

**DINÁMICA DE LA GERMINACIÓN, LATENCIA DE SEMILLAS Y  
RECLUTAMIENTO DE PLÁNTULAS EN *PUYA CRYPTANTHA* Y *P. TRIANAE*,  
DOS ROSETAS GIGANTES DE LOS PÁRAMOS COLOMBIANOS**

GERMINATION DYNAMICS, SEED DORMANCY AND SEEDLING RECRUITMENT  
IN *PUYA CRYPTANTHA* AND *P. TRIANAE*, TWO GIANT ROSETTES OF THE  
COLOMBIAN PÁRAMOS

*Francisco Mora*<sup>1</sup>, *Hooz Angela Chaparro*<sup>2</sup>, *Orlando Vargas*<sup>2</sup> y *María Argenis Bonilla*<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Postgrado en Ciencias Ambientales, Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México. Morelia, Michoacán, México. C.P. 58195*

*E-mail: fmora@oikos.unam.mx*

<sup>2</sup>*Grupo de Investigación Biología de Organismos Tropicales de Alta Montaña, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.*

**RESUMEN**

Estudiamos la dinámica de la germinación, la latencia de semillas enterradas y el reclutamiento a partir de semillas diseminadas en condiciones naturales, en dos poblaciones de *Puya cryptantha* y *P. trianae*. La germinación de las semillas se presentó a partir de abril, su proporción fue baja ( $0,031 \pm 0,003$ ) y no se encontró una variación significativa durante el resto del año. La mayoría de las semillas no germinaron ( $0,900 \pm 0,004$ ), pero permanecieron viables al cabo de un año; la proporción de semillas que germinó en condiciones de laboratorio luego de permanecer enterradas durante un año ( $0,443 \pm 0,063$ ) fue significativamente inferior a la proporción de semillas viables para el mismo período. La proporción de plántulas reclutadas en condiciones naturales fue baja ( $0,047 \pm 0,006$ ). Nuestros resultados sugieren que la germinación está asociada a la llegada de la época de lluvias y que otros factores abióticos (posiblemente la luz) reducen la probabilidad de germinación. Finalmente, demostramos que al cabo de un año, parte de las semillas se encuentra en un estado de latencia impuesta y que ambas especies tienen la capacidad de formar bancos de semillas persistentes. Se propone que los mismos factores causantes de la latencia impuesta pueden estar limitando el reclutamiento en condiciones naturales.

**Palabras clave:** banco de semillas, páramo húmedo, alta montaña tropical, Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia

**ABSTRACT**

We studied germination dynamics and seed dormancy for experimentally buried seeds, and also seedling recruitment from disseminated seeds in the field for two populations of *Puya cryptantha* and *P. trianae*. Seed germination began in april and their proportions were low ( $0.031 \pm 0.003$ ) but vary little during the rest of the year. Most of the seeds did not germinate ( $0.900 \pm 0.004$ ) and were viable at the end of the year. The proportion of germinated seeds under laboratory conditions after buried one year ( $0.443 \pm 0.063$ ) was significantly less than the proportion of viable seeds for the same period of time. Seedling recruitment success in the field was low ( $0.047 \pm 0.006$ ). Our results suggest that germination is associated with the beginning of the rainy season and that other factors (probably light) cause an enforced dormancy in buried seeds. We demonstrate that at the end of the study a fraction of the seeds was in a state of induced dormancy and that both species have the capacity to form persistent seed banks. We propose that the same factors causing enforced dormancy in buried seeds can be acting as limiting factors for seedling establishment under natural conditions.

**Key words:** seed bank, humid paramo, high tropical mountain, Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia

## Introducción

Las condiciones ambientales drásticas dominantes en las zonas altas de las montañas tropicales constituyen presiones selectivas que han modelado diversos aspectos de las historias de vida de las plantas, tales como sus adaptaciones para sobrevivir y sus estrategias de regeneración (Luteyn 1999). Körner (1999) plantea que la principal estrategia regenerativa de las plantas dominantes en la vegetación de páramo es la reproducción clonal, aunque pocos estudios la han evaluado (Chaparro y Mora 2003, Bonilla *et al.* 2005, Mora *et al.* 2005). Se conoce mucho más sobre los aspectos relacionados con las estrategias de regeneración sexual (Rundel *et al.* 1994, Luteyn 1999, Bonilla 2005).

Körner (1999) propuso que la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas son probablemente los procesos en los cuales se da la mayor pérdida de individuos genéticos de plantas de alta montaña. A pesar de ello, el conocimiento sobre la germinación de semillas en especies de rosetas gigantes de páramo es escaso (Baskin y Baskin 2001). Algunos estudios demuestran que factores abióticos tales como la luz y la temperatura determinan el porcentaje de germinación en condiciones de laboratorio (Guariguata y Azócar 1988, Ochoa 1994, Vadillo *et al.* 2004). Sin embargo, pocas investigaciones han estudiado el comportamiento de las semillas una vez éstas son enterradas en el suelo en condiciones naturales, aspecto importante en el análisis de la dinámica poblacional de estas especies. Al respecto, Guariguata y Azócar (1988) encontraron que la mitad de las semillas de *Espeletia timotensis* permanece viable luego de un año de ser enterradas, lo que sugiere la presencia de algún tipo de latencia en las semillas.

Respecto al reclutamiento de plántulas, varios autores proponen que éste constituye el factor limitante en la dinámica de las poblaciones de rosetas gigantes (Smith 1981, Smith y Young 1982, Augspurger 1985, Miller 1987, Estrada y Monasterio 1988, Fagua 2002, Chaparro y Mora 2003), debido a las altas tasas de mortalidad que se presentan como resultado del 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 (Smith 1981, Augspurger 1985, Estrada y Monasterio 1988,

Guariguata y Azócar 1988, Körner 1999, Fagua 2002). El establecimiento de las plántulas se presenta preferentemente bajo el abrigo de otras plantas o de rocas, las cuales forman micrositios protegidos y húmedos (Smith 1981, Smith y Young 1982, Augspurger 1985, Miller y Silander Jr. 1991, Körner 1999).

Debido a la relevancia asignada a los procesos de germinación de semillas y establecimiento de plántulas para la dinámica poblacional de especies de rosetas gigantes en los páramos, nos planteamos las siguientes preguntas: ¿Cuál es la probabilidad de reclutamiento de plántulas a partir de semillas dispersadas en condiciones naturales? y ¿qué acontece con las semillas que no germinan y que van siendo cubiertas por la hojarasca y enterradas en el suelo?. El objetivo de este estudio fue entonces evaluar la dinámica de la germinación de semillas enterradas y el reclutamiento de plántulas en dos poblaciones de *Puya cryptantha* y *P. trianae*, como parte del análisis de su dinámica poblacional.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Especies

*Puya cryptantha* y *P. trianae* son rosetas monocárpicas acaules, que luego de varios años de crecimiento vegetativo desarrollan una inflorescencia a partir de su meristemo apical. En la zona de estudio, las rosetas de *P. cryptantha* miden entre 24 y 70 cm de diámetro y sus inflorescencias entre 30-150 cm de longitud. En *P. trianae* las rosetas miden 23-62 cm y las inflorescencias 26-90 cm. Las flores se ubican en la parte distal de la inflorescencia y se diferencian, entre otras características, por la coloración de su corola, siendo azul-violeta en *P. cryptantha* y amarilla en *P. trianae*. Ambas especies producen semillas aladas, que son dispersadas por el viento, y presentan reproducción clonal, mediante la formación de nuevas rosetas a partir de los meristemas ubicados en las axilas de las hojas basales de la roseta parental.

### Sitio de estudio

El estudio se realizó en el sector de Piedras Gordas, Páramo de Palacio (Parque Nacional Natural Chingaza), el cual es un páramo húmedo, con una precipitación media anual de 1889 mm distribuida en un régimen anual unimodal con un período de lluvias de marzo a noviembre y un período de sequía entre diciembre y febrero. La temperatura media

oscila entre 7 y 10° C (Fagua 2002), presentándose los valores más bajos durante la época más lluviosa del año (Páez 2002). Para cada especie se seleccionaron dos poblaciones, ubicadas en zonas de ladera a 3200 m de altitud, con suelos bien drenados, expuestos al efecto directo del viento y con una vegetación dominada por *Calamagrostis effusa* y *Puya* spp.

### **Dinámica de la germinación**

Con el fin de evaluar la dinámica de la germinación de una cohorte de semillas en *P. cryptantha* y *P. trianae*, realizamos un experimento en el cual se enterraron semillas y determinamos su germinación y viabilidad durante un año. Para cada una de las poblaciones de las dos especies, en diciembre de 2001 se depositaron semillas en 63 bolsas de fibra de vidrio (60 semillas/bolsa), con suelo tamizado proveniente de la zona de estudio. Las semillas fueron seleccionadas de un conjunto de semillas colectadas en este mismo mes, provenientes de diez plantas cuyos frutos se encontraban maduros al momento de la colecta (para cada especie). En cada población delimitamos una parcela de 2x2 m, dentro de la cual se removió la capa vegetal, se colocaron las bolsas sobre el suelo descubierto y posteriormente se cubrieron con la capa vegetal removida.

Mensualmente, entre enero y diciembre (excepto mayo) de 2002, se extrajeron cinco bolsas en cada población y se contó el número de semillas germinadas, viables e inviábiles. Para determinar la viabilidad de las semillas no germinadas, éstas se cortaron transversalmente sin afectar el embrión y las mitades con el embrión se incubaron en una solución de Cloruro de Tetrazolium al 1% durante 48 horas, luego de lo cual aquellos embriones que se tiñeron fueron considerados viables. La viabilidad inicial (diciembre de 2001), se determinó a partir de cinco grupos de 60 semillas cada uno, las cuales no fueron enterradas. Para determinar que proporción de las semillas enterradas durante un año tenían la capacidad de germinar en condiciones de laboratorio, las semillas de las ocho bolsas restantes en cada población se colocaron en cajas de Petri con papel absorbente saturado de agua y bajo un régimen de luz natural.

### **Reclutamiento en condiciones naturales**

Con el fin de evaluar el reclutamiento en condiciones naturales, se simuló el proceso de dispersión de semillas y se determinó el número de

plántulas presentes al cabo de un año. Para ello, en febrero de 2002 se delimitaron en cada población siete parcelas de 80x80 cm divididas en 4 subparcelas de 40x40 cm; en dos de las cuatro subparcelas se diseminaron 400 semillas (200 semillas en cada subparcela), mientras que las dos restantes se utilizaron como control. Las semillas diseminadas provenían del mismo conjunto usado para el experimento de dinámica de una cohorte de semillas. Las parcelas se ubicaron de manera arbitraria al interior o en la periferia de cada población, en sitios con vegetación similar. Al cabo de un año (febrero de 2003) se contaron las plántulas presentes en cada una de las parcelas.

### **Análisis de datos**

#### **Dinámica de la germinación**

Para determinar el efecto del tiempo transcurrido desde el enterramiento de las semillas y de la población sobre la proporción de semillas germinadas, viables e inviábiles, se utilizaron modelos lineales generalizados y procedimientos de análisis de devianza (Crawley 1993). Se realizaron análisis independientes para cada una de las variables respuesta, utilizando una distribución de tipo binomial y una función de ligamiento *logit*. El mismo tipo de análisis se empleó para determinar la existencia de diferencias entre poblaciones en la proporción de semillas que germinan en condiciones de laboratorio luego de permanecer enterradas durante un año.

Se comparó la proporción de semillas germinadas en laboratorio luego de permanecer enterradas durante un año con la proporción de semillas viables en diciembre de 2002, utilizando pruebas *t* para dos muestras en cada una de las poblaciones. Los datos de proporción fueron transformados con el arcoseno de su raíz cuadrada.

#### **Reclutamiento en condiciones naturales**

La probabilidad de reclutamiento anual en condiciones naturales ( $R$ ) se estimó usando la siguiente fórmula:  $R = (P_D - P_{SD})/400$ , donde  $P_D$  es el número de plántulas en subparcelas con diseminación de semillas y  $P_{SD}$  es el número de plántulas en subparcelas sin dispersión. Se realizó un análisis de devianza para establecer si existen diferencias en la probabilidad de reclutamiento entre poblaciones, utilizando una distribución de tipo binomial y una función de ligamiento *logit*.

Todos los análisis estadísticos fueron realizados usando el paquete estadístico GLIM 3.77 (Royal Statistical Society 1985), con excepción de las

pruebas *t*, que fueron realizadas utilizando SYSTAT 11 (SYSTAT 2004).

**RESULTADOS**

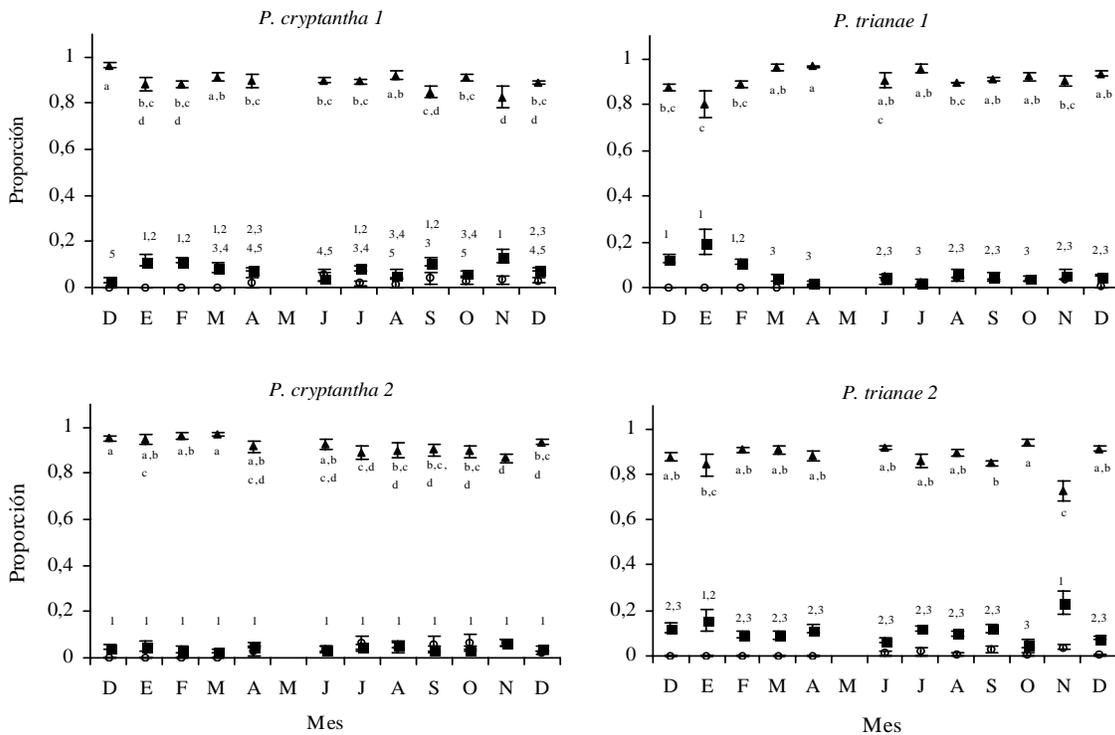
**Dinámica de la germinación**

La viabilidad de las semillas fue alta a lo largo del año. La proporción media mensual de semillas viables (PSV) fue de  $(0,900 \pm 0,004)$ , siendo superior a 0,85 en la mayoría de meses para las cuatro poblaciones (Figura 1). Sin embargo, la PSV varió significativamente a través del año de estudio y dependió fuertemente de la población estudiada (Tabla 1). En tres de las cuatro poblaciones la PSV se mantuvo estable, por lo menos parte del año (Figura 1). Para la población 2 de *P. cryptantha*, la viabilidad no cambia significativamente a partir del mes de abril, para la población 1 de *P. trianae*

no cambia a partir del mes de junio y para la población 2 de *P. trianae* es constante a lo largo del año, excepto para los meses de octubre y noviembre, con valores significativamente superior e inferior, respectivamente. Por el contrario, la viabilidad fue altamente variable a lo largo del año para la población 1 de *P. cryptantha*.

La PSV varió entre poblaciones (Tabla 1), presentándose diferencias significativas entre la población 2 de *P. cryptantha*  $(0,922 \pm 0,007)$  y las poblaciones 1 de la misma especie  $(0,894 \pm 0,007)$  y 2 de *P. trianae*  $(0,875 \pm 0,010)$ , así como entre las poblaciones 1  $(0,910 \pm 0,008)$  y 2 de *P. trianae*.

La proporción de semillas inviables (PSI) se mantuvo baja a lo largo del año  $(0,079 \pm 0,004)$  durante los 12 meses, siendo en la mayoría de éstos inferior a 0,15 para las cuatro poblaciones (Figura 1). Al igual que la viabilidad de las semillas, la PSI



**Figura 1.** Proporción de semillas germinadas (o), viables (▲) e inviables (■) para cada una de las poblaciones de *P. cryptantha* y *P. trianae* entre diciembre de 2001 y diciembre de 2002 (no se tomó muestra en mayo). La proporción de semillas viables e inviables para diciembre de 2001 en cada población se determinó a partir de un conjunto de 300 semillas que no fueron enterradas. Cada valor representa la proporción promedio ( $\pm$  EE). Los números y las letras representan comparaciones de la proporción de semillas inviables y viables (respectivamente) entre meses dentro de cada población. Meses con el mismo número o letra no presentaron diferencias estadísticamente significativas. Las comparaciones entre meses para la proporción de semillas germinadas no arrojó resultados significativos cuando la prueba se realizó de manera independiente para cada población, pero sí cuando se realizó un análisis general (ver Tabla 1 y Figura 2).

**Tabla 1.** Análisis de devianza realizado para determinar el efecto del tiempo transcurrido y de la población estudiada sobre la proporción de semillas viables (a), inviables (b) y germinadas (c) luego de ser enterradas en diciembre de 2003. Los valores de devianza explicada por cada factor se aproximan a valores de  $\chi^2$  con los grados de libertad (g.l.) indicados. El modelo global explica el 48,9%, 57,0% y 48,1% de la devianza total para la viabilidad, inviabilidad y germinación, respectivamente.

<b>a) Proporción de semillas viables</b>				
Factor	Devianza	g.l.	<i>p</i>	<i>r</i> <sup>2</sup>
Tiempo	73,7	11	<0,001	0,188
Población	31,3	3	<0,001	0,080
Tiempo*Población	85,9	33	<0,001	0,220
Error	199,7	192		
Total	390,6	239		

<b>b) Proporción de semillas inviables</b>				
Factor	Devianza	g.l.	<i>p</i>	<i>r</i> <sup>2</sup>
Tiempo	90,8	11	<0,001	0,188
Población	98,1	3	<0,001	0,203
Tiempo*Población	86,8	33	<0,001	0,179
Error	208,1	192		
Total	483,7	239		

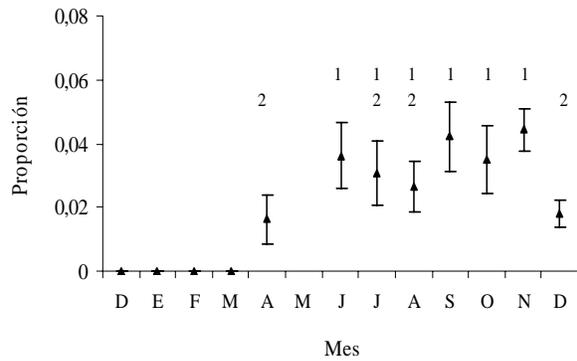
<b>c) Proporción de semillas germinadas</b>				
Factor	Devianza	g.l.	<i>p</i>	<i>r</i> <sup>2</sup>
Tiempo	146,9	11	<0,001	0,373
Población	24,1	3	<0,001	0,061
Tiempo*Población	18,5	33	0,980	0,047
Error	204,7	192		
Total	394,2	239		

varió significativamente a lo largo del año y dicha variación dependió de la población estudiada (Tabla 1). La PSI tiende a mantenerse constante a través del tiempo en tres de las cuatro poblaciones estudiadas. Para la población 2 de *P. cryptantha* la PSI no varía de manera significativa a través del año, para la población 1 de *P. trianae* se mantiene estable a partir del mes de marzo y para la población 2 de *P. trianae* es constante a lo largo del año, excepto para los meses de octubre y noviembre, con valores significativamente inferior y superior, respectivamente. La población 1 de *P. cryptantha* presenta una alta variación en la PSI a lo largo del año. La proporción de semillas inviables varió entre

poblaciones (Tabla 1), presentándose diferencias significativas entre todas las poblaciones con excepción de la población 1 de *P. cryptantha* y la población 1 de *P. trianae*.

La germinación de las semillas fue nula hasta el mes de marzo, siendo a partir de abril cuando se registran las primeras semillas germinadas en tres de las cuatro poblaciones. La proporción de semillas germinadas (PSG) a partir de abril fue relativamente baja ( $0,031 \pm 0,003$ ) para las cuatro poblaciones. En general, la PSG varió significativamente a lo largo del año, aunque en este caso el comportamiento no dependió de la población (Tabla 1). Existe una ligera tendencia al incremento en la

## GERMINACIÓN, LATENCIA Y RECLUTAMIENTO EN *PUYA*



**Figura 2.** Proporción total de semillas germinadas entre diciembre de 2001 y diciembre de 2002 (no se tomó muestra en mayo). Cada valor representa la proporción promedio ( $\pm$  EE). Los números sobre las barras representan comparaciones entre meses; meses con el mismo número no presentaron diferencias estadísticamente significativas.

proporción de semillas germinadas con el paso del tiempo (Figura 2). Cuando se revisaron las diferencias a través del tiempo para cada una de las poblaciones, en ninguna se encontró variación significativa a través del tiempo en la proporción de semillas germinadas (Figura 1), a pesar de los resultados anteriormente descritos. Al parecer, la inclusión de los datos de las cuatro poblaciones genera efectos aditivos que al realizar el análisis estadístico permiten encontrar diferencias significativas a nivel general.

Aproximadamente la mitad de las semillas que permanecieron enterradas durante un año germinaron

en condiciones de laboratorio ( $0,443 \pm 0,063$  teniendo en cuenta las cuatro poblaciones). No se encontraron diferencias significativas entre las poblaciones ( $\chi^2 = 5,74$ , g.l. = 3,  $P = 0,124$ ) posiblemente por la alta variabilidad entre las poblaciones y al interior de cada población (Figura 3). Para tres de las cuatro poblaciones, la proporción de semillas que permanecieron enterradas y que luego germinaron en condiciones de laboratorio fue significativamente menor que la proporción media de semillas viables al cabo de un año (Tabla 3, Figura 3).

### Reclutamiento en condiciones naturales

El número de plántulas reclutadas luego de un año fue notablemente superior para las subparcelas en las que se diseminaron semillas con respecto a las subparcelas control (Tabla 2). La probabilidad de reclutamiento de las plántulas fue baja ( $0,047 \pm 0,006$  para las cuatro poblaciones), aunque varió ampliamente entre y dentro de las poblaciones (Figura 4). La población tuvo un efecto estadísticamente significativo sobre la probabilidad de reclutamiento ( $c^2 = 8,374$ ,  $P = 0,039$ ); la población 2 de *P. cryptantha* presentó una probabilidad de reclutamiento inferior al resto de poblaciones (Figura 4). No se observaron plántulas muertas en ninguna de las parcelas.

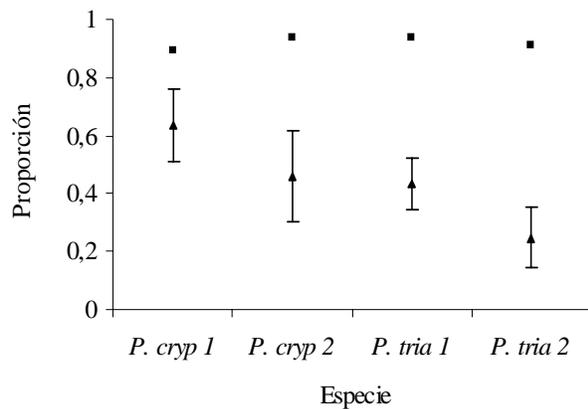
## DISCUSIÓN

### Dinámica de la germinación y latencia

Nuestros resultados sugieren que la germinación de semillas en condiciones naturales se encuentra asociada a la llegada de las lluvias.

**Tabla 2.** Número de plántulas encontradas en subparcelas de 40 x 40 cm con y sin diseminación de semillas. En las subparcelas con diseminación fueron adicionadas 200 semillas en febrero de 2002. El número de plántulas fue contado en febrero de 2002. Se indica el valor promedio ( $\pm$  EE).

Población	Diseminación	Control
<i>P. cryptantha</i> 1	12,79 $\pm$ 2,29	0,64 $\pm$ 0,37
<i>P. cryptantha</i> 2	6,21 $\pm$ 1,13	0,71 $\pm$ 0,50
<i>P. trianae</i> 1	12,36 $\pm$ 2,41	0,07 $\pm$ 0,07
<i>P. trianae</i> 2	7,29 $\pm$ 1,34	0,00 $\pm$ 0,00



**Figura 3.** Germinación en condiciones de laboratorio de las semillas de *P. cryptantha* y *P. trianae* que permanecieron enterradas en el suelo durante un año. Cada valor representa la proporción promedio ( $\pm$  EE). Se coloca como referencia la proporción de semillas viables para diciembre de 2002.

La germinación de las semillas se presentó a partir del mes de abril y no presentó incrementos significativos a partir del mes de junio (mayo no se evaluó), y la precipitación se incrementa a partir de marzo (Fagua 2002). Otras especies de rosetas gigantes de alta montaña tropical presentan el mismo patrón de comportamiento en la germinación respecto a la precipitación (Guariguata y Azócar 1988, Smith y Young 1994, Young 1994), aunque para *Espeletia spicata* la germinación ocurre de manera casi continua a lo largo del año (Estrada y

Monasterio 1988).

La germinación de las semillas durante el inicio de las precipitaciones puede implicar no sólo una necesidad fisiológica de este tipo de semillas pequeñas y ortodoxas, las cuales requieren hidratarse para germinar (Young 1994, F. Mora, datos no publicados para *Puya* sp.), sino también una estrategia que permite aumentar la probabilidad de establecimiento de las plántulas, al disponer éstas de un mayor número de días favorables para su crecimiento antes de la llegada de un período de sequía. Algunos estudios demuestran que la tasa de mortalidad de plántulas de *Espeletia* se incrementa durante la época seca (Smith 1981, Fagua 2002), período en el cual aumenta la incidencia de eventos, tales como, temperaturas de congelamiento en la noche, reducción en la disponibilidad de agua o sobrecalentamiento de la superficie del suelo durante el día, causando déficit hídrico y marchitamiento en las plántulas (Estrada y Monasterio 1988, Fagua 2002).

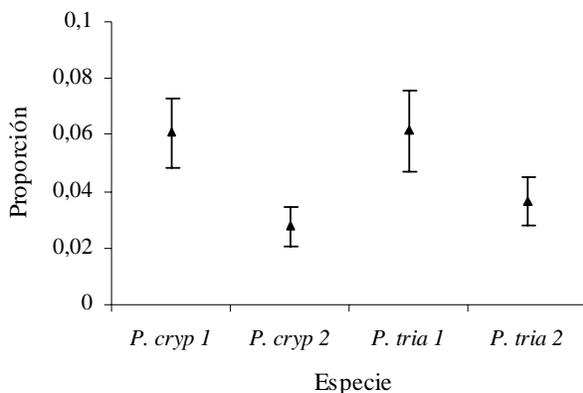
Sin embargo, la disponibilidad de agua no parece ser el único factor requerido para la germinación en condiciones naturales. La proporción de semillas germinadas para *P. cryptantha* y *P. trianae* luego de ser enterradas puede considerarse muy baja si se contrasta con la germinación de semillas maduras no enterradas, las cuales presentan proporciones de germinación superiores a 0,90 cuando son hidratadas y mantenidas bajo luz natural (F. Mora, datos no publicados), el mismo comportamiento se observa para otras especies (Guariguata y Azócar 1988, Nault y Gagnon 1993, Young 1994, Körner 1999).

**Tabla 3.** Pruebas *t* para comparar la proporción de semillas germinadas en condiciones de laboratorio luego de un año de permanecer enterradas y la proporción de semillas viables en diciembre de 2002.

Población	Valor de <i>t</i>	g.l.	<i>P</i>
<i>P. cryptantha 1</i>	1,673	11	0,122
<i>P. cryptantha 2</i>	2,782	9	0,021
<i>P. trianae 1</i>	4,787	11	0,001
<i>P. trianae 2</i>	4,696	11	0,001

Si bien, durante la temporada de lluvias el suelo del lugar y su capa de hojarasca permanecen saturados de agua, y por tanto suministran las condiciones de humedad necesarias para la germinación, deben ser otros los factores que impiden la germinación de las semillas enterradas, las cuales permanecen entonces en un estado de latencia impuesta, como lo propuesto por Begon *et al.* (1996) y Baskin y Baskin (2001) para otras especies. Este tipo de latencia se presenta en *Espeletia timotensis* localizada en un páramo seco, aunque en este caso el factor limitante es la baja temperatura (Guariguata y Azócar 1988).

Otros factores, tales como la luz, pueden haber causado los bajos niveles de germinación de las semillas enterradas. La hojarasca y el suelo presentes sobre una semilla pueden reducir o inhibir la germinación de semillas fotoblásticas al disminuir la cantidad o calidad de la luz que incide sobre ésta (Estrada y Monasterio 1988, Garwood 1989, Vázquez-Yanes *et al.* 1992, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1992, Smith y Young 1994, Pearson *et al.* 2002). Para algunas especies de *Puya* y *Espeletia* se encontró que los porcentajes de germinación son mayores en presencia de luz que en oscuridad (Smith 1974, Guariguata y Azócar 1988, Ochoa 1994), y en el caso particular de *P. raimondii* se demostró que las semillas requieren



**Figura 4.** Probabilidad de reclutamiento en condiciones naturales de las plántulas de *P. cryptantha* y *P. trianae*. Cada valor representa el promedio de la proporción de plántulas reclutadas a partir de una cohorte de semillas ( $\pm$  EE). Ver explicación sobre el cálculo en el texto. Los números sobre las barras representan comparaciones entre meses; meses con el mismo número no presentaron diferencias estadísticamente significativas.

de luz para germinar (Vadillo *et al.* 2004). Es posible entonces que el estado de latencia en el que permanecieron las semillas de *P. cryptantha* y *P. trianae* haya sido impuesto al enterrarlas, debido a una baja cantidad y/o calidad de la luz incidente. Adicionalmente, parte de dichas semillas se encontraban en un estado de latencia impuesta al cabo de un año, puesto que la proporción de semillas germinadas en laboratorio luego de haber estado enterradas fue significativamente inferior a la proporción de semillas viables en tres de las cuatro poblaciones estudiadas. Este es el primer reporte de este tipo de latencia en semillas de plantas de páramo.

Los resultados de nuestro trabajo demuestran que *P. cryptantha* y *P. trianae* pueden formar bancos de semillas, puesto que la mayoría de las semillas enterradas que no germinaron permanecieron viables al cabo de un año. El género *Puya* hace parte del banco de semillas de zonas que presentan bajo disturbio antrópico cercanas al sitio de estudio, aunque su densidad presenta una alta heterogeneidad espacial (Cárdenas *et al.* 2002). De acuerdo con la clasificación de los bancos de semillas para las zonas tropicales propuesta por Garwood (1989), las dos especies tienen un banco persistente, en la medida en que sus semillas poseen 1) larga vida, siendo para las especies estudiadas superior a un año dado el comportamiento de la viabilidad, 2) latencia inducida, dado en este caso posiblemente por la intensidad y/o tipo de la luz incidente sobre las semillas mientras permanecen enterradas, como lo indica el hecho de que parte de las semillas viables al cabo de un año germinó en condiciones de laboratorio y 3) dispersión en un período de tiempo corto, que para el caso de las especies estudiadas es aproximadamente de tres meses.

#### **Banco de semillas, reclutamiento y dinámica poblacional**

Si bien, el análisis del efecto de la presencia de un banco de semillas en la dinámica de poblaciones de *P. cryptantha* y *P. trianae* no era parte de los objetivos del presente estudio, nuestros resultados permiten hacer algunas conjeturas al respecto. Las bajas tasas de germinación y reclutamiento registradas en el presente estudio pueden ser los principales limitantes para el crecimiento poblacional de especies de *Puya*, como lo propuesto para *P. cryptantha* (Chaparro y Mora 2003) y pueden ser el resultado de la escasez de sitios que presenten las condiciones de luz necesarias para

la germinación. Algunas observaciones realizadas sugieren que la mayoría de plántulas de *P. cryptantha* y *P. trianae* se establecen en microclaros constituidos por vegetación muerta rasante (Chaparro y Mora 2003, F. Mora y H. A. Chaparro datos no publicados), en los cuales las semillas pueden recibir una mayor cantidad o mejor calidad de luz respecto a aquellas que son dispersadas dentro de la matriz de *Calamagrostis effusa*, favoreciendo el establecimiento de plántulas en estos lugares. El establecimiento de plántulas de *P. dasylirioides* se da principalmente en micrositios relativamente abiertos (Augspurger 1985). Puesto que la matriz de *C. effusa* es relativamente densa y homogénea, se puede esperar que el reclutamiento este limitado por la disponibilidad de estos microclaros. Esta hipótesis requiere sin embargo una validación formal.

Por otra parte, el hecho de que las semillas no germinadas formen un banco de semillas puede constituir una estrategia que permite: 1) contrarrestar el efecto negativo que sobre el crecimiento poblacional pueden generar las altas tasas de depredación de inflorescencias de *P. trianae* (ver Chaparro 2002) y semillas de *P. cryptantha* (ver Chaparro y Mora 2003), 2) reducir la variación temporal existente en el reclutamiento de plántulas debido a la fluctuación interanual en la producción de semillas (Estrada y Monasterio 1988), o 3) simplemente esperar a que se presenten las condiciones ambientales necesarias para la germinación y el establecimiento (Andersen 1989, Begon *et al.* 1996). Sin embargo, la efectividad del banco en el proceso de regeneración de la población puede ser inferior a la de las semillas recién dispersadas, puesto que a medida que transcurre el tiempo las semillas son enterradas, lo que reduce su probabilidad de germinación (Estrada y Monasterio 1988, Garwood 1989, Smith y Young 1994).

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la UAESPNN por el permiso otorgado para realizar este trabajo en el Parque Nacional Natural Chingaza, así como a su director, Carlos Lora, por todas las facilidades brindadas. Agradecemos a Miguel Martínez-Ramos por la colaboración con el análisis de datos, a Alma Orozco-Segovia y a dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios, que ayudaron a

mejorar notablemente la calidad del escrito. Este trabajo fue realizado con el apoyo económico de la Universidad Nacional de Colombia, a través de la División de Investigación sede Bogotá (DIB) y de la Dirección Nacional de Investigación (DINAIN).

## LITERATURA CITADA

- ANDERSEN, A. N. 1989. How important is seed predation to recruitment in stable population of long-lived perennials?. *Oecologia* 81: 310-135.
- AUGSPURGER, C. K. 1985. Demography and life history variation of *Puya dasylirioides*, a long-lived rosette in tropical subalpine bogs. *Oikos* 45: 341-352.
- BASKIN, C. C. y J. M. BASKIN. 2001. *Seeds*. Academic Press. San Diego.
- BEGON, M., J. L. HARPER y C. R. TOWNSEND. 1996. *Ecology. Individuals, populations and communities*. Third edition. Blackwell Science, Oxford.
- BONILLA, M. A. 2005. Estrategias adaptativas de plantas de páramo y bosque altoandino en la cordillera Oriental de Colombia. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- BONILLA, M. A., H. A. CHAPARRO, E. MARTÍNEZ y M. A. CUERVO. 2005. Rasgos de la historia de vida de las orquídeas clonales *Epidendrum chioneum* y *Elleanthus ensatus* del páramo El Granizo. Pp. 307-322, in M. A. Bonilla (ed.): Estrategias adaptativas de plantas de páramo y bosque altoandino en la cordillera Oriental de Colombia. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- CÁRDENAS, C. DE LOS A., C. POSADA y O. VARGAS. 2002. Banco de semillas germinable de una comunidad vegetal de páramo húmedo sometida a quema y pastoreo (Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia). *Ecotropicos* 15: 51-60.
- CHAPARRO, H. A. 2002. Efecto de la predación de inflorescencias de *Puya trianae* por moscas (*Phoridae*) sobre la producción de frutos en el Parque Nacional Natural Chingaza (Cundinamarca, Colombia). Pp. 237, in J. O. Rangel, J. Aguirre y M. G. Andrade (eds.): Libro de resúmenes Octavo Congreso Latinoamericano y Segundo Colombiano de Botánica. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Unibiblos. Bogotá. (<http://www.botanica-alb.org/Publicaciones/Otros/7EcoCons.pdf>)
- CHAPARRO, H. A. y F. MORA. 2003. Aporte de la reproducción sexual y asexual en la dinámica de una población de rosetas de *Puya cryptantha* Cuatrec. en el P.N.N. Chingaza. Trabajo de Grado, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- CRAWLEY, M. J. 1993. *GLIM for ecologists*. Blackwell Scientific Publication, Oxford.
- ESTRADA, C. y M. MONASTERIO. 1988. Ecología poblacional de una roseta gigante, *Espeletia spicata* (Compositae), del páramo desértico. *Ecotropicos* 1:

## GERMINACIÓN, LATENCIA Y RECLUTAMIENTO EN *PUYA*

- 25-39.
- FAGUA, 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.
- GARWOOD, N. C. 1989. Tropical soil seed banks: a review. Pp. 180-209, in M. Allestio, V. T. Parker y R. L. Simpson (eds.): Ecology of soil seed banks. Academic Press. San Diego.
- GUARIGUATA, M. R. y A. AZÓCAR. 1988. Seed bank dynamics and germination ecology in *Espeletia timotensis* (Compositae), an Andean giant rosette. *Biotropica* 20: 54-59.
- KÖRNER, C. 1999. Alpine plant life. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- LUTEYN, J. L. 1999. Páramos. A checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, Vol 84. New York.
- MILLER, G. A. 1987. The population biology and physiological ecology of species of *Puya* (Bromeliaceae) in the Ecuadorian Andes. PhD. Tesis. Connecticut University, Storrs.
- MILLER, G. A. y J. A. SILANDER JR. 1991. Control of the distribution of giant rosette species of *Puya* (Bromeliaceae) in the Ecuadorian páramos. *Biotropica* 23: 124-133.
- MORA, F., H. A. CHAPARRRO, M. A. BONILLA y O. VARGAS. 2005. Rasgos de la historia de vida de *Puya cryptantha*, una bromelia monocárpica perenne. Pp. 289-306, in M. A. Bonilla (ed.): Estrategias adaptativas de plantas de páramo y bosque altoandino en la cordillera Oriental de Colombia. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- NAULT, A. y D. GAGNON. 1993. Rosette demography of *Allium tricoccum*, a spring ephemeral, perennial forest herb. *Journal of Ecology* 81: 101-119.
- OCHOA, K. 1994. Bancos de semillas y aspectos ecofisiológicos de la germinación de *Espeletia grandiflora* H.B.K. en el páramo El Granizo (Cundinamarca). Trabajo de Grado. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.
- PÁEZ, V. 2002. Comunidades vegetales de páramo en un valle quemado y pastoreado (Parque Nacional Natural Chingaza). Trabajo de grado. Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- PEARSON, T. R. H., D. F. R. P. BURSLEM, C. E. MULLINS y J. W. DALLING. 2002. Germination ecology of neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology* 83(10): 2798-2807.
- ROYAL STATISTICAL SOCIETY. 1985. GLIM. Versión 3.77. Londres.
- RUNDEL, A. P. SMITH y F. C. MEINZER. 1994. Tropical alpine environments. Cambridge University Press. Cambridge.
- SMITH, L. B. 1974. Bromeliaceae subfamily Pitcairnioideae. Introduction. Pp. 1-64, in L. B. Smith (ed.): Flora Neotrópica. Monografía No. 14. Hafner Press, Nueva York.
- SMITH, A. P. 1981. Growth and population dynamics of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Smithsonian Contributions to Botany* 48: 1-45.
- SMITH, A. P. y T. P. YOUNG. 1982. The cost of reproduction in *Senecio keniodendron*, a giant rosette species of Mt. Kenya. *Oecologia* 55: 243-247.
- SMITH, A. P. y T. P. YOUNG. 1994. Population biology of *Senecio keniodendron* (Asteraceae), an Afroalpine giant rosette plant. Pp. 273-293, in P. W. Rundel, A. P. Smith y F. C. Meinzer (eds.): Tropical alpine environments. Cambridge University Press, Cambridge.
- SYSTAT Software Inc. 2004. Systat for Windows. Version 11. Richmond, California.
- VADILLO, G., M. SUNI y A. CANO. 2004. Viabilidad y germinación de semillas de *Puya raimondii* Harás (Bromeliaceae). *Revista Peruana de Biología* 11: 71-78.
- VÁZQUEZ-YANES, C., A. OROZCO-SEGOVIA, E. RINCÓN, M. E. SÁNCHEZ-CORONADO, P. HUANTE, J. R. TOLEDO y V. L. BARRADAS. 1992. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology* 71: 1952-1958.
- VÁZQUEZ-YANES, C. y A. OROZCO-SEGOVIA. 1992. Effects of litter from a tropical rainforest on tree seed germination and establishment under controlled conditions. *Tree Physiology* 11: 391-400.
- YOUNG, T. P. 1994. Population biology of Mount Kenya lobelias. Pp. 251-272, in P. W. Rundel, A. P. Smith y F. C. Meinzer (eds.): Tropical alpine environments. Cambridge University Press, Cambridge.

---

Recibido 06 de Febrero de 2006; revisado 18 de Mayo de 2006; aceptado 06 de Agosto de 2007.