



GERMINACIÓN Y RECLUTAMIENTO DE *Clusia Spp.* (Linneo) EN UN BOSQUE MUY HÚMEDO TROPICAL COLOMBIANO FRAGMENTADO

Victor Camilo PULIDO BLANCO

Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (Colombia)
vpulido@corpoica.org.co

Aracely BURGOS AYALA

CIFE Fundación Universitaria Juan de Castellanos (Colombia)
aburgos@jdc.edu.co

Recibido: 6 de octubre del 2016

Enviado a evaluar: 10 de octubre del 2016

Aceptado: 13 de diciembre del 2016

RESUMEN

La fragmentación de bosques tropicales incrementa el tamaño de los bordes y crea gradientes microambientales entre zonas de un mismo fragmento (borde e interior), alterando las interacciones bióticas y abióticas necesarias para el establecimiento de las plantas. Después de procesos de fragmentación, los estadios juveniles de las plantas, tales como germinación y reclutamiento, son los más vulnerables y cruciales para el establecimiento de poblaciones. En este estudio se evaluó la incidencia de los bordes y del interior en un fragmento de bosque tropical sobre la germinación y reclutamiento de *Clusia spp.* naturalmente presentes, a lo largo de ocho transectos al interior y borde un fragmento. Se encontró mayor germinación y reclutamiento en borde que en interior del fragmento. Los resultados son atribuidos principalmente a una mayor disponibilidad de luz en el borde, debida a la pérdida de densidad del dosel por la muerte de árboles por embate del viento, y a una mayor concentración de nutrientes por ser esta una zona de amortiguamiento. No obstante, las variables actúan conjunta y simultáneamente complicando el análisis individual que se hace sobre ellas.

Palabras clave: Borde, interacciones bióticas, interior, fragmentación.

GERMINATION AND RECRUITMENT OF *Clusia Spp.* (Linneo) IN A TROPICAL FRAGMENTED AND VERY HUMID COLOMBIAN FOREST

ABSTRACT

Tropical forest fragmentation increases the size of the edges and make micro environmental gradients between zones of the same fragment (border and interior), altering biotic and abiotic interactions necessary for the establishment of plants. After fragmentation processes, the juvenile stages of plants, such as germination and recruitment are the most vulnerable and crucial for the establishment of populations. In this study, the incidence of the edges and the inside was evaluated in a fragment of tropical forest on the germination and recruitment of *Clusia spp.* naturally present along eight transects on the interior and edge of a fragment. higher germination and recruitment was found on the edge than on the inside of the fragment. The results are mainly attributed to increased availability of light at

the edge due to loss of canopy density over the death of trees by wind buffeting, and a higher concentration of nutrients too, as it is a buffer zone. However, variables act jointly and simultaneously complicating the individual analysis is done on them.

Keywords: Edge, biotic interactions, interior, fragmentation.

GERMINATION ET RECRUTEMENT DE *Clusia Spp.* (Linneo) DANS UNE FORÊT COLOMBIEN FRAGMENTÉ ET TRÈS HUMIDES TROPICAL

RÉSUMÉ

La fragmentation des forêts tropicales augmente la taille des bords et faire des gradients microenvironnementales entre les zones du même fragment (frontière et de l'intérieur), modifiant les interactions biotiques et abiotiques nécessaires à la mise en place de plantes. Après les processus de fragmentation, les stades juvéniles des plantes, telles que la germination et le recrutement sont les plus vulnérables et crucial pour la mise en place des populations. Dans cette étude, l'incidence des bords et l'intérieur a été évaluée dans un fragment de forêt tropicale sur la germination et le recrutement de *Clusia spp.* survenant naturellement le long de huit transects à l'intérieur de bord et un fragment. germination plus élevé et le recrutement a été trouvé à l'intérieur bord du fragment. Les résultats sont principalement attribuables à la disponibilité accrue de la lumière au niveau du bord en raison de la perte de la densité du couvert sur la mort des arbres par le vent buffeting, et une plus forte concentration de nutriments comme il est une zone tampon. Cependant, les variables agissent conjointement et simultanément compliquer l'analyse individuelle se fait sur eux.

Mots-clés: Bord, interactions biotiques, intérieur, fragmentation

1. INTRODUCCIÓN

Los bosques naturales del mundo han sufrido un proceso de deforestación sin precedentes el último siglo y con mayor intensidad en el nuevo milenio (Deikumah, J. *et al.*, 2014). Durante la década de los 90, la pérdida de bosques nativos alcanzó a 16 millones de hectáreas (ha) por año (FAO, 2002). Al mismo tiempo, las plantaciones forestales aumentaron en unos tres millones de ha por año, estimándose que la mitad de este aumento proviene de la deforestación y conversión de bosques nativos. En Colombia la reducción de bosque también ha sido dramática (Bustamente, R *et al.*, 2005). El bosque seco tropical ha sido reducido a 1200 kilómetros (km)² de una cobertura original de 80.000 km² (FAO, 2012); de los bosques de montaña, que son uno de los ecosistemas más amenazados del mundo sólo queda el 24,5% (Etter & van Wyngaarden, 2000). Su principal agente reductor ha sido la fragmentación (Cavelier & Viña, 1999) debido a causas principalmente antrópicas (Chen *et al.* 1993).

La fragmentación de bosques ocasiona la disrupción de un área continua en fragmentos más pequeños con distintos grados de aislamiento, lo cual modifica significativamente las interacciones bióticas-abióticas necesarias para la germinación de las plantas y el reclutamiento arbóreo, en comparación con las que existían en el bosque continuo (Zambrano *et al.*, 2014; Murcia, 1995; Saunders *et al.* 1991). Por ejemplo, la luz, la humedad y temperatura del aire aumentan en los fragmentos, mientras que la humedad del suelo decrece significativamente (Kapos, 1989; Murcia, 1995). Estos cambios pueden afectar las condiciones para la regeneración de las plantas. Ambientes más secos, luminosos y calurosos, como los que prevalecen en los fragmentos más pequeños, pueden inhibir la germinación

de semillas y crecimiento de plántulas de las especies de bosque (Chen *et al.* 1993). Con ello, la fragmentación alteraría significativamente la germinación y el reclutamiento arbóreo (Laurence *et al.* 1998a). Por tanto, el reclutamiento, "e.g.," tiende a disminuir más en un bosque fragmentado que en un bosque continuo (Castillo, 2005); tal como demostró Donoso (2003) y Burgos *et al.*, (2008) en *Nothofagus glauca* (Phil (Krasser, 1896) y *Cryptocarya alba* (Molina) en un bosque decíduo (Bustamante, R et alii, 2005).

La fragmentación también trae consigo la reducción de tamaño, por ende, un efecto del borde. El efecto de borde ocasiona cambios abióticos y bióticos que se originan a consecuencia de la yuxtaposición de dos tipos diferentes de hábitat (Gascon *et al.* 2000; Skole & Tucker 1993; Harris 1988; Yahner 1988). Murcia (1995) reconoció tres niveles de efecto de borde: 1) cambios abióticos inducidos por la presencia de un borde; 2) cambios biológicos de primer orden, causados directamente por la presencia de los cambios abióticos (deseccación, embate del viento, crecimiento de plantas); 3) interacciones biológicas superiores, tales como depredación, parasitación, competición, herbivoría, polinización biótica y dispersión de semillas, las cuales son consecuencia de los dos primeros. Los cambios abióticos ocurridos cerca de bordes incluyen disponibilidad reducida de humedad, temperaturas más extremas, radiación solar más alta y asonadas mayores del viento que en los interiores del bosque de fragmentos pequeños (Kapos, 1989).

De tal forma, se da una modificación abiótica derivada de la fragmentación y el efecto del borde, que modifica los procesos de germinación y regeneración arbórea, los cuales podrían determinar cambios de largo plazo en composición y estructura de los fragmentos remanentes (Laurence *et al.* 1997). Existe evidencia que los fragmentos serán incapaces de mantener la estructura original de la vegetación arbórea, pues, en general (Bustamante, R et alii, 2005), no todas las especies que actualmente sobreviven en los fragmentos se estarían reproduciendo exitosamente y, además, los fragmentos podrían ser invadidos por nuevas especies (Laurence *et al.* 1998).

La fragmentación de las selvas tropicales afecta severamente a los árboles de gran porte, sin embargo, su efecto sobre otros estadios y formas de vida de las plantas es poco conocido (Benítez, 1998). Se ha examinado cómo la producción de semillas y el reclutamiento de plantas jóvenes se ve afectado en bosques decíduos chilenos (Burgos *et al.*, 2008; Donoso *et al.* 2003; Bustamante & Castor, 1998; Bustamante & Grez 1995) e incluso en bosques tropicales brasileros (Caldato, 2003); sin embargo en Boyacá, Colombia, no hay ningún estudio que considere la germinación y el reclutamiento en ecosistemas tropicales fragmentados, concentrándose estos en ecosistemas de alta montaña como los páramos (Rodríguez *et al.* 2006), y en el escudo guayanés colombiano (Armentares & Villa, 2006).

Santa María, localizado al suroriente de Boyacá, Colombia, es un ejemplo de bosque tropical (Bmh-T, de acuerdo con el sistema de clasificación de Holdridge -Espinal & Montenegro, 1963), sin estudios sobre fragmentación, germinación y reclutamiento. Allí predomina *Clusia spp.*, (Linneo) género representativo de estos bosques, con gran preponderancia histórica en las sucesiones vegetales. La mayor parte de los bosques de la región boyacense -antes de su destrucción por ganadería y agricultura- fueron selvas de *Clusia spp.*, Higueras y Bromelias como dominantes, acompañadas de diferentes especies asociadas en cada segmento de los eco climas verticales y transversales (Salamanca - Grosso *et al.* 2014). Por

esto, esta investigación analizó el efecto de la fragmentación sobre la germinación y el reclutamiento de *Clusia spp* en borde e interior de un bosque muy húmedo tropical montano bajo del municipio de Santa María, Boyacá, Colombia.

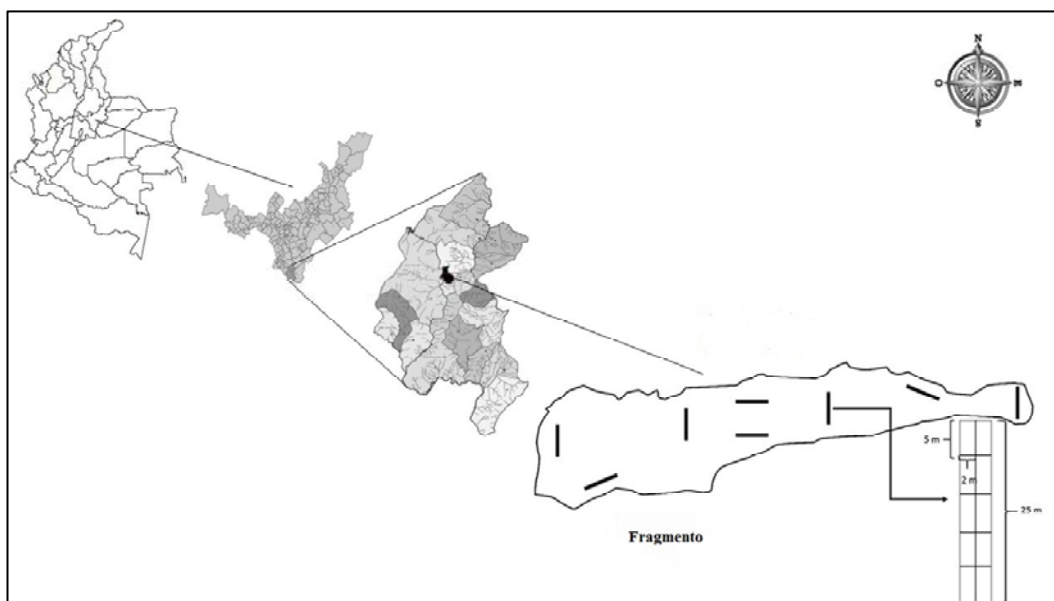
2. MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. El municipio de Santa María está localizado sobre la Cordillera Oriental, al suroriente del departamento de Boyacá, a 4°51'48"N y 73°16'04"O (Andrade, 2007). Esta área corresponde a un bosque muy húmedo tropical (Bmh-T) (Holdridge 1996; Espinal & Montenegro, 1963). Las zonas de vida principales son bosques muy húmedos tropicales, muy húmedos pre montano y muy húmedo montano bajo (Andrade, 2007). La temperatura media es de 24 °C y la precipitación media anual es de 4740 mm (Andrade, 2007), favorecida por los vientos alisios que provienen de los Llanos Orientales. La interacción de éstos con la topografía hace de la zona un enclave con alta humedad (Espinal & Montenegro, 1963). Hidrográficamente destacan los ríos Bata, Lengupá y Guavio.

Género de estudio. *Clusia spp* (Linneo), son árboles de follaje verde oscuro, hojas opuestas carnosas de borde entero, con limbo decurrente, flores carnosas con estigma pegajoso, bien desarrollado, fruto en cápsula con múltiples semillas. Es típico de bosques tropicales tanto montanos como pre móntanos y montano bajos (Salamanca - Grosso *et al.* 2014). *Clusia spp* se destaca como un elemento común de los bosques boyacenses (Salamanca - Grosso *et al.* 2014).

Diseño experimental. Para la fase de campo, en un fragmento de 15 hectáreas se realizaron ocho transectos de 20 por cuatro metros (m) subdivididos en ocho tramos de dos por cinco m, intercalados lateralmente (Villareal *et al.* 2004). Se ubicaron cuatro transectos al interior del fragmento, cada uno en dirección a cada punto cardinal, y cuatro en el borde, a 10 m de éste (Figura 1) (Murcia, 1995 y Laurance *et al.* 2000 sugieren que los efectos de borde tienden a desaparecer 50 o 100 m hacia el interior del bosque).

Figura 1. Ubicación de los transectos al borde e interior-centro del fragmento en el Municipio de Santa María, Boyacá, Colombia.



Fuente: Elaboración propia.

Se midió la humedad relativa, la temperatura ambiental, la temperatura del suelo y la cúpula solar. Se contó el número de semillas germinadas y plantas reclutadas de *Clusia* spp. por tramo y por transectos. Se consideró como "semilla germinada" aquella donde la plúmula, los cotiledones o estructuras posteriores fueron evidentes; y planta reclutada a aquella que tenía más de siete centímetros de altura.

En el laboratorio se promedió consecutivamente el número de semillas germinadas y plantas reclutadas de cada tramo y transecto del fragmento; luego se hizo la conversión a porcentaje. A través del software Mini Tab 14.0, se realizó el análisis de varianza correspondiente para diseño de bloques completos al azar con variables *ex post facto*, donde el porcentaje de semillas germinadas y plantas reclutadas fueron las variables respuesta por área (tratamiento) y según el punto cardinal muestreado (bloque). Posteriormente se realizaron análisis entre el porcentaje de semillas germinadas y plantas reclutadas con cada una de las variables micro climáticas medidas.

3. RESULTADOS

Individuos Muestreados. En total se encontraron 288 individuos (Tabla 1) correspondientes a 281 semillas germinadas (97.57%) y siete plantas reclutadas (2.43%). De este total, el 81.60% (235) de los individuos de *Clusia* spp se encontraron en los bordes, mientras que el 18.40% (53) correspondió al interior-centro del fragmento. De las 281 semillas germinadas, 229 (81.50%) se encontraron en los bordes y 52 (18.50%) en el interior centro del fragmento. De las siete plantas reclutadas halladas en el fragmento, 6 (85.71%) se encontraron en los bordes y una (14.29%) en el interior-centro.

Tabla 1. Relación del número de semillas germinadas y plantas reclutadas según el punto cardinal muestreado en borde e interior-centro del fragmento.

Ubicación	Borde		Interior-centro		Total	
	Germinada	Reclutada	Germinada	Reclutada	Germinada	Reclutada
Norte	76	5	17	1	93	6
Oriente	58	0	9	0	67	0
Sur	58	0	20	0	78	0
Occidente	37	1	6	0	43	1
Total	229	6	52	1	281	7
	235		53		288	

Fuente: Elaboración propia.

Borde versus Interior-Centro. Se obtuvieron diferencias significativas en el número medio de individuos de *Clusia* spp. hallados entre el borde analizado en conjunto (1) (media muestral=58.75) y el interior-centro (2) (media muestral=13.25; $F=44.60$, $p=0.007$, $n=2$). Los tratamientos sí tuvieron efecto sobre la germinación y el reclutamiento ($R-Sq=94.65\%$) (Tabla 2).

Tabla 2. Análisis de varianza de los tratamientos borde vs. interior-centro. Los bloques son los puntos cardinales. El análisis se hizo con un α del 5%.

Estado	- Ubicación		F	p	R-SQ
Germinación	más	Tratamiento	44.60	0.007	94.65%
reclutamiento,	Bordes vs.	Bloque	2.83	0.208	
Interior centro					
Germinación	Borde vs.	Tratamiento	51.67	0.006	95.27%
Interior centro		Bloque	2.93	0.201	
Reclutamiento en Borde		Tratamiento	1.74	0.278	74.25%
vs. Interior centro		Bloque	2.30	0.256	

Fuente: Elaboración propia.

Puntos Cardinales. No se halló diferencia significativa entre los puntos cardinales muestreados en cada área problema (borde e interior-centro) ($F=2.83$, $p=0.208$, $n=4$). Sin embargo, de las siete plantas reclutadas, cinco se encontraron al norte del borde, una al norte del centro y la última al occidente del borde (Tabla 1).

Germinación en Borde e interior centro. Fue significativo el número medio de semillas germinadas en el borde (1) (57.25) y el interior centro (2) ($F=51.67$, $p=0.006$), siendo mucho mayor en el borde la germinación. Los bloques no tuvieron incidencia en la variable respuesta. ($F=2.93$, $p=0.201$) (Tabla 2).

Reclutamiento en el borde y el interior centro. El reclutamiento no fue significativo entre borde (1.50) e interior centro (0.25) ($F=1.74$, $p=0.278$). Debido a las pocas plantas reclutadas halladas, los bloques y los tratamientos tienen poca incidencia en la variable respuesta ($R-Sq=74.25\%$) (Tabla 2). No obstante, en borde se encontraron 85.71% de las plantas reclutadas.

4. DISCUSIÓN

Los estados iniciales del ciclo de vida de las plantas son críticos para su establecimiento (Harper, 1977). Las semillas, por ejemplo, corresponden a los primeros estados que interactúan con las variables abióticas y bióticas, y esas interacciones pueden afectar el futuro de las poblaciones de plantas (Harper, 1977). La germinación de semillas y la emergencia de las plántulas también están directamente afectadas por las condiciones microclimáticas (Vallejo-Marín *et al.* 2006; Schelin *et al.* 2004; Powell & Powell, 1987; Harper, 1977; Janzen, 1970).

Los cambios microclimáticos cerca de los bordes, tales como humedad reducida, incremento en la intensidad lumínica y variación elevada de la temperatura, influyen cerca de 60 m hacia el interior del bosque (Kapos, 1989), y puede tener efectos negativos para las especies adaptadas a la humedad del centro oscuro del bosque (Lovejoy *et al.* 1986; Benitez-Malvido, 1998). Sin embargo, en bosques amazónicos se ha estimado que el efecto de borde influye al menos 300 m hacia el interior (Laurance *et al.* 2000; 1998; 1997). Las características microclimáticas contrastantes producen un gradiente ambiental desde el borde hacia el interior del fragmento. Así, la germinación y crecimiento de plántulas de *Clusia* spp. en el gradiente borde-interior está determinada por la fluctuación horizontal entre estas dos zonas del fragmento.

Los fragmentos pequeños a menudo se vuelven hiper-perturbados, delanteros para los cambios progresivos en composición florística, e incluso, los fragmentos más pequeños pueden consistir solo de hábitat de borde modificado (Kapos, 1989). Por ello, el tamaño del fragmento es un factor de primer orden para determinar los efectos del borde o del interior centro (Laurance *et al.*, 1998; Benítez - Malvido, 1998; Malcolm, 1994), pues puede que el fragmento sea tan pequeño que no exista heterogeneidad micro climática entre estas dos zonas (Kapos, 1989). En estudios de los efectos de borde es difícil separar los efectos de borde de los efectos de tamaño, porque en la mayoría de los casos el tamaño y el borde están fuertemente correlacionados (Moen & Jonsson, 2003). Por ello con un fragmento de 5 ha, es difícil concluir la causa de los cambios sin desconocer la muy posible interacción entre zonas del fragmento cuya proximidad sesga los datos.

Esta investigación establece mayor número y porcentaje de germinación y reclutamiento arbóreo de *Clusia* spp. en borde que en interior del fragmento, resultado que pareciera contrastar con las condiciones micro climáticas extremas del borde originadas por la fragmentación abrupta del bosque (Kapos, 1989; Murcia, 1995). Varios autores (Harms, 2000; Guariguata & Pinard, 1998; Medina, 1995) indican que el crecimiento de plántulas está directamente relacionado con el nivel de competencia por la luz y la cantidad de agua y minerales. Harms & Paine (2003) trabajando sobre el establecimiento de árboles tropicales hallaron que la luz es un factor importante en la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas. Wright *et al.* (1999), halló que las variaciones estacionales en la producción de frutas y semillas son favorecidas por las condiciones lumínicas. Esto se debe a que el primer efecto directo de la fragmentación es la pérdida de árboles por el aumento en la velocidad y embate del viento y la subsecuente abertura del dosel (Chen *et al.* 1999; Laurance *et al.*, 1998). El incremento abrupto en la mortalidad de árboles altera fundamentalmente la dinámica y la apertura del dosel (Ferreira & Laurance, 1997; Laurance *et al.* 1998), que pueda influenciar la población de árboles y la estructura, composición y diversidad florística del borde del fragmento (Hubbell & Foster, 1999; Denslow, 1980). A causa de esto, los bordes tiene mayor radiación solar y temperatura ambiental y del suelo que el interior de los fragmentos (Chen, 1999).

Esseen & Renhorn (1998) propusieron que la recuperación de la vegetación en los bordes es debida al incremento en la intensidad de luz cerca del borde. Esto es soportado por Renhorn (1997) quien encontró mayor crecimiento en dos líquenes foliosos trasplantados: *Lobaria pulmonaria* y *Platismatia glauca*, justo en el interior del borde que en el interior del fragmento, atribuyendo estos resultados a la mayor abertura del dosel en el borde. La composición de árboles del dosel del borde está altamente determinada por la luz y las condiciones microclimáticas que allí imperan, tanto que las especies tolerantes a la luz y a la desecación son más exitosas en este ambiente (Camargo & Kapos, 1995). Por ende, la mayor intensidad de luz pudo favorecer en gran medida el crecimiento y desarrollo de las semillas germinadas y plantas reclutadas de *Clusia* spp. en el borde que en el interior oscuro del fragmento, explicando el 81.60% de presencia de semillas germinadas y plantas reclutadas en los bordes. En Costa Rica, se demostró mediante el trasplante de plántulas en una gama de ambientes sometidos a diferentes intensidades de luz que la mortalidad es menor en sitios muy iluminados (Kobe, 1999).

Los claros de bosque proporcionan luz, condiciones de alta temperatura y son considerados como protagonistas en mantener la diversidad de árboles

en bosques tropicales (Denslow, 1980), aunque su importancia se discute (Hubbell *et al.* 1999; Schnitzer & Carson, 2001). Sin embargo, ciertas especies requieren la alta disponibilidad de luz de los claros de bosque para alcanzar el dosel (King, 1994). El género *Clusia* spp. presenta árboles marcadamente umbrófilos, y como muchas otras plantas, necesita en los primeros estadios de vida varias horas luz (hl) para su desarrollo, más teniendo en cuenta que es el único árbol neotropical con Metabolismo Ácido de las Crasuláceas CAM (Lüttge, 2006), por lo cual son imperativas varias hl ligadas a altas temperaturas que aseguran la dinámica del metabolismo (Brandon, 1967). Lo anterior refuerza que los efectos de temperatura están fuertemente ligados a los de luminosidad y estos a la sanidad fisiológica de la especie vegetal (Haag-Kerwer *et al.* 1992)

El agua y los nutrientes, por su parte, determinan mancomunadamente las condiciones para la emergencia de las plántulas y su posterior crecimiento. La disponibilidad de agua puede limitar la productividad a través de la producción de flores, como recurso o como señal ambiental (Augspurger, 1982; Wright, 1991). Se ha demostrado que la productividad aumenta en respuesta al incremento de nutrientes en bosques tropicales de montaña (Tanner *et al.* 1998). No obstante, es poco lo que se conoce sobre estas variables en bordes. Weathers *et al.* (2001) encontraron que los bordes funcionan tanto como trampas importantes de nutrientes y contaminantes de aire como concentradores eficientes de flujos de químicos por debajo del dosel. Estos flujos incrementados pueden tener efectos en cascada sobre los ciclos de nutrientes, la emergencia de plántulas y el establecimiento de plantas.

Como la temperatura no es consumida por los organismos, se le considera más como condición limitante que como recurso natural (Tilman, 1982). Clark *et al.* (2003) encontraron una correlación negativa entre el crecimiento de los árboles y la temperatura en un bosque húmedo de tierra baja en Costa Rica. Los bordes jóvenes o de reciente creación son más permeables a la entrada de vientos calientes provenientes de matrices aledañas de pastizales (Kapos, 1989; Camargo & Kapos 1995). Ante tal situación, algunos árboles simplemente dejan caer sus hojas y mueren de pie (Lovejoy *et al.* 1986) aparentemente porque los cambios abruptos de temperatura y humedad relativa exceden sus límites fisiológicos. No obstante, al tratarse de un fragmento de tan solo 5 ha. la temperatura ambiental y del suelo no oscilaron significativamente entre el borde y el interior-centro. Por ello se consideró como una variable homogénea entre las dos zonas del fragmento.

El género *Clusia* spp. se caracteriza por tener plantas perennes que florecen y fructifican durante todo el año. La lluvia de semillas constante y la condición dehiscente de los frutos forman conglomerados de plántulas. La dispersión restringida por la distancia crea patrones contagiosos de lluvia de semillas centrados alrededor de los adultos (Clark *et al.* 1998; Clark *et al.* 1999; Schupp *et al.* 2002), tal como fue observado para los patrones de germinación de *Clusia* spp. en este estudio; sobre todo aquellos restringidos a conglomerados situados equidistantemente del árbol parental. Aunque la densidad promedio de la lluvia de semillas declina monótonamente con la distancia a los árboles parentales (Clark *et al.* 1999; Dalling *et al.* 2002), los sesgos de deposición crean patrones de dispersión contagiosa de la lluvia de semillas dentro de la sombra de las semillas de un árbol individual (Harms & Paine, 2003). Ello podría explicar los picos elevados de germinación observados cerca de los árboles parentales de *Clusia* spp. El reclutamiento no conserva dicho patrón de dispersión, por lo que la distancia al árbol parental no parece ser un factor determinante en la supervivencia de la

plántula. Los patrones de distribución de semillas germinadas no obedecieron a la zona del fragmento pero si a la ubicación de estas respecto al árbol parental.

Después de llegar a un sitio determinado, el reclutamiento de una semilla no está asegurado (Schupp *et al.* 2002). La probabilidad de su establecimiento depende de aspectos propios de la semilla y del sitio al cual ha llegado (Nathan & Muller-Landau, 2000). Las semillas varían extensamente en su probabilidad de establecimiento (Garwood, 1983; Foster & Janson, 1985; Silman, 1996). Condiciones favorables para las semillas pueden no serlo para las plántulas y juveniles (De Steven, 1991; Vargas-Mendoza & González-Espinosa, 1992; Schupp, 1995; Jones *et al.* 1997). El bajo reclutamiento comparado con la germinación responde a una situación de esta índole. De 288 individuos hallados, solo 7 correspondieron a plantas reclutadas. Además, no hubo diferencias significativas entre borde e interior. Una posible explicación para el poco reclutamiento es la presencia en la zona de decenas de adebaques de hormigas arrieras (*Atta spp.*). Durante los muestreos, y en varias ocasiones, se encontraron plántulas con solo el vástago y sin ninguna hoja. Se sabe que las hormigas arrieras forrajean las hojas tiernas; y precisamente en *Clusia spp.* los estados juveniles son los de las hojas más tiernas; es recomendable realizar estudios que abarquen este planteamiento.

5. CONCLUSIONES

Los factores abióticos más relevantes para la germinación y el reclutamiento de semillas de *Clusia spp.*, son la disponibilidad de luz, agua y nutrientes del suelo; en esta investigación se demostró la influencia del agua (humedad) y la temperatura. Las respuestas de la plántula de *Clusia spp.*, a estos factores obran recíprocamente, complicando los esfuerzos de determinar su importancia relativa. Estas pueden ser específicas para cada especie o estar oscurecidas por efectos indirectos como interacciones bióticas-abióticas en el borde y en el interior-centro originadas por la fragmentación. De continuar la destrucción del paisaje de Santa María por actividades antropogénicas, la conservación dependerá del resguardo de pequeñas áreas de bosque, de relictos y fragmentos. En este contexto, la investigación de la capacidad de regeneración de las especies de bosque en zonas fragmentadas se torna vital para la conservación del patrimonio natural vegetal.

6. BIBLIOGRAFÍA

- ANDRADE-C., M.G., CAMPOS-SALAZAR., L.R., GONZÁLEZ-MONTAÑA., L.A. & PULIDO-B., H.W. (2007). *Santa María: mariposas alas y color. Serie de Guías de Campo del Instituto de Ciencias Naturales No. 2.* Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C., Colombia. 248 p.
- ARMENTERAS, D. & VILLA, C.M. (2006). *Deforestación y fragmentación de ecosistemas naturales en el Escudo Guayanés colombiano.* Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt e Instituto Colombiano para el Desarrollo de la Ciencia y la Tecnología "Francisco José de Caldas" –Colciencias–. Bogotá, D.C. – Colombia. 124 p.
- AUGSPURGER, C.K. (1982). *A cue for synchronous flowering.* En Leigh, E.G., Rand, A.S. y Windsor, D.M. (eds). *The Ecology of a Tropical Forest.* Smithsonian Institution Press, Washington, DC, USA pp. 133-150.

- BENITEZ-MALVIDO, J. (1998). *Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a Tropical Rain Forest*. Conservation Biology, 12 (2), 380-389.
- BRANDON, P.C. (1967). *Temperature features of enzymes affecting Crassulacean Acid Metabolism*. Plant Physiology, 42, 977-984.
- BUSTAMANTE, R.O. & CASTOR, C. (1998). *The decline of an endangered temperate ecosystem: the ruil (Nothofagus alessandrii) forest in central Chile*. Biodiversity and Conservation, 7, 1607-1626.
- BUSTAMANTE, R.O. & GREZ, A.A. (1995). *Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos*. Ambiente y Desarrollo, 11(2), 58-63.
- BUSTAMANTE, R.O., GREZ, A.A., SIMONETTI, J.A., & SAN MARTÍN, J. (2005). *Fragmentación y dinámica de regeneración del bosque Maulino: diagnóstico actual y perspectivas futuras*. En Smith-Ramírez, C., Armesto, J.J. & Valdovinos, C. (eds). Historia, Biodiversidad y Ecología de los Bosques Costeros de Chile (pp. 529-539). Editorial Universitaria, Santiago
- BURGOS, A., GREZ, A. & BUSTAMANTE, R. (2008) *Seed production, pre-dispersal seed predation and germination of Nothofagus glauca (Nothofagaceae) in a temperate fragmented forest in Chile*. Forest Ecology and Management, 255, 1226-1233.
- CAMARGO J. L. C. & KAPOS V. (1995). *Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest*. Tropical Ecology, 11, 205-21.
- CASTILLO, J. (2005). *Tasa de reclutamiento y mortalidad de especies arbóreas en el Bosque Maulino costero: efecto del intervalo censal, la fragmentación del bosque y la especie*. Tesis. Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad de Chile, Santiago de Chile, Chile, p. 34.
- CAVELIER, J. & VIÑA, A. (1999). *Deforestation Rates (1938-1988) of Tropical Lowland Forests on the Andean Foothills of Colombia*. Biotropica, 31, 1:31-36.
- CHEN, J., FRANKLIN, J.F & SPIES, T.A. (1993). *Contrasting microclimates among clearcut, edge, and interior of old-growth Douglas-fir forest*. Agriculture and Forest Meteorology, 63, 219-237.
- CHEN, J., SAUNDERS, T., CROW, R., NAIMAN, J., BROSOFSKE, G., BROOKSHIRE, L. & FRANKLIN, F. (1999). *Microclimate in Forest Ecosystem and Landscape Ecology*. Bioscience, 49 (4), 288-297.
- CLARK, D.A., PIPER, S.C., KEELING, C.D. & CLARK, D.B. (2003). *Tropical rainforest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984-2000*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 100, 5852-5857.
- CLARK, J.S., MACKLIN, E. & WOOD, L. (1998). *Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests*. Ecological Monographs, 68, 213-235.
- CLARK, J.S., SILMAN, M., KERN, R., MACKLIN, E. & HILLERISLAMBERS, J. (1999). *Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests*. Ecology, 80, 1475-1494.
- DALLING, J.W. & HUBBELL, S.P. (2002). *Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species*. Journal of Ecology, 90, 557-568.
- De STEVEN, D. (1991). *Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth*. Ecology, 72, 1076-1088.
- DEIKUMAH, J; MCALPINE, C. & MARON. M. (2014). *Biogeographical and Taxonomic Biases in Tropical Forest Fragmentation Research*. Conservation Biology. 28 (6): 1522-1531

- DENSLOW, J.S. (1980). *Gap partitioning among tropical rainforest trees*. *Biotropica*, 12, 47-55
- DONOSO, D., GREZ, A.A., & SIMONETTI, J.A. (2003). *Effects of forest fragmentation on the granivory of differently sized seeds*. *Biology Conservation*, 115, 63–70.
- ECHEVERRÍA, C., COOMES, D., Salas, J., Rey-BENAYAS, J.M., Lara, A. & Newton, A. (2006). *Rapid deforestation and fragmentation of Chilean temperate forests*. *Conservation Biology*, 130, 481–494.
- ESPINAL, L.S. (1992). *Geografía Ecológica de Antioquia*. Zonas de vida: Universidad Nacional de Colombia, Ed Léanlo. Medellín, 72 pp.
- ESPINAL, T. S. & Montenegro, M. (1963). *Formaciones vegetales de Colombia*. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogotá. 103 pp.
- ESSEEN, P. & RENHOIRN, K. (1998). *Edge Effects on an Epiphytic Lichen in Fragment Forest*. *Conservation Biology*, 12, 1307-1317.
- ETTER, A. (1993). *Diversidad ecosistémica en Colombia hoy. Nuestra diversidad biológica* (Ed. By S. cardenas and H.D. Correa), Fundación Alejandro Ángel escobar, Bogotá. pp. 43-61
- ETTER, A. & WYNGAARDEN, W. (2000). *Patterns of landscape transformation in Colombia, with emphasis in the Andean region*. *Ambio: A journal of the Human Environment*, 29(7), 432-439.
- FAO. (2002). *Evaluación de los recursos forestales mundiales 2000 – Informe principal*. Estudio FAO: Roma, Montes N° 140. 250 pp.
- FERREIRA, L. V., & LAURANCE, W. F. (1997). *Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected tree in central Amazonia*. *Conservation Biology*, 20, 243–246.
- FERREIRA, L.V. & LAURANCE, W.F. (1997). *Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in central Amazonia*. *Conservation Biology*, 11, 797- 801.
- FOSTER, S.A. & JANSON, C.H. (1985). *The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants*. *Ecology*, 66, 773-780.
- GARWOOD, N.C. (1983). *Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama - a community study*. *Ecological Monographs*, 53, 159-181.
- GASCON, C. B. WILLIAMSOM, & da Fonseca, G. (2000). *Receding forest edges and vanishing reserves*. *Science*, 288, 1356-1358.
- GUARIGUATA, M.R. & PINARD, M.A. (1998). *Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: implications for natural forest management*. *Forest Ecology and Management*, 112, 87-99.
- HAAG-KERWER, A., FRANCO, A.C. & LÜTTGE, U. (1992). *The effect of temperature and light on gas exchange and acid accumulation in the C3-CAM plant *Clusia minor* L* *Journal of Experimental Botany*, 43, 345–352.
- HARMS. K.E. & PAINE. C. (2003). *Regeneración de los árboles tropicales e implicaciones para el manejo de bosques naturales*. *Ecosistemas XII* (3) Septiembre.
- HARPER, J.L. (1977). *Population Biology of Plants*. Academic Press, London, p. 892.
- Harris, L.D. (1988). *Edge effects and conservation of biotic diversity*. *Conservation Biology*, 2, 330-332.
- HOLDRIDGE, L. (1996). *Ecología basada en Zonas de Vida*. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. San José, Costa Rica. 216 pp.
- HUBBELL, S.P., FOSTER, R.B., O'BRIEN, S.T., HARMS, K.E., CONDIT, R., WECHSLER, B., Wright, S.J. & Loo de Lao, S. (1999). *Light gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest*. *Science*, 283, 554-557.
- Instituto Alexander Von Humboldt. (2002). *Métodos de caracterización del paisaje. Manual de métodos para la caracterización biológica y*

- socioeconómica de paisajes rurales: fundamentos y desarrollos preliminares. Bogotá, 128 pp.
- JANZEN, D.H. (1970). *Herbivores and the number of tree species in tropical forests*. The American Naturalist, 104, 501-528.
- JONES, R. H., BRUCE B.P. & SHARITZ, R.R. (1997). *Why do early-emerging tree seedlings have survival advantages? a test using Acer rubrum (Aceraceae)*. American Journal of Botany, 84, 1714-1718.
- KAPOS, V. (1989). *Effects of isolation on the water status forest patches in the Brazilian Amazon*. Journal of Tropical Ecology, 5, 173-185.
- KING, D.A. (1994). *Influence of light level on the growth and morphology of saplings in a Panamanian forest*. American Journal of Botany, 81, 948-957.
- KOBE, R.K. (1999). *Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth*. Ecology, 80, 187-201.
- LAURANCE, W.F. (2000). *Do edge effects occur over large spatial scales?*. Trends in Ecology and Evolution 15, 134-135.
- LAURANCE, W. (2001). *Positive feedbacks among Forest fragmentation, drought, and climate change in the amazon*. Conservation Biology, 15 (6), 1529-1535
- LAURANCE, W.F., FERREIRA, L.V., RANKIN-de MERONA, J.M., LAURANCE, S.G., HUTCHINGS, R., & LOVEJOY, T.E. (1998). *Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities*. Conservation Biology, 12, 460-464.
- LAURANCE, W.F., LOVEJOY, T.E., VASCONCELOS, H.L., BRUNA, E.M., DIDHAM, R.K., STOUFFER, P.C., GASCON, C., BIERREGAARD, R.O., LAURANCE, S.G. & SAMPAIO, E. (2002). *Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation*. Conservation Biology, 16, 605-618.
- LAURANCE, W.F., S. G. LAURANCE., L. V. FERREIRA., J. RANKIN-de MENORA., C. GASCON., & LOJEVOY, T. E. (1997). *Biomass collapse in Amazonian tree communities*. Ecology, 79, 2039-2040.
- LOVEJOY, T.E. R.O. BIERREGAARD , A. RYLANDS, J. R. MALCOLM, C. QUINTELA, L. HARPER, K. BROWN , A. POWELL, G. POWELL, H. SCHUBART, & HAYS, M. (1986). *Edge and other effects of isolation on Amazon Forest Fragments* (pp. 257-285). En Soulé M. E. (edi). Conservation Biology: the science of scarcity and diversity. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- LÜTTGE, U. (2006). *Photosynthetic flexibility and ecophysiological plasticity: questions and lessons from Clusia, the only CAM tree, in the neotropics*. New Phytologist, 171, 7-25.
- MALCOLM, J. (1994). *Edge effects in central Amazonian forest fragments*. Ecology, 75, 2438-2445.
- MOEM, J. & BENGT, J. (2003). *Edge effects on liverworts and Lichens in forest patches in a mosaic of Boreal Forest and Wetland*. Conservation Biology, 17, 380-388.
- MURCIA, C. (1995). *Edge effects in fragmented forest: implications for conservation*. Trends in Ecology & Evolution, 10, 58-62.
- NATHAN, R. & MULLER-LANDAU, H.C. (2000). *Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment*. Trends in Ecology & Evolution, 15, 278-285.
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. (2012). *El estado de los Bosques del Mundo*. Roma. 120 pp.
- POWELL, A. & POWELL, G. (1987). *Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments*. BIOTROPICA, 19, 176-179.
- RAMÍREZ, C., ARMESTO, J.J. & VALDOVINOS, C. (2005). *Historia, Biodiversidad y Ecología de los bosques de la cordillera de la Costa de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile, pp. 555-564.

- RENHORN, K.E., P.A. ESSEEN, K. PALQVIST, & SUNDBERG, B. (1997). *Growth and vitality of epiphytic lichens. Responses to microclimate along a forest edge-interior gradient*. *Oecologia*, 109, 1-9.
- RODRÍGUEZ, E., HERNÁN, R., RINCÓN, A., ORTIZ, N., BERNAL, N. & BETANCOURT, J. (2006). *Deforestación y fragmentación de ecosistemas naturales en el Escudo Guayanés colombiano*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C. 122 p.
- Salamanca, G., Fernando, E. & Pérez, C. (2008). *Flora apícola indicadora de la pradera Colombiana del sector de Boyacá*.
- SALAMANCA-GROSSO, G., OSORIO, M. & CASAS, L. (2014). *Origen botánico y dominancia cromática de las cargas de polen corbicular colectado por Apis mellifera L. (Hymenoptera: Apidae) en cuatro zonas biogeográficas colombianas*. *Zootecnia*, 32 (4), 377-390.
- SAUNDERS, D. A., HOBBS, R. J. & MARGULES, C. R. (1991). *Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review*. *Conservation Biology*, 5, 18–32.
- SCHELIN, M., TIGABU, M., ERIKSSON, I., SAWADOGO, L. & ODE´n, P.C. (2004). *Predispersal seed predation in Acacia macrostachya, its impact on seed viability, and germination responses to scarification and dry heat treatments*. *New Forest*, 27, 251–267.
- SCHNITZER, S.A. & CARSON, W.P. (2001). *Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest*. *Ecology*, 82, 913-919.
- SCHUPP, E. W. (1995). *Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment*. *American Journal of Botany*, 82, 399-409.
- SCHUPP, E.W., MILLERON, T. & RUSSO, S.E. (2002). *Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests*. En Levey, D.J., Silva, W.R. & Galetti M. *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CABI Publishing, Wallingford, Oxfordshire, UK.
- SILMAN, M. (1996). *Regeneration from seed in a Neotropical rain forest*. Ph. D. Thesis, Duke University, Durham, NC, USA.
- SKOLE, D., & TUCKER, C. (1993). *Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon: satellite data from 1978 to 1988*. *Science*, 260, 1905-1910.
- Software MINITAB versión 14.0 (Minitab Inc, USA).
- TANNER, E.V.J., VITOUSEK, P.M. & Cuevas, E. (1998). *Experimental investigations of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains*. *Ecology*, 79, 10-22.
- TILMAN, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- VALLEJO-MARÍN, M., DOMÍNGUEZ, C.A. & DIRZO, R. (2006). *Simulated seed predation reveals a variety of germination responses of neotropical rain forest species*. *American Journal of Botany*, 93, 369–376.
- VARGAS-MENDOZA, M. C. & GONZÁLEZ-ESPINOSA, M. (1992). *Habitat heterogeneity and seed dispersal of Opuntia streptacantha (Cactaceae) in Nopaleras of Central Mexico*. *Southwestern Naturalist*, 37, 379-385
- VILLAREAL, H., ÁLVAREZ, S., CÓRDOBA, F., ESCOBAR, G., FAGUA, F., MENDOZA, H., OSPINA, & UMAÑA, M. A. (2004). *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad*. Programa de inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, D.C. Colombia. 236 p.
- WEATHERS C. K., CADENASSO M.L., & Pickett, S.T. (2001). *Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: Potentials synergism between fragmentation, forest Canopies, and the atmosphere*. *Conservation Biology*, 15, 1506-1514.
- WRIGHT, S.J. (1991). *Seasonal drought and the phenology of understory shrubs in a tropical moist forest*. *Ecology*, 72, 1643-1657.

- WRIGHT, S.J., CARRASCO, C., CALDERÓN, O. & PATON, S. (1999). *The El Niño southern oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest*. *Ecology*, 80, 1632-1647.
- YAHNER, R.H. (1988). *Changes in wildlife communities near edges*. *Conservation Biology*, 2, 333-339.
- Zambrano, J., Coates, R. & Howe. (2014). *Effects of forest fragmentation on the recruitment success of the tropical tree *Poulsenia armata* at Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico*. *Journal of Tropical Ecology*, 30: 209-218.