

CARACTERIZACIÓN TEMPORAL DE LA LLUVIA DE SEMILLAS EN UN BOSQUE NUBLADO DEL CERRO DE MAMAPACHA (BOYACÁ - COLOMBIA)

por

María Fernanda Rodríguez-Santamaría¹, Johanna María Puentes-Aguilar¹ & Francisco Cortés-Pérez²

Resumen

Rodríguez-Santamaría, M.F., J.M. Puentes-Aguilar & F. Cortés-Pérez: Caracterización temporal de la lluvia de semillas en un bosque nublado del cerro de Mamapacha (Boyacá - Colombia). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **30** (117): 619-624, 2006. ISSN 0370-3908.

Se evaluó la variación temporal de la lluvia de semillas en un bosque de niebla del cerro de Mamapacha en el departamento de Boyacá (Colombia). Se instalaron 16 parcelas, cada una de 25 x 25 m cubriendo un área total de 1 ha. En cada parcela se colocaron 5 trampas con una superficie de recolección de 1.25 m². El material vegetal fue colectado mensualmente durante siete meses, periodo que incluye la época seca y la época lluviosa. Se contabilizó un total de 51489 semillas distribuidas en 18 familias, 16 géneros, 10 especies y 6 no identificadas. La lluvia de semillas estuvo representada por los árboles del dosel dominantes, aunque también se encontró una gran abundancia de semillas de la familia Orchidaceae. Las ocho especies más representativas fueron: *Miconia* sp., Orchidaceae, *Weinmannia* sp., Asteraceae sp.2, *Clusia* sp., Asteraceae sp.3, Asteraceae sp.1 y *Brunellia occidentalis*. La mayor cantidad de semillas se presentó finalizando la época seca (febrero y marzo), y la menor en plena época lluviosa (agosto), demostrando que la lluvia de semillas se encuentra influenciada por las condiciones climáticas de la región.

Palabras clave: Lluvia de semillas, variación temporal, bosque nublado, Boyacá.

Abstract

The temporary variation of seed rain was evaluated in a cloudy forest of the Mamapacha hill in the state of Boyacá (Colombia). They settled 16 plots of 25 x 25 m. each one, covering a total area of 1 ha. In each plot, 5 traps were placed with a surface of harvest of 1.25 m². The vegetable material was collected monthly during seven months. 51489 seeds were counted distributed in 17 families,

¹ Grupo de Estudios en Sistemas Andinos – GESA. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia – Tunja. Correo electrónico: frodriguez@tunja.uptc.edu.co, johannapuentes@hotmail.com

² Grupo Ecología de Bosques Andinos Colombianos – EBAC. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia – Tunja. Correo electrónico: frcortes2001@yahoo.com

14 genus, 9 species and 7 unidentified. The seed rain was represented by the trees of the dominant canopy, although a great abundance of seeds of the family Orchidaceae was also found. The eight more representative morphospecies were: *Miconia* sp., Orchidaceae, *Weinmannia* sp., Asteraceae sp. 2, *Clusia* sp., Asteraceae sp. 3, Asteraceae sp. 1 and *Brunellia occidentalis*. The biggest quantity of seeds was presented concluding the dry time (February and March), and the minor in full rainy time (August), demonstrating that seed rain is influenced by the weather conditions of the region.

Key words: Seed rain, temporary variation, cloudy forest, Boyacá.

Introducción

La entrada de semillas en un ambiente está determinada por la lluvia de semillas, la cual es influenciada por la fenología de las especies y por la producción estacional de las semillas (Penhalver & Matovani, 1997). La degradación de un ecosistema disminuye la disponibilidad de semillas y consecuentemente, la calidad ambiental de un área, ya que esta disponibilidad es fundamental para el desarrollo de un bosque (Martínez-Ramos & Soto-Castro, 1993).

Parece ser que en áreas intervenidas la cantidad y composición de semillas llegan a ser muy diferentes, debido a la influencia de factores externos como: la composición y estructura de la vegetación del sitio, fenología de la fructificación, dispersión, impacto de los vientos que puede acelerar la caída de semillas y el grado de aperturas en el bosque (presencia de claros) (Chapman & Chapman, 1997; Foster & Graham, 1987; Giraldo, 1993; Zapp, 2000).

Las semillas son la mayor fuente de propagación para la regeneración avanzada de bosques, constituyendo así, un enorme potencial para la conservación y manejo de los recursos naturales (Martínez-Ramos & Soto-Castro, 1993; Clark *et al.*, 2001; Zonforlin-Martini, 2002). Esta regeneración de especies de plantas en los bosques, se debe a la entrada de propágulos desde la lluvia de semillas (Álvarez-Buylla & García-Barrios, 1991; Loiselle *et al.*, 1996), siendo ésta un aporte permanente al suelo, influyendo así en la regeneración inmediata o futura, dependiendo de su capacidad para germinar inmediatamente o entrar a formar el banco de semillas según sus latencias (Garwood, 1992), periodos de viabilidad (Giraldo, 1993), dispersión, rangos y mecanismos de depredación (Montenegro & Vargas, 2000; Schupp *et al.*, 1989)

Es conocido que cualquier área está sujeta a continuos flujos de semillas y esporas (Wagner, 1965; Harper, 1977), por lo tanto, su conocimiento es importante para entender la dinámica de cambio en las comunidades de

plantas (Peart, 1989; Molau & Larsson, 2000), razón por la cual los ecólogos han estado mucho tiempo interesados en medir la lluvia de semillas (Foster & Graham, 1987) siendo ésta, uno de los factores más importantes para determinar los patrones sucesionales (Wagner, 1965).

De acuerdo con Zimmerman *et al.*, (2000) y Cubiña & Aide (2001) el aporte de semillas puede ser el factor más limitante para la restauración natural de un área degradada. La sobrevivencia y dinámica de los bosques depende en gran parte del aporte de semillas determinado por la lluvia de semillas, consecuencia de la composición florística y de sus vecinos, de la variación espacial y temporal de propágulos y del comportamiento de los dispersores de semillas. Así, evaluar la disponibilidad de semillas y los factores que la determinan, es fundamental para prever la necesidad de determinadas intervenciones adicionales en áreas de recuperación permitiendo con esto, la optimización en el desarrollo de las actividades de restauración.

En Colombia son escasos los datos de taxonomía, morfología, fenología y ecología de las semillas. Es necesario comprender la forma en que las presiones selectivas afectan los patrones de regeneración de las plantas, y la forma en que las características de las semillas influyen en los procesos de dispersión, colonización y establecimiento de plántulas (Dalling, 2002). Los trabajos realizados en ecología de semillas en ecosistemas de alta montaña son pocos. Principalmente se han enfocado en el banco de semillas en páramo y pastizales, como los estudios de Jaimes & Rivera (1991); Posada & Cárdenas (1999) y Núñez & Pabón (2002). En cuanto a lluvia de semillas, en los últimos años ha tomado especial importancia con el fin de evaluar las estrategias de regeneración natural de las plantas frente a disturbios, como en los trabajos de Díaz & Vargas (2004) y Ramos *et al.* (2001).

El objetivo de este estudio fue caracterizar la lluvia de semillas con el fin de establecer si existe estacionalidad en la entrada de semillas, y si ésta es influenciada por las condiciones climáticas de la región.

Materiales y métodos

Área de estudio

La serranía de Mamapacha se encuentra localizada al suroccidente del departamento de Boyacá (05°11'19"N y 73°17'01"W), a una altura de 3277 m. Comprende un área total de 27511 Ha (9700 corresponden a bosques y 17811 a páramo) (Rubio, 1996). El clima de la región se caracteriza por una época lluviosa (abril a noviembre) y una época seca (diciembre a marzo), con una precipitación media anual de 2071.9mm (Rocha, *en prensa*). Se encuentran 26 especies distribuidas entre las que se destacan: *Clusia multiflora*, *Weinmannia silvatica*, *Brunellia occidentalis*, *Miconia* cf. *cundinamarcensis* y *Geissanthus* sp. (Sánchez & Vega, 2002).

Se trabajó en una hectárea de bosque caracterizado por ser homogéneo y estar dominado por el estrato arbóreo, con alturas que no sobrepasan los 18 metros y áreas basales relativamente grandes. El área se dividió en 16 parcelas, cada una con un área de 625 m² (25m x 25m) siguiendo la metodología propuesta por Martínez-Ramos & Soto-Castro (1993). En cada parcela se colocaron aleatoriamente cinco trampas con forma piramidal invertida y una superficie de recolección de 1.25 m² (50 cm x 50 cm de lado) (Dalling *et al.*, 1998; Clark *et al.*, 2001; Sánchez & Vega, 2002) a una altura de 1.5 m del suelo - en total se muestreó un área de 20 m². En la base de cada trampa se colocó un recipiente de 15 cm de profundidad y 6 cm de diámetro, al cual se le hicieron orificios laterales como sistema de drenaje, cubiertos por un velo que sirve de tamiz para evitar el posible escape de semillas (Foster, 1992).

El material vegetal recolectado en las trampas, se recogió mensualmente en bolsas de papel. Adicionalmente, se recolectaron ejemplares botánicos que se encontraban en flor y fruto, con el fin de extraer sus semillas y crear una colección de referencia para facilitar la determinación de las semillas halladas en las trampas. Las muestras fueron examinadas bajo estereoscopio registrando la cantidad de semillas por especie de cada una de las trampas. A partir del número total de semillas por especie durante cada mes, se halló el número de semillas por metro cuadrado, la abundancia y la frecuencia relativa. Con el índice de similaridad de Jaccard se estimaron las diferencias en la composición de especies durante los meses.

Resultados y discusión

Durante un periodo de siete meses se colectaron 51489 semillas, de las cuales el 80% se determinaron a nivel de familia, género o especie (Tabla 1). La mayor cantidad de

Tabla 1. Abundancia absoluta de las semillas colectadas en un bosque nublado del cerro de Mamapacha (Boyacá, Colombia)

Familia/Especie	Abundancia Absoluta
ALSTREMERIACEAE <i>Bomarea floribunda</i>	3
ASTERACEAE	
ASTERACEAE sp.1	1358
ASTERACEAE sp.2	5775
ASTERACEAE sp.3	1386
ASTERACEAE sp.4	2
ASTERACEAE sp.5	24
BEGONIACEAE <i>Begonia urtica</i>	14
BROMELIACEAE <i>Puya</i> sp.	13
BRUNELLIACEAE <i>Brunellia occidentalis</i>	682
CLUSIACEAE <i>Clusia</i> sp.	3523
CUNNONIACEAE <i>Weinmannia</i> sp.	6544
ERICACEAE ERICACEAE sp.1	54
CHLORANTHACEAE <i>Hedyosmum bonplandianum</i> <i>Hedyosmum colombianum</i>	92 169
MELASTOMATACEAE <i>Miconia</i> sp.	22954
MYRSINACEAE <i>Myrsine coriacea</i> <i>Myrsine dependens</i>	6 1
MYRTACEAE <i>Myrciantes</i> sp.	1
ORCHIDACEAE ORCHIDACEAE sp.	8490
ROSACEAE <i>Rubus</i> sp.	3
RUBIACEAE <i>Palicourea aschersonianoides</i> <i>Relbunium hypocarpium</i>	2 2
SOLANACEAE <i>Solanum</i> sp.	2
SYMPLOCACEAE <i>Symplocos</i> sp.	2
WINTERACEAE <i>Drimys granadensis</i>	7
INDETERMINADAS	382

semillas se encontró en los meses de febrero (13470) y marzo (15154) coincidiendo con la época seca. En los siguientes meses hubo una disminución significativa en la caída de semillas, siendo julio y agosto (época de mayor precipitación) donde se encontró la menor cantidad (2804 y 2624 respectivamente) (Figura 1)

La lluvia de semillas estuvo representada principalmente por las familias Melastomataceae (44,5%) y Orchidaceae (16,5%). Según **Sudgen** (1982), **Foster** (1992) y **Dalling et al.** (1998), estas dos familias producen gran cantidad de semillas muy pequeñas y son fácilmente dispersadas por el viento. En el bosque nublado de Mamapacha, las semillas de *Miconia* sp. (Melastomataceae) fueron las más abundantes (contienen entre 30 y 90 semillas por fruto); sin embargo, esta especie no es dominante de la vegetación del bosque.

Weinmannia sp. también presentó una alta abundancia de semillas (12,7%) debido a que es una de las especies dominantes del bosque. Produce continuamente frutos con 3 a 6 semillas muy pequeñas, las cuales poseen pelos que le permiten dispersarse fácilmente por la acción del viento. **Díaz & Vargas** (2004), reportan que *Weinmannia tomentosa* fue la única especie del bosque altoandino que se dispersó hacia pastizales abandonados. Esto indica que la morfología de estas semillas les permite dispersarse a grandes distancias.

De la familia Asteraceae se encontraron cinco morfoespecies, de las cuales tres aportaron una cantidad significativa de semillas a pesar de no formar parte de la vegetación dominante de la zona (Asteraceae sp.2, 11,2%; Asteraceae sp.3, 2,7%; y Asteraceae sp.1, 2,6%). Quizá la participación de estas especies se deba a que la morfología de sus semillas les permite dispersarse fácilmente por la acción del viento.

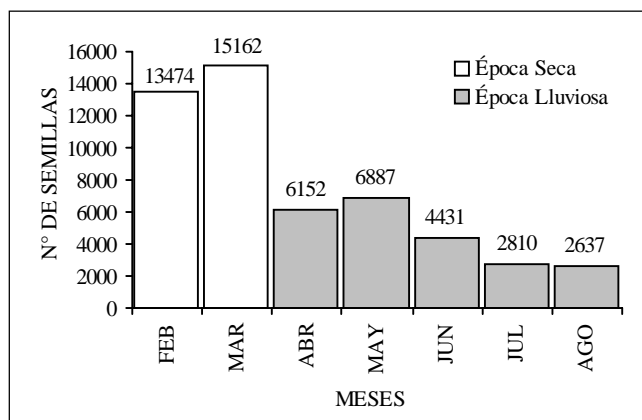


Figura 1. Total de semillas recolectadas por mes en un área de 20m² en un bosque nublado del cerro de Mamapacha (Boyacá, Colombia).

Teniendo en cuenta la composición de la vegetación, se encontraron semillas de cinco especies inmigrantes. Tres pertenecen a la zona de páramo: *Puya* sp., *Symplocos* sp. y Ericaceae (**Rangel**, 2000). Las dos restantes, *Solanum* sp. y *Myrciastes* sp. son propias de bosque. Probablemente fueron dispersadas por aves, mamíferos y/o viento desde bosques vecinos (**Cavelier & Tobler**, 1998). Esto concuerda con los estudios realizados por **Peart** (1989); **Martínez-Ramos & Soto-Castro** (1993); **Walker & Neris** (1993); **Chapman & Chapman** (1997); **Molau & Larsson** (2000) y **Sánchez & Vega** (2002), que encontraron que las especies inmigrantes fueron menos abundantes comparadas con las especies locales. Sin embargo, no siempre la lluvia de semillas refleja la vegetación del sitio (**Denslow & Gómez**, 1990).

Se reporta una significativa variación temporal de la lluvia semillas (Figura 1), al igual que en los estudios realizados por **Foster** (1992); **Dalling et al.** (1998); **Loiselle et al.** (1996); **Martínez-Ramos & Soto-Castro** (1993); **Walker & Neris** (1993); **Jackson** (1981); **Giraldo** (1993); **Zapp** (2000); **Houle** (1998) y **Shibata & Nakashizuka** (1995). Estas fluctuaciones a nivel temporal influyen en la abundancia de vertebrados frugívoros y depredadores de semillas (**Ramírez & Arroyo**, 1987; **Horvitz & Schemske**, 1986; **Chidumayo**, 1997), pues los patrones estacionales de fructificación definen la variación temporal en el flujo de semillas. Esto es fundamental para determinar la población potencial de un hábitat particular (**Grombone-Guaratini & Ribeiro-Rodrigues**, 2002).

La caída de semillas fue seis veces mayor en marzo (época seca) que en agosto (época lluviosa). Esto demuestra una significativa influencia climática, al igual que lo reportado por **Jackson** (1981); **Walker et al.** (1986), **Sánchez & Vega** (2002), **Díaz & Vargas** (2004), **Montenegro & Vargas** (2000) y **Ramos et al.** (2001).

Este comportamiento de liberar las semillas en diferentes épocas climáticas, puede deberse a que las plantas buscan evitar la competencia inter e intraespecífica para garantizar su éxito reproductivo. En *Clusia* sp., por ejemplo, se observó que presenta semillas que germinan inmediatamente después de su dispersión. **Ramos et al.** (2001) encontraron que en bosques altoandinos de Monserrate, el Granizo y Neusa-Laureles, *C. multiflora* y *Weinmannia tomentosa* tienen un bajo tiempo de residencia en el suelo. Esto permite afirmar que la lluvia de semillas de *Clusia* sp. varía temporalmente mes a mes, pero la variación anual no es tan pronunciada si se compara con los resultados obtenidos por **Sánchez & Vega** (2002) en el mismo bosque.

Nueve especies presentaron semillas durante todo el periodo de muestreo: *Miconia* sp., Orchidaceae, *Wein-*

mannia sp., *Clusia* sp., *Brunellia occidentalis*, Asteraceae sp.1 y sp.2, *Hedyosmum colombianum* y Morfoespecie 3, con picos de mayor liberación en distintas épocas. Por el contrario, hay semillas que solo aparecieron en uno de los meses, por ejemplo: Asteraceae sp.4 y sp.5, *Bomarea* sp., *Myrciantes* sp., *Myrsine dependens*, *Palicourea aschersonianoides*, *Relbunium hypocarpium*, *Solanum* sp., *Symplocos* sp. y las morfoespecies 2, 5 y 8. Esto puede ser porque algunas semillas provienen de otros bosques por la acción de agentes dispersores o porque las plantas parentales presentan diferencias en su ciclo fenológico.

El índice de similaridad de Jaccard indicó diferencias en la abundancia de la lluvia de semillas, mostrando dos grupos claramente separados (Figura 2). El primero conformado por febrero y marzo (época seca - Grupo A) y el segundo por los meses de abril a agosto (época de mayor precipitación - Grupo B). Estas diferencias temporales en la lluvia de semillas pueden ser atribuidas a las variaciones estacionales en los patrones fenológicos y de dispersión presentes en la zona. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en cuanto a la composición de especies de la lluvia de semillas en los dos periodos estudiados. En otros bosques de niebla como en la Reserva Natural la Planada, donde se tuvo en cuenta la presencia/ausencia de las especies, también se reporta la mayor cantidad de especies durante la época seca, que allí corresponde al mes de julio (Giraldo, 1993).

Los estudios sobre patrones temporales y espaciales en la lluvia de semillas son escasos. Aún así la lluvia de semillas junto con el banco de semillas y otros procesos como dispersión, germinación, reclutamiento y predación, representan un importante componente de las comunidades de plantas. La comprensión de su dinámica en una escala espacial y temporal es esencial para la recuperación, manejo y conservación de áreas degradadas por factores naturales y/o antrópicos.

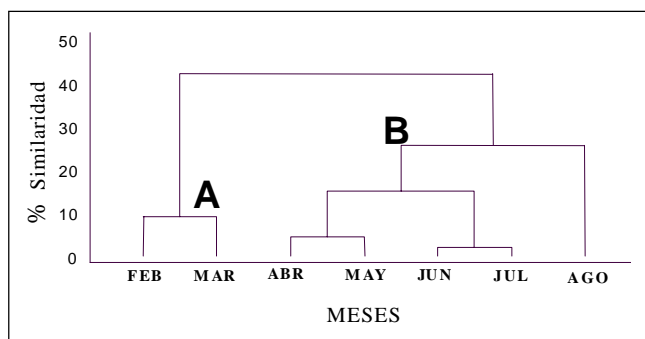


Figura 2. Índice de Similaridad de Jaccard para los siete meses de muestreo en un bosque nublado del cerro de Mamapacha (Boyacá, Colombia).

Finalmente, los resultados permiten afirmar que en el bosque estudiado, el comportamiento fenológico de las especies presentes varía de un año a otro; pues un número importante de especies permanecieron en estado vegetativo y no aportaron semillas. Por lo tanto, para lograr caracterizar la lluvia de semillas de este ecosistema, se requiere extender el trabajo de recolección de muestras durante varios años y ampliar las observaciones a otros aspectos que probablemente disparan mecanismos endógenos en las plantas y las inducen a florecer, fructificar y producir semillas.

Agradecimientos

Agradecemos a la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, en especial al Grupo de Estudios en Sistemas Andinos y el grupo de Ecología de Bosques Andinos Colombianos, por el apoyo brindado durante el desarrollo del estudio. También al propietario de la reserva de Mamapacha, Dr. Osman Roa y sus empleados quienes apoyaron la gestión en campo.

Bibliografía

- Alvarez-Buylla, E. & R. García-Barrios. 1991. Seed and forest dynamics: a theoretical framework and an example from the Neotropics. *American Naturalist*, 137(2): 133-154.
- Cavelier, J. & A. Tobler. 1998. The effect of abandoned plantations of *Pinus patula* and *Cupressus lusitanica* on soils and regeneration of a tropical montane rain forest in Colombia. *Biodiversity and Conservation*, 7(3): 335-347.
- Chapman, C. & L. Chapman. 1997. Forest regeneration in logged and unlogged forest of Kibale National Park, Uganda. *Biotropica*, 29(4): 396-412.
- Chidumayo, E. 1997. Fruit production and seed predation in two Miombo Woodland trees in Zambia. *Biotropica*, 29(4): 452-458.
- Clark, C.; J. Poulsen & V. Parker. 2001. The role of arboreal seed dispersal groups on the seed rain of a Lowland Tropical Forest. *Biotropica* 33(4): 606-620.
- Cubiña, A. & T.M. Aide. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* 33(2): 260-267.
- Dalling, J.; M. Swaine & N. Garwood. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology*, 79(2): 564-578.
- Dalling, J. 2002. Ecología de semillas. En: Guariguata M & G. Kattan (Ed). *Ecología y conservación de bosques Neotropicales*. Ediciones LUR. Costa Rica.
- Denslow, J.S. & A.E. Gómez. 1990. Seed rain to treefall gaps in a neotropical rain forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(5): 642-648.
- Díaz, R. & O. Vargas. 2004. Variación espacio temporal de la lluvia de semillas en pastizales abandonados de Alta montaña tropical (Reserva forestal municipal de Cogua). *Acta Biologica Colombiana*, 9(2).

- Foster, L. & C. Graham.** 1987. A new sticky trap for monitoring seed rain in grasslands. *Journal of Range Management*, 40(4).
- Foster, R.** 1992. Ciclo estacional de caída de frutos en la isla de Barro Colorado. *En*: Leigh, E.G., Jr., R.A. Stanley & D.M. Windsor (Eds.). *Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. P 219-241
- Garwood, N.** 1992. Ciclo estacional de germinación de semillas en un bosque semicaducifolio tropical. *En*: Leigh E.G., Jr.; R.A. Stanley & D.M. Windsor (Eds.). *Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. P 243 - 255
- Giraldo, R.** 1993. Evaluación del banco de semillas y de la lluvia de semillas en bosque de niebla premontano de la reserva natural La Planada, Nariño, Colombia. Trabajo de Grado (Biólogo) Universidad de Antioquia, Facultad de Ciencias. Medellín.
- Grombone-Guaratini, M.T. & R.R. Rodrigues,** 2002. Seed bank and seed rain in a seasonal semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 18: 759-771
- Harper, J.** 1977. *Population biology of plants*. Academic Press. Londres. 892p.
- Horvitz, C. & D. Schemske.** 1986. Seed dispersal of a Neotropical Myrmecochore: variation in removal rates and dispersal distance. *Biotropica*, 18(4): 319-323
- Houle, G.** 1998. Seed dispersal and seedling recruitment of *Betula alleghaniensis*: Spatial inconsistency in time. *Ecology*, 79(3): 807-818
- Jackson, J.** 1981. Seed size as a correlate of temporal and spatial patterns of seed fall in a neotropical forest. *Biotropica*, 13(2): 121-130
- Jaimes, V. & D. Rivera.** 1991. Banco de semillas y tendencias en la regeneración natural de un bosque altoandino en la región de Monserrate (Cundinamarca, Colombia). *PÉREZ ARBELAEZIA* 3 (9).
- Loiselle, B.; E. Ribbens & O. Vargas.** 1996. Spatial and temporal variation of seed rain in a tropical lowland wet forest. *Biotropica*, 28(1): 82-95.
- Martínez-Ramos, M. & A. Soto-Castro.** 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical forest. *Vegetatio*, 108: 299-318
- Molau, U. & E. Larsson.** 2000. Seed rain and seed bank along an alpine altitudinal gradient in Swedish lapland. *Canadian Journal of Botany*, 78(6): 728-747.
- Montenegro, A. & O. Vargas.** 2000. Estrategias de dispersión y regeneración por bancos de semillas en dos comunidades de bosque altoandino (Embalse de San Rafael, La Calera - Cundinamarca). *Acta Biologica*, Vol 5 N° 2
- Núñez, M & M. Pabon.** 2002. Banco de semillas germinable en suelos de páramo en el Santuario de Flora y Fauna de Iguaque Boyacá. Tesis (Biólogo) Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. Tunja.
- Peart, D.** 1989. Species interactions in a successional grassland. I. Seed rain and seedling recruitment. *Journal of Ecology*, 77(1): 252-266
- Penhalver, E.F. & W. Matovani.** 1997. Floração e chuva de sementes em mata secundária em São Paulo, SP. *Revista Brasileira de Botânica*, 20(2): 205-220
- Posada, C. & C. Cárdenas.** 1999. Banco de semillas germinable de una comunidad vegetal de páramo sometida a quema y pastoreo (Parque Nacional Natural Chingaza). Trabajo de grado (Biólogo). Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias. Bogotá.
- Ramírez, N. & M. Arroyo.** 1987. Variación espacial y temporal en la depredación de semillas de *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae: Caesalpinoideae) en Venezuela. *Biotropica*, 19(1): 32-39.
- Ramos, C., M. García & E. Narbona.** 2001. Estrategias regenerativas de *Clusia multiflora*, *Drymis granadensis* y *Weinmannia tomentosa* en el Bosque altoandino. *Acta Biológica Colombiana*, 6(1).
- Rangel, O.** 2000. Flora: Espermatofitos. *En*: Rangel (Ed.). *Colombia diversidad Biótica III. La región de vida paramuna de Colombia*.
- Rubio, F.** 1996. Mamapacha: madre de las aguas y del bosque. *En*: Fundación ecosistemas andinos Ecoan (Eds.) *El páramo, ecosistema a conservar*. Bogotá.
- Sánchez, A. & V. Vega.** 2002. Lluvia de semillas en un bosque altoandino en una zona de la región de Mamapacha (Boyacá, Colombia). Trabajo de grado (Biólogo) Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.
- Shibata, M. & T. Nakashizuka.** 1995. Seed and seedling demography of four co-occurring *Carpinus* species in a temperate deciduous forest. *Ecology*, 76(4): 1099-1108.
- Schupp, E.W.; H.F. Howe; C.K. Augspurger & D.J. Levey.** 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology*, 70(3): 562-564.
- Sudgen, A.** 1982. Long-distance dispersal, isolation, and the cloud forest flora of the Serranía de Macuira, Guagira, Colombia. *Biotropica*, 14(3): 208-219.
- Wagner, R.** 1965. The annual seed rain of adventive herbs in a radiation damaged forest. *Ecology*, 46(4): 517-520.
- Walker, L. & L. Neris.** 1993. Posthurricane seed rain dynamics in Puerto Rico. *Biotropica*, 25(4): 408-418.
- Walker, L.; J. Zasada & F. Stuart.** 1986. The role of life history processes in primary succession on an Alaskan floodplain. *Ecology*, 67(5): 1243-1253.
- Zapp, M.C.** 2000. Evaluación de la lluvia de semillas en un bosque de niebla en el departamento de Risaralda, Colombia. Trabajo de grado (Biólogo) Universidad de los Andes. Bogotá.
- Zimmerman, J.K ; J.B. Pascarella & T.M. Aide.** 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology*, 8(4): 350-360.
- Zonforlin-Martini, A.M.** 2002. Estrutura e composição da vegetação e chuva de sementes em sub-bosque, clareiras naturais e área perturbada por fogo em floresta tropicval no sul da Bahia. Tese (Doutorado). Universidad Estadual de Campinas. Instituto de Biología. Campinas, SP.

Recibido el 17 de enero de 2005

Aceptado para su publicación el 2 de octubre de 2006