

PEREZ – ARBELAEZIA

Volumen 3 No. 9 Octubre 1991



JARDIN BOTANICO
"JOSE CELESTINO MUTIS"

JARDIN BOTANICO
"JOSE CELESTINO MUTIS"
PEREZ - ARBELAEZIA

Santafé de Bogotá, D.C. Colombia	Volumen 3, No. 9; pp. 1-102 Octubre 1991	ISSN 0120-7717
-------------------------------------	---	-------------------

Director de la Revista
Luis Eduardo Mora Osejo

Comité Editorial
Luis Eduardo Mora Osejo
César Escallón
Edgar Linares
Roberto Sánchez
Vilma Jaimes

PEREZ ARBELAEZIA

Es una publicación semestral del Jardín Botánico "José Celestino Mutis" dedicada a la memoria de su fundador, Doctor Enrique Pérez Arbeláez (1896-1972), quien consagró su vida a institucionalizar la tradición científica de Colombia y a fomentar la investigación, divulgación y defensa de nuestros recursos naturales.

Portada: *Mutisia clematis* L., emblema del Jardín Botánico "José Celestino Mutis".

La reproducción total o parcial de un artículo debe citar la fuente.

Corresponde a los autores la total responsabilidad de las ideas, tesis y conceptos emitidos en sus respectivos artículos.

No se devuelve la colaboración espontánea ni se mantiene correspondencia sobre ella.

Para suscripciones y solicitudes de números atrasados, escribir a: Sección de Canje y Suscripción, Revista PEREZ-ARBELAEZIA, Biblioteca, Jardín Botánico "José Celestino Mutis", Apartado Aéreo 59887, Santafé de Bogotá, Colombia.

Registro en el Ministerio de Gobierno, 7 de mayo de 1986, Resolución No. 001440
Tarifa Postal Reducida, Permiso No. 594 de 1986 de Adpostal.

CONTENIDO

Banco de semillas y tendencias en la regeneración natural de un bosque altoandino en la región de Monserrate (Cundinamarca, Colombia).	3
<i>Vilma Jaimes Sánchez & David Rivera Ospina.</i>	
Sobre el género <i>Cornus</i> (Cornaceae) en Colombia.	37
<i>José Luis Fernández A., Gustavo Lozano Contreras et al.</i>	
Rendimiento de <i>Cordia alliodora</i> (Ruíz & Pavón) Oken por acción de cinco hongos MVA.	43
<i>Luis Martín Caballero R. & Rocío del Pilar Cortés B.</i>	
Estrategias reproductivas de las Loranthaceae en el bosque subandino.	55
<i>Jeaneth Sánchez M. & Eduardo Barrera T.</i>	
Observaciones fitoecológicas en el Darién colombiano II, aspectos fenológicos.	67
<i>Silvio Zuluaga Ramírez.</i>	
Perifiton de la Laguna de Chingaza (Parque Nacional Natural Chingaza).	81
<i>Luz Stella González González & John Charles Donato Rondón.</i>	

BANCO DE SEMILLAS Y TENDENCIAS EN LA REGENERACION NATURAL DE UN BOSQUE ALTOANDINO EN LA REGION DE MONSERRATE (CUNDINAMARCA, COLOMBIA)¹

Vilma Jaimes Sánchez²
David Rivera Ospina³

Jaimes Sánchez, Vilma & David Rivera Ospina. 1991. Banco de semillas y tendencias en la regeneración natural de un bosque altoandino en la región de Monserrate (Cundinamarca, Colombia). PEREZ-ARBELAEZIA 3(9): 3-35 ISSN 0120-7717.

RESUMEN

El contenido de semillas viables de muestras de suelo en un bosque altoandino, dominado por *Weinmannia tomentosa* y *Drymis granatensis*, en la región de Monserrate, Cundinamarca (3200 m) fue determinado mediante germinación en invernadero. Las muestras de suelo se tomaron a cinco profundidades: 4 de suelo orgánico y uno mineral. Se registró una densidad de 1813 semillas/m²: 315 ± 129 en hojarasca, 711 ± 207 en la capa orgánica superficial (0-5 cm prof.), 559 ± 222 en orgánica media (a 25 cm), 207 ± 121 en humus (a 40 cm) y 11 ± 16 en el horizonte mineral A₁ (a 50 cm). El 43% estuvo representado por la vegetación del lugar. Se definen tres conjuntos florísticos: 1. arbustos y hierbas pioneras del páramo, 2. arbustos, hierbas y lianas pioneras del bosque y 3. árboles de etapas avanzadas de la sucesión (climax). Se discute el papel del banco de semillas en la dinámica de la regeneración del bosque.

ABSTRACT

Numbers of viable seeds in the soil of a high Andean forest in the Monserrate region, Cundinamarca, Colombia were determined through germination in a greenhouse. In this

1. Este trabajo hace parte del programa de investigación de bosques de Cundinamarca adelantado por el Jardín Botánico "José Celestino Mutis" y cofinanciado por el Fondo Colombiano de Investigaciones Científicas y Proyectos Especiales "Francisco José de Caldas" (Colciencias).
2. Bióloga, Jardín Botánico "José Celestino Mutis", Apartado Aéreo 3310, Santafé de Bogotá, Colombia.
3. Biólogo, Unidad de Ecología y Sistemática (UNESIS), Departamento de Biología, Pontificia Universidad Javeriana, Apartado Aéreo 56710, Santafé de Bogotá, Colombia.

forest, located at 3200 m altitude, *Weinmannia tomentosa* and *Drimys granatensis* are the dominant species.

Five soil samples were taken at different depths: 4 included organic levels and 1 the mineral one. Total density of 1813 seed/m² was found, although seed density varied according to depth: 315 ± 129 in litter, 711 ± 207 in the upper organic layer (0–5 cm depth), 559 ± 222 in the middle organic layer (25 cm depth), 207 ± 121 in the humus (40 cm depth) and 11 ± 16 in the A₁ mineral horizon (to 50 cm).

Most of seeds were located in the upper organic soil horizons, but only 43% represented species present in the vegetation growing at the study site. There floristic groups are defined: 1. paramo shrubs and pionner weeds, 2. forest shrubs, weeds and pionner lianas and 3. trees of late sucesional stages or climax. The role of the seed bank in regeneration dynamics of the forest is discussed.

INTRODUCCION

¿Existe un banco de semillas en los suelos andinos tropicales? Este problema apenas explorado para los ecosistemas de alta montaña tropical (GUARI-GUATA & AZOCAR, 1988), es ampliamente conocido para las zonas templadas, donde está bien demostrada la existencia de semillas dormantes en el suelo por largos periodos de tiempo (OLMSTED & CURTIS, 1947; KELLMAN, 1970; MOORE & WEIN, 1977; HILL & STEVENS, 1981; GRANSTROM, 1982; MORGAN & NEUENSCHWANDER, 1988). Estos trabajos se han orientado a predecir los cambios en composición de las comunidades vegetales bajo diferentes intensidades de manejo agropastoril o silvicultural. Para los ecosistemas tropicales de baja altitud el problema se ha orientado hacia el conocimiento de la dinámica de la regeneración de selvas y al estudio de la vegetación secundaria en grandes claros o cultivos abandonados (KELLMAN, 1978; GUEVARA & GOMEZ-POMPA, 1983; YOUNG et al., 1987; DE FORESTA & PREVOST, 1986). Se observa que las semillas más abundantes en el suelo corresponden a plantas herbáceas y arbóreas heliófitas, de crecimiento rápido, típicas de los claros de la selva o de la vegetación secundaria temprana en terrenos descubiertos. Las semillas de la mayoría de los árboles de la selva madura no forman parte del banco de semillas del suelo más que por períodos muy breves de tiempo, ya que tienden a germinar o a ser predadas muy rápidamente (GOMEZ-POMPA & VASQUEZ-YANES, 1985).

El objetivo del presente estudio es el de evaluar la distribución vertical del banco de semillas en el suelo de un bosque Altoandino dominado por *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granatensis*, determinar la relación del banco de semillas con la vegetación presente y caracterizar el suelo y las condiciones microclimáticas que inciden en el banco de semillas bajo condiciones naturales (bosque) y artificiales (invernadero).

AREA DE ESTUDIO

El área de estudio se localiza en la región de Monserrate, al oriente de la ciudad de Santafé de Bogotá (4°45' Lat. N y 74° Long. W). (Figura 1), representa

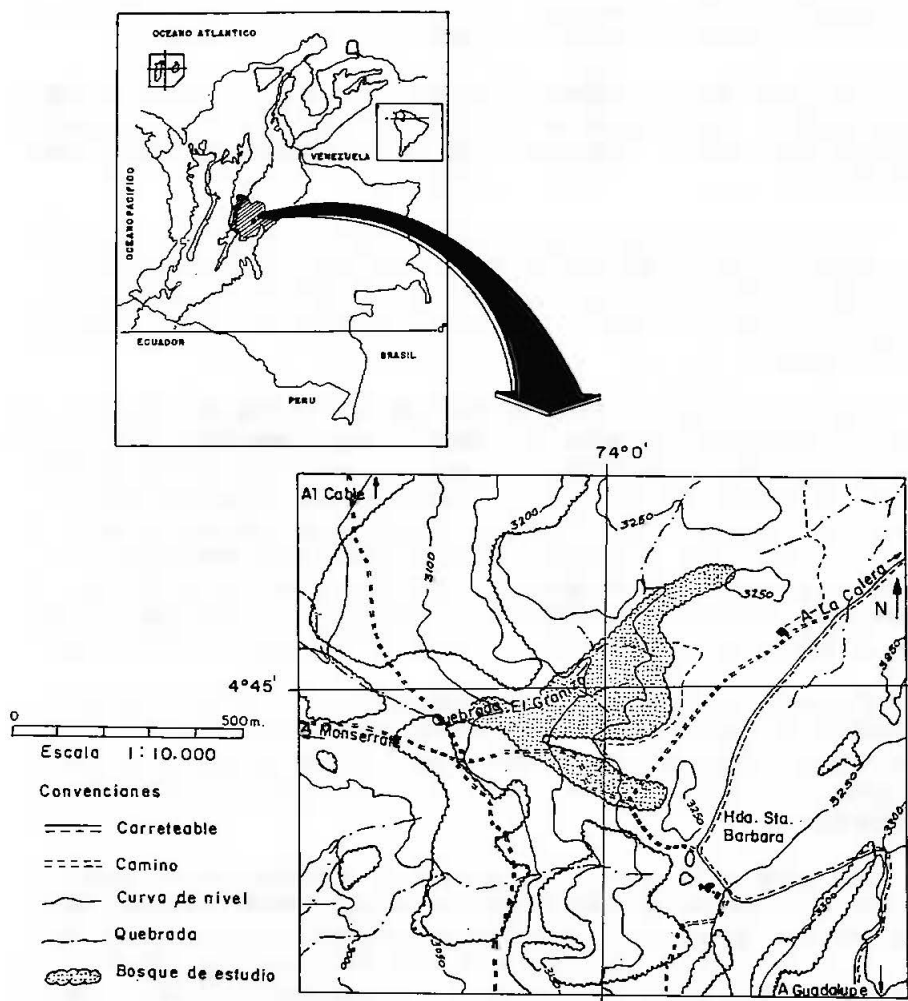


FIGURA 1. Area de estudio Región de Monserrate (Cundinamarca, Colombia).

un relicto de bosque Altoandino de aproximadamente 11 ha, reserva forestal de la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Santafé de Bogotá (E. A. A. B.)

La vegetación ha sido descrita por VARGAS & ZULUAGA (1980), como una comunidad de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granatensis*. En la cota superior de 3200 msnm, el bosque está limitado por el páramo, que fisionómicamente corresponde a frailejónal - pajónal con *Calamagrostis effusa* y *Espeletia grandiflora*; hacia la cota inferior, 3100 msnm, el bosque está limitado

por matorrales de Ericaceas, pastizales y plantaciones forestales de *Eucaliptus globulus*. La pendiente del sitio de estudio varía entre 10° y 60°.

Los suelos se desarrollaron de cenizas volcánicas andesíticas, depositadas sobre los sustratos de la formación geológica del Guadalupe Superior (ECHEVERRI, 1982), estos sustratos geológicos corresponden principalmente a Areniscas.

Son suelos poco evolucionados ricos en materia orgánica, generalmente desaturados y varían de superficiales a muy profundos (Dystrandeps); se caracterizan por la baja saturación de bases y ser isomésicos con temperatura media anual entre 8° y 15°C a 50 cm de profundidad (CORTES, 1982; SANCHEZ, 1981).

Según los datos de la Estación pluviométrica El Granizo ubicada a 3120 msnm (información de 42 años, 1947-1989), la región presenta 1.167,9 mm de precipitación total anual y una media mensual multianual de 97,3 mm distribuidos en dos periodos secos y dos periodos húmedos. El primer periodo seco abarca los meses de diciembre a marzo; el segundo periodo seco va desde junio hasta septiembre, los valores extremos de las épocas secas corresponden con los meses de enero (48 mm) y septiembre (68.1 mm), mientras que, los meses de noviembre (156.5 mm) y abril (129.1 mm) coinciden con las dos épocas más húmedas. La temperatura media anual es de 8.42°C (VARGAS & ZULUAGA, 1986).

El bosque ha sido utilizado para la obtención de leña desde el siglo pasado, lo que ha provocado la creación de claros de diferentes edades y tamaños. Entre las principales actividades agropecuarias se tiene la ganadería y el cultivo de papa que se desarrollan en el sector NE del bosque, ocupando parte de la franja paramuna.

La región de Monserrate se ha estudiado sistemáticamente desde 1980 dentro del Programa "Estudio Ecológico Comparativo del Páramo y Bosque Alto Andino"; ha sido objeto de diferentes estudios desde el punto de vista de su vegetación (VARGAS & ZULUAGA, 1980, 1985), aspectos ecológicos generales (STURM & ABOUCHAAR, 1981), entomofauna (BERNAL & FIGUEROA, 1980), edafofauna (GARCIA, 1987 y SALAMANCA, 1988), pequeños mamíferos (MALAGON, 1988), producción y descomposición de hojarasca (ARENAS, 1988), y flujo de biogeoelementos (DIAZ & MENDOZA, 1989).

MATERIALES Y METODOS

Análisis del Microclima

Se registraron algunos parámetros climáticos considerados de importancia por sus efectos en el banco de semillas. Para la temperatura se utilizó un termómetro de máximas y mínimas ubicados a 5 cm sobre el suelo y para la humedad relativa un polímetro Fisher; la temperatura superficial del suelo con un termógrafo, y la cantidad de luz incidente a nivel del suelo con un luxímetro.

Se hizo un registro continuo de 24 horas para comparar el comportamiento microclimático en un claro del bosque originado por tala, de aproximadamente 154 m², dentro del bosque y en un invernadero construido en un área abierta del Jardín Botánico "José Celestino Mutis", localizado a 2560 msnm; el techo fué cubierto con polietileno transparente y las paredes con malla plástica de 2 x 2 mm de ojo que permitía una adecuada circulación del aire. Los registros para el invernadero fueron tomados al mismo nivel de los germinadores, a 1 m de altura sobre el suelo.

Análisis de la Vegetación

Se realizaron nueve levantamientos de vegetación en parcelas de 100 m² (10 x 10 m), (área mínima según VARGAS & ZULUAGA, 1980), distribuidas en tres transectos de longitud variable y siguiendo el sentido de la pendiente; en cada transecto se delimitaron tres parcelas, una en la cota superior del bosque, otra en la parte media y otra en la cota inferior. No se tuvo en cuenta las zonas de ecotono bosque-páramo.

En cada parcela se evaluó cobertura y altura por estrato, número de individuos por especie y número de especies. En algunos casos fué difícil evaluar el número de individuos por lo que se utilizó la escala de abundancia de Braun-Blanquet (1979).

Las plántulas menores de 15 cm de altura se evaluaron en dos cuadrados de 1 m² en cada una de las parcelas grandes. En cada una se determinó el número de especies y el número de individuos por especie.

A lo largo de cada transecto se colectó el material botánico de interés para confrontación con los estudios florísticos e identificación en el Herbario Nacional Colombiano (COL). También se coleccionaron frutos y semillas como patrón de referencia, parte de las semillas se colocaron a germinar en invernadero para posterior comparación con las plántulas del banco de semillas.

Descripción del perfil de suelo

Se hicieron dos calicatas para la descripción de los horizontes del suelo, con énfasis en los aspectos morfológicos (según SEVINKS & LIPS, 1987) y físicos del componente orgánico y organo-mineral.

Muestreo del Banco de Semillas

En el centro de cada una de las parcelas grandes, se tomaron tres muestras de suelo, utilizando un cilindro metálico de 50 cm de longitud y 10 cm de diámetro. La hojarasca se colectó en cuadrados de 25 x 25 cm.

Cada sitio de muestreo se sondeó previamente con un barreno para establecer la profundidad del suelo orgánico y mineral; las muestras de suelo se tomaron en cinco profundidades:

1. Capa de hojarasca y/o musgo: compuesta por restos de hojas y materia orgánica que va a iniciar el proceso de descomposición. Las ramas gruesas no se colectaron.
2. Capa orgánica superficial de 0-5 cm que se encuentra bajo la hojarasca.
3. Profundidad media del total de la capa orgánica.
4. Humus: capa orgánica de transición al suelo mineral.
5. Suelo mineral (Horizonte A₁).

El muestreo del suelo se realizó en el segundo período de lluvias (Octubre de 1989).

Las muestras de suelo se transportaron al invernadero, en bolsas plásticas selladas, con el objeto de protegerlas de la contaminación por semillas dispersadas por el viento y de la acción de las aves. Las muestras se mezclaron por cada profundidad y se tomó un volumen de 400 cm³, el cual se colocó en 14 germinadores sobre una capa de escoria de 800 cm³. Se colocaron 4 germinadores que contenían solamente escoria como testigos para evaluar si existía o no contaminación en el invernadero o en la escoria.

Se llevó un control cada 15 días durante un período de 4 meses al cabo del cual no se registraron nuevas germinaciones. Un riego de lluvia fina se realizó diariamente hasta humedecer completamente el suelo.

Las plántulas emergidas se contaron y marcaron con el fin de reconocer las especies y los posibles individuos muertos en los conteos anteriores; las plántulas no identificadas se transplantaron para determinación posterior en estado juvenil.

Al término del período de germinación se colectaron y mezclaron los suelos de cada germinador por profundidad; se tomó un volumen de 1000 cm³ por profundidad para ser tamizado bajo una corriente de agua con el fin de observar en el estereoscopio posibles semillas que no germinaron.

La comparación entre las especies registradas, como semillas viables en el suelo, y las especies presentes en el bosque, como adultos y como plántulas, se realizó mediante el análisis de correlación de rangos de Sperman.

RESULTADOS

Microclima

En el análisis microclimático se comparan las condiciones bajo el dosel del bosque y de un claro de aproximadamente 154 m², originado por tala, respecto a las condiciones de germinación de las muestras de suelo en el invernadero. En la Figura 2 se observan las fluctuaciones de (°C) temperatura y (%HR)

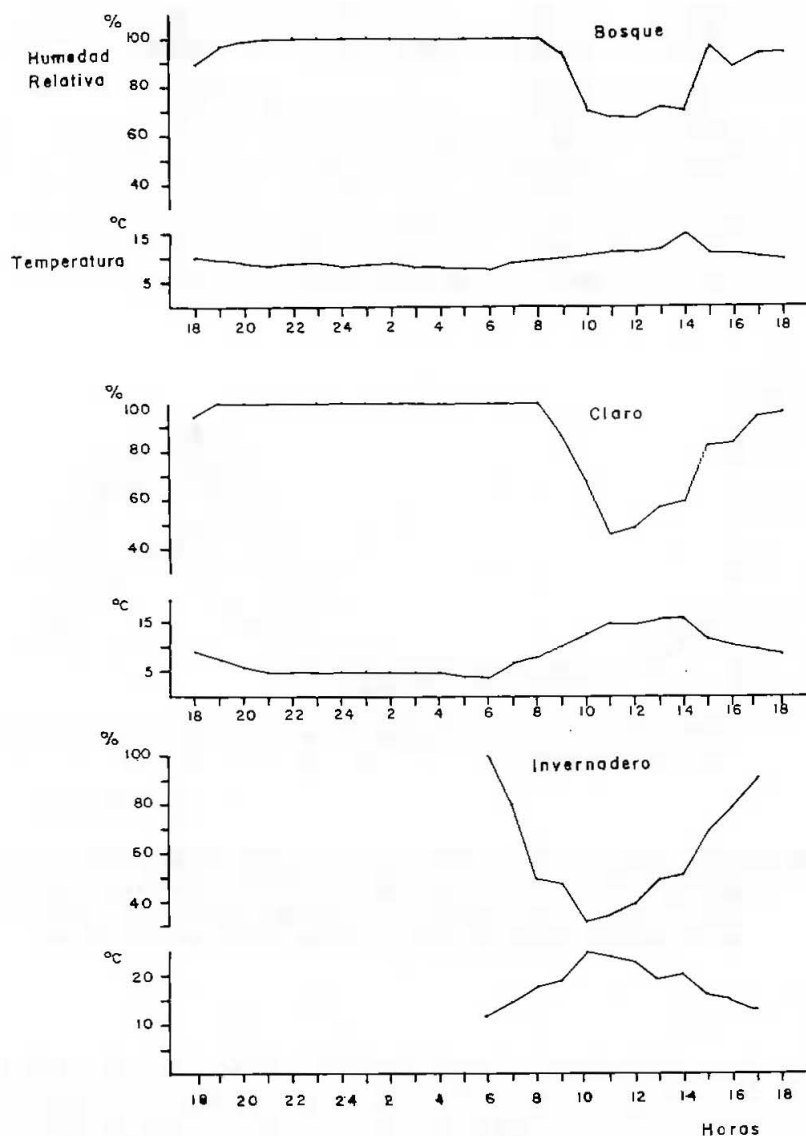


FIGURA 2. Registros de temperatura y humedad relativa a 5 cm sobre el suelo, Bosque y Claro 01-02.02.90, Invernadero 12.02.90.

humedad relativa para los tres sitios estudiados. Los cambios más sobresalientes coinciden en presentarse entre las 9 y 16 hr. La temperatura en el bosque tiende a ser muy homogénea alcanzando 15°C a las 13 hrs, mientras que la humedad relativa desciende a valores de 70% permaneciendo en este valor desde las 10 hasta las 16 hrs. Los cambios en el claro del bosque y en el invernadero son más drásticos, en éste último, la amplitud del cambio perma-

nece por un número mayor de horas. Los cambios en humedad relativa son rápidos y alcanzan valores mínimos de 47% y 33% en el claro e invernadero respectivamente.

La temperatura máxima en el claro fué de 27°C a las 12 hrs y la mínima de 4°C a las 6 hrs en el invernadero el valor máximo fue de 27°C de las 12-13 hrs y el valor mínimo de 10°C a las 7 hrs (Figura 3). Durante todo el período en el que permanecieron los germinadores en el invernadero (105 días) se registraron temperaturas máximas de 32°C a las 13 hrs. Durante las heladas en los meses de diciembre y enero se presentaron mínimas de 2°C.

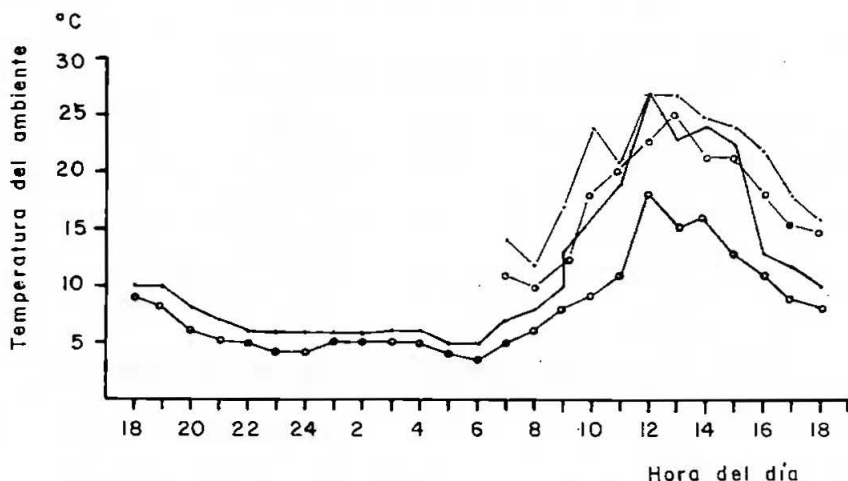


FIGURA 3. Ritmo diario de la temperatura máxima y mínima del ambiente para el claro (02.02.90) y para el invernadero (12.02.90) Temperatura máxima ●—● claro, ▲—▲ invernadero; temperatura mínima ○—○ claro, △—△ invernadero. Registros tomados a 5 cm. sobre el suelo.

Los valores de luminosidad, expresados en unidades lux, se muestran en la Figura 4. Se observa un comportamiento similar entre el claro del bosque y en el invernadero. Dentro del bosque se presentan valores más bajos. Los máximos valores ocurren a las 13 hrs (2000 Lux) dentro del bosque, bajo un dosel denso, y a las 11 hrs (100000 y 70000 Lux) en el claro del bosque y en el invernadero respectivamente.

La temperatura superficial del suelo se observa en la Figura 5. En la noche tiende a permanecer constante, presentándose oscilaciones de un grado. En el claro del bosque se registran los valores más bajos, 5°C entre las 5 y 6 hrs, los valores máximos se presentan a las 12 hrs (35°C) y a las 13 hrs (32°C) para el claro del bosque e invernadero respectivamente. Los cambios en la temperatura superficial del suelo son más rápidos y ocurren durante menor número

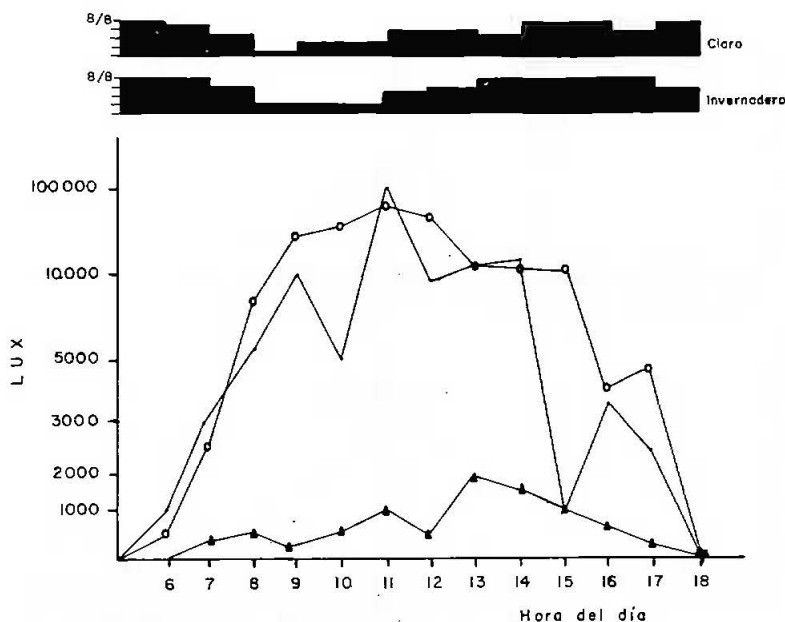


FIGURA 4. Mediciones de luminosidad en la superficie del suelo en el claro (•—•), en el bosque (▲—▲) (02.02.90) y a nivel de la superficie del suelo de los germinadores en el invernadero (○—○) (12.02.90), mediciones directas verticales en unidades Lux. Los valores de nubosidad se indican en octavos.

de horas en el claro del bosque en comparación con los cambios en el invernadero, los cuales tienden a permanecer mayor tiempo y solo cambios repentinos de la nubosidad inciden en que se presenten pequeñas fluctuaciones.

Las condiciones ambientales en el invernadero fueron favorables para la germinación de las especies del banco de semillas presentes en el suelo. La inspección visual de las muestras del suelo al estereoscopio indicó que la mayoría de las semillas viables germinaron.

Suelos

La principal característica de los suelos de la comunidad de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granatensis* es el gran espesor del horizonte orgánico (30-40 cm), un horizonte organo-mineral (A) profundo, y franco-arcilloso además de ser suelos muy ácidos (pH 3.3-4.7).

En el horizonte orgánico se diferencian los subhorizontes L (Fibrico), F (Hémico) y H (Sáprico), predominantemente foliosos-fibrosos, pardo-rojizos, de raíces muy finas hacia la superficie y muy gruesas cuando están en contacto con el suelo mineral. Los primeros 5-10 cm del horizonte orgánico superficial

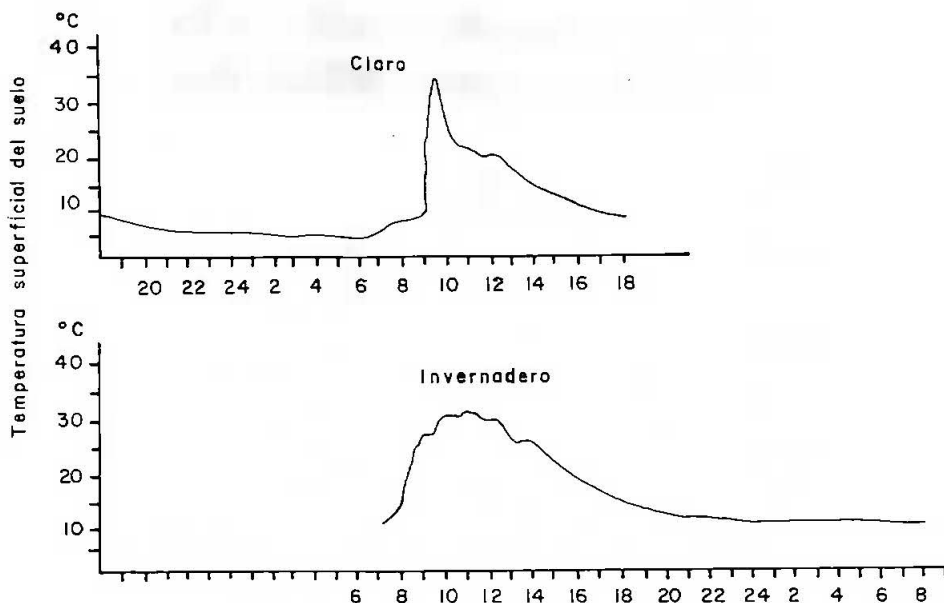


FIGURA 5. Registro de temperatura superficial del suelo en un claro del bosque de 150 m² (01-02.02.90), invernadero (12.02.90).

(L), forman un entramado de raicillas y hojas parcialmente fragmentadas, denso y compacto; en contraste, el horizonte orgánico profundo (H) es suelto y de estructura granular. Todo el horizonte (orgánico) es rico en macrofauna, principalmente en Diplopodos y Quilopodos.

En la superficie del perfil 1 (Figura 6) predomina la hojarasca y en el perfil 2 (Figura 7) el musgo *Pleurozium schreberii*, lo que determina un carácter folioso-fibroso y musgoso-fibroso respectivamente, para el subhorizonte L. En el segundo perfil se encontró dos individuos de la salamandra, *Bolitoglossa adspersa* y galerías de pequeños roedores. Otras características estructurales del suelo se presentan en las Figuras 6 y 7.

Vegetación

Las características estructurales se presentan en la Figura 8 y la composición florística según formas de vida en la Tabla 1. Según los valores promedios de altura y porcentaje de cobertura se reconocieron 5 estratos bien definidos:

Estrato arbóreo dominado por *Weinmannia tomentosa* y *Drimys grana-tensis*. Rango de cobertura 25-90 %, altura del dosel 12-15 m. Estrato briofítico y epifítico conspicuo. En el dosel emergen pocas lianas como *Pentacalia trianae*, *P. weinmannifolia*, *Smilax* sp. y *Valeriana crasifolia*.

PROFUNDIDAD HORIZONTE	ESPESOR cm		COLOR	pH	TEXTURA	ESTRUC- TURA	CARACTER	RAICES
HOJARASCA	1-2	30		4.78	Hojas micro mesofilas. Ramos	Frondosa	Folioso	Muy pocas finas Drimys
ORGANICA SUPERFICIAL (L2)	5-10		5YR 4/3 pardo rojizo	3.57	Hojas, ramos raíces y semillas	No compac- ta arreglo horizontal	Folioso Fibroso	Raíces finas abundantes
ORGANICA MEDIA (F ₁)	5-8		2.5 YR 4/4 pardo rojizo oscuro	3.38	Raíces semillas	Compacta arreglo horizontal	Fibroso	vivas comunes muertas abund. finas y muy finas
(F ₂)	4-5		2.5 YR 3/4 pardo rojizo oscuro	3.32	Raíces arena	Partículas individ.	Fibroso Arenoso	vivas pocas muertas abund. finas, muy finas.
HUMUS (H)	3-5	0	2.5 YR 2.5/4 pardo rojizo oscuro	3.56	Raíces arena	Granular	Granuloso	vivas comunes muertas abund. mediano.
MINERAL (Ah)			10R 2.5/1 negro rojizo	3.78	Fr- Ar	Granular gruesa	Arena semillas carbon	Pocas finas, media- nas y gruesas
AB		15			A- Ar	Agregado de arenis- cas blan- das	Arena	Muy pocas finas

FIGURA 6. Perfil de suelo No. 1, comunidad de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granatensis*. Ladera alta Región de Monserrate (Cund.). 3100 m alt. (03.02.90).

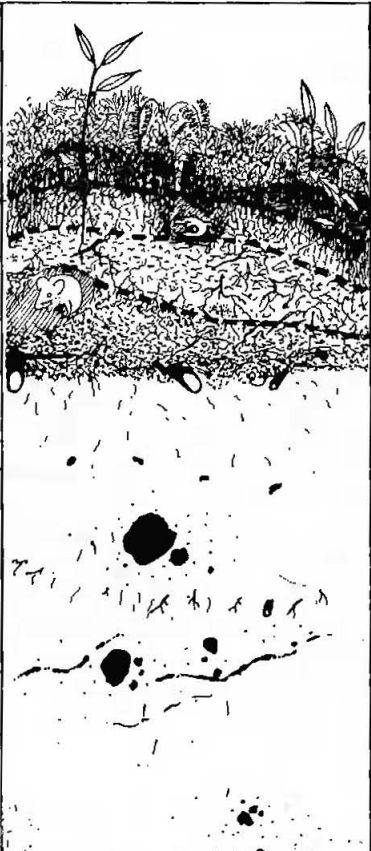
PROFUNDIDAD HORIZONTE	ESPESOR cm		COLOR	pH	TEXTURA	ESTRUC- TURA	CARACTER	RAICES
MUSGO (L)	10 30			4.51	Hojas: micro y mesofilas de <i>Drimys</i> y <i>Weinmannia</i> Peque. ramas	Musgosa frondosa	Musgo: <i>Pleurozium</i> Foliar	Pocas, muy finas Entrama densa al azar
ORGANICA SUPERFICIA (Fi)	5-10		2.5YR3/4 pardo rojizo oscuro	3.68	Raíces semillas ramas	No compacta, en arreglo horizontal.	Fibroso Musgoso	Abundantes, muy finas muertas pocas
ORGANICA MEDIA (F2)	3-5		2.5YR2.5/4 pardo rojizo oscuro	3.29	Raíces y semillas	No compacta	Fibroso	vivas abund. muertas abund. finas, gruesas
HUMUS (H)	3-5		2.5YR2.5/2 rojo muy oscuro	3.53	Raíces y semillas	Granular	Granuloso	vivas muy gruesas
MINERAL (Ah)	0		2.5YR2.5/0 negro	4.11	Fr - Ar	Granular	Arenoso	Finas escas. medio abund.
AB	15		2.5YR2.5/0 negro		A - Ar	Bloques subangul. tamaño mediano gravilla	Arena Semillas carbón	finas pocas
					Costra ferruginosa.			
B	65		10YR2.5/1 negro rojizo		A - Ar	Columnar mediana	Arena	Ausentes

FIGURA 7. Perfil de suelo No. 2, comunidad de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granatensis*. Ladera baja Región de Monserrate (Cund.). 3100 m alt. (03.02.90).

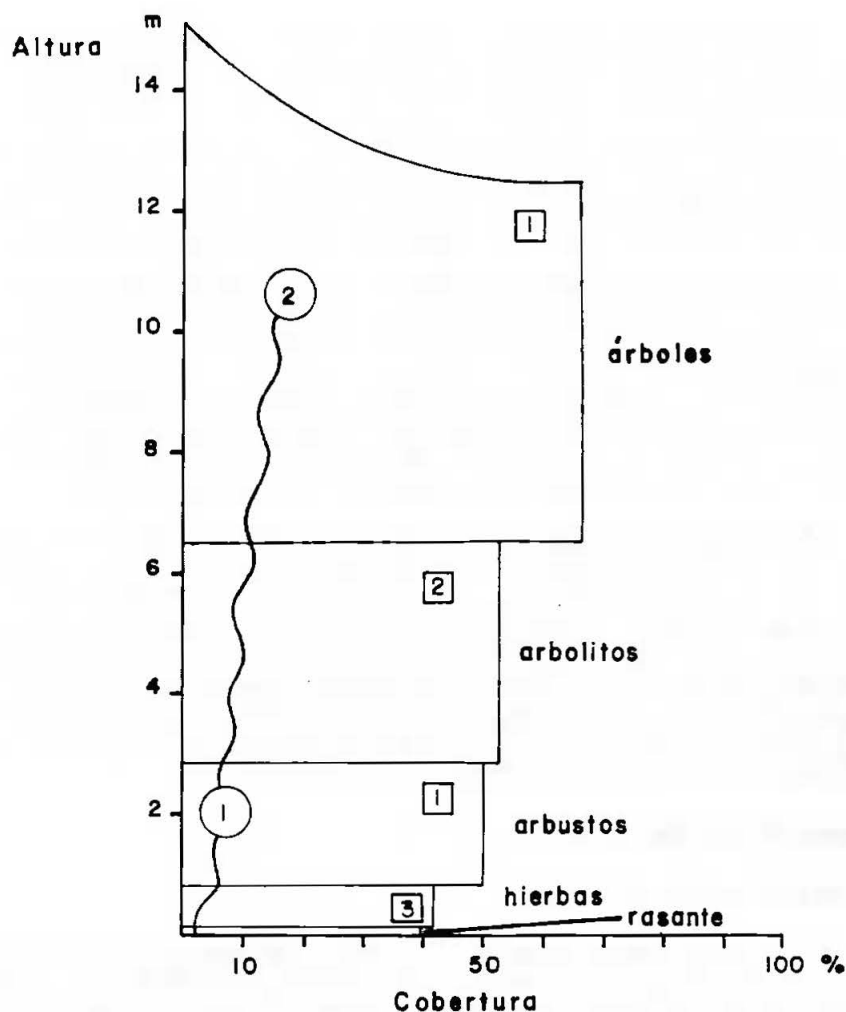


FIGURA 8. Diagrama estructural de la Comunidad de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granatensis*. Valores medios de altura y cobertura en 8 parcelas. ① Lianas, hierbas trepadoras. □ Epifitas fanerogamas / Bromeliaceae. Valores de abundancia, según Braun-Blanquet. 1. Muy escaso, 2. Escaso, 3. Poco abundante, 4. Abundante, 5. Muy abundante.

El estrato subarbóreo (arbolitos), presenta de 3-7 m de altura, 20-70 % de cobertura y se compone de *Weinmannia tomentosa*, *Drimys granatensis*, *Ternstroemia meridionalis*, *Psamisia falcata*, *Macleania rupestris*, *Tibouchina grossa*, *Chusquea scandens*. Este estrato algunas veces está ausente. *Munnozia senecionides*, se encuentra frecuentemente como planta trepadora.

En el estrato arbustivo dominan las especies *Macrocarpea glabra*, *Maclea rupestris*, *Psamisia falcata*, *Chusquea scandens*. Cobertura 10-90% y hasta 1-3 m de altura; *Cynanchum tenellum* y *Relbunium hypocarpium*.

El estrato herbáceo presentó 20-70% de cobertura y 80 cms. de altura, con predominio de Pteridófitos (*Polypodium* spp., *Elaphoglossum* spp., *Hymenophyllum* sp.), Bromeliaceae (*Greigia* sp. *Guzmania* sp. y *Tillandsia* spp.), Orchidaceae (*Epidendrum* sp. y *Pleurothallis* sp.) y como planta trepadora *Oxalis* sp.

El estrato rasante presenta valores de cobertura (15-100%) que varían ampliamente según la densidad del dosel, en áreas clareadas predomina *Pleurozium schreberii* y en áreas de menor luminosidad *Thuidium delicatulum*, *Lepidozia incurvata*, *Bazzania* sp., *Bryum grandifolium*, *Dicranum frigidum* entre otras. Además de los musgos, están presentes en este estrato *Nertera granatensis*, *Peperomia* spp. y plántulas principalmente de *Drimys granatensis* y *Pentacalia trianae*. La cobertura de la hojarasca osciló entre 30 y 80% dependiendo de la composición florística y densidad del dosel.

En cuanto a las plántulas de las especies dominantes del estrato arbóreo *Drimys granatensis* presentó el mayor número de individuos 402, en contraste con *Weinmannia tomentosa* con tan sólo 4 individuos. Otros árboles de la comunidad presentaron pocas plántulas, *Clusia multiflora* 38, *Persea mutisii* 2, *Tibouchina grossa* 4. Entre los arbustos, *Macrocarpea glabra* presentó 4 plántulas, *Monnina* sp. 4 y *Rhamnus goudotiana* 7. De las plántulas trepadoras *Pentacalia trianae* presentó 56 plántulas y entre las hierbas las Bromeliaceae 26 y *Nertera granatensis* 3. En la tabla 1 se relacionan el número de individuos adultos, plántulas y semillas viables encontradas en el suelo.

Banco de Semillas

- Volumen mínimo del suelo

El volumen mínimo se calculó asumiendo una expansión progresiva del volumen de suelo de cada bandeja de germinación, obteniéndose un volumen mínimo de 400 cm³ hasta un máximo de 5600 cm³. La figura 9 muestra la curva de especies/volumen para cada profundidad. Según esta curva, se determinó un volumen mínimo de 1300 cm³ para hojarasca, 2000 para la capa orgánica superficial, 1600 para la orgánica media y humus, y 2200 para la mineral. El número de especies disminuye con la profundidad. De 10 a 17 especies están presentes en el suelo orgánico y 6 en el suelo mineral.

- Composición y distribución vertical del banco de semillas.

Un total de 1158 semillas germinaron a partir de las semillas viables presentes en las muestras de suelo, 1088 de éstas se determinaron a nivel de especie, 59 a género o familia y 12 permanecen sin determinar. Un 8% del total de individuos que germinaron correspondió a especies contaminantes que lograron pasar las paredes en malla del invernadero, entre las más frecuentes están *Gnaphalium americanum*, *G. spicatum*, además de *Pennisetum clandestinum*, *Poa annua* y *Trifolium repens*.

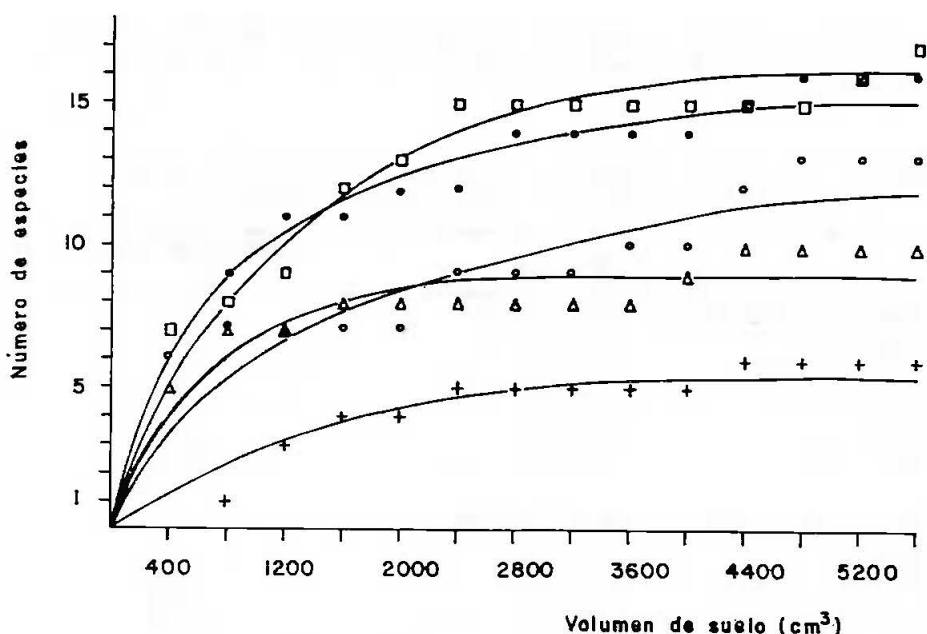


FIGURA 9. Curva de especies -Volumen de suelo para la comunidad de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granatensis*.

(*) Capa de hojarasca, (□) Capa orgánica superficial 0-5 cm., (△) Capa orgánica media $\times$ 25 cm, (°) Humus $\times$ 40 cm. (+) Suelo mineral $\times$ 50 cm.

En las bandejas control se presentó 1 individuo de *G. americanum*, el cual murió posiblemente debido a la hostilidad de la escoria como sustrato por pobreza de nutrientes y desecamiento rápido.

Especies de criptógamas germinaron en todas las muestras de suelos y en todas las profundidades. Se encontraron algas, la hepática *Lunaria* sp., musgos y protalos de helechos. No existe evidencia para determinar si las esporas o fragmentos estaban en el suelo o pasaron a través de la malla. Se presentó un 4,6% de mortalidad de plántulas causada principalmente por larvas de *Lepidoptera* y muerte por hongos.

La densidad total de semillas presentes en el suelo fué de 1813 semillas/m². El número de plántulas y de especies germinadas fué muy variable entre las bandejas de 400 cm².

La distribución vertical de la densidad para el total de semillas y para las especies más abundantes se muestra en la Figura 10 y en la Tabla 2 se observa una progresiva disminución con la profundidad, existiendo una mayor concentración en la capa orgánica superficial (0-5 cm) y en la orgánica media (25 cm). El valor de la densidad de semillas viables en el suelo por m² fué 325 ± 129 en hojarasca, 711 ± 207 en la capa orgánica superficial (0-5 cm), 559 ± 222 en la orgánica media (25 cm), 207 ± 121 en la capa de humus (40 cm) y 11 ± 16 en el

horizonte mineral (50 cm). Los valores de profundidad entre paréntesis corresponden al promedio de 9 sondeos con barreno de donde se colectaron las muestras de suelo.

Tabla 2. Variabilidad en el número de semillas viables en el suelo para el total y para las especies más importantes. Datos en semillas/m²

	$\bar{X} \pm SD$	Coefficiente Variación %
Todas las profundidades	362,5 $\pm$ 293,4	80,9
Hojarasca	325 $\pm$ 129	39,7
Orgánica superficial	711 $\pm$ 207	29,1
Orgánica media	559 $\pm$ 222	39,7
Humus	207 $\pm$ 121	58,4
Mineral	11 $\pm$ 16	145,4
Especies más importantes por profundidad		
Hojarasca		
<i>Weinmannia tomentosa</i>	155 $\pm$ 95	61,3
<i>Pernettya prostrata</i>	87 $\pm$ 99	113,8
<i>Pentacalia trianae</i>	21 $\pm$ 19	90,5
<i>Miconia ligustrina</i>	16 $\pm$ 29	181,2
Superficial		
<i>Weinmannia tomentosa</i>	443 $\pm$ 166	37,5
<i>Pernettya prostrata</i>	118 $\pm$ 68	57,6
<i>Pentacalia trianae</i>	62 $\pm$ 36	58,1
<i>Miconia ligustrina</i>	18 $\pm$ 23	127,8
<i>Macrocarpea glabra</i>	16 $\pm$ 25	156,2
Media		
<i>Macrocarpea glabra</i>	300 $\pm$ 199	66,3
<i>Miconia ligustrina</i>	77 $\pm$ 55	71,4
<i>Pernettya prostrata</i>	52 $\pm$ 36	69,2
<i>Weinmannia tomentosa</i>	52 $\pm$ 42	80,8
<i>Bucquetia glutinosa</i>	39 $\pm$ 33	84,61
<i>Arcytophyllum nitidum</i>	18 $\pm$ 25	138,8
Transición		
<i>Bucquetia glutinosa</i>	73 $\pm$ 48	65,7
<i>Paepalanthus karstenii</i>	29 $\pm$ 29	100
<i>Miconia ligustrina</i>	21 $\pm$ 19	90,5
<i>Macrocarpea glabra</i>	16 $\pm$ 40	250
<i>Cyperacea sp.1</i>	23 $\pm$ 41	178,3
Mineral		
<i>Phytolacca bogotensis</i>	9 $\pm$ 12	133,3
<i>Cyperacea sp.1</i>	7 $\pm$ 12	171,4

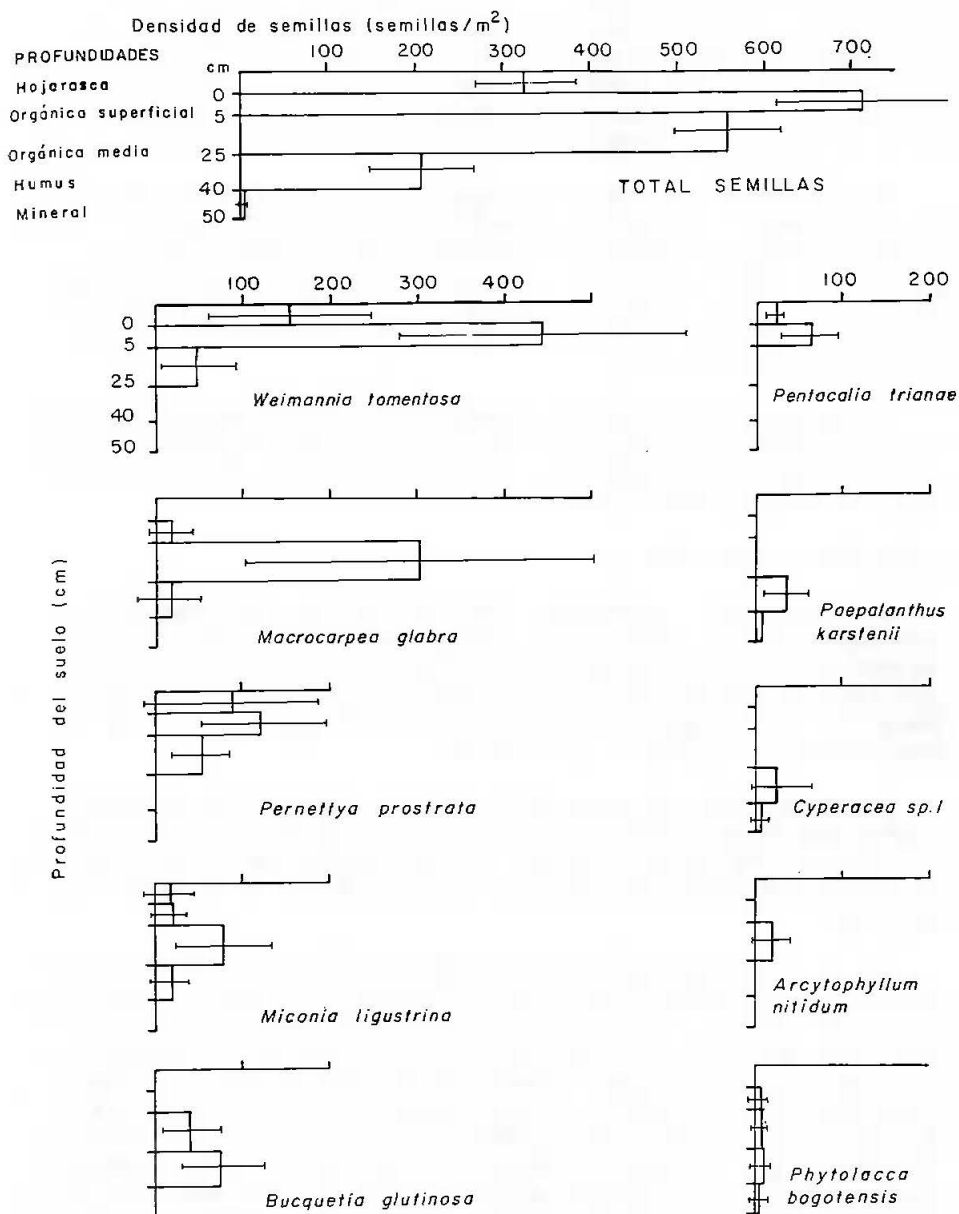


FIGURA 10. Distribución vertical de la densidad del total de semillas viables y densidad de las semillas para las especies más comunes. Números promedio $\pm$ S.D.

La distribución vertical para las especies más abundantes es variable pero también disminuye su número con la profundidad. Especies como *Weinmannia tomentosa*, *Pentacalia trianae* y *Pernettya prostrata* conservan su mayor densidad de semillas en la capa orgánica más superficial, en tanto que *Macrocarpea glabra* y *Miconia ligustrina* lo hacen en la orgánica más profunda, *Bucquetia glutinosa* en el horizonte de transición al mineral (Humus), en contraste con *Paepalanthus karstenii* y dos especies de Cyperaceae (indet) que únicamente están presentes en la capa de humus y en el suelo mineral.

Phytolacca bogotensis es la primera especie en germinar y está presente en todas las profundidades, comportamiento similar presentó *Hypericum goyanesii*. Otras especies se encuentran solamente en una profundidad. Algunas especies con semillas viables, presentes en la capa de hojarasca-musgo, indican la entrada reciente de semillas. En pocos casos se observó un agrupamiento de 4-12 individuos, los cuales derivaron de una única baya en el caso de *Pernettya prostrata* o de septos, de una sola cápsula, como en *Weinmannia tomentosa*.

Por otra parte, ninguna sobrepasó las 450 semillas/m². En la comunidad de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granatensis* las especies más abundantes en el banco de semillas en el suelo fueron: *W. tomentosa* (450 semillas/m²), *Macrocarpea glabra* (332) y *Pernettya prostrata* (264).

- Germinación acumulada

Los porcentajes de germinación para todas las especies y para las especies más importantes por profundidad se muestran en la Figura 11. La emergencia de las primeras plántulas se observó a los 15 días. La mitad del porcentaje de germinación total se presentó durante los primeros dos meses, a excepción de *Macrocarpea glabra*, última especie en germinar. Después de los 4 meses sólo *M. glabra* presentó niveles muy bajos de germinación.

Las profundidades orgánicas superficial y media, fueron las que presentaron los cambios más rápidos y el mayor número de semillas germinadas; la hojarasca y la capa de humus son muy parecidas en su comportamiento y el suelo mineral presentó los números más bajos en germinación; después de 60 días no se presentó nuevos individuos.

En cuanto al comportamiento de la germinación acumulada (velocidad de emergencia) para cada una de las profundidades, las especies se pueden dividir en tres grupos: las primeras en germinar y alcanzar más del 80% de germinación en los primeros 45 días, como es el caso de *Weinmannia tomentosa* y *Pentacalia trianae*, en hojarasca y en las dos capas orgánicas superficial y media, *Phytolacca bogotensis* y una especie de Cyperaceae (indet) en las capas orgánica media, humus y mineral. Las especies que germinaron en segundo lugar y alcanzaron el 80% de germinación sólo hasta los 75-85 días, como en *Miconia ligustrina*, *Pernettya prostrata*, *Bucquetia glutinosa*, *Paepalanthus karstenii* y *Arcytophyllum nitidum*; todas estas especies presentaron la tendencia de dos cambios rápidos en el porcentaje de germinación durante el tiempo que transcurrió el ensayo. El tercer grupo sólo germinó a los 85 días; como el caso de *Macrocarpea glabra* con un incremento rápido en el número de individuos, velocidad de emergencia alta y masiva, comparable con el comportamiento de *Weinmannia tomentosa*.

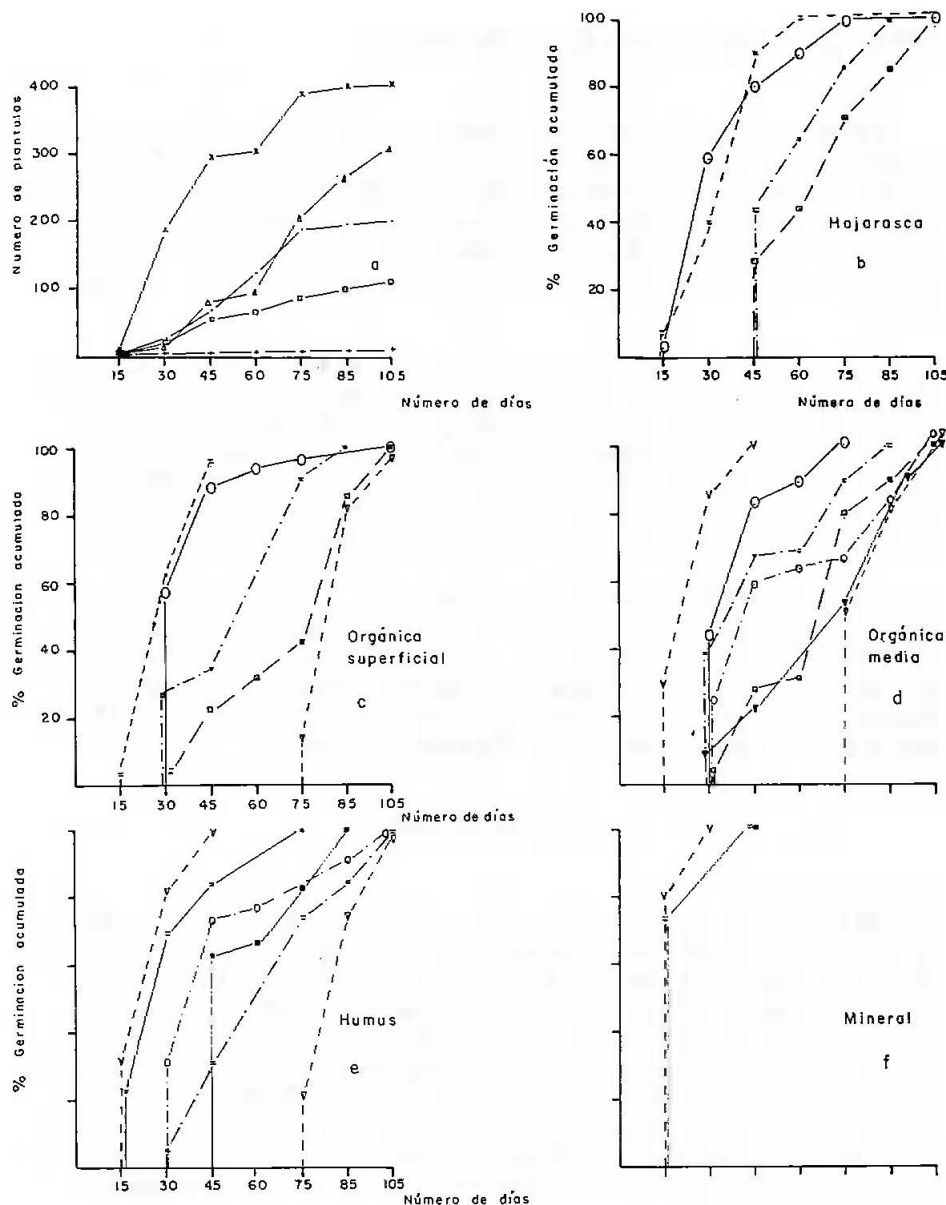


FIGURA 11. Germinación acumulativa para el total (a) y para las especies más importantes por profundidad (b,c,d,e,f). Hojarasca . — ., Orgánica superficial x — x, Orgánica media ▲ — ▲, Humus □ — □, Mineral + — +. *Weinmannia tomentosa* 0 — 0, *Pentacalia trianae* = — =, *Pernettya prostrata* □ — □, *Miconia ligustrina* - - -, *Bucquetia glutinosa* o - - o, *Macrocarpea giabra* ▽ - ▽, *Phytolacca bogotensis* v - v, *Arcytophyllum nitidum* ▾ — ▾, *Paepalanthus karstenii* ■ — ■, *Cyperacea* sp. 1 — — —.

Comparación Vegetación - Banco de Semillas

Entre el número de especies presentes como individuos adultos y el número de plántulas se presentó una correlación positiva y significativa ($R_s = 0.441$, * $P 0.05$); este índice de correlación sólo fué aplicado a las especies evaluadas por el número de individuos. La correlación entre el número de especies presentes como individuos adultos y el número total de semillas encontradas por especie en el suelo no mostró relación entre las variables ($R_s = -0.16$, $P 0.05$, 0.01).

Del total de especies registradas solamente el 43% de la flora (Fanerógamas) estuvo representada en el banco de semillas, de las cuales 12 especies crecen preferencialmente en el ambiente abierto del páramo, entre las que están *Paepalanthus karstenii*, *Arcytophyllum nitidum*, *Hypericum goyanesii* y dos especies indeterminadas de Cyperaceae, las cuales se encontraron en la capa de humus y de suelo mineral. Especies como *Hypochoeris radicata* y *Phytolacca bogotensis* son típicas de zonas perturbadas y de barbecho.

El estudio de las muestras tamizadas reveló la presencia de semillas de *Weinmannia tomentosa* en mayor número, de *Drimys granatensis*, de Comuestas y Ericáceas en un número muy bajo, éstas se encontraron en las primeras capas de suelo orgánico y todas resultaron ser semillas vacías. La mayoría de semillas de *W. tomentosa* se presentaron incluídas en los septos que la cáspula deja al abrirse para dispersión anemófila.

DISCUSION

Si bien, el presente estudio comprendió un sólo muestreo en el año, éste exploró verticalmente los horizontes edáficos hasta la profundidad del primer horizonte mineral (A, 50 cm). En las zonas templadas el suelo explorado es principalmente el mineral con un horizonte orgánico muy delgado, y en las zonas tropicales bajas, prácticamente el horizonte orgánico superficial está ausente. Se deduce de estos estudios una tendencia similar en cuanto a la distribución vertical del banco de semillas, con la diferencia que el bosque Altoandino presenta su mayor reserva de semillas en las capas superficiales del horizonte orgánico y no en el mineral. Se concluye que el bosque Altoandino presenta un banco de semillas estratificado en el suelo como mecanismo potencial de regeneración.

El número de muestras y el tamaño de éstas son importantes para la estimación de la densidad y composición florística de las semillas almacenadas en el suelo. Usualmente, los bloques de suelo se toman de un tamaño de 10 x 30 cm de profundidad, luego se dividen en algunas capas. Como el número de semillas disminuye con la profundidad del suelo, el volumen de suelo a tomar también varía con la profundidad. Además, lo que se busca al realizar una curva de volumen mínimo es estimar un volumen por debajo del cual no tendría sentido

analizar datos. Existen dos estudios que determinan el volumen mínimo, el primero realizado por NUMATA & HAYASHI (1967), citado por NUMATA (1984), en Japón para un sitio dominado por *Erygeron annuus* y *Artemisia princeps* donde registra la variación del volumen mínimo con la profundidad. El segundo realizado por KELLMAN (1978) en un área de pastos, dominada principalmente por *Paspalum virgatum* y en un cultivo de maíz en Belize; encuentra que la densidad promedio de semillas se estabiliza alrededor de 150 cm² para el área de pastos, pero fluctúa ampliamente en el cultivo de maíz.

La semilla en el suelo interactúa con una gran diversidad de factores del medio ambiente que la rodea, como son: sustancias lixiviadas de la vegetación, exudados de raíces, parásitos, microorganismos, macrofauna, PH, humedad, atmósfera del suelo, concentración de iones, compuestos químicos, temperatura, etc., los cuales pueden variar mucho en el tiempo y en el espacio (BOSH & VASQUEZ-YANES, 1985). Según HARPER (1982) la humedad y las condiciones ácidas del suelo parecen favorecer el almacenamiento de las semillas en el suelo.

El banco de semillas del suelo en condiciones naturales del claro está sujeto a grandes fluctuaciones térmicas diarias. Comportamiento similar se registró en el invernadero, en contraste para el bosque las fluctuaciones térmicas son más atenuadas. Altas temperaturas constituyen el mecanismo disparador de la germinación para muchas especies de las selvas bajas (VASQUEZ-YANES, 1974). Para la alta montaña tropical niveles altos de luz y baja temperatura son los factores disparadores de la germinación del banco de semillas de especies de *Espeletia* (GUARIGUATA & AZOCAR, 1988). HARTSHORN, (citado por GOMEZ-POMPA & VASQUEZ-YANES, 1975), afirma que la fluctuación de la temperatura puede ser probablemente más importante que la luz.

La intensidad de la luz fué similar en el claro y en el invernadero, registrándose valores muy bajos en el bosque, según SMIHT (1973), la intensidad de la luz en la superficie del suelo bajo un dosel cerrado se reduce a cerca del 1% de la intensidad en un sitio abierto, y la composición espectral muestra una alta proporción de radiación infrarroja en comparación con la luz normal del día. Posiblemente la gran fluctuación térmica y alta luminosidad fueron los principales factores disparadores de la germinación del banco de semillas bajo condiciones de invernadero.

Para el bosque de estudio se observa en general poca fluctuación en el número de especies/volumen y tiende a estabilizarse cerca de los 1600 cm³, variando con la profundidad; este aspecto es de gran importancia al calcular valores de densidad de semillas. Los volúmenes encontrados corresponden a un sólo muestreo en el año, por lo tanto se esperaría una fluctuación mucho más grande, principalmente en los horizontes superficiales, debido a la lluvia de semillas de un mayor número de especies, cuyo patrón temporal y espacial varía en el año.

Los bosques maduros tropicales pueden tener de 25 a 1000 semillas/m² en la superficie del suelo (GUEVARA & GOMEZ-POMPA, 1972; CHEKE et al.,

1979; HALL & SWAINE, 1980; UHL et al., 1982; HOPKINS & GRAHAM, 1983; PUTZ, 1983; DE FORESTA et al., 1986), los suelos provenientes de bosques secundarios contienen mayor número, de 1000 a 6000 semillas/m² (GUEVARA & GOMEZ-POMPA, 1972; YOUNG et al., 1987) respecto a los encontrados en un pastizal y en un campo de cultivo, 12.960 y 9.800 semillas/m², también en una zona tropical (KELLMAN, 1978).

La densidad de semillas en el presente estudio (1813 semillas/m²) está dentro del rango registrado para los bosques secundarios de zonas tropicales, pero es mucho más bajo al registrado para los bosques, campos de cultivo y pantanos de zonas templadas (VAN DER VALK & DAVIS, 1978; MOORE & WEIN, 1977; HILL & STEWENS, 1981) en donde se han presentado densidades de hasta 69.903 semillas/m² en un pastizal arado (CHIPPENDALE & MILTON, 1934).

THOMPSON (1978), indica que la densidad de semillas disminuye con la altitud en función de un mayor gradiente de stres y disturbio; sin embargo, para el bosque Altoandino (3100 m alt.), se obtuvo una densidad de semillas relativamente alta. De otra parte, observaciones preliminares sobre bancos de semillas de suelos superficiales en el páramo del Parque Nacional Natural Chingaza (RIVERA, en prep.) revelan grandes densidades de semillas para las comunidades de bosque enano de *Escallonia myrtilloides* y de bambú enano de *Chusquea tessellata* a 3200 m de altitud, lo cual no estaría de acuerdo con la hipótesis postulada por THOMPSON (l.c.).

El reducido tamaño de las semillas fué una de las principales características del banco de semillas. La semilla más grande corresponde a *Persea mutisii* (10 mm), seguida por *Muehlenbeckia tamnifolia* (4 mm), *Rhamnus goudotiana* y *Drimys granatensis* (3 mm) entre otras, éstas fueron las primeras especies en germinar. El tamaño de semilla más pequeño se presentó en *Macrocarpaea glabra* (≤ 1 mm) y fué la última en germinar. Un comportamiento similar para algunas especies fué registrado por HALL & SWAINE (1980) en un bosque de Ghana, Africa. Sin embargo, algunas especies como Ericáceas o Melastomataceas con semillas pequeñas (1 mm) o *Phytolacca bogotensis* (3 mm) también fueron de las primeras en germinar.

Las fluctuaciones en los porcentajes de germinación para algunas especies, revelan la existencia de polimorfismo de las semillas con respecto a los requerimientos para la germinación. Según GRIME (1982) "éste es un rasgo que presentan muchas de las especies herbáceas que poseen bancos persistentes de semillas. Las semillas producidas por la misma población de plantas, o hasta por un solo individuo pueden mostrar considerables diferencias en la respuesta a factores tales como luz y temperatura y es posible un rango muy amplio sobre la fluctuación diurna de la temperatura que se requiere para que la germinación se inicie. El significado de este polimorfismo es obvio en las especies ruderales. Debido a que las plantas ocupan ambientes perturbados, el riesgo de mortalidad de las plántulas es grande y la germinación sincrónica del banco de semillas podría hacer que la población se volviera susceptible a la extinción. Por lo tanto, podría parecer que en este contexto el polimorfismo no solamente pro-

porciona la posibilidad de la regeneración en una variedad de diferentes nichos espaciales y temporales, sino que también asegura la persistencia en el suelo de un depósito de semillas germinables”.

La comparación entre vegetación (adultos y plántulas) y banco de semillas, muestra como las especies dominantes de la comunidad presentan diferentes estrategias de regeneración, *Weinmannia tomentosa* es la especie con mayor densidad de semillas en el suelo, pero la menos frecuente como plántula en el bosque, mientras que, *Drimys granatensis*, casi ausente en el banco de semillas, como plántula es la más frecuente. En ensayos de germinación bajo condiciones de invernadero y luz directa, las dos especies germinan relativamente rápido (aprox. 25 días).

En cuanto a la distribución vertical en el suelo, *Weinmannia tomentosa* se presentó hasta el nivel de la capa orgánica media (25 cm), en cambio *Drimys granatensis* permaneció sólo en la capa orgánica superficial. Esto permite deducir que la estrategia de regeneración de *W. tomentosa* es la de formar un banco de semillas mientras que *D. granatensis* opta por formar grandes poblaciones de plántulas.

Características morfológicas de la semilla de *Weinmannia tomentosa* como presencia de tegumentos duros, reducido tamaño (1 mm), forma globosa con pelos, fruto capsular dehiscente, facilitan su enterramiento. *Drimys granatensis* presenta tegumentos muy blandos, un tamaño de 3 mm, forma de la semilla irregular y fruto en baya indehiscente que permanece en la superficie. Según VARGAS (1986) la ausencia de plántulas de *W. tomentosa* probablemente está asociada a la disponibilidad de microhábitats especiales de implantación dado el tamaño pequeño de la semilla. DONOSO et al. (1985), indica que las plántulas de *D. granatensis* tienen más éxito para establecerse en sitios húmedos, en cambio *W. trichosperma* se regenera principalmente en sectores de pendiente y buen drenaje. Factores asociados a la calidad y cantidad de luz son claves en la regeneración de estas especies.

El bosque Altoandino presenta una gran heterogeneidad espacial de micrositios para el establecimiento de las semillas (Figura 12), algunos micrositios ofrecen mayor seguridad que otros en cuanto “al escape de predadores” (JANZEN, 1971), sobrevivencia a períodos de sequía, facilidad de enterramiento, mejores condiciones de luz, etc. Las estrategias presentes a nivel de semilla y plántulas permiten un establecimiento exitoso.

Banco de Semillas y tendencias en la Regeneración Natural

Un análisis de la composición florística del banco de semillas y los levantamientos de vegetación, reflejan una clara interacción entre el complejo mosaico de comunidades de páramo y bosque Altoandino. Con base en los trabajos de WHITMORE (1989), se hace una clasificación preliminar de las especies del banco de semillas. Se definen tres conjuntos florísticos:

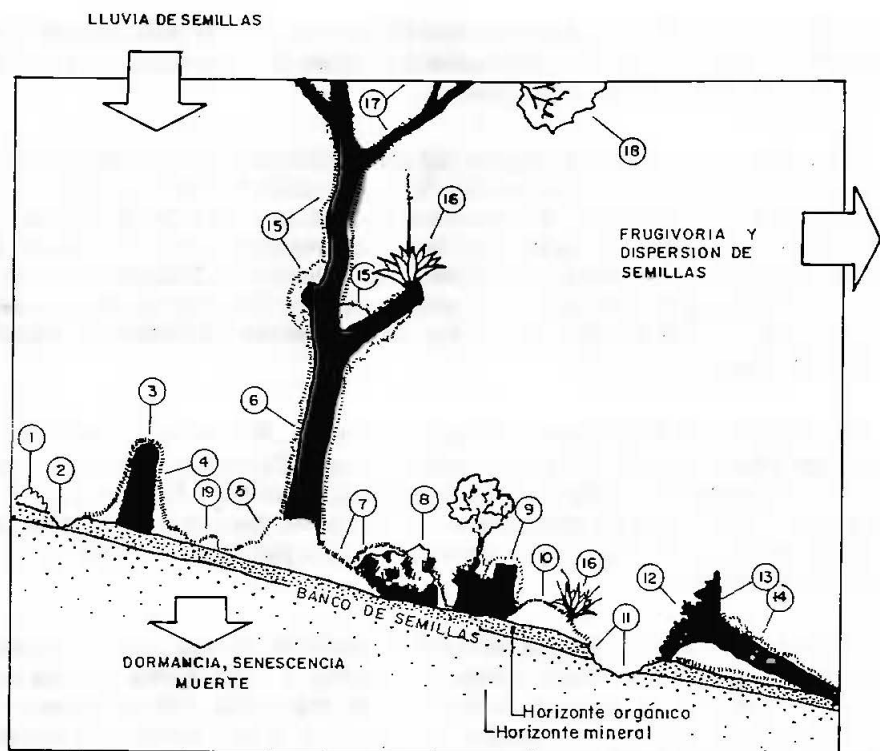


FIGURA 12. Micrositios posibles para el establecimiento de semillas y plántulas en el bosque altoandino de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granatensis*. En la región de Monserrate (Cund.) 3100 m Alt.

Ramas, corteza y troncos de árboles vivos (6, 15, 17, 18); árboles caídos (11, 12, 13, 14); troncos de árboles muertos y tocones (3, 4, 9); sustrato muscinal (5, 10, 7); sustrato de hojarasca (19); afloramientos rocosos (7, 8); suelo removido por animales (1, 2,); rosetas de Bromeliaceae (16).

1. Conjunto de arbustos y hierbas pioneras típicas de páramo como *Arcytophyllum nitidum*, *Gaultheria anastomosans*, *Hypericum* spp., *Juncus* sp., *Paepalanthus karstenii*, *Pernettya prostrata*, *Rhynchospora* spp., *Ugni myricoides*, estas especies corresponden principalmente a arbustos y hierbas. Sólo se observaron con buena vitalidad y floración en los claros, pero vegetativos y con mala vitalidad bajo el dosel del bosque, plántulas ausentes. Los individuos observados vegetativos y en decadencia probablemente son el resultado de la colonización de antiguas áreas perturbadas. Posibles mecanismos de adaptación a bajas intensidades de luminosidad en el interior del bosque, han permitido su sobrevivencia. Estos elementos proceden del páramo por lluvia de semillas y colonizan áreas perturbadas del bosque, el predominio de ericáceas se explica por la presencia de un cinturón de ericáceas entre el páramo y el bosque (VARGAS & ZULUAGA, 1985), cuyas especies son principalmente dispersadas por aves.

2. Arbustos, hierbas y lianas pioneras típicas de bosque: hacen parte de este conjunto arbustos, arbolitos y lianas como *Bucquetia glutinosa*, *Macrocarpea glabra*, *Miconia ligustrina*, *Muehlenbeckia tamnifolia*, *Pentacalia* spp., como hierbas *Chusquea scandens* y *Phytolacca bogotensis*. De gran importancia en los procesos de la dinámica de la regeneración natural es el chusque. (*Ch. scandens*), de alta frecuencia en todos los levantamientos, no se registró en el banco de semillas, ni como plántula. Esta especie coloniza los claros a partir de un sistema de rizomas subterráneos, estableciéndose por muchos años. Bajo la cobertura del "Chuscal" las pioneras de páramo perecen a pesar de la lluvia constante de semillas. Tan solo cuando la cobertura del chusque se debilita el segundo conjunto de pioneros puede establecerse.

Del conjunto de pioneros del bosque *Pentacalia trianae* fue la más abundante como plántula. Este conjunto de pioneros tiende a formar un banco de semillas profundo y permanente al igual que en el primer conjunto de páramo. Las especies se observaron en flor sólo cuando alcanzan el dosel o cuando crecen en el ecotono bosque-páramo y en los claros.

3. Árboles no pioneros (Climax), lo conforman especies dominantes de la comunidad como *Clusia multiflora*, *Drimys granatensis*, *Persea mutisii*, *Weinmannia* spp.. Todos son árboles hasta de 12 m de altura. La tendencia en este conjunto es formar un banco permanente de plántulas, a excepción de *W. tomentosa*, con semillas pequeñas, profundas en el suelo que tiende a formar un banco de semillas permanente. Plántulas de esta especie observadas sobre cojines de hepáticas como *Lophocolea* sp. y *Lepidozia incurvata* sugieren un banco de plántulas permanente en micrositios muy específicos.

Esta clasificación debe ser ampliada por cuanto no se tiene suficiente conocimiento auto-ecológico de las especies y de los factores ambientales específicos que influyen en su regeneración. CLARK & CLARK (1987), revisan la terminología utilizada para caracterizar la regeneración de especies de árboles no pioneros para el bosque tropical húmedo, de acuerdo con estos autores, para un análisis completo de la regeneración, habría que identificar los factores ambientales específicos que controlan, el proceso controlado (crecimiento o supervivencia) y la etapa durante la cual se ejerce tal control.

A manera de síntesis se presenta en la Figura 13 un esquema global de las tendencias en la regeneración natural del bosque Altoandino a partir del conocimiento del banco de semillas en el suelo.

Según la intensidad de la perturbación (alta o baja) se generan tendencias diferentes en los mecanismos de regeneración natural. La erosión del suelo causada por perturbaciones altas, lleva a la pérdida del potencial de regeneración del banco de semillas en el suelo orgánico, compuesto principalmente por especies pioneras y no pioneras (clímax) del bosque. La severidad del proceso erosivo hace aflorar el suelo mineral y el banco de semillas compuesto principalmente de especies pioneras de las comunidades del páramo adyacente al bosque. Estas especies encuentran un medio favorable para su germinación en el suelo

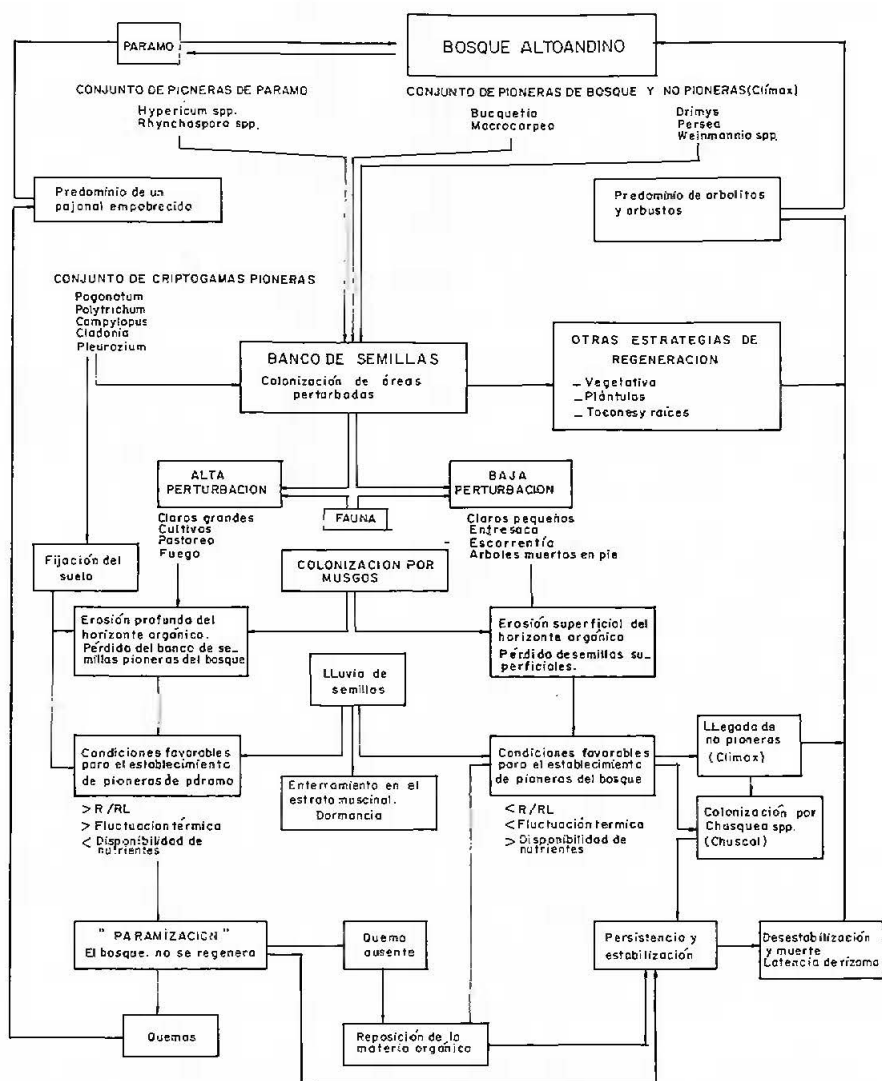


FIGURA 13. Síntesis preliminar de las tendencias en la regeneración natural del bosque altoandino a partir del potencial florístico del banco de semillas del suelo orgánico y mineral. (3100 m alt.)

condiciones conducen al proceso de paramización, el cual se puede ver favorecido por quemas periódicas.

Por otro lado, perturbaciones de poca intensidad no causan erosión severa del suelo y las condiciones microclimáticas más atenuadas favorecen la regene-

ración del bosque a partir del banco de semillas del suelo orgánico superficial. La lluvia de semillas encuentra bajo esta situación una gran diversidad de micrositios seguros para el establecimiento de las plántulas (Figura 12). El chusque (*Ch. scandens*) puede presentarse en las dos situaciones como un elemento controlador del proceso regenerativo. Un aspecto hasta ahora inexplorado para los bosques Altoandinos lo constituye la función que desempeña la brioflora en la regeneración. La evolución ha otorgado a los briófitos y líquenes sistemas fisiológicos y secundariamente morfológicos, que les permite explorar nichos en los que ocurren cambios bruscos de humedad y temperatura (GRIFFIN, 1970). El estrato briofítico incide sobre la estructura del suelo orgánico y el banco de semillas.

Aún existen numerosos vacíos en el conocimiento de la ecología de los bancos de semillas y el funcionamiento de la regeneración de los ecosistemas Altoandinos. Se requiere desarrollar muestreos periódicos y a largo plazo para establecer la ritmicidad y composición de las especies que forman bancos de semillas, determinar cual es el aporte de la lluvia de semillas "*in situ*" y de las comunidades adyacentes, determinar cuáles son los mecanismos que disparan o inhiben la germinación de las semillas en el suelo y cómo responde el banco de semillas a los diferentes tipos de perturbación.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su agradecimiento al doctor HERNAN CARDOZO y al doctor LUIS EDUARDO MORA OSEJO, profesores del departamento de Biología de la Universidad Nacional por la dirección del trabajo de grado y por el préstamo de equipos y laboratorio respectivamente, al Jardín Botánico "José Celestino Mutis", a su Junta Directiva y a su Directora TERESA ARANGO BUENO, y al doctor FRANCISCO SANCHEZ HURTADO, por la financiación y apoyo logístico, a los biólogos EDGAR LINARES del Jardín Botánico, por la determinación de las plantas criptogamas y a ORLANDO VARGAS de la Unidad de Sistemática y Ecología de la Universidad Javeriana por la revisión y críticas al manuscrito, a la doctora CLARA CHAMORRO del departamento de Biología de la Universidad Nacional y a MYRIAM BENDEK del Instituto Geográfico Agustín Codazzi por las sugerencias para el análisis de suelos, a PILAR BERMUDEZ, por el equipo fotográfico y finalmente a OLGA MONTENEGRO, HUGO LOPEZ, MIGUEL MURCIA y HERNANDO ARENAS por la colaboración y apoyo en el trabajo de campo.

BIBLIOGRAFIA

- ARENAS, S.H. 1988. Producción y descomposición de hojarasca en un bosque nativo y un bosque de *Eucalyptus* en la región de Monserrate. Colombia. Tesis, Universidad Nacional de Colombia, Santafé Bogotá.

- BERNAL, C.A. & A.G. FIGUEROA. 1980. Estudio ecológico comparativo, de la entomofauna en un bosque Altoandino y un páramo localizado en la región de Monserrate, Santafé de Bogotá. Tesis, Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá.
- BOSCH, R. & C. VASQUEZ-YANES. 1985. Estudio preliminar de la viabilidad natural de las semillas de *Cecropia obtusifolia* y de los factores ambientales que la modifican. En: Gómez-Pompa A. y S. del Amo (Eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México, II. pp. 255-265.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1979. Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales. Edt. Blume. Madrid. 820 p.
- CLARK, D.A. & D.B. CLARK. 1987. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en un bosque muy húmedo tropical. Aspectos teóricos y prácticos. En: Clark, D.A., R. Dirzo y N. Fetcher (Eds.). Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos. Rev. Biol. Trop. 35 (Supl. 1): 41-54.
- CORTES, L. A. 1982. Taxonomía de suelos. Instituto Geográfico "Agustín Godazzi". Santafé de Bogotá.
- CHEKE, A.S., W. NANAKORN & C. YANKOSES. 1979. Dormancy and dispersal of seeds of secondary forest species under the canopy of a primary tropical rain forest in Northern Thailand. Biotropica. 11(2): 88-95
- CHIPPENDALE, H. G. & W. E. J. MILTON. 1934. On the viable seeds present in the soil beneath pastures. J. Ecol. 22: 508-531.
- DE FORESTA, H. & M. F. PREVOST. 1986. Vegetation pionniere et Granines du sol en Foret Guyanaise. Biotropica 18 (4): 279-286.
- DIAZ, D. L. & M. V. MENDOZA. 1989. Flujo de biogeoelementos en un ecosistema de Bosque Altoandino, Cundinamarca, Colombia. Tesis, Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá.
- DONOSO, C.; B. ESCOBAR & J. URRUTIA. 1985. Estructura y estrategias regenerativas de un bosque virgen de Ulmo (*Eucryphia cordifolia* Cav.) - Tepa (*Laurelia philippiana* Phil.). Looser en Chiloé, Chile. Rev. Chilena de Historia Natural. 58:171-186.
- ECHEVERRI, R. et al. 1982. Plan de ordenación de las cuencas hidrográficas de los ríos San Francisco y San Cristóbal. Informe Técnico de Delsa Ltda.
- GARCIA, M. R. 1987. Edafofauna del bosque Altoandino en una región de Monserrate. Tesis, Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá.

- GOMEZ-POMPA, A. & C. VASQUEZ-YANES. 1985. Estudios sobre la regeneración de las selvas cálido-húmedas de México. En: Gómez-Pompa, A. y del Amo, S. (Eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México II, pp. 1-25.
- GRANSTROM, A. 1982. Seed banks in five boreal forest stands originating between 1910 and 1963. *Can. J. Bot.* 60 (9): 1815-1821.
- GRIFFIN, D. 1979. Briofitos y líquenes de los páramos. En: Salgado-Labouriau (eds). El medio ambiente páramo. Centro de estudios avanzados. Venezuela. pp. 79-88.
- GRIME, P. J. 1982. Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. Edt. Limusa. México.
- GUARIGUATA, R. M. & A. AZOCAR. 1988. Seed bank dynamics and germinations ecology in *Espeletia timotensis* (Compositae) an Andean giant rosette. *Biotropica* 20 (1): 54-59.
- GUEVARA, S. & A. GOMEZ-POMPA. 1972. Seed from surface soils in a tropical region of Veracruz, Mexico. *J. of the Arnold Arboretum*. 53(3): 312-335.
- GUEVARA, S. & GOMEZ-POMPA. 1983. Determinación del contenido de semillas en muestras del suelo superficial de una selva tropical de Veracruz, México. En: A. Gómez-Pompa et al. (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Compañía Editorial Continental. S.A. México. pp. 203-232.
- HALL, B. J. & M. D. SWAINE, 1980. Seed stocks in Ghanaian forest soils. *Biotropica* 12(4): 256-263.
- HARPER, L. J. 1982. Population Biology of Plants. Academic Press. New York.
- HILL, M. O. & P. A. STEWENS, 1981. The density of viable seeds in soils of forest plantations in Britain. *J. of Ecol.* 69: 693-709.
- HOPKINS, S. M. A. & W. GRAHAM. 1983. The species composition of soil seed banks beneath lowland tropical rain forests in North Queensland, Australia. *Biotropica* 15 (2): 90-99.
- JANZEN, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
- KELLMAN, M. C. 1970. The viable seed content of some forest soil in coastal British Columbia. *Can. J. Bot.* 48: 1383-1385.

- MALAGON, S. 1988. Estimación de algunos porcentajes poblacionales de la fauna de pequeños mamíferos en la región de Monserrate. Tesis, Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá.
- MOORE, M. J., & R. W. WEIN. 1977. Viable seed populations by soil depth and potential site recolonization after disturbance. *Can. J. Bot.* 55: 2408-2412.
- MORGAN, P. & L. F. NEUENSCHWANDER. 1988. Seed-bank contributions to regeneration of shrub species after clearcutting and burning. *Can. J. Bot.* 66: 169-172.
- NUMATA, M. 1984. Analysis of seeds in the soil. In: R. Kanapp (Ed.). *Sampling methods and taxon analysis in vegetation science.* pp. 161-169.
- OLMSTED, N. W. & S. D. CURTIS. 1947. Seeds of the forest floor. *Ecology* 28: 49-52.
- PUTZ, E. F. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panamá. *Ecology* 64 (5): 1069-1074.
- SALAMANCA, N. 1988. Contribución a la edafofauna del páramo de Monserrate, Hacienda Santa Bárbara. Tesis, Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá.
- SANCHEZ, P. A. 1981. Suelos del trópico, características y manejo. Traducido por Edilberto Camacho. San José, Costa Rica. IICA. Serie de libros y materiales educativos No. 48, 660 p.
- SEVINK, J. & J. M. LIPS. 1987. Humus forms, Humus description, sampling. Documento de discusión presentado al grupo de trabajo sobre unificación de metodologías en las áreas de trabajo del Proyecto Tropenbos. (mimeografiado).
- SMITH, H. 1973. Light quality and germination: Ecological implication. In: W. Heydecker (Ed.). *Seed Ecology.* London. pp. 463-480.
- STURM, M. & A. ABOUCHAAR. 1981. Observaciones sobre la ecología del páramo andino de Monserrate-Colombia. *Caldasia* 13 (62): 223-256.
- THOMPSON, K. 1978. The occurrence of buried viable seeds in relation to environmental gradients. *J. of Biogeography.* 5: 425-430.
- UHL, C.; H. CLARK & P. MAQUIRINO. 1982. Successional patterns associated with slash and burn agriculture in upper Rio Negro region of the Amazon Basin. *Biotropica* 14: 249-254.

- VAN DER VALK, A. G. & C.B. DAVIS. 1978. The role of seed bank in the vegetation dynamics of prairie glacial marches. *Ecology* 59 (2): 322-335.
- VARGAS, J. O. 1986. Estudios ecológicos en un relicto de bosque de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granatensis* en la región de Monserrate. PEREZ-ARBELAEZIA 1 (5): 337-356.
- VARGAS, J. O. & S. ZULUAGA. 1980. Contribución al estudio fitoecológico de la región de Monserrate. Tesis de Grado, Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá.
- _____. 1985. La vegetación del páramo de Monserrate, En: *Ecología de los páramos andinos. Una visión preliminar integrada*. H. Sturm y O. Rangel (Eds.) Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Biblioteca José Jerónimo Triana. Santafé de Bogotá.
- VASQUEZ-YANES, C. 1983. Estudios sobre la ecofisiología de la germinación en una zona cálido-húmeda de México. En: A. Gómez-Pompa (Eds.) *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Compañía Editorial Continental S.A. México. pp. 179-373.
- WHITMORE, T. C. 1989. Canopy gaps and two major groups forest trees. *Ecology* 70(3): 536-538.
- YOUNG, R. K.; J. J. EWEL & B. J. BROWN. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Vegetation* 71: 157-173.