BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE UNA POBLACIÓN *Espeletia curialensis* var. *exigua* Rodr.-Cabeza & S. Díaz, (CORDILLERA ORIENTAL, COLOMBIA)

MAESTRÍA MANEJO, USO Y CONSERVACIÓN DEL BOSQUE

UNIVERSIDAD DISTRITAL DE COLOMBIA

AUTOR:

VERONICA MARIA VELASCO SALCEDO

DIRECTOR

PhD. JORGE HERNÁN JÁCOME REYES

2018

Página de aprobación

_____

_____

_____

_____

_____

_____

_____

Firma del presidente del jurado

_____

Firma del jurado

_____

Firma del jurado

Contenido

LISTA DE FIGURAS 6

RESUMEN 7

ABSTRACT 7

1. INTRODUCCIÓN GENERAL 8

1.1 Marco Referencial 8

1.1.1 Ecología poblacional en ecosistemas alpinos y tropicales de alta montaña 8

1.1.2 Descripción del género *Espeletia* 9

1.1.3 Estudios sobre biología reproductiva de frailejones 10

1.1.4 Banco de semillas, germinación y establecimiento de semillas en ecosistemas alpinos y tropicales de alta montaña 13

1.2 Problema de investigación 15

1.3 Justificación 16

1.4 Objetivos 16

1.4.1 Objetivo General 16

1.4.2 Objetivos específicos 17

2. BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE UNA POBLACIÓN *Espeletia curialensis* var. *exigua* Rodr.-Cabeza & S.Díaz, (CORDILLERA ORIENTAL, COLOMBIA) 17

2.1 Introducción 17

2.2 Materiales y Métodos 20

2.2.1 Área de Estudio 20

2.2.2 Especie en estudio 22

2.2.3 Comportamiento fenológico interanual 23

2.2.4 Caracterización demográfica de la población 23

2.2.5 Desarrollo floral de la población 24

2.2.6 Ensayos de Viabilidad de semillas 26

2.2.7 Pruebas de germinación de semillas 27

2.2.8 Medición de variables climáticas 28

2.2.9 Comportamiento reproductivo vs Variables climáticas 28
2.3 Resultados 29
2.3.1 Comportamiento fenológico interanual de la población 29
2.3.2 Caracterización demográfica de la población 30
2.3.3 Desarrollo floral de la población 30
2.3.4 Comportamiento reproductivo vs Variables climáticas 34
2.3.5 Ensayos de Viabilidad de semillas 38
2.3.6 Pruebas de germinación de semillas 39
2.4 Discusión 39
2.4.1 Desarrollo floral de la población. 39
2.4.2 Comportamiento reproductivo vs Variables climáticas 44
2.4.3 Viabilidad de semillas 45
2.4.4. Germinación de semillas 46
3. Conclusiones 47
4. Recomendaciones 48
5. Reconocimientos 49
6. Literatura citada 50

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Comportamiento fenológico de una población *Espeletia curialensis* var. *exigua* durante el periodo de 2007- 2015 29

Tabla 2. Precipitación total y media mensual y diaria máxima y mínima registrada en El Ahogadero Tame (Arauca) PNN El Cocuy. 36

Tabla 3. Matriz de correlaciones estadíos población *E. curialensis* var. *exigua* y variables climáticas de Temperatura y Humedad relativa, periodo reproductivo junio 2015- diciembre 2015 37

Tabla 4. Resultados del ensayo de viabilidad de semillas de *E. curialensis* var. *exigua*, recolectadas en los meses de agosto, septiembre y noviembre. 39

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localización área de estudio Sector El Ahogadero municipio de Tame Arauca, jurisdicción del Parque Nacional Natural El Cocuy 21

Figura 2. *Espeletia curialensis* var. *exigua* localizada en el Sector El Ahogadero municipio de Tame Arauca, jurisdicción del Parque Nacional Natural El Cocuy 22

Figura 3. Estadios de desarrollo de capítulos de *E. curialensis* var. *exigua.* a) Eje floral con evidencias reproductivas, b) Botón indiferenciado, c) Botón diferenciado y capítulo en emergencia. d) Capítulo abierto. e) Capítulo maduro y f) Capítulos secos. 25

Figura 4. Distribución del número de individuos reproductivos monitoreados de la población de *Espeletia curialensis* var. *exigua* durante 2007- 2015 por clases de altura establecidas..... 30

Figura 5. Producción de capítulos por clase de altura de la población evaluada de *E. curialensis* var. *exigua* durante el periodo reproductivo evaluado junio 2015- diciembre 2015. 32

Figura 6. Número acumulado de capítulos en una población de *E. curialensis* var. *exigua* durante el periodo reproductivo evaluado junio- diciembre 2015. 33

Figura 7. Porcentaje acumulado de apertura de inflorescencias por ejes florales en las cuatro clases de altura evaluadas, en función del intervalo de tiempo mínimo registrado. 34

Figura 8. Temperatura y Humedad relativa media, máxima y mínima mensual El Ahogadero- Tame (Arauca) PNN El Cocuy, registrada por sensores HOBO U23 Pro v2 35

Figura 9. Círculo de correlaciones variables fenológicas *E. curialensis* var. *exigua* y variables ambientales de Temperatura (°C) y Humedad relativa (%) 38

RESUMEN

Espeletia curialensis var. *exigua* Rodr.-Cabeza & S. Díaz, es una variedad endémica de la Cordillera Oriental Colombiana. Su distribución restringida, la presencia de poblaciones muy aisladas y dispersas y la disminución en las tasas de reproducción registrados en el monitoreo durante los últimos 10 años, eleva la importancia de conocer su estado de conservación a través de la caracterización de su biología reproductiva. Para ello se realizó seguimiento a la formación y maduración de capítulos entre junio de 2015 a enero de 2016, sobre 19 individuos de cuatro clases de altura con evidencias de floraciones anteriores. Se tomaron semillas maduras en tres momentos diferentes, para cada tres clases de altura de los individuos, y posteriormente fueron sometidas a ensayos de germinación y viabilidad. Se logró describir el proceso reproductivo completo de la población durante los 7 meses monitoreados desde el registro de botones florales hasta la dispersión de semillas. La producción de capítulos difiere entre clases de altura evaluadas y el mayor aporte reproductivo lo genera la clase de altura más baja. Los ensayos de viabilidad, sólo se pudieron aplicar a las semillas recolectadas en el mes de noviembre, las cuales presentaron menos del 5% de aquenios con embriones desarrollados. Se obtuvo una viabilidad del 65% para la clase de altura media y 100% para la clase de altura baja y una nula capacidad germinativa de las semillas para las tres clases de altura evaluadas. Estos resultados, permiten inferir que la capacidad reproductiva de la variedad es realmente baja, condición que limita la expansión poblacional de la variedad *in situ.*

Palabras claves: Frailejón, capítulos, viabilidad, germinación, biología reproductiva.

ABSTRACT

Espeletia curialensis var. *exigua* Rodr.-Cabeza & S. Díaz , is an endemic species of the Colombian Eastern Cordillera. Its restricted distribution, the presence of very isolated and dispersed populations and the decrease in reproduction rates recorded in the monitoring during the last 10 years, increases

the importance of knowing its state of conservation through the characterization of its reproductive biology. For this reason, the formation and maturation of capitula between june of 2015 and january 2016 were followed up on 19 individuals of three height classes with evidence of previous blooms. Mature seeds were taken at three different dates, for each one of the three classes of height of the individuals; and afterwards, they were subjected to germination and viability tests. It was possible to describe the complete reproductive process of the population during the 7 months they were inspected, from the registration of flower buds to seed dispersal. The production of chapters does differ between evaluated height classes; the highest reproductive contribution is generated by the lowest height class.

Feasibility tests can only be applied to seeds collected in November, which show less than 5% of achene with developed embryos. A viability of 65% was obtained for the middle height class and 100% for the low height class and a null seed germination capacity for the three height classes evaluated. These results allow inferring that the reproductive capacity of the species is really low, condition that limits the population expansion of the species *in situ*

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 Marco Referencial

1.1.1 Ecología poblacional en ecosistemas alpinos y tropicales de alta montaña

Las altas tasas de mortalidad en las especies vegetales que crecen en ambientes alpinos tropicales, según Smith & Young (1987) se deben principalmente a los procesos de solifluxión, seguidamente de factores como las sequías, inundaciones y el fuego. Así mismo aspectos como la fuerte variación de la temperatura del aire y las pocas variaciones estacionales en la temperatura media mensual (Monasterio, 1979), constituyen condiciones desfavorables que afectan las poblaciones. En estos ambientes el crecimiento es frecuentemente estacional, con altas tasas durante los periodos de lluvia.

Por otra parte, la competencia y herbivoría son factores que afectan el establecimiento, crecimiento y la reproducción de especies, lo cual puede alterar los patrones de distribución de especies y estructura de la comunidad (Smith & Young, 1987).

1.1.2 Descripción del género *Espeletia*

Los elementos del ecosistema de páramo, se han adaptado gradualmente a condiciones excepcionales de altas elevaciones por encima de la línea superior del bosque, como es el caso de la subtribu endémica Espeletiinae Cuatrec. de la familia Asteraceae (Cuatrecasas, 1986). Son conocidos comúnmente en Colombia como Frailejones, o Sorocos en algunas zonas del norte del departamento de Boyacá. Dicha subtribu está conformada por ocho géneros dentro de los cuales se destaca el género *Espeletia* Mutis ex Humb. & Bonpl., que es el más representativo dentro del concepto ecológico de páramo (Cuatrecasas, 1986). Dicho género está circunscrito únicamente a Venezuela, Colombia y el norte de Ecuador (Cuatrecasas, 2013; Diazgranados, 2012a); distribuyéndose desde los páramos de Lara en Venezuela a los páramos de Llangantes en Ecuador (Diazgranados & Sánchez, 2017).

La mayor diversidad de especies del género *Espeletia* se concentra principalmente en Colombia, en donde se distribuyen 60 de las 72 especies registradas (Diazgranados, 2012) incluyendo la especie recientemente publicada *Espeletia praesidentis* Diazgr. & L.R.Sánchez, sp. nov. (Diazgranados & Sánchez, 2017).

En términos geológicos el género *Espeletia* se originó recientemente, quizás en un periodo glaciar del Pleistoceno temprano o tardío (Cuatrecasas 1986). Según estudios filogenéticos de la subtribu Espeletiinae Cuatrec. desarrollados por Diazgranados & Barber (2017), las especies Colombianas presentan dos centros de especiación importantes: los páramos de Santander y Norte de Santander y los páramos de Boyacá.

Estas especies han desarrollado mecanismos para evitar su congelamiento ante las extremas oscilaciones de temperatura que experimentan durante el día y la noche (Rada *et al.*, 1987). Se

caracterizan por ser rosetas perennes caulescentes de larga vida (Baruch, 1979) soportadas por tallos no ramificados o poco ramificados, con niveles de brotes densos inmaduros alrededor de los meristemos apicales (Smith, 1981) y hojas largas y pubescentes (Baruch, 1979).

El género *Espeletia* ocupa una variedad de hábitats y amplia diversidad de formas de vida (Berry & Calvo, 1994); fundamentalmente gregario y especializado para el frío (Cuatrecasas, 1986). De acuerdo con la información reportada por Diazgranados (2012) sobre la riqueza de especies de Espeletiinae en el gradiente altitudinal, se puede evidenciar que el género *Espeletia* presenta un amplio rango de distribución que va desde los 2100 msnm en los bosques nublados hasta los 4600 mnsm en el límite del superpáramo, con un alto porcentaje de especies entre los 3000 y 3700 msnm.

Las semillas son bastante pesadas (Cuatrecasas, 1986) y su dispersión está restringida por ausencia de estructuras especializadas de dispersión o papus (Cuatrecasas, 1976; Smith, 1981). Se ha identificado que algunas de éstas especies son pioneras después de disturbios y se desarrollan en ecotonos entre el bosque alto andino y los páramos, en áreas con paramización secundaria o páramos azonales (Diazgranados, 2013).

1.1.3 Estudios sobre biología reproductiva de frailejones.

Las investigaciones existentes orientadas al conocimiento del género *Espeletia*, se dieron a partir de 1792 cuando Mutis en su expedición botánica, asigna por primera vez el nombre a este género de frailejones en honor al virrey Ezpeleta. La publicación del género fue realizada oficialmente por Humboldt y Bonpland en 1809 (Diazgranados, 2012) y posteriormente autores como Smith, Cuatrecasas, Monasterio, Estrada, Cleef, Diazgranados, entre otros, buscan la aproximación al entendimiento del género y de algunas de sus especies, principalmente en los Andes de Venezuela y más recientemente en los Andes colombianos y ecuatoriales. Estos estudios permiten inferir que, aunque es amplio el conocimiento que se tiene sobre la composición del género, aún es escasa la

información reportada sobre las dinámicas ecológicas para muchas especies, principalmente las distribuidas en el territorio colombiano, uno de los países que mayor diversidad de frailejones alberga.

La implementación del proyecto global sobre ecología de poblaciones de frailejones desarrollado en el Centro de Investigaciones de los Andes Tropicales- CIELAT desde 1977, liderado por Monasterio y Estrada; ha permitido la toma consistente de parámetros demográficos y aspectos bioreproductivos sobre algunas poblaciones en el largo plazo. En 1988 se publica un estudio realizado sobre la ecología poblacional de *Coespeletia spicata* (Sch.Bip. ex Wedd.) Cuatrec. localizada en la Cordillera de Mérida en Venezuela sobre los 4.200 msnm en el que evalúan aspectos como natalidad, reclutamiento y mortalidad, así como eventos de floración, fertilización y viabilidad de las semillas. En este estudio, los autores sugieren que esta especie representa un ejemplo de éxito adaptativo en ambientes criotérmicos tropicales, en el cual el alto valor reproductivo de los individuos de tamaño intermedio en la población, los mecanismos de latencia presentes en la semilla y la estrategia policárpica de la reproducción, contribuyen de manera significativa en este éxito (Estrada & Monasterio, 1988).

De igual forma, tres años más tarde los mismos autores analizan el comportamiento reproductivo de la misma especie *C. spicata* tomando como base la información obtenida durante 8 años de registros a partir de las parcelas muestreadas entre 1977 y 1984, así como de muestreos tomados en 1983. Se encontró que la edad de la primera reproducción ocurre generalmente a los 20 años, prolongándose en algunos casos, hasta los 50 años. Así mismo, registran que los valores de fecundidad y frecuencia de reproducción en dicha población, no variaron significativamente con el tamaño de la planta (Estrada & Monasterio, 1991).

Berry & Calvo (1994) analizaron datos sobre mecanismos de polinización y fenología reproductiva de 13 especies de frailejones, encontrando que la abundancia y diversidad de insectos polinizadores disminuyen en las zonas del superpáramo y la floración ocurre principalmente en la época húmeda a excepción de dos especies. Dichos autores registran que los periodos de floración duran entre 3 y 6

meses y se presenta superposición de la antesis en la mayoría de especies coincidiendo con los picos de floración.

Al realizar la revisión de las investigaciones realizadas fuera de Venezuela, se logra identificar que la mayoría de esfuerzos han estado orientados a conocer las respuestas de algunas especies de *Espeletia*, a condiciones generadas por causas naturales y/o antrópicas. Es así como en Ecuador, se encuentra en la literatura trabajos de Ramsay (2014) relacionados con los efectos del fuego ocurridos sobre poblaciones de *Espeletia pycnophylla* Cuatrec. en diferentes localizaciones altitudinales. Ramsay afirma que los regímenes de fuego a nivel local determinan la composición de la biodiversidad y las dinámicas ecológicas en los suelos modernos de páramo, ya que mejora el reclutamiento de algunas especies e induce cambios en la interacción por competencia.

Para el caso colombiano, los reportes del listado de especies silvestres amenazadas de la diversidad biológica del país, presentan aproximadamente 25 especies del género *Espeletia* en alguna categoría de amenaza situación que alerta sobre la necesidad de fortalecer la investigación orientada a la toma de decisiones frente a su conservación y manejo. Aunque es el país con mayor diversidad de especies del género Espeletia, los esfuerzos se han concentrado principalmente en *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl., caracterizada por hallarse en los suelos cordillera bien drenados de la Cordillera Oriental de los Andes colombianos (Cuatrecasas, 2013). Se ha investigado el efecto de acciones antrópicas como las quemas y pastoreo sobre su fenología y estructura, identificando que dicha intervención antrópica genera disminución de la existencia de semillas en el suelo y alta mortalidad de plántulas (Vargas, 1996).

Se sugiere que la presencia de disturbios recurrentes por fuego, genera tolerancia en la especie *E. grandiflora* en la medida en que la frecuencia de fuegos aumenta, hasta cierto tamaño, entre 40 – 60 cm, en la cual que la especie pasa de tolerante a intolerante, conservando aún mecanismos de regeneración por semilla (Vargas *et al.*, 2002).

Fagua & Gonzáles (2007) estudian las tasas de crecimiento, fenología reproductiva y polinización de *E. grandiflora*, para lo cual establecieron 4 parcelas de 30 * 15 m, concluyendo que la biología de esta especie es similar a las demás reportadas en los páramos secos de Venezuela, excepto las altas tasas de crecimiento de juveniles y adultos, así como la ocurrencia de polinización nocturna por polillas.

Con la recopilación de esta información sobre estudios de algunas especies de la subtribu Espeletiinae, se logra una aproximación a los procesos claves de la dinámica poblacional, como la reproducción: floración, desarrollo, maduración de frutos, dispersión de semillas, fertilización, bancos de semillas, así como el patrón de sobrevivencia de la población instalada (Estrada & Monasterio, 1988). Sin embargo, es de esperar que haya variaciones en estos procesos en cada especie, de acuerdo con la temporalidad diferencial de las áreas de páramo al igual que los aspectos autoecológicos de las especies (microhábitats).

Basados en las afirmaciones de Díaz-Piedrahita & Cabezas-Rodríguez (2010) de aumentar el estudio de áreas aún poco conocidas, podría incrementarse el número de especies reportadas para el género *Espeletia*, se puede inferir que aún nuestro conocimiento es incipiente sobre los frailejones y, probablemente, se estaría ante fenómenos de extinción, movimiento o adaptación de estas especies, sin que se logre la comprensión total de los procesos ecológicos de estas poblaciones.

1.1.4 Banco de semillas, germinación y establecimiento de semillas en ecosistemas alpinos y tropicales de alta montaña

La agregación de semillas no germinadas potencialmente capaces de reemplazar plantas adultas que mueren por causas ambientales o antrópicas, constituye una estrategia regenerativa de las plantas denominada banco de semillas (Harper, 1977).

En los ecosistemas alpinos, se presenta alta favorabilidad para mantener semillas viables en el suelo por prolongado tiempo (McGraw & Vavrek, 1989 citado por Cavieres, 1999), debido a la presencia

de bajas temperaturas que inciden en el retardo del consumo de reservas nutricionales, la baja presencia de depredación y patógenos. De igual forma, la corta duración de la estación favorable para la germinación en ecosistemas de alta montaña, hace que las semillas no logren su completa maduración antes de ser dispersadas, dificultando la germinación inmediata (Barclay & Crawford, 1984 citado por Cavieres, 1999). Harper (1997) sugiere que las estrategias de germinación, podrían representar diferencias en el potencial de las semillas, para permanecer viables en el suelo por periodos prolongados.

Vargas & Rivera (1990) afirman que los bancos de semillas en los ecosistemas de páramo presentan alta susceptibilidad de ser degradados por factores como las quemas, ya que estos bancos son superficiales y al quedar el suelo expuesto se crean procesos de erosión y barrido de la capa superficial del banco de semillas por acción de la lluvia.

Los resultados del estudio de las estrategias de germinación y latencia de semillas en especies de bosques templados adelantados por Figueroa *et al.,* 1996; indican que las especies que presentan germinación inmediata y sincrónica no requieren formar un banco de semillas en el suelo, en tanto aquellas semillas que requieren estratificación para germinar, serían capaces de crear un mecanismo de latencia, o permanecen en el suelo por tiempo prolongado hasta que encuentren las condiciones propicias para su germinación y establecimiento.

En el caso de los frailejones se ha sugerido la presencia de banco de semillas en *Coespeletia timotensis* (Cuatrec.) Cuatrec., con una longevidad de las semillas de 4 a 7 años (Guariguata & Azocar, 1988). Cárdenas y colaboradores (2002) reportan una alta densidad en el banco de semillas para una comunidad de *Espeletia killipii* Cuatrec y *Chusquea tessellata* Munro, sin evidencia de disturbio por fuego- pastoreo, en comparación con las densidades reportadas para ecosistemas alpinos y otros ecosistemas tropicales de alta montaña.

El proceso de germinación ocurre generalmente en las épocas lluviosas y la mayor mortalidad de plántulas se da en época seca. Algunas especies de rosetas gigantes se reproducen solamente en intervalos de algunos años y pueden mostrar estrecha sincronía de la reproducción entre la población (Smith & Young, 1987).

1.2 Problema de investigación

Los estudios del comportamiento de la fenología reproductiva, principalmente en rosetas de los andes venezolanos como *Espeletia schultzii* Wedd, *Libanothamnus occultus* (S.F.Blake) Cuatrec. y *Ruilopezia floccosa (Standl.) Cuatrec.* (Smith, 1981), *Coespeletia timotensis* (Cuatrec.) Cuatrec. (Monasterio, 1986a citado por Estrada & Monasterio, 1988). *C. spicata* (Estrada & monasterio, 1991; Monasterio, 1979), y *E. grandiflora* en Colombia (Fagua & Bonilla, 2005; Fagua & González, 2007) permiten evidenciar variaciones en los procesos reproductivos y fenológicos entre especies de frailejones.

Las especies de *Espeletia* hasta el momento estudiadas corresponden, en su mayoría a especies propias de ambientes de páramo, sin embargo son nulos los estudios de especies de la franja de sub páramo en la transición a bosque altoandino. Es de esperar que dados los importantes cambios en la estructura de la vegetación y las condiciones climáticas de estas zonas, las repuestas ecológicas de las especies de frailejón en estos ambientes sean diferentes a las de especies propias de páramos.

En este sentido, el presente proyecto de investigación apunta a obtener un conocimiento preliminar sobre el estado de la población del *Espeletia curialensis* var. *exigua*, a través de la caracterización de los aspectos de la biología reproductiva. La variedad objeto de estudio en la actualidad presenta una distribución restringida a ambientes de subpáramo, evidenciándose poblaciones sin representatividad ecológica. Así mismo, con base en los datos obtenidos de parcelas permanentes de monitoreo por el Parque Nacional Natural El Cocuy (PNN El Cocuy) del 2007-2015, información consignada en el Sistema de Información de Monitoreo de Parques Nacionales- SULA; se han registrado bajas tasas

de reclutamiento de las poblaciones y una disminución en los individuos reproductivos interanualmente. Para ello, se pretende dar respuesta a las siguientes preguntas: ¿Qué aspectos caracterizan la biología reproductiva de una población de la especie *E. curialensis* var. *exigua?* y ¿Cuál es la relación entre características demográficas y variables climáticas con la capacidad reproductiva de una población de la especie *E. curialensis* var. *exigua*?

1.3 Justificación

Espeletia curialensis var. *exigua* Rodr.-Cabeza & S. Díaz, es una variedad endémica reportada en el interior del PNN El Cocuy en el flanco oriental de la Cordillera Oriental Colombiana, priorizada por el área protegida como Valor Objeto de Conservación. La categorización de la especie *Espeletia curialensis* como Casi amenazada (NT) de acuerdo con los criterios de la Lista Roja de la UICN (Calderón *et al*., 2005), conlleva la necesidad de generar conocimiento que permita la toma de decisiones frente a su manejo y conservación. Este proyecto se enmarca en el Programa de monitoreo del área protegida, que fue formulado acorde a los lineamientos de la Estrategia de monitoreo del PNNC. Es por ello que se viene implementando un proyecto de monitoreo sobre dicho endemismo proyectado en un periodo de 10 años, que inició en el año 2007 y se desarrolla a la fecha.

El conocimiento sobre la biología reproductiva de las especies en alguna categoría de amenaza, es de vital importancia en el ámbito de la conservación, dado que la reproducción puede generar limitaciones sobre el crecimiento, la dispersión y colonización (Saunders & Sipes, 2006), y mostrar más claramente el estado de vulnerabilidad y riesgo de extinción local de una población.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo General

Caracterizar aspectos de la biología reproductiva de una población del frailejón endémico *Espeletia curialensis* var. *exigua* Rodr.-Cabeza & S. Díaz.

1.4.2 Objetivos específicos

- Describir el comportamiento fenológico interanual de una población de *E. curialensis* var. *exigua*, para el periodo de 2007- 2015
- Caracterizar el desarrollo floral de una población de *E. curialensis* var. *exigua*
- Evaluar la capacidad de germinación ex situ de semillas de una población de *E. curialensis* var. e*xigua.*
- Relacionar las características demográficas y variables climáticas con la capacidad reproductiva de una población de *E. curialensis* var. *exigua.*

2. BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE UNA POBLACIÓN *Espeletia curialensis* var. *exigua* Rodr.-Cabeza & S.Díaz, (CORDILLERA ORIENTAL, COLOMBIA)

2.1 Introducción

Los Andes colombianos, albergan la mayor representatividad de ecosistemas de páramo en el mundo (Hofstede *et al*., 2014). De las 2.906.137 hectáreas de complejos de páramo de nuestro país se identifica que cerca del 69% de los complejos de páramo éstos se encuentra en la Cordillera Oriental (Sarmiento *et al.*, 2013). Se estima que cerca del 90% de la flora de los páramos en Colombia es endémica y el 8% de los endemismos del país se encuentra en estos ecosistemas (Rivera & Rodríguez, 2011). A pesar del conocimiento cada vez mejor que se tiene de la composición botánica de los páramos, el conocimiento sobre las dinámicas ecológicas de sus poblaciones es aún incipiente, inclusive para los elementos más conspicuos, como es el caso de frailejones del género *Espeletia*.

Los frailejones son fundamentales en el mantenimiento de los procesos ecológicos en páramo, por su funcionalidad y múltiples relaciones interespecíficas (Rodríguez *et al.*, 2010). Dada la particular forma de crecimiento en caulirrósula y estrategias de adaptación que han desarrollado (Monasterio & Sarmiento, 1991), resulta de especial interés su estudio para entender el funcionamiento de los

ecosistemas de páramo (Anthelme & Dangles, 2012; Smith, 1981). Recientemente, el análisis de la relación y similitud de estos elementos florísticos, se ha aplicado en el campo de la biogeografía de los páramos colombianos (Londoño *et al.,* 2014).

Diversos autores afirman que las rosetas alto andinas, presentan fuertes limitantes en la dinámica de sus poblaciones, resaltando aspectos como la baja germinación de semillas (Körner, 2003) y las altas tasas de mortalidad presentes durante el reclutamiento de plántulas (Estrada & Monasterio, 1988, Smith 1981, Mora *et al.,* 2006 b). Se ha planteado, que estas especies presentan un ritmo de crecimiento vegetativo lento (Monasterio, 1979; Smith, 1981), el cual está en función del stress climático del hábitat en el que se desarrollan y de la limitación de recursos requeridos para sus múltiples funciones (Monasterio, 1979). Sin embargo la adaptación de las especies de este género representa, según Monasterio (1986), un caso singular de adaptación en el trópico frío.

El estudio del comportamiento reproductivo de frailejones de los andes venezolanos como *Espeletia schultzii* Wedd., *Libanothamnus occultus* (S.F.Blake) Cuatrec. *y Ruilopezia floccosa (Standl.) Cuatrec* (Smith, 1981), *Coespeletia timotensis (Cuatrec.) Cuatrec* (Monasterio, 1986a), *C. spicata* (Estrada & Monasterio, 1991; Monasterio, 1979) y *Espeletia grandiflora Humb. & Bonpl.* en Colombia (Fagua & Bonilla, 2005; Fagua & González, 2007), permite evidenciar variaciones en los procesos reproductivos y fenológicos entre individuos y especies de frailejones. Se sugiere que la altura o tamaño de los individuos de *C. timotensis*, presenta relación con el aumento en su fecundidad (Monasterio, 1986 a) y para el caso de *E. grandiflora* se registra mayor producción de flores en los individuos más altos, lo que Fagua & Bonilla (2005), relacionan con la tendencia de disminución de las tasas de crecimiento con respecto al aumento en el tamaño de la planta. En contraste, Estrada & Monasterio (1991) encontraron en *C. spicata*, que los valores de fecundidad y frecuencia de reproducción no presentan diferencias estadísticamente significativas en relación con el tamaño de la planta, sin embargo dichos autores registraron una mayor contribución reproductiva en los individuos de clase de altura intermedia.

Respecto a la biología reproductiva del género *Espeletia*, un aspecto aún muy poco estudiado, es el efecto de los factores climáticos sobre los patrones fenológicos de las especies, en particular respecto a la fenología reproductiva. Vanegas & Rivera (2001), reportan una correlación negativa entre la producción de capítulos en *E. argentea*, con respecto a las variables temperatura media mensual y el brillo solar y una correlación positiva de dichas variables con la fenofase de dispersión. Cavelier y colaboradores (1992), por su parte analizan la producción total de inflorescencias a nivel poblacional de *Espeletia barclayana*, encontrando correlación positiva con la precipitación anual. En general se puede plantear que, dada la alta diversidad de los frailejones y su amplia distribución en los andes tropicales, la información ecológica del grupo es escasa y para muchos taxa del grupo es totalmente inexistente.

Uno de estos taxa con poca información es *E. curialensis* var. *exigua*, que se distribuye en una zona de transición de bosque alto andino y páramo en límites entre los departamentos de Arauca y Casanare, entre los 3.000 y 3.200 m de altitud. Dicha variedad presenta actualmente una distribución restringida, evidenciándose poblaciones muy aisladas y dispersas, comportamiento inusual en las especies de éste género ya que en condiciones naturales tienden a formar grandes poblaciones (Díaz-Piedrahita *et al.*, 2006).

Dado el comportamiento fenológico diferencial, registrado entre especies del género *Espeletia*, relacionado con múltiples aspectos como la distribución altitudinal, hábitats, estados sucesionales de la vegetación circundante, historia del disturbio, entre otros, se resalta la importancia de adelantar estudios sobre el comportamiento reproductivo y fenológico de éstas caulirrósulas en los Andes Colombianos y más aún en el interior de un Área Protegida.

En este sentido, el propósito de la presente investigación consistió en obtener conocimiento sobre el estado de la población de *E. curialensis* var. *exigua*, a través de la caracterización de los aspectos de la biología reproductiva: proceso fenológico de desarrollo y maduración de capítulos, producción de

semillas, viabilidad y germinación y la relación de los mismos con variables climáticas: temperatura, humedad relativa y precipitación.

2.2 Materiales y Métodos

2.2.1 Área de Estudio

La población de *E. curialensis* var. *exigua* objeto de estudio se localiza en el sitio denominado el Ahogadero en el municipio de Tame Arauca, jurisdicción del PNN El Cocuy, flanco oriental de la Cordillera Oriental de los Andes colombianos. El sitio de estudio está delimitado por las siguientes coordenadas: Norte 6º 17' 28.29 N y 72º 21' 34.03 W, Sur 6° 17' 23.13" N y 72° 21' 33.26' W', Este 6° 17’ 26,37’’ N y 72° 21’ 36.80’’ W y al Oeste 6° 17’ 26.66’’ N y 72° 21’ 29.09’’ W (Fig. 1). Se localiza en el rango altitudinal de los 3000 y 3200 m de altura en medio de la transición de bosque alto andino y subpáramo. El área de estudio presenta condiciones de alta humedad, nubosidad constante y altas pendientes. La precipitación hacia la Cordillera Oriental presenta un comportamiento bimodal; sin embargo en el sector objeto de estudio no se presentan estaciones hidroclimáticas que permitan determinar el régimen de lluvias de este sector.

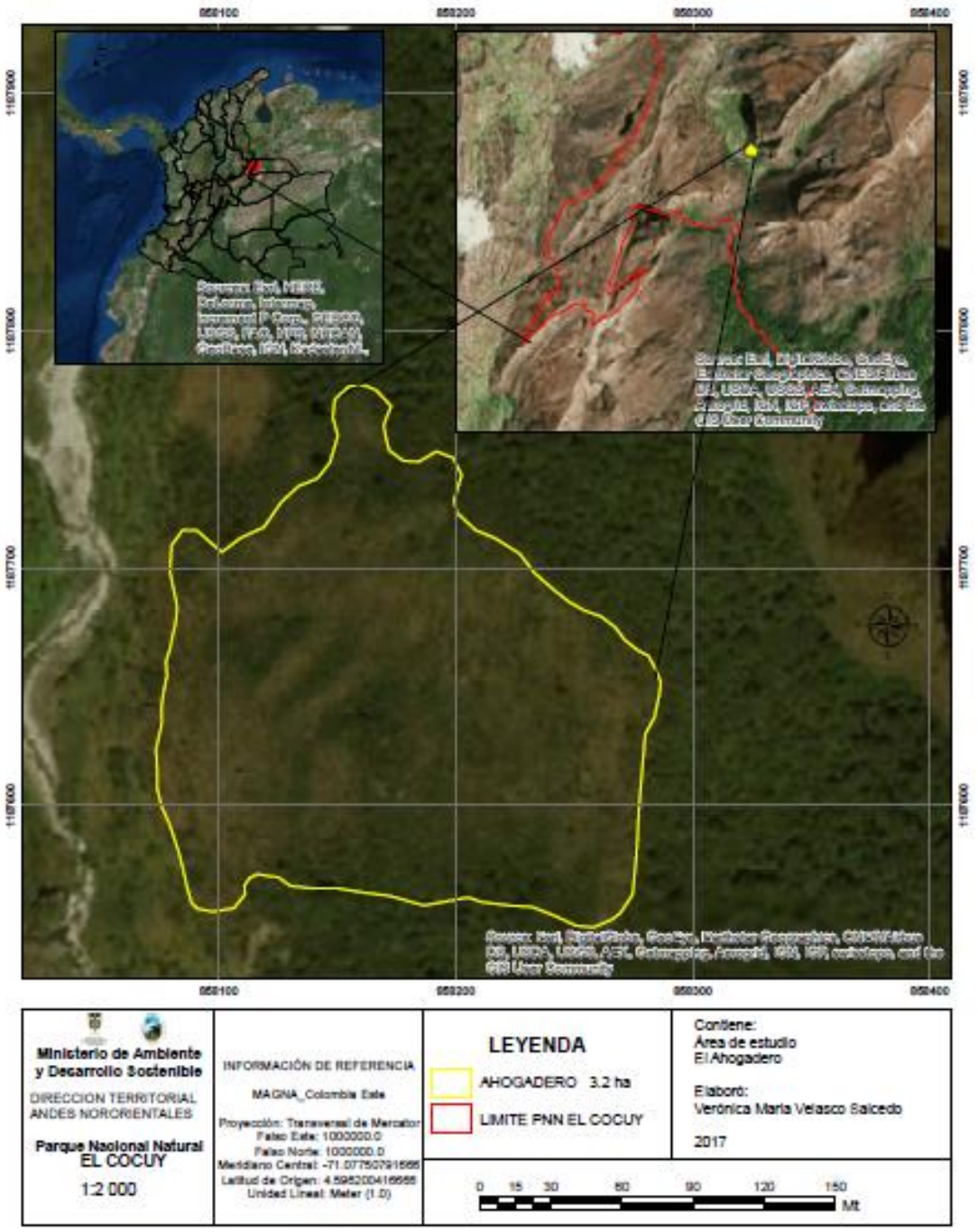


Figura 1. Localización área de estudio Sector El Ahogadero municipio de Tame Arauca, jurisdicción del Parque Nacional Natural El Cocuy

En décadas pasadas, la zona estuvo expuesta a un régimen de disturbio caracterizado por incendios forestales asociados a una actividad ganadera de los campesinos del sector. En la actualidad no existe

tipo alguno de intervención antrópica lo cual ha propiciado un proceso de regeneración natural. De acuerdo con el plan de manejo del área protegida, este sector se encuentra zonificado como "Zona Intangible", lo que indica que debe mantenerse ajeno a la más mínima alteración humana (Artículo 5 Numeral 3, Decreto 622 de 1977)

2.2.2 Especie en estudio

E. curialensis var. *exigua* se caracteriza por ser un frailejón caulescente 1,50 m hasta 3 m de altura, con inflorescencia en panícula de 16 a 19 capítulos y flores liguladas amarillas (Fig. 2) que se van tornando purpurinas con la madurez (Díaz-Piedrahita *et al.*, 2006). Esta variedad habita en zonas en proceso de recuperación, en medio de la transición entre bosque alto andino y páramo, y se distribuye en pendientes con suelo húmedo cubierto de musgo, en extensas asociaciones del tipo arbustal frailejonal con *Gaultheria anastomosans* (Mutis ex L.f.) Kunth, *Vaccinium floribundum Kunth* y *Ageratina* sp (Díaz-Piedrahita *et al.*, 2006).



Figura 2. *Espeletia curialensis* var. *exigua* localizada en el Sector El Ahogadero municipio de Tame Arauca, jurisdicción del Parque Nacional Natural El Cocuy

De acuerdo con el monitoreo que realiza funcionarios del área protegida desde el año 2007, se establece que la variedad presenta su ciclo reproductivo hacia el segundo semestre del año. Sin

embargo, en la actualidad se carece de información del comportamiento reproductivo y fenológico de la población.

2.2.3 Comportamiento fenológico interanual

Se tomaron los datos provenientes de parcelas permanentes de monitoreo efectuado por los funcionarios del PNN El Cocuy, durante el periodo de 2007- 2015. Con esta información se determinó el número total de individuos monitoreados anualmente, el número de individuos reproductivos y aquellos que presentaron evidencia de floración del ciclo reproductivo inmediatamente anterior. Se estableció el número total de sinflorescencias vivas y secas registradas sobre la roseta foliar, siendo éstas últimas pertenecientes a la floración presentada en el año inmediatamente anterior.

Se elaboró una tabla con: el número total de individuos monitoreados anualmente; el número de individuos reproductivos y aquellos que presentaron evidencia de floración del ciclo reproductivo inmediatamente anterior; y el número total de sinflorescencias vivas y secas registradas siendo éstas últimas pertenecientes a la floración del ciclo anterior.

2.2.4 Caracterización demográfica de la población

Para el establecimiento de las clases de altura, se tomaron las mediciones de los individuos monitoreados por el equipo del PNN El Cocuy durante el periodo de 2007-2015. Con dicha información se construyó una tabla de frecuencias mediante la aplicación de la Regla de Sturges, en donde se determinaron 8 clases de altura. Sin embargo, dada la baja abundancia dentro de algunas clases, se realiza una distribución por cuartiles, lo que permite mayor representatividad de la población estableciendo cuatro clases de alturas: I (4-90 cm); II (91- 177 cm); III (178- 264 cm) y IV (> 265cm).

2.2.5 Desarrollo floral de la población

Se seleccionaron y georreferenciaron 19 individuos con evidencias de eventos reproductivos anteriores, 5 de la clase I, 9 de la clase II, 3 de la clase III y 2 de la clase IV; lo cual obedeció a la abundancia de individuos con floración en cada una de las clases. Cada individuo seleccionado, se marcó con una placa de aluminio, en la que se registró el número del individuo y la clase de altura a la que pertenece, así mismo se registró el número total de sinflorescencias producidas por cada individuo.

Se seleccionaron y marcaron con amarraderas plásticas, hasta cinco sinflorescencias de cada individuo para un total de 85 sinflorescencias marcadas. Sobre las sinflorescencias marcadas, se realizó seguimiento al estado de desarrollo de capítulos con una periodicidad quincenal durante los primeros 3 meses y posteriormente mensual, realizando el conteo de estructuras reproductivas en cada sinflorescencia por eje y subeje. Para ello, se establecieron 5 estadios del desarrollo de capítulos de la siguiente manera: Botón floral: agrupación de capítulos recubiertos por brácteas de tipo folioso y filarias de las inflorescencias (Fig. 3a), se pueden presentar de forma indiferenciada en el cual los botones de la inflorescencia no se han separado completamente del eje principal de la sinflorescencia, sin evidenciar con claridad cuántos capítulos están en formación (Fig. 3a) y diferenciada en el que se separa claramente del eje floral recubierto por las filarias del capítulo (Fig. 3b). Capítulo en emergencia: aparición de lígulas amarillas y brácteas color amarillo oscuro (Fig. 3c). Capítulo abierto: Flor ligulada amarilla abierta totalmente con los flósculos totalmente emergidos, con aquenios formados aún sin fecundar (Fig. 3d). Capítulo maduro: Infrutescencia con frutos maduros (aquenios color café), como se evidencia en la Fig. 3e. Capítulo seco: los frutos de la infrutescencia se inician a dispersar (Fig. 3f). Se realizaron observaciones sobre la aborción (estructura que se ha caído del eje floral que la soporta) y afectación (estructura que presenta ataques por insectos, patógenos o en estado de pudrición).



Figura 3. Estadios de desarrollo de capítulos de *E. curialensis* var. *exigua.* a) Eje floral con evidencias reproductivas, b) Botón indiferenciado, c) Botón diferenciado y capítulo en emergencia. d) Capítulo abierto. e) Capítulo maduro y f) Capítulos secos.

Fuente: Jhon Cárdenas, Luis A Velasco, Omar E López y Verónica Velasco, 2015

Se creó una tabla con los parámetros de la biología reproductiva caracterizados por individuo reproductivo y clases de altura: número de ejes florales, número de estructuras reproductivas, estado de desarrollo de las inflorescencias y número de capítulos secos por individuo. Se estimaron los

valores promedio, mínimo, máximo y la desviación estándar de las estructuras reproductivas por clase de altura.

Se realizó un análisis descriptivo de cada individuo, estableciendo valores mínimo, media, máximo, varianza y desviación estándar de la producción de estructuras reproductivas en las cuatro clases de altura. Mediante ANOVA se comparó la producción media de estructuras reproductivas por cada clase de altura de los individuos reproductivos estudiados y se aplicó la prueba de Duncan a las medias de la producción de estructuras reproductivas en las cuatro clases de altura.

Se determinaron los porcentajes acumulados de apertura de ejes florales por clase de altura, a los cuales se les aplicó la prueba de chi-cuadrado. Se establecieron los intervalos mínimos y promedio de apertura de inflorescencias por individuo y clase de altura.

En la totalidad del área de la población objeto de estudio, se efectuaron recorridos de recolección de semillas de inflorescencias maduras durante los meses de agosto, septiembre y noviembre para cada clase de altura, dada la baja oferta de semillas y evitando la posible alteración sobre el ciclo fenológico de los individuos monitoreados. Las condiciones de orden público presentadas en el sector en el mes de octubre de 2015, no permitieron el acceso al sitio objeto de estudio, por tal razón no se colectaron semillas durante este lapso.

Las semillas colectadas fueron secadas a temperatura ambiente durante 15 días, con el fin de extraer los aquenios de los capítulos, posteriormente fueron almacenadas en bolsas de papel marcadas con la fecha de colecta y clase de altura.

2.2.6 Ensayos de Viabilidad de semillas

Para determinar la viabilidad de semillas, se implementó la prueba de cloruro de tetrazolio descrita por Suárez & Melgarejo (2010), con algunas variaciones respecto a la concentración y número de semillas disponibles para la prueba. Se preparó el cloruro de tetrazolio en una concentración de

0.075%, la cual, además de la viabilidad, permite identificar daños mecánicos recientes producto de la abrasión, lo cual no sería detectado con el uso de soluciones más concentradas (0.5 a 1%) (AOSA, 1983; Grabe, 1970; Moore, 1985).

Las semillas permanecieron humedecidas en papel por un periodo de 24 horas a 22 °C. Pasado el tiempo de embalaje de éstas, se le retiró a cada una el tegumento. Debido a la baja disponibilidad de semillas con embriones, se utilizaron 20 semillas por cada clase de altura I, II y III, para los tres tiempos de maduración de las mismas (agosto, septiembre y noviembre). No se obtuvieron semillas de la clase de altura IV. Los embriones de cada clase de altura y tiempo de maduración, fueron inmersos por un intervalo de 12 horas en 10 ml de la solución de tetrazolio. Posteriormente, se observó en el microscopio, la eventual existencia de tinción rojiza en cotiledones, meristemo apical, caulinar, hipocotílo y meristemo sub-apical radical.

2.2.7 Pruebas de germinación de semillas

Se colocaron 50 semillas sobre papel filtro humedecido en cajas transparentes, con tres réplicas para un total de 150 semillas sembradas por cada clase de altura. Se procedió a incubarlas por un periodo de 5 meses en una cámara de germinación bajo un ambiente controlado en laboratorio, a una temperatura constante de 18 °C y luminosidad las 24 horas. Para las clases de altura II y III, que presentaron suficiente disponibilidad de semillas, se colocaron 2 lotes de 50 de estas en cajas transparentes con papel filtro humedecido, las cuales se dispusieron en el Invernadero de la Pontificia Universidad Javeriana a temperatura variable y bajo fotoperiodo normal.

Se consignaron los registros en una planilla de laboratorio, sobre el comportamiento de la germinación de semillas cada dos días en laboratorio durante los primeros 4 meses, determinada por la aparición de la radícula o estructuras vegetativas. Luego de este periodo, se realizó el seguimiento con menor intensidad, dos veces por semana hasta cumplir 5 meses de siembra de las semillas.

Se estimó el porcentaje de viabilidad y el porcentaje de germinación de semillas para las distintas clases de altura de los individuos reproductivos y tiempos de maduración de semillas. Se usó una prueba de chi- cuadrado, para comparar la viabilidad y germinación de las semillas en las tres clases de altura. Para el análisis de datos, se empleó el software estadístico R versión 3.2.0 y los paquetes readxl (Wickham et al., 2017), relimp (Firth et al., 2016), car (Fox et al., 2016), agricolae (de Mendiburu, 2016), ggplot2 (Wickham et al., 2016) y FactoClass (Pardo et al., 2007).

2.2.8 Medición de variables climáticas

En el área de estudio se instalaron sensores de temperatura y humedad relativa referencia HOBO U23 Pro v2, configurados para tomar registros cada hora. Así mismo, se instaló un pluviómetro referencia HOBO Rain Gauge RG3 M que registra eventos de precipitación de 0.2mm/evento. El registro de datos se realizó de julio de 2015 a febrero de 2016. La descarga de los datos se efectuó a través del software HOBOware Pro Versión 3.2.1.

2.2.9 Comportamiento reproductivo vs Variables climáticas

Se establecieron las tasas de cambio en la producción total de capítulos y en los estadios de botón, capítulos secos e inflorescencias afectadas y/o abortadas, registrados durante las 7 salidas de seguimiento.

Se calcularon los valores mínimos, medios y máximos mensuales de Temperatura (°C) y Humedad Relativa (%). Así mismo se calcularon los valores promedio de temperatura (°C) y Humedad Relativa (%) registrados por hora, con los que se logró establecer los valores máximos y mínimos de Temperatura y promedios y mínimos de Humedad Relativa durante los intervalos entre cada salida de seguimiento

Se estimó la precipitación ocurrida en la zona de estudio y la intensidad de la precipitación expresada en mm/hora durante julio 2015 a enero de 2016. Se realizó un análisis de componentes principales

con el fin de determinar la relación entre la producción de estructuras reproductivas, capítulos secos, botones florales, estructuras abortadas y afectadas de la población durante las 7 salidas de seguimiento, en función de las siguientes variables: T (°C) máxima, T (°C) mínima, HR (%) promedio, HR (%) mínima. La variable climática precipitación no se incorporó al análisis, dado que sólo se comenzaron a registrar datos a partir de julio de 2015.

2.3 Resultados

2.3.1 Comportamiento fenológico interanual de la población

Como resultado del monitoreo interanual, si bien los muestreos no han sido sistemáticos a lo largo de los años, se observa una tendencia a un patrón de floración hacia mitad de año, registrándose el mayor recuento de individuos en floración y sinflorescencias en Julio de 2008 (Tabla 1).

Tabla 1. Comportamiento fenológico de una población *Espeletia curialensis* var. *exigua* durante el periodo de 2007- 2015

Año	Mes	No Individuos			Sinflorescencias	
		Monitoreados	En floración	Evidencia Floración ciclo anterior	Vivas	Secas
2007	Junio	139	44	61	136	119
2008	Julio	137	63	33	263	89
2009	Agosto	191	22	73	55	255
2010	Agosto	182	9	30	26	97
2012	Febrero	165	7	53	21	188
2013	Febrero	156	0	21	0	73
2014	Abril	149	0	28	0	102
2015	Abril	137	0	22	0	69

Fuente. PNN El Cocuy, 2015

2.3.2 Caracterización demográfica de la población

Se determinó la abundancia de individuos reproductivos dentro de las cuatro clases de altura establecidas (Fig.4). Con esta información se observa que la segunda clase de tamaño, individuos entre 91 y 177 cm, son los que más florecen, independiente del año. En general las clases de altura intermedias son las más importantes en este aspecto. Es importante señalar que al perecer la abundancia de individuos reproductivos ha disminuido desde el 2007 al 2015 en cerca de un 70%.

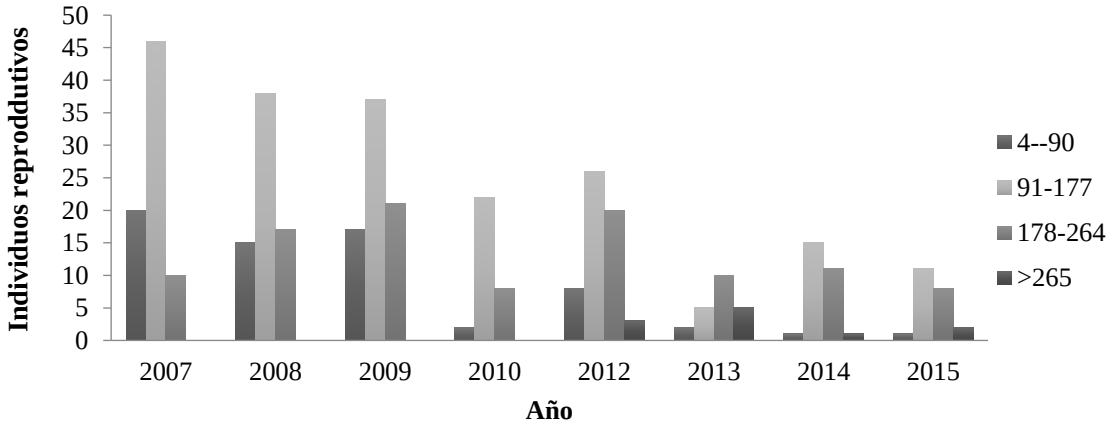


Figura 4. Distribución del número de individuos reproductivos monitoreados de la población de *Espeletia curialensis* var. *exigua* durante 2007- 2015 por clases de altura establecidas.

Fuente. PNN El Cocuy, 2015

2.3.3 Desarrollo floral de la población

El periodo reproductivo de la población de *E. curialensis* var. *exigua*, tuvo una duración aproximada de 7 meses, desde el registro de botones florales en el mes de junio de 2015 (día 0), hasta la dispersión de semillas durante noviembre 2015 (135 días)- enero de 2016 (195 días). Las 85 sinflorescencias marcadas objeto de seguimiento, produjeron en total 466 ejes florales y 1203 capítulos. El pico máximo de producción de capítulos se registró a los 135 días en el mes de noviembre, con un mayor

aumento entre los 30 y 45 días de seguimiento, es decir, entre finales de junio y mediados de agosto (Fig.5).

La producción total de capítulos presentó diferencias estadísticamente significativas (*P*=0,04863, F= 3,3207) entre las cuatro clases de altura evaluadas. Estas diferencias se presentan particularmente en la producción de capítulos entre las clases I y III.

Respecto al número de capítulos, el mayor peso reproductivo de la población durante el ciclo reproductivo evaluado se registró en la clase de altura I (4- 90 cm), con un valor promedio de 87.2 ± 44.56 capítulos, min= 47 y máx.= 150. En tanto la clase de altura III (178- 264 cm) presentó menor cantidad de capítulos, con un promedio de 13,67 ± 11,93 capítulos, min= 4 y máx = 27.

A los 135 días de seguimiento, se registró un total de 893 capítulos abiertos totalmente generados por el 84.21% de los individuos monitoreados, de los cuales 730 correspondieron a capítulos secos, es decir, capaces de dispersar semillas. Se registró aborción y afectación de 147 capítulos que corresponden a un 12,22% del total de capítulos producidos durante el ciclo reproductivo evaluado. Posteriormente, a los 195 días (mediados de enero 2016) se evidencia que la totalidad de capítulos producidos había expulsado sus semillas.

Los primeros capítulos abiertos se presentaron en un individuo de la clase de altura I, a los 30 días (mediados de julio). A los 65 días (principios de septiembre), se registró un total de 89 capítulos abiertos totalmente en 7 individuos, de los cuales el mayor aporte fue de un individuo de la clase de altura IV. El mayor cambio en la cantidad de capítulos abiertos, se dió entre los 80 y 135 días pasando de 119 capítulos a 730 capítulos secos.

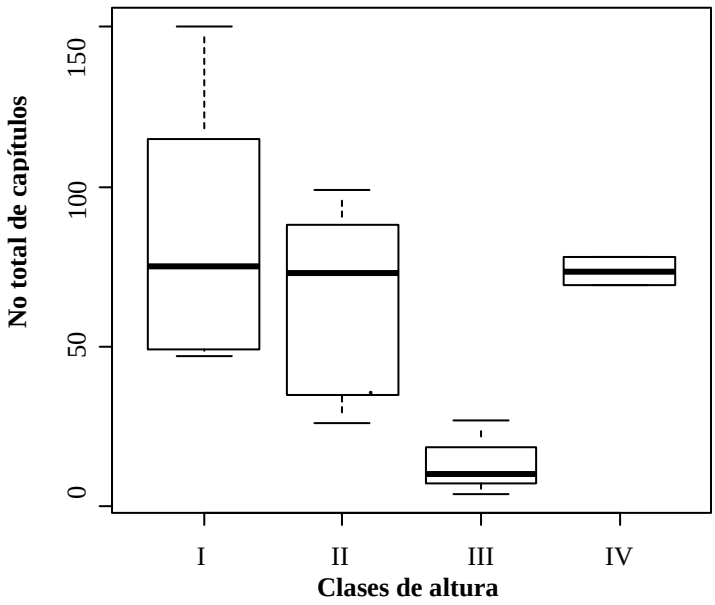


Figura 5. Producción de capítulos por clase de altura de la población evaluada de *E. curialensis* var. *exigua* durante el periodo reproductivo evaluado junio 2015- diciembre 2015.

Se estimó el valor medio, máximo, mínimo y la desviación estándar de ejes florales por sinflorescencias para todos los individuos de la población, encontrando que la cantidad máxima de ejes registrada fue de 13 para individuos pertenecientes a las clases de altura I y II. Respecto al número de capítulos, el individuo que mostró mayor cantidad de capítulos correspondió a la clase de altura I, con un total de 150. Los capítulos generados por los individuos objeto seguimiento en el estudio durante los 7 monitoreos, se representan en el gráfico de cajas (Fig. 6). Se observa que la media fue aumentando con respecto al número de días.

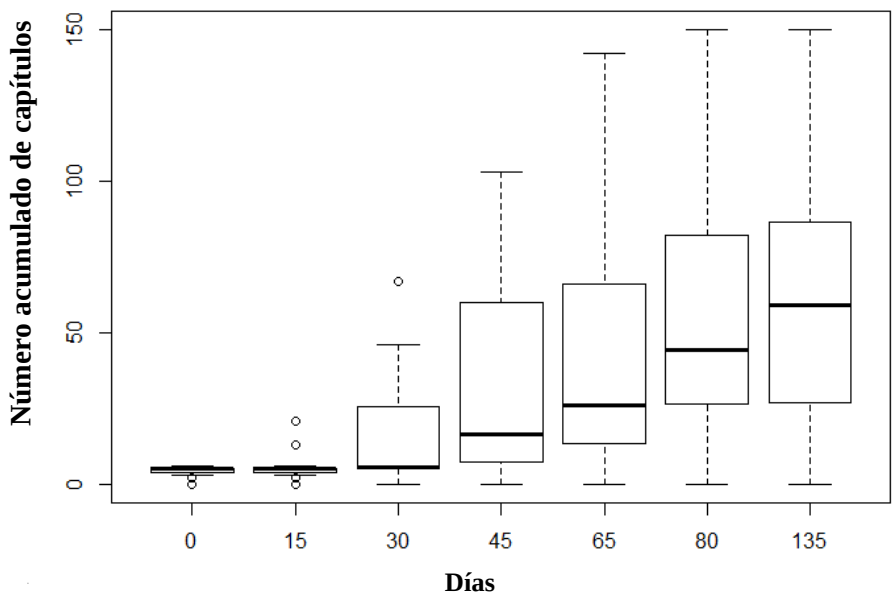


Figura 6. Número acumulado de capítulos en una población de *E. curialensis* var. *exigua* durante el periodo reproductivo evaluado junio- diciembre 2015.

0 días (Junio 2015), 15 días (Julio 2015), 30 días (Julio 2015), 45 días (Agosto 2015), 65 días (Septiembre 2015), 80 días (septiembre 2015), 135 días (noviembre 2015).

El porcentaje de capítulos que alcanzaron la apertura total, en las 85 sinflorescencias monitoreadas, fue mayor en la clase de altura IV con un 100 % de los capítulos abiertos y menor en la clase de altura III con un 58,33%. La prueba de chi cuadrado demostró que existen diferencias estadísticamente significativas en el porcentaje de capítulos que alcanzan y no alcanzan este estado en las clases de altura de los individuos reproductivos, con un valor *P*= 0.02972.

El tiempo de la formación y desarrollo de capítulos es diferente entre individuos de la misma clase de altura y entre clases de altura. Algunos individuos requirieron más de 45 días, para que los botones florales se diferenciaran completamente del eje principal; en tanto la clase de altura II necesitó de más de 80 días para lograr la formación de capítulos. El intervalo de tiempo mínimo registrado de apertura

de inflorescencias correspondió a 15 días para las clases de altura I (4-90), II (91- 177) y IV (> 265). El mayor porcentaje de apertura de las inflorescencias se registró a los 30 días (finales de julio), fecha en la que el 100% de inflorescencias de la clase de altura IV (> 265) abrieron, correspondiendo a individuos de una floración temprana (Fig. 7).

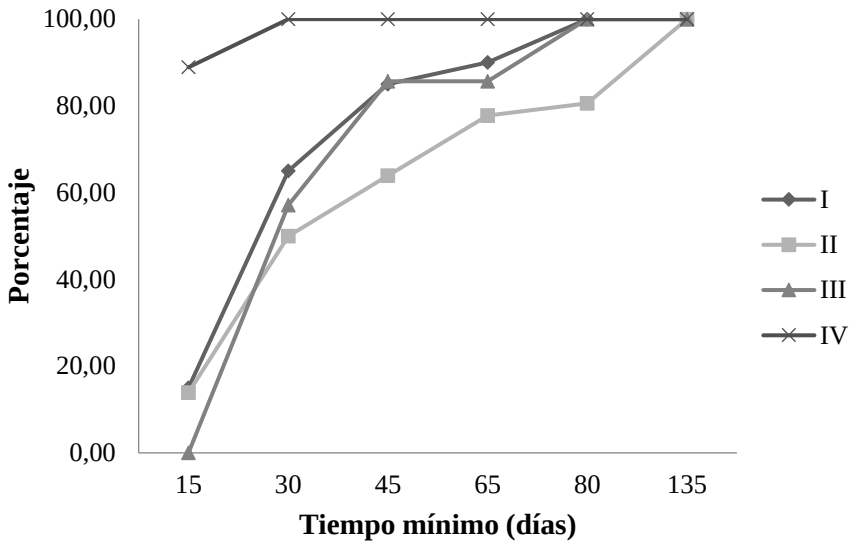


Figura 7. Porcentaje acumulado de apertura de inflorescencias por ejes florales en las cuatro clases de altura evaluadas, en función del intervalo de tiempo mínimo registrado.

El intervalo de tiempo de apertura de capítulos por ejes florales más frecuente fue de 15 días para las clases de altura I y IV, en tanto para la clase II fue de 37.5 días. El intervalo de tiempo de apertura de ejes mayor se registró en la clase de altura II a los 135 días, constituyendo los ejes florales más tardíos en abrir.

2.3.4 Comportamiento reproductivo vs Variables climáticas

Se establecieron los valores medios, mínimos y máximos de Temperatura (°C) y Humedad Relativa (%) mensual para el periodo comprendido entre junio y diciembre de 2015; y los valores medios, mínimos y máximos mensuales de precipitación de finales de julio de 2015 a febrero de 2016.

El mes que registró la temperatura promedio más baja corresponde a diciembre con 7.93 °C. En septiembre se presentaron los valores de temperatura mínima más baja y en el mes de noviembre se registró la temperatura máxima más elevada de 22.83°C respectivamente (Fig. 8 a). Todos los meses, registraron valores máximos de Humedad Relativa de 100%, en tanto el mes con el valor mínimo más bajo de Humedad relativa fue en diciembre con 43.02%. (Fig. 8 b). Cabe resaltar, que en el mes de diciembre se registraron algunos valores de humedad relativa que son atípicos para los ecosistemas altoandinos. Sin embargo, no se tiene suficiente evidencia, si corresponde a un error en la medición del sensor, por lo cual se confrontarán con los registros que se tomen en los siguientes años.

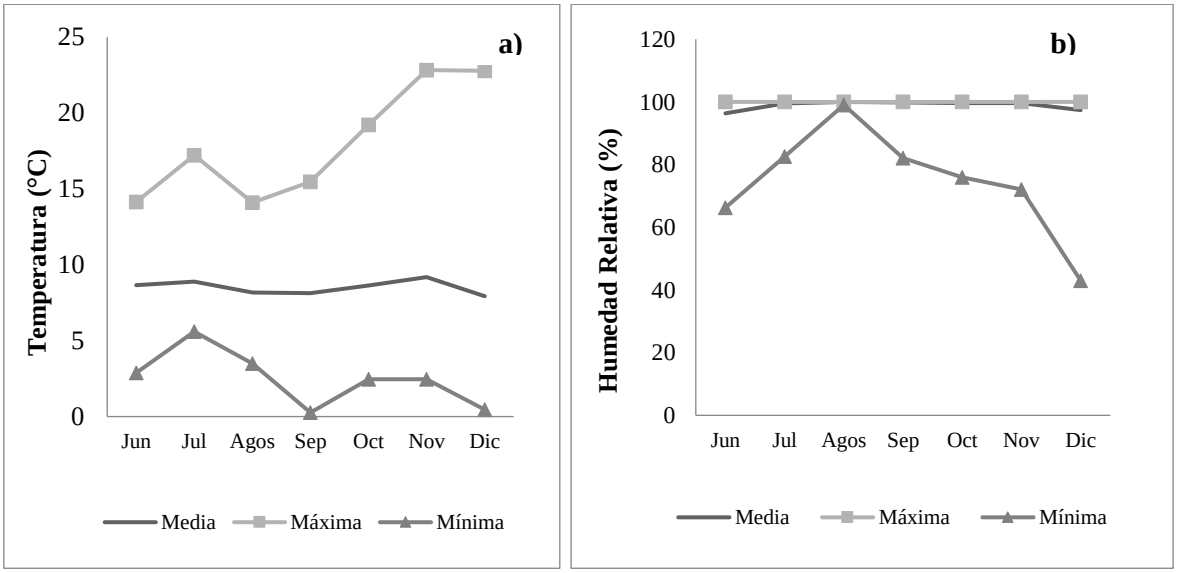


Figura 8. Temperatura y Humedad relativa media, máxima y mínima mensual El Ahogadero- Tame (Arauca) PNN El Cocuy, registrada por sensores HOBO U23 Pro v2

Se presentaron 7628 eventos de precipitación durante el periodo de medición comprendido entre junio de 2015 y febrero de 2016, representando un total de 1525.60 mm de precipitación registrados en 158 días. La precipitación mensual fue mayor en el mes de agosto con 639 mm y menor en el mes de enero con una precipitación total de 12.2 mm (Tabla 2). Los días más lluviosos se presentaron en el

mes de agosto, en donde se registra el valor más alto de intensidad de precipitación (13,4 mm/hora) y el día con mayor número de eventos registrados (440 eventos para un total de 88 mm/día).

Tabla 2. Precipitación total y media mensual y diaria máxima y mínima registrada en El Ahogadero Tame (Arauca) PNN El Cocuy.

Mes	No días	Total Eventos	Precipitación mensual (mm)		Precipitación diaria (mm)	
			Total	media	máxima	mínima
Julio	3	309	61,8	20,60	24,6	15
Agosto	31	3196	639,2	20,62	88	1,4
Septiembre	30	1266	253,2	8,44	34	0,2
Octubre	29	893	178,6	6,16	29,4	0,2
Noviembre	28	1060	212	7,57	33,8	0,2
Diciembre	20	802	160,4	8,02	27,6	0,2
Enero	7	41	8,2	1,17	2,4	0,2
Febrero	10	61	12,2	1,22	4,8	0,2
Total	158	7628	1525,6			

Se realizó un análisis de componentes principales, para determinar la relación existente entre las tasas de cambio presentadas en la producción de inflorescencias de la población, durante los 7 seguimientos efectuados, con respecto a las variables climáticas Temperatura máxima y mínima (°C) y Humedad relativa promedio y mínima (%).

Se encontró que las dos primeras componentes explican el 83,68% de la varianza de los datos, el primer plano factorial conserva el 57,6% de la inercia total con un valor propio de 4,60 y el segundo plano un 26,1%. La matriz muestra correlaciones positivas altas entre la producción total de capítulos y HR prom (0,931) y negativas entre los cambios en la producción de botones y la T máx (-0,913).

En tanto, el estadio de capítulos secos se correlaciona negativamente con el estadio botón (-0,919) y muestra correlación positiva con la temperatura máxima (0,765).

Tabla 3. Matriz de correlaciones estadíos población *E. curialensis* var. *exigua* y variables climáticas de Temperatura y Humedad relativa, periodo reproductivo junio 2015- diciembre 2015

	T min	**T máx**	**HR prom**	**HR min**	**Capítulos**	**Abortados**	**Botones**	**Secos**
T min	1,000	-0,337	0,020	0,015	0,356	-0,188	0,553	-0,364
T máx	-0,337	1,000	-0,622	-0,919	-0,754	0,433	-0,913	0,765
HR prom	0,020	-0,622	1,000	0,688	0,931	0,285	0,280	-0,006
HR min	0,015	-0,919	0,688	1,000	0,723	-0,429	0,735	-0,589
Capítulo	0,356	-0,754	0,931	0,723	1,000	0,075	0,521	-0,208
Abortado	-0,188	0,433	0,285	-0,429	0,075	1,000	-0,642	0,751
Botones	0,553	-0,913	0,280	0,735	0,521	-0,642	1,000	-0,919
Secos	-0,364	0,765	-0,006	-0,589	-0,208	0,751	-0,919	1,000

El círculo de correlación (Fig. 9) muestra cercanía entre las variables producción total de capítulos y humedad promedio y humedad relativa mínimo y entre el estadio botón con la temperatura mínima. Las variables que tienden a formar un ángulo de 90° en el círculo de correlaciones de la Figura 9 como por ejemplo: Capítulo seco- HR prom; Botón- HR prom; Abortados/afectados- HR min, se comportan independientemente o tienen poca correlación, lo cual se puede corroborar revisando los valores de la Tabla 3.

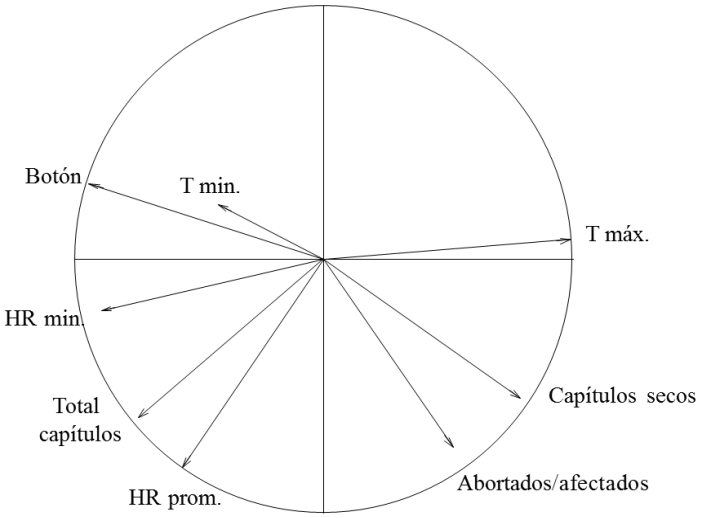


Figura 9. Círculo de correlaciones variables fenológicas *E. curialensis* var. *exigua* y variables ambientales de Temperatura (°C) y Humedad relativa (%)

2.3.5 Ensayos de Viabilidad de semillas

Las semillas colectadas entre los meses de agosto y septiembre presentaron baja disponibilidad de embriones, es decir las semillas estaban vacías por depredación o falta de maduración del embrión, razón por la cual se aplicó la prueba de viabilidad únicamente a las semillas colectadas en el mes de noviembre, ésta presentaron menos del 5% de disponibilidad de aquenios con embriones desarrollados para las tres clases de altura. Se resalta que no se obtuvo semillas de la clase de altura IV para la aplicación de las pruebas de viabilidad.

La clase de altura I, presentó el 100% de viabilidad de embriones, evidenciado por la tinción rojiza en cotiledones, meristemo apical, caulinar, hipocotílo y meristemo sub-apical radical, en tanto la clase de altura II presentó un 65% de viabilidad y la clase de altura III un 87% (Tabla 4).

Tabla 4. Resultados del ensayo de viabilidad de semillas de *E. curialensis* var. *exigua*, recolectadas en los meses de agosto, septiembre y noviembre.

Fecha	No Embriones	Clase altura	Viable	No viable
Agosto	ND	Alta	---	---
		Media	---	---
		Baja	---	---
Septiembre	ND	Alta	---	---
		Media	---	---
		Baja	---	---
Noviembre	20	Alta	87%	23%
		Media	65%	35%
		Baja	100%	0%

ND: No disponible

2.3.6 Pruebas de germinación de semillas

La germinación de semillas de las tres clases de altura y tres tiempos de maduración (t_1= agosto, t_2= septiembre y t_3= noviembre), fue nula durante la investigación. No se evidenció, la aparición de ningún tipo de estructura vegetativa durante los ensayos.

2.4 Discusión

2.4.1 Desarrollo floral de la población.

La población de *E. curialensis* var. *exigua, con base en todas la evidencias presentadas, parece tener* un comportamiento fenológico anual con una floración hacia el segundo semestre del año**.** El periodo reproductivo evaluado tuvo una duración aproximada de 7 meses desde el registro de botones florales (junio de 2015), hasta la dispersión de semillas (noviembre 2015- enero de 2016). El tiempo de este evento reproductivo, si bien puede parecer extenso, muestra en nuestro concepto un acople claro a las condiciones ambientales imperantes en el área de estudio, ya que cubre una temporada de lluvias y

una temporada seca. Ambas temporadas podrían estar relacionadas con procesos propios del evento reproductivo como lo es la maduración de las estructuras reproductivas, la apertura de capítulos y la maduración de frutos (Fig. 9 y Tabla 3). En otras especies de Espeletiinae de alta montaña sin embargo el tiempo del proceso reproductivo puede ser más extenso. En el caso de *C. spicata* el proceso tarda poco más de un año y en *C. timotensis* puede demorar hasta 21 meses desde la emergencia de inflorescencias hasta la dispersión de semillas (Silva *et al.*, 2000); sin embargo las condiciones de hábitat de estos frailejones son diferentes encontrándose a alturas superiores a los 3.900 msnm. Este contraste hace pensar que la duración del proceso reproductivo, por relación directa con la temperatura, será más extensa en las especies distribuidas a mayor elevación, mientras que menor en aquellas en partes bajas como en grupo de estudio. Es importante señalar que la duración podría también estar relacionada con la historia evolutiva de los diferentes clados, pudiendo ser más extendida en clados venezolanos que tienden a tener taxones más distantemente relacionados entre sí (Diazgranados & Barber, 2017)

El número acumulado de capítulos durante el periodo evaluado de junio a diciembre de 2015, varió significativamente con respecto a la altura de los individuos reproductivos, siendo mayor el aporte reproductivo de la clase de altura baja. Patrones semejantes en los que adultos jóvenes de una población tienen un rol más significativo en el fitness poblacional han sido asociados por Karlsson y Méndez (2011) a bajas expectativas de vida en adultos, lo cual es propio de especies con estrategias ruderales o de ambientes transicionales, más que de especies estrés tolerantes (Silvertown *et al*., 1992). Acorde a lo anterior, *E. curialensis* ha sido descrita como una especie de ambientes transicionales de bosques alto andinos, presentando una estrategia oportunista. Observaciones de un similar comportamiento han sido reportadas por Estrada & Monasterio (1991) en una población de *C. spicata* que habita la Cordillera de Mérida Venezuela, en donde el mayor aporte reproductivo lo genera en la clase de altura intermedia.

La clase de altura que presentó los valores promedios y máximos de estructuras reproductivas más bajos fue la clase III, lo que difiere de lo registrado en *Espeletia grandiflora* por Fagua & Bonilla (2005), quienes sugieren los individuos más altos invierten su energía en la función reproductiva al disminuir sus tasas de crecimiento. Los resultados, rechazarían la hipótesis que plantea que existe una relación entre la altura de las plantas y su inversión en estructuras reproductivas, al registrar la mayor producción de inflorescencias en los individuos de menor tamaño. De igual manera sugieren que el grupo de las *Espeletia* presenta comportamientos ecológicos diferenciales entre sus especies los cuales serían respuestas puntuales a las condiciones ambientales donde las especies están presentes. Los patrones reproductivos podrían entonces para *E. curialensis* var. *exigua,* estar condicionados por factores como la competencia interespecífica con los individuos de mayor porte con la unidad de vegetación predominante que corresponde a arbustal abierto, actividad en la cual concentrarían la mayor parte de su gasto energético. Así mismo, las observaciones en campo permiten inferir que aquellos individuos que están en constante competencia con la vegetación de arbustal abierto o próximos al arbustal cerrado presentaron baja o nula producción de inflorescencias. Contrario a lo antes expuesto, los individuos de las clases de altura que presentaron mayor producción de inflorescencias, tienden a presentarse en asociaciones de frailejonal o Chuscal frailejonal en donde no existe competencia directa con el bosque. En este sentido, las condiciones particulares del microhabitat, están influyendo en la variabilidad fenológica entre individuos como lo sugiere Levey (1990).

Si bien, los resultados obtenidos indican que la altura de los individuos reproductivos influye sobre la producción de estructuras reproductivas en el ciclo reproductivo evaluado, es preciso resaltar que en el género *Espeletia* se ha reportado alta variabilidad interanual en el comportamiento reproductivo a nivel de individuo y poblacional (Monasterio, 1986; Estrada & Monasterio, 1991). En este estudio se registraron individuos con buen desempeño reproductivo en las diferentes clases de altura, también se presentaron algunos con producción baja y/o nula. Dado que estos eventos reproductivos son el

resultado de múltiples factores como las variables climáticas existentes previas a la floración, se destaca la necesidad de ampliar el seguimiento a la biología reproductiva de la variedad en un mayor lapso, con el fin de identificar si existe variabilidad interanual. Berry & Calvo (1994), afirman que los ciclos de floración irregulares y superanuales como registraron en *C. spicata* y *C. timotensis*, pueden tener importantes implicaciones en sus sucesos reproductivos. De acuerdo a esto, es posible que individuos de *E. curialensis* var. *exigua* que presentaron buen desempeño reproductivo en el ciclo evaluado, no produzcan flores en los próximos años debido a la alta demanda energética que tuvieron que invertir o posiblemente puede variar en función de las condiciones climáticas de la zona previas al evento de la floración tal como lo plantea Estrada & Monasterio (1991) para otras Espeletiinae.

La culminación anticipada del proceso reproductivo de las inflorescencias en algunos ejes florales e individuos, estuvo asociado principalmente a la aborción y afectación sobre las estructuras reproductivas en estado de botón floral. Dicha situación, parece estar relacionada con la presencia de hongos en las estructuras florales, los cuales se desarrollan debido a la condición de alta precipitación y humedad relativa del lugar. Sin embargo, se desconoce la relación existente con posibles patógenos o depredadores, que pudieron atribuir la aborción o afectación de estructuras. Esta condición de pérdida de esfuerzo reproductivo sugiere una alta presión sobre la reproducción en estos hábitats y una pérdida de calidad en el mismo para esta especie cuando el bosque comienza a recuperarse. De hecho como se mencionó previamente, el parche de frailejones evaluado ha sido monitoreado durante años y de acuerdo a los informes de los investigadores del parque, la abundancia de elementos arbustivos y arbóreos ha ido en aumento. Esta pérdida gradual de la calidad del hábitat se hace también en el constante decrecimiento del número de individuos reproductivos registrados en los monitoreos poblacionales.

Al detallar el proceso reproductivo estudiado, la apertura de las inflorescencias comenzó hacia finales del mes de julio, con un mayor aumento hacia mediados de septiembre y mediados de noviembre, coincidiendo con la disminución en la precipitación. Este comportamiento, coincide con lo

encontrado para *E. grandiflora*, en la que el pico se presentó entre octubre y noviembre (Fagua & Bonilla, 2005) y con lo reportado por Berry y Calvo (1994) en varias especies de frailejones con excepción de *Espeletia semiglobulat*a Cuatrec. y *Coespeletia moritziana* (Sch. Bip. ex Wedd.) Cuatrec., las cuales mostraron floración en la época seca. La dispersión de semillas, inició hacia noviembre 2015 y se extendió hasta enero de 2016, concordando con el inicio de la época seca. A diferencia de lo reportado por Fagua & Bonilla (2005), la dispersión de la población monitoreada no se prolongó hasta el inicio de la época de lluvias, lo cual estaría afectando el establecimiento de las semillas en el lugar.

La apertura de capítulos de la población de *E. curialensis* var. *exigua* mostró cierta asincronía entre clases de altura y entre ejes florales por individuo, comportamiento similar encontrado a nivel de planta en *C. spicata* por Estrada & Monasterio (1991). En recorridos posteriores realizados en el mes de enero de 2016 a la zona de estudio, se observó que algunos de los individuos que no se monitorearon dentro de la población, continúan con la producción de estructuras reproductivas (botones florales o capítulos en emergencia). Esto, indica que la floración se prolongó a lo largo de la temporada de menor precipitación en la zona, mostrando asincronía en las diferentes fenofases de la población, correspondiendo a capítulos de una floración tardía. De acuerdo con Sobrevila (1988) la floración de *E. schultzii* ocurrida entre finales de octubre hasta enero en la temporada seca, pertenece a una floración tardía. Se desconoce si dicho comportamiento es iterativo entre plantas y ejes florales, durante ciclos reproductivos interanuales; lo cual según diversos autores, constituye una estrategia de la población para minimizar el cruzamiento fenológico, reduciendo la competencia por polinizadores y dispersores (van Schaik *et al*., 1993). Esta asincronía también podría estar relacionada con la estrategia de ocupar hábitats transicionales de esta variedad, en donde su permanencia depende más de condiciones de la vegetación que de las condiciones climáticas.

2.4.2 Comportamiento reproductivo vs Variables climáticas

El estadio de capítulos secos muestra correlación positiva con la temperatura máxima, lo que permite inferir que existe una sincronía entre la maduración de las semillas a medida que la temperatura máxima aumenta. Así mismo las tasas de cambio en la producción de capítulos secos se correlacionan negativamente con el estadio botón, lo cual se explica debido a la disminución en la producción de botones florales a medida que aumenta la maduración de los capítulos.

La variable precipitación no se incluyó en el análisis de componentes principales, dado que no se tienen registros desde el momento de botón floral; sin embargo, la maduración de los capítulos y dispersión de semillas coincidió con la disminución en la precipitación en la zona.

El mes que presentó mayor precipitación correspondió a agosto, en él se registró el día con mayor número de eventos (88 mm/día) y la intensidad de precipitación máxima registrada (13,4 mm/hora). Aunque no existen estudios relacionados con la incidencia de los eventos de precipitación en las diferentes fases florales en *Espeletia*, es de esperarse que altos valores en la precipitación puedan afectar negativamente la polinización natural y la actividad de agentes polinizadores; y así mismo, puedan estar relacionados con la aborción y afectación de estructuras reproductivas. Este planteamiento se realiza basado en lo reportado por Rendón y colaboradores (2013), quienes encontraron que eventos superiores a los 9 mm/día de precipitación registrados durante la fase de antesis pueden tener un impacto negativo en la polinización de *Passiflora edulis* f. edulis Sims. Por esta razón es preciso profundizar en estudios sobre la relación entre la distribución interanual de las lluvias en la zona y el proceso de polinización, lo que podría estar afectando la formación de frutos y semillas. Es de resaltar que son los primeros datos climáticos que se tienen del sitio de estudio, dado que la estación meteorológica más cercana se encuentra en el flanco occidental de la cordillera sobre los 4.000 msnm.

2.4.3 Viabilidad de semillas

Aunque la viabilidad de embriones fue alta para las semillas colectadas en el mes de noviembre de 2015, se identifica baja disponibilidad de aquenios con embriones desarrollados. Los aquenios vacíos registrados en la floración temprana (meses de agosto y septiembre) probablemente corresponden a óvulos no fertilizados. En tanto los aquenios vacíos registrados en la floración tardía (mes de noviembre) podrían reflejar un estado de aborción temprana de semillas y no óvulos sin fertilizar; tal como lo sugiere Sobrevila (1988) basado en resultados obtenidos en aquenios de la especie *E. schultzii*. La mayoría de los aquenios colectados en los tres tiempos de maduración resultaron vacíos o abortados, o registraron daños o afectación a causa de agentes patógenos, predadores o herbívoros. De acuerdo con Sobrevila (1988) la aborción de semillas encontrada en poblaciones de *E. schultzii* pudo estar relacionada con la limitación de recursos y/o daños por las heladas y no por distancia del cruzamiento de los individuos de la población.Aún se desconoce la influencia de los factores climáticos o genéticos de la población sobre la producción de semillas, aspectos que según Chambers y colaboradores (1999) pueden afectar el desarrollo de las semillas. Es posible que los factores climáticos previos al evento reproductivo evaluado, hayan generado la reducción de la energía asimilada en las hojas que finalmente alimentan los frutos y semillas (Sobrevila, 1988). Se requiere ampliar estudios sobre la influencia de la precipitación en la maduración y fecundación de los aquenios, dado que la distribución de la lluvia podría estar influyendo sobre el proceso de polinización. Igualmente, se desconoce el efecto de la distancia en el cruzamiento de los individuos, lo cual según Sobrevila (1988) pueden incidir sobre la producción de semillas y su viabilidad.

Del mismo modo, se ha demostrado que la autopolinización en la familia Asteraceae, se ve favorecida con el incremento en los niveles de autocompatibilidad respecto a la altitud (Berry & Calvo, 1989)

2.4.4. Germinación de semillas

Las bajas tasas de germinación en especies de alta montaña, se deben a las condiciones ambientales propias de estos ecosistemas y a la baja viabilidad de las semillas que retardan la velocidad del proceso germinativo (Guariguata & Azocar, 1988). Los distintos ensayos de germinación bajo condiciones de laboratorio, realizados a semillas de *Espeletia* endémicas de la Cordillera Oriental colombiana, indican tasas de germinación entre el 20% y un 10%, siendo relativamente bajas (Gallego, 2014; Chaves, 2006). Por su parte, el proceso de germinación de la población de *E. curialensis* var. *exigua* fue nulo para las tres clases de altura y fechas de maduración de los aquenios, lo cual estuvo relacionado con las distintas afectaciones que presentó la semilla causadas por patógenos, insectos y la presencia de embriones vacíos o abortados, aspectos que estuvieron asociados a la pérdida de semilla en *Espeletia Uribei* (Gallego, 2014). No se descarta, que la presencia de eventos fuertes de precipitación pueda afectar la relación planta- polinizadores, conllevando a bajas tasas de fecundidad de semillas.

Así mismo, no se tiene certeza si las condiciones empleadas en laboratorio responden a los requerimientos de la semilla para su éxito germinativo, por lo cual es preciso explorar diferentes condiciones *ex situ*. En este sentido, adquiere gran relevancia la información obtenida sobre las variables climáticas de precipitación, temperatura y humedad relativa de la zona objeto de estudio, la cual constituirá la línea base para la aplicación de condiciones ideales en laboratorio.

Es importante resaltar que la baja oferta de semillas de la población, no solamente limitó la realización de los ensayos de germinación bajo diferentes condiciones de laboratorio, sino también la aplicación de pruebas *in situ;* en donde las condiciones de microhabitat existentes: arbustal y pajonal, conllevan a diferente grado de exposición a vientos, luminosidad, y competencia interespecífica.

A manera de síntesis se puede plantear que *E. curialensis* var. *Exigua* parece tener un comportamiento del carácter oportunista y que la población observada en este estudio pueda estar atravesando un

proceso de deterioro por recuperación natural de las características de la vegetación circundante. Este deterioro parece manifestarse notoriamente en una constante reducción del desempeño reproductivo, representado tanto en la cantidad de individuos fértiles como en la capacidad de generar semillas suficientes.

3. Conclusiones

- La altura de los individuos reproductivos de la población de *E. curialensis* var. *exigua*, durante el ciclo junio 2015- diciembre 2015, influyó en la producción de estructuras reproductivas, con mayor aporte reproductivo de la clase de altura baja.

- La antesis de capítulos en el ciclo reproductivo evaluado comenzó hacia finales del mes de julio de 2015, con un mayor aumento hacia mediados de septiembre y noviembre 2015, coincidiendo con la disminución de la precipitación.

- Las semillas recolectadas en el mes de noviembre, presentaron menos del 5% de aquenios con embriones desarrollados, cuya viabilidad es del 65% para la clase de altura media y del 100% para la clase de altura baja. Así mismo, se obtuvo una nula capacidad germinativa de las semillas para las tres clases de altura evaluadas, lo que permite suponer que la capacidad reproductiva de la variedad es realmente baja, condición que limita su establecimiento *in situ.*

- La semilla recolectada de la población de *E. curialensis* var. *exigua*, registró alto porcentaje de pérdida por daños o afectación a causa de agentes patógenos, predadores o herbívoros, así como aquenios vacíos o embriones abortados.

- Los eventos de precipitación registrados entre 10 y 88 mm, podrían tener un impacto negativo sobre la polinización natural y la actividad de los agentes polinizadores como lo sugieren Rendón *et al.*, 2013, afectando la fase de antesis.

- La población de *E. curialensis* var. *exigua*, en la actualidad presenta un proceso de deterioro, que en el mediano plazo podría llevar a su extinción local, generando la necesidad de establecer estrategias de manejo y conservación

4. Recomendaciones

- Se hace indispensable estudiar el comportamiento reproductivo de la población de *E. curialensis* var. *exigua* en el largo plazo, dada la alta variabilidad interanual en el comportamiento reproductivo registrado a nivel de individuo y poblacional. Así mismo profundizar en la interacción de la variedad con sus agentes polinizadores, ya que la baja distribución y tamaño de la población esencialmente en especies amenazadas, pueden implicar la reducción de las visitas florales y, por ende, la polinización de las inflorescencias (Tepedino, 1979).

- Para futuras investigaciones y ensayos de germinación de la variedad objeto del presente estudio, se recomienda recolectar la semilla de los capítulos más grandes cuyas lígulas se hayan tornado de color oscuro.

- La baja disponibilidad de semillas de la población de *E. curialensis* var. *exigua* durante el periodo reproductivo evaluado, limitó la aplicación de las pruebas de germinación *in situ* como se propuso inicialmente en uno de los objetivos específicos de la presente investigación. En este sentido, se recomienda que en lo posible los próximos ensayos de germinación utilicen un control *in situ* o en áreas cercanas con condiciones de hábitat similar. Lo anterior dado que la semilla

puede tener requerimientos específicos para su germinación tales como luz, humedad, temperatura, suelos entre otros.

- Si se efectúan posteriores ensayos de germinación *ex situ* de la variedad *E. curialensis* var. *exigua*, se sugiere simular condiciones de temperatura y humedad relativa cercanos a los registrados en el presente estudio (teniendo en cuenta las oscilaciones diurnas y nocturnas de las dos variables climáticas), así como suelo extraído del sitio donde se distribuye la variedad objeto de interés, como sustrato de dichos ensayos.

- Se recomienda profundizar en estudios que permitan determinar el efecto de las condiciones microclimáticas, sobre la reproducción de la población y la actividad polinizadora.

- Ampliar los recorridos en la zona que permitan delimitar nuevas poblaciones de la variedad y evaluar su estado de conservación tanto al interior como fuera del área protegida. Así mismo, evaluar las diferentes estrategias de regeneración de la variedad como el banco de semillas y la aplicación de quemas prescriptas *in situ,* estrategia que de forma controlada podría incentivar la regeneración de la variedad *in situ.*

5. Reconocimientos

Los autores agradecemos a la Pontificia Universidad Javeriana, por la facilidad brindada en los laboratorios e invernadero de la institución, en donde se efectuaron los ensayos de viabilidad y germinación *ex situ.* A Parques Nacionales Naturales de Colombia por el permiso de investigación conferido y al equipo del Parque Nacional Natural El Cocuy por el apoyo brindado durante la fase de campo.

Dicho proyecto, se enmarca en el Programa de monitoreo del área protegida el cual fue formulado acorde a los lineamientos de la Estrategia de monitoreo de PNNC, y determinó bajo la aplicación de

criterios de singularidad, la selección de las especies endémicas *Espeletia cleefii* y la variedad *E. curialensis* var. *exigua* consideradas Valores Objeto de Conservación VOC, como valores objeto de monitoreo del área protegida. Es por ello, que se viene implementando un proyecto de monitoreo sobre dichos endemismos propuesto para un periodo de 10 años, el cual inició en el año 2007 y se desarrolla a la fecha (PNN El Cocuy, 2007).

6. Literatura citada

Anthelme, F., and Dangles, O. (2012). Plant-plant interactions in tropical alpine environments. Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 14, 363–372.

ASSOCIATION OF OFFICIAL SEED ANALYSTS- AOSA. (1983). The Seed Vigor Test Committee. Seed vigor testing handbook. [S.l.]. 88p. The Handbook on Seed Testing, Contribution, 32).

Baruch, Z. (1979). Elevation Differentiation in *Espeletia Schultzii* (Compositae), A Giant Rosette Plant of the Venezuelan Paramos. Ecology 60:85-98.

Berry, P. & Calvo R. (1989). Wind pollination, self-incompatibility, and altitudinal shifts in pollination systems in the high Andean genus *Espeletia* (Asteraceae). Amer. J. Bot. 76(11): 1602-1614

Berry, P. & Calvo R. (1994). An overview of the reproductive biology of *Espeletia* (Asteraceae) in the Venezuelan Andes. In: Philip W. Rundel APSaFCM, Smith AP, and Meinzer FC, eds. Tropical Alpine Environments Plant Form and Function. Los Angeles: Cambridge University Press, 229-250.

Calderón, E., Galeano G., & García N. (2005). Libro Rojo de plantas de Colombia. Volumen 2. Palmas, frailejones y Zamias. Universidad Nacional de Colombia. Instituto Alexander von Humboldt. Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial.

Cárdenas, C., Posada, C., & Vargas O. (2002). Banco de semillas germinable de una comunidad vegetal de páramo húmedo sometida a quema y pastoreo (Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia). ECOTRÓPICOS 15 (1): 51-60

Cavelier, J., Machado, J., Valencia, D., Montoya, J., Laignelet, A., Hurtado, A., Varela, A., & Mejía, C. (1992). Leaf demography and growth rates of *Espeletia barclayana* Cuatrec (Compositae), a caulescent rosette in a Colombian paramo. Biotrópica 24, 52–63.

Cavieres, L. (1999). Banco de semillas persistentes: modelos de germinación retardada y su aplicación en ambientes alpinos. Revista Chilena de Historia Natural 72: 457-466

Chambers, J., VanderWall, S., Schupp, E. (1999). Seed and Seedling Ecology of Pinion and Juniper Species in the Pygmy Woodlands of Werstern North America. The Botanical Review, 65 (1): 1- 38

Chaves, F. A. (2006). Estrategias de las historias de vida de las poblaciones de *Espeletia barclayana* Cuatrecasas, *Espeletia argentea* Bonp. y *Espeletiopsis corymbosa* (Bonpl.) Cuatrecasas en condiciones contrastantes de disturbios en la reserva forestal del municipio de Cogua, Cundinamarca. Tesis de Maestría, Maestría en Ciencias-Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Colombia.

Cuatrecasas, J. (1976). A new subtribe in the Heliantheae (Compositae) Espeletiinae. Phytologia 35(1): 43-61.

Cuatrecasas, J. **(**1986). Aportes a la Flora de Colombia-Estudios en Compuestas VI, Caldasia 15(71-75): 35-39.

Cuatrecasas, J. (1986). Speciation and radiation of the Espeletiinae in the Andes. In: Vuilleumier F, and Monasterio M, eds. High Altitude Tropical Biogeography. New York, USA: Oxford University Press, 267- 303.

Cuatrecasas, J. (2013) A systematic study of the subtribe Espeletiinae. The New York Botanical Garden, New York, USA, 689 pp.

de Mendiburu , F. (2016). Package 'agricolae'. Type Package Title Statistical Procedures for Agricultural Research Version 1.2-4 Date 2016-06-12. URL http://tarwi.lamolina.edu.pe/~fmendiburu

Díaz-Piedrahita S., & Rodríguez B.V. (2010). Nuevas especies colombianas de Espeletiopsis Cuatrec. y de Espeletia Mutis ex Humb. & Bonpl. (Asteraceae, Heliantheae, Espeletiinae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. 34 (133): 441-454. ISSN 0370-3908.

Díaz-Piedrahita, S., Rodríguez B.V & Galindo-Tarazona, R. (2006). Interesantes novedades en Espeletiinae (Asteraceae-Heliantheae) de Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 30 (116): 331-352. 2006. ISSN 0370-3908.

Diazgranados M (2012) A nomenclator for the frailejones (Espeletiinae Cuatrec., Asteraceae). PhytoKeys 16: 1–52. doi: 10.3897/phytokeys.16.3186

Diazgranados M, and Barber JC. (2017). Geography shapes the phylogeny of frailejones (Espeletiinae Cuatrec., Asteraceae): a remarkable example of recent rapid radiation in sky islands. PeerJ 5:e2968. 10.7717/peerj.2968

Diazgranados M, Sánchez LR (2017) Espeletia praesidentis, a new species of Espeletiinae (Millerieae, Asteraceae) from northeastern Colombia. PhytoKeys 76: 1–12. https://doi.org/10.3897/phytokeys.76.11220

Estrada, C., & Monasterio, M. (1988). Ecología poblacional de una roseta gigante, Espeletia spicata SCH. BIP (Compositae), del páramo desértico. ECOTRÓPICOS, Vol 1 (1): 25: 39. Sociedad Venezolana de Ecología.

Estrada, C., & Monasterio, M. (1991). Comportamiento reproductivo de una roseta gigante, *Espeletia spicata* SCH. BIP (Compositae), del páramo desértico. ECOTRÓPICOS, Vol 4 (1): 1-17. Sociedad Venezolana de Ecología.

Fagua J., & Bonilla M. (2005). Ecología de la polinización de *Espeletia grandiflora* en el Parque Chingaza. En: María Argenis Bonilla Gómez Editora. Estrategias adaptativas de plantas del páramo y del bosque altoandino en la cordillera oriental de Colombia. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. Bogotá, Colombia. 2005; 247-272

Fagua, J., & González, V. (2007). Growth rates, reproductive phenology, and pollination ecology of *Espeletia grandiflora* (Asteraceae), a giant Andean caulescent rosette. Plant Biol. 9: 127-135.

Figueroa, J., Armesto J., & Hernández, J. (1996). Estrategias de germinación y latencia de semillas en especies del bosque templado de Chiloé, Chile. Revista Chilena de Historia Natural. 69: 243- 251

Firth, D., Turner, H & Fox, J. (2016) Package relimp. Relative Contribution of Effects in a Regression Model. Version 1.0-5 http://warwick.ac.uk/relimp

Fox, J., Weisberg, S., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., Ellison, S., Firth, D., Friendly, M.,Gorjanc, G., Graves, S., Heiberger, R., Laboissiere, R., Monette, G. (2016) Package car. Version 2.1-4 Companion to Applied Regression URL https://r-forge.r-project.org/projects/car/, https://CRAN.R- project.org/package=car, http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/ Companion/index.html

Gallego, M. (2014). Oferta de semillas, germinabilidad y micrositios de establecimiento de *Espeletia uribei* cuatrec. 1978. en el Parque Nacional Natural Chingaza – Cundinamarca. Tesis de Maestría, Maestría en Ciencias-Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Colombia.

Grabe, D.. (1970) Tetrazolium testing handbook for agricultural seed. [S.l.] , Association of Official Seed Analysts,. 62p.

Guariguata, M., Azocar, A. (1988**).** Seed bank dynamics and germination ecology in Espeletia timotensis (Compositae), an Andean giant rosette. BIOTROPICA 20(1): 54- 59

Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, New York.

Hofstede, R. *et. al*. (2014.) Los Páramos Andinos ¿Qué sabemos? Estado de conocimiento sobre el impacto del cambio climático en el ecosistema páramo. UICN, Quito, Ecuador.

Karlsson, P. & Méndez, M. (2011). The resource economy of plant reproduction. Pag 1- 22. In: Reekie & Bazzaz (Eds). Reproductive allocation in plants. Physiological ecology: A series of monographs, texts and treatises. USA. Elsevier academic press

Körner, C.(2003). Alpine Plant Life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems. 2da Edición. Springer, Heidelberg Berlín, Alemania.

Lakon, G. (1949). The topographical tetrazolium method for determining the germinating capacity of seeds. Plant Physiology, Bethesda, v.24, p.389- 394.

Levey, D. (1990). Habitat-dependent fruiting behaviour of an understorey tree, *Miconia centrodesma*, and tropical treefall gaps as keystone habitats for frugivores in Costa Rica. Journal of Tropical Ecology 6: 409-420.

Londoño, C., Cleef A. &, Madriñán S. (2014). Angiosperm flora and biogeography of the páramo region of Colombia, Northern Andes. Flora 209 (2014) 81–87

Monasterio, M. (1979). El Páramo Desértico en el altiandino de Venezuela. En: Salgado-Labouriau, M.L. (Ed). El Medio Ambiente Páramo. Ediciones del CIET-IVIC/MAB-UNESCO. Caracas, pp. 117-146.

Monasterio, M. & Sarmiento L. (1991). Adaptative Radiation of Espeletia in the Cold Andean Tropics. Trends in Ecology and Evolution. Vol 6 No 12.

Moore, R.P. (1985). Handbook on tetrazolium testing. Zurich: International Seed Testing Association, 99p.

Mora, F., H. Chaparro., O. Vargas & M. Bonilla. (2006 b). Dinámica de la germinación, latencia de semillas y reclutamiento de plántulas en *Puya cryptantha* y P. *trianae*, dos rosetas gigantes de los páramos colombianos. Ecotropicos, 20(1), 31-40. Sociedad Venezolana de Ecología.

Pardo, C.E. & Del Campo, P.C. (2007). Combinación de métodos factoriales y de análisis de conglomerados en R: el paquete FactoClass. Revista Colombiana de Estadística. 30(2): 235-245.

Parque Nacional Natural El Cocuy. (2007) Programa de monitoreo. Proyecto para la conservación y uso de la biodiversidad en los Andes Colombianos. Convenio IAvH –UAESPNN.

Rada, F., Goldstein G., Azocar, A., & Torres, F. (1987). Supercooling along an Altitudinall gradient in *Espeletia schultzii* a caulescent giant rosette species. Journal of Experimental Botany. Vol 38, No 188, pp 491- 497.

Ramsay, P.(2014**).** Giant rosette plant morphology as an indicator of recent fire history in Andean páramo grasslands. Rev. Ecological Indicators 45: 37-44

Rendón, J., Ocampo, J., & Urrea, R. (2013). Estudio sobre polinización y biología floral en *Passiflora edulis* f. *edulis* Sims, como base para el premejoramiento genético. Congreso Latinoamericano de Pasifloras, Neiva, Huila, Noviembre 20-22 de 2013, Vol.1, ISSN 2357-3708.

Rivera, D. y Rodríguez, C. (2011). Guía divulgativa de criterios para la delimitación de páramos de Colombia. 2011. Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial e Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 68 págs.

Rodríguez, N., Pabón, D., Bernal, N., & Collantes, J. (2010). Cambio climático y su relación con el uso del suelo en los Andes colombianos. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt

Saunders, N., & Sipes, S. (2006). Reproductive biology and pollination ecology of the rare Yellowstone Park endemic Abronia ammophila (Nyctaginaceae). Plant Species Biology (2006) 21, 75–84.

Sarmiento, C., Cadena, M., Sarmiento, J., Zapata, & León. (2013). Aportes a la conservación estratégica de los páramos de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt

Silva J., Trevisan M., Estrada C., & Monasterio M. (2000). Comparative demography of two giant caulescent rosettes (Espeletia timotensis and E. spicata) from the high tropical Andes. Global Ecology and Biogeography 9:403-413. 10.1046/j.1365-2699.2000.00187.x

Silvertown J., Franco M., and McConway K. (1992) A Demographic Interpretation of Grime's Triangle. Functional Ecology. Vol. 6, No. 2, pp. 130-136.

Smith, A. (1981). Growth and Population Dynamics of Espeletia (Compositae) in the Venezuelan Andes. Smithsonian contributions to botany, No 48.

Smith, A., & Young, T. (1987). Annual Review of Ecology and Systematics Vol. 18 , pp. 137-158

Sobrevila, C. (1988). Effects of Distance between Pollen Donor and Pollen Recipient on Fitness Components in Espeletia schultzii. American Journal of Botany 75:701-724.

Suárez, D. & Melgarejo, L. (2010). Biología y germinación de semillas. Capítulo 1, pp. 13-24. En: Melgarejo, L. M. (Ed.). Experimentos en fisiología vegetal. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 277 pp

Tepedino, V. (1979) The importance of bees and other insect pollinators in maintaining floral species composition. Great Basin Naturalist Memoirs 3: 139–150.

van Schaik P., Terborgh W., &Wright J. (1993) The phenology of tropical forests: adaptative significance and consequences for primary consumers. Annu. Rev. Ecol. Syst. 24: 353-377.

Vanegas, M. & Rivera, D. (2001). Estructura poblacional y fenología de *Espeletia argentea* H & B en campos cultivados el Páramo de Cruz Verde (Cundinamarca, Colombia). Pérez Arbelaezia Año: 2001 Volumen: 5 Número: 12 Páginas: 74-78

Vargas, O. (1996). Impacto del fuego y pastoreo sobre el medio ambiente páramo: El páramo. Ecosistema a proteger. Serie Montañas Tropoandinas Vol. (II): 63 – 72. Fundación Ecosistemas Andinos. Bogotá.

Vargas, O., Premauer J., & Cárdenas C. (2002). Efecto del pastoreo sobre la estructura de la vegetación en un páramo húmedo de Colombia. Ecotrópicos 15(1):35-50 2002

Vargas, O,. & Rivera, D. (1990). El páramo un ecosistema frágil. Cuadernos de Agroindustria y Economía rural(25): 145-163.

Wickham, H., Bryan, J., RStudio, Kalicinski, M., Valery, K., Leitienne, C., Colbert , B., Hoerl, D. (2017). Package 'readxl'. Read Excel Files Version 1.0.0 . URL http://readxl.tidyverse.org, https://github.com/tidyverse/readxl

Wickham, H., Chang, W., RStudio. (2016). Package 'ggplot2' Version 2.2.1 Title Create Elegant Data Visualisations Using the Grammar of Graphics. URL http://ggplot2.tidyverse.org, https://github.com/tidyverse/ggplot2