la influencia que tiene el tipo y la cantidad de radiación disponible sobre numerosos procesos fisiológicos, morfogenéticos y reproductivos de las plantas (Kohen *et al.,* 1995).

E. uribei se distribuye naturalmente entre el límite superior del bosque andino y el subpáramo, así como en algunas de las áreas abiertas que quedan después de la destrucción del bosque (Vargas y Pedraza, 2003), confirmando que la especie requiere de zonas abiertas y con vegetación de porte herbáceo, condiciones que reunió el área de estudio donde se realizó esta investigación, que se caracterizó por presentar un tipo de cobertura que responde a la historia de uso del suelo que se dio muchos años atrás. La zona presenta entonces evidencia de procesos de sucesión, donde el abandono de las actividades limitantes o generadoras de disturbio han permitido la regeneración natural y el establecimiento de un tipo de vegetación transicional (Plan de Manejo PNN Chingaza) con características que favorecen el establecimiento de *E. uribei*, una especie que coloniza áreas abiertas.

Moreno (2008) reportó que los micrositios adecuados para la germinación y establecimiento de *Espeletia killipii* en Chingaza deben tener espacios abiertos y asociados a especies de *Sphagnum magellanicum* y una cobertura no muy densa de otras especies para su establecimiento. *E. grandiflora* igualmente necesita de microclaros. Condiciones similares para *E. uribei* quien requiere de zonas abiertas y de cobertura vegetal de tipo herbáceo para establecerse.

La limitación sobre el reclutamiento de *E. uribei* concuerda con lo que varios autores proponen respecto al reclutamiento de otras especies en ecosistemas de alta montaña (Monasterio, 1986; Guariguata y Azócar, 1988; Fagua, 2002; Mora *et al*., 2006b; Graae *et al.,* 2011). En dichos estudios, se plantea que el establecimiento de las plántulas se presenta preferiblemente bajo el abrigo de otras plantas o de rocas, las cuales forman micrositios protegidos y húmedos, donde condiciones como el sobrecalentamiento de la superficie del suelo durante el día, las temperaturas de congelamiento en la noche, los períodos de baja disponibilidad de agua y la inestabilidad del sustrato son más tolerables.

Con respecto a la estructura de tamaño se encontró un tamaño desigual en las plántulas de E. uribei entre los micrositios, esto puede deberse al aporte de semillas de diferentes épocas reproductivas; o ser evidencia de la conveniencia relativa de los micrositios, en términos de los recursos que le proporcionan a la semilla en cada fase de su desarrollo, siendo así convenientes para su germinación pero no necesariamente para su establecimiento, lo que Schupp (1995) llamó “conflicto semilla-plántula”. Por esto, es posible que las diferencias en la estructura de tamaños de las plántulas de E. uribei estudiadas sea el resultado de las condiciones del micrositio, las cuales favorecieron o retardaron la emergencia de las plántulas, así como su crecimiento, su supervivencia y transición a las siguientes etapas.

La heterogeneidad en la estructura de tamaño en las plántulas de E. uribei es una situación común dentro de las poblaciones vegetales y se asocia a diferencias en el acervo genético de los individuos, el tiempo de germinación, las tasas de crecimiento, interacciones de competencia, de facilitación (Hutchings, 1997; Silvertown y Charlesworth, 2001; Lopera, 2010), efectos denso-dependientes, depredación por herbívoros, el ataque de patógenos, la caída de ramas o la falta de recursos suficientes para el crecimiento (Gilbert et al., 2001).

Adicionalmente, al evaluar el estado de las plántulas durante el periodo de estudio, se encontró que la mayoría de los nuevos individuos no presentaron signos de daño o señales de herbivoría u hongos, lo que indica que hasta el momento, los micrositios trabajados son adecuados para el establecimiento de las plántulas.

6. Síntesis

Al analizar la relación entre la oferta de semillas, la germinabilidad y los micrositios de establecimiento se encontró que el reclutamiento de *Espeletia uribei* fue limitado por la baja viabilidad de las semillas, el alto porcentaje de pérdida de semillas, las cortas distancias de dispersión, la baja tasa de germinación, y la disponibilidad de micrositios de establecimiento que cuenten principalmente con una vegetación asociada de estrato herbáceo y zonas de luz abiertas.

Aunque *E. uribei* tuvo una producción total alta de aquenios, la proporción de semillas viables o capaces de germinar fue muy baja. A esto se sumó la significativa pérdida de semillas, con altos porcentajes de semillas dañadas, vacías, abortadas o depredadas, debido a la posible acción de herbívoros, patógenos, o condiciones climáticas adversas que alteraron los tejidos del embrión.

La germinación de las semillas de *E. uribei* tuvo un inicio rápido, germinando durante los primeros ochos días del montaje y con un pico durante la segunda semana. La Luz fue un requisito importante para la germinación. En general, la población presentó una baja tasa de germinación, efecto posiblemente de la falta de calidad de las semillas y de las condiciones extremas del páramo que limitan la germinación.

La lluvia y sombra de semillas estuvo asociada a la distancia de los adultos parentales, la mayor cantidad de semillas y plántulas se encontró a cortas distancias del adulto reproductivo más cercano. Esto está relacionado con los mecanismos de dispersión de la especie y el arribo a micrositios adecuados para la germinación y el establecimiento.

Entre las condiciones que debe reunir un micrositio para el establecimiento de *E. uribei* se encontraron principalmente la vegetación herbácea asociada, y la disponibilidad marcada de luz; así como, un suelo ácido, con suficiente disponibilidad de agua y cubierto de una delgada capa de vegetación muerta que resguarde la semilla de las condiciones extremas y permita su germinación y establecimiento.

En conclusión, los factores, los procesos, las diferencias y necesidades particulares de las especies en su fase de reclutamiento, favorecen o dificultan su regeneración y coexistencia en el ecosistema. El reconocimiento de las estrategias de reclutamiento es fundamental para comprender la dinámica de las poblaciones y el funcionamiento de los ecosistemas. Por esta razón, con esta investigación se construyó conocimiento base para los planes de manejo, conservación o restauración que se planteen en el Parque Nacional Natural Chingaza entorno a *Espeletia uribei.*

7. Conclusiones y Recomendaciones

7.1. Conclusiones

* Un individuo adulto de *Espeletia uribei* tiene la capacidad de producir una oferta alta de semillas, con 15318 aquenios en promedio.

* Dentro de la oferta de semillas que tuvo la población estudiada de *E. uribei* se presentó una baja calidad de las semillas, con un porcentaje bajo de semillas viables y con una alta proporción de semillas dañadas, vacías, abortadas y depredadas.

* La germinación de las semillas de *E. uribei* inició rápidamente, durante los primeros ocho días, seguido de un pico durante la segunda semana.

* La germinación fue significativamente mayor en los tratamientos de luz que en oscuridad.

* La lluvia y sombra de semillas de *E. uribei* fueron restringidas, ubicándose frecuentemente a cortas distancias de los adultos reproductivos, resultado del mecanismo de dispersión de *Espeletia uribei.*

* De las variables evaluadas en los micrositios, el tipo de zona de luz “abierta” y el tipo de vegetación “herbácea” fueron las que más se asociaron con el establecimiento de las plántulas de *E. uribei.* Esto significó que en zonas cerradas (u oscuras) y con presencia de vegetación arbustiva (alta y densa) no hubo establecimiento de plántulas.

* Un micrositios de establecimiento de plántulas de *E. uribei* presentó en promedio las siguientes características: 16% de vegetación muerta, un pH ácido (3.19), 213.05 gr de agua en el suelo, 1% de suelo desnudo, y 5 especies asociadas, principalmente el musgo *Hypnum amabile.*

* El reclutamiento de la población de *E. uribei* está siendo limitado por la baja oferta de semillas viables y la disponibilidad de micrositios de establecimiento con vegetación herbácea asociada, así como zonas de luz abiertas.

7.2. Recomendaciones

El tiempo y los métodos de este estudio mostraron resultados sólidos, esto condujo a conclusiones pertinentes sobre los factores limitantes del reclutamiento de *E. uribei.* No obstante, se pueden nombrar una serie de recomendaciones o sugerencias que podrían enriquecer o fomentar futuros trabajos.

- Se necesitarían estudios sobre la biología floral de la especie para comprender mejor la alta tasa de perdida de semillas o su efecto sobre el éxito reproductivo.

- Se podrían hacer estudios más minuciosos de depredación de semillas de *E. uribei* pre y post dispersión.

- Incluir el proceso y los tipos de banco de semillas germinables como otra estrategia importante en la regeneración de la población.

- Incluir la temperatura y otras variables físico-químicas del suelo a la caracterización de los micrositios de establecimiento.

- Evaluar otros variables, como temperatura, en los tratamientos de germinación. Ampliar el tiempo o los meses de observación en los experimentos de germinación.

- Mejorar los métodos de la evaluación de la sombra de semillas abarcando distancias mayores, así como un número mayor de individuos.

- Realizar los experimentos de germinación en campo, considerando las características de los micrositios de germinación vs micrositios de establecimiento.

- Evaluar el desarrollo y la supervivencia de las plántulas después de un periodo, para ver si las condiciones del micrositio continúan siendo las adecuadas para el crecimiento hasta la etapa de juvenil y/o adulto.

- Se puede pensar en una investigación que abarque una escala espacial y temporal mayor, comparando entre varias áreas o zonas de estudio, así como entre un año y otro.

8. Literatura Citada

Arango, S. 2001. El impacto del efecto de bosque, los depredadores de semillas y la herbivoría de plántulas, en la regeneración de árboles en fragmentos remanentes de bosque tropical montano (Andes Centrales, Colombia). Monografía. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Colombia.

Augspurger, C.K. 1984. Seedling Survival of Tropical Tree Species: Interactions of Dispersal Distance, Light-Gaps, and Pathogens. *Ecology* (65) 6: 1705-1712.

Barcelo, J., G. Nicolás, B. Sabater y R. Sanchez.1992. Fisiología vegetal. Ciencia y técnica. Madrid. Ediciones Pirámides. S.A.

Baskin, C.C. y J.M. Baskin. 1998. Seeds, Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy, and Germination. *Vegetation* 152: 204.

Begon, M., C.R. Townsend y J.L. Harper. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. 4th ed. Blackwell Publishing Ltd.

Begon, M., J. Harper., C. Townsend. 1995. Ecología. Individuos, Poblaciones y Comunidades. Ediciones Omega. S.A. Barcelona.

Bertness, M.D. y R. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Trends Ecol. Evol*. 9:191-193.

Bosy, J.L. y R.J. Reader. 1995. Mechanisms underlying the suppression of forb seedling emergence by grass (Poa pratensis) Litter. *Functional Ecology* 9: 635–639.

Brooker RW, FT Maestre, RM Callaway, CL Lortie, LA Cavieres, G Kunstler, P Liancourt, K Tielborger, JM Travis, et al. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal Ecology* 96: 18–34

Campbell, D.R. y K.J. Halama. 1993. Resource and pollen limitation to lifetime seed production in a natural plant population. *Ecology* 74:1043–1051

Caspersen, J.P. y M. Saprunoff. 2005. Seedling recruitment in a northern temperate forest: the relative importance of supply and establishment limitation. *Canadian Journal of Forest Research* (35) 4:978–989

Chambers, J., S. VanderWall., E. Schupp. 1999. Seed and Seedling Ecology of Pifion and Juniper Species in the Pygmy Woodlands of Western North America. *The Botanical Review,* 65(1): 1-38.

Chambers, J.C. y J.A. MacMahon. 1994. A Day in the Life of a Seed: Movements and Fates of Seeds and Their Implications for Natural and Managed Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25:263-292.

Chaves, F. A. 2006. Estrategias de las historias de vida de las poblaciones de *Espletia barclayana* Cuatrecasas, *Espeletia argentea* Bonp. y *Espeletiopsis corymbosa* (Bonpl.) Cuatrecasas en condiciones contrastantes de disturbios en la reserva forestal del municipio de Cogua, Cundinamarca. Tesis de Maestría, Maestría en Ciencias-Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Colombia.

Contreras, L.F. 2009. Efecto de la depredación pre-dispersión de semillas sobre la germinación y supervivencia de plántulas. Trabajo de Grado Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Colombia.

Crawley, M.J. 1992. Seed predators and plant population dynamics. *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities* (ed. M. Fenner), C.A.B International, Wallingford. 57-191.

Díaz, M. y J. Armesto. 2007. Limitantes físicos y bióticos de la regeneración arbórea en matorrales sucesionales de la Isla Grande de Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 80:13-26.

Diazgranados, M. y L.R. Sánchez. 2013. A new species of *Espeletiopsis* (Millerieae, Asteraceae) from Colombia. *PhytoKeys* 32: 37–48.

Donath. T y L. Eckstein. 2010. Effects of bryophytes and grass litter on seedling emergence vary by vertical seed position and seed size. *Plant Ecology* 207: 257–268.

During, H.J. y B.F. Van Tooren. 1990. Bryophyte interactions with other plants. *Botanical Journal Linn Soc.*104:79–98.

Eriksson, O. y J. Ehrlén. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91:360-364.

Facelli J.M. y S. Pickett. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanica Rev* 57: 2–31

Fagua, G.C. 2002. Estrategias de reproducción sexual de una población de *Espeletia grandiflora* H & B, en el Parque Nacional Natural Chingaza (Cundinamarca). Trabajo de Grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Colombia.

Fagua, J. y V. González. 2007. Growth Rates, Reproductive Phenology, and Pollination Ecology of *Espeletia grandiflora* (Asteraceae), a Giant Andean Caulescent Rosette. *Plant Biology,* 9: 127–135

Fenner, M. y K. Thompson. 2005. The Ecology of Seeds. Cambridge University Press. Reino Unido.

Forget, P.M., J.E. Lambert., P.E. Hulme y S.B. Vander Wall. 2005. Seed Fate: Predation, Dispersal and seedling establishment. CABI Publishing. USA.

García, S.R. y A.A. Monroy. 2005. Micrositios del pasto navajita (*Bouteloua gracilis)* en comunidades de pastizal y de matorral del altiplano Mexicano. *Tip Revista Especializada en ciencias Químico- Biológicas.* 8: 61-70.

Gilbert GS., K.E. Harms, D.N. Hamill y S.P. Hubbell. 2001. Effects of seedling size, El Niño drought, seedling density, and distance to nearest conspecific adult on 6-year survival of Ocotea whitei seedlings in Panamá. *Oecologia* 127: 509–516.

Giménez-Benavides L., A. Escudero y J. Iriondo. 2008. What shapes the altitudinal range of a high mountain Mediterranean plant? Recruitment probabilities from ovule to seedling stage. *Ecography* 31: 731-740.

Graae, B., R. Ejrnaes., S.I. Lang., E. Meineri., P.T. Ibarra Y H.H. Bruun. 2011. Strong microsite control of seedling recruitment in tundra. *Oecologia* 166:565–576

Guariguata, M. y A. Azocar. 1988. Seed Bank Dynamics and Germination Ecology in *Espeletia timotensis* (Compositae), an AndeanGiant Rosette. *Biotropica* (20) 1: 54-59.

Guisande, C., A. Vaamonde y A. Barreiro. 2011. Tratamiento de datos con R, STATISTICA Y SPSS. Universidad de Vigo. España.

Hartmann,T, Hudson & Dale E. Kester, 1981. Propagación de plantas, principios y prácticas. Compañía Editorial Continental S. A. México.

Herrera, C.M., P. Jordano, L. López Soria, y J.A. Amat. 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 315-344.

Hubbell, S.P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35: 214–229.

Hutchings, M. J. 1997. The structure of plant populations. En Crawley. M.J. (Editor). Plant
Ecology. Second edition. Blackwell Science. Oxford, U. K.

Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501- 528.

Johnson, E.A. y G.I Fryer. 1992. Physical characterization of seed microsites- movement on the ground. *Journal Ecology* 80: 823-36.

Jones, C.C. y R. Moral. 2005. Effects of microsite conditions on seedling establishment on the foreland of Coleman Glacier, Washington. *Journal of Vegetation Science* 16: 293-300.

Jordano, P., F. Pulido., J. Arroyo., J.L. García y P. García. 2004. Procesos de limitación demográfica. Capítulo 8 En: Valladares, F. 2004. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente. EGRAF S. A. Madrid. 229-248.

Khurana, E. y J.S. Singh. 2001. Ecology of tree seed and seedlings: Implications for tropical forest conservation and restoration. *Current science* 80: 6-25.

Kohen, E., R. Santus y J. G. Hirschberg. 1995. Photobiology. Academic Press, London.

Körner, C. 2003. Alpine Plant Life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems. 2da Edición. Springer, Heidelberg Berlín, Alemania.

Leadem, C.L., S.L. Gillies., H.K. Yearsley., S. Vera, D. Spittlehouse y P.J. Burton. 1997. Field Studies of Seed Biology. Province of British Columbia. B.C. Ministry of Forests. 31 Bastion Square. Victoria.

Legrasa, E.C., B. Stephen., W. Vander y D.I. Boardb. 2010. The role of germination microsite in the establishment of sugar pine and Jeffrey pine seedlings. *Forest Ecology and Management* 260: 806–813

Lloret, F., J. Peñuelas y M. Estiarte. 2004. Experimental evidence of reduced diversity of seedlings due to climate modification in a Mediterranean type community. *Global Change Biol*ogy. 10: 248-258.

Lopera, M.C. 2004. Estructura poblacional actual del banco de plántulas de *Basinium rubescens* bajo el árbol parental. Trabajo de Grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Colombia.

Lopera, M.C. 2010. Estructura poblacional, crecimiento y supervivencia en los bancos de plántulas del castaño, *Scleronema micranthum*, en un bosque amazónico. Trabajo de Grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Colombia.

Luteyn, J.L. 1999. Páramos a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 84:

Madriñán, S. 2004 Flora ilustrada del Páramo de Chingaza: guía de campo plantas comunes, Segunda edición, Universidad de los Andes, Bogotá. Colombia.

Malagón, D., D. Pulido y C. Pulido. 2000. Suelos del páramo colombiano. En: Colombia. Diversidad Biótica III. La Región de Vida Paramuna. Universidad Nacional de Colombia.

Mallik, A.U., R.J. Hobbs y CJ Legg. 1984. Seed dynamics in Calluna-Arctotaphylos heath in north-eastern Scotland. *Journal Ecology* 72: 855–871

Marañón, T., J.J. Camarero., J. Castro., M. Díaz., J.M. Espelta., A. Hampe., P. Jordano., F. Valladares., M. Verdú y R. Zamora. 2004. Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración. Capítulo 3. En: Valladares, F. 2004. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante.* Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. 69-99.

McCanny, S.J. 1985. Alternatives in parent-offspring relationships in plants. *Oikos* 45: 148–149

McGee, G.G. 2001. Stand-level effects on the role of decaying logs as vascular plant habitat in Adirondack northern hardwood forests. *J. Torrey Bot. Soc.* 128: 370–380.

McGee, G.G., and Birmingham, J.P. 1997. Decaying logs as germination sites in northern hardwood forests. *N.J. Appl. For*. 14: 178–182.

Méndez M., A. Dorantes., G. Dzib., Argaez y R. Duran. 2006. Germinación y establecimiento de plántulas de *Pterocereus gaumeri*, una cactácea columnar, rara y endémica de Yucatán México. *Boletín de la Sociedad botánica de México. 79: 33-41.*

Ministerio del Medio Ambiente República de Colombia. 2002. Programa para el Manejo Sostenible y Restauración de Ecosistemas de la Alta Montaña colombiana, Páramo.

Monasterio, M. 1986. Adaptive Strategies of Espeletia in the Andean desert paramo. *En*: High altitude tropical biogeography. Oxford University Press. U.S.A.

Montenegro, A.L. 2000. Estrategias de dispersión y regeneración por bancos de semillas en dos comunidades de bosque alto aldino, Embalse de San Rafael, La Calera, Cundinamarca. Trabajo de Grado, Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Colombia. 124 p

Mora, A., J.I. Valdez., G. Pérez., M.A. Musálem y H. Vaquera. 2006. Establecimiento y desarrollo de plántulas de *Tabebuia rosea* (Bignoniaceae) en una selva sub-caducifolia manejada en la costa Pacífica de México. *Revista Biología Tropical*. 54 (4): 1215-1225.

Mora, F., H. Chaparro., O. Vargas y M. Bonilla. 2006 b. Dinámica de la germinación, latencia de semillas y reclutamiento de plántulas en *Puya cryptantha* y *P. trianae,* dos rosetas gigantes de los páramos colombianos. *Ecotropicos,* 20(1), 31-40. Sociedad Venezolana de Ecología.

Mora-Osejo, L.E., H. Sturm. 1994. Clima. En: Estudios Ecológicos del Páramo y del Bosque Altoandino, Cordillera Oriental de Colombia. Tomo I. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Alvarez Lleras No. 6. Bogotá, Colombia.

Moreno, L.A. 2008. Estrategias de Reclutamiento de *E. killipii* y *E grandiflora* en el Parque N. N. Chingaza. Trabajo de Grado, Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Colombia.

Myster, R.W., Pickett, S.T.A., 1993. Effects of litter, distance, density, and vegetation patch type on post-dispersal tree seed predation in old fields. *Oikos* 66, 381–388.

Nadolny, C. 1999. Recruitment and survival of *Argyrodendron actinophyllum* seedlings in an Australian rainforest. *Australian Journal of Ecology* 24: 258–269

Nason, J.D., P.R. Aldrich y J.L. Hamrick. 1997. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. En: Laurance, W.F., Bierregaard, R.O. (Eds.), Tropical Forest Remnants. The University of Chicago Press, Chicago and London.

Nathan, R. y R. Casagrandi. 2004. A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond. *Journal of Ecology* 92 : 733–746

Ochoa, K. 1994. Banco de semillas y aspectos ecofisiológicos de la germinación de *Espeletia grandiflora H.B.K* en el páramo del Granizo (Cundinamarca). Universidad Javeriana, Facultad de Ciencias Básicas, Departamento Biología.

Padilla, F.M. 2008. Factores limitantes y estrategias de establecimiento de plantas leñosas en ambientes semiáridos. Implicaciones para la restauración. *Ecosistemas.* 17 (1): 155-159.

Parque Nacional Natural Chingaza. Plan estratégico y de manejo del PNN Chingaza 2005-2009. Ministerio de Ambiente Vivienda y Desarrollo Territorial. UAESPNN.
Parque Nacional Natural Chingaza (s.f.). Fecha de consulta: Septiembre 2012. http://www.parquesnacionales.gov.co

R Development Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org.

Rey, P. y J. Alcántara. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy - fruited plant (*Olea europaea*) connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal ecología* 88 (4): 622-633

Ribbens, E., J.A. Silander, y S.W. Pacala. 1994. Seedling recruitment in forests: calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology* 75:1794-1806.

Rickleks, R.E. y G.L. Miller. 1999. Ecology. W. H. Freeman & Co Freeman and Company. New York.

Rodríguez, N.A. 2012. Patrones de germinación de semillas de plantas de páramo en condiciones de laboratorio. Trabajo de Grado. Departamento de biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.

Rojas-Robles, R., A. Correa y E. Serna-Sanchez. 2008. sombra de semillas, supervivencia de plántulas y distribución espacial de *oenocarpus bataua* (arecaceae) en un bosque de los andes colombianos. *Actual Biol* 30 (88): 127-143.

Rotundo J.L y Aguiar M.R. 2005 Litter effects on plant regeneration in arid lands: a complex balance between seed retention, seed longevity and soil-seed contact. J Ecol 93:829–838.

Ruiz, L F. 1977. Efecto de la depredación pre-dispersión de semillas sobre la germinación y supervivencia de plántulas de *Aniba perutilis*. Trabajo de Grado, Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Colombia.

Sallabanks, R. y S. P Courtney. 1992. Frugivory, seed predation, and insect vertebrate interactions. Annual Reviews. No 37. 377-400.

Sánchez, J. 2004. Evaluación de la reproducción sexual de *Espeletia grandiflora var. multiflora* en la reserva forestal del municipio de Cogua, Cundinamarca. Tesis de grado. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de biología.

Sanguinetti, J. y T. Kitzberger. 2009. Efectos de la producción de semillas y la heterogeneidad vegetal sobre la supervivencia de semillas y el patrón espacio-temporal de establecimiento de plántulas en *Araucaria araucana. Revista Chilena de Historia Natural* 82: (3) 319-335.

Schupp, E. W. y M. Fuentes. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience* 2: 267-275.

Schupp, E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82 (3): 399-409.

Silvertown, J. y D. Charlesworth. 2001. Introduction to plant population biology. Fourth edition. Blackwell Science, U.K.

Simpson, R.L., M. Allesio y V.T. Parker. 1989. Seed banks: General concepts and methodological issues. En: Ecology of soil seed banks. Academic Press INC San Diego. New York.

Singh, H.P., R.K. Kohli y D.R. Batish. 2001. Allelopathic interference of *Populus deltoides* with some winter crops. Agronomie 21, 139–146.

Sobrevila, C. 1986. Variación altitudinal en el sistema reproductivo de *Espeletia schultzii* en los páramos venezolanos. *En*: Memorias de IV congreso latinoamericano de Botánica.

Suárez, D y L.M. Melgarejo. 2010. Biología y germinación de semillas. Laboratorio de fisiología y bioquímica vegetal. Departamento de biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Colombia.

Tielborger, K. y R. Kadmon. 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81: 1544–1553

Titus, JH y R. Moral. 1998. Seedling establishment in different microsites on Mount St. Helens, Washington, USA. *Plant Ecology* 134: 13–26.

Vargas, O. y P. Pedraza. 2003. Parque Nacional Natural Chingaza. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Colombia. 228 pp.

Vasquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1976. Seed dormancia in the tropical rain forest. Reproductive Ecology of Tropical forest plants. Man and the biosphera series 7. Editores K.S. Bawa y M. Handley. UNESCO. Parthenon Plublishing. U.K.

Velasco L, Z. 2004. Dinámica de la dispersión de plantas ornitócoras, reclutamiento y conectividad en fragmentos de bosque altoandino secundario (Reserva Natural Protectora, Cogua Cundinamarca) Bogotá Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología.

Wenny D. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. Ecological Monographs, 70 (2): 331–351.

Westelaken, I.L. y M.A. Maun. 1985. Spatial pattern and seed dispersal of *Lithospernuin caroliniense* on Lake Huron sand dunes. *Canadian Journal Botany* 63: 125- 32.

Zasada, J.C., T.L. Sharik y M. Nygren. 1992. The reproductive process in boreal forest trees. *En: A systems analysis of the global boreal forest*. H.H. Shugart, R. Leemans, y G.B. Bonan (editors). Cambridge Univ. Press. Cambridge.

9. Anexos

Anexo A: Lista paquetes usados en los scripts de R

Ade4	**Dray, S. and Dufour, A.B. (2007):** The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. Journal of Statistical Software. 22(4): 1-20
Adehabitat	**Calenge, C. (2006)** The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. Ecological Modelling, 197, 516-519
Car	**John Fox and Sanford Weisberg (2011).** An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL:http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion
Class	**Venables, W. N. & Ripley, B. D. (2002)** Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0
E1071	**David Meyer, Evgenia Dimitriadou, Kurt Hornik, Andreas Weingessel and Friedrich Leisch (2012).** e1071: Misc Functions of the Department of Statistics (e1071), TU Wien. R package version 1.6-1 http://CRAN.R-project.org/package=e1071

Foreign	**R Core Team [aut, cph, cre],Roger Bivand [ctb, cph],Vincent J. Carey [ctb, cph],Saikat DebRoy [ctb, cph],Stephen Eglen [ctb, cph],Rajarshi Guha [ctb, cph],Nicholas Lewin- Koh [ctb, cph],Mark Myatt [ctb, cph],Ben Pfaff [ctb],Brian Quistorff [ctb],Frank Warmerdam [ctb, cph],Stephen Weigand [ctb, cph],Free Software Foundation, Inc. [cph]. 2014.** Read Data Stored by Minitab, S, SAS, SPSS, Stata, Systat, Weka,dBase.

Gpclib	**Roger D. Peng with contributions from Duncan Murdoch and Barry Rowlingson; GPC library by Alan Murta. 2013.** General polygon clipping routines for R based on Alan Murta's C library
Lawstat	**Joseph L. Gastwirth; Yulia R. Gel <ygl@math.uwaterloo.ca>; W. L. Wallace Hui <wlwhui@uwaterloo.ca>; Vyacheslav Lyubchich <vlyubchich@uwaterloo.ca>; Weiwen Miao <miao@macalester.edu>; Kimihiro Noguchi <kinoguchi@ucdavis.edu> (2013).** lawstat: An R package for biostatistics, public policy, and law. R package version 2.4. http://CRAN.R-project.org/package=lawstat
Ltm	**Dimitris Rizopoulos (2006).** ltm: An R package for Latent Variable Modelling and Item Response Theory Analyses, Journal of Statistical Software, 17 (5), 1-25. URL http://www.jstatsoft.org/v17/i05
MASS	**Venables, W. N. & Ripley, B. D. (2002).** MASS: Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0
Multcomp	**Torsten Hothorn, Frank Bretz and Peter Westfall (2008).** Multcomp: Simultaneous Inference in General Parametric Models. Biometrical Journal 50(3), 346—363

Mvtnorm	**Alan Genz, Frank Bretz, Tetsuhisa Miwa, Xuefei Mi, Friedrich Leisch, Fabian Scheipl, Torsten Hothorn (2013).** mvtnorm: Multivariate Normal and t Distributions. http://CRAN.R-project.org/package=mvtnorm.

Nortest	**Juergen Gross & bug fixes by Uwe Ligges. (2012).** nortest: Tests for Normality. R package version 1.0-2. http://CRAN.R-project.org/package=nortest.
Polycor	**John Fox. 2010.** Polycor: Computes polychoric and polyserial correlations by quick "two-step" methods or ML, optionally with standard errors; tetrachoric and biserial correlations are special cases
Psych	**Revelle, W. (2014).** psych: Procedures for Personality and Psychological Research, Northwestern University, Evanston, Illinois, USA, http://CRAN.R-project.org/package=psych Version = 1.4.5.
Sfsmisc	**Martin Maechler et al. 2014.** Sfsmisc:Useful utilities ['goodies'] from Seminar fuer Statistik ETH Zurich, quite a few related to graphics; many ported from S-plus times.
Shapefiles	**Ben Stabler. 2013.** shapefiles: Read and Write ESRI Shapefiles
Stats	**R Core Team (2013).** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL http://www.R-project.org/.
Stats4	**R Core Team (2013).** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL http://www.R-project.org/
Survival	**Therneau T (2013).** A Package for Survival Analysis in S_. R package version 2.37-4, <URL: http://CRAN.R-project.org/package=survival>.

Tkrplot	**Luke Tierney. 2011.** Tkrplot simple mechanism for placing R graphics in a Tk widget.
Vcd	**David Meyer, Achim Zeileis, and Kurt Hornik (2013).** vcd: Visualizing Categorical Data. R package version 1.3-1.
Vgam	**Thomas W. Yee & C. J. Wild (1996).** Vector Generalized Additive Models. Journal of Royal Statistical Society, Series B, 58(3), 481-493.

Anexo B: Proporción de plántulas establecidas en términos de la dirección y la distancia con respecto al adulto reproductivo.

Dirección	Franja (m)	Promedio	N	Máx.	Mín.	Desviación Estándar
Este	Total	13	21	58	0	18.8
Este	0-4	12	7	38	0	17.5
Este	4-8	16	7	58	1	21.4
Este	8-12	12	7	56	0	20.2
Oeste	Total	5	21	21	0	6
Oeste	0-4	5	7	21	0	7.2
Oeste	4-8	7	7	19	2	6.3
Oeste	8-12	4	7	13	0	4.7
Sur	Total	4	14	23	0	7.1
Sur	0-4	4	7	13	0	5.7
Sur	4-8	4	7	23	0	8.4
Norte	Total	10	14	87	0	23.8
Norte	0-4	6	7	32	0	11.9
Norte	4-8	14	7	87	0	32.3

Anexo C: Proporción de semillas germinadas de *E. uribei* en condiciones de laboratorio. Por cada tratamiento.

Tratamiento	Observación	Días Transcurridos	Total semillas germinadas	Promedio semillas germinadas	Máx	Mín	Desviación Estándar
Luz	1	8	41	3	17	0	6.45
Luz	2	16	77	6	29	0	9.12
Luz	3	24	39	3	10	0	3.57
Luz	4	39	24	2	16	0	4.49
Luz	5	54	7	0.58	5	0	1.44
Luz	6	69	6	0.5	3	0	0.90
Oscuridad	1	8	12	0.8	8	0	2.24
Oscuridad	2	16	51	3	21	0	6.05
Oscuridad	3	24	30	2	20	0	5.14
Oscuridad	4	39	9	0.6	3	0	0.91
Oscuridad	5	54	6	0.4	3	0	0.91
Oscuridad	6	69	13	0.8	8	0	2.16

Anexo D: Coeficientes obtenidos de la regresión logística que estima la probabilidad de establecimiento de las plántulas en función de las variables registradas.

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)
(Intercept)	2.165e+01	7.541e+03	0.003	0.9977
tipodevegetacionArbustiva	-3.761e+01	7.934e+03	-0.005	0.9962
tipodevegetacionHerbácea	-1.962e+01	7.541e+03	-0.003	0.9979
tipodevegetacionHerbáceaArbustiva	-1.945e+01	7.541e+03	-0.003	0.9979
spasocidadas	-4.916e-02	1.486e-01	-0.331	0.7408
ph	-4.175e-01	9.534e-01	-0.438	0.6614
porvegetacionmuerta	-4.000e-02	2.700e-02	-1.482	0.1384
ZonaLuzcerrada	-1.826e+01	2.500e+03	-0.007	0.9942
ZonaLuzparcialmentecerrada	3.618e-01	5.924e-01	0.611	0.5414
Humedad	6.106e-03	4.045e-03	1.510	0.1311
distanciaadulto	-9.918e-04	4.440e-04	-2.234	0.0255
porsuelodesnudo	1.501e-02	9.049e-02	0.166	0.8682

Anexo E: Lista de especies asociadas a los micrositios de establecimiento

	FAMILIA	**GENERO**	**ESPECIE**
mf 1	Apiaceae	*Eryngium*	*Eryngium humboldtii*
mf 2	Ericaceae	*Gaultheria*	*Gaultheria anastomosans*
mf 3	Poaceae	*Agrostis*	*Agrostis perennans*
mf 4	Poaceae	*Calamagrostis*	*Calamagrostis effusa*
mf 5	Asteraceae	*Diplostephium*	*Diplostephium revolutum*
mf 6	Scrophulariaceae	*Aragoa*	*Aragoa abietina*
mf 7	Melastomataceae	*Bucquetia*	*Bucquetia glutinosa*
mf 8	Clethraceae	*Clethra*	*Clethra fimbriata*
mf 9	Asteraceae	*Pentacalia*	*Pentacalia guadalupe*
mf 10	Asteraceae	*Taraxacum*	*Taraxacum sp.*
mf 11	Hypericaceae	*Hypericum*	*Hypericum lycopodioides*
mf 12	Ericaceae	*Disterigma*	*Disterigma empetrifolium*
mf 13	Rosaceae	*Rubus*	*Rubus acanthophyllos*
mf 14	Ericaceae	*Pernettya*	*Pernettya prostrata*
mf 15	Symplocaceae	*Symplocos*	*Symplocos theiformis*
mf 16	Cunoniaceae	*Weinmannia*	*Weinmannia rollottii*
mf 17	Hypericaceae	*Hypericum*	*Hypericum goyanesii*
mf 18	Asteraceae	*Ageratina*	*Ageratina sp.*
mf 19	Rosaceae	*Hesperomeles*	*Hesperomeles obtusifolia*
mf 20	Dryopteridaceae	*Elaphoglossum*	*Elaphoglossum cf. engelii*
mf 21	Sphagnaceae (división Bryophyta)	*Sphagnum*	*Sphagnum magellanicum*
mf 22	Hylocomiaceae (división Bryophyta)	*Pleurozium*	Pleurozium schreberi
mf 23	Bartramiaceae (división Bryophyta)	*Philonotis*	*Philonotis sp.*
mf 24	Dicranaceae (división Bryophyta)	*Campylopus*	*Campylopus sp.*
mf 25	Hypnaceae (división Bryophyta)	Hypnum	*Hypnum amabile*
mf 26	Bromeliaceae	*Puya*	*Puya goudotiana*
mf 27	Poaceae	*Chusquea*	*Chusquea tessellata*
mf 28	Blechnaceae	*Blechnum*	*Blechnum loxense*
mf 29	Blechnaceae	*Blechnum*	*Blechnum sp.*

mf 30	Polypodiaceae	*Melpomene*	*Melpomene sp.*
mf 31	Solanaceae	*Cestrum*	*Cestrum cf buxifolium*
mf 32	Asteraceae	*Sonchus*	*Sonchus cf. oleraceus*
mf 33	Asteraceae	*Pentacalia*	*Pentacalia cf. tolimensis*
mf 34	Ericaceae	*Macleamia*	*Macleamia rupestri*
mf 35	Rosaceae	*Hesperomeles*	*Hesperomeles cf goudotiana*
mf 36	Piperaceae	*Peperomia*	*Peperomia sp,*
mf 37	Asteraceae	*Diplostephium*	*Diplostephium sp*
mf 38			*Indeterminado 1*
mf 39	Ericaceae	*Gaylussacia*	*Gaylussacia buxifolia*
mf 40	Gentianaceae	*Halenia*	*Halenia cuatrecasasii*
mf 41	Berberidaceae	*Berberis*	*Berberis sp.*
mf 42	Rosaceae	*Lachemilla*	*Lachemilla orbiculata*
mf 43			*Indeterminado 2*
mf 44	Eriocaulaceae	*Paepalanthus*	*Paepalanthus columbiensis*
mf 45	Stereocaulaceae	*Stereocaulon*	*Stereocaulon sp.*
mf 46	división Bryophyta		*musgo 6*
mf 47	Rubiaceae	*Arcytophyllum*	*Arcytophyllum nitidum*