

Distribución espacial y estructura de la población de *Pitcairnia huilensis* (Bromeliaceae) en el valle alto del río Magdalena (Huila, Colombia)

Spatial distribution and structure of the population of *Pitcairnia huilensis* (Bromeliaceae) in the upper valley of the Magdalena river (Huila, Colombia)

JOHN MARTÍNEZ-CASTRO^{1†}, CAROLINA ISAZA², JULIO BETANCUR^{1*}

¹Universidad Nacional de Colombia (Sede Bogotá). Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales. Cra. 30 # 45-03, edificio 425. Bogotá, Colombia. jcbetancurb@unal.edu.co*

²Programa de Biología Aplicada, Facultad de Ciencias Básicas y Aplicadas, Universidad Militar Nueva Granada. Cajicá, Colombia. carolina.isaza@unimilitar.edu.co

*Autor para correspondencia.

RESUMEN

Se estudió el patrón de distribución espacial y la estructura de la población de *Pitcairnia huilensis* (Bromeliaceae), una especie considerada en Peligro Crítico (CR), del valle alto del río Magdalena en los Andes colombianos. La distribución espacial se determinó con la función K de Ripley. Para conocer la estructura poblacional se establecieron cuatro categorías de tamaño: plántulas, juveniles, subadultos y adultos, las cuales fueron caracterizadas estadísticamente por medio de variables morfométricas. Con el fin de saber cuál de las variables morfométricas presentaba mayor variabilidad se usó un Análisis de Componentes Principales. Para examinar si había diferencias significativas entre las variables morfométricas por categorías de tamaño con mayor variabilidad (altura total) se realizó una prueba de Kruskal Wallis y para identificar cuáles eran las diferencias de las categorías de tamaño con respecto a esta variable se aplicó una prueba de Tukey. Adicionalmente, para determinar si había dependencia entre el peso seco y la altura total se realizó una regresión lineal. Se encontraron 289 parches de *P. huilensis* que mostraron un patrón de distribución espacial agregado. La densidad de individuos por m² varía entre 0,1 y 3,9. Hubo diferencias significativas entre las variables morfométricas, siendo la altura total la que mejor explica la variación y la que más se relaciona con el peso seco total. Con este trabajo se señala la importancia de los resultados para el manejo y la conservación de *P. huilensis* en el área de estudio.

Palabras clave. Biología de la conservación, bosque seco, ecología de poblaciones, plantas neotropicales.

ABSTRACT

We studied the spatial distribution pattern and the population structure of *Pitcairnia huilensis* (Bromeliaceae), a species critically endangered (CE) within the Magdalena river high valley of the Colombian Andean. We determined its spatial distribution with the K Ripley function. To understand the population structure, we established four size categories: seedlings, juveniles, sub-adults and reproductive adults, which were supported statistically by means of morphometric variables. In order to know which of the morphometric variables presented the greatest variability, we performed a Principal Component Analysis. To examine if there were significant differences between the morphometric variables by size categories with greater variability (total height), a Kruskal Wallis test was carried out and, subsequently, a Tukey test was applied to identify the differences between the size categories with respect to this

Citación: Martínez-Castro J, Isaza C, Betancur J. 2019. Distribución espacial y estructura de la población de *Pitcairnia huilensis* (Bromeliaceae) en el valle alto del río Magdalena (Huila, Colombia). *Caldasia* 41(1):165-178. doi: 10.15446/caldasia.v41n1.71328.

Recibido: 8/may/2018 **Aceptado:** 29/ene/2019

variable. Additionally, to determine if there was a relation between the dry weight and the total height, we performed a linear regression. We found 289 patches that showed a pattern of aggregate spatial distribution and 2695 individuals. The density of individuals per m² varied between 0.1 and 3.9. There were significant differences between the morphometric variables, with the total height being the one that best explains the variation. Total height also was the variable that most closely relates to the total dry weight. This paper indicates the importance of the data obtained for the management and conservation of *P. huilensis* in the area of study.

Key words. Biology of conservation, dry forest, ecology of populations, neotropical plants.

INTRODUCCIÓN

Los estudios poblacionales son una herramienta importante para ahondar en el conocimiento de la historia de vida y la ecología de las especies (Silvertown 1987, Rockwood 2006). Como parte de estos, la estructura y la distribución de las poblaciones de especies de plantas aportan datos importantes para conocer su estado de salud y, así, poder tomar decisiones sobre su vulnerabilidad y medidas para su manejo y conservación (López-Gallego 2015).

Las especies con crecimiento cespitoso muestran un comportamiento poblacional característico, pudiendo presentar propagación sexual y vegetativa, las que dependiendo de las condiciones propias del individuo, como del ambiente, pueden llegar a preferir la propagación vegetativa sobre la sexual (Benzing 2000), como en el caso de algunas especies de *Tillandsia* (Paggi *et al.* 2010). Así mismo, estas especies pueden presentar estructuras poblacionales que no cumplen con el típico patrón en forma de J invertida, presentando mayor número de individuos en categorías de tamaño juveniles y subadultos que en las categorías de plántulas y adultos (Silvertown 1987, Bennett 1991).

Por otra parte, en las especies rupícolas su patrón de distribución geográfica está determinado principalmente por la disponibilidad de los afloramientos rocosos, así como por la presencia de algunos sustratos, como hepáticas y musgos, entre otros, necesarios para su establecimiento

en estos ambientes (Benzing 2000). Sin embargo, hay especies facultativas que dependiendo de condiciones extrínsecas pueden comportarse como rupícolas, epifitas o terrestres, lo que puede ampliar su ámbito de distribución geográfica (Bennett 1991, Cogliatti-Carvalho y Rocha 2001).

Pitcairnia huilensis Betancur & Jiménez-Escobar (Bromeliaceae: Pitcairnioideae) es una especie cespitosa y rupícola, endémica de Colombia, que se encuentra restringida a la vertiente oriental de la Cordillera Central de los Andes. Este territorio tiene una larga historia de uso, relacionada con la ganadería, el cultivo de arroz y las consecuentes tala y quema periódicas asociadas con estas prácticas agrícolas, por lo que presentan gran transformación y deterioro (Betancur y Jiménez-Escobar 2015). Además, esta área hace parte de la zona de influencia del Proyecto Hidroeléctrico El Quimbo, por lo que el tamaño de sus poblaciones podría verse afectado drásticamente en los próximos años. Lo anterior condujo a que *P. huilensis* fuera categorizada En Peligro Crítico (CR) por Betancur y Jiménez-Escobar (2015).

Por otra parte, el Bosque Seco Tropical (bs-T), hábitat en donde crece *Pitcairnia huilensis*, es uno de los ecosistemas más degradados y fragmentados del Neotrópico y de Colombia, dada la fuerte reducción de su cobertura vegetal original (Pizano *et al.* 2014). Así mismo, el bs-T es uno de los menos conocidos y en donde los estudios sobre la auto ecología de las especies son aún bastante escasos para el país (Pizano *et*

al. 2014) y casi nulos para poblaciones de bromelias.

En general, el conocimiento sobre la ecología de poblaciones de plantas con hábito rupícola o saxícola es muy reducido y, aún más, para las especies de bromeliáceas. Sin embargo, existen algunos trabajos realizados en países como Chile, España, Estados Unidos y Perú que abordan la temática ([Bennett 1991](#), [Rundel y Dillon 1998](#), [Goñi *et al.* 2006](#), [Pinto *et al.* 2006](#), [Paggi *et al.* 2010](#), [Aponte y Flores 2013](#)). La mayor parte de estos trabajos muestran que las poblaciones están representadas en su mayoría por individuos en estadios adultos o juveniles. Por su parte, [Aponte y Flores \(2013\)](#) encontraron que en *Tillandsia latifolia* M. Martens & Galeotti el mayor número de individuos correspondían a juveniles y subadultos. [Rundel y Dillon \(1998\)](#) y [Pinto *et al.* \(2006\)](#) encontraron que los factores topográficos y climáticos y la disponibilidad de sustrato determinan su distribución espacial.

En otros grupos de plantas no bromeliáceas con hábito de crecimiento similar al de *Pitcairnia huilensis*, rupícolas y cespitosas, como las cactáceas *Strombocactus disciformis* (DC.) Britton & Rose y *Turbiniarpus pseudomacroleche* (Backeb.) Buxb. & Backeb, se ha encontrado que sus poblaciones están compuestas principalmente por individuos en estadios juveniles y adultos, en donde los factores microambientales y la depredación de los estadios más pequeños son los que más influyen en su distribución ([Godines-Álvarez *et al.* 2003](#), [Álvarez *et al.* 2004](#), [Ferrer *et al.* 2011](#)).

En este trabajo se evalúa la estructura de la población y la distribución espacial de *Pitcairnia huilensis*, información que brinda herramientas para establecer medidas de conservación y manejo de esta especie en peligro crítico, así como para mejorar el

conocimiento sobre el bosque seco tropical y los elementos que lo componen.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en el área de influencia del Proyecto Hidroeléctrico El Quimbo, entre los municipios de Agrado, Garzón, Gigante y Paicol, departamento de Huila, Colombia (Fig. 1). Esta región hace parte de la zona norte de la Serranía de las Minas, situada en el valle alto del río Magdalena, la cual tiene temperatura media anual de 25 °C, altitud entre 700 y 1500 m, precipitación anual entre 800 y 1400 mm y corresponde a la zona de vida de Bosque Seco Tropical (bs-T) ([Betancur y Jiménez-Escobar 2015](#)).

La localidad de estudio fue subdividida en tres zonas, diferenciadas por la precipitación, la humedad, la temperatura y la altitud (Pinzón ined.) (Tabla 1). Basados en observaciones de campo sobre la cobertura vegetal e información proporcionada por los pobladores, los sitios más conservados se encuentran en la zona Norte y los más perturbados en las zonas Centro y Sur, esto como producto de la deforestación y actividades relacionadas a la agricultura y la ganadería (Fig. 1).

Muestreo

El muestreo se realizó entre abril de 2015 y enero de 2016. *Pitcairnia huilensis* es una especie que crece sobre afloramientos rocosos y laderas denudativas de contrapendiente (Mahecha-Carreño ined.), disgregadas a lo largo del paisaje y, generalmente, acompañada de *Selaginella sprucei* Hook., la hepática *Plagiochila* sp. y los musgos *Didymodon icmadophilus* (Schimp. ex Müll. Hal.) K. Saito y *Syzygiella* sp. Por otra parte, ocasionalmente puede crecer sobre suelos arenosos.

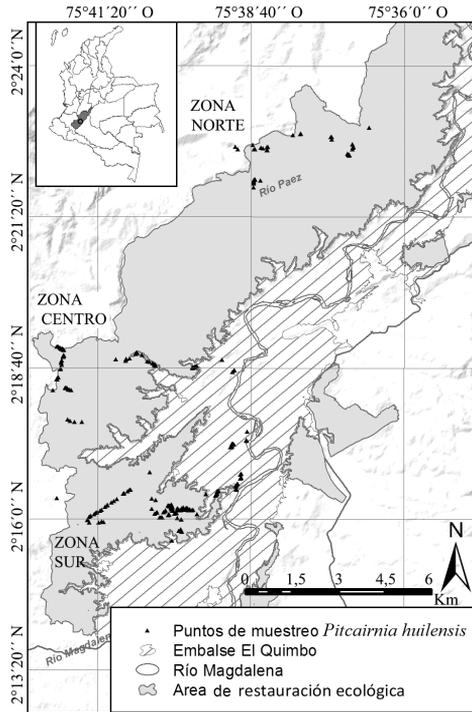


Figura 1. Área de estudio y distribución espacial de los parches de *Pitcairnia huilensis* (triángulos) en el área de influencia de la Represa Hidroeléctrica El Quimbo (Huila, Colombia).

Estas pendientes rocosas tienen inclinaciones entre 70 y 90 ° y pueden alcanzar alturas de hasta 40 m, lo que imposibilita el uso de los métodos convencionales de transectos o parcelas utilizados en este tipo de estudios. Dada la imposibilidad de realizar un recuento directo de los individuos, se usó y adaptó el método de Prismáticos y factores de corrección (Goñi *et al.* 2006), con factores de corrección entre 10 y 20 m. El muestreo se realizó en jornadas de ocho horas diarias,

durante 20 días no consecutivos, en cada una de las zonas delimitadas.

Pitcairnia huilensis es una especie cespitosa o modular cuyos vástagos forman agrupaciones densas de individuos, en las cuales es difícil determinar el origen sexual o vegetativo de los individuos. Así, dentro de un mismo parche puede haber múltiples genets y, por ende, ramets que provienen de distintos genets. Para efectos del presente trabajo, al igual que lo han propuesto otros autores para plantas con un hábito de crecimiento similar (Rockwood 2006, Carrillo-Angeles y Mandujano 2011), denominamos Parche a la agrupación densa de individuos en formaciones discretas, e individuos a los vástagos o unidades meristemáticas, sin considerar su origen reproductivo.

El área de cada parche se calculó usando la metodología propuesta por Goñi *et al.* (2006) y, para contabilizar el número de individuos de *P. huilensis* y sus respectivas categorías de tamaño, se trazó una línea imaginaria que atravesara el parche en su parte más ancha y se contaron todos los individuos presentes a 25 cm a cada lado de ésta. Posteriormente, se estimó el número de individuos por ha y m² y se determinó su área de ocupación por medio de la función Q (quantum) del paquete Spatstat (Baddeley *et al.* 2015).

Distribución espacial

Para conocer el patrón de distribución espacial de *Pitcairnia huilensis* se emplearon las coordenadas geográficas de los parches

Tabla 1. Características climáticas de las tres zonas de influencia de la Represa Hidroeléctrica El Quimbo (Huila, Colombia) (Pinzón inéd.).

Zonas	Altitud (m)	Precipitación media anual (mm)	Temperatura media (°C)	Pendiente promedio	Área total km ²
Norte	750–1400	50–280	17,64	80,5	45,3
Centro	750–1110	50–180	19,14	80,0	40,6
Sur	660–850	50–120	26,16	83,7	27,7

encontrados y se analizaron a través de la función univariada $K(r)$ o K de Ripley (Baddeley *et al.* c2015), mediante el software R versión 3.4.0 (R Development Core Team c2011), la interfaz Rstudio (R Studio Team c2015) y los paquetes Spatstat (Baddeley *et al.* c2015) y The Pairwise Multiple Comparison of Mean Ranks Package (PMCMR) (Pohlert c2014). Los valores críticos para la función se calcularon mediante 999 simulaciones de Monte Carlo con nivel de significancia del 99 %.

Estructura de la población

Dado que la edad cronológica no siempre corresponde con el desarrollo reproductivo o vegetativo de las plantas, se ha recomendado determinar la estructura de la población con base en sus características de tamaño y adquisición de estructuras, como tallos, inflorescencias, frutos, etc. (Eriksson 1988, Rockwood 2006). Para determinar las diferentes categorías de tamaño usamos una combinación de características vegetativas y reproductivas, tal como ha sido usado en otros trabajos sobre poblaciones de bromelias (Isaza *et al.* 2004). Las categorías de tamaño para *Pitcairnia huilensis* se establecieron como: 1) Plántulas, individuos en los que el tallo aéreo no es visible (Fig. 2a); 2) Juveniles, individuos en los que la porción basal, aquella en la que el tallo aéreo está cubierto por hojas deciduas, es menor que la porción apical, es decir la que lleva las hojas verdes (Fig. 2b); 3) Subadultos, individuos en los que la porción basal del tallo aéreo es mayor que la porción apical (Fig. 2c); y 4) Adultos, individuos en estado reproductivo, es decir con flores o frutos (Fig. 2d).

Para categorizar y analizar estadísticamente las categorías de tamaño definidas anteriormente se recolectaron entre 15 y 25 individuos para cada categoría (15 para Plántulas y 25 para cada una de las otras categorías). A cada individuo se le midieron

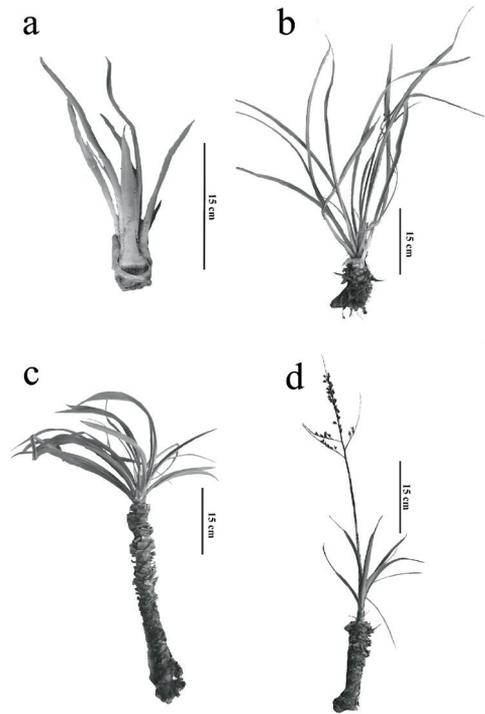


Figura 2. Categorías de tamaño de *Pitcairnia huilensis* en el área de influencia de la Represa Hidroeléctrica El Quimbo (Huila, Colombia). **a.** Plántulas; **b.** Juveniles; **c.** Subadultos y **d.** Adultos.

seis variables morfométricas: 1) altura total (ato); 2) altura del tallo aéreo (ata); 3) diámetro del tallo aéreo (dia); 4) número de hojas verdes distales, no deciduas (hv); 5) longitud promedio de las tres hojas distales más largas (plh); y 6) ancho promedio de la parte media de las tres hojas distales más largas (pah). Por otra parte, también se calculó el peso seco del vástago completo (pst). Algunas de estas variables ya habían sido consideradas para bromelias en trabajos similares (Isaza *et al.* 2004, Isaza y Betancur 2009).

Para determinar cuáles de las variables morfométricas presentaban mayor variación en los individuos muestreados ($n = 90$), así como en cada una de las categorías de tamaño, se realizaron análisis de

componentes principales (ACP). Para examinar las variables morfológicas entre las categorías de tamaño con mayor variación se realizaron pruebas de Kruskal Wallis, y, si existían diferencias de varianza entre categorías, se realizó una prueba de Tukey. Finalmente, se planteó como hipótesis que hay mayor relación entre la biomasa (peso seco) y la altura total, para lo que se realizó una regresión lineal (Zar 1999). Las pruebas estadísticas fueron realizadas con el ambiente de programación R versión 3.4.0 (R Development Core Team c2011), usando la interfaz RStudio (RStudio Team c2015).

RESULTADOS

Distribución espacial

Se encontraron 289 parches de *Pitcairnia huilensis* (Fig. 1, Tabla 2), de los cuales el

mayor número se encuentra en la zona Sur, mientras que la zona Norte sólo contiene aproximadamente el 15 % de los mismos. La función K de Ripley muestra que la K(r) empírica tiene valores siempre mayores a los del límite superior del intervalo de confianza por lo que se rechaza la hipótesis de aleatoriedad espacial completa y se concluye que la especie presenta un patrón de distribución espacial agregado o agrupado (Fig. 3).

Por otra parte, el 96 % de los parches crecían sobre sustrato rocoso, mientras que el 4 % restante sobre suelo arenoso. La zona Sur presentó la mayor área de parches, correspondiente aproximadamente al 60 % del área de ocupación total (Tabla 2), a pesar de ser la zona con menor área total (Tabla 1). Por el contrario, la zona Norte, la más extensa (Tabla 1), presentó la menor área de

Tabla 2. Características generales de los parches y los individuos de *Pitcairnia huilensis* en el área de influencia de la Represa Hidroeléctrica El Quimbo (Huila, Colombia).

	Zonas		
	Norte	Sur	Centro
# de parches	43	168	78
# de individuos	156	2263	276
Σ área de parches (m ²)	432,7	1602,2	732,6
% cobertura en el parche/m ²	\bar{x}	43,8	55,1
	σ	22,7	32,2
Área parche (m ²)	\bar{x}	13,1	17,6
	σ	7,2	6,3
# parches/ha	\bar{x}	3,6	5,3
	σ	2,9	3,8
# individuos/ha	\bar{x}	55,6	113,9
	σ	69,5	111,6
# individuos/m ²	\bar{x}	6,2	7,1
	σ	1,7	3,2
# individuos/parche	\bar{x}	45,5	102,7
	σ	50,5	103,2

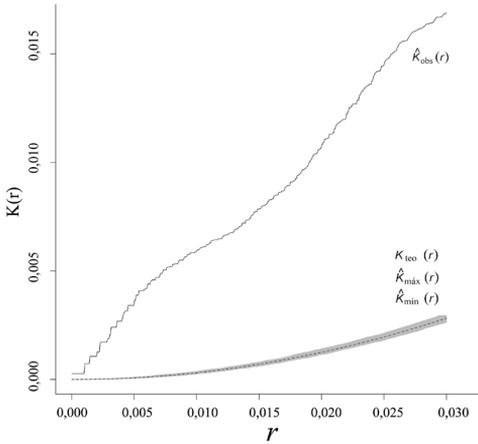


Figura 3. Análisis K de Ripley para la distribución espacial de *Pitcairnia huilensis* en el área de influencia de la Represa Hidroeléctrica El Quimbo (Huila, Colombia). Línea continua $K_{obs}(r)$ = distribución observada de $K(r)$, intervalo de confianza del 99 %, $K_{máx}(r)$ = límite máximo permitido, $K_{mín}(r)$ = límite mínimo permitido) para la hipótesis nula de aleatoriedad espacial completa. Línea punteada $K_{teo}(r)$ = distribución teórica de la función $K(r)$. La distribución observada $K_{obs}(r)$ tiene valores mayores que los del límite superior del intervalo de confianza, por lo cual se rechaza la hipótesis de aleatoriedad espacial completa a favor del agrupamiento.

ocupación de aproximadamente el 16 % del total (Tabla 2).

La zona Sur, la más seca, presentó el mayor promedio de parches por hectárea, mientras que la zona Norte, la más húmeda, presentó el promedio menor (Tabla 2). Los parches con mayor porcentaje de cobertura se encontraron en las zonas Centro y Sur, mientras que el área promedio del parche fue mayor en la zona Centro (Tabla 2).

Estructura de la población

Se registraron 2695 individuos, la mayor parte de los cuales, aproximadamente el 84 %, estaban en la zona Sur. Así mismo, la zona Sur presentó el mayor promedio de individuos por ha, por m^2 y por parche (Tabla 2).

Por otra parte, más de la mitad de los individuos totales (58 %) correspondieron a Subadultos, mientras que cerca de una tercera parte fueron Juveniles y en las categorías de Plántulas y Adultos correspondieron sólo al 6,9 y 2,6 %, respectivamente (Tabla 3). Así mismo, el número de individuos para cada

Tabla 3. Número y promedio de individuos por categorías de tamaño de *Pitcairnia huilensis* en las tres zonas de influencia de la Represa Hidroeléctrica El Quimbo (Huila, Colombia).

	zona norte	zona centro	zona sur	Total individuos
Plántulas				
n	15	7	164	186
\bar{x} (m^2)	0,7	0,1	0,5	
Juveniles				
n	34	104	733	871
\bar{x} (m^2)	1,8	2,0	2,3	
Subadultos				
n	90	170	1307	1567
\bar{x} (m^2)	3,6	3,1	3,6	
Adultos				
n	15	16	40	71
\bar{x} (m^2)	0,8	0,3	0,3	

una de estas categorías de tamaño fue mayor en la zona Sur, aunque la media por m² para Plántulas y Adultos fue poco mayor en la zona norte (Tabla 3).

La categoría de crecimiento de Subadultos fue la que acumuló la mayor biomasa relativa en la población, con más de las dos terceras partes del total, seguida de los Juveniles, mientras que las categorías de Plántulas y Adultos acumularon menos del 9 % en conjunto (Tabla 4).

Las variables morfométricas que presentaron la mayor desviación estándar fueron la altura total (ato), la longitud promedio de las hojas

distales más largas (plh) y el peso seco (pst), mientras que las que presentaron menor variación fueron el diámetro del tallo aéreo y el ancho promedio de la parte media de las tres hojas distales más largas (Tabla 4). El ACP (Fig. 4) muestra que la altura total (ato) es la variable que mejor explica el comportamiento del conjunto de variables morfométricas, con un coeficiente del 93 %, seguida por la altura del tallo (ata), con un coeficiente del 30 %. Por otra parte, los ACP independientes para cada categoría de tamaño mostraron que la variable morfo métrica más informativa corresponde, igualmente, a la altura total (ato), con coeficientes entre 91 % y 94 %.

Tabla 4. Medidas morfométricas y test de Kruskal Wallis para las categorías de tamaño de *Pitcairnia huilensis* en el área de influencia de la Represa Hidroeléctrica El Quimbo (Huila, Colombia). \bar{x} = promedio; σ = desviación estándar; ato = altura total; ata = altura del tallo aéreo; dia = diámetro del tallo aéreo; hv = número de hojas verdes distales; plh = longitud promedio de las tres hojas distales más largas; pah = ancho promedio de la parte media de las tres hojas distales más largas; pst = peso seco (gr), Test de Kruskal Wallis: 3 grados de libertad, $H = J^2$.

		Categorías				Kruskal Wallis	
Variable morfométrica		Plántulas	Juveniles	Subadultos	Adultos	H	P
ato	\bar{x}	16,1	37,7	67,7	151,1	59,09	< 0,01
	σ	7,5	20,6	28,3	43,2		
ata	\bar{x}	1,2	16,8	46,0	42,1	57,091	< 0,01
	σ	0,8	9,8	22,4	15,3		
dia	\bar{x}	1,2	2,8	3,0	3,6	40,939	< 0,01
	σ	0,7	0,5	0,5	1,6		
plh	\bar{x}	32,9	74,2	74,5	65,9	36,074	< 0,01
	σ	8,9	18,4	18,5	22,4		
pah	\bar{x}	0,9	1,6	1,6	1,8	30,613	< 0,01
	σ	0,3	0,4	0,5	0,4		
hv	\bar{x}	13,1	17,6	21,9	19,6	10,356	0,05
	σ	3,3	6,6	6,8	11,1		
Pst (g)	\bar{x}	2,4	48,1	112,5	136,1	52,07	< 0,01
	σ	2,8	32,5	72,1	92,5		
% biomasa relativa		0,3	21,6	70,2	7,9		

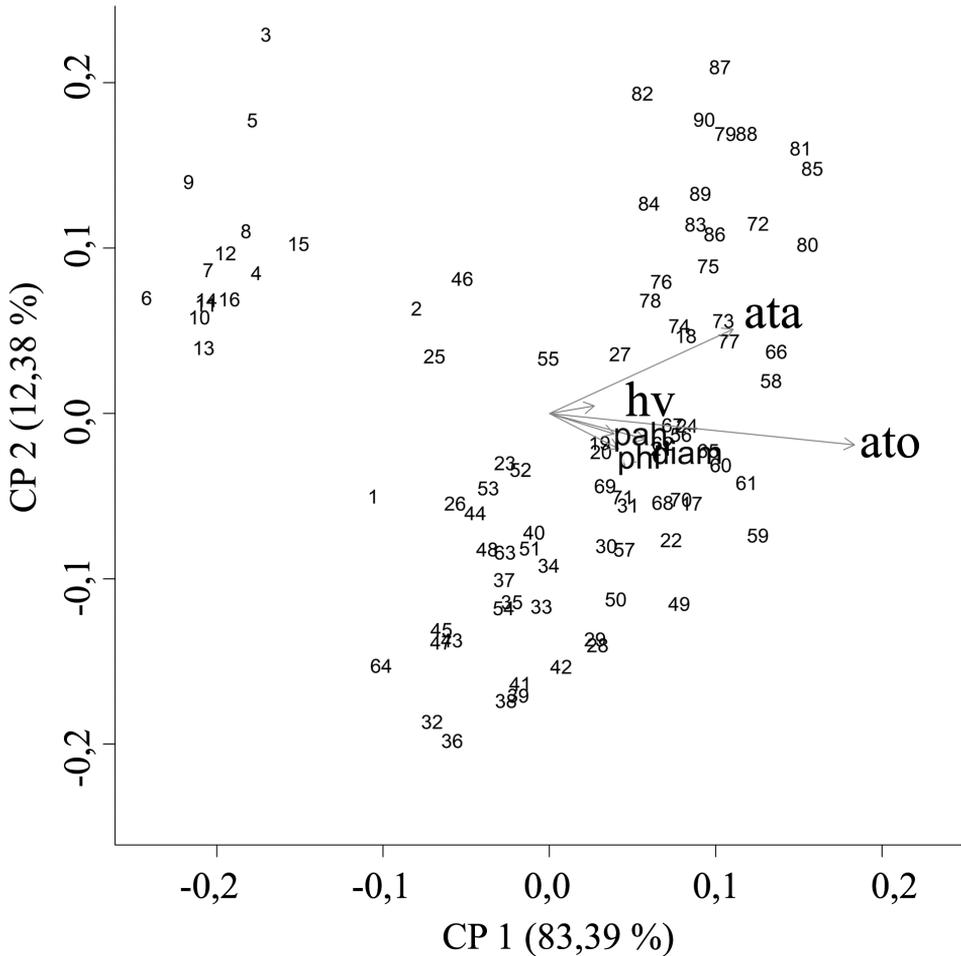


Figura 4. Diagrama de ordenación ACP de las medidas morfométricas de *Pitcairnia huilensis* en el área de influencia de la Represa Hidroeléctrica El Quimbo (Huila, Colombia). ato = altura total del vástago; ata = altura del tallo; dia = diámetro del tallo; plh = promedio del largo de láminas foliares; pah = promedio del ancho de las láminas foliares; hv = número de hojas distales (verdes); pvt = peso vivo del vástago; pst = peso seco del vástago; cat = categoría de tamaño.

La prueba Kruskal Wallis mostró que existen diferencias significativas entre la variable morfométrica más informativa (ato) según el ACP con cada una de las categorías de tamaño (Tabla 4). Por otra parte, la prueba Tukey indicó que la altura total (ato) es la característica que mejor explica la relación entre las variables morfométricas y las categorías de tamaño, diferenciando tres grupos que corresponden a: a) Juveniles y Subadultos, b) Plántulas y c) Adultos (Fig. 5). Así mismo, la regresión lineal (Fig. 6) entre la

variable morfométrica de mayor variabilidad (ato) y el peso seco (pst) muestra una relación directamente proporcional entre ellas ($r^2 = 0,6295$; $P = 0,022$).

DISCUSIÓN

Distribución espacial

El patrón de distribución agregado presentado por *Pitcairnia huilensis* es característico de plantas con crecimiento

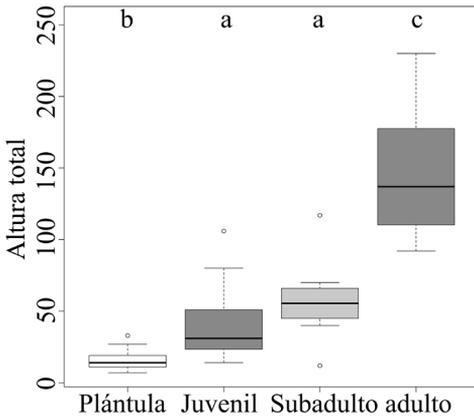


Figura 5. Cajas de dispersión del test de Tukey para la altura total (ato) y las cuatro categorías de tamaño observadas en *Pitcairnia huilensis* en el área de influencia de la Represa Hidroeléctrica El Quimbo (Huila, Colombia). Las letras señalan diferencias estadísticas entre las categorías.

modular y que habitan en ecosistemas con condiciones extremas, como lo son los bosques secos tropicales ([Carrillo-Ángeles y Mandujano 2011](#), [Aponte y Flores 2013](#)). Este comportamiento puede explicarse como resultado de la interacción de factores intrínsecos a la planta, como son el tipo de reproducción y la dispersión de las semillas, y extrínsecos, como son la temperatura, la disponibilidad de sustratos, la humedad, la pendiente y la perturbación, tal como ha sido registrado para otras especies de bromelias con hábito rupícola ([Benzing 2000](#), [Cogliatti-Carvalho y Rocha 2001](#)).

Pitcairnia huilensis puede reproducirse clonalmente, mediante sus rizomas, lo que permite el desarrollo de nuevos brotes que a su vez originarán nuevos vástagos, estrategia reproductiva que determina el tamaño del parche y la distribución espacial de la población ([Bennet 1991](#), [Benzing 2000](#), [Cogliatti-Carvalho y Rocha 2001](#)). Además, *P. huilensis* presenta semillas bicaudadas muy pequeñas (< 4 mm de largo) y contenidas en cápsulas secas. Dada la morfología de estas semillas se presume que su dispersión sea por barocoria, más que por anemocoria, y que las nuevas

plantas se desarrollen cerca al parental que las originó ([Benzing 2000](#)).

Pitcairnia huilensis presenta una marcada preferencia por ambientes de sustratos rocosos asociados a pendientes, con inclinación media de 82,5° (Tabla 1), y sobre repisas cubiertas con plantas no vasculares que le brindan un sustrato mínimo para su desarrollo, como *Selaginella sprucei*, *Plagiochila* sp., *Didymodon icmadophilus* y *Syzygiella* sp. Por lo anterior, el patrón de distribución agregado de esta bromelia se puede explicar principalmente por la presencia de estas formaciones rocosas, asociadas a sustratos compuestos por comunidades de plantas no vasculares, a su vez adaptadas al hábito saxícola.

Similar a *Pitcairnia huilensis*, otras plantas muestran un patrón de distribución espacial agregado, el cual está relacionado con los extremos ambientales en los que habitan. Este comportamiento es frecuente en plantas de hábito rupícola que crecen en ambientes xerofíticos, como numerosas especies de cactáceas ([Godinez-Álvarez et al. 2003](#)), o en ambientes con pendientes pronunciadas, como lo encontraron [Irl et al. \(2015\)](#) para la flora de las Islas Canarias. Adicionalmente, se ha observado que el sustrato rocoso es determinante en el establecimiento, crecimiento y posterior distribución de algunas especies de cactáceas, como *Strombocactus disciformis* Britton et Rose y *Turbincarpus pseudomacroleche* Backeb ([Álvarez et al. 2004](#)).

Adicionalmente, en *Neoregelia johannis* (Carrière) L.B. Smith, una bromelia rupícola de bosque húmedo de la Mata Atlántica, se ha registrado un patrón de distribución agregado determinado por la presencia de sustratos rocosos ([Cogliatti-Carvalho y Rocha 2001](#)) y también para otras bromelias terrestres del desierto de Atacama ([Rundel y Dillon 1998](#),

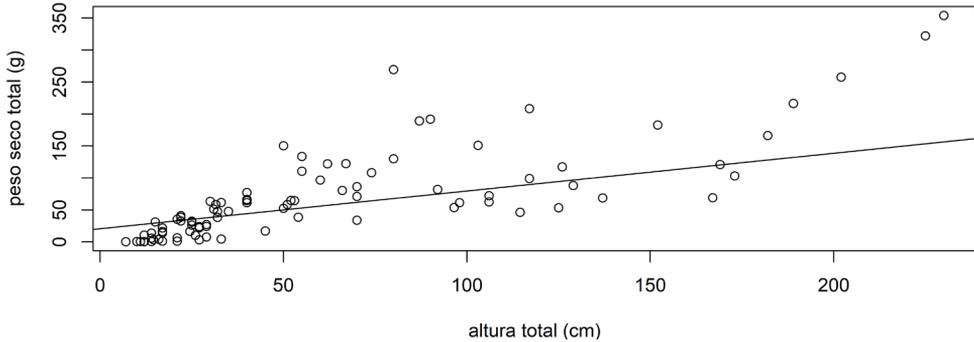


Figura 6. Regresión lineal entre la altura total (ato) y el peso seco total (pst) de *Pitcairnia huilensis* en el área de influencia de la Represa Hidroeléctrica El Quimbo (Huila, Colombia). $y = 3,78734 + (1,06841 * x)$.

Pinto *et al.* 2006, Aponte y Flores 2013). Por su parte, la subfamilia Pitcairnioideae, a la que pertenece *Pitcairnia huilensis*, presenta su mayor abundancia y riqueza en ambientes rocosos y con fuertes pendientes (Betancur y García 2006) y, a su vez, forma agregaciones más o menos densas, tal como ocurre en la especie taxonómicamente más relacionada, *P. lignosa* L.B. Sm. (Betancur y Jiménez-Escobar 2015).

Por otra parte, el mayor número de individuos por unidad de área de *Pitcairnia huilensis* en la zona Sur (Tabla 2) puede deberse a sus requerimientos ambientales de mayor temperatura, sequedad y pendiente (Tabla 1). Es de resaltar que algunos de los parches de *P. huilensis* encontrados en la zona Norte, la más húmeda, están fijados sobre suelo mejor formado y ocupan mayor área. Sin embargo, en estos sitios *P. huilensis* presenta menor cobertura, posiblemente por la presencia de otras especies herbáceas, principalmente poáceas, y arbustivas, que pueden generar competencia inter específica por el recurso suelo y en donde la humedad y otras condiciones ambientales no son las más óptimas para *P. huilensis*.

Otro factor que puede afectar positivamente la distribución de una especie es la perturbación que ha sufrido el ecosistema

a lo largo del tiempo (Benzing 2000, Cogliatti-Carvalho y Rocha 2001). En el área de influencia de El Quimbo se ha registrado actividad agrícola y ganadera por más de un siglo, lo que ha causado una perturbación abrupta en los ecosistemas naturales en los que crece *Pitcairnia huilensis* (Betancur y Jiménez-Escobar 2015). A diferencia de las bromeliáceas epífitas, algunas especies terrestres, como la mayor parte de las del género *Pitcairnia*, pueden crecer preferiblemente en lugares perturbados, abiertos y expuestos como taludes y bordes de carreteras, sabanas y afloramientos rocosos (Betancur y García 2006). Lo anterior podría explicar porqué *P. huilensis* es más abundante en los ambientes más perturbados (zonas sur y centro) y que, además, podría actuar como especie colonizadora en la sucesión vegetal (Benzing 2000).

Estructura de la población

Para muchas plantas en las que predomina la reproducción sexual se espera que sus poblaciones presenten una distribución de las categorías de tamaño a modo de J invertida, en las que prevalecen los estadios más jóvenes (Silvertown 1987). Sin embargo, para plantas con hábito de crecimiento modular o clonal esta

presunción no se cumple, puesto que se presenta preferiblemente la reproducción vegetativa a partir de estolones ([Silvertown 1987](#), [Bennett 1991](#)). Este tipo de estructura poblacional también la presentan algunas cactáceas, como *Strombocactus disciformis* y *Turbinicarpus pseudomacroechele* ([Álvarez et al. 2004](#)), y las bromelias *Tillandsia sphaerocephala* Baker y *T. ionochroma* André ex Mez ([Bennett 1991](#)). Lo anterior conlleva a que se recluten individuos directamente desde los estadios juveniles, tal como ocurre con *Pitcairnia huilensis*, hecho que también ha sido registrado para otras plantas clonales y, especialmente, para las que crecen en ecosistemas áridos ([Eriksson 1988](#), [Ferrer et al. 2011](#)).

La anterior estrategia reproductiva explica el alto número de individuos de las categorías de tamaño Juvenil y Subadulto en *Pitcairnia huilensis*, los que pueden permanecer mucho tiempo sin florecer y mantener viable la población por la producción permanente de nuevos brotes ([Benzing 2000](#), [Carrillo-Angeles y Mandujano 2011](#)). La dominancia de estas categorías también se puede explicar porque el reclutamiento de la especie puede ocurrir en pulsos ([Mandujano et al. 2001](#), [Godines-Álvarez et al. 2003](#)). Algunas observaciones de germinación y desarrollo de *P. huilensis*, realizadas en el invernadero del Plan Piloto de Restauración Ecológica de la Central Hidroeléctrica El Quimbo (Muñoz, com. pers) muestran que el paso de Plántula a Juvenil dura hasta ocho meses, mientras que el de Juvenil a Subadulto puede tardar alrededor de cuatro meses.

Las bromeliáceas cespitosas o clonales que producen vástagos monocárpicos mueren después de fructificar y, además, muchas del género *Pitcairnia* son de floración sincrona, en la que casi todos los vástagos Subadultos florecen al mismo tiempo ([Benzing 2000](#), [Betancur y García 2006](#)). Esto ayuda a explicar la baja proporción de individuos

Adultos de *P. huilensis* y el elevado número de individuos de categorías Juvenil y Subadulto (Tabla 3). Consecuentemente, el mayor aporte de biomasa en la población se da en las categorías de Juvenil y Subadulto (Tabla 4), las que cumplen un papel importante en la resiliencia y eficiencia nutritiva, tal como sucede en muchas bromelias epífitas ([Nadkarni 1984](#), [Hofstede et al. 1993](#)).

La altura total fue la variable más informativa para establecer las categorías de tamaño en *Pitcairnia huilensis* (Fig. 4), lo que muestra que esta variable podría ser una herramienta útil para estimar las categorías de tamaño en la especie y, muy seguramente, extensible a la auto ecología de otras bromeliáceas y plantas clonales, tal como ha sido encontrado para algunas bromelias de bosques neotropicales ([Dunn 2000](#), [Isaza et al. 2004](#)). Por otra parte, la alta correlación entre estas mismas variables y la biomasa permite establecer el aporte de las categorías de tamaño sin necesidad de ejercer muestreos destructivos en la población. La prueba de Tukey permite discriminar claramente las categorías de Plántula y Adulto, mientras que reúne las de Juvenil y Subadulto, especialmente por la variable largo del tallo aéreo, lo que sugiere el traslape de estas dos categorías de tamaño.

La población de *Pitcairnia huilensis* en la zona de influencia de la Hidroeléctrica El Quimbo presenta un tamaño poblacional estable según las consideraciones de la [UICN \(c2017\)](#), ya que el número de individuos maduros es alto en relación a la población total. Lo anterior, permitiría reevaluar la categorización de la especie como En Peligro Crítico (CR) propuesta por [Betancur y Jiménez-Escobar \(2015\)](#). Sin embargo, las poblaciones de *P. huilensis* siguen estando sometidas a presión antrópica, especialmente originadas por el establecimiento reciente de la hidroeléctrica y la inundación de algunos de los hábitats

propios de la especie. Por ende, es necesario desarrollar programas de monitoreo y dinámica poblacional encaminados a evaluar el impacto que ejercen estas actividades sobre las poblaciones de *P. huilensis* y que conduzcan a mejorar el estado de las poblaciones actuales (López-Gallego 2015).

PARTICIPACION DE AUTORES

JMC concepción, diseño, toma de datos, análisis y escritura del documento; CI diseño, análisis y escritura del documento; JB concepción, diseño, análisis y escritura del documento.

CONFLICTO DE INTERESES

JMC recibió apoyo financiero de la Fundación Natura para el desarrollo de la investigación. CI y JB declaran no tener conflicto de intereses.

AGRADECIMIENTOS

A la Fundación Natura Colombia y Emgesa (Proyecto CEQ-616, Plan Piloto de Restauración Ecológica de la central Hidroeléctrica El Quimbo) por facilitar y financiar la realización de este estudio, especialmente a Elsa M. Escobar, Francisco Torres y a Adriana Quintana. A la Universidad Nacional de Colombia y su Instituto de Ciencias Naturales, por las facilidades logísticas proporcionadas para el desarrollo de esta investigación. A todos los miembros del laboratorio (oficina 227) del Instituto de Ciencias Naturales por su compañía y apoyo durante la investigación. A Néstor Ríos y Lesly Muños por su apoyo en campo. A Oscar Laverde por su asesoría en el manejo del programa R. A Cristián Castro por la edición de las imágenes. A Edgar Linares por la determinación de las plantas no vasculares. A Pao por su compañía y apoyo permanente.

LITERATURA CITADA

- Álvarez R, Godínez-Álvarez H, Guzmán U, Dávila P. 2004. Aspectos ecológicos de dos cactáceas mexicanas amenazadas: implicaciones para su conservación. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 75:7–16. doi: 10.17129/botsoci.1690.
- Aponte H, Flores J. 2013. Densidad y distribución espacial de *Tillandsia latifolia* en el tillandsial de Piedra Campana (Lima, Perú). *Ecología Aplicada* 12(1):35–43
- Baddeley A, Rubak E, Turner R. c2015. *Spatial Point Patterns: Methodology and Applications with R*. Chapman and Hall/CRC Press. [Revisada en: 10 May 2017]. <http://spatstat.org/>
- Bennett BC. 1991. Comparative biology of neotropical epiphytic and saxicolous *Tillandsia* species: population structure. *J Ecol.* 7:361–371. doi: 10.1017/S0266467400005630.
- Benzing DH. 2000. *Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Betancur J, García N. 2006. Las bromelias. En: N. García, G. Galeano, editores. *Libro Rojo de Plantas de Colombia. Volumen 3: Las bromelias, las labiadas y las pasifloras. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia*. Bogotá: Instituto Alexander von Humboldt, Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. p. 51–384.
- Betancur J, Jimenez-Escobar D. 2015. *Pitcairnia huilensis*: una atractiva bromeliácea nueva de Colombia. *Caldasia* 37(1):91–98. doi: 10.15446/caldasia.v37n1.50990.
- Carrillo-Angeles IG, Mandujano MC. 2011. Patrones de distribución espacial en plantas clonales. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 89:1–18.
- Cogliatti-Carvalho L, Rocha C. 2001. Spatial distribution and preferential substrate of *Neoregelia johannis* (Carrière) L.B. Smith (Bromeliaceae) in a disturbed area of Atlantic Rainforest at Ilha Grande, RJ, Brazil. *Rev. bras. Bot.* 24(4):398–394.
- Dunn RR. 2000. Bromeliad communities in isolated trees and three successional stages of an Andean cloud forest in Ecuador. *Selbyana* 21:137–143. doi: 10.2307/41760065.
- Eriksson O. 1988. Ramet behaviour and population growth in the clonal herb *Potentilla anserina*. *J. Ecol.* 76:522–536. doi: 10.2307/2260610.
- Ferrer M, Duran RM, Méndez M, Dorantes A, Dzib G. 2011. Dinámica poblacional de genets y ramets de *Mammillaria gaumeri* cactácea endémica de Yucatán. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 89:83–105.

- Godines-Álvarez H, Valverde T, Ortega-Baes P. 2003. Demographic Trends in the Cactaceae. *Bot. Rev.* 69(2):173–203. doi: 10.1663/0006-8101(2003)069%5B0173:DTITC%5D2.0.CO;2.
- Goñi D, García MB, Guzmán D. 2006. Métodos para el censo y seguimiento de plantas rupícolas amenazadas. *Pirineos* 161:33–58. doi: 10.3989/pirineos.2006.v161.2.
- Hofstede R, Wolf J, Benzing D. 1993. Epiphytic biomass and nutrient status of a Colombian upper montane rain forest. *Selbyana* 14:37–45.
- Irl SDH, Harter DEV, Steinbauer MJ, Puyol DG, Fernández-Palacios JM, Jentsch A, Beierkuhnlein C. 2015. Climate vs. Topography – spatial patterns of plant species diversity and endemism on a high-elevation island. *J. Ecol.* 103:1621–1633. doi: 10.1111/1365-2745.12463.
- Isaza C, Betancur J. 2009. Relación entre la biomasa y algunas características morfológicas de las bromelias fitotelmatas de un bosque alto andino colombiano. *Caldasia* 31(1):1–7.
- Isaza C, Betancur J, Estévez -Varón JV. 2004. Vertical distribution of bromeliads in a montane forest in the Eastern Cordillera of the Colombian Andes. *Selbyana* 25(1):126–137.
- López-Gallego C. 2015. Monitoreo de poblaciones de plantas para conservación: recomendaciones para implementar planes de monitoreo para especies de plantas de interés de conservación. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Mandujano MC, Montaña C, Franco M, Golubov J, Flores-Martínez A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* 82(2):1–18. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[0344:IODAVI]2.0.CO;2.
- Nadkarni NM. 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest. *Biotropica* 16(4):249–256. doi: 10.2307/2387932.
- Paggi GM, Sampaio JAT, Bruxel M, Zanella CM, Goetze M, Büttow MV, Palma-Silva C, Bered F. 2010. Seed dispersal and population structure in *Vriesea gigantea*, a bromeliad from the Brazilian Atlantic Rainforest. *Bot. J. Linn. Soc.* 164:317–325. doi: 10.1111/j.1095-8339.2010.01088.x.
- Pinto R, Barriab I, Marquet PA. 2006. Geographical distribution of *Tillandsia lomas* in the Atacama Desert, northern Chile. *J. Arid Environ.* 65(4):543–552. doi: 10.1016/j.jaridenv.2005.08.015.
- Pizano C, Cabrera M, García H. 2014. Bosque seco tropical en Colombia; generalidades y contexto. En: Pizano C, García H, editores. *El Bosque Seco Tropical en Colombia*. Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). p. 36–47.
- Pohlert T. c2014. The Pairwise Multiple Comparison of Mean Ranks Package (PMCMR). R package. [Revisada en: 10 May 2017]. <http://CRAN.R-project.org/package=PMCMR>
- R Development Core Team. c2011. R: A language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Web site [Revisada en: 10 May 2017]. <https://www.r-project.org/>
- R Studio Team. c2015. RStudio: Integrated Development for R. RStudio. Boston: (Computer Software v0.98.1074). Web site [Revisada en: 10 May 2017]. <http://www.rstudio.com/>
- Rockwood LL. 2006. *Introduction to Population Ecology*. Malden: Blackwell Publishing Company.
- Rundel PW, Dillon MO. 1998. Ecological patterns in the Bromeliaceae of the lomas formations of Coastal Chile and Peru. *Pl. Syst. Evol.* 212:261–278.
- Silvertown J. 1987. *Introduction to Plant Population Ecology*. Segunda edición. New York: England Longman Scientific and Technical.
- [UICN] Unión Internacional para la Conservación de la Vida Silvestre. Subcomité de Estándares y Peticiones de la UICN. c2017. Directrices de uso de las categorías y criterios de la Lista Roja de la UICN. Versión 13. Traducción. [Revisada: 8 dic 2018] http://cmsdocs.s3.amazonaws.com/keydocuments/RedListGuidelines_SP.pdf
- Zar JH. 1999. *Biostatistical Analysis*. Cuarta edición. New York: Prentice Hall.