
**ANÁLISIS COMPARATIVO DE LA LLUVIA DE SEMILLAS
DE *Gaiadendron punctatum* (RUIZ & PAVÓN) G.DON.
(LORANTHACEAE) Y *Ternstroemia meridionalis* MUTIS EX L.F.
(THEACEAE) EN EL PARQUE NATURAL MUNICIPAL RANCHERÍA
(BOYACÁ), COLOMBIA**

**Comparative Analysis of Seed Rain of *Gaiadendron punctatum*
(Ruiz & Pavón) G. Don (Loranthaceae) y *Ternstroemia meridionalis*
Mutis Ex L.F. (Theaceae) At Natural Municipal Park Rancheria
(Boyacá), Colombia**

MARTHA PARADA QUINTERO¹, Bióloga.

¹ Grupo de Investigación Biología para la Conservación.

Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. Tunja-Boyacá,
Colombia. Carrera 8 # 56-24, Tunja-Boyacá-Colombia.

marticapq@gmail.com

Presentado 2 de abril de 2011, aceptado 19 de julio de 2011, correcciones 16 de enero de 2012.

RESUMEN

Gaiadendron punctatum (Ruiz & Pavón) G. Don y *Ternstroemia meridionalis* Mutis ex L.f. son especies ornitócoras del bosque altoandino, la primera abundante en el parque natural municipal Ranchería, y la segunda rara localmente. Se evaluó la lluvia de semillas y la fenología de la fructificación de *G. punctatum* y *T. meridionalis*. El muestreo se realizó entre marzo y diciembre de 2010, período que incluye época seca y lluviosa. Se instalaron 8 trampas, con una superficie de recolección de 1 m². La fructificación de las dos especies fue continua, con alto porcentaje de frutos inmaduros; la mayor fructificación se presentó en época lluviosa. Las dos especies presentaron lluvia de semillas durante todo el estudio, *G. punctatum* presentó lluvia de semillas más alta con un promedio de 169/m², mientras que *T. meridionalis* presentó 50 semillas/m². La mayor abundancia de semillas de *G. punctatum* se presentó en época seca, mientras que en *T. meridionalis* fue en época lluviosa. A pesar de la baja lluvia de semillas, *T. meridionalis*, mostró un porcentaje alto de semillas viables. *G. punctatum* presentó mayor presión de propágulos, lo que explicaría el alto número de individuos en el área. Aunque el número de semillas de *T. meridionalis* no es muy alto, representa un potencial para la prevalencia de esta especie y la necesidad de buscar los factores que impiden la persistencia de estos propágulos.

Palabras clave: *Gaiadendron punctatum*, *Ternstroemia meridionalis*, lluvia de semillas, bosque altoandino.

ABSTRACT

Gaiadendron punctatum (Ruiz & Pavon) G. Don and *Ternstroemia meridionalis* Mutis ex L.f. are ornithochorous species of the high-Andean forest; the first is abundant at Natural Municipal Park Rancheria, and the second rare at local level. The seed rain and fruiting phenology of *G. punctatum* and *T. meridionalis* were evaluated. Records were kept between March and December of 2010. This period included dry and wet seasons. Eight traps with a recollection surface of 1 m² were intalled. Fruiting of *G. punctatum* and *T. meridionalis* was continued with a high percentage of unripe fruits. The higher fruiting was shown in the wet season. Both species presented seed rain during all the study. *G. punctatum* had higher seed rain with an average of 169/m²; while *T. meridionalis* only 50 seeds/m². Most abundance of *G. punctatum*'s seeds was recorded in the dry season, while for *T. meridionalis* in wet season. In spite of low seed rain for *T. meridionalis* it showed a high percentage of viable seeds. *G. punctatum* presented more propagules that could explained the high number of individuals by area. Although the number of seeds of *T. meridionalis* is not very high, it represents a potential for prevalence of this specie and the need of looking for factors that to block the persistence of this propagules.

Key words: *Gaiadendron punctatum*, *Ternstroemia meridionalis*, seed rain, high-Andean forest.

INTRODUCCIÓN

La producción, dispersión, germinación de semillas y reclutamiento, son elementos claves en el mantenimiento de la diversidad genética de poblaciones y comunidades (Thompson y Grime, 1983), y en la distribución y abundancia de especies (Clark *et al.*, 1999; Nathan y Muller-Landau, 2000; Dalling, 2002; Parciak, 2002; Ceccon y Hernández, 2009). En la fase de dispersión de propágulos, la lluvia de semillas es una fuente importante para la regeneración de bosques, especialmente en áreas que han sido sometidas a perturbaciones constantes (Aide *et al.*, 1995; Cubiña y Aide, 2001). La baja frecuencia o ausencia de propágulos tanto en el banco como en la lluvia de semillas puede limitar la colonización y reclutamiento en algunos hábitats (Aide y Cavelier, 1994; Holl, 1999; Turnbull *et al.*, 2000; Cubiña y Aide, 2001; Campbell *et al.*, 2003; Foster y Dickson, 2004); al ser éstas la fuente de especies colonizadoras durante la sucesión ecológica (Harper, 1977; Aguiar y Sala, 1997; Nathan y Muller-Landau, 2000). Los factores que controlan la llegada de semillas, incluyen la distribución y abundancia de adultos, la producción de semillas, y las distancias de dispersión que varían sustancialmente entre especies (Clark *et al.*, 1998; Ruíz *et al.*, 2009).

El síndrome de dispersión zoócora es el dominante en ecosistemas tropicales (Howe y Smallwood, 1982; Loiselle *et al.*, 1996); los vertebrados frugívoros voladores son mejores dispersores en cantidad de semillas y en distancia en comparación con animales terrestres (Galindo *et al.*, 2000; Ortiz-Pulido *et al.*, 2000). El presente trabajo pretende evaluar la variación temporal de la lluvia de semillas de *Gaiadendron punctatum* (Ruiz & Pavón) G. Don. (Loranthaceae) y *Ternstroemia meridionalis* Mutis ex L.f. (Theaceae), dos especies nativas de bosque altoandino, con frutos adaptados para la dispersión por animales. *G. punctatum* es abundante en el área de estudio, mientras *T. meridionalis* es rara

localmente. Los resultados de este estudio permitirían conseguir información sobre el patrón temporal de la lluvia de semillas de estas especies, importante como indicador del potencial de regeneración de estas especies en esas áreas, y útil para la regeneración ecológica de estos bosques con el subsecuente desarrollo y manejo de estas plantas en planes de restauración.

Para evaluar la lluvia de semillas de *G. punctatum* y *T. meridionalis*, se cuantificó su abundancia y se determinó que porcentaje de esas semillas eran viables. En este trabajo se desarrollaron las siguientes preguntas: ¿cuál es la abundancia de estas especies en la lluvia de semillas a lo largo del período de estudio?, ¿qué porcentaje de esas semillas procedentes de la lluvia son viables?, ¿la lluvia de semillas de estas especies está relacionada con la variación temporal en la disponibilidad de frutos de las especies estudiadas?

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio se llevó a cabo en el parque natural municipal Ranchería (5°51'28" - 5°52'28" Norte y 73°07'06" - 73°07'16" Oeste), localizado en la reserva forestal Ranchería (Paipa, Boyacá, Colombia). Según el sistema de zonas de vida de Holdridge *et al.*, 1971, el parque se encuentra en la zona de vida de bosque muy húmedo montano (bmh-M). Presenta altitud entre 2800 y 3550 m, temperatura media anual de 12,2 °C y un promedio anual de precipitación media de 844 mm (IDEAM, 2007). Aunque no se presentan estaciones secas marcadas, las lluvias decrecen entre junio-agosto y diciembre-febrero; mientras los niveles más altos de precipitación se presentan de marzo a mayo y de septiembre a noviembre. Una descripción detallada del área de estudio se encuentra publicada en Rosero, 2010.

ESPECIES EN ESTUDIO

G. punctatum y *T. meridionalis* son especies arbustivas del sotobosque que alcanzan una altura promedio de 2,5±1,3 y 4,5±0,5 m, respectivamente. Ambas especies fructifican continuamente, con un pico de fructificación alrededor de marzo a julio, respectivamente (Alarcón *et al.*, 2010). Los frutos de *G. punctatum* son drupas que maduran de verde a crema, son dehiscentes, carnosas, con una semilla café rugosa. *T. meridionalis* tiene frutos en cápsula amarillos, dehiscentes, con semillas lisas con un arilo rojo. Ambas especies son empleadas en los programas de restauración de bosque altoandino (Aguilar y Vanegas, 2009). Los frutos y semillas son consumidos y dispersados por aves frugívoras del área de estudio (Ortiz y Umba, 2010).

REGISTRO DE DATOS

Se tomaron 50 frutos y semillas por especie, se midieron con un calibrador de exactitud 0,01 mm y se consideró tanto el largo como el ancho de frutos y semillas. Paralelamente se pesaron frutos y semillas con una balanza de exactitud 0,01 g.

Fructificación. Las observaciones se hicieron mensualmente, entre marzo y diciembre de 2010. Se seleccionaron al azar cinco individuos en estado reproductivo por especie, en cada uno se cuantificó la oferta de frutos, mediante conteo directo de número total de frutos maduros e inmaduros. El número inicial de semillas por planta fue estimado

usando diez frutos por planta, primero se obtuvo el promedio de semillas por fruto y se multiplicó por el número total de frutos de cada planta (Ferrerías y Galetto, 2010). La biomasa de los frutos por mes fue calculada multiplicando el número total de frutos maduros por el peso de un fruto (Parrado-Rosselli, 2005). El peso fue obtenido tras la recolección de diez frutos, en cada período de muestreo. La madurez de los frutos fue juzgada por experiencia previa respecto a cambios en su color de las especies a estudiar (Alarcón *et al.*, 2010; Parada y Alarcón, 2010).

Lluvia de semillas. Para evaluar la lluvia de semillas se instalaron ocho trampas por cada especie, instaladas a 10 m del parental más cercano. Las trampas eran una estructura conformada por un soporte y un marco de tubos plásticos, que sostenían una malla de nylon; cada trampa tenía un área de recolección de 1 m² y estaban ubicadas a 80 cm del suelo (Stevenson y Vargas, 2008). Las trampas se revisaron mensualmente (Trujillo *et al.*, 2008), durante diez meses que incluían la época seca y de lluvias del área. Las semillas, frutos y partes de estos que cayeron en las trampas se recolectaron en frascos plásticos para su revisión posterior en el laboratorio. El material encontrado fue clasificado en frutos inmaduros, maduros y dañados, semillas intactas y dañadas (Stevenson *et al.*, 1998). Las semillas de *G. punctatum* y *T. meridionalis* se separaron y se determinó el número de semillas intactas de cada especie. A las semillas intactas encontradas en las trampas, se les hizo prueba de viabilidad, para lo cual se humedecieron durante 12-14 horas, se cortaron transversalmente sin afectar el embrión y se colocaron en una solución de cloruro de tetrazolium a 0,5% durante 48 horas, luego los embriones que se tiñeron fueron considerados viables (Enríquez-Peña *et al.*, 2004).

ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN

La lluvia de semillas fue descrita en términos de densidad (semillas/m²). Se emplearon pruebas paramétricas a menos que los datos violaran los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas (los cuales se comprobaron mediante las pruebas Shapiro-Wilk y Bartlett, respectivamente).

La producción de frutos entre las dos especies fue comparada con la prueba t de Student. Se realizó un ANDEVA de doble vía para ver si existían diferencias en la abundancia de semillas entre las dos especies vegetales (con especies y meses de muestreo como factores). La prueba de Tukey-Kramer HSD se usó para localizar las diferencias entre las medias cuando el ANDEVA fue significativo. Cuando no se cumplieron los supuestos aún transformando los datos, se realizó la prueba de Kruskal-Wallis.

Se aplicó el coeficiente de correlación de rangos de Spearman para establecer si la abundancia en la lluvia de semillas estaba relacionada con la producción de frutos de las especies evaluadas. Las pruebas se realizaron con un nivel de significancia de 5% ($\alpha=0,05$). Todos los análisis estadísticos fueron realizados usando el *software R Development Core Team* (2010).

RESULTADOS

T. meridionalis presenta en promedio frutos y semillas más grandes (Tabla 1), así como más semillas por fruto que *G. punctatum*. Los frutos de *G. punctatum* y *T. meridionalis* tienen un promedio de 1 y 3,1 ± 1,29 semillas por fruto, respectivamente.

Especie	Características del fruto			Características de la semilla		
	Tamaño (mm)		Peso (g)	Tamaño (mm)		Peso (g)
	Largo	Ancho		Largo	Ancho	
<i>Gaiadendron punctatum</i>	7,9±0,80	6,025±0,39	0,180±0,04	6,96±0,86	4,13±0,47	0,068±0,02
<i>Ternstroemia meridionalis</i>	14,02±0,79	13,8±1,76	1,671±0,28	7,41±0,53	5,29±0,56	0,089±0,02

Tabla 1. Características de los frutos y las semillas de *Gaiadendron punctatum* y *Ternstroemia meridionalis*.

FRUCTIFICACIÓN DE *G. PUNCTATUM* Y *T. MERIDIONALIS*

Durante la fructificación de *G. punctatum* que se presentó de marzo a diciembre, el porcentaje del valor promedio de frutos maduros por individuo varió entre el 2,44 y 45,4% (Fig. 1). La fructificación de *G. punctatum* presentó un incremento en el número de frutos maduros por individuo desde abril hasta junio, donde alcanza el mayor pico, para disminuir gradualmente hasta diciembre (Fig. 1). Coincidiendo con la época de lluvias y la declinación con la época seca. El porcentaje del valor promedio de frutos maduros de *T. meridionalis*, osciló entre 3,6 y el 25,7% del tamaño de la cosecha (Fig. 1). El mayor porcentaje de frutos maduros de *T. meridionalis* se presentó en marzo y septiembre (Fig. 1), correspondientes a meses lluviosos en el área.

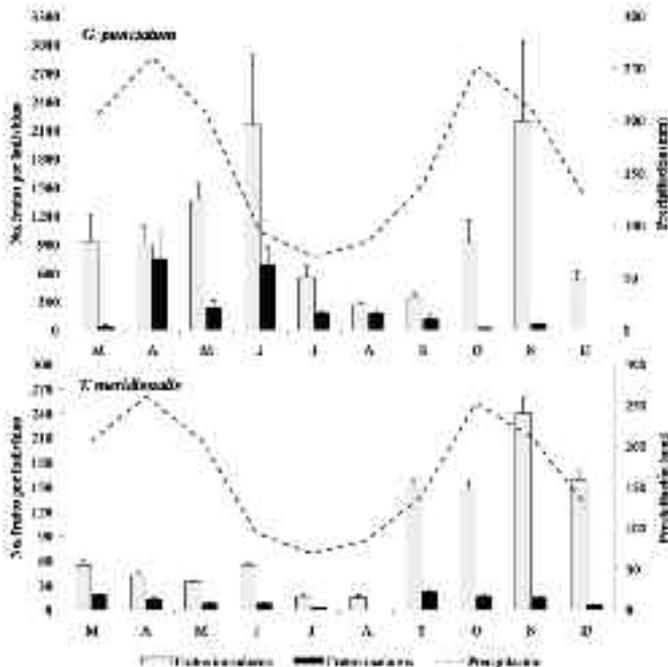


Figura 1. Producción promedio de frutos maduros e inmaduros por individuo de *Gaiadendron punctatum* y *Ternstroemia meridionalis*. Precipitación promedio mensual representada por una línea delgada discontinua. Las barras indican el error estándar de la media.

La producción promedio mensual de frutos maduros de *G. punctatum* (229 ± 68 frutos) fue mayor que para *T. meridionalis* (11 ± 2 frutos), mostrando diferencias significativas ($t=2,53$, $gl= 9$ $P=0,032$; Fig. 1). *G. punctatum* presentó una biomasa promedio mensual de $53,31 \pm 15,54$ g y *T. meridionalis* una biomasa de $4,4 \pm 0,72$ g. El promedio mensual de semillas producidas por individuo para *T. meridionalis* fue más bajo que para *G. punctatum* con $34,2 \pm 5,37$ y $229,2 \pm 67,82$ semillas, respectivamente.

LLUVIA DE SEMILLAS

La abundancia de la lluvia de semillas varió significativamente entre las especies evaluadas *G. punctatum* y *T. meridionalis* ($X^2= 23,0411$, $gl=1$, $P=0,0000015$; Fig. 2). Para *G. punctatum* se encontró mayor abundancia de semillas, con un total de 169 semillas/m² (17 semillas/m² por mes), mientras para *T. meridionalis* se encontró un total de 50 semillas /m² (5 semillas/m² por mes). Durante los diez meses de estudio se encontraron semillas de las dos especies, pero *G. punctatum* presentó una densidad alta comparada con *T. meridionalis*, representando 84% de las semillas recogidas. Se presentaron diferencias estadísticamente significativas entre los meses de muestreo en la lluvia de semillas total encontrada para las dos especies ($X^2=18,0454$, $gl=9$, $P=0,03465$; Fig. 2).

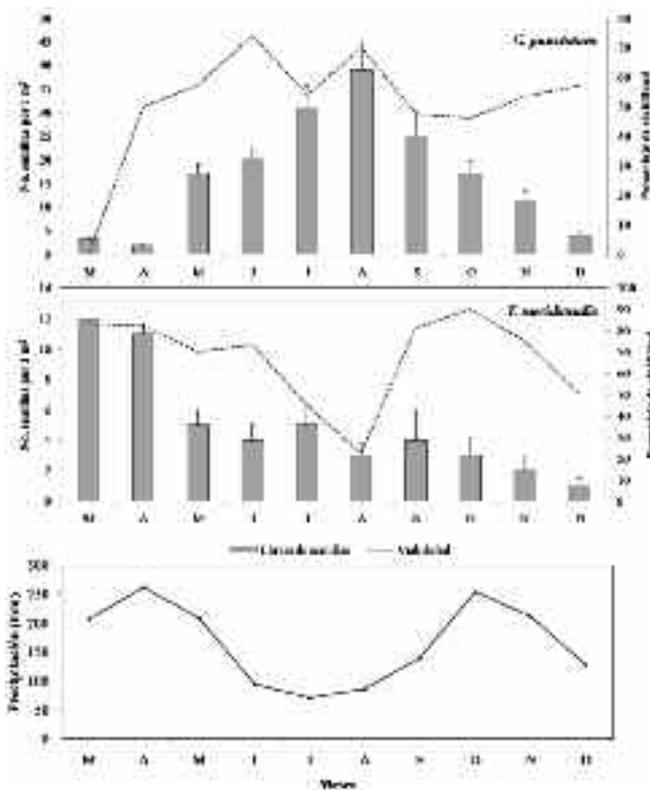


Figura 2. Lluvia de semillas y porcentaje de semillas viables de *Gaiadendron punctatum* y *Ternstroemia meridionalis*. Precipitación promedio mensual representada por una línea delgada continua. Las barras indican el error estándar de la media.

La lluvia de semillas de *G. punctatum* presentó un incremento en el número de semillas/m² desde marzo hasta agosto, donde alcanza el mayor pico, para disminuir gradualmente hasta diciembre. Coincidiendo con la época seca y la declinación con el inicio de la época de lluvias (Fig. 2). El número de semillas encontradas de *G. punctatum* en la lluvia de semillas presentó diferencias estadísticamente significativas entre los meses de muestreo ($F_{9,3}= 9,5576$, $P=0,0000022$). La diferencia según la prueba de Tukey se presenta entre abril, marzo y diciembre los meses de más baja producción con respecto a septiembre, julio y agosto, los meses de mayor abundancia de semillas. *T. meridionalis* presentó un incremento en la lluvia de semillas en la primera época de lluvias (marzo y abril, Fig. 2), para disminuir y permanecer relativamente constante en los siguientes meses; sin embargo, la lluvia de semillas de *T. meridionalis* no presentó diferencias estadísticamente significativas en el número de semillas encontradas en las trampas entre los meses de estudio ($F_{9,3}=0,360$, $P=0,9442$).

El número de semillas viables varió durante el período de estudio para ambas especies, sin embargo, para *T. meridionalis* osciló entre 22 y 90% del total de semillas encontradas (agosto y octubre, respectivamente; Fig. 2). Los mayores porcentajes de semillas viables se presentaron en la época de lluvias para el área. Mientras el porcentaje de semillas viables de *G. punctatum* varió entre 46 y 74% (Fig. 2). La mayor viabilidad se presenta en la época seca. Se encontró bajo número de semillas con signos de daño para las dos especies, con 4% para *G. punctatum* y 1% para *T. meridionalis* del total de semillas encontradas en las trampas. Para ninguna de las dos especies hubo una relación significativa entre el número de semillas recolectadas en las trampas y la producción de frutos o semillas ($r_s=0,18$, $n=20$, $P=0,6261$; $r_s=0,24$, $n=20$, $P=0,5069$; Fig. 3).

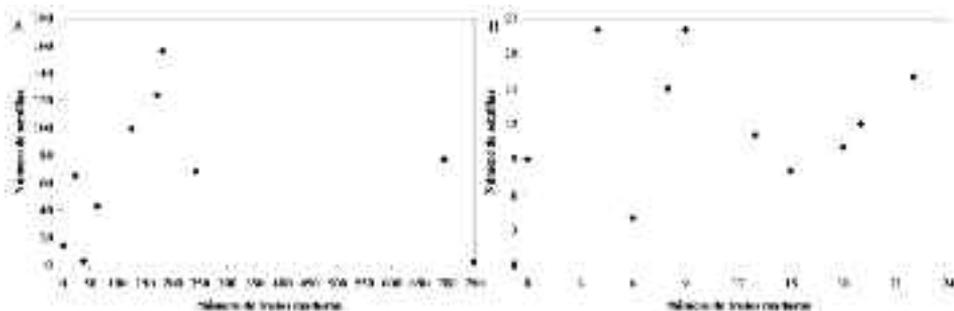


Figura 3. Gráfico de dispersión, de la fructificación (eje x) y la lluvia de semillas (eje y) de A. *Gaidendron punctatum* y B. *Ternstroemia meridionalis*.

DISCUSIÓN

PRODUCCIÓN DE FRUTOS

G. punctatum y *T. meridionalis* presentan fructificación continua, patrón común en especies de sotobosque (Rathcke y Lacey, 1985) y consumidas por aves frugívoras (Carlo *et al.*, 2003). Ambas especies incrementaron la producción de frutos durante la época de lluvias debido al aumento de los niveles de humedad necesarios para la producción de frutos (Lieberman, 1982; Rathcke y Lacey, 1985), y coincidiendo con las condiciones climáticas apropiadas para la germinación de sus semillas (Van Schaik *et al.*, 1993).

G. punctatum presentó alta fructificación (229 ± 68 frutos; Fig. 1) en este estudio, lo que contribuye a compensar la alta mortalidad a que están sujetas sus semillas, porque las semillas grandes una vez dispersadas tienden a ser mucho más depredadas que las pequeñas (Vazquez-Yañes y Orozco-Segovia, 1987; Whitmore, 1989; Rees, 1997). También la alta producción de frutos facilita su caída directa desde los arbustos, así como forrajeo de dispersores que por gravedad hacen caer más semillas (Armesto *et al.*, 2001). Además, *G. punctatum* tiene frutos carnosos y semillas viscosas lo cual facilita que las que caen puedan adherirse a partes de los mismos arbustos o de otras plantas, comenzar a germinar (Vidal-Russell y Nickrent, 2008) y luego caer para establecerse, fenómeno que se observó en campo, y que ha sido reportado para otras especies de la familia Loranthaceae, donde las semillas caen directamente sobre los tallos de plantas de acogida de aves que las dispersan (Sargent, 1995; Nathan y Muller-Landau, 2000). Aunque *T. meridionalis* tiene baja fructificación (11 ± 2 frutos; Fig. 1), produce frutos y semillas más grandes, y más semillas por fruto que *G. punctatum*, lo cual puede requerir más esfuerzo para la planta e imponer un límite al número de frutos producidos; además la inversión reproductiva tiende a incrementar en especies con frutos grandes (Ramírez, 1993; Ramírez y Berry, 1995) por lo cual puede tener mayor eficiencia reproductiva.

LLUVIA DE SEMILLAS

G. punctatum y *T. meridionalis* presentaron siempre semillas durante el período de estudio. Sin embargo, *G. punctatum* tuvo densidad de semillas más alta ($169/m^2$; Fig. 2) en contraste con *T. meridionalis* ($50/m^2$; Fig. 2). La lluvia de semillas baja de *T. meridionalis* se puede relacionar con la ausencia de plantas parentales, la cual puede ser una limitación para la llegada de semillas, y la importancia de esas fuentes depende del tipo y distancia de dispersión (Clark *et al.*, 1998). Aunque la lluvia de semillas de las dos especies evaluadas en el presente trabajo es baja (Fig. 2), estas especies presentan semillas relativamente grandes en relación con las semillas de la mayoría de especies zoócoras de ecosistemas altoandinos, lo cual explicaría su abundancia baja, porque la presencia de semillas grandes es escasa en la lluvia de semillas en ecosistemas altoandinos (Rodríguez *et al.*, 2006; Díaz-Martín, 2007; Trujillo *et al.*, 2008). Sin embargo, el valor de poseer una semilla relativamente grande o pesada favorece la emergencia o establecimiento, incluso en situaciones de estrés ambiental más que pioneras con semillas pequeñas (Dalling y Hubbell, 2002; Ozinga *et al.*, 2004). La baja densidad de semillas de las especies evaluadas se puede también relacionar con la altura de los individuos que se reporta en este estudio que es mucho menor y que el área de estudio es más seco, en comparación con el porte de estas especies y la precipitación para las otras zonas altoandinas (Rodríguez *et al.*, 2006; Díaz-Martín, 2007; Trujillo *et al.*, 2008), porque estas dos condiciones influyen en la reproducción.

La mayor lluvia de semillas de *T. meridionalis* se presentó en época lluviosa, lo cual facilita germinación y supervivencia de plántulas durante toda la época de lluvias para lograr llegar a la siguiente estación seca (Garwood, 1990; Van Schaik *et al.*, 1993). Respecto a *G. punctatum* presentó mayor lluvia de semillas en la época seca donde la alta intensidad lumínica no les permitiría soportar la falta de agua lo cual implicaría que sufran alta mortalidad (Garwood, 1990; Vilchez y Rocha, 2006). Sin embargo, si las semillas son dispersadas durante la estación seca y permanecen en el banco de semillas hasta la

estación lluviosa, se benefician de condiciones más favorables para su germinación y crecimiento (Ceccon y Hernández, 2009).

A pesar de la baja densidad de semillas por m² de las especies evaluadas, especialmente para *T. meridionalis* (cinco semillas promedio mensual; Fig. 2), la alta viabilidad de semillas mostrada para ambas especies puede aumentar su probabilidad de sobrevivir (Ruíz *et al.*, 2010). Sin embargo, *G. punctatum* y *T. meridionalis* presentan pocas semillas por fruto, semillas relativamente grandes y pesadas condiciones características de las especies que forman bancos de semillas transitorios cuyas semillas tienen vida muy corta como lo reportan Montenegro y Vargas, 2005, para *G. punctatum* en el bosque San Rafael (Colombia). La continua producción y lluvia de semillas de *G. punctatum* y *T. meridionalis* en la zona representa un potencial para que estas especies permanezcan en el área, pues la disponibilidad de semillas es la precondition para su establecimiento (DiVittorio *et al.*, 2007). Aunque *T. meridionalis* presenta menor producción y lluvia de semillas que *G. punctatum*, la presencia de propágulos viables es importante para que la especie pueda persistir en el área. A pesar de esto, la baja densidad de individuos observada indicaría que hay factores que están afectando la persistencia de individuos, porque la germinación o supervivencia de plántulas depende por ejemplo de micrositios adecuados que faciliten la persistencia de esos propágulos. Por otro lado, la continua producción y lluvia de semillas de *G. punctatum*, además de la alta fructificación, y alta densidad de individuos en el área ratifica el potencial señalado por Montenegro y Vargas, 2008, de esta especie para ser empleada como planta pionera, especialmente para bordes de bosque y paramizado, porque es una especie con preferencia por ambientes con luminosidad alta, tolerante a radiación y de distribución agrupada (Bader *et al.*, 2007), condiciones que favorecen que esta especie tenga mayor presión de propágulos en el área de estudio, por lo cual podría ser importante en las áreas paramizadas y bordes del bosque altoandino en el parque Ranchería que tienen condiciones ambientales adversas, por lo cual puede favorecer posteriormente el establecimiento de otras plantas nativas.

AGRADECIMIENTOS

A Colciencias y a la Dirección de Investigaciones de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia por la Beca de Joven Investigadora 2010, por la cual pude realizar este proyecto. A la Secretaria de Agricultura de Paipa y a CORPOBOYACA por el permiso para ingreso al Parque y para la colecta de material biológico con fines de investigación, respectivamente. A la profesora Liliana Rosero Lasprilla por ser mi tutora durante cada etapa de desarrollo del proyecto. A los grupos de Investigación Biología para la Conservación y Biología Ambiental por el préstamo de equipos y laboratorio, respectivamente. A dos revisores anónimos por sus comentarios y aportes.

BIBLIOGRAFÍA

AGUIAR M, SALA OE. Seed distribution constrains the dynamics of the Patagonian steppe. *Ecology*. 1997;78(1):93-100.

AGUILAR M, VANEGAS S. Viveros. Una experiencia comunitaria en el páramo de Rabanal. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos, Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia; 2009.

AIDE TM, CAVELIER J. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restor Ecol.* 1994;2(4):219-229.

AIDE TM, ZIMMERMAN JK, HERRERA L, ROSARIO M, SERRANO M. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *For Ecol Manage.* 1995;77(1-2):77-86.

ALARCÓN ID, PARADA M. Fenología reproductiva de especie ornitófilas y ornitócoras de los estratos bajos del Parque. En: Rosero Lasprilla L, editora. *Estudios ecológicos en el Parque Natural Municipal Ranchería, un aporte para su conservación.* Uptc. Tunja-Boyacá, Colombia; 2010. p. 57-98.

ARMESTO JJ, DÍAZ I, PAPIC C, WILLSON MF. Seed rain of fleshy and dry propagules in different habitats in the temperate rainforests of Chiloé Island, Chile. *Austral Ecol.* 2001;26(4):311-320.

BADER MY, GELOOF I, RIETKERK M. High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant Ecol.* 2007;191(1):33-45.

CAMPBELL DR, ROCHEFORT L, LAVOIE C. Determining the immigration potential of plants colonizing disturbed environments: the case of milled peatlands in Quebec. *J Appl Ecol.* 2003;40(1):78-91.

CARLO TA, COLLAZO JA, GROOM MJ. Avian fruit preferences across a Puerto Rican forested landscape: pattern consistency and implications for seed removal. *Oecologia.* 2003;134:119-131.

CLARK JS, MACKLIN E, WOOD L. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecol Monogr.* 1998;68(2):213-235.

CLARK JS, BECKAGE B, CAMILL P, CLEVELAND B, HILLERRISLAMBERS J, LICHTER J, *et al.* Interpreting recruitment limitation in forest. *Am J Bot.* 1999;86(1):1-16.

CECCON E, HERNÁNDEZ P. Seed rain dynamics following disturbance exclusion in secondary tropical dry forest in Morelos, Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 2009;57(1-2):257-269.

CUBIÑA A, AIDE TM. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica.* 2001;33(2):260-267.

DALLING JW, HUBBELL SP. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *J. Ecol.* 2002;90:557-568.

DALLING JW. Ecología de semillas. En: Guariguata MR, Catan GH, editores. *Ecología y conservación de bosques neotropicales.* Costa Rica, Ediciones LUR; 2002. p. 345-375.

DÍAZ-MARTÍN RM. Lluvia de semillas en áreas de alta montaña tropical con diferentes tipos de transformación. En: Vargas O, editor. *Restauración ecológica del bosque altoandino. Estudios diagnósticos y experimentales en los alrededores del Embalse de Chisacá (Localidad de Usme, Bogotá D.C.).* Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia; 2007. p. 146-180.

DIVITTORIO CT, CORBIN JD, D'ANTONIO CM. Spatial and temporal patterns of seed dispersal: an important determinant of grassland invasion. *Ecol Appl* 2007;17(2):311-316.

ENRÍQUEZ-PEÑA EG, SUZÁN-AZPIRI H, MALDA-BARRERA G. Viabilidad y germinación de semillas de *Taxodium mucronatum* (Ten.) en el estado de Querétaro, México. *Agrociencia.* 2004;38:375-381.

FERRERAS AE, GALETTO L. From seed production to seedling establishment: Important steps in an invasive process. *Acta Oecologica.* 2010;36:211-218.

FOSTER B, DICKSON TL. Grassland diversity and productivity: the interplay of resource availability and propagule pools. *Ecology*. 2004;85:1541-1547.

GALINDO-GONZÁLEZ J, GUEVARA S, SOSA VJ. Bat and bird generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conserv Biol*. 2000;14(6):1693-1703.

GARWOOD NC. Tropical soil seed banks: a review. En: Leck MA, Parker VT, Simpson RL, editores. *Ecology of soil seed Banks*. San Diego, California, Academic Press; 1989. p. 149-208.

HARPER JL. *Population biology of plants*. Academic Press; 1977.

HOLDRIDGE LR, GRENKE WC, HATHEWAY WH, LIANG T, TOSI JA. *Forest environments in Tropical life zones: A pilot study*. Oxford, Pergamin Press; 1971.

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

HOWE HF, SMALLWOOD J. Ecology of seed dispersal. *Ann Rev Ecol Syst*. 1982;13:201-228.

LIEBERMAN D. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *J Ecol*. 1982;70(3):791-806.

LOISELLE BA, RIBBENS E, VARGAS O. Spatial and temporal variation of seed rain a tropical lowland wet forest. *Biotropica*. 1996;28(1):82-95

MONTENEGRO AL, VARGAS O. Estrategias de regeneración del banco de semillas en una comunidad de bosque altoandino secundario. En: Bonilla MA, editora. *Estrategias adaptativas de plantas del páramo y del bosque altoandino en la cordillera de Oriental Colombia*. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia; 2005. p. 227-246.

MONTENEGRO AL, VARGAS O. Atributos de especies leñosas en bordes de bosque altoandino de la Reserva Forestal de Cogua (Colombia). *Rev Biol Trop*. 2008;56(2):705-720.

NATHAN R, MULLER-LANDAU HC. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Tree*. 2000;15(7):278-285.

ORTIZ L, UMBA C. Dinámica anual de un ensamble de aves frugívoras y su relación con la dispersión de semillas. En: Rosero Lasprilla L, editora. *Estudios ecológicos en el Parque Natural Municipal Ranchería, un aporte para su conservación*. Uptc. Tunja-Boyacá, Colombia; 2010. p. 171-192.

ORTIZ-PULIDO R, LABORDE J, GUEVARA S. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotropica*. 2000;32(3):473-488.

OZINGA W, BEKKER R, SCHAMINÉE J, VAN GROENANDAEL J. Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions. *J. Ecol*. 2004;92:767-777.

PARADA M, ALARCÓN ID. Flores y frutos de especies ornitófilas y ornitócoras. En: Rosero Lasprilla L, editora. *Estudios ecológicos en el Parque Natural Municipal Ranchería, un aporte para su conservación*. Uptc. Tunja-Boyacá, Colombia; 2010. p. 19-56.

PARCIAK W. Seed size, number, and habitat of a fleshy-fruited plant: Consequences for seedling establishment. *Ecology*. 2002;83(3):794-808.

PARRADO-ROSSELLI A. *Fruit availability and seed dispersal in Terra Firme rain forests of Colombian Amazonia [PhD Tesis] University of Amsterdam, the Netherlands; 2005.*

R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2004. URL, <http://www.r-project.org/>

RAMÍREZ N. Producción y costo de frutos y semillas entre formas de vida. *Biotropica*. 1993;25(1):46-60.

RAMÍREZ N, BERRY PE. Producción y costo de frutos y semillas relacionados a las características de las inflorescencias. *Biotropica*. 1995;27(2):190-205.

RATHCKE B, LACEY EP. Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann Rev Ecol Syst*. 1985;16:179-214.

REES M. Evolutionary ecology of seed dormancy and seed size. En: Silvertown J., Franco M, editores. *Plant life histories*. Cambridge, New York, Melbourne, Cambridge University Press; 1997. p. 121-142.

RODRÍGUEZ-SANTAMARÍA MF, PUENTES-AGUILAR JM, CORTÉS-PÉREZ F. Caracterización temporal de la lluvia de semillas en un bosque nublado del cerro de Mamapacha (Boyacá-Colombia). *Rev Acad Colomb Cienc*. 2006;XXX(117):619-624.

ROSERO-LASPRILLA L editora. Estudios ecológicos en el Parque Natural Municipal Ranchería, un aporte para su conservación. Uptc. Tunja-Boyacá, Colombia; 2010.

RUIZ J, BOUCHER DH, RUIZ-MORENO D, INGRAM-FLÓRES C. Recruitment dynamics of the tropical rainforest tree *Dipteryx oleifera* (Fabaceae) in eastern Nicaragua. *Rev Biol Trop*. 2009;57(1-2):321-338.

RUIZ J, BOUCHER DH, CHAVES LF, INGRAM-FLÓRES C, GUILLÉN D, TÓRREZ R, *et al*. Ecological consequences of primary and secondary seed dispersal on seed and seedling fate of *Dipteryx oleifera* (Fabaceae). *Rev. Biol. Trop*. 2010;58(3):991-1007.

SARGENT S. Seed fate in a tropical mistletoe: the importance of host twig size. *Funct Ecol*. 1995;9:197-204.

STEVENSON PR, VARGAS IN. Sample size and appropriate design of fruit and seed traps in tropical forests. *J Trop Ecol*. 2008;24:95-105.

STEVENSON PR, QUIÑONES MJ, AHUMADA JA. Annual variation in fruiting pattern using two different methods in a lowland tropical forest, Tinigua National Park, Colombia. *Biotropica*. 1998;30(1):129-134.

THOMPSON BK, GRIME JP. A comparative study of germination responses to diurnally-fluctuating temperatures. *J Appl Ecol*. 1983;20:141-156.

TRUJILLO L, LÓPEZ A, VARGAS O. Lluvia de semillas en borde de bosque. En: Vargas O, editor. *Estrategias para la restauración ecológica de bosque altoandino. El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia; 2008. p. 282-293.

TURNBULL LA, CRAWLEY MJ, REES M. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos*. 2000;88:225-238.

VAN SCHAİK CP, TERBORGH JW, WRIGHT SJ. The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. *Ann Rev Ecol Syst*. 1993;24:353-377.

VAZQUEZ-YAÑEZ C, OROZCO-SEGOVIA A. Fisiología ecológica de semillas en la estación biológica tropical "Los Tuxtles" Veracruz, México. *Rev. Biol. Trop*. 1987;35(S1):85-96.

VIDAL-RUSSELL R, NICKRENT DL. Evolutionary relationships in the showy mistletoe family (Loranthaceae). *Am J Bot.* 2008;95(8):1015-1029.

VÍLCHEZ B, ROCHA O. Estructura de una población del árbol *Peltogyne purpurea* (Cesalpinaceae) en un bosque intervenido de la Península de Osa, Costa Rica. *Rev Biol Trop.* 2006;54(3):1019-1029.

WHITMORE TC. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology.* 1989;70(3):536-538.