

## EFFECTO DE LA INTERVENCIÓN ANTRÓPICA EN LA DISTRIBUCIÓN DE LAS SEMILLAS Y PLÁNTULAS DEL ROBLE (*QUERCUS HUMBOLDTII* BONPL., FAGACEAE) EN LA CORDILLERA ORIENTAL COLOMBIANA<sup>1</sup>

*Effect of human disturbance on seed and seedling distribution of the Andean Oak (Quercus humboldtii Bonpl., Fagaceae) in the Colombian Eastern Cordillera*

**Palabras clave:** andes colombianos, dispersión de semillas, distribución espacial, Reserva Biológica Cachalú, roedores caviomorfos.

**Key words:** Colombian Andes, seed dispersal, spatial distribution, Cachalú Biological Reserve, caviomorph rodents.

Sandra Bibiana Guerrero-Rodríguez<sup>2</sup>  
Erika Andrea Paz-Camacho<sup>2</sup>  
Ángela Parrado Rosselli<sup>2</sup>

### RESUMEN

Los animales afectan los patrones de ocupación de espacio de las plantas de los bosques tropicales a través de la dispersión que generan. Por lo tanto, cambios en las poblaciones de vertebrados por la intervención antrópica, pueden estar afectando las dinámicas de regeneración de las especies de plantas. Se estudiaron las diferencias en la distribución espacial de plántulas y semillas del roble (*Quercus humboldtii*) entre dos bosques andinos de los municipios de Charalá y Encino, Santander, con grados de intervención antrópica contrastantes. Se evaluó la densidad y distribución espacial de plántulas, en diferentes categorías de edad, en 490 y 484 parcelas de 1m<sup>2</sup>, en 28 ha por sitio. Las semillas se evaluaron en subparcelas de 0.25m<sup>2</sup> ubicadas en las parcelas mencionadas. Los resultados muestran que en el sitio de mayor intervención se presenta una mayor densidad y número de plántulas, pero una marcada disminución en la densidad a medida que aumenta la edad. Las distancias observadas al vecino más cercano son considerablemente menores para todas las plántulas en el sitio de mayor intervención. Además, los índices de distribución

espacial indican una distribución agregada, mientras que en el sitio de menor intervención la distribución tiende a la uniformidad. De igual forma, en el sitio de mayor intervención se presentó una mayor agregación de semillas, así como una mayor depredación de las mismas por parte de invertebrados. Posiblemente, la fragmentación y por ende una menor presencia de animales vertebrados dispersores, depredadores y herbívoros asociados al proceso de regeneración de la especie, puede estar generando estos resultados. Esta información tiene implicaciones en el manejo de la restauración de los bosques naturales puesto que para garantizar la viabilidad de las poblaciones en el largo plazo se debe procurar la presencia permanente de vertebrados en el bosque.

### ABSTRACT

Animals affect the spatial occupation patterns of tropical forest plants throughout the seed dispersal they perform. Therefore, changes in vertebrate populations by human disturbance might affect regeneration dynamics of plant species. We studied differences in the spatial distribution of seeds and

<sup>1</sup> Investigación financiada por la Fundación Natura Colombia en el marco del macroproyecto “Corredor de conservación de robles, Guantivá – La Rusia – Iguaque: una estrategia para la conservación y el manejo forestal en Colombia”

<sup>2</sup> Grupo Uso y Conservación de la Diversidad Forestal, Proyecto Curricular de Ingeniería Forestal, Facultad del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Avenida Circunvalar - Venado de oro, Bogotá. [aparrador@udistrital.edu.co](mailto:aparrador@udistrital.edu.co) Autor para correspondencia.

seedlings of the Andean oak (*Quercus humboldtii*) between two nearby forests with contrasting levels of anthropogenic influence in the Colombian Andes. Density and spatial distribution of seedlings were evaluated in 490 and 484 1 m<sup>2</sup> plots located in a 28 ha area, in the high and low disturbed site, respectively. In each plot, all seedlings found were sampled and classified into three age categories. Density and spatial distribution of seeds were evaluated in 0.25m<sup>2</sup> subplots placed in the same plots described above. Results showed a higher number and density of seedlings in the high disturbed site, as well as a marked decrease in seedling density as age increases. Distances to the nearest neighbour were shorter in the high disturbed site for all seedlings and each age category, in contrast to the low disturbed site. Indexes of spatial distribution indicate an aggregated pattern in the most disturbed site, while a uniform pattern in the low disturbed one. Seeds also exhibited an aggregated pattern in the high disturbed site and a higher seed predation by invertebrates. Results seemed to be a consequence of forest fragmentation and a decrease of vertebrate seed dispersers, seed predators and herbivores associated to the regeneration processes of the species. These results provide important information for the forest management and restoration activities, since in order to maintain plant populations in the long term, presence and viable populations of seed dispersers should be also maintained.

## INTRODUCCIÓN

La dispersión de semillas es un proceso que define el reclutamiento, rango de expansión, la demografía y la estructura espacial y genética de las poblaciones de plantas, especialmente en escalas locales e intermedias (Hubbell 1979, Nathan & Muller-Landau 2000, Parrado-Rosselli 2005, 2007). En los bosques tropicales, donde la mayoría de las especies de plantas presentan frutos y semillas adaptados para el consumo por animales (Snow 1981, Howe & Smallwood 1982, Arbeláez & Parrado-Rosselli 2005), una gran cantidad de especies de plantas presenta una limitada o ineficaz dispersión de las semillas disponibles y una baja supervivencia de las semillas dispersadas y/o de plantas recién establecidas por fenómenos denso-distancio

dependientes (Janzen 1970). Por lo tanto, la dispersión de semillas que los animales desempeñan estaría siendo fundamental para explicar los patrones de distribución espacial y las dinámicas de regeneración de las poblaciones y comunidades de plantas (Forget *et al.* 1998, Jordano & Schupp 2000, Bleher & Böhning-Gaese 2001, Parrado-Rosselli 2005, 2007). Por otro lado, ha sido sugerido que las intervenciones antrópicas como la fragmentación, la cacería, la tala, quema y la expansión de la agricultura, afectan la abundancia de importantes especies de aves y mamíferos dispersores de semillas (Kattán & Alvarez-López 1996, Cordeiro & Howe 2001, Wright 2003). En consecuencia, la densidad y la distribución espacial de semillas y plántulas de las especies de árboles dispersadas por animales, pueden verse afectadas por cambios en las poblaciones de animales frugívoros y dispersores (Wright 2003, Dirzo *et al.* 2007, Forget & Jansen 2007).

En los bosques andinos, uno de los ecosistemas de mayor importancia para realizar esfuerzos de conservación son los bosques de roble (*Quercus humboldtii* Bonpl. Fagaceae). A pesar de su notable disminución, aún se encuentran remanentes de estos bosques en las tres cordilleras (Etter & Wijngaarden 2000, Armenteras *et al.* 2003, Solano 2006). En el caso particular de la cordillera oriental, Armenteras *et al.* (2003) plantea que aún permanecen 128350 ha, pero sólo un 13%, se encuentra bajo la figura de áreas protegidas tales como los Santuarios de Fauna y Flora de Iguaque (Boyacá) y Guanentá–Alto Río Fonce (Santander) y las reservas privadas como la Reserva Biológica Cachalú (Santander). Esta fragmentación y los diferentes procesos antropogénicos, han generado una simplificación estructural del bosque (Ocaña 2005) y variaciones en la abundancia y el comportamiento de las poblaciones de animales dispersores (Otálora-Ardila 2003). Algunos autores han sugerido que, en estos sitios, posiblemente la fauna de las zonas más fragmentadas y más cercanas a los asentamientos humanos, se haya agotado o haya migrado a zonas más alejadas y con menos intervención (Otálora-Ardila 2003, Hidalgo-Jaramillo 2006, Vargas 2006).

En el género *Quercus* la dispersión primaria se produce cuando las bellotas caen por acción de la gravedad al llegar a la madurez. Un gran porcentaje de éstas no se logra distanciar del árbol parental (con excepción de árboles ubicados en zonas de laderas con cierta pendiente) y por ende sufren una alta mortalidad debido a la acción de los depredadores (Herrera 1995, Barik *et al.* 1996). En contraste, un menor porcentaje de semillas suele ser consumido y dispersado de forma secundaria principalmente por roedores, quienes a pesar de ser depredadores dispersan por olvido las semillas, al enterrarlas en diferentes sitios para comérselas eventualmente en épocas de escasez (Smythe 1970, Pulido 2002, Gómez *et al.* 2008). Su eficiencia depende de su capacidad de recuperar y perder las semillas o de si están vivos para hacerlo (Van der Wall 2002). En el caso particular de los bosques de roble de la cordillera oriental, observaciones personales y algunos reportes (ver Vargas 2006) se han registrado las ardillas (*Sciurus granatensis*), los tinajos (*Coniculus taczanowskii*, *C. paca*) y picuros (*Dasyprocta punctata*) como sus principales dispersores/depredadores de semillas. Por lo tanto, cambios en las poblaciones de estos dispersores secundarios que alejan, entierran y/o olvidan las semillas del *Quercus* en el bosque pueden afectar seriamente las dinámicas de reclutamiento de la especie.

Teniendo en cuenta que la fragmentación y la pérdida de fauna pueden generar impactos en la dispersión de las especies de plantas y por ende afectar sus distribuciones naturales (*e.g.* Forget *et al.* 1998, Bleher & Böhning-Gaese 2001, Wright 2003, Terborgh *et al.* 2008), este estudio tiene como objetivo evaluar las diferencias en el patrón espacial de distribución de las plántulas y semillas del roble en dos bosques andinos de la cordillera oriental, de los municipios de Encino y Charalá (Santander) con grados de intervención antrópica contrastantes. Para tal fin, se caracterizaron las abundancias de semillas y plántulas en los dos sitios, se obtuvieron las distancias al vecino más cercano de semillas y plántulas y posteriormente se compararon y analizaron los patrones espaciales entre sitios. Se supondría, entonces, que para una especie común, altamente dependiente de animales para su dispersión como es el roble, se encontrará

un patrón de distribución espacial de semillas y plántulas agregado y menores distancias al vecino más cercano en zonas de mayor perturbación, debido a la disminución de las poblaciones de mamíferos que cumplen la función de dispersores (Parrado-Rosselli 2005, Forget & Jansen 2007). En contraste, en los sitios menos intervenidos, con una mayor presencia de dispersores, se esperaría encontrar un patrón de distribución más espaciado por el bosque.

## MATERIALES Y MÉTODOS

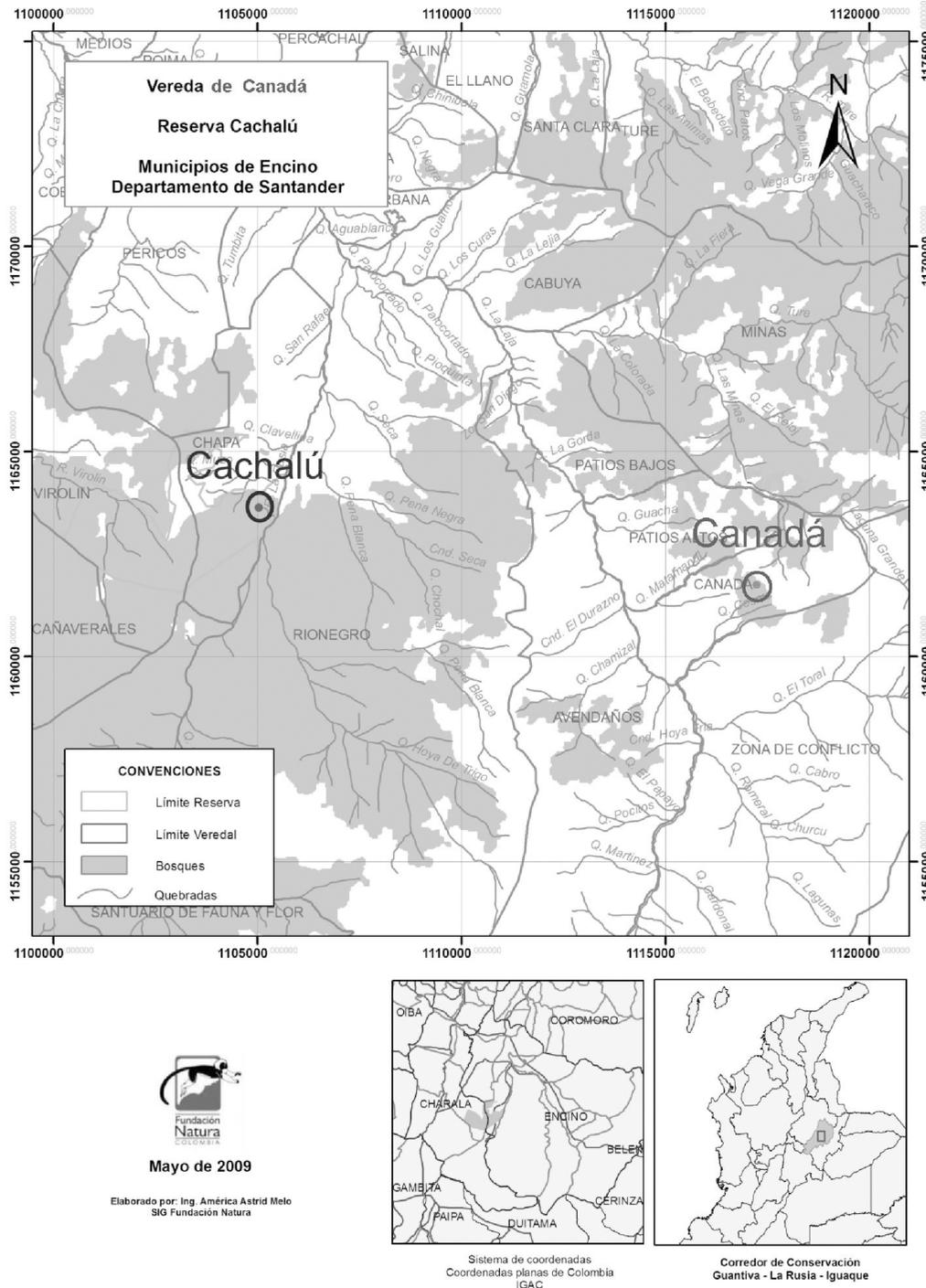
### ÁREA DE ESTUDIO

Esta investigación hace parte del mega-proyecto “Corredor de conservación de robles Guantivá – La Rusia – Iguaque: una estrategia para la conservación y el manejo forestal en Colombia” que ha realizado la Fundación Natura-Colombia en conjunto con el grupo Uso y Conservación de la Diversidad Forestal. Este tiene como fin generar información que apoye la formulación de planes de manejo para así generar estrategias para el aprovechamiento sostenible y la conservación del recurso forestal, los robles y sus ecosistemas asociados. Los sitios de estudio fueron la Reserva Biológica Cachalú y la vereda Canadá, localizadas entre los Municipios de Charalá y Encino, respectivamente, en el departamento de Santander. Los dos sitios se encuentran en la vertiente occidental de la cordillera oriental, en el corredor biológico de conservación Guantivá – La Rusia – Iguaque, ubicado en los departamentos de Boyacá, Santander y Cundinamarca (Solano *et al.* 2006). Con base en la zonificación del corredor, los dos sitios corresponden a Bosques Andinos Húmedos en Crestones Homoclinales (FhCh).

El sitio que se definió como el de menor intervención antropogénica es la Reserva Biológica Cachalú. Ésta se encuentra ubicada entre los municipios de Charalá y Encino a 06° 05' 19.0" N y 73° 07' 56.5" O y ocupa un área de 1300 ha (Figura 1). Se encuentra en un gradiente altitudinal que va de los 1850 m a los 2750 m de altura. Presenta una precipitación media anual que supera los 3000 mm con una distribución bimodal (Cújar 2006). Este sitio es una Reserva de la Fundación Natura, creada con el objetivo de conservar los boques andinos y robledales

allí presentes y hace parte de la zona amortiguadora del Santuario de Fauna y Flora Guanentá–Alto Río Fonce. El sitio ha sido protegido desde la creación del Santuario en 1993 y la posterior creación de la reserva en 1996. Además, se encuentra relativamente alejado de veredas y asentamientos humanos. A

pesar de la fragmentación de toda la zona, este sitio se caracteriza por presentar coberturas boscosas relativamente continuas y corresponde al relicto continuo más grande de bosque en la cordillera oriental (Otálora-Ardila 2003; Figura 1 ).



**Figura 1.** Localización geográfica de la Reserva Biológica Cachalú y la vereda Canadá detallando sitio de ubicación de la parcela de muestreo que abarcó un área de 28 ha en cada sitio. Fuente: Fundación Natura Colombia América Astrid Melo.

La cobertura vegetal corresponde a bosques subandinos y andinos primarios y secundarios con más de 20 años de regeneración y predominio del roble (*Q. humboldtii*) en asocio con especies de las familias Melastomataceae y Clusiaceae (Solano 2006, Avila *et al.* este volumen). Adicional al roble, las especies más importantes son los gaques *Clusia* spp., tunos *Blakea* spp y encenillos (*Weinmania* spp; Solano 2006, Avila *et al.* este volumen). Según Avila, *et al.* (este volumen), la reserva presenta niveles de diversidad y de individuos por unidad de área similar a otros bosques andinos con presencia de roble. Adicionalmente, diferentes estudios han reportado que la fauna en estos bosques es abundante (Camargo & Vargas 2006, Otálora-Ardila & López-Arévalo 2006, Solano 2006). Según Otálora-Ardila (2003), debido a que la zona se encuentra en el fragmento de mayor tamaño en la región, las densidades de mamíferos en la zona de la reserva son considerables. Entre los principales mamíferos frugívoros se encuentran varias especies de murciélagos (*Carollia brevicauda*, *Artibeus lituratus* y *A. glaucus*; Otálora-Ardila & López-Arévalo 2006), roedores como tinajos (*Agouti taczanowskii*, *A. paca*), picuros (*Dasyprocta punctata*), ardillas (*Sciurus granatensis*), aulladores (*Alouatta seniculus*), maiceros (*Cebus albifrons*), oso de anteojos (*Tremarctos ornatus*) y pequeños mamíferos tales como especies del género *Akodon* y *Oryzomys* (Alberico *et al.* 2000, Otálora-Ardila 2003, Vargas 2006.). También se encuentra una alta diversidad de aves con más de 250 especies (Cújar 2006), incluyendo importantes frugívoros como las familias Turdidae, Tyrannidae, Thraupidae y las pavas *Aburria aburri* y *Penelope montagni* (Camargo & Vargas 2006).

Por otro lado, el bosque ubicado en la vereda Canadá situada en el municipio de Encino (06°02'21,0"N y 73°00'42.6" O), se consideró como el sitio con mayor grado de intervención (Figura 1). La zona se encuentra en un gradiente altitudinal entre los 2879 m y 3399 m, con una precipitación promedio anual de 3281 mm distribuidos en un régimen bimodal (Ocaña 2005). En la zona se presenta una mayor fragmentación del paisaje por sobreexplotación principalmente para actividades agrícolas (Figura 1) y no presenta ninguna figura de protección. Adicionalmente, ésta se encuentra permanentemente

habitada por comunidades humanas. El fragmento en donde se realizó el estudio mantiene cierta continuidad con los demás fragmentos y cuenta con un área de aproximadamente 400 ha (Figura 1). La perturbación del sitio también se presenta a través de la extracción de productos del bosque por los campesinos de la zona, tales como la madera para usos domésticos y la cacería. Según los habitantes locales y observaciones personales, esta última comprende algunas especies como los tinajos y lapas o pacas (*Cuniculus taczanowskii*, *C. paca*, *Dasyprocta punctata*) principalmente, aunque también se encuentran los guaches, conejos y de manera menos frecuente venados, armadillos y puercoespines.

La cobertura vegetal corresponde a bosques andinos en donde predomina el roble (*Q. humboldtii*) en asocio con especies como gaques (*Clusia* spp.), encenillos (*Weinmania* spp.), mano de oso (*Schefflera uribei*), tunos (*Miconia* spp.) y yarumos (*Cecropia telenitida*; Ocaña 2005). Según Ocaña (2005) la composición y estructura de la vegetación en estos bosques sugiere un alto grado de intervención, que se manifiesta por la presencia de especies características de bosques secundarios y claros y por el bajo porcentaje de regeneración natural. Respecto a la fauna, según Otálora-Ardila (2003), en este sitio la riqueza de mamíferos medianos y grandes disminuye con el tamaño del fragmento, por lo que la presencia de especies de mamíferos es baja, estando completamente ausentes especies frugívoras como *Tremarctos ornatus*, *Nasuella olivacea* y *Didelphis marsupialis*. Hoy en día las especies más abundantes de mamíferos pertenecen a los géneros *Akodon* y *Oryzomys*. Las aves *Aburria aburri* y *Penelope montagni* han sido reportadas por ser especies bastante escasas y estar sometidas a una gran influencia de cacería (Vargas 2006).

## TOMA DE DATOS

### DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE PLÁNTULAS

En cada uno de los bosques previamente definidos, se instaló una grilla de 5 transectos de 700 m x 6 transectos de 400 m, distanciados regularmente cada 100 m, para un total de 5.9 km lineales de transecto en un área total de 28 ha por sitio. Sobre estos transectos se instalaron 490 parcelas de 1 m<sup>2</sup> en el sitio

de menor intervención (Reserva Biológica Cachalú) y 484 parcelas de 1 m<sup>2</sup> en el sitio de mayor intervención (Vereda Canadá). Las parcelas se ubicaron a través de un muestreo sistemático – aleatorio, en un rango de distancia de 875 – 15 m entre una y otra. De tal forma que un transecto contenía en promedio 44 parcelas. En cada parcela se registró el número total de plántulas de roble con altura  $\leq 1$  m y diámetro de tallo  $\leq 1$  cm (brinzales). Cada plántula se clasificó en categorías de edad A, B, o C, tomando como referencia una muestra previamente colectada de 40 plántulas. A éstas se les registró altura total, altura superficial y número de hojas. Las plántulas A se consideraron como aquellas recientemente establecidas y provenientes de la última estación de fructificación, con altura total promedio de 40.34 cm (rango 21 – 58 cm, n=23), una altura superficial promedio de 24 cm (rango 11 – 35 cm, n= 23) y un número de hojas promedio de 9.6 (rango 3 – 15 hojas, n = 23). Las plántulas B corresponden a aquellas con altura total promedio de 68.3 cm (rango 62 - 77 cm, n = 10), una altura superficial promedio de 43 cm (rango 38 - 52 cm, n = 10) y 19 hojas en promedio (rango 16 – 22 hojas, n = 10). Según observaciones personales y conocimiento local éstas pertenecen al mismo año y posiblemente a la misma estación de fructificación que las de categoría A, pero tienen más de tres meses de edad producto de la fructificación extendida del roble ( $> 5$  meses *sensu* Newstrom *et al.* 1994, ver Pacheco & Pinzón 1997, Pulido 2002). Las plántulas C se consideraron como aquellas con una altura total promedio de 92 cm (rango 82 - 107cm, n=7), una altura superficial promedio de 64 cm (rango 61 – 75 cm, n= 7) y 29 hojas en promedio (rango 24– 37, n=7), observaciones en campo sugieren que corresponden a la estación de fructificación anterior ( $> 1$  año). Cada una de las categorías de edad presentó diferencias significativas entre una y otra (análisis de varianza de una vía, N= 40 para altura total,  $F_{2,39} = 70.70$ ;  $P \leq 0.05$ ; altura superficial  $F_{2,39} = 90.26$ ,  $P \leq 0.05$ ; número de hojas  $F_{2,39} = 25.96$ ,  $P \leq 0.05$ ).

### **DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE SEMILLAS**

En cada una de las parcelas de 1 m<sup>2</sup> utilizadas para el muestreo de plántulas, se instaló una subparcela de 0.25 m<sup>2</sup> para evaluar la densidad y la distribución de semillas. Las semillas encontradas en cada

subparcela se separaron en viables y no viables, siendo estas últimas aquellas semillas abortadas, podridas o de destino indeterminado (sólo se encontraba el receptáculo). Cada semilla considerada como viable se clasificó de acuerdo a su estado de madurez y/o de ataque si estaban depredadas. En ese caso se registró la fuente de depredación (*i.e.* vertebrados, invertebrados –larvas y/o escarabajos) observando la presencia de marcas de dientes, si estaban trituradas en pedazos o si exhibían larvas o pupas de insectos y/u orificio de salida. Con base en González-Melo & Parrado-Rosselli (en este volumen) la fructificación en los dos sitios durante el 2008 se presentó de marzo a julio. Por lo tanto, y puesto que el muestreo de las semillas en cada sitio se realizó durante un periodo de 1 mes, siendo marzo el mes de muestreo en el bosque de mayor intervención y abril en el de menor intervención, debe tenerse en cuenta que los datos analizados subestiman las semillas dispersadas en los dos sitios, principalmente en el bosque de mayor intervención, donde la producción de frutos hasta ahora estaba comenzando.

### **ANÁLISIS DE DATOS**

Se determinó la abundancia total de plántulas, la densidad promedio y la distribución por categorías de edad por parcela y por sitio. De igual forma, se obtuvo la abundancia total y la densidad promedio de semillas en cada subparcela y en cada sitio. Se calculó el porcentaje de semillas potencialmente viables, que correspondieron al total encontrado menos aquellas que no llegaron a desarrollarse (abortadas, podridas) y aquellas sobre las que no se pudo determinar su destino (aparición del casco vacío - receptáculo). De las semillas potencialmente viables se calculó el porcentaje de semillas depredadas tanto por vertebrados como por invertebrados. Se realizaron análisis de varianza de una vía para establecer si la abundancia y la densidad promedio de plántulas (total y por categorías de edad) presentó diferencias significativas entre sitios. También se utilizó para evaluar las diferencias entre la abundancia, densidad promedio y porcentaje de depredación de semillas entre sitios.

El análisis de distribución espacial se realizó a nivel de parcelas con plántulas y semillas,

considerando cada parcela como unidad muestral. En primer lugar, se calculó la proporción de parcelas que no presentaron plántulas o semillas por sitio estudiado. Las parcelas con plántulas y las subparcelas con semillas se graficaron en el programa AUTOCAD V. 14 (Autodesk Inc. 1999) para el posterior análisis de su distribución. Esta distribución se obtuvo en cada sitio para todas las parcelas en general y por categorías de edad (A, B y C). Para cada parcela, en cada uno de los sitios, se obtuvo la distancia observadas al vecino más cercano. Con base en Krebs (1989) y He *et al.* (1997) el patrón de distribución espacial de las subparcelas con semillas y las parcelas con plántulas se obtuvo a través de la comparación de las distancias observadas y esperadas al vecino más cercano a través del índice de Clark & Evans (1954), corregido para efecto borde a través del índice de Donnelly (1978). Este índice se basa en el cálculo de distancias al vecino más cercano para evaluar si estas se alejan de un patrón aleatorio tipo *Poisson* y a través de simulaciones experimentales se modifica para minimizar los efectos de borde (Donnelly 1978). Con base en He *et al.* (1997), el índice consiste en:

$$r_c = r_e + 0.051 + \left( \frac{0.041}{\sqrt{n}} \right) \left( \frac{L}{n} \right) \quad \text{Eq.1}$$

$$s_r = \frac{\sqrt{(0.07A + 0.037L) \sqrt{\frac{A}{n}}}}{n} \quad \text{Eq.2}$$

donde  $r_c$  es la distancia esperada al vecino más cercano corregida para efecto borde;  $s_r$  es el error estándar;  $r_e = 0.5/\sqrt{\rho}$  es la distancia esperada al vecino más cercano sin considerar el efecto borde, siendo  $\rho$  la densidad de individuos (en este caso parcelas) del área (No. parcelas/m<sup>2</sup>);  $s_r$  es el error estándar del estadístico de Donnelly;  $A$  es el área del plot (m<sup>2</sup>);  $L$  es la longitud del borde del área de estudio (m) y  $n$  es el número de parcelas en el área de estudio. El valor del estadístico de Donnelly se transforma en una desviación estándar normal  $Z$  por medio de la prueba- $z$ :

$$z = \frac{r_a - r_c}{s_r} \quad \text{Eq.3}$$

donde  $r_a$  es la distancia media observada al vecino más cercano. Cuando  $|z|$  es menor que 1,96, el patrón es de uniformidad y cuando los valores son mayores el patrón es de agrupación. He *et al.* (1997) sugieren que el test- $z$  es imparcial si el número de puntos es mayor a siete, sin importar si el área es rectangular, cuadrada o circular. Aunque la función  $K$  de Ripley es bastante utilizada para medir la distribución espacial, esta parte de la suposición que los datos son homogéneos (estacionarios) o de lo contrario el patrón puede ser producto de variaciones en intensidad. Teniendo en cuenta que los datos de Cachalú no son homogéneos se optó por el índice de Clark y Evans, que según Condes & Martínez-Millán (1998) y He *et al.* 1997 es uno de los índices más eficientes en el caso de discriminar entre distribuciones aleatorias y distribuciones agregadas, si se logran minimizar los efectos de borde a través de la corrección de Donnelly.

## RESULTADOS

### PLÁNTULAS

#### Densidad

En el sitio de mayor intervención, correspondiente a la vereda Canadá, se encontró una mayor densidad y un mayor número de plántulas total y por categorías de edad en relación al sitio de menor intervención correspondiente a la Reserva Biológica Cachalú. Para ambos sitios se encontró una baja densidad promedio que en ningún caso superó el valor de 1 plántula/m<sup>2</sup> (Tabla1).

En cuanto a parcelas con plántulas por sitio estudiado, se encontró que en ambos sitios el porcentaje de parcelas con plántulas no fue superior al 40% (Figura 2). No obstante, el porcentaje de parcelas con plántulas en el bosque más intervenido supera en más del doble a lo encontrado en el de menor intervención. Al realizar un análisis de varianza de una vía se encontró que existen diferencias significativas entre el número promedio de plántulas

entre sitios de muestreo (ANOVA una vía  $F_{1,966} = 52.76$ ;  $N = 967$   $P \leq 0.05$ ).

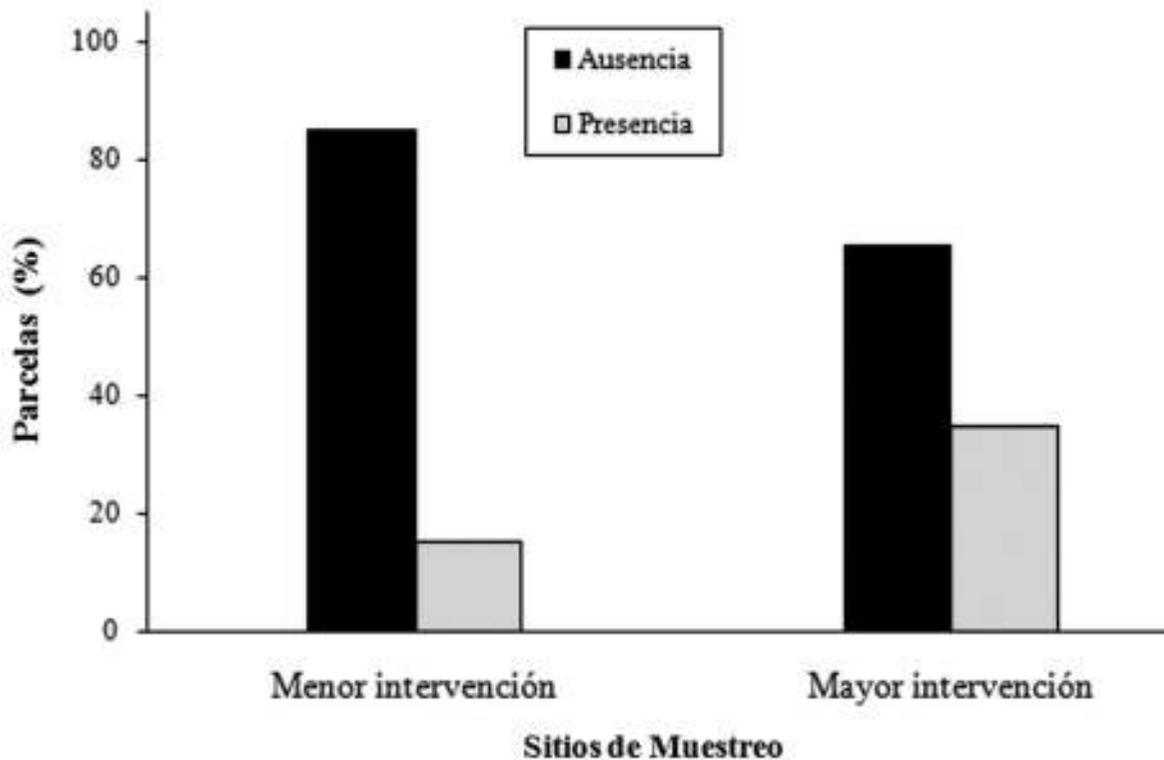
Con relación a las categorías de edad para plántulas, la densidad promedio por categoría de edad fue menor a 1 plántula/m<sup>2</sup> (Figura 3). La densidad promedio fue mayor en el sitio de mayor intervención para todas las categorías de edad. Se encontró que en ambos sitios, aunque la densidad promedio de plántulas/categoría de edad disminuye a medida que aumenta la edad, los cambios entre una categoría a otra son más marcados en el sitio de mayor intervención (Figura 3). Sin embargo, las diferencias no son significativas ( $p > 0.05$ ).

### DISTRIBUCIÓN ESPACIAL

En el sitio de menor intervención, la distancia observada al vecino más cercano para las parcelas con plántulas A (43.8 m) y B (54.8 m) es mayor a la distancia esperada, lo que indica una tendencia a la uniformidad (Tabla 2). La distancia observada al vecino más cercano para todas las parcelas y para las parcelas con plántulas C es menor a la esperada, lo que indica cierta tendencia a la agregación. Al evaluar a través del índice de Donnelly (Krebs 1989) la distribución fue uniforme en todas las categorías de plántulas (Tabla 2).

**Tabla 1.** Número total y densidad de plántulas del roble *Quercus humboldtii* encontradas en el sitio de menor intervención, Reserva Cachalú. (N = 490) y en el sitio de mayor intervención, vereda Canadá (N= 484 ).

Sitio	Número de plántulas	Densidad promedio (No. plántulas/m <sup>2</sup> )	Número de plántulas por categoría de edad		
			A	B	C
<i>Quercus humboldtii</i>					
Menor intervención	113	0.231	51	31	31
Mayor Intervención	394	0.814	207	103	84

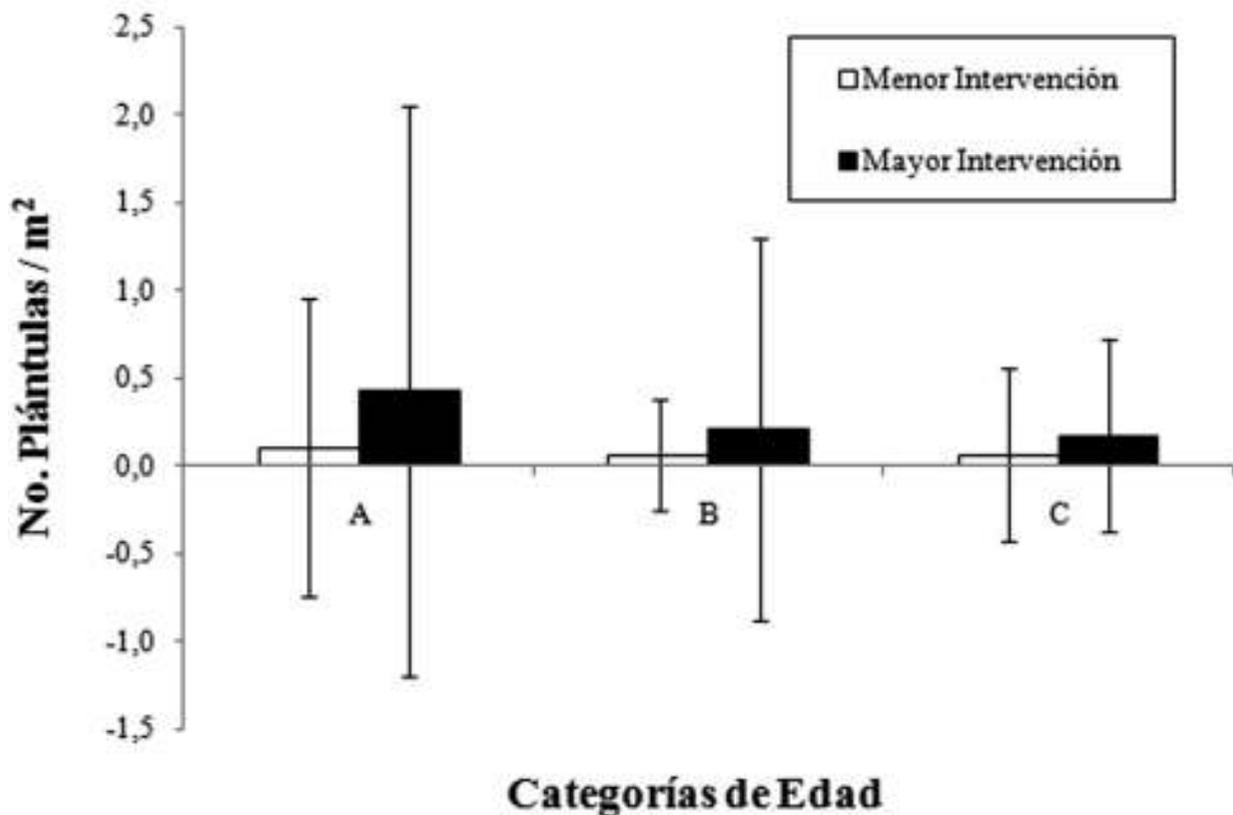


**Figura 2.** Porcentaje de parcelas con y sin plántulas del roble *Quercus humboldtii* encontrado en el sitio de mayor intervención (N= 484) y en el de menor intervención (N= 490). Líneas finas parcelas sin plántulas. Líneas gruesas: parcelas con plántulas.

**Tabla 2.** Distribución espacial de parcelas con plántulas del roble *Quercus humboldtii* encontradas en el sitio de menor intervención, Reserva Cachalú (N = 490) y en el sitio de mayor intervención, vereda Canadá (N= 484). Los datos se presentan para todas las parcelas con plántulas y segregadas por categorías de edad.

Categoría de edad	Distancia al vecino más cercano (m)			Distribución espacial	
	Esperada	Observada	SD	Índice de Donnelly*	Patrón
Menor Intervención					
General	30.6	27.1	21.6	-1.82	Uniforme
A	41.8	43.8	33.2	0.60	Uniforme
B	49.1	54.8	42.6	1.14	Uniforme
C	52.9	51.0	42.2	-0.33	Uniforme
Mayor Intervención					
General	20.6	14.9	10.9	-6.59	Agregado
A	25.2	16.8	16.8	-6.50	Agregado
B	31.9	24.1	21.0	-3.75	Agregado
C	32.1	20.4	18.7	-5.59	Agregado

\* Límite  $|z| = 1.96$



**Figura 3.** Densidad promedio de plántulas del roble *Quercus humboldtii* por categoría de edad encontrada en el sitio de mayor intervención (líneas finas, N= 484) y en el de menor intervención (líneas gruesas, N= 490).

**SEMILLAS**

**Densidad**

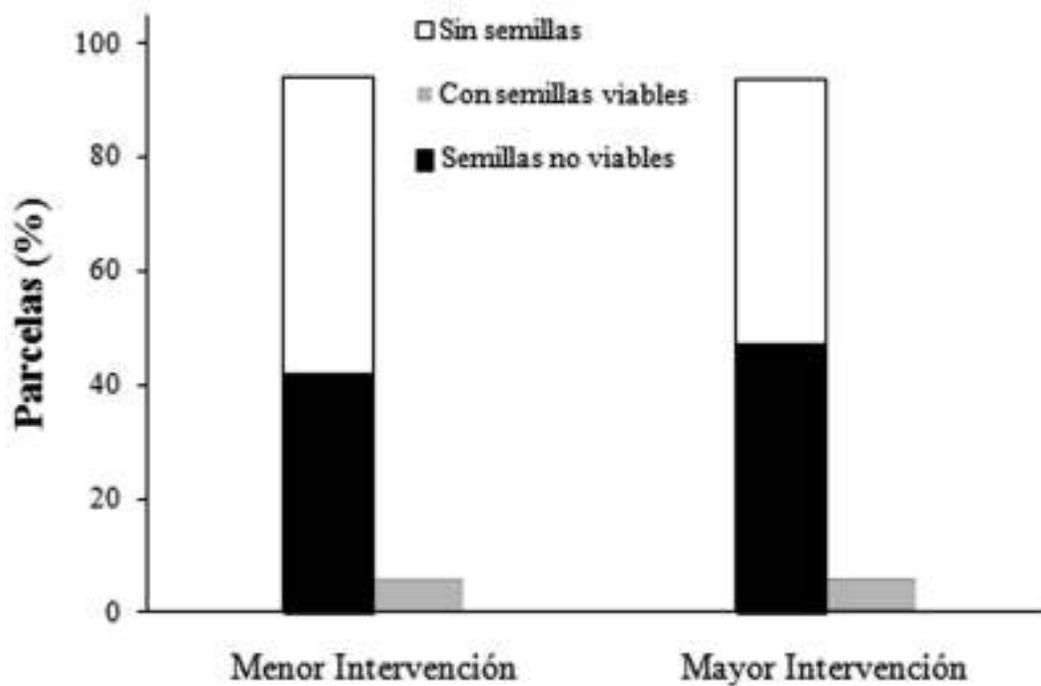
Aunque, como se mencionó en los métodos, los datos analizados corresponden a sólo un mes de los cinco que dura la estación de fructificación, se encontró que, tanto en términos del total encontrado en las subparcelas como en términos de las semillas potencialmente viables, la abundancia de semillas en el sitio de mayor intervención fue significativamente mayor respecto al sitio de menor intervención (Tabla 3;  $F_{1,972} = 10.84, N = 973 P \leq 0.05$ ).

El porcentaje de subparcelas que presentaron semillas viables fue similar y muy bajo para ambos sitios, encontrándose valores por debajo del 10% del total muestreado (Figura 4). La presencia de subparcelas con semillas no viables así como sin semillas (ausencia) fue igualmente muy similar para ambos sitios.

Respecto a la depredación de semillas, esta afectó a más del 90% del total de las semillas que fueron clasificadas como viables (menor intervención  $N = 315$  semillas, mayor intervención  $N = 520$  semillas). La depredación fue producto de dos fuentes:

**Tabla 3.** Número total y densidad semillas del roble *Quercus humboldtii* encontradas en 122.5 m<sup>2</sup> el sitio de menor intervención (490 subparcelas de 0.25 m<sup>2</sup> c/u) y en 121 m<sup>2</sup> en el sitio de mayor intervención (484 subparcelas de 0.25 m<sup>2</sup> c/u). Semillas no viables incluyen las semillas abortadas, podridas y de destino indeterminado (receptáculos).

Sitio	No. total de semillas	Densidad promedio (No. semillas/m <sup>2</sup> )	Semillas no viables (%)	No. semillas potencialmente viables	Densidad promedio de semillas potencialmente viables (No. semillas/m <sup>2</sup> )
Menor intervención	1057	8.63	70.2	315	2.57
Mayor intervención	1482	12.25	64.9	520	4.30



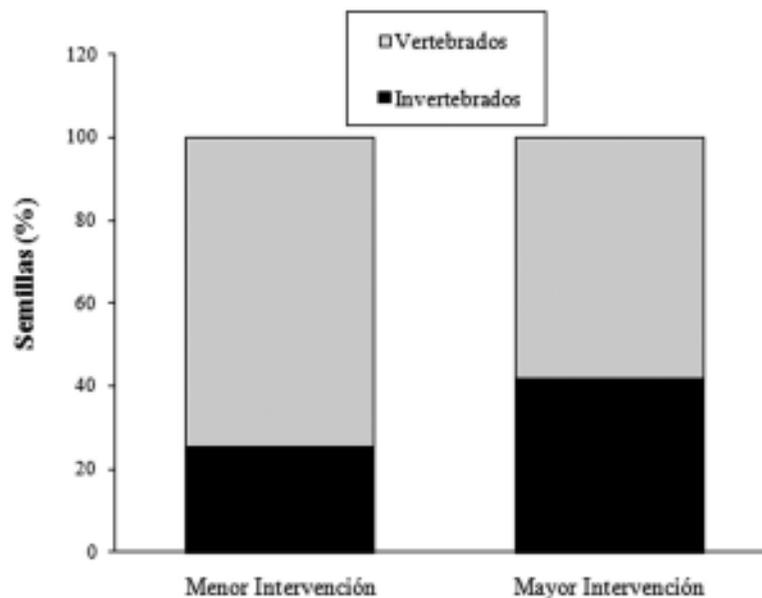
**Figura 4.** Porcentaje de subparcelas (0.25m<sup>2</sup>) con y sin semillas del roble *Quercus humboldtii* encontrado en el sitio de mayor intervención (N= 484) y en el de menor intervención (N= 490). Líneas gruesas: porcentaje de subparcelas sin semillas, Blanco: porcentaje de parcelas con semillas no viables. Negro sólido: porcentaje de parcelas con semillas viables.

invertebrados y vertebrados, siendo estos últimos los principales responsables de la misma. Los invertebrados pertenecieron a las familias Coleoptera y Lepidoptera, mientras que los depredadores vertebrados correspondieron a ardillas, loros, guachos y lapas. Al comparar entre sitios, se encontró una mayor depredación de las semillas en el sitio de mayor intervención. En este sitio la depredación por invertebrados se duplica en relación con el sitio de menor intervención (Figura 5). Además, al comparar el número promedio de semillas/subparcela que registraron depredación por invertebrados esta fue de 1.25 (semillas/subparcela) en el sitio de

menor intervención, mientras que en el de mayor intervención fue de 2.15 (semillas/subparcela).

### Distribución espacial

En el sitio de menor intervención, la distancia observada al vecino más cercano para todas las semillas (viables y no viables) es menor que la distancia esperada (Tabla 4). Sin embargo, para las semillas viables la relación de la distancia observada (88.1 m) es mayor que la distancia esperada (79.7 m), lo que revela una tendencia a la uniformidad. Esto lo confirma el índice de Donnelly que muestra un patrón uniforme (Tabla 4).



**Figura 5.** Porcentaje de subparcelas (0.25m<sup>2</sup>) con y sin semillas del roble *Quercus humboldtii* encontrado en el sitio de mayor intervención (N= 484) y en el de menor intervención (N= 490). Líneas gruesas: porcentaje de subparcelas sin semillas, Blanco: porcentaje de parcelas con semillas no viables. Negro sólido: porcentaje de parcelas con semillas viables.

**Tabla 4.** Distribución espacial de parcelas con semillas del roble *Quercus humboldtii* obtenidas en dos sitios con diferente grado de intervención antrópica.

Semillas	Distancia al vecino más cercano (m)			Distribución espacial	
	Esperada	Observada	SD	Índice de Donnelly*	Patrón
<b>Menor intervención</b>					
General	20.0	11.1	13.1	-11.00	Agregado
Viables	70.7	88.1	67.7	1.62	Uniforme
<b>Mayor intervención</b>					
General	48.3	16.6	11.8	-6.55	Agregado
Viables	264.6	0.0	0.0	-1.06	Uniforme

\* Límite  $|z| = 1.96$

En el sitio de mayor intervención, no fue posible evaluar las distancias al vecino más cercano, pues sólo se encontraron semillas viables, puesto que los datos no corresponden a la estación completa de fructificación. Por lo tanto, los resultados no son concluyentes. Al analizar las semillas en general (viables y no viables) la relación entre distancia observada a esperada en el sitio de mayor intervención indica una tendencia a la agregación (Tabla 4). No se presentaron diferencias significativas entre las distancias al vecino más cercano entre sitios ( $F_{1,335} = 25.63$ ;  $N= 336$   $P \leq 0.05$ ).

## DISCUSIÓN DE RESULTADOS

Los resultados de este estudio apoyan la premisa de que la fragmentación y la perturbación antrópica afectan el reclutamiento de las plántulas (Laurance *et al.* 1998) así como la depredación de semillas. En un muestreo relativamente similar en dos sitios cercanos, el cual abarcó un área de 28 ha por sitio (490 vs 484 parcelas) se encontraron diferencias importantes tanto en la densidad como en la distribución espacial de plántulas y semillas del roble. Por un lado, respecto a las plántulas, que son el reflejo de la dispersión de semillas una vez han ocurrido los eventos de reorganización (dispersión primaria y secundaria), germinación y establecimiento (Hamill & Wright 1986, Bleher & Böhning-Gaese 2001), se encontró una mayor abundancia y agregación en el sitio de mayor intervención (vereda Canadá) en general y para cada una de las categorías de edad (A, B y C). Además, aunque en los dos sitios se encontró una marcada disminución en la densidad de plántulas entre categorías de edad, el patrón de distribución permaneció constante. Por otro lado, a pesar de que no se pudo muestrear toda la estación de fructificación, el sitio de mayor intervención presentó una mayor depredación de semillas y un incremento de la depredación por invertebrados.

Posiblemente, la fragmentación y por ende una menor presencia de animales vertebrados asociados al proceso de regeneración de la especie, pueden estar generando estos resultados. En este estudio, los principales dispersores de las semillas del *Q. humboldtii* son mamíferos de suelo como tinajos y picuros (*e.g. Cuniculus taczanowskii*, *C. paca*, *Dasyprocta*

*punctata*) los cuales pueden verse afectados tanto por eventos de cacería como de fragmentación, que generan la desaparición o el desplazamiento de los animales hacia el interior del bosque (Otálora-Ardila 2003, Hidalgo-Jaramillo 2006, Vargas 2006). Debido a que estos vertebrados usualmente dispersan semillas a distancias iguales o mayores a 30 m del parental (Brewer 2001, Brewer & Webb 2001, Theimer 2003, Ramírez *et al.* 2009), su ausencia estaría generando que las semillas, y por ende las plántulas, estuvieran menos distribuidas por el bosque y más cercanas entre sí. Adicionalmente, la densidad de plántulas tiende a ser más alta en el sitio de mayor intervención, pues ante la disminución de los vertebrados herbívoros, el consumo de plántulas disminuye y aumenta la probabilidad de germinación y supervivencia de las mismas (Asquith *et al.* 1999, Cordeiro & Howe 2001, Wright 2003, Wyatt & Silman 2004, Wang *et al.* 2006, Andresen & Laurance 2007).

En este contexto, aunque la vereda Canadá y la Reserva Biológica Cachalú están ubicadas en la cordillera oriental y pertenecen a la misma unidad de paisaje, los bosques de la vereda Canadá han sido sometidos a una mayor alteración, dada por la presencia permanente de comunidades humanas (campesinos) que ha generado una disminución de los vertebrados que cumplen papeles de dispersores de semillas, depredadores y herbívoros (Otálora-Ardila 2003, Hidalgo-Jaramillo 2006). En contraste, al estar en una Reserva de la Sociedad Civil, la fauna en los bosques de Cachalú se encuentra bajo protección. La zona se caracteriza por estar alejada de comunidades humanas, por presentar coberturas boscosas relativamente continuas y se ubica en el relicto continuo más grande de bosque en la cordillera oriental (Otálora-Ardila 2003), en donde se encuentran las más altas densidades de mamíferos de toda la zona.

Una mayor frecuencia de claros y una menor competencia entre especies como consecuencia de una menor diversidad, también puede estar generando una mayor densidad de plántulas en el sitio de mayor intervención. Ocaña (2005), encontró que en la zona de mayor intervención, se presenta una simplificación estructural que se manifiesta por la

presencia de especies características de bosques secundarios y claros. Por lo tanto, al ser el roble una especie de rápida germinación, fuerte competidora y con requerimientos intermedios de luz (Cárdenas *et al.* 2000), una simplificación estructural podría tener efectos positivos en la abundancia relativa de las plántulas. A pesar de esta mayor densidad de plántulas en el sitio de mayor intervención, se observa una marcada disminución de la densidad de una categoría de edad menor a la siguiente (Figura 3). Esto probablemente se debe a factores de mortalidad denso-distancio dependientes, ya que al existir una mayor agregación y por ende menores distancias entre una plántula y otra, las posibilidades de ataque por parte de depredadores vertebrados e invertebrados, patógenos y mortalidad por competencia aumentan (Janzen 1970). Aunque es normal para las especies de plantas que a medida que aumenta la edad se presente una disminución en la densidad y en el espaciamiento por diferentes causas implícitas en el funcionamiento del bosque, la mayor depredación de semillas encontrada en el sitio de mayor intervención apoyaría esta hipótesis.

### SEMILLAS

Respecto a la densidad y la distribución de semillas, los altos niveles de depredación, la baja disponibilidad de semillas viables y el corto periodo de muestreo (sólo un mes de los cinco que comprende la estación de fructificación), no permitieron obtener datos robustos sobre los patrones de distribución, ni evaluar la probabilidad de cambio de semillas a plántulas como ha sido realizado en otros estudios. A pesar de lo anterior, los datos muestran que el alto porcentaje de depredación de semillas en ambos sitios es similar a lo encontrado para otras especies de roble tropical (Barik *et al.* 1996). En el sitio de mayor intervención se encontró una mayor depredación de semillas, lo que podría ser consecuencia de un efecto denso-distancio dependiente (Janzen 1970), en donde mayores densidades generan mayores probabilidades de depredación. Adicionalmente, la depredación por vertebrados disminuyó en el bosque de mayor intervención, lo cual puede reflejar la ausencia de tinajos y picuros en el área, mientras que la depredación por invertebrados aumentó. Este patrón ha

sido también encontrado para algunas especies de palmas en el Brasil y en Colombia (Bonjorne & Galetti 2007, Ramírez *et al.* 2009), en las que la depredación por invertebrados aumenta con la intervención antropogénica. Posiblemente, esto se debe a que al presentarse una disminución en las poblaciones de vertebrados, puede generarse una compensación funcional, en donde vertebrados pequeños e invertebrados depredadores de semillas, comienzan a presentar incrementos compensatorios en abundancia (Asquith *et al.* 1997, 1999, Cordeiro & Howe 2001, Wright 2003, Wyatt & Silman 2004, Wang *et al.* 2006, Andresen & Laurance 2007). Futuros estudios que abarquen la estación completa de fructificación y estudios acerca del destino de las semillas dispersadas por vertebrados e invertebrados, podrían confirmar estos hallazgos.

### CONSIDERACIONES FINALES

En esta investigación se planteó un muestreo que permitió el estudio de la dispersión y sus consecuencias a nivel de sitio. Esto contrasta con una gran cantidad de estudios (*e.g.* Kitajima & Augspurger 1989, Forget *et al.* 1999, Cordeiro & Howe 2001, Parrado-Rosselli 2005, 2007) que consideran el árbol parental como punto de partida y por ende se genera una restricción en las distancias máximas a abordar al tratar de garantizar que las plántulas muestreadas procedan del mismo parental (máximo 100 m de distancia desde la base). Esto limita desde el comienzo la óptica del estudio, pues no permite una evaluación a nivel de bosque o de la población, sino a nivel de árboles aislados. Otra desventaja de los muestreos en situaciones donde una sola especie es dominante, como en el caso del roble, es que establecer el parental más cercano no es posible a no ser que se utilicen técnicas genéticas/moleculares. Por lo tanto, con el fin de minimizar este tipo de sesgos y generar información a nivel poblacional, se muestreó la población de plántulas y semillas distribuidas en el bosque, sin tener como referencia al parental, abarcando un área de 28 ha por sitio. Esto permitió conocer la distribución en todo el bosque, detallar la heterogeneidad del mismo y abordar el mayor número de lugares con probabilidad de llegada y colonización de nuevos propágulos.

A nivel de poblaciones, este estudio comprende un gran esfuerzo de muestreo, al comparar con otros estudios realizados sobre densidad y distribución espacial de plántulas y semillas en bosques tropicales (Tabla 5). Por ejemplo, estudios que han utilizado el sistema de parcelas pequeñas para evaluar densidad han utilizado un menor número de parcelas o una menor proporción respecto al área total. El contemplar cada parcela de muestreo (1m<sup>2</sup>) como un individuo, permitió abarcar una gran área y a la vez facilitó el muestreo pues no sólo supone plántulas aisladas sino grupos de plántulas, por lo que se recomienda este tipo de muestreo para futuros estudios. Sin embargo, se debe tener en cuenta que la toma de datos incluya por lo menos un periodo completo de fructificación. Se recomienda además, realizar una demarcación de los puntos muestreados que permita una posterior captura de datos y un efectivo seguimiento, en el mediano y largo plazo, del desarrollo de los individuos referenciados.

Muchos autores han sugerido que dada la complejidad de las interacciones entre la pérdida de fauna

y las poblaciones de plantas, los impactos pueden ser específicos a cada sitio y su biota asociada (Asquith *et al.* 1997, Guariguata *et al.* 2002, Wright 2003, Wyatt & Silman 2004). Aunque es claro que una gran cantidad de factores pueden estar involucrados en la regeneración del roble, los resultados aquí presentados muestran que la variación en la perturbación y las posibles variaciones en la biota asociada, tienen efectos importantes en la población de plántulas, la cual puede generar cambios en los juveniles y adultos y por ende cambiar considerablemente la composición y estructura de los bosques andinos. Al determinar que la mayor densidad y agregación de las semillas y plántulas puede ser consecuencia de una disminución en vertebrados dispersores, depredadores y herbívoros por efecto de la perturbación, debe tenerse presente que para estrategias de restauración de los bosques ubicados en el corredor de conservación Guanentá – La Rusia – Iguaque se debe procurar la presencia permanente de vertebrados dispersores pues el sólo reintroducir especies vegetales no necesariamente garantizará la viabilidad y estructura del bosque en el largo plazo.

**Tabla 5.** Esfuerzo de muestreo desarrollado en diferentes estudios que comprenden la distribución espacial de plántulas y/o semillas, en bosques tropicales.

No. de parcelas	Proporción respecto al área de muestreo	Área de la parcela (m <sup>2</sup> )	Área muestreada (m <sup>2</sup> )	Área de sitio (ha)	Sitio	Fuente
600	0.0120	1	600	50	Isla Barro Colorado, Panamá	Harms <i>et al.</i> 2000
200	0.0040	0,5	100	50	Isla Barro Colorado, Panamá	Harms <i>et al.</i> 2000
188	0.0038	1	188	50	Isla Barro Colorado, Panamá	Dalling <i>et al.</i> 2002
484	0.0173	1	484	28	Encino, Santander. Colombia	Esta investigación
490	0.0175	1	490	28	Encino, Santander. Colombia	Esta investigación

Finalmente, esta información, puede ser de gran importancia para entender el papel que desempeñan los animales en las dinámicas de regeneración de los bosques y por tanto, anticipar los efectos de su desaparición. Esto, sin duda puede ser de gran utilidad para el establecimiento de criterios y estrategias de manejo y restauración, tanto para las especies de plantas como para las especies de animales en los ecosistemas andinos tropicales. Además, el conocimiento de los patrones espaciales de dispersión resulta de gran importancia ya que determina no solamente el área potencial del reclutamiento de las plantas, sino además otros procesos asociados como son la depredación, la competencia y el establecimiento (Nathan & Muller-Landau 2000). Por lo tanto, ayuda a entender los factores que determinan la demografía y los patrones de ocupación de espacio de las especies de plantas, tema que actualmente es centro de debate en ecología tropical.

#### CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

La abundancia y la distribución espacial de plántulas de *Quercus humboldtii* presentó diferencias entre los sitios, siendo superior la abundancia y la agregación en el bosque con mayor grado de intervención antrópica.

La distribución espacial de semillas coincidió con el patrón encontrado para las plántulas, presentando una mayor agregación en el bosque de mayor intervención.

En el bosque más intervenido se presentó una mayor depredación de las semillas en relación al sitio de menor intervención. En este sitio la depredación por invertebrados aumentó, mientras que la depredación por vertebrados disminuyó.

Es importante determinar otros efectos sobre las poblaciones de plántulas tales como dinámica de claros, requerimientos nutricionales, de luz, entre otros. También se sugiere estudiar más de un periodo de fructificación que incluya el seguimiento de los individuos en diferentes periodos de tiempo para determinar la tasa de cambio de una categoría de edad a la siguiente.

Para programas de restauración y conservación de los bosques de roble, se deben proponer estrategias de manejo de fauna, incluyendo conservación de las poblaciones existentes, reintroducción y mecanismos de conectividad, así como sistemas agroforestales que atraigan y mantengan las poblaciones de dispersores.

#### AGRADECIMIENTOS

Esta investigación estuvo financiada por la Fundación Natura Colombia y la fundación MacArthur en el marco del macroproyecto “Corredor de Conservación de Robles: una estrategia para la conservación y el manejo forestal en Colombia” y por la Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Agradecemos al personal de la reserva de Cachalú y a las familias de la vereda Canadá por su apoyo en la fase de campo. A Luis Mario Cárdenas por el apoyo en la realización de cada una de las fases de esta investigación. A América Astrid Melo por el mapa del área de estudio, a René López, a Edgar Cantillo y a Natalia Norden por sus comentarios y aportes en versiones previas de este manuscrito.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alberico, M., A. Cadena, J. Hernández-Camacho & Y. Muñoz-Saba.** 2000. Mamíferos (Synapsida: Theria) de Colombia. *Biota Colombiana* 1: 43-75.
- Andresen, E., & S. G. W. Laurance.** 2007. Possible indirect effects of mammal hunting on dung beetle assemblages in Panama. *Biotropica* 39: 141-146.
- Arbeláez, M. V., & A. Parrado-Rosselli.** 2005. Seed dispersal modes of the vegetation on the sandstone plateaus of the middle Caquetá river region, Colombian Amazonia. *Biotropica* 37: 64-72.
- Armenteras, D., F. Gast., & H. Villareal.** 2003. Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia. *Biological Conservation* 113: 245-256.
- Asquith, N. M., S. J. Wright., & M. J. Clauss.** 1997. Does mammal community composition control recruitment in neotropical forests? Evidence from Panama. *Ecology* 78: 941-946.

- Asquith, N. M. J., Terborgh, A. E. Arnold., & C. M. Riveros.** 1999. The fruits the agouti ate: *Hymenaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. *Journal of Tropical Ecology* 15: 229–235.
- Barik, S. K., R. S. Tripathi, H. N. Pandey & P. Rao.** 1996. Tree regeneration in a subtropical humid forest: effect of cultural disturbance on seed production, dispersal and germination. *Journal of Applied Ecology* 33: 1551-1560.
- Bleher, B. & K. Böhning-Gaese.** 2001. Consequences of frugivore diversity for seed dispersal, seedling establishment and the spatial patterns of seedlings and trees. *Oecologia* 129: 385-394.
- Bonjorne, L. & M. Galetti.** 2007. Seed dispersal and spatial distribution of *Attalea geraensis* (Arecaceae) in two remnants of Cerrado in Southeastern Brazil. *Acta Oecologica* 32: 180-187.
- Brewer, S. W.** 2001. Predation and dispersal of large and small seeds of a tropical palm. *Oikos* 92: 245–255.
- Brewer, S. W., & M. A. Webb.** 2001. Ignorant seed predators and factors affecting the seed survival of a tropical palm. *Oikos* 93: 32–41.
- Camargo, C. & S. Vargas.** 2006. La relación dispersor-planta de aves frugívoras en zonas sucesionales tempranas como parte de la restauración natural del bosque andino, pp.: 157-172. En: Solano, C. & Vargas, N. (eds.). *Memorias del I Simposio Internacional de Robles y Ecosistemas Asociados*. Fundación Natura–Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá.
- Cárdenas, F., H. Cordero, C. A., Devia, H. Arenas, D. Díaz.** 2000. Desarrollo Sostenible en los Andes de Colombia. Provincias del Norte, Gutiérrez y Valderrama (Boyacá, Colombia). Pontificia Universidad Javeriana-Unión Europea. Bogotá. 301 p.
- Clark, P. J. & F. C. Evans.** 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35: 445-453.
- Condes, S. & J. Martínez-Millán.** 1998. Comparación entre los índices de distribución espacial de árboles más usados en el ámbito forestal. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales*. 7: 173-187.
- Cordeiro, N. J & H. F. Howe.** 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conservation Biology* 15:1733–1741.
- Cújar, A.** 2006. Uso del hábitat del venado (*Mazama rufina*) en la Reserva Biológica Cachalú y su área de influencia, pp. 101-117. En: Vargas, W. & Solano, C. (eds). *I Simposio Internacional del Roble y Ecosistemas Asociados*. Fundación Natura. Bogotá.
- Dalling, J. W., H. C. Muller-Landau, S. J. Wright & S. P. Hubbell.** 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology* 90: 714–727.
- Dirzo, R., E. Mendoza & P. Ortíz.** 2007. Size-related differential seed predation in a heavily defaunated neotropical rain forest. *Biotropica* 39: 355-362.
- Donnelly, K. P.** 1978. Simulations to determine the variance and edge effect of total nearest-neighbor distance, pp: 91-95. En: Hodder, I. (ed.). *Simulation Studies in Archaeology*. Cambridge University Press. Cambridge, London.
- Etter A. & W. van Wyngaarden.** 2000. Patterns of Landscape Transformation in Colombia, with Emphasis in the Andean Region. *Ambio* 29: 432-439.
- Forget, P. M., T. Milleron & F. Feer.** 1998. Patterns in post-dispersal seed removal by neotropical rodents and seedfate in relation to seed size, pp. 25-49. En: Newberry, D. M., Prins, H. H. T. & Brown, N. D. (eds.) *Dynamics of Tropical Communities*. Blackwell Science. Oxford.
- Forget, P. M., K. Kitajima & R. B. Foster.** 1999. Pre- and post-dispersal seed predation in *Tachigali versicolor* (Caesalpiniaceae): effects of timing of fruiting and variation among trees. *Journal of Tropical Ecology* 15:61–81.
- Forget, P. M. & P.A. Jansen.** 2007. Hunting Increases Dispersal Limitation in the Tree *Carapa procera*, a Nontimber Forest Product. *Conservation Biology* 21: 106–113.
- Gómez, J. M, Puerta-Piñero, C & Shupp E. W.** 2008. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. *Oecologia* 155: 529-537.

- Guariguata, M., H. Arias-Le Claire & G. Jones.** 2002. Tree seed fate in a logged and fragmented forest landscape, Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 34: 405-415.
- Hamill, D. & S. J. Wright.** 1986. Testing the dispersion of juveniles relative to adults: a new analytic method. *Ecology* 67: 952-957.
- Harms, K. E., S. J. Wright, O. Calderón, A. Hernández & E. A. Herre.** 2000. Pervasive density dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404: 493-495.
- He, F., P. Legendre, & J. V. LaFrankie.** 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 8: 105-114.
- Herrera, J.** 1995. Acorn predation and seedling production in a low-density population of Cork oak (*Quercus suber* L.). *Forest Ecology and Management* 76: 197-201.
- Hidalgo-Jaramillo, F.** 2006. Evaluación de los factores que inciden en la sostenibilidad de la cacería de subsistencia en el municipio de Encino, Santander, Colombia, pp: 235-258. En: Solano, C. & Vargas, N. (eds.) *Memorias del I Simposio Internacional de Robles y Ecosistemas Asociados*. Fundación Natura - Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá.
- Howe, H. F. & J. Smallwood.** 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Hubbell, S. P.** 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309.
- Janzen, D.** 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104: 501-528.
- Jordano, P. & E. W. Schupp.** 2000. Seed disperser effectiveness: The quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs* 70: 591-615.
- Kattan, G. & H. Alvarez-López.** 1996. Preservation and management of biodiversity in fragmented landscapes in the Colombian Andes, pp: 3-18. En: Schelhas, J. & R. Greenberg (eds) *Forest Patches in Tropical Landscapes*. Island Press. Washington D.C.
- Kitajima, K. & C. K. Augspurger.** 1989. Seed and seedling ecology of a monocarpic tropical tree, *Tachigali versicolor*. *Ecology* 70 1102-1114.
- Krebs, C.** 1989. *Ecological methodology*. Harper & Row Publishers. New York.
- Laurance, W. F., L. V. Ferreira, J. M. Rankin-De Merona, S. G. Laurance, R. W. Hutchings, T. E. Lovejoy.** 1998. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conservation Biology* 12: 460-464.
- Nathan, R. & H. C. Muller-Landau.** 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 278-285.
- Newstrom, L. E., G. W. Frankie & H. G. Baker.** 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26: 141-159.
- Ocaña, Y. G.** 2005. Caracterización florística y estructural de unidades de bosque altoandino en las veredas de Minas y Patios Altos, Encino, Santander. *Colombia Forestal* 9: 70-86.
- Otálora-Ardila, A.** 2003. Mamíferos de los bosques de roble. *Acta Biológica Colombiana* 8: 57 - 71.
- Otálora-Ardila, A. & H. F. López-Arévalo.** 2006. Incidencia de algunos elementos del paisaje fragmentado de Encino (Santander, Colombia) sobre la riqueza y diversidad de murciélagos, pp. 83-94. En: Solano, C. & Vargas, N. (eds.) *Memorias del I Simposio Internacional de Robles y Ecosistemas Asociados*. Fundación Natura - Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá.
- Pacheco, R & C. Pinzón.** 1997. El roble *Quercus humboldtii*. *Notas Divulgativas*. Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis. Bogotá.
- Parrado-Rosselli, A.** 2005. Fruit availability and seed dispersal in terra firme rain forests of Colombian Amazonia. *Tropenbos Ph.D. Series 2*, Tropenbos-International. Wageningen.
- Parrado-Rosselli, A.** 2007. La dispersión de semillas: una herramienta para comprender la composición y estructura de los bosques amazónicos, pp. 109-116. En: Ruiz, S.L., E. Sánchez, E. Tabares, A. Prieto, J.C. Arias, R.

- Gómez, D. Castellanos, P. García, & L. Rodríguez (eds.). Diversidad biológica y cultural del sur de la Amazonia Colombiana – Diagnóstico. CorpoAmazonia, Instituto Alexander von Humboldt, Instituto SINCHI, UAESPNN. Bogotá.
- Pulido, F. J.** 2002. Biología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración de bosques templados y subtropicales de robles (*Quercus* spp.). Revista Chilena de Historia Natural 75: 5-15.
- Ramírez, B. H., Parrado-Rosselli, A. & Stevenson, P. R.** 2009. Seed dispersal of a useful palm (*Astrocaryum chambira* Burret) in three Amazonian forests with different human intervention. Colombia Forestal 12: 5-16
- Smythe, N.** 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical rain forest. American Naturalist 104: 25-35.
- Snow, D.** 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: A world survey. Biotropica 13(1):1-14.
- Solano, C.** 2006. Reserva Biológica Cachalú, pp. 11-13. En: Vargas, W. & Solano, C. (eds.) I Simposio Internacional del Roble y Ecosistemas Asociados. Fundación Natura. Bogotá.
- Solano, C., C. Roa, & Z. Calle.** (eds). 2006. Estrategia de desarrollo sostenible Corredor de Conservación Guantiva - La Rusia – Iguaque. Fundación Natura y The Nature Conservancy. Bogotá. 92 p.
- Sork, V. L., J. Bramble & O. Sexton.** 1993. Ecology of mast fruiting in three species of North American deciduous oaks. Ecology 74: 528-541.
- Theimer, T. C.** 2003. Intraspecific variation in seed size affects scatter-hoarding behaviour of an Australian tropical rainforest rodent. Journal of Tropical Ecology 19: 95-98.
- Terborgh, J., G. Nuñez-Iturri, Nigel C. A. Pitman, F. H. Cornejo-Valverde, P. Alvarez, V. Swamy, E. G. Pringle & C. E. Timothy Paine.** 2008. Tree recruitment in an empty forest. Ecology 89: 1757-1768.
- Van der Wall, S. B.** 2002. Secondary dispersal of Jeffrey pine seeds by rodent scatter-hoarders: the roles of pilfering, recaching and a variable environment. pp. 193-208. En: Levey, D. J., Silva, W. R. & Galetti, M. (eds.). Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution, and conservation. CABI Publishing. Willingford, UK.
- Vargas, N.** 2006. El manejo colectivo de la fauna silvestre en bosques andinos: sus limitaciones y potencialidades, pp.: 183 – 202. En: Solano, C. & Vargas, N. (eds.) Memorias del I Simposio Internacional de Robles y Ecosistemas Asociados. Bogotá: Fundación Natura – Pontificia Universidad Javeriana.
- Wang, B. C., M. T. Leong, T. B. Smith & V. L. Sork.** 2006. Ecological repercussions of extirpating mammals: reduced seed removal and dispersal of the Afrotropical tree, *Antrocaryon klaineianum* (Anacardiaceae). Biotropica 38: 792-793.
- Wright, S. J.** 2003. The myriad effects of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 6:73-86.
- Wyatt, J. L. & M. R. Silman.** 2004. Distance-dependence in two Amazonian palms: effects of spatial and temporal variation in seed predator communities. Oecologia 140:26-35.

## SOFTWARE

Autodesk INC. 1999. AutoCAD® version 14.