

8.1  
V297A  
2000  
e7.1  
1632

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA**  
**FACULTAD DE CIENCIAS**  
**DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**  
**POSGRADO EN BIOLOGIA**  
**LINEA ECOLOGIA**

**SUCESION REGENERACION DEL PARAMO DESPUES DE  
QUEMAS**

Santa Fe de Bogotá, mayo de 2000

**SUCESION-REGENERACION DEL PARAMO DESPUES DE  
QUEMAS**

**ORLANDO VARGAS RIOS**

Tesis de grado presentada como requisito  
Parcial para optar al título de Magíster en  
Biología – Línea Ecología.

Directora:

Dra MAXIMINA MONASTERIO  
CIELAT

Universidad de los Andes.  
Mérida. Venezuela

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
Santa Fe de Bogotá, mayo de 2000

NOTA DE ACEPTACION

-----  
-----  
-----

Jurados:

*Gloria Galeano*  
-----

Dra. Gloria Galeano

-----

Dr. Luis Eduardo Mora

Santa Fe de Bogotá, mayo de 2000

---

“El presidente de tesis, el consejo de tesis y el consejo examinador de grado no serán responsables de las ideas emitidas por los candidatos”

Artículo 217 de los estatutos de la Universidad Nacional de Colombia.

A LA MEMORIA DE MIS PADRES

## **AGRADECIMIENTOS**

Sinceros agradecimientos a los biólogos David Rivera y Vilma Jaimes por toda su ayuda y colaboración durante la realización del trabajo de campo.

A la Dra Maximina Monasterio por su apoyo y estímulo para la terminación de este trabajo.

A la Universidad Nacional por su interés en la culminación de esta tesis especialmente a los profesores del Departamento de Biología Germán Márquez, Consuelo Burbano y Jorge Cogua.

A todos mis estudiantes quienes me han ayudado a mantener vivo el interés por la ecología, en especial a: Ricardo Mora, Catalina Posada, Camilo Cárdenas, Julia Premauer, Gladys Cárdenas, Zaba Suhe Espinosa y Vladimir Páez.

A Diana Farías y Mayra Carrillo por toda su colaboración para la presentación y organización final del texto, les estoy inmensamente agradecido.

## **AGRADECIMIENTOS**

Sinceros agradecimientos a los biólogos David Rivera y Vilma Jaimes por toda su ayuda y colaboración durante la realización del trabajo de campo.

A la Dra Maximina Monasterio por su apoyo y estímulo para la terminación de este trabajo.

A la Universidad Nacional por su interés en la culminación de esta tesis especialmente a los profesores del Departamento de Biología Germán Márquez, Consuelo Burbano y Jorge Cogua.

A todos mis estudiantes quienes me han ayudado a mantener vivo el interés por la ecología, en especial a: Ricardo Mora, Catalina Posada, Camilo Cárdenas, Julia Premauer, Gladys Cárdenas, Zaba Suhe Espinosa y Vladimir Páez.

A Diana Farías y Mayra Carrillo por toda su colaboración para la presentación y organización final del texto, les estoy inmensamente agradecido.

## TABLA DE CONTENIDO

Página

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. MARCO TEORICO Y CONCEPTUAL.....	7
2.1. Patrones y jerarquías de disturbio en los páramos.....	7
2.1.1 Disturbios naturales.....	10
2.1.2. Disturbios antrópicos.....	12
2.1.3. Disturbios antrópicos continuos: fuego y pastoreo.....	12
2.2. El régimen de fuego en los páramos.....	18
2.3. ¿Porqué se queman los páramos?.....	22
2.4. ¿Están las especies de páramo adaptadas al fuego?.....	23
2.5. Disturbios, sucesión y paisaje.....	26
2.6. Sucesión e historias de vida.....	28
2.6.1. Los modelos.....	31
2.6.2. El modelo de Noble & Slatyer.....	32
2.6.3. El modelo de Huston & Smith.....	35
2.6.4. El modelo de Tilman.....	36
2.6.5. El modelo de facilitación de Clements.....	37
2.6.6. El modelo de Gleason & Egler.....	38
2.6.7. El modelo de Drury & Nisbet.....	39
2.6.8. El modelo de Grime.....	39
2.6.9. El modelo de Connell & Slatyer.....	40
3. AREA DE ESTUDIO.....	43
4. METODOS.....	46
4.1 Atributos vitales.....	46
4.2 Biovolumen de regeneración.....	52
4.3 Regeneración de arbustos.....	53
5. RESULTADOS.....	55

5.1 Patrones y mecanismos de sucesión-regeneración.....	55
5.1.1 Primer grupo de atributos vitales.....	55
5.1.2 Segundo grupo de atributos vitales.....	68
5.1.3 Tercer grupo de atributos vitales.....	71
5.1.4 Los patrones y el modelo sucesional.....	74
5.2 Regeneración de la cobertura de gramínoideas.....	76
5.2.1. Sector I.....	76
5.2.2. Sector II.....	78
5.2.3 Sector III.....	79
5.2.4. Resultado comparativo.....	79
5.3. Regeneración de Biomasa de arbustos.....	95
5.4. Cuadrantes fijos de regeneración.....	103
6. DISCUSIÓN.....	108
6.1. Modelo de sucesión.....	108
6.2. Comparación con otros modelos.....	120
6.3. Disturbios continuos y atributos vitales.....	127
6.4 El páramo como ecosistema.....	130
7. CONCLUSIONES.....	132
8. RECOMENDACIONES.....	134
9. LITERATURA CITADA.....	136
10. ANEXOS.....	148

## LISTA DE TABLAS

	Pág
<b>Tabla 1</b>	Primer grupo de atributos vitales con relación a las formas de crecimiento de las especies de páramo 68
<b>Tabla 2</b>	Combinaciones de los dos primeros grupos de atributos vitales para las especies de páramo sometidas a disturbios recurrentes por fuego 70
<b>Tabla 3</b>	Resumen de las características de los atributos vitales para los seis grupos de especies 70
<b>Tabla 4</b>	Tipos de grupos funcionales de especies en relación con sus atributos vitales y la forma de crecimiento 71
<b>Tabla 5</b>	Valores totales de cobertura repetida de la biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para las tres épocas de muestreo en el Sector I. 85
<b>Tabla 6</b>	Valores totales de cobertura repetida de la biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para cuatro épocas de muestreo en el Sector II 86
<b>Tabla 7</b>	Valores totales de cobertura repetida de la biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para las tres épocas de muestreo en el Sector III 87
<b>Tabla 8</b>	Número total, altura promedio y error estándar de los principales arbustos regenerantes 98

## LISTA DE FIGURAS

		Pág
<b>Figura 1</b>	Escalas espaciales y temporales de los principales disturbios naturales en el páramo. Según las escalas de Delcourt y Delcourt (1988) y adaptado de Walker y Walker (1991)	8
<b>Figura 2</b>	Escalas espaciales y temporales de los principales disturbios naturales y antrópicos que conforman el régimen de disturbios al cual está sometido actualmente el páramo. Según las escalas de Delcourt y Delcourt (1988) y adaptado de Walker y Walker (1991)	9
<b>Figura 3</b>	Localización del área de estudio	45
<b>Figura 4</b>	Esquema de las principales formas de crecimiento de las plantas de los páramos	48
<b>Figura 5</b>	(a) Barrido de área de un cuadrante de 10 x 10 por el método de punto centrado o cobertura repetida. (b) Ilustración del método de punto centrado o cobertura repetida.	53
<b>Figura 6</b>	(a) Área de muestreo para la regeneración de arbustos. (b) Diámetro mayor y diámetro menor de la corona de retoños	54
<b>Figura 7</b>	Regeneración de gramíneas precoces 207 días después de la quema en floración y dispersión de semillas	56
<b>Figura 8</b>	Regeneración de <i>Puya nitida</i> (a) y <i>Espeletia grandiflora</i> (b) 51 días después de la quema	58
<b>Figura 9</b>	Regeneración de caulirrósulas de <i>Espeletia grandiflora</i> y <i>Blechnum loxense</i> . 68 días después de la quema	59
<b>Figura 10</b>	<i>Eryngium humboldtii</i> . Foto tomada 51 días después de la quema, estos individuos sólo presentaron las puntas de las hojas chamuscadas	60
<b>Figura 11</b>	<i>Pinguicula elongata</i> 102 días después de la quema.	61
<b>Figura 12</b>	<i>Castilleja fissifolia</i> en floración 117 días después de la quema	61
<b>Figura 13</b>	Semileñosa <i>Ageratina vaccinaefolia</i> 228 días después de la quema	62
<b>Figura 14</b>	Semileñosa <i>Verbesina elegans</i> 248 días después de la quema	62
<b>Figura 15</b>	Arbusto alto. <i>Bucquetia glutinosa</i> totalmente quemada su biomasa epígea. Foto tomada 51 días después de la quema	64
<b>Figura 16</b>	Arbusto mediano <i>Aragoa abietina</i> . Retoños producidos 312 días después de la quema.	64
<b>Figura 17</b>	Pioneras, en primer plano <i>Gnaphalium purpureum</i> . Al fondo <i>Phytolacea bogotensi</i> .	66
<b>Figura 18</b>	Pionera. <i>Hypochoeris radicata</i> en floración	66
<b>Figura 19</b>	En relación con los atributos vitales se distinguen seis tipos de especies. La cantidad relativa de tiempo que requieren las especies para alcanzar los tres estados críticos de su historia de vida son: madurez, lapso de vida de las especies en condiciones no alteradas, extinción o pérdida de los propágulos del sitio.	73
<b>Figura 20</b>	Modelo conceptual de sucesión – regeneración del páramo basado en	75

secuencias de atributos vitales de los grupos de especies, después de disturbios por fuegos.

<b>Figura 21</b>	Regeneración de gramínoideas 95 días después de la quema. Las hojas más notorias son de <i>Rhynchospora macrochaeta</i>	76
<b>Figura 22</b>	Estado de desarrollo de la fitomasa un año después de la quema	77
<b>Figura 23</b>	Perfil de desarrollo de la fisonomía típica del páramo 1 año y 50 días después de la quema	77
<b>Figura 24</b>	Patrón de desarrollo de la biomasa asimilatoria (verde), necromasa (marrón) y biomasa reproductiva (rojo) en el Sector I para 118, 215 y 433 días después de la quema.	82
<b>Figura 25</b>	Patrón de desarrollo de la biomasa asimilatoria (verde), necromasa (marrón) y biomasa reproductiva (rojo) en el Sector II para 118, 215, 349 y 433 días después de la quema.	83
<b>Figura 26</b>	Patrón de desarrollo de la biomasa asimilatoria (verde), necromasa (marrón) y biomasa reproductiva (rojo) en el Sector III para 118, 215 y 433 días después de la quema.	84
<b>Figura 27</b>	Patrón de desarrollo de la biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para las tres épocas de muestreo en el Sector I.	85
<b>Figura 28</b>	Comportamiento o patrón de desarrollo de la biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para cuatro épocas de muestreo en el Sector II.	86
<b>Figura 29</b>	Patrón de desarrollo de la biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para las tres épocas de muestreo en el Sector III.	87
<b>Figura 30</b>	Factor de desarrollo vertical de la biomasa asimilatoria en los tres sectores de estudio para tres épocas de muestreo.	88
<b>Figura 31</b>	Patrón de desarrollo vertical de la necromasa en los tres sectores de estudio para tres épocas de muestreo.	89
<b>Figura 32</b>	Patrón de desarrollo vertical de la biomasa reproductiva en los tres sectores de estudio para tres épocas de muestreo.	90
<b>Figura 33</b>	Patrón de desarrollo de la biomasa asimilatoria (verde), necromasa (marrón) y biomasa reproductiva (rojo) en el sector II para cuatro épocas de muestreo. Este patrón es sólo para gramíneas (no incluye <i>Rhynchospora macrochaeta</i> .)	91
<b>Figura 34</b>	Patrón de desarrollo en <i>Rhynchospora macrochaeta</i> de la biomasa asimilatoria (verde) y necromasa (café) en el sector II para cuatro épocas de muestreo.	92
<b>Figura 35 a</b>	Patrón de desarrollo de la biomasa asimilatoria (B.A), biomasa reproductiva (B.R) y necromasa (N) en las primeras etapas de desarrollo de la matriz dominante de gramínoideas del páramo.	93
<b>Figura 35 b</b>	Modelo de desarrollo de la biomasa asimilatoria (B.A), necromasa (N) y biomasa reproductiva (B.R) y las fluctuaciones posteriores a una quema en la matriz gramínoidea. En las primeras etapas de desarrollo de la matriz dominante de gramínoideas del páramo.	94
<b>Figura 36</b>	Modelo de reemplazamiento de especies en el proceso de sucesión – regeneración de la cobertura en relación con los atributos vitales de las especies de páramo y sus mecanismos de dispersión por semilla	94
<b>Figura 37</b>	Abundancia absoluta de las especies de arbustos en dos transectos	97

	200m <sup>2</sup>	
<b>Figura 38</b>	Altura promedio de los principales arbustos regenerantes	98
<b>Figura 39</b>	Cobertura (cm <sup>2</sup> ) promedio de los principales arbustos regenerantes	99
<b>Figura 40</b>	Contribución porcentual de las especies de arbustos al biovolumen regenerante total en dos transectos (200 m <sup>2</sup> )	100
<b>Figura 41</b>	A. Correlación entre altura y cobertura de arbustos B. Correlación entre altura y volumen de arbustos	101
<b>Figura 42</b>	Distribución porcentual de individuos de especies de arbustos en categorías de altura	102
<b>Figura 43</b>	Distribución porcentual del total de arbustos en diferentes categorías de altura, a los 438 días después de la quema.	103
<b>Figura 44</b>	Cobertura en cuadrantes fijos de 50 x 50 cm. Sector I	104
<b>Figura 45</b>	Desarrollo de la cobertura en cuadrantes fijos. 227 días después de la quema (izq.) y 360 días después de la quema (der.). Sector. I	105
<b>Figura 46</b>	Desarrollo de la cobertura en cuadrantes fijos 227 días después de la quema (izq.) y 360 días después de la quema (der.). Sector. II	105
<b>Figura 47</b>	Cobertura en cuadrantes fijos de regeneración. Sector II	106
<b>Figura 48</b>	Cobertura en cuadrantes fijos de regeneración. Sector III	107
<b>Figura 49</b>	Pulso inicial de regeneración (Estadio So), 51 días después de la quema.	109
<b>Figura 50</b>	Regeneración reproductiva de especies graminoides. (a y b) <i>Rhynchospora macrochaeta</i> (c) <i>Calamagrostis planifolia</i>	110
<b>Figura 51</b>	Regeneración reproductiva 1 año después de la quema. (a) Plántulas de <i>Espeletia grandiflora</i> y <i>Paepallanthus sp.</i> (b) Plántulas de <i>Espeletia grandiflora</i> , <i>Paepallanthus sp.</i> , <i>Rhynchospora sp.</i> (c) Juveniles de <i>Paepallanthus sp.</i>	111
<b>Figura 52</b>	Corona de retoños <i>Bucquetia glutinosa</i> 125 días después de la quema	113
<b>Figura 53</b>	Corona de retoños de <i>Arcytophyllum nitidum</i> 102 y 109 días después de la quema	114
<b>Figura 54</b>	Corona de retoños de <i>Aragoa abietina</i> 312 días después de la quema	114
<b>Figura 55</b>	Corona de retoños de <i>Macleania rupestris</i> 96 días después de la quema.	115
<b>Figura 56</b>	Corona de retoños de <i>Clethra fimbriata</i> 223 días después de la quema	115
<b>Figura 57</b>	Corona de retoños de <i>Vaccinium floribundum</i> 96 días después de la quema	115
<b>Figura 58</b>	Fecas de <i>Turdus fuscater</i> principal dispersor de semillas en las áreas del páramo	116
<b>Figura 59</b>	Plántulas de <i>Macleania rupestris</i> proveniente de fecas de aves	117
<b>Figura 60</b>	Retoño de <i>Arcytophyllum nitidum</i> y <i>Rhynchospora macrochaeta</i> 228 días después de la quema	118
<b>Figura 61</b>	Colonización de <i>Rhynchospora macrochaeta</i> dentro de una corona de retoños de <i>Arcytophyllum nitidum</i>	118
<b>Figura 62</b>	Diversidad de grupos funcionales en relación con gradientes de disturbio.	128
<b>Figura 63</b>	Secuencia de pérdida de atributos vitales al aumentar el disturbio.	129

## LISTA DE ANEXOS

- Tabla 9** Número de contactos de biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para Abril 13 de 1986 (118 días después de la quema) Sector I
- Tabla 10** Número de contactos de biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para el mes de julio de 1986 (215 días después de la quema) Sector I
- Tabla 11** Número de contactos de biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para Febrero 22 de 1987 (433 días después de la quema) Sector I
- Tabla 12** Número de contactos de biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para Abril 13 de 1986 en el Sector II
- Tabla 13** Número de contactos de biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para Julio 19 de 1986 en el Sector II
- Tabla 14** Número de contactos de biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para Noviembre 30 de 1986, Sector II
- Tabla 15** Número de contactos de biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para Febrero 27 de 1987, Sector II
- Tabla 16** Número de contactos de biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para Abril 20 de 1986 en el Sector III
- Tabla 17** Número de contactos de biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para Julio 26 de 1986 en el Sector III
- Tabla 18** Número de contactos de biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para Febrero 22 de 1986 en el Sector III
- Tabla 19** Número de contactos de biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa durante los meses de Abril, Julio de 1986 y Febrero de 1987 en el Sector I
- Tabla 20** Número de contactos totales de la biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa durante los meses de Abril, Julio y Noviembre de 1986 y Febrero de 1987 en el Sector II
- Tabla 21** Número de contactos totales de la biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para durante los meses de Abril, Julio de 1986 y Febrero de 1987 el Sector III
- Tabla 22** Valores totales de cobertura por época de muestreo para biomasa asimilatoria (B.A), biomasa reproductiva (B.R) y necromasa (N) para los tres sectores de muestreo
- Tabla 23** Distribución vertical de biovolumen de arbustos. Datos tomados 438 días después de la quema
- Tabla 24** Total de especies de arbustos regenerantes en dos transectos en los sectores I y II

## RESUMEN

En el presente trabajo se analizan los patrones y mecanismos iniciales de sucesión-regeneración en un sector del páramo de Monserrate (3.200 m.s.n.m.), después de disturbios producidos por fuego. Se utilizó el modelo de historias de vida de las especies para conformar grupos con atributos vitales parecidos, y establecer patrones de reemplazamiento de especies que junto con los mecanismos de sucesión - regeneración, conforman un modelo conceptual explicativo de los factores causales más importantes que orientan la sucesión en ecosistemas disturbados por fuego, como son los páramos andinos.

Se distinguieron seis grupos de especies de las cuales las más importantes son las especies no afectadas por el fuego, con diferentes formas de crecimiento, que florecen durante el primer año después de la quema, tienen mecanismos de dispersión de semillas y son tolerantes a la competencia. Otro grupo importante son las especies arbustivas de gran capacidad de regeneración por retoños, con mecanismos de dispersión y tolerantes a la competencia pero que demoran su floración varios años después de la quema.

A estos dos grupos de especies se les analizó la dinámica de producción de la fitomasa. Para formas de crecimiento tipo macolla se evaluó la biomasa asimilatoria, la biomasa reproductiva y la necromasa durante aproximadamente un ciclo anual, a los arbustos se les evaluó la regeneración de la biomasa, calculando el volumen de la biomasa regenerada. Se establecieron los patrones de desarrollo de la biomasa.

## 1. INTRODUCCION

Uno de los problemas más urgentes de investigación en las altas montañas de los Andes Tropicales Húmedos, es el efecto de las quemas y el pastoreo sobre los ecosistemas paramunos.

El uso del fuego, ligado a un sistema de producción, es una práctica relativamente reciente en algunas formas de agricultura itinerante y ganadería extensiva en los páramos andinos de Colombia y Ecuador (Fajardo *et al.*, 1975; Van der Hammen, 1979; Guhl, 1982; Rangel, 1989; Vargas & Rivera, 1990; Lægaard, 1992; Verweij, 1995; Hofstede, 1995; Molano, 1995; González & Cárdenas, 1995; Ramsay & Oxley 1996), en los páramos de Venezuela se utiliza un sistema de agricultura itinerante sin utilización del fuego ( Watters, 1971; Sarmiento *et al.* 1990; Monasterio & Celecia, 1991; De Robert & Monasterio, 1994, Molinillo & Monasterio 1997 ).

Actualmente es muy difícil distinguir entre fuegos naturales y aquellos causados por el hombre. Como señala Flenley (1979), una línea de investigación podría establecer las fechas cuando la frecuencia de fuego se incrementa más allá de las tasas naturales en diferentes áreas. Horn (1989) hizo un cálculo aproximado de 8 a 15 quemas posteriores a 1940 en la cuenca del lago Chirripó y concluye que similar frecuencia pudo haber existido desde la prehistoria para los páramos de Costa Rica; es posible que para algunos páramos de Colombia se presentara una frecuencia similar.

Kuhry (1988) detectó la presencia de rastros de carbón en el Holoceno de la Cordillera Central de Colombia desde aproximadamente 1865-1000 años antes del presente y en sucesiones locales de páramo. Las quemas y la presencia de *Dodonea* en áreas de bosque indican una alta inestabilidad durante este tiempo, posiblemente originados por actividad volcánica e influencia humana. Cuando se inicia la destrucción sistemática de los ecosistemas de montaña es hace aproximadamente 450 años cuando los españoles abolieron el sistema de producción indígena , en Colombia y Ecuador, y se formaron las grandes haciendas ganaderas. Posteriormente la influencia de una ganadería extensiva y los problemas de tenencia de la tierra originados en la hacienda terrateniente iniciarían la colonización y utilización de las tierras paramunas ( Molano 1995, 1996)

Es evidente que con la llegada de los españoles y la traída de vacunos, equinos, ovinos y caprinos; la influencia del sistema de producción europeo generó la principal fuerza de destrucción de bosques y páramos en las cordilleras andinas. Las poblaciones indígenas solo utilizaron el páramo como lugar sagrado y de cacería (Wagner, 1979; Molano, 1995).

En los páramos colombianos y ecuatorianos las quemadas han aumentado sus frecuencias ligadas a un sistema de producción agropecuaria; el cual se caracteriza, en el caso de la agricultura por un sistema de quema - cultivo - barbecho y en el caso de la ganadería por quemadas y pastoreo extensivo (Hess, 1990; Læggaard, 1992; Pels & Verweij, 1992; Verweij & Budde, 1992). Actualmente, la quema es una práctica muy común para obtener rebrotes tiernos de mayor aceptabilidad o palatabilidad y valor nutritivo para el ganado y preparar el terreno para el establecimiento de cultivos como arveja, haba, papa (Correa, 1989; Guhl, 1982). La frecuencia de quema depende de la tasa de recuperación de la fisonomía de la vegetación después de la quema, para los páramos del Ecuador Ramsay & Oxley (1996) calculan 2 – 4 años.

Otro aspecto interesante de discusión, en relación con fuegos causados por el hombre; es si el incremento en las quemadas ha bajado el límite inferior del páramo y si la franja del subpáramo es más de origen antropógeno que natural. El páramo actual es mucho más extenso por efecto de la deforestación del bosque altoandino para ampliar la frontera agrícola y ganadera. Como señala Hernández-Camacho (1997): " los efectos de la *paramización* dificultan a menudo precisar los límites entre los páramos climáticos y los *páramos antropógenos* que resultan de este proceso". Desde hace tiempo existe un debate acerca del origen de los páramos, principalmente por la presencia de una matriz continua de gramíneas (páramo grasslands). Ellenberg (1958, citado por Ramsay & Oxley, 1996) creía que el bosque era la verdadera vegetación clímax del páramo, este habría sido eliminado por el hombre utilizando fuego y que el pajonal resultante permanece por continuas quemadas. En realidad, para la fecha en que Ellenberg hizo esta afirmación aun no se disponía de toda la evidencia paleoecológica y biogeográfica sobre la existencia de los páramos y su vegetación típica. (véase , Vuilleumier & Monasterio (eds.), 1986; Van der Hammen, 1992).

El uso indiscriminado del fuego ha conformado tipos de vegetación en parches con diferentes grados de alteración, modificando las estructuras poblacionales de plantas y animales y cambiando

las estructuras verticales y horizontales de las comunidades vegetales (Premauer, 1999). En zonas relativamente no tan extensas se pueden encontrar áreas no quemadas hace varios años, áreas quemadas con relativa frecuencia, áreas recientemente quemadas y áreas con fuerte impacto de quemadas y pastoreo. Todas estas zonas reflejan el patrón de quemadas y pastoreo (Verweij, 1995) conformando así un mosaico de parches con diferentes intensidades de disturbio. Cuando un parche acumula suficiente necromasa en su matriz de gramíneas vuelve a ser quemado y el fuego se detiene en otro parche que no ha acumulado suficiente necromasa (Lægaard, 1992), o en barreras como ríos o en carreteras y caminos.

El segundo gran impacto después del fuego está dado por el pisoteo del ganado vacuno que en áreas de pendiente se hace más crítico por la erosión, principalmente en los páramos con un régimen monomodal de precipitaciones. El fuego provoca un fuerte impacto a nivel poblacional sobre la mortalidad de individuos en determinadas clases de tamaños (véase Verweij & Kock 1992, Premauer 1999) y posteriormente el pisoteo del ganado sobre plántulas y juveniles. Estos factores desvían y detienen la sucesión – regeneración de la vegetación según la intensidad y frecuencia del disturbio.

La necesidad de investigaciones sobre los sistemas de producción y su efecto en el medio ambiente páramo fué enfatizada recientemente en una serie de publicaciones para los páramos de Ecuador: Hess (1990), Lægaard (1992), Ramsay y Oxley (1996); para los páramos de Venezuela: Sarmiento et al (1990), Montilla et al (1992), Molinillo (1992), Pérez, (1992, 1993 ) Molinillo y Monasterio (1997), De Robert & Monasterio (1994), Sarmiento y Monasterio (1994) y para los páramos de Colombia: Vargas y Rivera (1990), Verweij & Budde (1992), Schmidt & Verweij (1992), Verweij & Kok (1992), Pels & Verweij (1992), Moreno & Mora-Osejo (1994); Verweij (1995), Hofstede (1995), Posada y Cárdenas (1999), Premauer (1999), Jaimes (2000). Una aproximación al problema del uso antrópico de los páramos de Colombia y Ecuador se presenta en Balslev & Luteyn (Eds.) (1992). Recientemente se publicó una bibliografía sobre páramos con buenas referencias sobre estos problemas (Luteyn, 1999).

En todas estas publicaciones se está de acuerdo en que la degradación del páramo por un sistema de producción no adecuado es el principal problema para su conservación y manejo. Vargas &

Rivera (1990) señalan los siguientes factores que están influyendo aceleradamente en la destrucción de los páramos en Colombia:

1. Quemadas indiscriminadas
2. Agricultura itinerante y ganadería extensiva
3. Erosión hídrica fuerte y alteración de los movimientos naturales de agua.
4. Sedimentación y eutrofización de las lagunas.
5. Corte de matorrales y bosques enanos para leña.
6. Extinción de fauna y flora nativas. Pérdida de endemismos.
7. Desviación de las sucesiones naturales.
8. Pérdida del potencial de regeneración natural
9. Explotación de minas.
10. Colonización acelerada.
11. Establecimiento de plantaciones forestales con especies exóticas (*Cupressus*, *Pinus*).
12. Apertura de carreteras.

Recientemente se ha incrementado la destrucción del páramo para la siembra de papa, Avellaneda (1998) señala que en los últimos cinco años, el ataque de nuevas plagas en el cultivo de la papa como la llamada “polilla guatemalteca” ha propiciado una mayor intensidad en la aplicación de insecticidas y un desplazamiento de los cultivos de papa a pisos altitudinales más altos.

Otros disturbios recientes de carácter local son: la construcción de pequeños embalses sin ningún estudio previo de impacto ambiental, la instalación de antenas, el saqueo de los suelos orgánicos para plantaciones de flores, proyectos de prospección sísmica en áreas de páramo . En general la tasa de deslizamientos de tierra ha aumentado a raíz de la combinación de los disturbios naturales y antrópicos.

Tanto los disturbios naturales como antrópicos son fuerzas que transforman las dinámicas de los sistemas ecológicos (individuos, poblaciones, comunidades, ecosistemas, paisajes) y modelan los diferentes tipos de dinámica de la vegetación: fluctuaciones, claros, parches, sucesiones primarias, sucesiones secundarias, sucesiones – regeneraciones, sucesiones cíclicas y sucesiones seculares (véase Van der Maarel 1988).

Las sucesiones – regeneraciones ( o regeneración sucesión) son aquellas sucesiones producto de disturbios naturales como fuego, tormentas, ataque de plagas; o disturbios antrópicos como quemas y tala (van der Maarel, 1988). Una característica de este tipo de sucesiones es que no hay remoción del suelo como en el caso de las sucesiones secundarias después de agricultura. Para algunos autores las sucesiones regeneraciones son un caso de las sucesiones secundarias ( Glenn –Lewin & Van der Maarel, 1992).

La comprensión de las dinámicas espaciales y temporales de los ecosistemas en relación a diferentes regímenes de disturbios y las sucesiones que estos generan; es tal vez, el aspecto más importante en el manejo y conservación de los ecosistemas. De ahí que la teoría de la sucesión y su aplicación jugarán un papel muy importante en la protección, conservación , rehabilitación y restauración de los ecosistemas y será uno de los capítulos importantes de la biología de la conservación en los próximos años. De esta forma las bases científicas de la ecología de la restauración y de la ecología de la conservación se fortalecen con el estudio de los fenómenos sucesionales y los disturbios que los generan, a diferentes escalas espaciales y temporales.

El objetivo de la presente investigación fue establecer los patrones y mecanismos iniciales de sucesión-regeneración en un sector del páramo de Monserrate, después de disturbios por fuego.

Las preguntas que dirigieron la investigación fueron las siguientes:

1. ¿Cuáles son los patrones de regeneración en relación con características o atributos vitales de historias de vida de las especies?
2. ¿Cuál es el patrón de regeneración que siguen las especies más importantes en la regeneración de la fitomasa epígea?

Estas preguntas de investigación generan las siguientes hipótesis:

El efecto de los disturbios por fuego en los páramos tiene una respuesta dependiente de las estrategias de historias de vida de las plantas.

Esta hipótesis predice que especies con atributos vitales semejantes en sus historias de vida forman grupos de especies en respuesta a los diferentes tipos de disturbios que ocurren en el páramo y en consecuencia durante el proceso de sucesión-regeneración se puede caracterizar diferentes grupos que conformarían los patrones sucesionales.

Esta hipótesis se formula dentro del enfoque individualístico de Gleason, que explica la sucesión por las características individuales de las especies, en contraposición al programa organicista de Clements que explica la sucesión como el reemplazo de comunidades.

## 2. MARCO TEORICO Y CONCEPTUAL

### 2.1. PATRONES Y JERARQUIAS DE DISTURBIO EN LOS PARAMOS

La biota de cada ecosistema ha evolucionado bajo un régimen recurrente natural de disturbios; por consiguiente, el análisis de patrones y jerarquías de disturbios en diferentes escalas espacio-temporales es importante puesto que estos disturbios pueden tener un registro de frecuencias desde raros, en los cuales el frecuencia del disturbio es más largo que el ciclo de vida de las especies más longevas, hasta ser tan frecuentes que puede ocurrir varias veces dentro del período de vida de especies de ciclo corto (Noble & Slatyer, 1980). Los patrones espacio-temporales de disturbios en un paisaje resultan de la interacción de patrones climáticos, topográficos y geomorfológicos; y de la estructura y dinámica de la vegetación en el paisaje (Huston, 1994)

Pickett & White (1985) definen disturbio como un “evento discreto en el tiempo que destruye la estructura de un ecosistema, comunidad o población y cambia el ambiente físico, el sustrato o la disponibilidad de recursos”. Para Grime (1979) es “un mecanismo que limita la biomasa vegetal destruyéndola total o parcialmente”. Forman & Godron (1986, citados por Glenn-Lewin & Van der Maarel, 1992) identifican el disturbio como: “ un evento que causa un cambio significativo en el patrón normal de un sistema ecológico”.

En el estudio de los disturbios se tienen en cuenta tres dimensiones, no totalmente independientes: espacio, tiempo y magnitud. La dimensión espacial es la extensión del disturbio, las dimensiones físicas en un área o volumen; la dimensión temporal incluye frecuencia y predictibilidad, en el caso de disturbios por fuego la estación del disturbio es otro aspecto importante en la dimensión temporal de los disturbios; La magnitud tiene que ver con la fuerza o severidad del disturbio (Glenn-Lewin & Van der Maarel, 1992)

En la figura 1 se presenta un esquema preliminar de los principales disturbios naturales en los páramos siguiendo las escalas espacio-temporales propuestas por Delcourt & Delcourt (1988) y las orientaciones de Walker & Walker (1991) en el análisis jerárquico de disturbios. En una megaescala ( $>10^{12}$  m<sup>2</sup>) se presentan eventos catastróficos, que alteran el

DERIVA CONTINENTAL Y TECTÓNICA (LEVANTAMIENTOS ANDINOS)

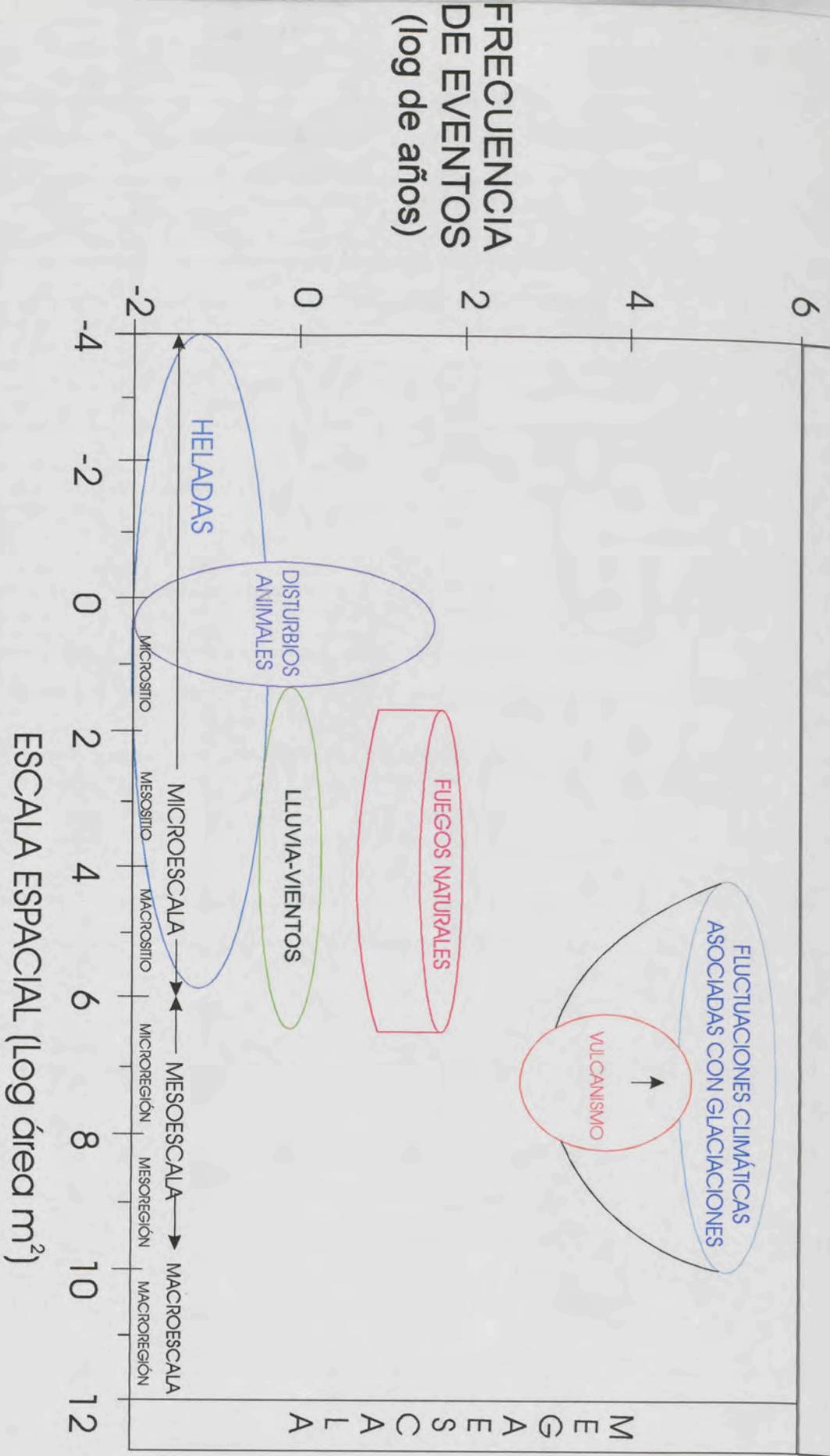


Figura 1. Escalas espaciales y temporales de los principales disturbios naturales en el páramo. Según las escalas Delcourt & Delcourt (1988) y adaptado de Walker y Walker (1991)

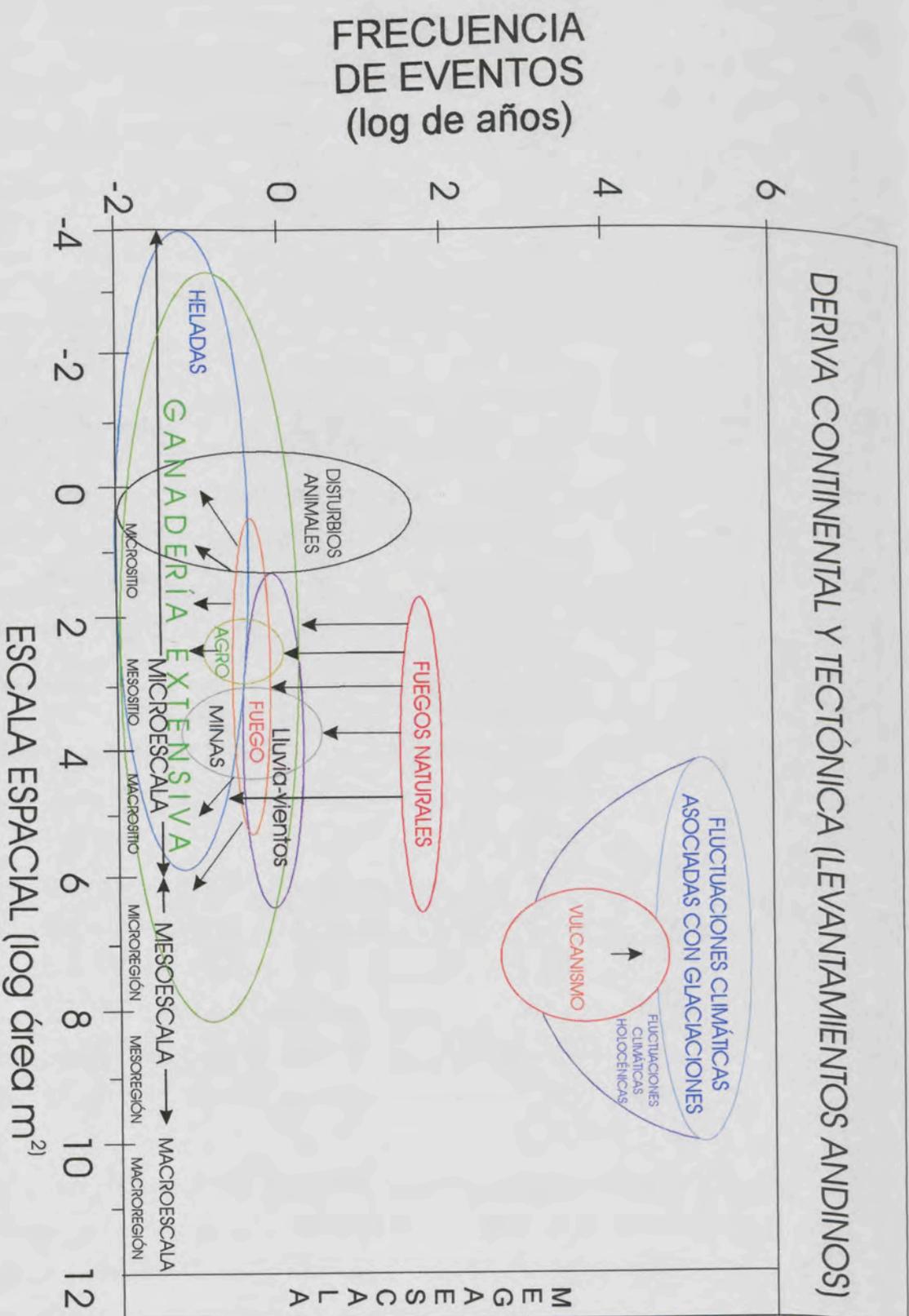


Figura 2. Escalas espaciales y temporales de los principales disturbios naturales y antrópicos que conforman el régimen de disturbios al cual está sometido actualmente el páramo. Según las escalas de Delcourt & Delcourt (1988) y adaptado de Walker y Walker (1991)

sustrato y trastornan los mecanismos de persistencia y recuperación de las especies, como los grandes fenómenos geológicos de la deriva continental y tectónica de placas en los cuales los eventos más importantes que influyeron en el origen y evolución de la biota y directa o indirectamente en la conformación estructural de los ambiente de montaña, fueron:

- I. La separación de Suramérica y Africa en el terciario.
- II. La persistencia de la conexión de Suramérica con la Antártida y Australia durante parte del terciario.
- III. El aislamiento de Suramérica la mayor parte del terciario.
- IV. El levantamiento de la cordillera de los Andes a finales del Plioceno.
- V. La conexión de Suramérica con Centroamérica con el levantamiento del Istmo de Panamá a finales del Plioceno.

Los eventos más importantes que ocurrieron en el último millón de años son (Van der Hammen, 1988, 1992; Van der Hammen & Cleef, 1986):

- I. El levantamiento progresivo de las montañas desde las colinas, serranías de 1000 m en el Plioceno hasta alturas de 5.000-6.0000 m en el Pleistoceno.
- II. Los ciclos glaciales e interglaciales del Pleistoceno.
- III. La actividad volcánica Plio-Pleistocénica.
- IV. El aislamiento de los páramos (islas biogeográficas).

Todos estos eventos ayudaron a la conformación del medio ambiente páramo y son importantes para entender el origen y adaptación de las especies, su distribución y la estructura y función del ecosistema, así como las adaptaciones morfoecológicas a los regímenes de disturbios.

### 2.1.1. DISTURBIOS NATURALES

Los fuegos naturales en los páramos son en su mayoría fuegos locales que están en una microescala (de  $10^0$  a  $10^6$  m<sup>2</sup>, con tendencia a ampliarse a microregiones en una mesoescala

( $10^7 \text{ m}^2$ ) y con una frecuencia que posiblemente puede variar en páramos atmosféricamente secos y atmosféricamente húmedos entre 5-10 a 20-30 años respectivamente. Carbón vegetal, producto de quemas, fue detectado en sedimentos pleistocénicos y holocénicos de la Cordillera Oriental de Colombia (Van der Hammen, 1966; González et al. 1966). Horn (1989) hizo una estratigrafía de evidencias de carbón vegetal de antiguas quemas en la Cordillera de Talamanca en Costa Rica, llegando a la conclusión que el fuego tiene una larga historia en el Macizo de Chirripó, encontrando aproximadamente entre 8 a 15 quemas posteriores a 1940. Horn concluye que similar frecuencia (3 a 6 años) pudo haber existido desde la prehistoria para los páramos de Costa Rica. Kuhry (1988) detectó la presencia de rastros de carbón en el Holoceno de la Cordillera Central de Colombia desde aproximadamente 1865 -1000 años antes del presente.

Los disturbios producidos localmente por erosión, lluvias, vientos, producen deslizamientos en microescalas y están asociados a fluctuaciones climáticas anuales y a la heterogeneidad que resulta de la variación en la topografía, geología y las condiciones del suelo con la combinación de fuegos naturales.

Las heladas en los páramos pueden operar desde microescalas hasta mesoescalas dependiendo de la topografía y de la altitud en el subpáramo se pueden presentar 60 días con heladas en el páramo propiamente dicho 180 y en el superpáramo 320 días (Rangel, 1989). Azocar y Monasterio (1980) reportan para el páramo de Mucubají a una altura de 3.550 m un promedio de 81 días con heladas.

Los disturbios producidos por animales operan a pequeñas escalas (micrositios de  $10^0$  a  $10^2 \text{ m}^2$ ) y tienen que ver con actividades como por ejemplo, escarbamiento del suelo por animales como *Nasua olivacea*; diferentes tipos de herbivoría como: depredación masiva de tallos de *Espeletia* spp por *Agouti tacksanowsky*, depredación del punto vegetativo de *Puya* spp por *Tremarctos ornatus* y *Agouti tacksanowsky*, depredación del punto vegetativo de rosetas como *Paepallanthus* spp, *Espeletia* spp. por larvas de coleopteros, dipteros y lepidopteros; todas estas actividades producen una dinámica de claros y microclaros en la vegetación.

## 2.1.2. DISTURBIOS ANTROPICOS

En la figura 2 se presenta el régimen más importante de disturbios antrópicos. El fuego junto con la ganadería conforma la base principal del régimen de disturbios antrópicos. El hombre ha aumentado la frecuencia de fuegos en los páramos. Las flechas en la figura 2 indican como de fuegos naturales se pasa a fuegos antrópicos, pasando de fuegos entre 5 a 30 años a fuegos de 1 a 2 años tanto para agricultura itinerante como para ganadería extensiva ampliando cada vez más la escala; de una microescala a una mesoescala y de un disturbio recurrente a un disturbio continuo desviando y deteniendo las sucesiones naturales.

Otros disturbios antrópicos son: la explotación de minas (calizas, carbón, oro, canteras), construcción de embalses, oleoductos y carreteras, corte de matorrales para leña, cacería, siembra de especies forestales, turismo, saqueo del suelo, instalación de antenas.

## 2.1.3. DISTURBIOS ANTROPICOS CONTINUOS: FUEGO Y PASTOREO

Para entender el impacto del fuego y la ganadería sobre el ecosistema páramo, tenemos que analizar su efecto en diferentes niveles de organización con un modelo jerárquico en tiempo y espacio (sensu French, 1986;1990).

### 1. Nivel geomorfológico.

La utilización del fuego en los páramos se hace sin ningún control sobre grandes extensiones en pendiente y al igual que otros ecosistemas, principalmente pastizales, como en otros ecosistemas es notorio el impacto negativo que causa el fuego cuando es seguido de una excesiva concentración de ganado (Vogl, 1979). La tasa de quemas va en aumento por la presión de nuevos colonizadores; de tal manera, que actualmente son muy pocas las áreas que se encuentran poco disturbadas por efecto de quemas y pastoreo.

Estas quemas se hacen en la época seca y son de tal magnitud que eliminan totalmente la cubierta vegetal, el suelo queda totalmente desnudo sujeto a sequedad; posteriormente viene la época de lluvias y poco tiempo después el pisoteo, principalmente de ganado vacuno.

La erosión es el principal problema que se puede evaluar a un nivel geomorfológico. Casi todas las áreas de altura son tierras de ladera y por consiguiente de escurrimiento del suelo, en consecuencia subsidian a las que están más abajo por el transporte de materiales. Al ser alterado el páramo el arrastre de materiales aumenta pues no hay posibilidades de depositación in situ, degradando cada vez más la calidad del sustrato y acelerando el proceso de terrización de las turberas, pantanos y lagunas (Donato *et al*, 1996)

Las altas fluctuaciones de temperaturas en la época seca, tienen un fuerte impacto sobre el suelo orgánico (de color negro) y sin cubierta vegetal. En las noches las temperaturas descienden por debajo de 0° y en el día se pueden alcanzar temperaturas hasta de 50°C (Vargas, obs. pers.) en la superficie del suelo. Estos extremos de temperaturas producen procesos de solifluxión por el congelamiento del suelo ; lo cual hace mucho más fácil la erosión hídrica con el aumento de la escorrentía superficial. (Pérez, 1987; Flórez, 1989).

La ganadería practicada en el páramo es una ganadería extensiva principalmente de ganado vacuno y ovinos y en menor proporción de equinos y caprinos. La forma de la pisada del ganado vacuno generada por pezuñas afiladas produce huecos en el suelo que al aumentar la densidad de pastoreo forman charcos que perturban totalmente las características del suelo, desgarrando las microterrazetas lo cual afecta sus características hidráulicas (Vargas & Rivera, 1990). En algunas áreas el suelo se compacta impidiendo el desarrollo de la vegetación y afectando los procesos de descomposición de la materia orgánica y respiración edáfica (Singh & Gupta, 1977). Tanto el pisoteo del ganado como la quema destruyen el proceso de formación de cavidades en el suelo que según Sturm (1978) es bien desarrollado y fino, especialmente en las capas superficiales del suelo que se forma por las partículas fecales de la meso y macrofauna edáfica.

Algunas áreas de páramo presentan un sobrepastoreo localizado en sitios planos lo cual produce un incremento en la exposición del suelo por reducción de la biomasa.

Los cambios en la hidromorfia del suelo producen desvíos en los cursos naturales de agua formando áreas pantanosas extensas en los páramos con un régimen monomodal de precipitaciones; en páramos atmosféricamente secos ocurre mayor compactación del suelo.

## 2. Nivel del subsistema suelo - vegetación

En el páramo las comunidades vegetales se distribuyen asociadas a gradientes de humedad. Las principales variables en el desarrollo suelo - vegetación son: drenaje, temperatura, topografía, vientos, precipitaciones. Las bajas temperaturas hacen que la descomposición de la materia orgánica sea lenta (Sklenář, 1998) y la acumulación de necromasa excede la tasa de descomposición; este fenómeno hace que se acumule necromasa en pie y materia orgánica en los suelos. Esta acumulación de materia orgánica en el suelo aumenta su capacidad de retención de agua lo cual los hace más blandos y más frágiles a las pisadas del ganado.

Los procesos sucesionales de la vegetación se detienen, primero por efecto de quemas recurrentes y posteriormente por pastoreo, así como por mortalidad en algunas clases de tamaños de la estructura demográfica de las especies dominantes (Verweij & Kok, 1995; Premauer 1999). Otro impacto que contribuye a la desviación de las sucesiones es la degradación de los bancos de semillas. Posada & Cárdenas (1999) encontraron que disturbios combinados con quema y pastoreo producen disminución en la riqueza, densidad y diversidad del banco de semillas. Jaimes, (2000) estudiando sucesiones secundarias en el páramo de Cruz Verde, encontró un aumento en la diversidad de especies en los bancos de semillas a medida que aumentó la edad de la sucesión.

La distribución de las comunidades vegetales refleja patrones de disturbios (Verweij, 1995). Páramos con alta frecuencia de quemas han perdido su fisonomía típica de frailejónal - pajónal para convertirse en simples pastizales ralos en diferentes fases de regeneración. Hofstede (1995) encontró en páramos del Parque de los Nevados (Cordillera Central Colombiana) localidades donde la biomasa aérea había disminuído hasta un 66%.

Hay intentos para comprender la resiliencia de las comunidades en los ecosistemas en términos de la diversidad de especies, pero como señala Keeley (1986) esto dice poco acerca de los mecanismos responsables de la resiliencia de las comunidades. En el páramo la resiliencia de los diferentes parches de vegetación esta en función de los diferentes arreglos de especies y de la historia del régimen de disturbios; por consiguiente diferentes historias de vida tienen diferentes respuestas y diferentes resiliencias a disturbios. En el páramo hay una reducción progresiva de la diversidad de especies en relación con la intensidad del disturbio muchas especies arbustivas y caulirrósulas han desaparecido con un incremento progresivo de la uniformidad y en consecuencia una expansión de pastizales o de una vegetación rasante compuesta por especies foráneas (Posada & Cárdenas, 1999; Premauer, 1999).

Otro aspecto a tener en cuenta a nivel de comunidad, y que en general ocurren en ecosistemas pastoreados, es el rompimiento local del balance ecológico entre especies animales y vegetales, el incremento en competencia con herbívoros nativos, migración y concentración de herbívoros en determinados sectores, excretas de abonos y orina que hacen inaceptables la vegetación para especies nativas (Ovington, 1984).

### 3. Nivel de procesos

El páramo es un ecosistema que inmoviliza nutrientes al acumular mucha necromasa en pie, al quemarse se alteran los ciclos de nutrientes que mantienen el equilibrio global del ecosistema. La necromasa adherida al tronco de los frailejones juega un papel importante en la transferencia de nutrientes a partir de las hojas marchitas y en descomposición hacia los tejidos en crecimiento activo (Monasterio, 1986). El fuego libera en forma masiva los nutrientes acumulados y sólo son aprovechables una pequeña fracción durante el proceso de regeneración, aumentando temporalmente la productividad (Vogl, 1974). Después de las quemadas el N y el S son volatilizados y queda en el suelo mayor cantidad de P disponible y K intercambiable. Datos preliminares para los páramos de Chingaza indican que los sistemas acuáticos se enriquecen con fósforo en los meses posteriores a las quemadas, cuando las lluvias arrastran las cenizas (Donato, 1991). El P y K del suelo son relativamente bien absorbidos por las plantas del páramo en relación con otros nutrientes (Tol & Cleef, 1992).

Correa (1989) determinó que la cantidad de carbono aumenta en áreas quemadas pero su incorporación al suelo es lenta y solo se hace evidente después de un período de 3 años.

Las altas temperaturas que se producen en el suelo después de una quema, junto con el incremento del pH favorecen el crecimiento de hongos del suelo y la producción de nitrógeno. La ceniza provee a la planta nutrientes disponibles, minerales, sales particularmente Ca, P, K y Mg y actúa como fertilizante (Vogl, 1974). El pastoreo afecta los procesos de producción orgánica, descomposición y circulación de nutrientes al reducir las reservas de nutrientes en la vegetación.

Las quemas reiteradas reducen la biomasa y el pastoreo la circunscribe a niveles bajos del estrato herbáceo o a su reemplazo por un estrato rasante. Después de la quema se desvía la fotosíntesis hacia la producción de brotes y posteriormente el ganado desvía la producción primaria a nivel del suelo (Ovington 1984).

En general las quemas en el páramo pueden disminuir y simplificar el ciclo de nutrientes y el ganado producir su disminución en la vegetación o una desproporcionada redistribución local, de acuerdo con la distribución de heces y orina. Sin embargo, como más se pueden perder los nutrientes en el páramo es por lavado de cenizas y heces. Hofstede (1995) señala que el agotamiento del capital de nutrientes disponibles debido a la inmovilización, la percolación y el consumo puede ser un peligro serio en el ecosistema paramuno quemado y pastoreado.

#### **4. Nivel poblacional**

El fuego afecta de una manera diferente las historias de vida de las especies (Vargas-Rios, 1996). Datos preliminares para *Espeletia grandiflora* muestran que individuos que alcanzan alturas entre 30 y 50 cm presentan mayor mortalidad que otras categorías de altura. El pisoteo del ganado elimina posteriormente plántulas y juveniles. Pérez (1992) reporta, para páramos de Venezuela, que el ganado vacuno consume hojas de *Coespeletia timotensis* afectando plantas de clases de altura intermedia, las plántulas y rosetas mayores de 120 cm son menos afectadas;

Verweij & Kok (1992) encontraron para *Espeletia hartwegiana* un incremento en la mortalidad de adultos en relación con la altura y una alta mortalidad de juveniles, aunque también se presenta un estímulo en la germinación después de las quemas. La producción de plántulas puede estar asociada a un estímulo en la germinación del banco de semillas en varias especies de rosetas (Vargas-Ríos, 1996). Premauer (1999) presenta un modelo de los cambios que ocurren en la estructura de tamaños con el aumento del disturbio por pastoreo, para *E. Killipi* . encontrando una pérdida de las clases de tamaño entre 30 – 150 cm, al aumentar más el disturbio se pierden las otras clases de tamaño hasta llegar a la extinción local.

El caso más notorio de estímulo en el crecimiento después de una quema en el páramo es el de *Rhynchospora macrochaeta* (Cyperaceae) (Vargas, presente trabajo), Esta es estimulada por el fuego, posee estructuras subterráneas de almacenamiento y posee un banco de semillas.(Jaimes, 2000) Ramsay y Oxley (1996) reportan un casos similar de estímulo después de quemas en *Paspalum .bompladianum* en los páramos de Ecuador.

Los cambios en las historias de vida de las plantas: cambios fenológicos, estímulo en la producción de semillas, disminución del número de semillas, mortalidad de plántulas, mortalidad diferencial en las estructuras demográficas, mortalidad de determinadas formas de crecimiento (arbustos), estímulo en la producción de retoños...etc; hacen que cambien las estructuras verticales y horizontales de las comunidades vegetales de los páramos (Premauer, 1999). Los fuegos repetidos eliminan arbustos y rosetas. Las plantas leñosas tiene dificultad para resistir el fuego. Muchas especies de los páramos no resisten el estrés de la quema y posteriormente la sequedad del suelo, otras especies son estimuladas en su reproducción vegetativa y resisten el estrés hídrico y otras especies son estimuladas en su germinación (Rodríguez y Vargas, en prep.).

La capacidad de crecimiento de las gramíneas después de la quema está relacionada con un incremento en el sistema de raíces (Kucera, 1970 citado por Vogl, 1979). Rossenar & Hofstede (1992) reportan valores de incremento en la biomasa radicular bajo diferentes presiones de pastoreo en páramos de la Cordillera Central colombiana.

En general, para muchos ecosistemas con quemas, las plantas post-quema crecen más vigorosamente, producen más flores y semillas y contienen más proteínas, carbohidratos y humedad que las plantas no quemadas (Anderson, 1976 citado por Vogl, 1979). El incremento de leguminosas es común en varios ecosistemas; Correa (1989) para el páramo de Guerrero, reporta que el contenido de proteínas fue mayor en los rebrotes después de una quema experimental en una área no quemada hace 15 años que en una área quemada hace 3 años, el contenido de calcio no presentó diferencias en áreas quemadas y no quemadas y el Mg aumenta en rebrotes después de 8 meses de quema ; los rebrotes de 10 cm de altura presentaron a partir de los 3 meses contenidos más altos de proteínas, fósforo, potasio y micronutrientes que los pajonales no quemados. En algunas áreas de páramo quemadas y pastoreadas de ladera es interesante la abundancia de leguminosas del género *Lupinus sp.*

Pero las ventajas que se tienen después de la quema solo son a corto plazo para el ganadero. Hofstede (1995) señala que son muchas las desventajas a largo plazo para la retención de agua y nutrientes y que es necesario mantener una buena cobertura de vegetación con buena cantidad de necromasa si se quieren mantener estos procesos.

Es muy probable que con la destrucción del hábitat y la competitividad del ganado muchas especies de animales silvestres estén desapareciendo. El fuego y pastoreo tienen efectos catastróficos sobre los hábitats y la regulación de las poblaciones. Sólo si se logran conservar grandes extensiones de páramo y se limita el pastoreo y quemas a determinadas áreas se podría suponer que estos frágiles ecosistemas no van a desaparecer dentro de pocos años con las consecuencias catastróficas que puede esto tener sobre el balance hídrico en general y sobre los acueductos locales en particular.

## 2.2. EL REGIMEN DE FUEGO EN LOS PARAMOS

Para entender el papel del fuego en un ecosistema es muy importante conocer el régimen de fuego. Un régimen de fuego tiene 5 componentes: la frecuencia, la intensidad, la estación, la extensión y patrón y el tipo de fuego ( Keeley, 1978; Whelan, 1995; Wond & van Wilgen, 1996).

La frecuencia de fuego ( tiempo entre fuegos consecutivos) juega un papel muy importante en la determinación de la estructura de la vegetación y esta a su vez, determina grandemente la intensidad de fuego. La alteración de la vegetación por cualquier factor puede influir en la naturaleza de fuegos posteriores. El fuego tiene una similitud con disturbios como el pastoreo; los cuales son fuerzas que actúan sobre la vegetación y tienen efectos de retroalimentación. Con la intensificación del uso de los páramos para agricultura, ganadería y recreación el fuego en los pastizales se ha incrementado en número; además muchas áreas están sujetas a fuegos accidentales y a actos de vandalismo por visitantes.

La frecuencia potencial de fuego en un sitio depende de dos factores:

1. El tiempo requerido para construir una carga de combustible disponible desde el último fuego (productividad de combustible).
2. Frecuencia de igniciones.
3. Superpuesto a los factores anteriores está la variabilidad causada por el clima durante la estación de ignición cada año.

En los páramos la frecuencia de fuegos está determinada: por la frecuencia de igniciones, las cuales están relacionadas con un bajo contenido de humedad en la vegetación y la tasa de recuperación de la vegetación después del fuego; Ramsay & Oxley (1996) para páramos del Ecuador, reportan una frecuencia de quemados de origen antrópico de 2 a 4 años.

Aunque no existen datos sobre los regímenes naturales de fuego, Keeley (1978) calcula para tipos de vegetación herbácea ( perennial grasslands) tanto de la zona templada como tropical, una frecuencia modal de fuego de 5 – 25 años, con un máximo intervalo libre de fuego de 10 – 50 (?) años. Whelan (1995) reporta una frecuencia de 10 – 25 años para pastizales de Tasmania. Horn (1991) reportó un mínimo de intervalo de frecuencia de fuego de 6 años para los páramos de Costa Rica. Horn (1986) señala que muchas áreas de los páramos de Chirripó y Buenavista han sido quemados 2 a 3 veces desde 1950 y calcula los intervalos de recurrencia de fuego se entre 6 a 30 años. Horn (1991) reporta un intervalo mínimo de recurrencia de fuegos de 6 años para los páramos de Costa Rica. En cuanto al período de crecimiento post – fuego requerido para generar suficiente combustible para generar un fuego posterior. Verweij (1995) en el Parque Nacional

Natural los Nevados se calcula un intervalo entre 3 a 3.5 años. Estos datos hacen referencia más a la regeneración de la fisonomía pero no de la comunidad. Verweij, calcula unos 10 años para la regeneración del fraylejónal – pajonal. Estimaciones de la productividad para el páramo del dadal en Ecuador (Ramsay, 1992; citado por Ramsay & Oxley, 1996) sugieren que la biomasa de macollas puede recuperar los niveles pre-fuego entre 3 – 5 años. El período de recuperación es probablemente más largo que 5 años. Pels & Verweij (1992) y Verweij & Budde (1992) reportan 8 años para la recuperación de la cobertura de macollas en páramos de la Cordillera Central. Horn (1990) sugirió 8 – 10 años en páramos donde la gramínea dominante es *Chusquea subtessellata*.

Para datos sobre la frecuencia de fuegos en 20 años en la región de Monserrate en donde se realizó este trabajo, un sector (páramo del granizo) se quemó en enero de 1978, otro sector cercano (detrás del cerro el Cable) el 18 de diciembre de 1985 y recientemente el 2 de noviembre de 1997 (un año con un fenómeno del Niño fuerte) el cerro el Cable. Las frecuencias entre la primera y segunda quema es de 7 años y entre la segunda y la tercera es de 11 años. Si suponemos que estas quemas no tiene origen antrópico puesto que esta zona es Reserva Natural protegida por la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá estas frecuencias caen dentro de los rangos propuestos por los anteriores autores.

En una secuencia palinológica que corresponde a 10.500 años en la laguna del Otún (Cordillera Central Colombiana), Salomons (1989) encontró 3 diferentes niveles de carbón datados entre 2.400 a 7.500 (años antes del presente) durante este período el área estuvo cubierta por un bosque andino enano y el carbón encontrado fue producto de fuegos causados por actividad volcánica o rayos. Verweij (1985) señala que aunque hay poco conocimiento en relación a frecuencia de fuegos en los últimos 2.400 años de la Cordillera Central, se puede asumir con seguridad que la frecuencia de fuegos es baja, fuegos debido a rayos o actividad volcánica ocurren raramente, probablemente menos de una vez en 1000 años.

En la Cordillera Oriental de Colombia se ha detectado carbón vegetal, producto de quemas, en sedimentos pleistocénicos y holocénicos (Ven der Hammen, 1966; González et al. 1966). Kuhry (1988) detectó la presencia de rastros de carbón en el holoceno de la Cordillera Oriental

desde aproximadamente 1865 – 1000 años (antes del presente) y en sucesiones locales de páramo.

Verweij (1995) reconstruyó la historia de quemas de un área del Parque Nacional Natural los Nevados, donde la actividad de incendios es importante y estimó entre 1.0 – 1.6 fuegos en 100 años y estableció que fuegos de origen natural ocurren menos de una vez en 1000 años.

Dada la ausencia de datos para reconstruir el régimen natural de fuegos de la alta montaña tropical, se pueden hacer algunas consideraciones preliminares. Para páramos atmosféricamente secos es posible que haya existido una frecuencia modal entre 7 – 20 quemas y es posible que para páramos atmosféricamente húmedos sea parecido puesto que una época seca de más de 1–2 meses es suficiente para secar la fitomasa (biomasa + necromasa).

#### Estacionalidad:

El potencial de la frecuencia de fuego está determinado por la cantidad de precipitación y su distribución, la disponibilidad de combustible (principalmente necromasa en pie) el cual es igual a la cantidad de biomasa quemable que queda después del consumo por animales. Las quemas en el páramo ocurren en la época seca, es posible que una época seca de más de un mes sea suficiente para secar la vegetación sea de un páramo atmosféricamente seco o húmedo.

Datos preliminares para el Parque Nacional Natural Chingaza corroboran esta afirmación.

#### Intensidad:

La intensidad de un fuego está relacionada con factores como clima, topografía, carga de combustible, tipo de combustible y química y la distribución horizontal y vertical del combustible (Whelan, 1995). La historia de fuegos de un sitio puede tener un efecto marcado sobre la intensidad de fuego, vía disponibilidad de combustible. Un sitio que ha sido quemado recientemente será incapaz de acumular adecuada cantidad de combustible que garantice un fuego intenso. De tal forma que hay una estrecha relación entre intensidad de fuego y frecuencia de fuego. La severidad del fuego es una función del intervalo desde la última quema; fuegos frecuentes tienden a ser menos severos que los infrecuentes (Laegaard, 1992).

Ramsay & Oxley (1996) en quemas experimentales encontraron temperaturas superiores a los 500°C en la parte superior de las hojas de las macollas a alturas por encima de 1 m. Temperaturas mayores a 400°C en los niveles medios de las macollas (35 – 65 cm), en la base de las macollas temperaturas cercanas a los 65°C. Los bordes de las macollas en la base a nivel del suelo presentaron altas temperaturas: 375 – 420°C (similares a las de los niveles medios) y 2 cm por debajo del suelo se alcanzaron temperaturas de 65°C

Extensión:

En los páramos la Heterogeneidad del paisaje es el principal factor, barreras naturales, bordes. La heterogeneidad de la vegetación asociada con suelos o topografía pueden ser importantes porque algunas comunidades de plantas pueden actuar como barreras por ej. La vegetación azonal en el páramo. La extensión y la parchosidad de un fuego consecuentemente será influenciado por el patrón espacial de los fuegos pasados.

Tipo de fuego:

Los tipos de fuego que ocurren en el páramo son fuegos de superficie, en el subpáramo cuando el matorral es denso ocurren fuegos de corona de arbustos.

### 2.3 ¿PORQUÉ SE QUEMAN LOS PÁRAMOS?

En general la respuesta a esta pregunta la podemos contestar teniendo en cuenta los siguientes aspectos:

1. Suficiente combustible acumulado: El páramo es un ecosistema en donde se acumula necromasa en pie principalmente en las macollas y las hojas muertas de rosetas. En páramos que no han sido quemados se forma una matriz continua de necromasa entre el fraylejónal pajonal. La principal fuente de combustible son las hojas muertas, principalmente de *Calamagrostis effusa*. Cerca del 80% de la fitomasa epigea de las macollas puede consistir de material muerto (Cardoso & Schnetter, 1976; Hofstede & Witte, 1993; Hofstede et al 1995).
2. Bajo contenido de humedad: Los fuegos en el páramo ocurren en la época seca cuando el contenido de humedad en la vegetación y el suelo se pierde rápidamente.

3. Arreglo de las plantas en el espacio: El desarrollo de una matriz continua de macollas es el factor mas importante para el desarrollo de fuegos en el páramo; además densidades altas de fraylejones con su necromasa en pie en áreas poco quemadas contribuyen grandemente en el desarrollo de fuegos de superficie.
4. Bajas tasa de descomposición: Las bajas tasas de descomposición de la materia orgánica hacen que la necromasa en pie se acumule y sea la principal fuente de combustible para el fuego.
5. Bajos niveles de herbivoría: En el páramo la herbivoría es baja y esto contribuye a que haya acumulación de materia orgánica.

#### 2.4. ¿ESTÁN LAS ESPECIES DE PÁRAMO ADAPTADAS AL FUEGO?

Dado que los fuegos naturales están distribuídos al azar en espacio y tiempo, un aspecto muy importante es la resiliencia de las especies al rango de las frecuencias de fuego. Determinadas frecuencias de fuego implican determinadas resiliencias de las especies. Una comprensión del papel evolutivo el fuego en el desarrollo del ecosistema requiere de conocimientos sobre las historias de vida de las especies; por ejemplo, la frecuencia de fuegos juega un papel muy importante en determinar los modos reproductivos específicos para un ambiente dado (Keeley, 1978)

Las especies de páramo pueden ser resilientes a fuegos con frecuencias de 5 a 10 años pero cuando estas frecuencias pasan de 2 a 3 años es posible que empiecen a ser afectadas y aumente la mortalidad, las especies de páramo no son resilientes a pastoreo continuo. (véase Premauer, 1999).

En algunos ejemplos, un conjunto de características, pueden ser comunes a través de todas las formas de crecimiento; mas a menudo diferentes formas de crecimiento llevan en ellas un único conjunto de potencialidades y limitaciones con respecto a la resiliencia al fuego.

Uno debe ser cuidadoso de inferir que las características que permiten a un organismo sobrevivir al fuego podrían ser consideradas adaptaciones al fuego. Unas características dadas

se pueden originar en respuesta a otras presiones de selección diferentes al fuego (Whelan, 1995). Además, la respuesta de una población a un único fuego no es una buena estimación de su valor adaptativo (fitness) a una serie de fuegos. Adaptaciones de diferentes formas de crecimiento, las cuales parecen estar relacionadas con supervivencia al fuego, pueden haber evolucionado como una respuesta a diferentes rangos de estrés a los cuales las plantas deben sobrevivir. Los rasgos de supervivencia al fuego de las plantas del páramo pueden haber sido seleccionados por temperaturas frías en la noche y elevadas temperaturas durante el día.

La frecuencia a un disturbio como el fuego puede seleccionar diferentes historias de vida y como consecuencia diferentes formas de crecimiento y el modo de reproducción; por ejemplo, aquellos parámetros del ciclo de vida los cuales son inmediatamente responsables para la continuación de la población a través del tiempo, pueden ser grandemente influenciados por diferentes frecuencias de fuego.

Es muy importante conocer la relación entre frecuencias de fuego y estrategias reproductivas; sin embargo, como señala Keeley (1978) existen las siguientes dificultades:

1. Conocimiento incompleto de las frecuencias naturales de fuegos en muchas regiones. Para el caso de los páramos no tenemos casi datos de las frecuencias naturales de quemadas.
2. La mayoría de estudios son descriptivos a nivel de comunidad
3. El fuego es un disturbio natural con efectos similares a otros disturbios por ej. Heladas, sequías, pastoreo, derribamientos, vientos fuertes.
4. Distinguir entre regímenes de fuego que tienen una influencia selectiva y aquellos que no.

Para evaluar el efecto evolutivo de las frecuencias de fuego sobre las estrategias reproductivas, uno debe ser capaz de separar la influencia selectiva de otros parámetros ambientales; esto sin embargo no es siempre posible (Keeley 1978). Podemos ver el efecto en la distribución y dinámica poblacional pero no en la adaptación al fuego. Los fuegos recientes hechos por el hombre posiblemente han afectado más la distribución de las especies que la adaptación.

Las plantas de ambientes sujetos a quemadas naturales muestran una capacidad de respuesta al fuego mediante la arquitectura de la planta, los sistemas de raíces, los tipos de dispersión, y bancos de semillas (Bond & Van Wilgen 1996). Sin embargo, muchas estrategias de tolerancia

al fuego que encontramos en las plantas del páramo se deben más probablemente a adaptaciones frente a factores ambientales que les permiten de una manera adicional sobrevivir al fuego. Varios autores coinciden en que algunas bioformas vegetales del páramo, por ejemplo; graminoides tipo macolla, rosetas y muchos arbustos son capaces de sobrevivir al fuego (Lægaard, 1992; Rodríguez & Vargas, en prensa), semileñosas, plantas en cojín, y rosetas con hojas esclerófilas densamente imbricadas están naturalmente adaptadas a tolerar altos niveles de luz y radiación ultravioleta, permitiendo así mismo que estas formas de vida puedan tolerar el calor de radiación del fuego. Debido a las características del clima de la alta montaña tropical donde en el día se llegan a superar temperaturas de 24°C, y en la noche bajar de los 0° C, alta radiación, y estrés hídrico por el suelo superficial y fuertes vientos desecantes, surgen formas de vida como subarbustos (sufrútices), rosetas y semirosetas que mantienen protegidas sus yemas de crecimiento bajo el suelo, contrarrestando estos cambios bruscos y extremos de temperatura y así también del fuego. Una clara estrategia adaptativa al fuego es la capacidad de establecimiento de una nueva generación de plántulas por medio de un banco de semillas sobreviviente, reclutándose nuevos individuos en las condiciones tempranas del ambiente postquema (Keeley 1991, Rodríguez & Vargas, en prep.)

Según Wells (1969) la condición retoñadora en las plantas leñosas se asume como la condición ancestral, para dar paso a un restablecimiento obligado por semillas, como la condición derivada. Sin embargo pueden haber excepciones y ambas estrategias (historias de vida) pueden ser ventajosamente seleccionadas bajo circunstancias particulares. Para sobrevivir al fuego, las retoñadoras deben distribuir las sustancias metabolizadas hacia una corteza protectora o hacia el almacenamiento de reservas en raíces o vástagos que tengan la capacidad de remplazar los tejidos perdidos. La alocaión hacia reservas en raíces tiene que ocurrir tempranamente en el desarrollo de las plántulas de especies retoñadoras si quieren sobrevivir al primer fuego en su ciclo de vida. Las no retoñadoras se desprenden de esta condición y costo de sobrevivencia y pueden aprovechar la distribución de reservas con ventaja hacia mayores tasas de desarrollo y reproducción. Las ventajas adaptativas para las no retoñadoras tal vez pueden expresarse en un número de vías incluyendo: gran fecundidad, bancos de semillas de larga vida o recurrentes, diferencias en la sobrevivencia de juveniles o alta mortalidad de retoños (Pate et al 1991, citado por Bond & Van Wilgen 1996).

Especies arbustivas y semiarbustivas que mantienen altas concentraciones de almidón en sus raíces formando xilopodios, tasas de crecimiento relativamente bajas, y marcada esclerofilia son comunes en los matorrales, chaparrales y brezales pirófilos. Estos patrones de crecimiento, tal como se muestran, presentan convergencia en la vegetación del matorral de subpáramo sobre especies que retoñan vigorosamente después del fuego. Sin embargo, el incremento de quemas no naturales sobre cualquiera de los dos tipos de comunidad, cambiará consecuentemente la estructura vegetacional “primaria” dando paso a matorrales con arbustos desmejorados, mostrando muchas veces un único estrato bajo a partir de los retoños basales (Rodríguez & Vargas, en prep.)

## 2.5. DISTURBIOS, SUCESION Y PAISAJE

El análisis de las jerarquías de disturbios y los patrones sucesionales de la vegetación en diferentes escalas espacio-temporales son los aspectos más importantes en la dinámica de los paisajes. Para el caso de los páramos se presenta una clasificación de disturbios naturales y antrópicos siguiendo las escalas propuestas por Delcourt & Delcourt (1988) y el enfoque de Walker & Walker (1991) en el análisis jerárquico de disturbios (Véase Figuras 1 y 2).

Uno de los disturbios recurrentes en los páramos es el fuego el cual ha conformado parches de vegetación en diferentes estados de sucesión-regeneración, de tal forma que en una unidad de paisaje se pueden encontrar áreas no quemadas hace varios años, áreas quemadas con relativa frecuencia, áreas recientemente quemadas y áreas con fuerte impacto de quemas y pastoreo. Todas éstas áreas reflejan un patrón de quemas que conforma un mosaico de parches de vegetación con diferentes intensidades de disturbio y en consecuencia con diferentes secuencias sucesionales de reemplazamiento de especies. Esta investigación puede contribuir a entender el problema de como trabajar jerarquías o niveles de organización desde los atributos vitales de individuos y su relación con poblaciones, comunidades y paisajes.

Uno de los objetivos más importantes de la ecología del paisaje tiene que ver con la investigación de la relación entre heterogeneidad y disturbios (Turner, 1987; Risser, 1987). Por consiguiente el estudio de las consecuencias ecológicas de la heterogeneidad (Kotliar &

Wiens, 1990), y de la transformación de los paisajes naturales en culturales forman dos aspectos integrados de gran interés para la comprensión de la dinámica del paisaje. Las preguntas: ¿Cómo los organismos responden a múltiples escalas de heterogeneidad en sus ambientes?. ¿Cómo la heterogeneidad del paisaje afecta la propagación de los disturbios naturales y antrópicos?. ¿Cómo los organismos responden a múltiples escalas de disturbios? ; se examinan actualmente en aspectos como: Diversidad y heterogeneidad espacial, fragmentación de hábitats, mosaicos de parches, efectos de borde; el impacto de diferentes regímenes de disturbios sobre las historias de vida de las especies y las implicaciones que estos fenómenos, en su conjunto, tienen para la conservación tanto de especies como de procesos en unidades de paisaje.

Las dos fuerzas principales que modelan los paisajes y que generan diferentes escalas de heterogeneidad son los disturbios y la sucesión. Los disturbios causan los cambios temporales mas rápidos en los patrones de paisajes; por consiguiente, el estudio de la sucesión es inseparable del estudio de los disturbios; dado que casi siempre es un disturbio el que inicia la sucesión e influencia las condiciones iniciales sobre las que se desarrollará el proceso (Huston, 1994); en consecuencia, el carácter dinámico de los ecosistemas terrestres es una función del régimen de disturbios que opera en un amplio rango de escalas espacio-temporales (White & Pickett, 1985). La relación de los estudios jerárquicos de disturbios (naturales y antrópicos) con los diferentes tipos de dinámica de la vegetación: fluctuaciones, claros, parches, sucesiones cíclicas, sucesiones primarias, sucesiones secundarias, sucesiones-regeneraciones, sucesiones seculares (véase Van der Maarel, 1988) son la base para la comprensión de la dinámica de los patrones de paisaje a diferentes escalas.

El problema epistemológico y metodológico más importante que tiene la ecología es el de relacionar niveles de organización en diferentes escalas espacio-temporales y predecir las consecuencias de diferentes tipos de disturbios sobre los organismos, poblaciones, comunidades, ecosistemas y paisajes. Una de las características de los sistemas complejos es que son de causalidad múltiple, en consecuencia la causa de muchos fenómenos en un nivel de organización determinado puede estar en los niveles inferiores o superiores de organización. Keeley (1981) señala que las propiedades emergentes de los ecosistemas no se pueden explicar

macanísticamente sin una clara comprensión del fenómeno a nivel poblacional; así, la comprensión de un disturbio como el fuego requiere del conocimiento de las historias de vida de las especies.

Para poder relacionar niveles de organización hay que buscar características o atributos que sean predictivos. En este trabajo se intenta relacionar: Organismos - poblaciones con atributos vitales de las historias de vida de las especies. Poblaciones - comunidades a través de grupos funcionales de especies en secuencias de reemplazamiento de especies en patrones sucesionales. Ecosistemas - paisajes en patrones de parches de vegetación en unidades de paisaje.

El proceso sucesional hace posible una descripción de las secuencias de reemplazamiento de especies después de disturbios, pudiéndose predecir secuencias en relación con la frecuencia y tipo de disturbios en diferentes comunidades. Disturbios recurrentes por fuegos pueden estar asociados con extinciones locales; por ejemplo, en el páramo los arbustos son muy sensibles a las quemas y además después del disturbio se demoran en alcanzar la madurez reproductiva y es posible que no resistan disturbios cuya frecuencia sea de corto tiempo. Muchas especies que pueden ser tolerantes a un disturbio pueden ser intolerantes a 2-3 disturbios.

Actualmente en el páramo existe una combinación de disturbios naturales y antrópicos. Como las quemas se realizan en la época seca, las fluctuaciones de temperatura en el día y la noche producen fuertes heladas que, junto a vientos y posteriormente fuertes lluvias no permiten que se cumpla la fase de implantación de muchas especies que logran germinar. Posteriormente disturbios antrópicos como agricultura itinerante y disturbios continuos por ganadería extensiva completan el régimen de disturbios.

## 2.6. SUCESION E HISTORIAS DE VIDA.

Trabajos recientes sobre sucesión - regeneración de la vegetación, presentan nuevos enfoques sobre los patrones y mecanismos de desarrollo después de disturbios. Estos puntos de vista se basan en la concepción individualística de Gleason (1926), en contraposición a la concepción

organísmica de Clements (1916) quien propuso que la sucesión es un proceso ordenado, predecible y direccional en el cual las comunidades iniciales cambian su ambiente favoreciendo la instalación de otras especies y eliminando las ya establecidas. Este tipo de sucesión como proceso de reemplazamiento concluye en una comunidad estable llamada clímax en equilibrio con el ambiente (clímax climático) la cual es capaz de reproducirse indefinidamente. En la concepción individualística de Gleason (1926) se propone la sucesión en términos de respuestas individuales: genéticas, fisiológicas y de conducta, de las especies ante estímulos ambientales.

La sucesión vegetal puede variar entre diferentes sitios (Glenn-Lewin, 1980), muchos estudios han demostrado que los patrones de desarrollo de la vegetación difieren del concepto clásico; como por ejemplo en disturbios producidos por fuego (Noble & Slatyer, 1980) y muchas sucesiones no representan verdaderas secuencias temporales. Es lógico pensar que ante la heterogeneidad espacial y temporal de los fenómenos biológicos y de la múltiple variabilidad de los tipos de disturbios, las sucesiones son un fenómeno muy complejo y los procesos y patrones de desarrollo pueden diferir de un sitio a otro en una misma área. Esta dificultad ha hecho que se describan muchos patrones sucesionales, pero no existe aún una teoría general para organizar esta información y relacionar patrones y mecanismos (Pickett et al. 1987).

La concepción moderna de la teoría de la sucesión (Pickett *et al* , 1987) hace énfasis en la comprensión de 3 aspectos:

- a. Las vías o trayectorias sucesionales, las cuales corresponden a los patrones temporales de la vegetación y que determinan los tipos de comunidades, el aumento o disminución de las poblaciones y las series o estados del sistema. En síntesis es el patrón temporal de cambio en el ecosistema: la secuencia de comunidades de plantas y los cambios abióticos y bióticos del ecosistema en el tiempo.
- b. Los mecanismos de sucesión, los cuales hacen referencia principalmente a las estrategias de historia de vida de las especies: tasas de crecimiento, alocaación de asimilados, estructura y tiempo de duración de los eventos del ciclo de vida, estrategias reproductivas y de supervivencia...etc. Es en últimas, un proceso o interacción que contribuye al cambio sucesional

- c. Los modelos de sucesión, los cuales dan idea de la relación entre patrones y mecanismos. Son abstracciones conceptuales que sirven para describir y/o explicar las vías y los mecanismos sucesionales.

.Si el desarrollo de la vegetación es variable y depende de las características de las especies involucradas en el proceso, entonces los modelos basados en rasgos de especies pueden ser más efectivos y más ampliamente aplicables en los patrones de desarrollo de la vegetación (Humphrey, 1984).

En trabajos recientes Rydin & Borgegård (1991) tienen en cuenta características de las historias de vida como: la forma de vida, altura, fecundidad, sistema de cruzamiento, polinización, tamaño de la semilla, mecanismo de dispersión, relación con la luz, relación con el nitrógeno. Para establecer tendencias sucesionales con base en las características de las especies y determinar que rasgos de las historias de vida y autoecología de las especies cambian durante la sucesión.

Una teoría de las historias de vida debe contemplar aquellos rasgos que son parte del fenotipo y que por consiguiente están sujetos a explicación adaptativa como su morfología, fisiología y conducta (Caswell, 1989). Grime (1979) considera el stress, los disturbios y la competencia como los tres principales ejes a lo largo de los cuales las estrategias de las historias de vida de las plantas se han diferenciado. Tilman (1985) distingue, en su hipótesis de la razón de recursos en la sucesión, entre el stress causado por bajos niveles de recursos en el suelo y el stress causado por la baja disponibilidad de luz en la superficie del suelo y considera la competencia interespecífica e intraespecífica (un rasgo de historia de vida) como el mecanismo que determina los efectos en los recursos del suelo.

Un ejemplo de la importancia de los rasgos de las historias de vida y los factores determinantes en la sucesión lo da Olsson (1987) y Rydin & Borgegård (1991) tomando como ejemplo los modos de dispersión de las plantas. En islas donde la disponibilidad de diasporas es limitada el modo de dispersión puede ser un factor particularmente importante que

determina el porqué las especies llegan a ser colonizadoras exitosas. En el caso de plantas anuales (Symonides, 1988), la autopolinización y principalmente el polimorfismo de la semilla se consideran adaptaciones importantes en ambientes impredecibles. Estos aspectos se consideran como rasgos óptimos de las historias de vida en ambientes disturbados donde se maximiza el valor adaptativo individual. Silva (1987) sugiere que para detectar patrones de respuesta a cambios ambientales es importante determinar los diferentes aspectos de las historias de vida que estén relacionados como fenología, forma de crecimiento y la estructura demográfica y que conociendo estas características se pueden hacer predicciones sobre las respuestas de las poblaciones al fuego y pastoreo.

Una teoría de las historias de vida también debe predecir cómo las plantas alocan sus recursos entre las actividades vegetativas y reproductivas. La teoría sugiere que las diferencias en la capacidad reproductiva pueden explicarse por competencia de recursos entre el crecimiento vegetativo y reproductivo, por diferencias en el ambiente y en las tasas relativas de supervivencia de adultos y juveniles (Reekie & Bazzaz, 1987).

Las estrategias regenerativas han evolucionado primariamente como mecanismos por medio de los cuales los estados juveniles toleran o evaden los potenciales efectos dominantes de las plantas ya establecidas (Grime, 1981).

McCook (1994) en su revisión sobre sucesión afirma que la historia de vida y la competencia entre especies y los rasgos adaptativos en diferentes puntos del gradiente ambiental son suficientes para considerar secuencias sucesionales

### 2.6.1 LOS MODELOS

La interpretación de los fenómenos sucesionales tiene diferentes enfoques los cuales, en su mayoría, tratan de establecer patrones y procesos. La comparación de diferentes patrones establece similitudes y diferencias para extraer generalizaciones que expliquen diferencias en los procesos (McCook, 1994) y se puedan encontrar mecanismos que puedan explicar causalmente la sucesión.

Diferentes modelos examinan la sucesión en términos de teoría y explicación (Pickett *et al* 1987) o de manejo y aplicaciones (Luken, 1990): desde escalas de paisaje u organismos individuales y a niveles de poblaciones comunidades o ecosistemas (la mayoría de modelos han trabajado a nivel de comunidad), esta variedad de modelos tiene diferentes propósitos y por consiguiente alcanzan diferentes fines. en micro, meso y macro escalas (McCook, 1994), haciendo énfasis en sucesiones autogénicas.

La comparación de los modelos necesita una guía conceptual que oriente la contestación de preguntas claves, para ello McCook(1994) sugiere las siguientes:

- ¿Que aspectos de la sucesión necesitan explicarse?
- ¿ Una vez un disturbio deja sitios para la colonización, porqué ocurren diferentes patrones de abundancia durante la sucesión autogénica.?
- ¿Cuál es la causa de que una especie o grupo de especies sea desplazada o dominada por otra u otras especies?
- ¿Qué efecto tienen las especies tempranas (o pioneras) sobre las especies tardías?

#### 2.6.2. EL MODELO DE NOBLE Y SLATYER:

Noble & Slatyer (1980) presentan 5 consideraciones o generalizaciones acerca de los factores más importantes a tener en cuenta para la comprensión del fenómeno sucesional:

- a. La composición de especies, inmediatamente después de un disturbio, depende de los propágulos, los cuales se dispersan en el sitio o de otro sitio; o persisten a través de disturbios en el sitio; o de retoños vegetativos de órganos sobrevivientes al disturbio.
- b. Inmediatamente después del disturbio hay un pulso de reclutamiento o rebrote bajo condiciones de poca competencia por espacio u otros recursos.
- c. Después del pulso inicial, el reclutamiento baja (o es lento). Una vez una planta individual se establece es muy difícil desplazarla.

- d. El posterior reclutamiento de especies adicionales es a veces facilitada por los componentes iniciales, pero es frecuentemente restringida y puede ser inhibida.
- e. En ausencia de disturbios posteriores, las especies de larga vida y aquellas que pueden regenerar en presencia de sus propios adultos, llegarán a ser finalmente las dominantes.

Con estas generalizaciones Noble & Slatyer ( 1977, 1978, 1980), Noble (1981) desarrollaron un modelo cualitativo para predecir los cambios mayores en la dominancia y composición de especies en comunidades de plantas sujetas a disturbios recurrentes.

El modelo afirma convincentemente que la dinámica cualitativa de las especies (como persistencia o extinción) se pueden predecir sobre la base de ciertos atributos vitales, o atributos de historias de vida de la población, en conjunto.

Los atributos vitales o rasgos de historias de vida exitosos en las secuencias de reemplazamiento, determinan el éxito de las especies ante el disturbio en un ambiente particular. La sucesión secuencial entonces se puede explicar correlacionando rasgos de historias de vida (forma de crecimiento, tasa de crecimiento y tolerancia) “asi especies que tienen una amplia dispersión, alto reclutamiento y altas tasas de crecimiento tienden a ser intolerantes a la sombra y tienen baja edad máxima y altura” (McCook, 1994). Esta correlación sugiere la siguiente interpretación mecanística: “inmediatamente después de un disturbio se forman sitios disponibles y especies con altas tasas de colonización y crecimiento son rápidamente reclutadas y dominan el sitio”

El propósito de este modelo es describir la dinámica de la vegetación bajo diferentes regímenes de disturbios en períodos largos de tiempo, más que sucesiones individuales..Como tal, aunque su dinámica incluye sucesión, no se responden preguntas acerca de las abundancias de las especies durante la sucesión.

El aspecto más interesante del trabajo de Noble & Slatyer es el uso de atributos de historias de vida de plantas individuales, o de atributos vitales de poblaciones que se basan en propiedades de plantas individuales, para explicar patrones a nivel de la población y

dinámicas a largo plazo. Los atributos vitales son características que se consideran vitales para la supervivencia y reproducción de especies en áreas periódicamente sometidas a disturbios.

Estos autores proponen que los atributos vitales pueden explicar secuencias de reemplazamiento durante la sucesión y consideran 3 grupos de atributos:

1. el método de arribo o persistencia de las especies en el sitio durante y después del disturbio.
2. la capacidad de establecerse y crecer hasta la madurez en la comunidad en desarrollo.
3. El tiempo tomado por las especies en alcanzar estados de vida críticos.

Para el primer conjunto de atributos vitales se hace una clasificación basada en los estados de vida y los mecanismos basados en regeneración por propágulos y en regeneración vegetativa.

El segundo grupo de atributos vitales comprende tres tipos de especies : **a** . especies que toleran un amplio rango de condiciones , **b**. especies que son intolerantes a la competencia, **c**. especies que requieren de condiciones especiales presentes en comunidades ya establecidas.

El tercer grupo de atributos vitales tiene en cuenta la dinámica temporal de los estados de vida de las especies : **a**. tiempo que gastan las especies en alcanzar la madurez reproductiva después del disturbio. **b**. lapso de vida de las especies en comunidades no disturbadas, **c**. tiempo tomado por todos los propágulos en estar localmente extintos.

Observaciones empíricas a nivel de las plantas individuales (organísmico) y el régimen de disturbios conducen a una comprensión mecanística (causal) a nivel poblacional a través de muchos disturbios. Atributos poblacionales como dispersión, tasa de establecimiento, longevidad; las cuales ajustan las poblaciones a diferentes condiciones y regímenes de disturbio, son la base para la comprensión de patrones sucesionales.

El modelo, basado en historias de vida individuales, es análogo en la aproximación, a la explicación de las causas de la variación en las abundancias de especies dentro de la sucesión,. Esta aproximación análoga puede proveer las base para la integración de ideas sobre procesos dentro de la sucesión con una amplia escala de dinámica de la vegetación en muchos disturbios. McCook (1994)

En síntesis, el modelo de Noble & Slatyer (1980), tiene los siguientes presupuestos:

- a. Es un modelo cualitativo. No se basa en abundancias
- b. Se basa en poblaciones e individuos
- c. Es predictivo
- d. Se basa en estrategias similares de especies
- e. Busca una explicación mecanística a nivel poblacional.

### 2.6.3. EL MODELO DE HUSTON & SMITH.

Este es un modelo cuantitativo que simula patrones sucesionales haciendo énfasis en la correlación de rasgos de historias de vida (Huston & Smith, 1987). El aspecto más importante de este modelo es enfatizar la relación entre individuos más bien que entre poblaciones y por consiguiente los modelos de simulación pueden seguir especies individuales. La capacidad competitiva, por ejemplo, es una característica individual basada en interacciones de caracteres de historias de vida en un ambiente particular. Huston & Smith (1987) afirman que la interacción entre especies en la competencia por luz, ocurre a nivel del individuo más bien que de la población por tanto el modelo puede seguir el comportamiento de individuos durante su vida.

El modelo tiene en cuenta competencia por luz y nutrientes, crecimiento y mortalidad, reclutamiento y mortalidad, componentes estocásticos y fisiológicos, crecimiento basado en tasas fotosintéticas y cambios en los niveles de recursos en el ambiente.

Usando dos especies y variando combinaciones de rasgos de historias de vida las simulaciones de Huston & Smith indican que 5 patrones de abundancias de especies son posibles:

- a. la secuencia sucesional de reemplazo;
- b. divergencia,
- c. convergencia,
- d. supresión total
- e. reemplazamiento pseudocíclico.

La secuencia sucesional que Huston & Smith (1987) llaman reemplazamiento sucesional implica picos secuenciales y declinación de abundancias de diferentes especies.

El patrón de divergencia:

Este patrón implica inicialmente abundancias similares, seguido por el aumento progresivo de la dominancia de algunas especies y reducción o desaparición de otras.

El patrón de convergencia:

Significa estabilización en la coexistencia de abundancias similares, pero las cuales se originaron de abundancias muy diferentes.

El patrón de supresión total:

Implica la inmediata y total dominancia de unas especies, sobre otras especies, que no alcanzan abundancias significativas.

El patrón de reemplazamiento pseudocíclico implica la mayor o menor aparición cíclica de especies abundantes tempranas. Este modelo no presupone disturbios posteriores, sino una dinámica sucesional de pocas especies después de un disturbio.

#### 2.6.4. MODELO DE TILMAN

Este es un modelo cuantitativo y es conocido como la **hipótesis de la razón de recursos**, o modelo de alocaación de recursos, en él se enfatiza el papel de la competencia a lo largo de

un gradiente de recursos. Las especies capaces de establecerse, crecen y se reproducen más rápido; en un nivel particular de recursos limitados y serán competitivamente dominantes.

Tilman (1985) considera que este arreglo a lo largo de un eje de recursos puede explicar patrones de especies en la sucesión, y considera que un cambio en los recursos causará un cambio simultáneo en la dominancia de las especies. Tilman observó que la trayectoria sucesional de los recursos implica el decrecimiento e incremento de 2 nutrientes limitantes. Tal trayectoria en la cual dos recursos limitantes están inversamente correlacionados, resultará en una sucesión secuencial siempre y cuando la dinámica de la competencia sea más rápida que la dinámica de la trayectoria de recursos. (Mc Cook 1994)

Los niveles de luz en el suelo son alterados por la acumulación de biomasa (Tilman 1985), y el mecanismo sugerido para cambios en los niveles de nitrógeno son grandemente dependientes de nitrógeno de origen biológico.

El modelo predice sucesión en respuesta a cambios en los niveles de recursos, independientemente de la causa del cambio, en sucesiones autogénicas o cambios de facilitación.

El modelo de Tilman es poblacional, pero no explica las causas de cambio en los niveles de recursos, asume equilibrio dinámico y requiere que la tasa de cambio en disponibilidad de recursos sea más baja que la tasa de desplazamiento competitivo. (McCook, 1994).

## 2.6.5. MODELO DE FACILITACION DE CLEMENTS

Clements asume la sucesión como una única secuencia.. él considera que la dominancia secuencial se origina de especies dominantes que modifican el ambiente, haciendo este menos favorable para sí mismas y más favorable para nuevas especies invasoras, así que las nuevas especies pueden dominar competitivamente a las especies tempranas.

El resultado de la progresiva reacción (modificación del ambiente por las plantas, se considera progresiva estabilización), de tal manera que ya pocas especies podrían invadir el nuevo ambiente. Este argumento es reafirmado por Huston & Smith (1987) quienes encontraron que las tasas de cambio sucesional decrecían con el progreso de la sucesión. La interpretación de Clements asume el “relevo florístico” en el cual sucesivas especies dominantes arriban posteriormente que las pioneras, pero solo vagamente implica facilitación obligada.

Clements enfatizó la unidireccionalidad progresiva de la sucesión hasta un inevitable climax, pero solamente en ausencia de disturbio (McCook, 1994)

#### 2.6.6. MODELO DE GLEASON Y EGLER

La sucesión individualística o estocástica

La supergeneralización del superorganismo de Clements tuvo una respuesta de Gleason quien copnsideró la comunidad como un fenómeno de plantas individuales: La naturaleza de cambio en un sitio depende totalmente de la composición de especies del sitio reunidos por medios complejos y estocásticos y este resulta en un curso sucesional de gran naturaleza individual.

Este argumento ampliado por EGLER(1954, citado por McCook, 1994)) quien propuso que la sucesión secundaria en campos abandonados puede ser comprendida mejor por la “*composición florística inicial*” de un área que por el sucesivo “*relevo florístico*” de especies que arriban posteriormente.

Egler propuso una hipótesis alternativa en la cual la sucesión es vista como la consecuencia de diferentes tasas de crecimiento de diferentes especies que están inicialmente presentes en un sitio. Esta visión implica, que la aparición de una secuencia de especies, es debida al rápido crecimiento de algunas de ellas que eclipsan el crecimiento de otras que dominarán posteriormente, debido a su tamaño, longevidad y otros rasgos de historias de vida. Egler

establece categóricamente que cualquier trayectoria sucesional real implica procesos tanto de “relevo florístico” como de “composición florística inicial”.

Según McCook (1994) no es comúnmente reconocido, que hay dos diferencias críticas, usualmente confundidas, entre la “composición florística inicial” de Egler y el “relevo florístico” de Clements. Las dos visiones difieren en la naturaleza de las interacciones entre especies y en tiempo de arribo de las especies tardías.

#### 2.6.7. MODELO DE DRURY & NISBET

Drury & Nisbet (1973) mostraron que los patrones de abundancia de las plantas que siguen a un disturbio implican no solamente reemplazamiento sucesional sino además, ciclos y divergencias. Ellos afirmaron claramente que la sucesión en un sitio único implica una secuencia de especies (mas bien que simplemente el crecimiento de las especies dominantes ) porque ninguna especie puede dominar la vegetación a través de su período de crecimiento. En otras palabras la causa básica del fenómeno de sucesión secuencial es saber las correlaciones entre: tolerancia al estrés, crecimiento rápido, pequeño tamaño, corta vida y amplia dispersión de semillas.

Drury & Nisbet (1973) consideraron que si diferentes estrategias de historias de vida son generalmente excluyentes entonces “ mucho del fenómeno de la sucesión se puede entender como consecuencia del crecimiento diferencial, supervivencia diferencial (y quizás capacidad diferencial de colonización) de las especies adaptadas a crecer en diferentes puntos de un gradiente ambiental”.

#### 2.6.8. MODELO DE GRIME

Modelo de estrategias de las plantas durante la sucesión.

Grime (1974, 1979) propuso un esquema de clasificación de estrategias de historias de vida, basado en la adaptación de las especies a niveles particulares de disturbio y estrés. Tomando el concepto de estrés como bajos niveles de recursos.

Usando las dos dimensiones de estrés y disturbio Grime clasificó ambientes como bajo disturbio – bajo estrés; alto disturbio – bajo estrés; y bajo disturbio – alto estrés. Grime propuso 3 estrategias extremas para estas condiciones: *competidor, ruderal y tolerante al estrés*, respectivamente.

De acuerdo con Grime, los cambios observados durante la sucesión alteran el ambiente desde alto disturbio – bajo estrés (altos recursos) a bajo disturbio-alto estrés con un concomitante cambio en las estrategias de las plantas dominantes desde ruderales hasta tolerantes al estrés. En sistemas mas productivos hay una fase intermedia de alta competencia, con bajo estrés y bajo disturbio.

La teoría de Grime predice que especies con una mayor capacidad de adquirir recursos bajo un particular conjunto de estado de los recursos, serán competidoras superiores; esto supone que las especies que son mejores competidoras por un recurso, serán además, competidoras superiores por otro recurso. El mejor competidor será la especie capaz de capturar la mayoría de recursos, por consiguiente crecerá mas rápido y dominará a las especies menos competitivas.

#### 2.6.9. MODELO DE LAS TRES VIAS O TRAYECTORIAS DE CONNELL & SLATYER.

Connell & Slatyer (1977) sugieren 3 trayectorias o vías alternativas de sucesión: *facilitación, tolerancia e inhibición*, en los cuales la sucesión secuencial procede por una de las 3 vías exclusivamente.

Algunos problemas con la idea de facilitación, tolerancia e inhibición fueron expuestos por Walker & Chapin (1987) y respondidos por Connell, Noble y Slatyer (1987) en esta publicación los autores sugieren que el modelo de los 3 mecanismos solamente tiene en

cuenta el efecto neto de una especie temprana sobre una tardía, que representa los extremos de un continuum y que las fuerzas y direcciones de estas interacciones podrían variar dentro de una secuencia sucesional. Así una especie temprana puede tener tanto efectos de facilitación e inhibición sobre las especies tardías, y el asunto principal es el efecto neto total.

Connell & Slatyer no consideran la importancia potencial de distinciones cualitativas del grado de facilitación o inhibición. La facilitación de especies tardías puede ser lo suficientemente extrema para aparecer como facilitación obligada. El “continuum” de interacciones puede incluir: Facilitación obligada, facilitación facultativa, tolerancia, inhibición, e inhibición exclusiva (McCook, 1994).

Connell, Noble & Slatyer (1987) afirmaron que su modelo no intentó una explicación suficiente de la sucesión. Otros factores importantes tales como: disponibilidad de semillas y factores físicos estocásticos no fueron incluidos en los modelos

La vía o trayectoria 1: se caracteriza por la facilitación obligada de las especies tempranas: Las especies tardías son inicialmente incapaces de colonizar el espacio. La sucesión resulta de un cambio absoluto en el reclutamiento apropiado para las especies tempranas y tardías: las especies tardías son inicialmente excluidas y las especies tempranas posteriormente no pueden persistir. Los colonizadores tempranos pueden tanto inhibir las especies tardías, no tener efecto, o facilitarles su desarrollo.

En la vía o trayectoria 2: y 3: las especies colonizadoras tempranas no tienen capacidad exclusiva para colonizar un espacio descubierto, sino que cualquier especie podría ser viable. En la trayectoria 2: Las especies tardías no son afectadas por la presencia de especies tempranas y la sucesión resulta de la pérdida de la capacidad de reclutamiento de las especies tempranas y la tolerancia al cambio de condiciones de las especies tardías. En la trayectoria 3: las modificaciones del ambiente no son apropiadas para el reclutamiento

de las especies tardías, como los colonizadores iniciales persisten sin daño y continúan regenerándose vegetativamente, ellos excluyen a posteriores colonizadores.

.El mecanismo de facilitación corresponde al modelo de reemplazo florístico de Clements, en el cual las especies tempranas van modificando su ambiente y facilitan el establecimiento de las especies tardías; este modelo incorpora aspectos de la historia de vida de las plantas (tiempo de arribo y longevidad), interacciones de facilitación y desplazamientos competitivos. En el modelo de inhibición las especies tempranas son reguladoras de la sucesión, otras especies no pueden crecer en la presencia de estas , este modelo incorpora aspectos de la historia de vida (tiempo de arribo y longevidad) e inhibición competitiva. En el modelo de tolerancia los cambios florísticos pueden ser una función de los rasgos diferenciales de las historias de vida (tiempo de arribo y tasa de crecimiento) y de la capacidad diferencial de las especies sucesionales tardías a tolerar las condiciones iniciales del ambiente (Pickett et al. 1987; Walker & Chapin, 1987).

Los modelos de Connell & Slatyer (1977), además de basarse en propiedades de la comunidad enfatizan en la importancia de las características de las historias de vida de las especies en la determinación de los patrones de sucesión . Este interés por las propiedades individuales de las especies ha tomado recientemente nuevos impulsos y ha sido enfatizada en los trabajos de Drury & Nisbet (1973), Grime (1979), Peet & Christensen (1980), Glenn-Lewin et al. (1992). La conclusión general de este enfoque, enmarcado en la hipótesis de Gleason, es que muchos aspectos del fenómeno sucesional pueden ser entendidos como consecuencia de la capacidad diferencial de colonización, crecimiento y supervivencia de las especies.

---

### 3. AREA DE ESTUDIO

El área de estudio se localiza en la región de Monserrate a los 4045' latitud N y 740' longitud W, en los cerros orientales de Santa Fe de Bogotá y a una altura de 3.200 m. (figura 3). Esta región presenta una topografía accidentada y pedregosa debido a los afloramientos de areniscas del Grupo Guadalupe, lo cual ha determinado que en zonas no muy extensas se presenten mosaicos de vegetación con: bosques altoandinos, comunidades de turbera de diferentes estados sucesionales, comunidades típicas de páramo (frailejonal-pajonal) y subpáramo (matorrales), comunidades litofíticas y fisurícolas en los afloramientos rocosos y comunidades de origen antrópico.

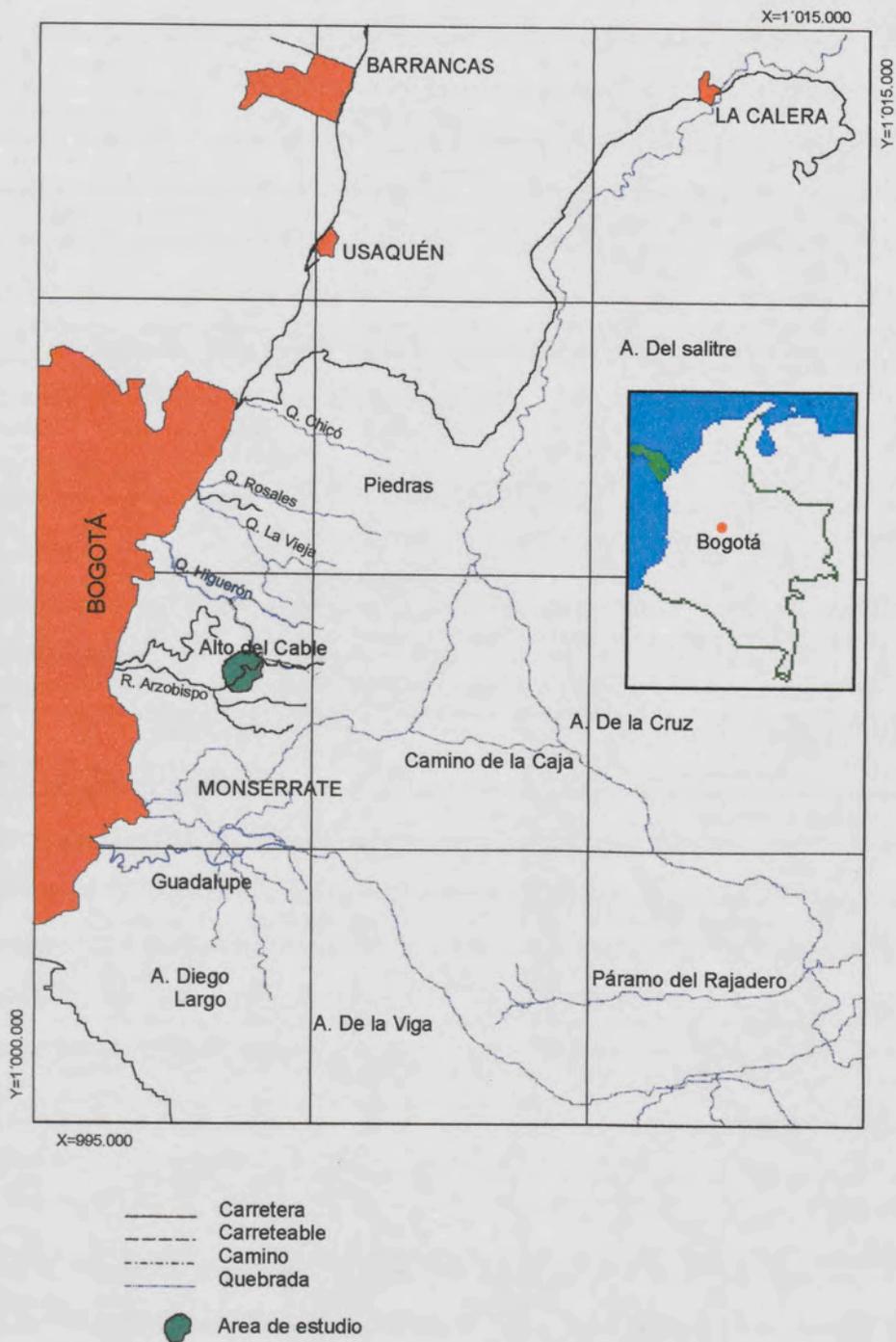
El área de estudio tiene una precipitación de 1200 mm (promedio de 30 años) y una temperatura media de 8.40C (Vargas-Ríos & Zuluaga, 1980, 1985). en comparación con otros páramos es un páramo atmosféricamente seco (Cleef, 1981). Específicamente la localidad de estudio está localizada detrás del cerro "El Cable". Esta área hace parte de una Reserva Forestal Protectora, propiedad de la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá.

Los suelos de la región se han desarrollado de cenizas volcánicas andesíticas , depositados sobre los sustratos de la formación geológica Guadalupe Superior (Echeverry, 1982) . Estos sustratos geológicos están integrados por cuatro formaciones de base a techo: arenisca dura, plaeners, arenisca de labor y arenisca tierna. Consta de areniscas intercaladas ritmicamente con limolitas, arcillolitas, lodolitas y a veces liditas (Perez & Salazar, 1978). Según Cortes et al (1982) cuando el material parental está constituido por cenizas volcánicas en climas fríos, los suelos se clasifican principalmente como Dystrandeps y Placandeps, siendo para los páramos suelos poco evolucionados, ricos en materia orgánica, generalmente desaturados y varían de superficiales a muy profundos con alta susceptibilidad a deterioro.

La caracterización ecológica del páramo de Monserrate la inició Sturm (1978), posteriormente se hicieron estudios detallados sobre la vegetación (Vargas-Rios & Zuluaga, 1980, 1985, 1986; Vargas-Rios, 1986). La dinámica de la entomofauna fue estudiada por Bernal & Figueroa

(1980) y estudios sobre la estructura y función del bosque altoandino (Vargas-Rios, 1986; Jaimes & Rivera, 1991).

Entre 1985 y 1992, en el Departamento de Biología de la Universidad Nacional, se desarrolló el programa: "Estudios ecológicos comparativos en el páramo y bosque altoandino" (Mora-Osejo & Sturm, 1994). Este programa tomó como área piloto la Región de Monserrate y aportó gran cantidad de conocimientos sobre clima, suelos, fauna, ecofisiología, vegetal, morfología y sistemas radicales, dinámica de nutrientes, asociaciones microbianas (micorrizas), dinámica de la caída de hojarasca, fenología, productividad, ecología de epífitas, ecología de pequeños mamíferos, dinámica de la edafofauna y ecología de aves (Mora-Osejo & Sturm, 1994).



**Figura 3.** Localización del Area de Estudio.

## 4. METODOS

El trabajo de campo comenzó desde enero de 1986 hasta abril de 1987. Se eligieron 3 sitios de muestreo localizados en 2 tipos de vegetación: frailejonal-pajonal y matorral, esta vegetación fue evaluada por Vargas y Zuluaga (1980), dentro de la asociación de *Arcytophyllum nitidum* con las asociaciones de *Calamagrostis effusa* y *Espeletia grandiflora* y comunidad de *Aragoa abietina* y *Arcytophyllum nitidum*. La alianza de *Arcytophyllum nitidum* comprende dos tipos fisonómicos de vegetación frailejonal-pajonal y matorral, que presentan variaciones de cobertura según sus formas de crecimiento dominantes macollas y arbustos. El estrato más característico es el estrato herbáceo con una homogeneidad florística de cerca del 50%, el estrato rasante del 30% y el estrato arbustivo del 10%.

Los tres sectores de trabajo no habían sido quemados desde hace mucho tiempo, posiblemente más de 20 años. Un sector del páramo de Monserrate fue quemado en 1978 y el sector del cerro el cable fue quemado el 18 de diciembre de 1985 y volvió a ser quemado el 2 de Noviembre de 1997. Este trabajo se inició inmediatamente después de la quema de 1985.

---

### 4.1. ATRIBUTOS VITALES

En el análisis de los atributos vitales de historias de vida se utilizó el método propuesto por Noble & Slatyer(1980), agregando las formas de crecimiento como un atributo vital importante para la comprensión de las estrategias de regeneración de las plantas del páramo. Este modelo ha sido aplicado en diferentes comunidades: Noble y Slatyer (1977, 1978), Cattelino *et al* (1979), Hobbs *et al* (1984), Humphrey (1984).

#### 1. Caracterización de estados de Vida.

Noble y Slatyer (1980), Noble (1981) reconocen 4 estados de vida principales, cada uno de los cuales se estudia en las poblaciones de las especies en el sitio, y no en individuos

---

particulares. Estos 4 estados son la base para la conformación de los atributos vitales de las especies:

- a. En el *estado juvenil*, para las especies en un sitio, la mayoría de los individuos de la población están inmaduros. Los individuos juveniles pueden responder al disturbio por métodos vegetativos de persistencia.
- b. En el *estado de madurez* muchos, o todos, de los individuos en la población están reproductivamente maduros y son capaces de producir propágulos. Tienen la capacidad de persistir por medios vegetativos (los juveniles pueden estar aun presentes)
- c. Las especies no están presentes como juveniles o adultos sino solamente como propágulos almacenados; están disponibles y se originan de la población original, almacenados en el sitio o de dispersión de las poblaciones de los alrededores; entonces se dice que la población está en *estado de propágulo*. (semillas, bulbos, raíces...etc). En este estado no hay una gran persistencia de juveniles o adultos en el sitio.
- d. Si se pierden las poblaciones originales de adultos tanto por senescencia o por disturbios, se alcanza un estado en el que no hay propágulos disponibles en el sitio. Las especies están totalmente perdidas del sitio y se dice que están *localmente extintas*.

2. *Formas de crecimiento*: macollas (tipo graminoide), caulirrósulas, rosetas acaules, cojines, radicales y/o estoloníferas, decumbentes, trepadoras, radicales, semileñosas, arbustos y hierbas (Figura 4).(véase Rivera y Vargas, 1992; Mena & Balslev, 1986). Los arbustos se subdividieron en 3 categorías así: arbustos altos (de 0 a 50 cm)), arbustos medianos(entre 50 y 150 cm) y arbustos bajos o subarbustos(entre 150 y 250 cm). En el trabajo de Noble & Slatyer (1980) no se tiene en cuenta las formas de crecimiento como un atributo vital; en el presente trabajo se considera que este aspecto es muy importante en el páramo dada la alta diversidad de formas de crecimiento presentes.

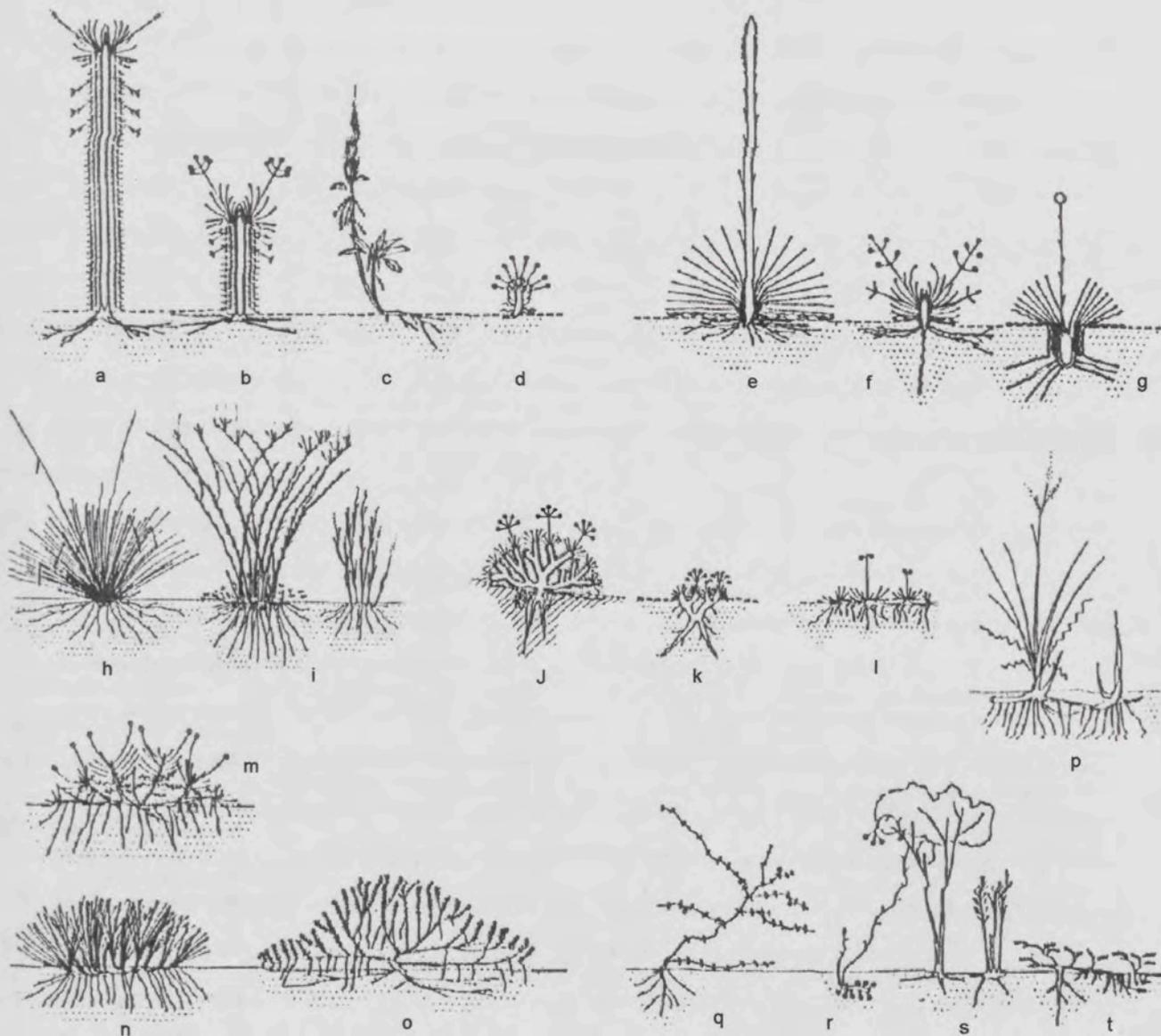


Figura 4. Esquema de las principales formas de crecimiento de las plantas de los páramos:

(a - d): Rosetas caulescentes.

(e - g, j - l): Rosetas acaulescentes.

(h): Macollas.

(i): Bambusoides

(m - o): Cojines

(p): Radicantes o Estoloníferas.

(q - r): Trepadoras

(s - t): Arbustos

Fuente: Rivera & Vargas, 1992. (Dibujo de David Rivera)

### 3. *Primer grupo de atributos vitales*

Método de arribo o persistencia de las especies en el sitio durante y después del disturbio. En este atributo vital se distinguen primero las formas asexuales y sexuales de persistencia:

- a. persistencia por semillas ampliamente dispersadas (lluvia de semillas de los alrededores).
- b. persistencia por un banco de semillas.
- c. Persistencia por retoños vegetativos.

Al considerar los 4 estados de vida y las formas de reproducción sexual y asexual. Noble & Slatyer (1980) proponen 20 patrones teóricamente posibles, los cuales se dividen en dos grandes grupos: mecanismos basados en propágulos y mecanismos basados en reproducción vegetativa.

Los mecanismos basados en propágulos se caracterizan por la disponibilidad de estos por largo tiempo, después de la pérdida de los individuos maduros del sitio. Estos patrones requieren de una reserva de propágulos más allá de los límites del área disturbada e incluye mecanismos de dispersión que los capaciten para alcanzar el sitio.

**Patrón D:** Disponibilidad inmediata de propágulos (véase Noble & Slatyer, 1980). Este patrón se aplica principalmente a la dispersión de propágulos ( algunos propágulos vegetativos son capaces de dispersión a grandes distancias, principalmente por agua o animales). Es un patrón muy común en la naturaleza, se encuentra en especies con propágulos los cuales se dispersan sobre un área extensa. El mecanismo está disponible en cualquier estado del ciclo de vida de las especies. Existen otros patrones llamados de disponibilidad no inmediata de propágulos, esto significa que si en un sitio ocurre un disturbio mientras las especies están en un estado cuando el mecanismo no está disponible , entoces cualquier propágulo dispersado, tanto inmediatamente después del disturbio, o posteriormente, no será capaz de establecerse.

**Patrón S:** Especies con un banco de propágulos almacenados en el suelo y que pueden sobrevivir al disturbio. En otras palabras, especies con persistencia por semillas de larga viabilidad que están almacenadas en el suelo.

**Patrón G:** Es un caso especial de S, en el cual la totalidad de las semillas almacenadas germina o perece en el disturbio.

Patrón C. Especies con propágulos de corta vida almacenados en la planta (por ejemplo en ecosistemas pirófilos existen semillas dormantes en el dosel que son liberadas después de un fuego).

Mecanismos basados en reproducción vegetativa: (retoños de raíces, retoños de nudos, retoños del lignotuber. Los individuos con este mecanismo sobreviven al disturbio, pero pierden todo su tejido maduro reproductivo y vegetativo, y tienen que crecer por un tiempo hasta llegar a la madurez.

Patrón V: Especies que retoñan, pero tienen que pasar por un estado juvenil antes de llegar a estar otra vez maduras; por ejemplo, especies que forman una corona de retoños (lignotuber).

Patrón U: Especies que no son afectadas por el disturbio.

Patrón W: Estas especies son un caso especial de U, en las cuales individuos en el estado adulto son no afectadas, pero si están en estado juvenil mueren.

En la descripción total del modelo propuesto por Noble y Slatyer (1980) ellos examinaron patrones de disponibilidad de mecanismos de persistencia en relación a los cuatro estados de vida y concluyeron que solamente 10 atributos vitales en relación al método de persistencia son biológicamente posibles (Noble, 1981):

Las combinaciones de estos mecanismos forma un patrón de disponibilidad, de los cuales solo 3 son factibles:

$\Delta$   $\Sigma$   $\Gamma$ : Corresponden a **D**, **S** y **G**, excepto cuando el estado adulto no es afectado por el disturbio.

Las especies  $\Delta$  combinan los atributos vitales **U** y **D**. ( $\Delta = U + D$ ).

#### 4. Segundo grupo de atributos vitales

Capacidad de establecerse y crecer hasta la madurez en la comunidad en desarrollo.

Especies que tienen propágulos disponibles en el sitio y pueden establecerse y crecer hasta la madurez. Durante el proceso sucesional se reconocen dos estados principales: primero el estado inmediatamente después del disturbio, por ejemplo fuego, en el cual hay poca

competencia por recursos y, segundo el estado cuando la competencia por recursos se incrementa de una forma importante.

**T:** Especies tolerantes a la competencia, capaces de establecerse en cualquier tiempo. Estas especies pueden establecerse y crecer hasta la madurez inmediatamente después del disturbio y continúan estableciéndose y creciendo en condiciones de mayor competencia. El resultado es una mezcla de estructuras de edades, aunque el reclutamiento puede ser mucho mayor después del disturbio.

**I:** Especies intolerantes a la competencia, capaces de establecerse sólo inmediatamente después del disturbio, no pueden continuar el reclutamiento porque la competencia por recursos se incrementa. Muchas especies, incluyendo las llamadas pioneras, muestran este patrón.

**R:** Especies incapaces de establecerse inmediatamente después del disturbio, pero pueden hacerlo un tiempo después porque requieren de condiciones especiales para el establecimiento. Estas condiciones pueden estar asociadas con comunidades más desarrolladas, al lavado de sustancias inhibitorias o a una demora en la dispersión (Noble & Slatyer, 1980).

En el modelo de Noble y Slatyer (1980), con la combinación de los dos primeros atributos vitales son posible 30 diferentes grupos de especies, de los cuales 14 son factibles.

##### *5. Tercer grupo de atributos vitales.*

Tiempo tomado por las especies para alcanzar estados críticos de vida. El tercer grupo de atributos vitales se refiere a la regulación en el tiempo de los estados de vida de las especies, o a la periodicidad de eventos importantes en la historia de vida de las especies. Dado que la regulación del tiempo entre eventos importantes en la historia de vida de un individuo ayuda a determinar el papel exacto de las especies que jugarán un papel en la secuencia de reemplazamiento.

**m:** tiempo que demoran o gastan las especies para alcanzar la madurez reproductiva después del disturbio.

**l:** lapso de vida (longevidad) de las especies en comunidades no disturbadas, Para especies con atributos **T** ó **R** el lapso de vida es infinito, dado que autoregeneran sus poblaciones y las

especie I, que usualmente sólo forman una única clase de edades, el lapso de vida es aproximadamente la longevidad de los individuos que comprenden la población (Noble, 1981).

e: tiempo tomado por todos los propágulos en estar localmente extintos en la comunidad (longevidad de los propágulos), y por las especies para estar localmente extintas; la extinción local no puede ocurrir en especies con lapsos de vida indefinidos o en especies con semillas ampliamente dispersadas, pero para otras especies el tiempo depende del tipo de propágulos.

(m): Tiempo en alcanzar la madurez reproductiva cuando hay especies que invaden un sitio previamente no ocupado por estas especies.

Estos parámetros están relacionados con las poblaciones de las especies y no con los individuos.

Los cinco aspectos anteriores cubren características de las historias de vida como altura, ciclo de vida, fenofases reproductivas, estrategias regenerativas (sensu Grime, 1979). Cattellino *et al* (1979) reportan un cuarto atributo vital si hay necesidad de indicaciones de la importancia relativa de las especies: el tamaño, tasa de crecimiento y mortalidad de las especies.

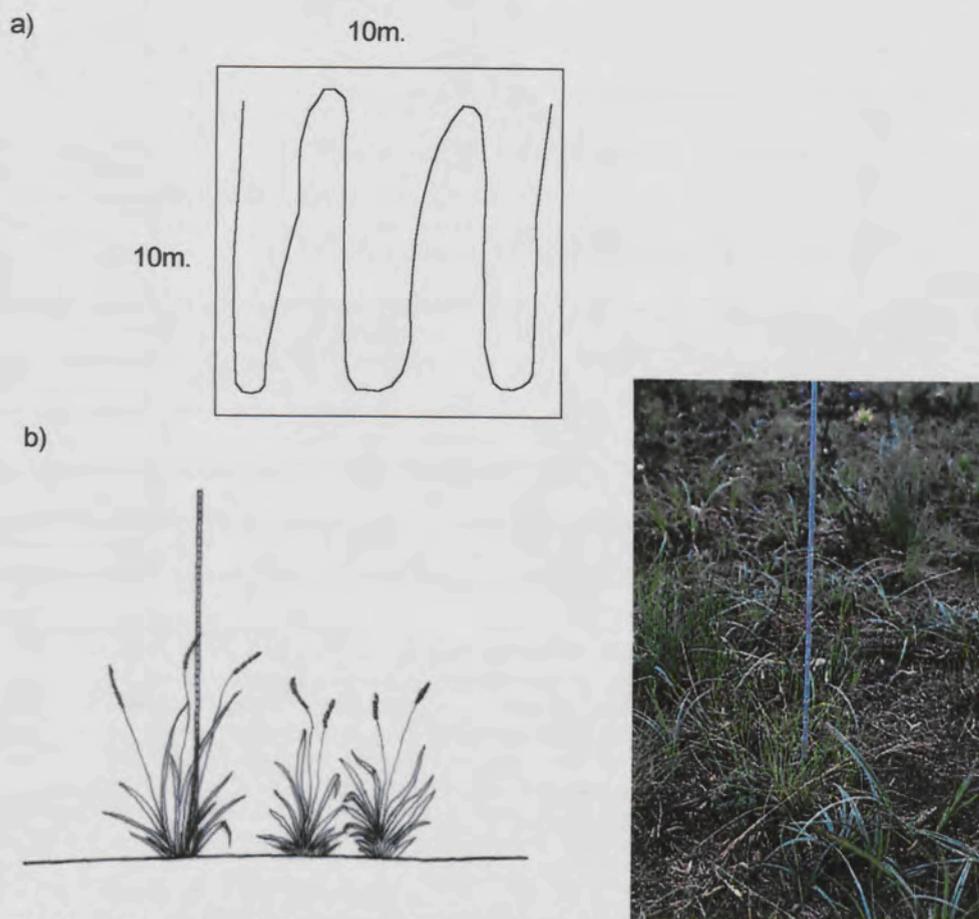
#### 4.2. BIOVOLUMEN DE REGENERACIÓN

Para la estimación del biovolumen de regeneración (biomasa regenerante) se utilizó el método del punto-centrado, también conocido como cobertura repetida (Matteucchi & Colma, 1982). El cual consiste en el conteo del número de contactos de biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa en una varilla de 0.5 cm de diámetro subdividida cada 5 cm. Para la utilización de este método se hacen cuadrantes de 10 x10 y dentro del cuadrante se toman 50 puntos al azar estratificado (Fig. 5a y b) . La varilla se coloca verticalmente y se cuenta el número de contactos de la biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa en el segmento en el cual se hace el contacto. Con estos datos se elaboran posteriormente diagramas del desarrollo vertical de la vegetación . Este método se aplicó a vegetación de tipo graminoide, en la cual predominan las macollas de gramíneas y ciperáceas.

El desarrollo de la biomasa graminoide después de la quema se evaluó en 3 sectores.

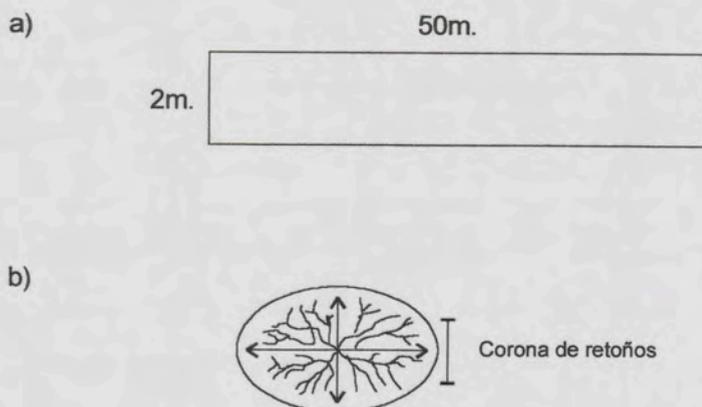
#### 4.3. REGENERACION DE ARBUSTOS.

Para estimar la regeneración de arbustos se trazaron 2 transectos de 50x2 m. (Sector I y II) en los cuales se midió la altura, diámetro mayor y menor de la corona de retoños para las diferentes especies que tienen este tipo de regeneración. Con estos datos se calculó la cobertura de cada arbusto ( $\pi r^2$ ) y el volumen regenerado ( $\pi r^2 \times h$ ). Se calcularon la altura promedio, desviación estándar, cobertura promedio, volumen promedio, volumen total ocupado por la especie.



**Figura 5.** ( a ): Barrido de área en un cuadrante de 10 x 10 para el método de punto centrado cobertura repetida. ( b ): Ilustración del método de punto centrado o cobertura repetida. Explicación en el texto.

Se utilizaron 2 cuadros fijos de 50x50 cm, en cada uno de los 3 sitios de muestreo para seguir el desarrollo de la cobertura. Se tomaron fotografías de los cuadrantes para ver el comportamiento de las especies.



**Figura 6** (a). Área de muestreo para la regeneración de arbustos. (b): Diámetro mayor y diámetro menor de la corona de retoños.

Se hicieron 30 cuadrantes al azar de 50x50 cm, en los 3 sitios de muestreo para evaluar tipos de regeneración: forma de crecimiento, retoños, plántulas, dispersión de semillas, fenología...etc. Es decir, en cada cuadrante se observó el estado de vida, la forma de crecimiento y los atributos vitales en respuesta al disturbio.

Para el estudio de la dispersión de semillas por aves se colectaron las fecas y se determinaron las especies presentes, para tener una idea cualitativa de las especies localmente dispersadas por aves.

## 5. RESULTADOS

### 5.1. PATRONES Y MECANISMOS DE SUCESIÓN-REGENERACIÓN.

5.1.1. Primer grupo de atributos vitales: Especies que tienen mecanismos similares para el primer grupo de atributos vitales: Método de arribo o persistencia en el sitio, y su relación con las formas de crecimiento.

Las especies herbáceas perennes que adquieren dominancia durante el primer año después de la quema se consideran no afectadas por el fuego (Humprey, 1984), porque sus raíces sobreviven sin ningún problema y gran cantidad de su fitomasa epígea se produce en el primer año después de la quema; es decir, que éstas especies son capaces de recuperar su fisonomía normal en este tiempo y además tienen la capacidad de florecer y dispersar semillas. Estas especies tienen el mecanismo **U** (no afectadas por el fuego) y dado que muchas de ellas cuentan con mecanismos de dispersión de semillas se les asigna el mecanismo **D** (dispersión de propágulos). A las especies que tienen los mecanismos **U + D** se les asigna el atributo vital  $\Delta$ , el cual es una combinación de atributos (Noble & Slatyer, 1980).

Las principales especies con el atributo vital  $\Delta$  son:

#### $\Delta$ GRAMINOIDES TIPO MACOLLA.

*Rhynchospora macrochaeta*

*Calamagrostis bogotensis*

*Calamagrostis effusa*

*Cortaderia nítida*

*Agrostis tolucensis*

*Paspalum trianae*

*Danthonia secundiflora.*

*Paspalum bomplandianum*

*Festuca dolichophyla*

*Chusquea weberbaueri*

*Calamagrostis planifolia*

*Xyris acutifolia*



**Figura 7.** Regeneración de gramíneas precoces 207 días después de la quema, en floración y dispersión de las semillas *Festuca dolichophyla* y *Dantonia secundiflora*

En este grupo se encuentran las especies cuya forma de crecimiento es de hábito graminoide (Gramineae, Cyperaceae y Xyridaceae). las cuales tienen un mismo mecanismo de respuesta después de la quema. *Rhynchospora macrochaeta* (Cyperaceae) es la primera especie que produce retoños vegetativos, aunque en comparación con las gramíneas demora 3-4 meses más su floración. Esta especie tiene ventajas iniciales por el rápido desarrollo y colonización de sus rizomas al eliminar el fuego la competencia de gramíneas; además, posee un banco de semillas (Jaimes & Rivera, 1991; Jaimes 2000). Se encontraron plántulas a los 7-8 meses después del disturbio. La otra especie que produce retoños vegetativos casi simultáneamente que *R. macrochaeta*, es *Calamagrostis effusa*, esta gramínea es tal vez la más importante en la estructura horizontal y vertical del estrato herbáceo del páramo. *C. effusa*, logra una abundantísima floración un año después de la quema (véase biovolumen de regeneración). Otras gramíneas son más precoces en su floración y desarrollo (Figura 7).

En este grupo todas las especies tienen polinización y dispersión de semillas por el viento (anemocoria), a excepción posiblemente de *Xyris acutifolia* que puede tener polinización por insectos.

Tanto para la estructura vertical y horizontal del estrato herbáceo la mayor cantidad de biomasa la producen las especies de este grupo. La biomasa asimilatoria tiene un fuerte impulso de desarrollo desde el inicio de la época de lluvias a los 4 meses después de la quema, la necromasa empieza su desarrollo significativo a partir de los 11 meses después de la quema y la biomasa reproductiva a los 6 meses, pero tiene su máximo desarrollo a los 12-13 meses (véase biovolumen de regeneración). Esta heterogeneidad temporal de la biomasa reproductiva se debe a la expresión diferencial de los mecanismos de reproducción en respuesta al disturbio y a las características de la historia de vida de las especies.

#### Δ CAULIRROSULAS

*Espeletia grandiflora*

*Paepalanthus columbiensis*

*Puya nitida*

*Blechnum loxense*

*E. grandiflora*, a pesar del impacto del fuego y mortalidad de algunos de sus individuos produce rápidamente hojas y florece a los 7-8 meses después de la quema (algunos individuos tienen botones florales a los 4 meses después de la quema). Esta especie tiene un banco de semillas (Ochoa, 1994). Se incluye dentro del grupo **U + D** por su capacidad de regeneración por semilla y su capacidad de respuesta después del fuego. Esta forma de vida, una roseta policárpica, tiene ventajas adaptativas por la protección del punto vegetativo y su gran producción anual de semillas; sin embargo, en áreas de páramo con un régimen de disturbios recurrentes y continuos producidos por fuego, pastoreo y erosión las poblaciones tienden a extinguirse al eliminarse las plántulas y juveniles. Especies como *Puya nitida* y *Blechnum loxense* tiene un comportamiento similar a *E. grandiflora* (Figura 8 y 9).



a)



b)

**Figura 8.** Regeneración caulirrósulas (a) *Puya nitida* (en primer plano) y *Espeletia grandiflora* (al fondo) (b) *Puya nitida*. Ambas fotografías se tomaron 51 días después de la quema.



**Figura 9.** Regeneración de Caulirrósculas de *Espeletia grandiflora* y *Blechnum loxense*. 68 días después de la quema.

#### Δ ROSETAS ACAULES

*Paepalanthus andicola*

*Eryngium humboltii*

*Valeriana vetasana*

*Castratella pilloselloides*

*Puya goudotiana*

*Hipochoeris sessiliflora*.

Este grupo de especies no son afectadas por el fuego, tienen bien protegido el punto vegetativo y en el caso de *Castratella pilloselloides* el fuego no ejerce casi ningún efecto sobre sus poblaciones. *Paepallanthus andicola* es una de las especies más importantes como formadora de bancos de semillas y produce abundantes plántulas a los 6-7 meses después de la quema. El género *Paepallanthus* es muy importante en los bancos de semillas de páramo (véase, Posada & Cárdenas, 1999) Todas las especies de este grupo producen retoños vegetativos y florecen en el período de un año después del disturbio, a excepción de *Puya goudotiana* que es una roseta monocárpica. En algunos casos estas especies debido a su localización y a su cercanía al suelo son prácticamente no tocadas por el fuego (Figura 10).



**Figura 10.** *Eryngium humboltii*. Foto tomada 51 días después de la quema, estos individuos sólo presentan las puntas de las hojas chamuscadas

### Δ COJINES

*Oreobulus obtusangulus*

Esta especie, no es afectada por el fuego, su densa forma de crecimiento casi rastrera la hace casi invulnerable al paso del fuego. Es una especie importante en sucesiones secundarias cuando el suelo ha sido muy alterado.(Obs. Pers.).

### Δ HIERBAS

*Geranium sibbaldioides*

*Geranium santanderiense*

*Castilleja fissifolia*

*Castilleja integrifolia*

*Eupatorium microphyla*

*Lysipomia* sp.

*Spiranthes vaginata* (= *Stenorrhynchos vaginatum*)

*Pinguicola elongata*



**Figura 11.** *Pinguicula elongata* 102 días después de la quema



**Figura 12.** *Castilleja fissifolia* en floración 117 días después de la quema.

Estas especies en su mayoría retoñan relativamente rápido y son de las primeras plantas que florecen. *Pinguicula elongata* a los 3 meses es la primera especie en florecer, aunque es muy escasa, su hábitat óptimo es en sitios pedregrosos abiertos (Figura 11). *Castilleja fissifolia* (Figura 12) y *Geranium sibbaldioides* florecen entre los 4-5 meses después de la quema. Este grupo de especies posee mucha variabilidad en sus sistemas de raíces, desde rizomas, pequeñas tuberosidades y raíces con gran cantidad de reservas de agua como *Spiranthes vaginata*, que tiene comportamiento de geófito.

#### Δ SEMILEÑOSAS (semiarbustivas)

*Ageratina theaeifolia*

*Ageratina vacciniaefolia*

*Verbesina elegans*

*Pentacalia vaccinioides*

Las especies de este grupo son de la familia Compositae, son de las primeras especies no gramínoideas en producir retoños. *Ageratina vacciniaefolia* (Figuras 13 - 14) florece a los 8-9 meses y las otras entre 8-10 meses después de la quema. Tienen mecanismos de dispersión de semillas por el viento. *Ageratina theifolia* es la primera especie (no gramínoide) en producir retoños de raíces.



**Figura 13.** Semileñosa *Ageratina vacciniaefolia* 228 días después de la quema.



**Figura 14.** Semileñosa *Verbesina elegance* 248 días después de la quema.

#### **ATRIBUTO VITAL V**

Las especies que llegarán a ser prominentes 2-3 años después son arbustos con capacidad de retoñar que poseen el mecanismo V (vegetativo) (Figuras 15 y 16); estas especies se

recuperan después del fuego pero requieren de más tiempo para regenerar su forma normal; tienen el mecanismo **D** (dispersión), las especies **V + D** tienen el atributo vital **V**. Este atributo vital es muy importante en páramos poco disturbados en los cuales se logra muy buena regeneración de arbustos. Para ecosistemas más disturbados Noble & Slatyer (1980) consideran la combinación de atributos vitales como  $V + D = D$ , dando importancia al mecanismo de dispersión como la estrategia más importante para permanecer en el sitio. En este trabajo se privilegia el mecanismo **V**, como la forma más importante de persistencia en páramos con disturbios por fuego poco frecuentes.

Los arbustos **V** tienen un sistema bien desarrollado de raíces. Con el tiempo son un importante componente de la vegetación, mucho más importantes que aquellas que sólo tienen el mecanismo **D**. Las especies de este grupo son:

#### **V(+D) ARBUSTOS BAJOS (subarbustos)**

*Arcytophyllum nitidum*

*Diplostephyum phyllicoides*

*Gaultheria anastomosans*

*Ugni myricoides*

*Pernettya prostrata*

*Vaccinium floribundum*

#### **V(+D) ARBUSTOS MEDIANOS**

*Miconia ligustrina*

*Miconia elaeoides*

*Befaria resinosa*

*Rhamnus goudotiana*

*Syphocampylus columnae*

*Hypericum goyanesii*

*Baccaris tricuneata*

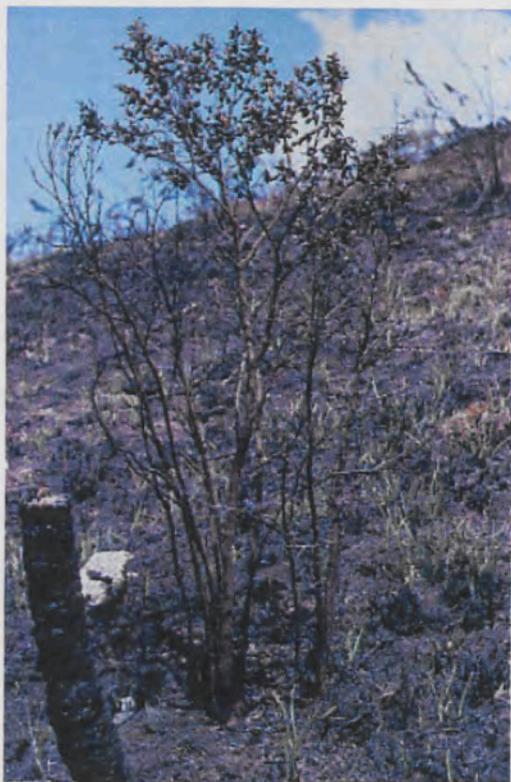
*Monnina salicifolia*

*Clethra fimbriata*

*Symplocus theiformis*

*Pentacalia abietinus*

*Aragoa abietina*



**Figura 15.** Arbusto alto. *Bucquetia glutinosa* totalmente quemada su biomasa epigea. Foto tomada 51 días después de la quema



**Figura 16.** Arbusto mediano *Aragoa abietina*. Retoños producidos 312 días después de la quema.

**V(+D) ARBUSTOS ALTOS***Gaiadendrum tagua**Bucquetia glutinosa**Diplostephyum revolutum**Hesperomeles goudotiana**Macleania rupestris**Ternstroemia meridionalis**Oreopanax mutisianus***V(+D) DECUMBENTES***Miconia parvifolia***V(+D) RADICANTES***Gaultheria hapalotrichia*

Las especies más representativas de este grupo son (Atributo vital V) los arbustos bajos *Arcytophyllum nitidum*, *Diplostephyum phyllicoides*, *Vaccinium floribundum*; que juegan un papel importante en la fisonomía típica del páramo. Estos arbustos son de gran potencia regenerativa (véase regeneración de arbustos), pero duran varios años en recuperar su altura normal. En este grupo empieza a hacerse importante la dispersión de semillas por aves, y algunas de sus especies forman bancos de semillas.

La posesión de un banco de semillas S, junto con el mecanismo D(+S), en el modelo de atributos vitales es  $D + S = D$ .

**D TREPADORAS - PERENNES (con el mecanismo D = dispersión)***Muehlenbeckia tamnifolia**Relbunium hipocarpicum**Bomarea* sp.

Estas especies tienen la forma de crecimiento de trepadoras. En todos los casos sus semillas son dispersadas por aves. De *Muehlenbeckia tamnifolia* se encuentran plántulas a los 3-4 meses después de la quema.



**Figura 17.** Pioneras, en primer plano *Gnaphalium purpureum*. Al fondo *Phytolacea bogotensi*



**Figura 18.** Pionera. *Hypochoeris radicata*, en floración.

## **D RADICANTES - PERENNES**

*Nertera granatensis*

Esta especie es de hábito rasante y sus semillas son dispersadas por aves.

## **D PIONERAS - ANUALES O BIANUALES**

*Gnaphalium purpureum*

*Phytolacca bogotensis*

*Hypochaeris radicata*

*Lupinus* sp.

*Senecio madagascarensis*

*Sonchus oleraceus*

*Achyrocline lehmanii*

Estas especies son invasoras y se consideran como pioneras que son eliminadas posteriormente por competencia. *Phytolacca bogotensis* (Figura 17) es una de las primeras especies en aparecer, sus semillas son dispersadas por aves y además cuenta con un banco de semillas (Jaimes & Rivera, 1991). Las especies de *Gnaphalium* (Figura 17) juegan un papel importante en la colonización de las áreas alteradas en páramos en donde la remoción del suelo facilita la implantación de semillas, las cuales son dispersadas por el viento. La importancia de estas especies es local, difieren grandemente de las especies **D** trepadoras y radicantes en el tiempo para alcanzar la madurez. *Hypochaeris radicata* es una de las especies más importantes de este grupo por su dispersión anemócora y rápido crecimiento (Figura 18).

En la Tabla 1 se presenta la combinación del primer atributo vital (Método de arribo o persistencia en el sitio) con las formas de crecimiento. La combinación de estos dos rasgos de historias de vida es la base inicial para la conformación de los patrones sucesionales.

**Tabla 1.** Primer grupo de atributos vitales en relación con las formas de crecimiento de las especies de páramo.

U + D(+S) → Δ	GRAMINOIDES CAULIRROSULAS ACAULIRROSULAS COJINES HIERBAS SEMILEÑOSAS
V + D(+S) → V	ARBUSTOS BAJOS ARBUSTOS MEDIANOS ARBUSTOS ALTOS DECUMBENTES RADICANTES
D(+S) → D	TREPADORAS RADICANTES HIERBAS PIONERAS

U= no afectadas. D= dispersión de propágulos.

S= con banco de semillas. V= regeneración vegetativa

5.1.2. Segundo grupo de atributos vitales: Capacidad de las especies de establecerse y crecer en una comunidad en desarrollo.

Para este segundo grupo de atributos vitales: capacidad de establecerse y crecer en una comunidad en desarrollo, se consideran los siguientes tipos de especies, **T**: tolerantes a la competencia, **I**: intolerantes a la competencia, **R**: especies que requieren condiciones especiales, dadas por la madurez de la comunidad en desarrollo, para poderse establecer.

Para el grupo Δ (no afectadas por el fuego + dispersión) la mayoría de especies son tolerantes (Δ**T**) a la competencia, estas especies son la base de la estructura de la comunidad y conforman la fisonomía típica del páramo. La gramínea más importante en cuanto a competencia por su forma de crecimiento es *Calamagrostis effusa*.

En el grupo Δ, posiblemente la única especie Δ**I** es *Pinguicola elongata* dado que esta especie, en áreas no quemadas, casi siempre se encuentra en sitios abiertos y solo se desarrolla en áreas sin competencia.

La mayoría de las especies **V(+D)** se clasifican como **V(+D)T**, por el vigor de su corona de retoños y posteriormente su crecimiento por encima del estrato herbáceo eliminando la competencia.

Las especies **D** trepadoras son tolerantes (**DT**), estas especies eliminan la competencia por tener hábito trepador y crecer al lado de arbustos y rocas (y no en la matriz de macollas) y tener una dispersión temprana por aves. Las especies **D** pioneras de crecimiento rápido (anuales) son **I**. Estas especies son eliminadas con el desarrollo de la vegetación (**DI**).

Algunas especies **D** pueden ser también **R**, como *Relbunium hipocarpicum*, *Nertera granadensis* y *Bomarea sp.*, pues requieren de condiciones especiales para su implantación y desarrollo. Este es un ejemplo de como los atributos vitales pueden cambiar bajo la influencia de factores exógenos o endógenos.

En resumen para el segundo grupo de atributos vitales tenemos los grupos de especies:

1. **ΔT** (no afectadas + dispersión + tolerantes)
2. **ΔI** (no afectadas + dispersión + intolerantes)
3. **V(+D)T** (vegetativas + dispersión + tolerantes)
4. **DT** (dispersión + tolerantes)
5. **DI** (dispersión + intolerantes)
6. **DR** (dispersión + condiciones especiales)

**Tabla 2.** Combinaciones de los dos primeros grupos de atributos vitales para las especies de páramo sometidas a disturbios recurrentes por fuego.

ESPECIES → ↓		Δ	V	D
TOLERANTES T		ΔT	VT	DT
INTOLERANTES I		ΔI		DI
CONDICIONES R				DR

Δ= no afectada + dispersión de propágulos + banco de semillas

V= regeneración vegetativa. D= dispersión de propágulos.

T= tolerante. I= intolerante. R= condiciones especiales.

Estas combinaciones dan 6 grupos de especies cuyas características se resumen en las tablas 2 y 3:

**Tabla 3.** Resumen de las características de los atributos vitales para los 6 grupos de especies

ESPECIES ΔT	NO AFECTADAS U	DISPERSION D	TOLERANTES T
ESPECIES ΔI	NO AFECTADAS U	DISPERSION D	INTOLERANTES I
ESPECIES V(+D)T	VEGETATIVAS V	DISPERSION D	TOLERANTES T
ESPECIES DT		DISPERSION D	TOLERANTES T
ESPECIES DI		DISPERSION D	INTOLERANTES I
ESPECIES DR		DISPERSION D	CONDICIONES ESP. R

En la tabla 4 se resumen los 6 tipos de especies, con sus atributos vitales y los grupos de especies más importantes en la secuencia de regeneración:

**Tabla 4.** Tipos de grupos funcionales de especies en relación con sus atributos vitales y la forma de crecimiento

ATRIBUTO VITAL	FORMA DE CRECIMIENTO	GRUPOS (ESPECIES TIPO)	NUMERO DE ESPECIES
$\Delta T$	GRAMINOIDES	<i>Rhynchospora macrochaeta</i> <i>Calamagrostis efusa</i>	12
$\Delta T$	CAULIRROSULAS	<i>Epeletia grandiflora</i>	4
$\Delta T$	ACAULIRROSULAS	<i>Paepallanthus alpinus</i>	6
$\Delta T$	HIERBAS	<i>Geranium spp</i>	8
$\Delta T$	SEMILEÑOSAS	<i>Ageratina spp.</i>	4
V(+D)T	ARBUSTOS BAJOS	<i>Arcytophyllum nitidum</i>	6
V(+D)T	ARBUST. MEDIANOS	<i>Miconia ligustrina</i>	12
V(+D)T	ARBUSTOS ALTOS	<i>Diplosthephyum revolutum</i>	7
DT	TREPADORAS	<i>Muelenbechia tamnifolia</i>	3
DR	TREPADORAS	<i>Relbunium hipocarpicum</i>	3
DI	PIONERAS	<i>Phytolacca bogotensis</i>	7

La única especie  $\Delta I$  es *Pinguicola elongata*, por ser única especie no forma un grupo funcional importante en la secuencia sucesional. Las especies decumbentes y radicantes tampoco son importantes en los patrones por su escasa cobertura.

5.1.3. Tercer grupo de atributos vitales: Tiempo requerido por las especies para alcanzar estados de vida críticos.

Como los patrones de desarrollo de la vegetación después de quemas son resultado de las diferencias en el tiempo requerido por las especies de estos 6 grupos para alcanzar los estados de vida críticos; el tercer grupo de atributos vitales tiene las siguientes características para las especies:  $m$  = el tiempo que gastan las especies para alcanzar la madurez reproductiva después de la quema,  $l$  = el lapso de vida de las especies en comunidades no

alteradas,  $e$  = el tiempo tomado por todos los propágulos en estar perdidos y por las especies para estar localmente extintas (Fig. 19 ). La extinción local no puede ocurrir en especies con lapsos de vida indefinidos, o en especies con semillas ampliamente dispersadas, para otras especies el tiempo depende del tipo de propágulos (Noble & Slatyer, 1980).

Las especies  $\Delta T$  , gramínoideas tipo macolla, caulirrósulas, rosetas acaules, cojines, hierbas y semileñosas alcanzan su madurez reproductiva entre los tres meses y un año después de la quema. La  $m$  entre paréntesis en la Fig. 19 indica el tiempo requerido por las especies para alcanzar la madurez si la especie no estaba en el sitio antes de la quema y debe arribar por dispersión o expresarse del banco de semillas. Este grupo de especies son perennes y por consiguiente el lapso de vida es largo y están distribuídas ampliamente en todas las áreas de páramo, estas especies tienen mecanismos de dispersión  $D$ , por consiguiente pueden establecerse de otras áreas después del disturbio y nunca se perderán del sitio durante la secuencia sucesional. Estas especies hacen parte de la estructura básica de la vegetación. Las especies  $\Delta I$ , aunque escasas en el sitio, se pueden perder por disturbios recurrentes en grandes áreas, pero si quedan parches de vegetación pueden arribar por dispersión.

De las especies  $\Delta T$  más importantes que conforman la fisonomía típica del páramo *Calamagrostis effusa* y *Espeletia grandiflora*, la primera tiene los dos tipos de reproducción: sexual y asexual, y la segunda sólo reproducción sexual pero con la capacidad de producir gran cantidad de semillas y la conformación de un banco de semillas en el suelo.(Ochoa, 1994).

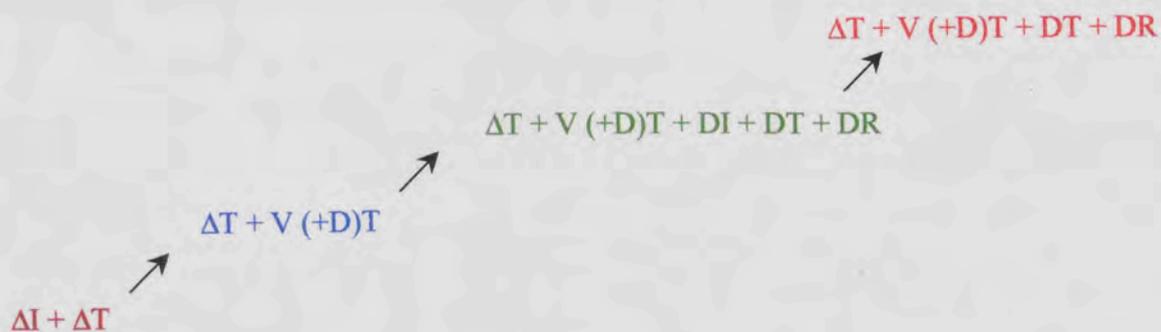


Las especies **DT**, al ser dispersadas por aves se instalan en el sitio y adquieren su madurez reproductiva después de un año de su establecimiento. Algunas de estas especies pueden ser **R**. Las especies **DI** tienen hábito rastrero, como en el caso de *Nertera granatensis* en su fase inicial de implantación pero después cambia a **DR**. Las especies **DT**, **DI**, **DR** tienen características especiales en su historia de vida que las hacen variar sus estrategias adaptativas.

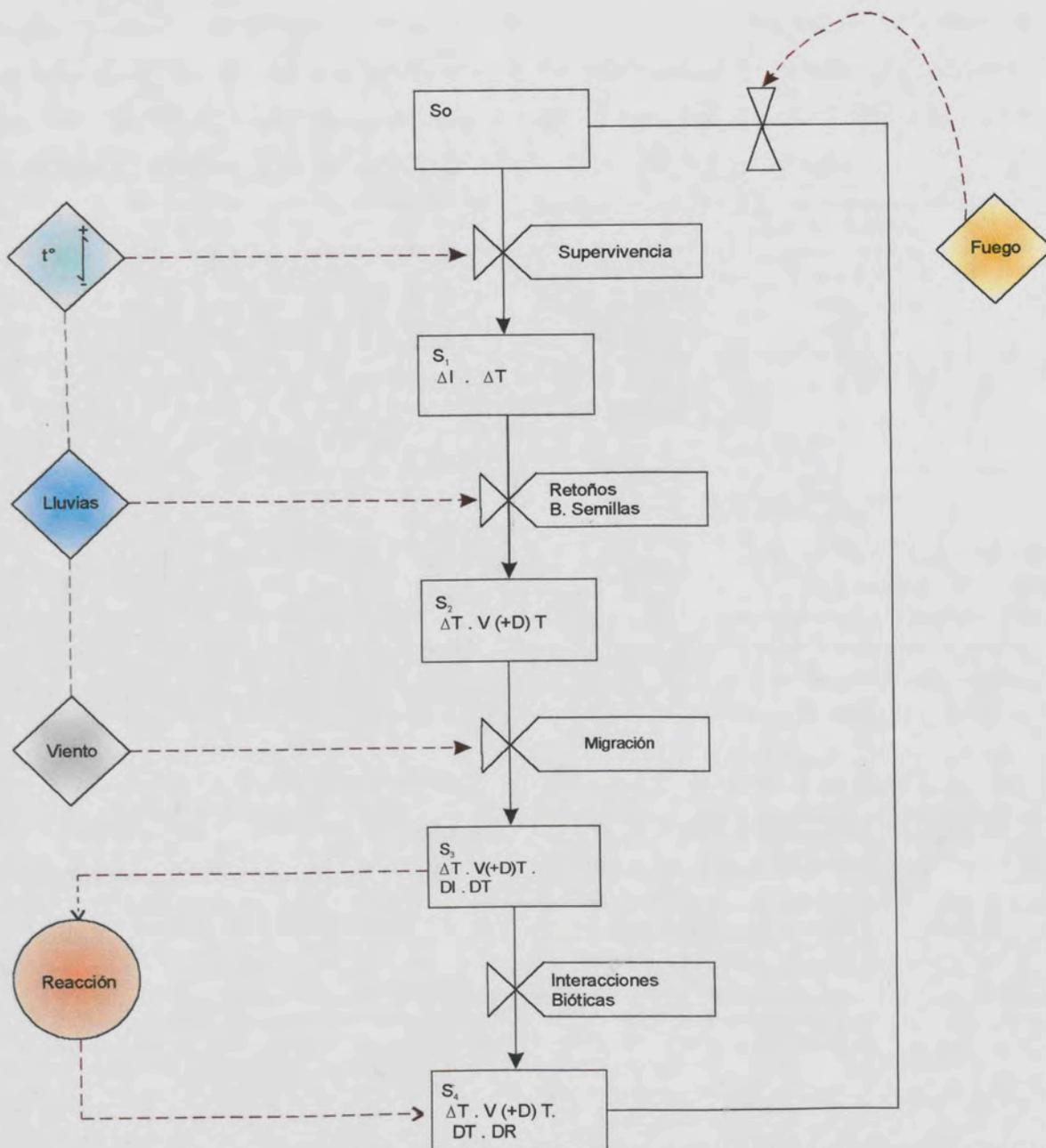
#### 5.1.4. Los patrones y el modelo sucesional.

1. Las especies  $\Delta T + \Delta I$  forman el primer estado de la vegetación.
2. El segundo estado de la vegetación lo conforman los arbustos  $V(+D)T$ , algunos de los cuales llegan a ser codominantes.
3. Posteriormente las especies **DT**, **DI**, **DR** llegan a establecerse con diferentes tasa de crecimiento y en diferentes tiempos.
4. Declinan las especies **DI** y **DR**.

Estos patrones los podemos presentar más apropiadamente de la siguiente forma:



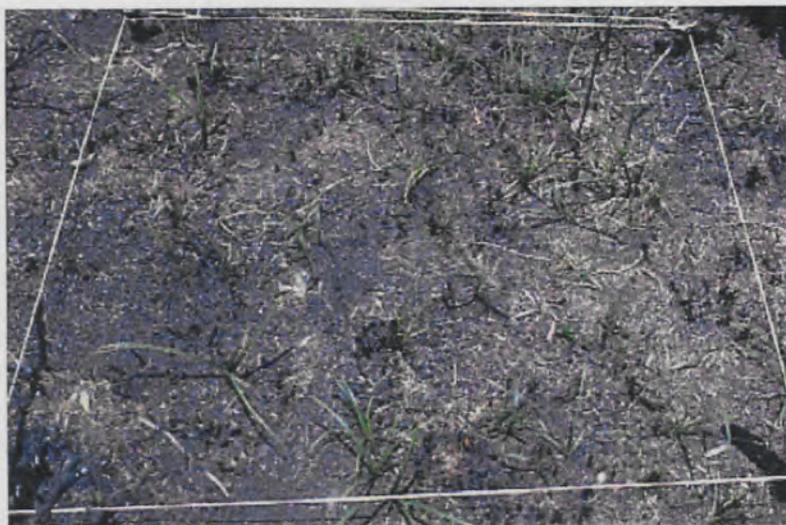
De las secuencias de reemplazamiento de especies y teniendo en cuenta los factores ambientales más importantes que influyen en los patrones y procesos de la sucesión-regeneración de las especies se plantea el modelo conceptual (Fig. 20) para las primeras etapas de sucesión. Este modelo se basa en el modelo general de sucesión de MacMahon (1980)



**Figura 20.** Modelo conceptual de sucesión – regeneración del páramo basado en secuencias de atributos vitales de grupos de especies, después de disturbios por fuegos. Este modelo está adaptado del modelo general de sucesión de MacMahon (1980), en el cual los cuadrantes representan estadios sucesionales ( $S_0$ ,  $S_1$ , etc.). Los rombos son factores que dirigen la sucesión, el círculo es una variable intermedia, el símbolo en forma de corbata representa puertas de control, las líneas punteadas representan flujos de información.

## 5.2 REGENERACION DE LA COBERTURA DE GRAMINOIDES (Atributo vital $\Delta$ ).

En las Figuras 24, 25 Y 26 (y Anexo I, Tablas 11, 12 y 13) se presentan los resultados del patrón de desarrollo que sigue la cobertura de la biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa en los 3 sitios de muestreo durante Abril 13 / 86, Julio 19 / 86, Febrero 22 / 87; el sitio 2 tiene un muestreo adicional en Noviembre 30 / 86.



**Figura 21.** Regeneración de gramínoides 95 días después de la quema. Las hojas más notorias son de *Rynchospora macrochaeta*

En la Tabla 22 se presentan los datos de la cobertura relativa o número de contactos totales de la biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para los 3 sectores de muestreo en las 3 épocas (Abril /86, Julio/ 86 y Febrero / 87).

### 5.2.1. SECTOR I

En el sector I (Figura 24), para el muestreo del 13 de Abril (118 días después de la quema), existe ya una producción de biomasa asimilatoria notoria, que ocupa en su mayoría los 10 cms del biovolumen regenerado, un pequeño porcentaje alcanza hasta los 25 cm (véase Figura 21 para 95 días después de la quema). Para esta época ya hay producción de necromasa la cual ocupa casi en su totalidad los 5 cm del biovolumen vertical. Las diferencias totales (83 contactos de biomasa asimilatoria y 25 contactos de necromasa) son

altamente significativas ( $\chi^2 = 30.08$ ,  $P = 0.001$ , 1 g.l. corrección de Yates. Zar, 1996). Sin embargo, a los 5 cms el porcentaje de biomasa asimilatoria es 31.48% (34 contactos) y de necromasa es de 21.3% (23 contactos), no existen diferencias significativas ( $\chi^2 = 2.040$ ,  $p > 0.05$ , 1 g.l.).

Para Julio 19 / 86 (215 días después de la quema), el número de contactos de biomasa asimilatoria de 0 – 5 cm es de 19.52% (33) para esta época las diferencias en la estructura vertical y el biovolumen ya son altamente significativas ( $\chi^2 = 18.96$ ,  $p < 0.001$ , 2 g.l.) y aumenta notoriamente de 5 – 10 cm 40.23 % (68) de 10 – 15 cm es de 18.93% (32).

La necromasa tiene ya una tendencia a ubicarse entre 0 – 30 cm pero aún con relativamente pocos contactos. Pequeño número de contactos de biomasa reproductiva aparecen de una de las gramíneas con rara o escasa abundancia.



**Figura 22.** Estado de desarrollo de la fitomasa 1 año después de la quema.



**Figura 23.** Perfil de desarrollo de la fisonomía típica del páramo 1 año, 50 días después de la quema.

Para Febrero 22 / 87 (433 días después de la quema) (Figuras 22 y 23) la proporción de contactos entre necromasa y biomasa reproductiva (203 contactos de biomasa asimilatoria y 128 contactos de necromasa) no es tan grande y se inicia un fuerte pulso de producción de biomasa reproductiva que alcanza hasta los 60 – 65 cm debido al pico de floración de *Calamagrostis effusa* principalmente (192 contacto). Las diferencias entre biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa son altamente significativas ( $\chi^2 = 18.82$ ,  $p < 0.001$ , 2 g.l.)

En la Tabla 5 y en la Figura 27 se presenta el patrón de desarrollo de la biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para el sector I. En general la tendencia de la biomasa asimilatoria es al crecimiento continuo, la biomasa reproductiva tiene un pico de producción grande en el muestreo de Febrero y la necromasa se va desarrollando lentamente. Las diferencias entre las diversas fitomasas del número total de contactos son altísimamente significativas ( $\chi^2 = 376.58$ ,  $p < 0.001$ , 2 g.l.) en las tres épocas de muestreo.

### 5.2.2. SECTOR II

En el sector II, para el muestreo de Abril 13 / 86 (118 días después de la quema) la producción de biomasa asimilatoria es notoria, 106 contactos (el 95.5% de todos los contactos) y solo 3 contactos de necromasa y 2 de biomasa reproductiva. La biomasa asimilatoria se ubica principalmente entre 0 – 15 cm.

Para Julio 19/86 (215 días después de la quema), aumenta relativamente poco el número de contactos de biomasa asimilatoria en relación con el muestreo de Abril 13/86; de 106 contactos se pasa a 163 contactos. Hay un pulso de biomasa reproductiva (de 2 contactos en Abril se pasa a 25 contactos en Julio), por la floración de gramínea. La necromasa aumenta muy poco.

Para Noviembre 30/86 (349 días después de la quema), de 163 contactos en Julio se pasa a 184 contactos de biomasa asimilatoria, disminuye el número de contactos de biomasa reproductiva y aumenta notoriamente el número de contactos de necromasa (de 8 en Julio pasa a 39 en Noviembre)

Para Febrero 22 / 87 (433 días después de la quema) disminuye el número de contactos de biomasa asimilatoria (de 184 en Noviembre de 1986 se pasa a 150 en Febrero de 1987), esto coincide con el pico de floración de *Calamagrostis effusa* (de 16 contactos de biomasa reproductiva en Noviembre /86 se pasa a 59 en Febrero / 87). La necromasa sube levemente su número de contactos.

La Tabla No. 6 y Figura No.28 muestran el patrón de desarrollo de la biomasa asimilatoria, necromasa y biomasa reproductiva en el sector II. La biomasa asimilatoria tiene una tendencia a bajar en la época de floración y la necromasa se produce continuamente. Las diferencias entre los diversos tipos de fitomasa van aumentando hasta el muestreo de Noviembre y luego baja el valor ( $\chi^2 = 52.37$ ) (Véase Tabla 6)

### 5.2.3. SECTOR III

El sector III en Abril 20 / 86 (118 días después de la quema) la biomasa asimilatoria tiene un 98.30 % del total de contactos; en Julio 26/86 hay un pico floración y la biomasa reproductiva presenta un 21% del total de contactos, la necromasa también aumenta de 1 a 11 contactos. En Febrero 22 / 87 (433 días después de la quema) hay un buen aumento de necromasa, hay producción de biomasa asimilatoria y aumenta notoriamente la necromasa.

En la Tabla 7 y Figura 29 se presenta el patrón general de desarrollo de la biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para el sitio III. La biomasa asimilatoria tiene un patrón de desarrollo continuo, la necromasa también y no hay desarrollo de biomasa reproductiva.

### 5.2.4. RESULTADO COMPARATIVO

Las Figuras 30, 31 y 32 presentan el desarrollo comparativo de la biomasa asimilatoria, necromasa y biomasa reproductiva en los 3 sectores estudiados. La Figura 30 muestra el patrón de la biomasa asimilatoria en los 3 sectores con una tendencia progresiva a estructurar su arquitectura hasta alcanzar alturas entre 30 – 40 cm y disminuir la presencia de biomasa asimilatoria entre 0 – 5 cm. El mayor número de contactos se presenta entre 5 – 15 cm.

La necromasa (Figura 31) se va distribuyendo de 0 – 15 cms principalmente hasta alcanzar una distribución muy parecida a la biomasa asimilatoria pero con menores alturas.

La biomasa reproductiva (Figura 32) se presenta en diferentes períodos de acuerdo a la disposición espacial de las gramíneas en diferentes ritmos de floración y se puede presentar hasta los 60 cms.

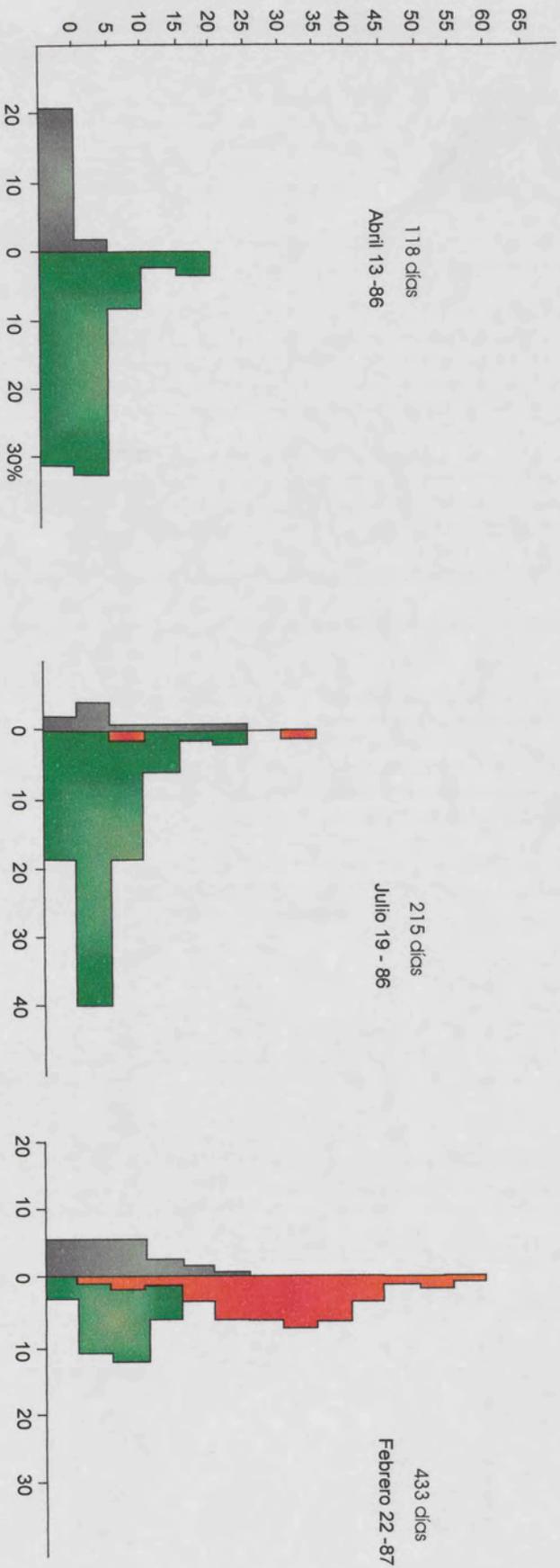
En la Figura 33 se presenta el patrón de desarrollo de la fitomasa epígea (sólo para gramíneas), la mayoría de la fitomasa (biomasa asimilatoria, necromasa, biomasa reproductiva) es aportada por *Calamagrostis effusa*. Se presentan dos épocas de floración, la primera para Julio 19 – 86 (215 días después de la quema) es dada por las gramíneas precoces y la segunda en Febrero 22 – 87 (433 días después de la quema) está dada por *Calamagrostis effusa*.

En la Figura 34 se presenta el patrón de desarrollo de la biomasa asimilatoria y necromasa de *Rynchospora macrochaeta*. En los 433 días que duró el estudio no produjo biomasa reproductiva, pero tuvo una constante producción de biomasa asimilatoria durante todo el período de estudio. La necromasa sólo empezó a desarrollarse notoriamente después de más de un año de la quema.

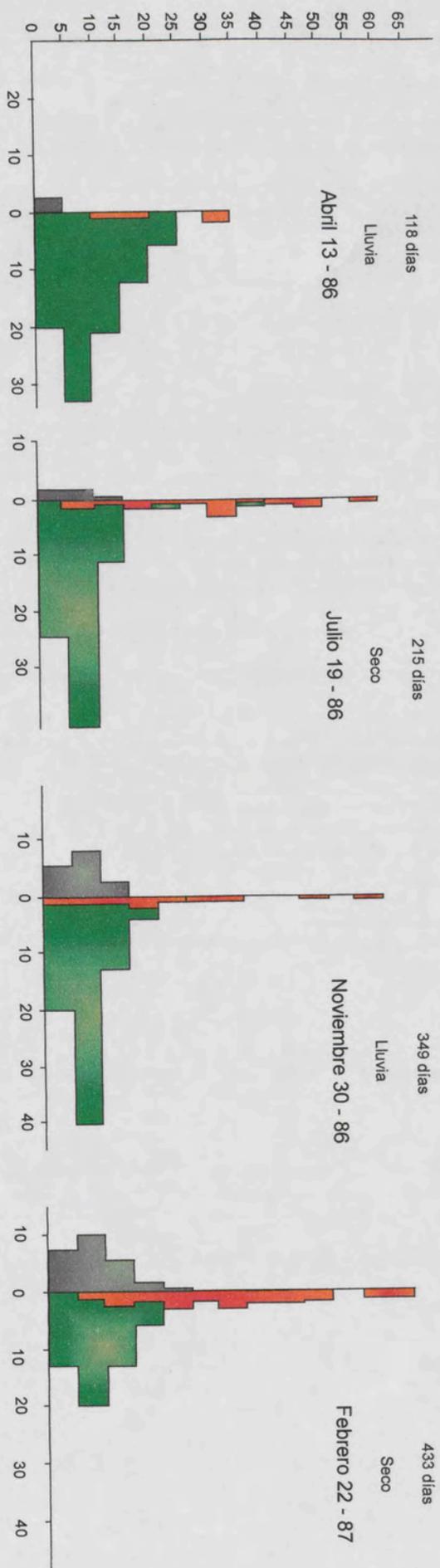
En las Figuras 35 a y b se presenta un modelo de desarrollo de la fitomasa herbácea con los patrones de desarrollo de la biomasa asimilatoria, necromasa y biomasa reproductiva; tal como se puede predecir que se puede presentar tanto en la regeneración de la fisonomía como en la comunidad del pajonal paramero después de disturbios por fuego. Inicialmente se presenta un pulso de producción de biomasa asimilatoria que adquiere un punto máximo y luego se estabiliza una vez se regenera la fisonomía. La necromasa empieza a desarrollarse posteriormente aumenta lentamente pero posteriormente supera la producción de biomasa asimilatoria y se mantiene en niveles altos, posiblemente a los 3 – 4 años después de la quema.

Posteriormente viene el pulso de biomasa reproductiva, un primer desarrollo con las gramíneas precoces y un segundo pulso con *Calamagrostis effusa*.

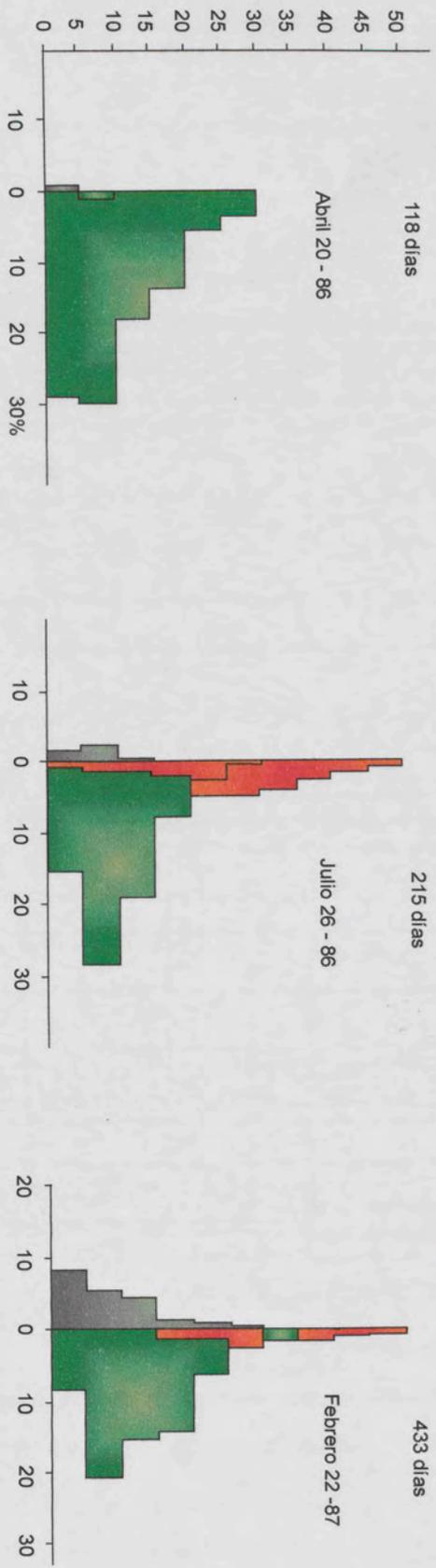
En la Figura 36 se presenta un modelo de reemplazamiento de especies en relación con la cobertura y los atributos vitales de grupos de especies. Es claro que cada patrón de desarrollo de la cobertura está relacionado con los mecanismos de regeneración y dispersión de los propágulos. Las especies  $\Delta T$  tienen dispersión de semillas por el viento, las especies V (+D)T tiene dispersión por viento y aves, las especies  $\Delta I$  y DI y las especies DT y DR tienen dispersión por aves.



**Figura 24.** Patrón de desarrollo de la biomasa asimilatoria (verde), necromasa (marrón) y biomasa reproductiva (rojo) en el sector I para 118, 215 y 433 días después de la quema.



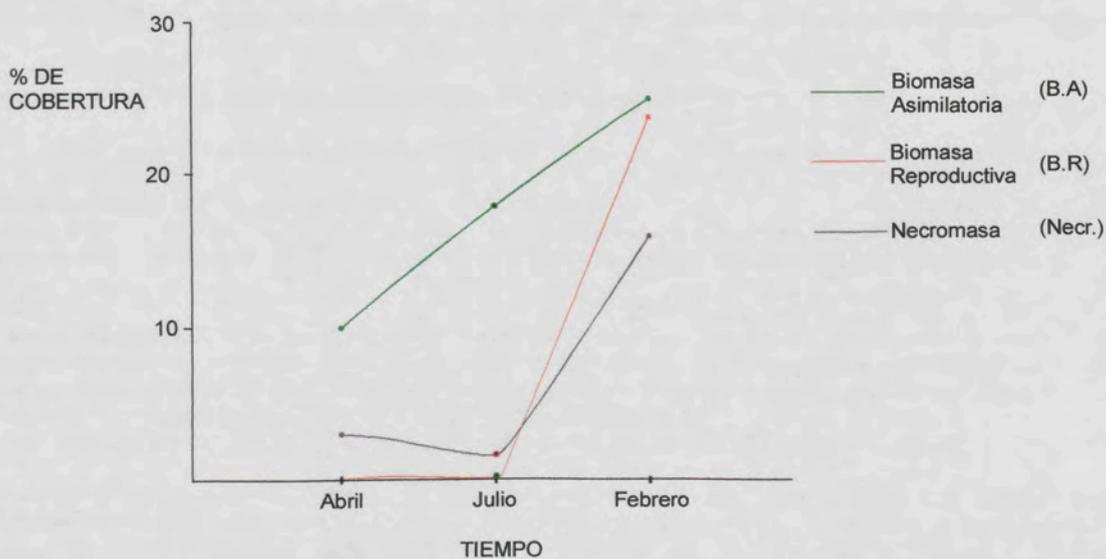
**Figura 25.** Patrón de desarrollo de la biomasa asimilatoria (verde), necromasa (marrón) y biomasa reproductiva (rojo) en el sector II para 118, 215, 349 y 433 días después de la quema.



**Figura 26.** Patrón de desarrollo de la biomasa asimilatoria (verde), necromasa (marrón) y biomasa reproductiva (rojo) en el sector III para 118, 215 y 433 días después de la quema.

**Tabla 5.** Valores totales de cobertura repetida de la biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para las tres épocas de muestreo en el Sector I.

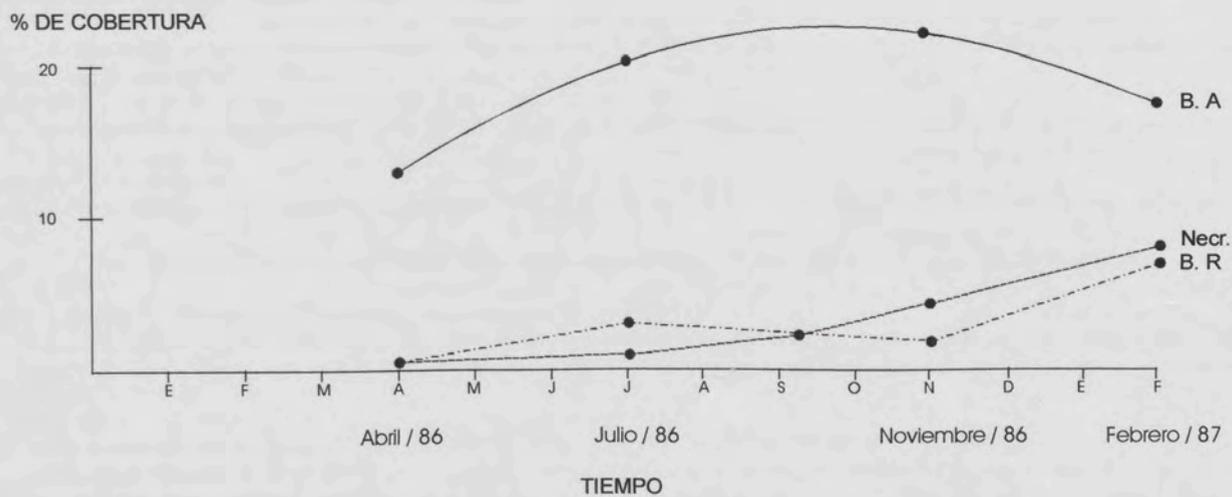
	Abril 13 / 86	Julio 19 / 86	Febrero 22 / 87	TOTAL
<b>BIOMASA ASIMILATORIA</b>	83 10.37%	149 18.62%	203 25.37%	435
<b>BIOMASA REPRODUCTIVA</b>	0	2 0.25%	192 24%	194
<b>NECROMASA</b>	25 3.12%	18 2.25%	128 16%	171
<b>TOTAL</b>	<b>108</b>	<b>169</b>	<b>523</b>	<b>800</b>



**Figura 27.** Patrón de desarrollo de la biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para las tres épocas de muestreo en el Sector I.

**Tabla 6.** Valores totales de cobertura repetida de la biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para cuatro épocas de muestreo en el Sector II

	Abril 13 / 86	Julio 19 / 86	Noviembre 30 / 86	Febrero 22 / 87	TOTAL	$\chi^2$
BIOMASA ASIMILATORIA	106 12.86%	163 19.73%	184 22.27%	150 18.16%	603	21.61
BIOMASA REPRODUCTIVA	2 0.24%	25 3.02%	16 1.94%	59 7.14%	102	64.21
NECROMASA	3 0.36%	8 0.96%	39 4.72%	71 8.6%	121	98.33
TOTAL	111	196	239	280	826	
$\chi^2$	193	221.2	208.27	52.37		

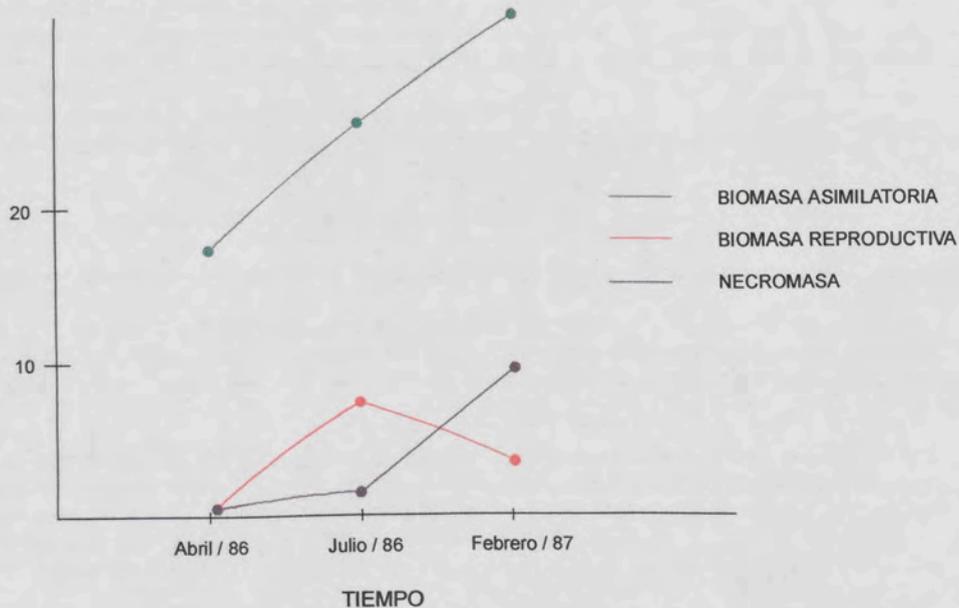


**Figura 28.** Comportamiento o patrón de desarrollo de la biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para cuatro épocas de muestreo en el Sector II

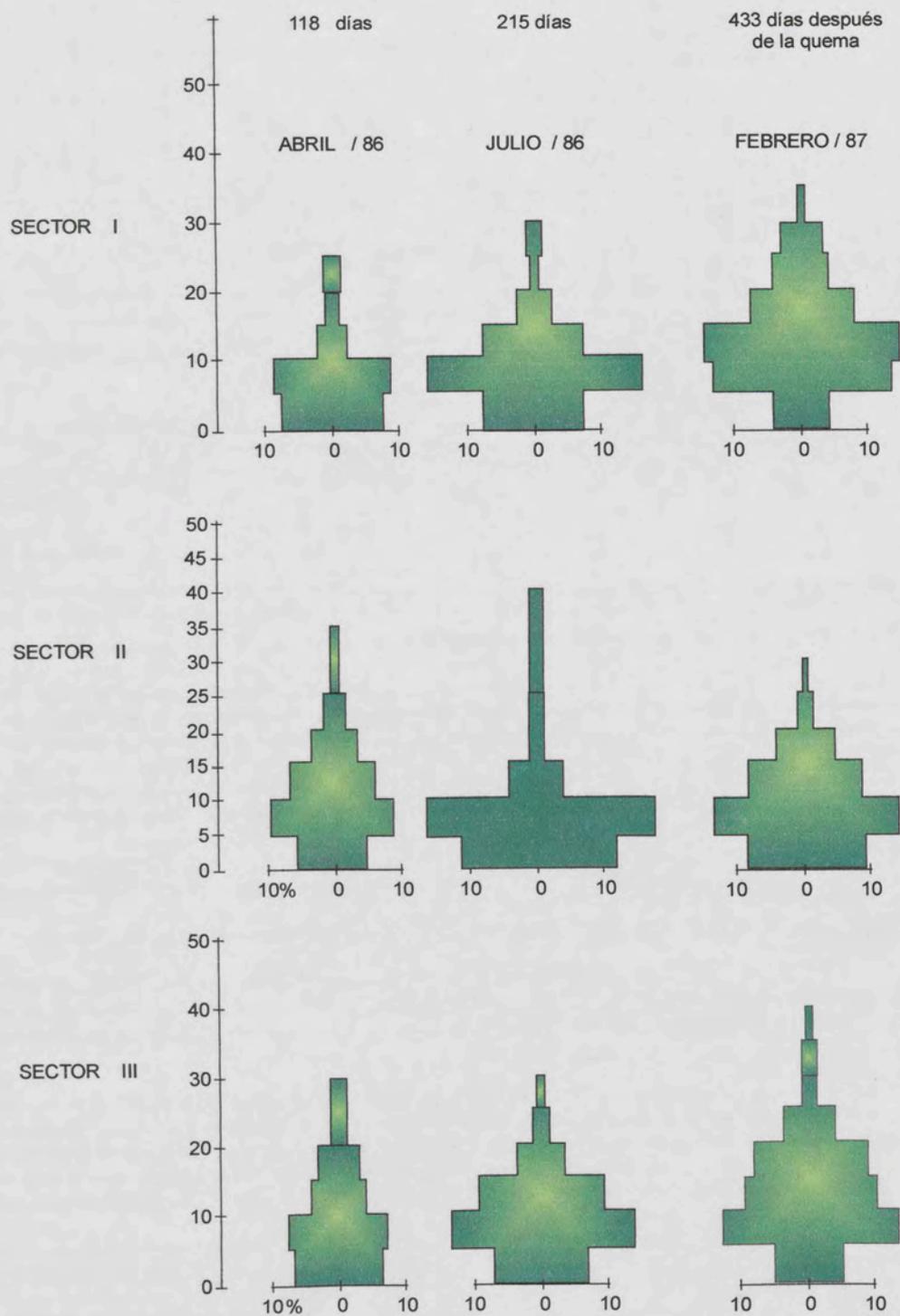
**Tabla 7.** Valores totales de cobertura repetida de la biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para las tres épocas de muestreo en el Sector III

	Abril 13 / 86	Julio 19 / 86	Febrero 22 / 87	TOTAL
<b>BIOMASA ASIMILATORIA</b>	116 17.63%	172 26.14%	217 33%	505
<b>BIOMASA REPRODUCTIVA</b>	1 0.15%	49 7.44%	25 3.8%	75
<b>NECROMASA</b>	1 0.15%	11 1.67%	66 10.0%	78
<b>TOTAL</b>	118	232	308	658

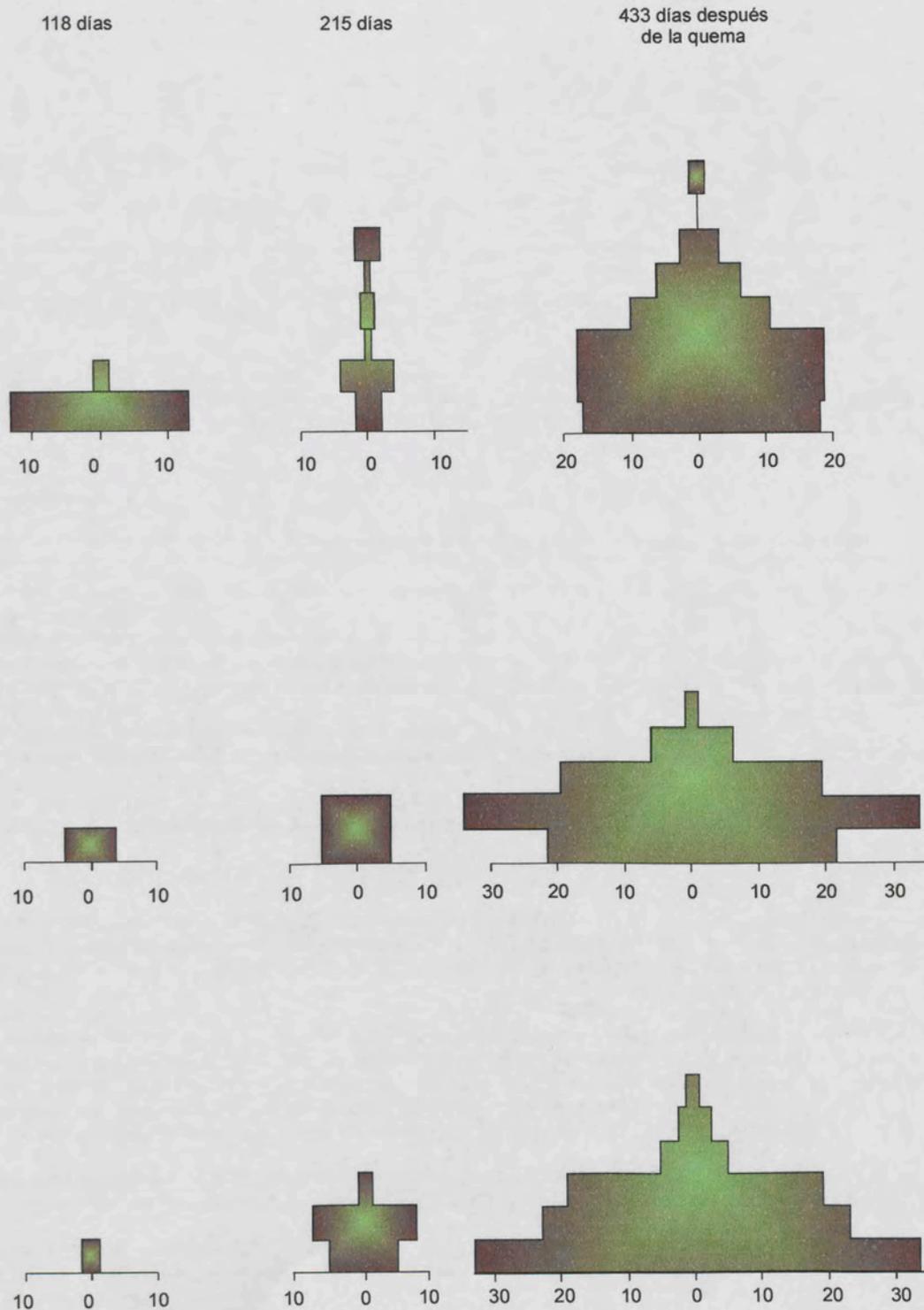
% DE COBERTURA



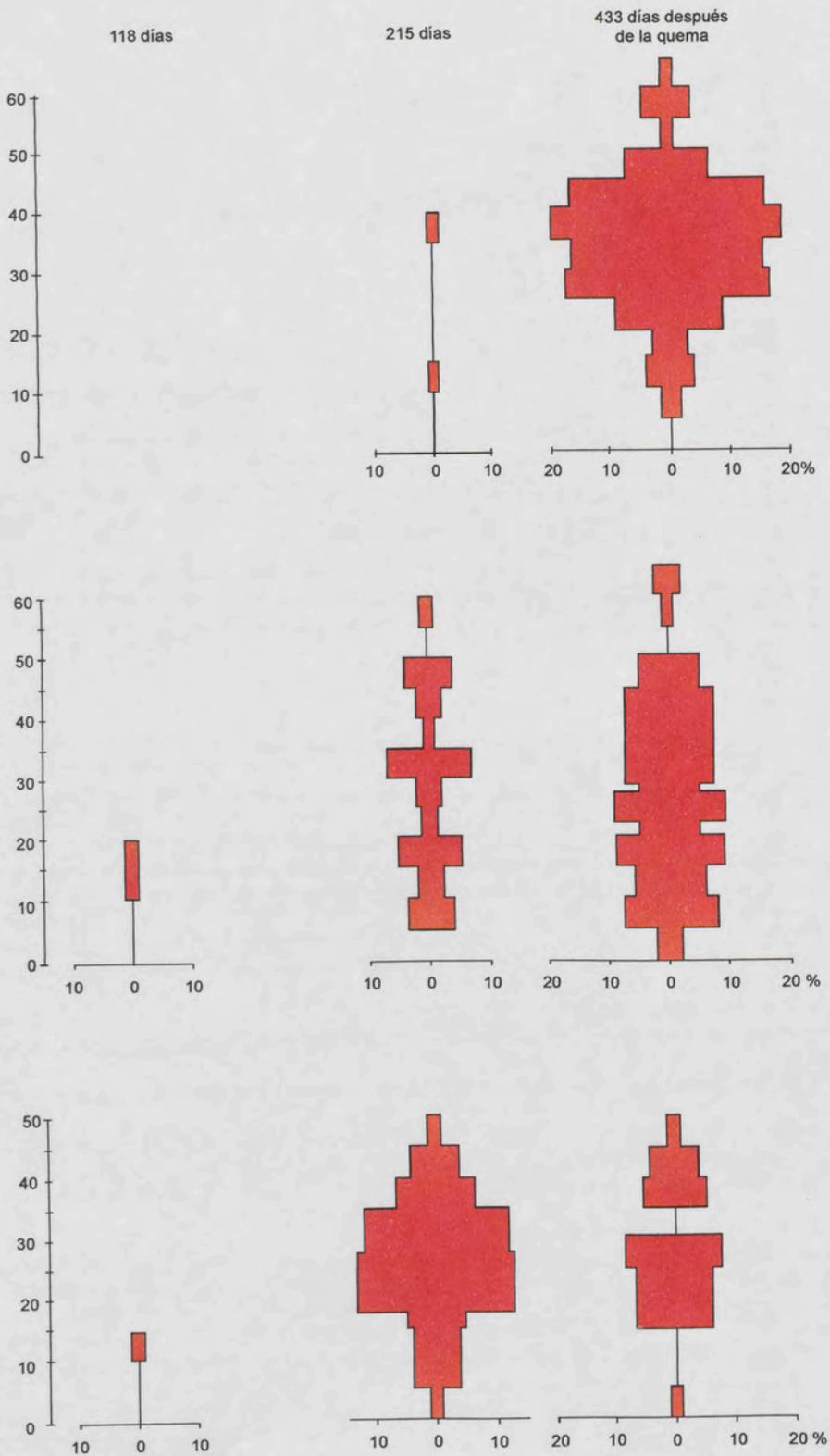
**Figura 29.** Patrón de desarrollo de la biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para las tres épocas de muestreo en el Sector III



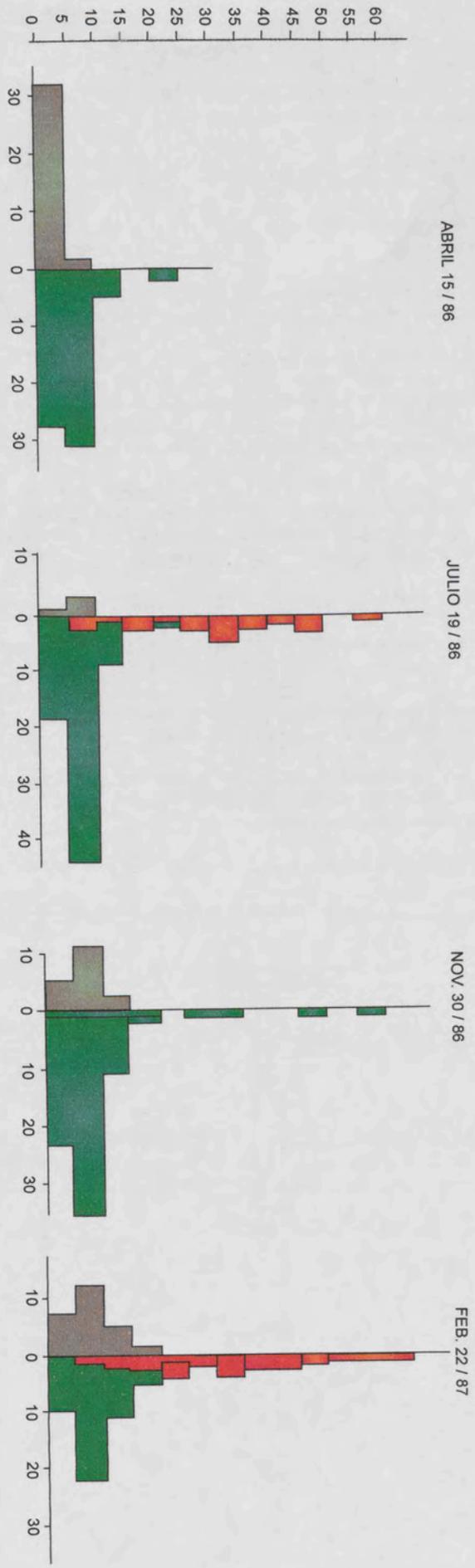
**Figura 30.** Patrón de desarrollo vertical de la Biomasa Asimilatoria en los tres sectores de estudio para tres épocas de muestreo.



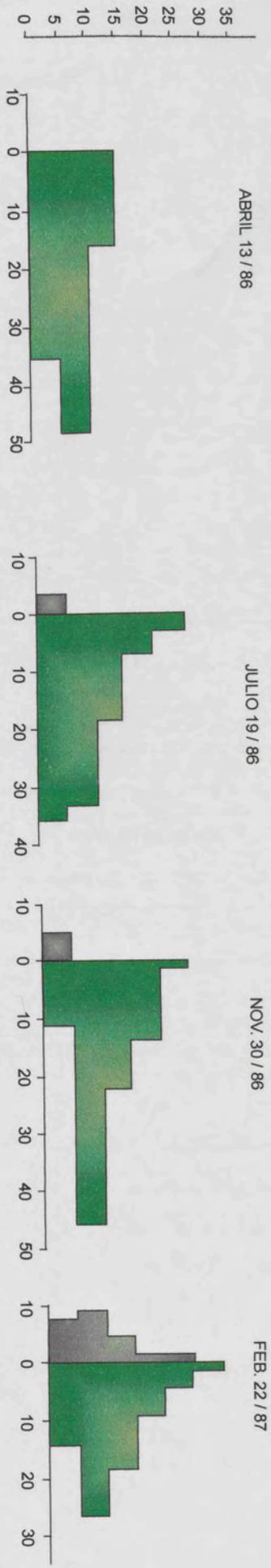
**Figura 31.** Patrón de desarrollo vertical de la Necromasa en los tres sectores de estudio para tres épocas de muestreo.



**Figura 32.** Patrón de desarrollo vertical de la Biomasa reproductiva en los tres sectores de estudio para tres épocas de muestreo.

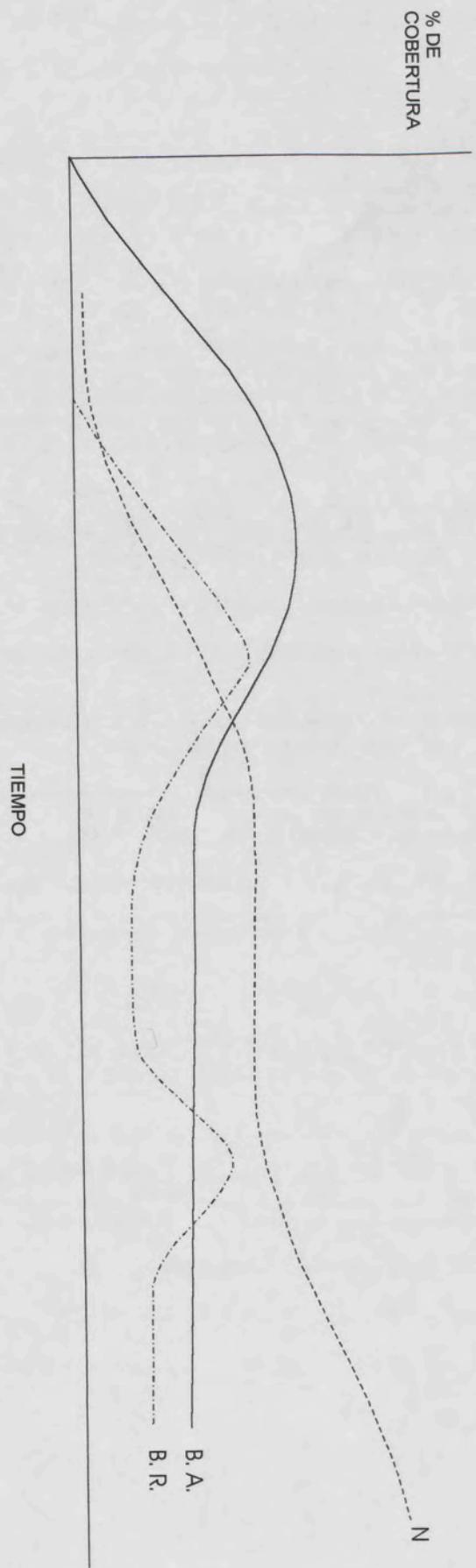


**Figura 33.** Patrón de desarrollo de la Biomasa Asimilatoria (verde), Necromasa (marrón) y Biomasa reproductiva (rojo) en el sector II para cuatro épocas de muestreo. Este patrón es sólo para gramíneas (no incluye *Rynchospora macrochaeta*)

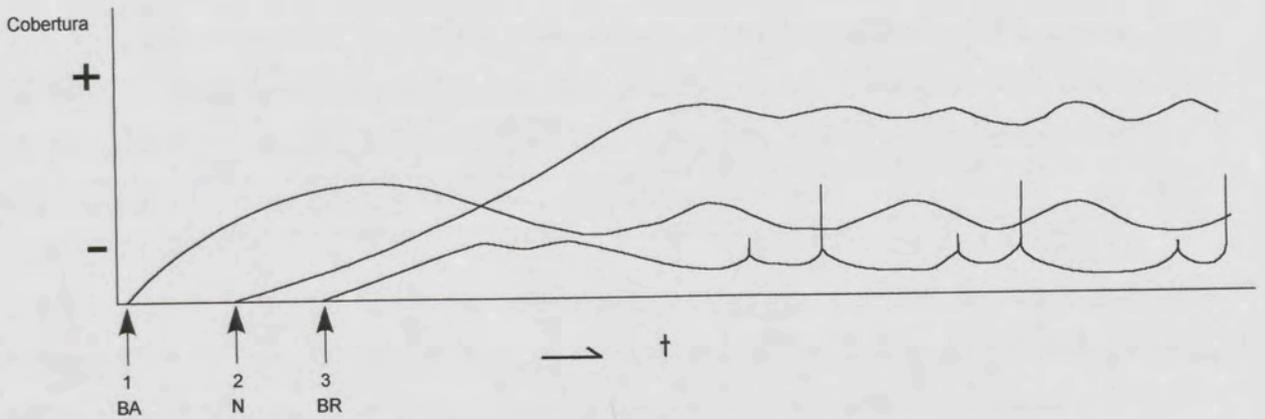


**Figura 34.** Patrón de desarrollo en *Rynchospora macrochaeta* de la Biomasa Asimilatoria (verde) y Necromasa (marrón) en el sector II para cuatro épocas de muestreo.

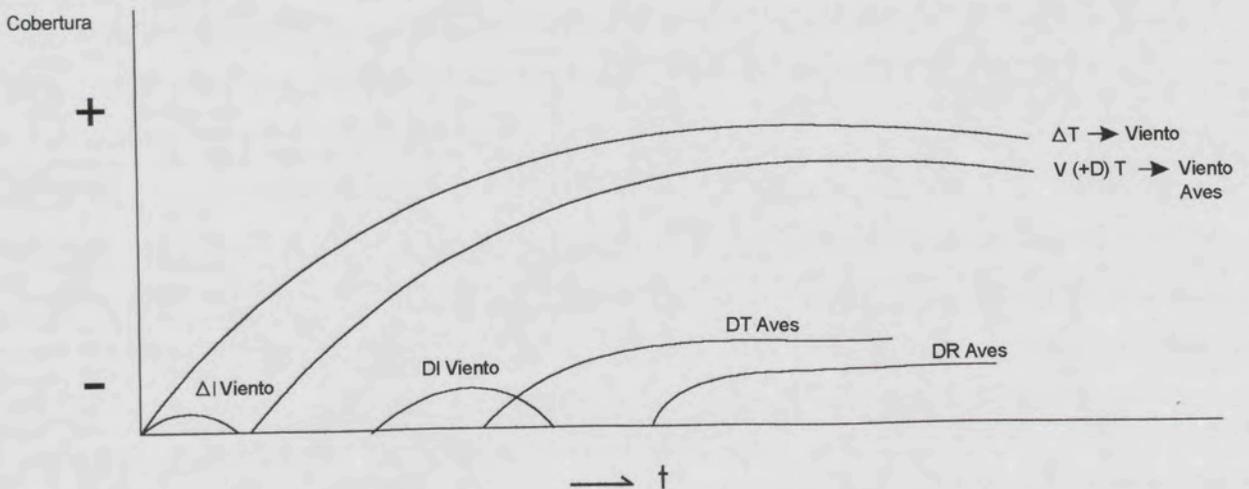
### MODELO DE DESARROLLO DE LA FITOMASA HERBACEA



**Figura 35 a.** Patrón de desarrollo de la Biomasa asimilatoria (B. A), Biomasa reproductiva (B. R) y Necromasa (N) en las primeras etapas de desarrollo de la matriz dominante de gramínoides del páramo.



**Figura 35 b.** Modelo de desarrollo de la Biomasa Asimilatoria (BA), Necromasa (N) y Biomasa Reproductiva (BR) y las fluctuaciones posteriores a una quema en la matriz graminoide



**Figura 36.** Modelo de reemplazamiento de especies en el proceso de sucesión – regeneración de la cobertura en relación con los atributos vitales de las especies de páramo y sus mecanismos de dispersión por semilla.

### 5.3. REGENERACION DE LA BIOMASA DE ARBUSTOS

Para los 2 transectos estudiados (200 m<sup>2</sup>) se censaron en total 486 arbustos de 26 especies. En la Tabla 24 (Anexo) se presentan las especies, el número total de individuos por especie, la altura promedio, cobertura promedio, biovolumen promedio, biovolumen promedio total por especie y el porcentaje del volumen total.

En la Figura 37 (Tabla 24, Anexo) se muestran las abundancias absolutas de cada especie de arbustos. Las 5 especies de arbustos regenerados con mayor número de individuos son: *Arcytophyllum nitidum* (n = 69), *Aragoa abietina* (n = 53), *Miconia elaiodes* (n = 47) *Diplostephyum phylicoides* (n = 44) y *Vaccinium floribundum* (n = 42), estos arbustos son los más abundantes en número pero no en biovolumen regenerado.

En la Figura 38 y Tabla 8 se muestra la altura promedio para los principales arbustos regenerados, los arbustos que mayor altura alcanzan (438 días después de la quema) son los arbustos altos *Diplostephyum revolutum* (altura promedio 45.65 cm n = 37), *Macleania rupestris* (44.42 cm n = 21) y *Bucquetia glutinosa* (36.08 cm n = 35) y los arbustos que menor altura alcanzan son los arbustos de biotipo bajo: *Diplostephyum phylicoides* (altura promedio 15.83. n = 44) y *Arcytophyllum nitidum* (11.24 cm n = 69).

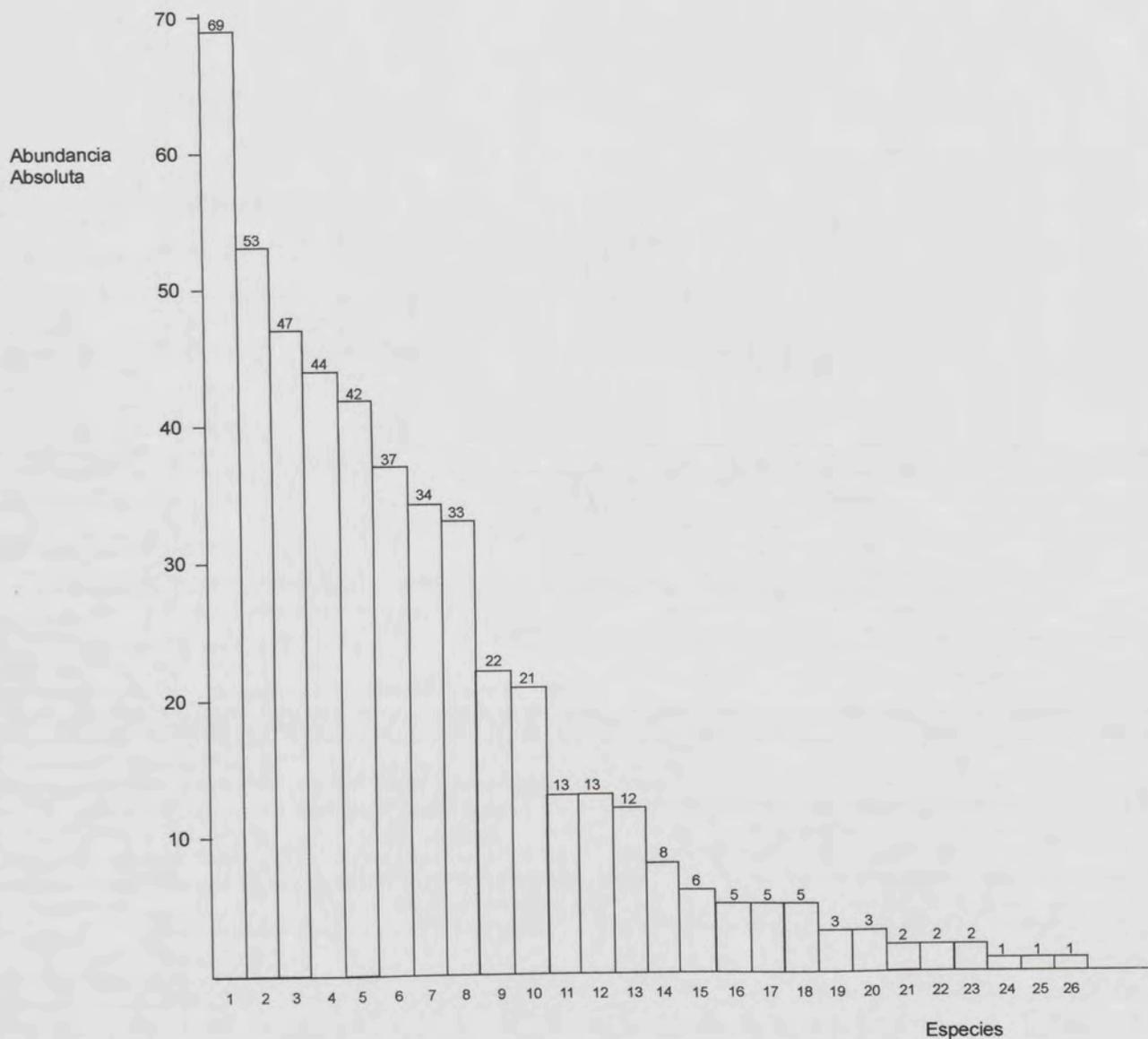
En la Figura 39 y Tabla 24 (Anexo) se presenta la cobertura desarrollada por los principales 12 arbustos con mayor número de individuos analizados (438 días después de la quema). El arbusto que más cobertura produce es *Diplostephyum revolutum* (cobertura promedio 2079.01 cm<sup>2</sup>, n = 37), seguido de *Macleania rupestris* (cobertura promedio = 1523.29, n = 21), de los 12 arbustos analizados *Diplostephyum phylicoides* y *Arcytophyllum nitidum* son los que contribuyen menos a la producción de biomasa regenerante.

La relación entre altura y cobertura se presenta en la Figura 41a (r pearson = 0.6956, p < 0.001, 18 g.l). Hay una tendencia positiva de correlación entre las dos variables; la correlación entre altura y cobertura es altísimamente significativa.

En la Figura 42 se presentan el patrón de desarrollo del biovolumen para las especies de arbustos más importantes tomando como base la distribución porcentual de individuos en categorías de altura. En la Figura 43 se presenta el resumen de la contribución del biovolumen del total de arbustos, el 70.16 % todos los arbustos (de todas los 486 individuos de 26 especies evaluadas) tienen entre 5 – 30 cm, a los 438 días después de la quema.

En la Figura 40 se presenta la relación entre 20 especies de arbustos y el % de su contribución al biovolumen total. La especie que más contribuye al biovolumen de regeneración es *Diplostephyum revolutum*.

La relación entre altura promedio y volumen ( $\text{cm}^3$ ) promedio tiene una correlación significativa ( $r_p = 0.7562$ ,  $p < 0.001$ , 18 g.l.) (Figura 41b) Esto significa que las especies evaluadas que mayor altura alcanzan son las que mayor volumen producen. La correlación entre la altura promedio y el volumen es altísimamente significativa.

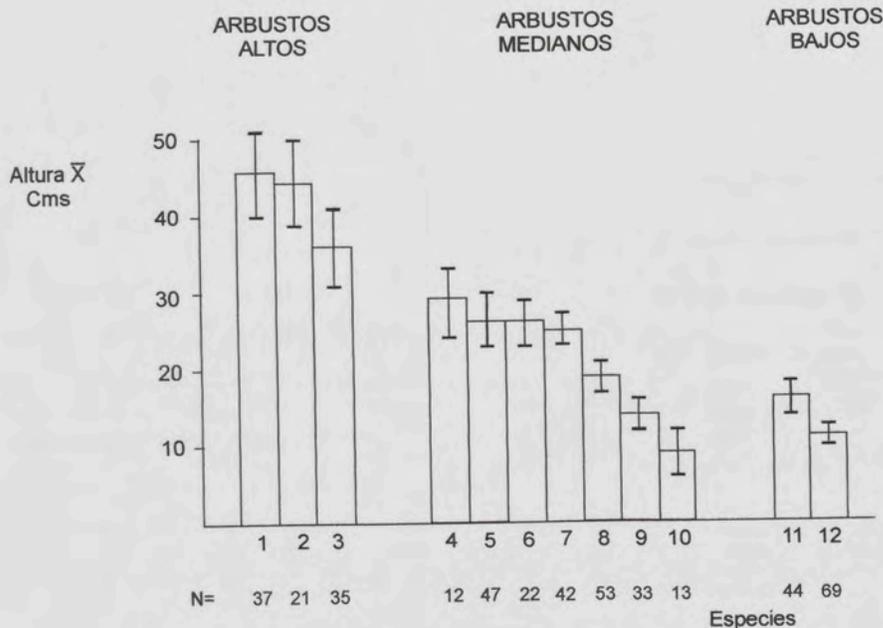


1 - *Arcytophyllum nitidum*  
 2 - *Aragoa abietina*  
 3 - *Miconia elaeoides*  
 4 - *Diplostephyum phyllicoides*  
 5 - *Vaccinium floribundum*  
 6 - *Diplostephyum revolutum*  
 7 - *Bucquetia glutinosa*  
 8 - *Clethra fimbriata*  
 9 - *Befaria resinosa*

10 - *Macleania rupestris*  
 11 - *Senecio abietinus*  
 12 - *Baccharis tricuenata*  
 13 - *Pernettya postrata*  
 14 - *Hesperomeles goudotiana*  
 15 - *Hypericum goyanesii*  
 16 - *Symplocos theiformis*  
 17 - *Gaultheria anastomosans*  
 18 - *Syphocampilus columnae*

19 - *Ugni myricoides*  
 20 - *Ramnus goudotiana*  
 21 - *Weinmannia tomentosa*  
 22 - *Vallea stipularis*  
 23 - *Gaiadendron punctatum*  
 24 - *Ternstroemia meridionalis*  
 25 - *Gaultheria hapalotrichia*  
 26 - *Rubus bogotanensis*

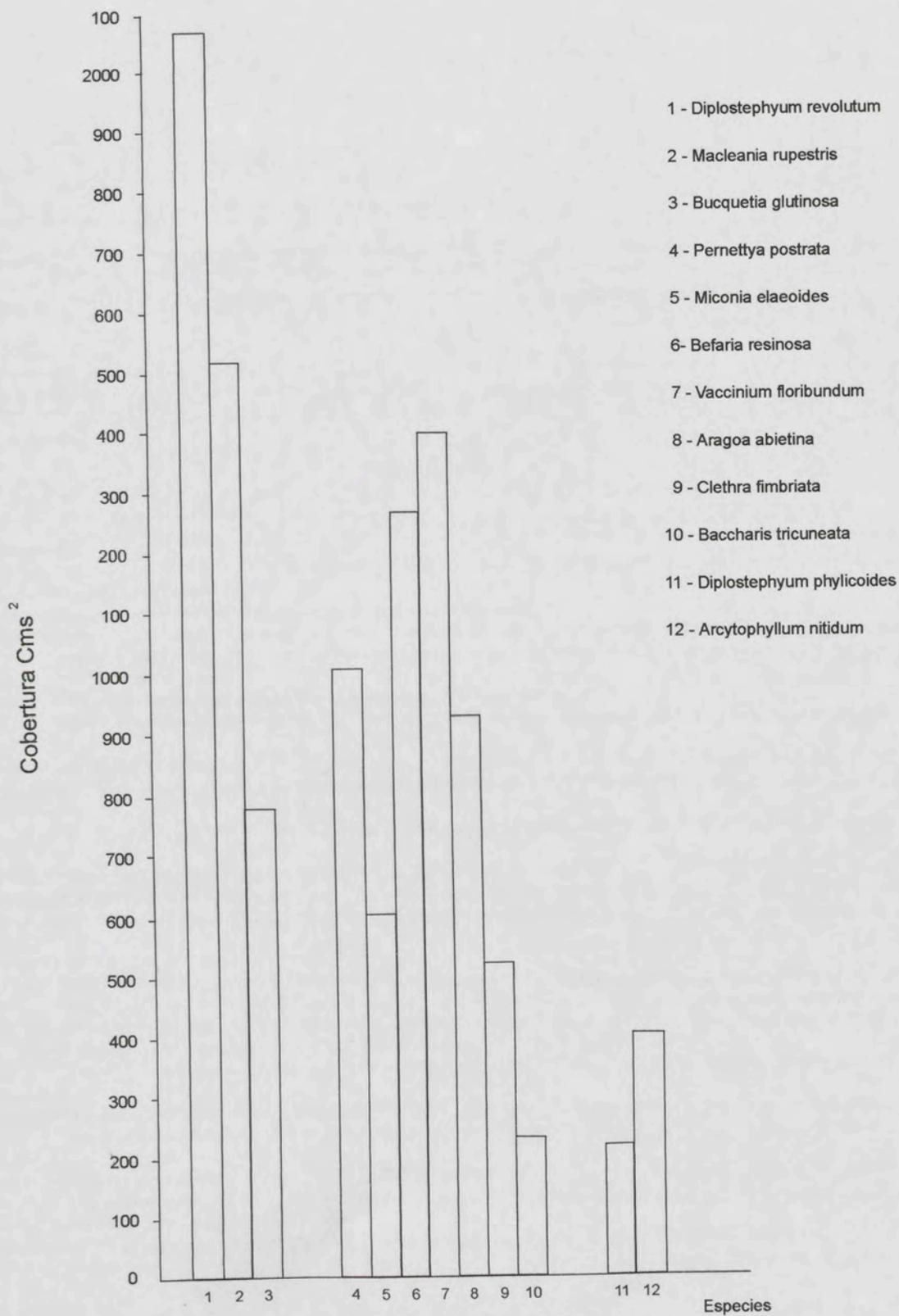
**Figura 37.** Abundancia absoluta de las especies de arbustos en dos transectos (200 m<sup>2</sup>)



**Figura 38.** Altura promedio de los principales arbustos regenerantes (Véase Tabla 8)

**Tabla 8** Número total, altura promedio y error estándar de los principales arbustos regenerantes.

	N	Altura X Cms	E. S
ARBUSTOS ALTOS			
1 – <i>Diplostephyum revolutum</i>	37	45.65	2.47
2 – <i>Macleania rupestris</i>	21	44.42	2.31
3 – <i>Bucquetia glutinosa</i>	35	36.08	2.32
ARBUSTOS MEDIANOS			
4 – <i>Pernettya postrata</i>	12	28.83	2.07
5 – <i>Miconia elaeoides</i>	47	26.44	1.45
6 – <i>Befaria resinosa</i>	22	26.22	1.33
7 – <i>Vaccinium floribundum</i>	42	25.52	0.87
8 – <i>Aragoa abietina</i>	53	19.32	1.086
9 – <i>Clethra fimbriata</i>	33	13.81	0.9801
10 – <i>Baccharis tricuneata</i>	13	9.15	1.264
ARBUSTOS BAJOS			
11 – <i>Diplostephyum phylicoides</i>	44	15.83	1.01
12 – <i>Arcytophyllum nitidum</i>	69	11.24	0.54



**Figura 39.** Cobertura (cm<sup>2</sup>) promedio de los principales arbustos regenerantes

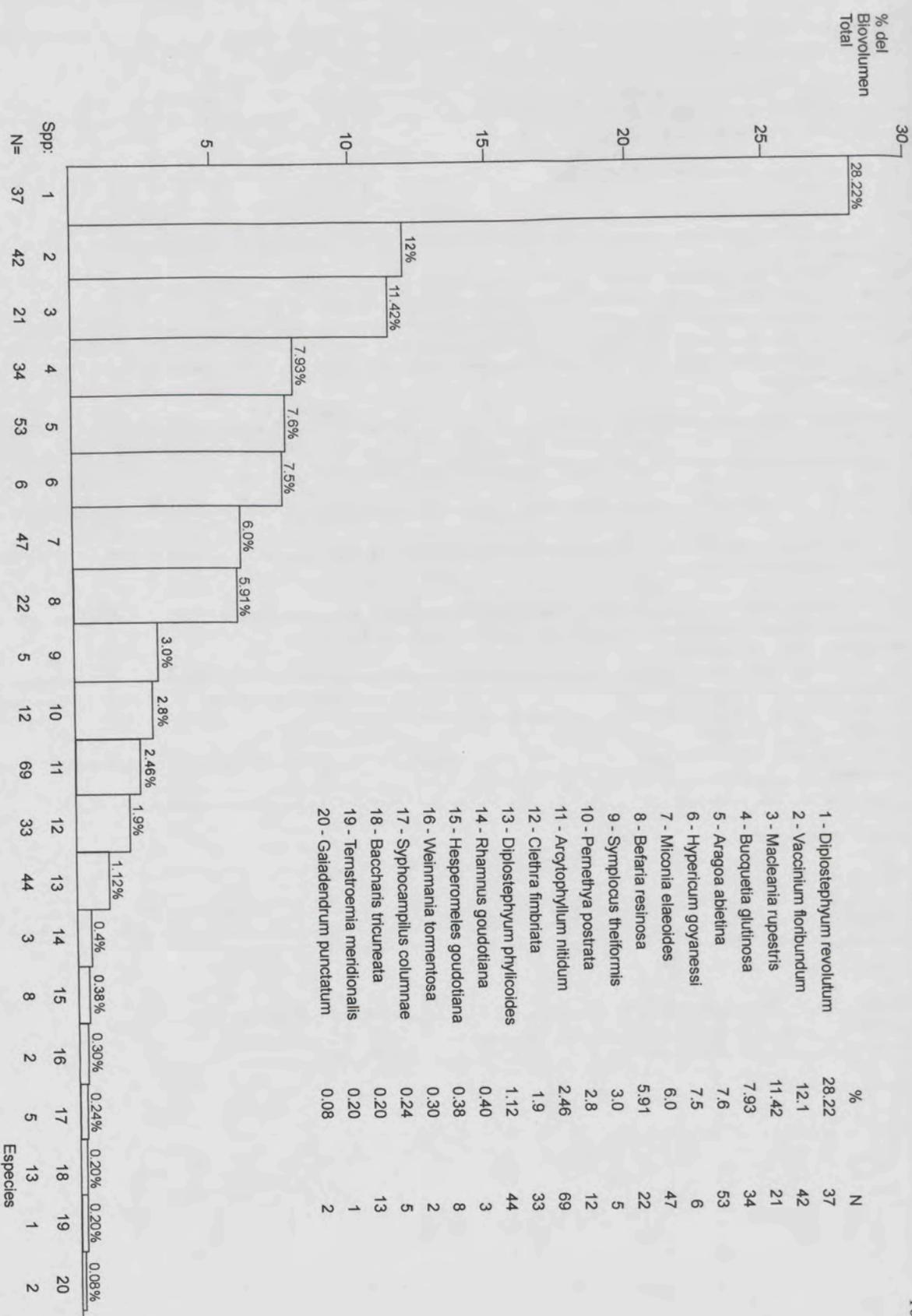
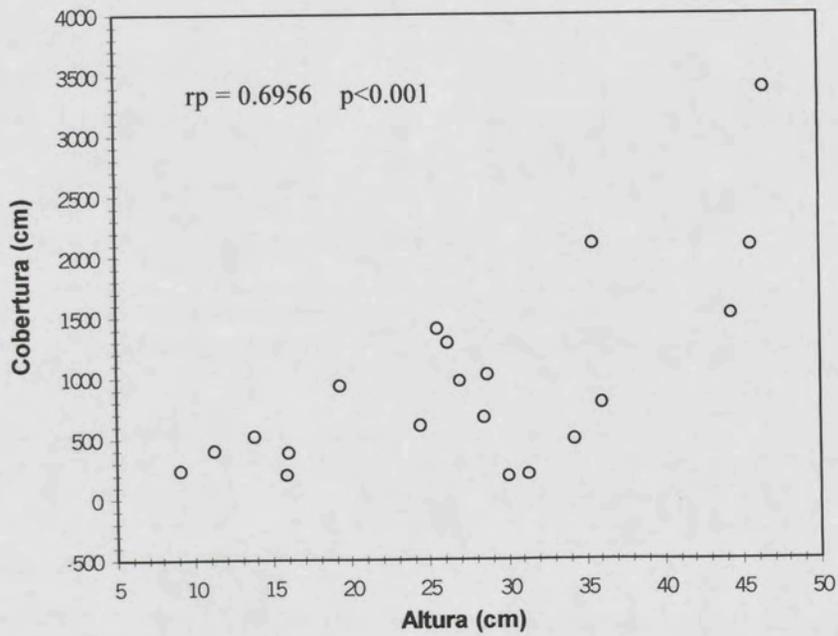
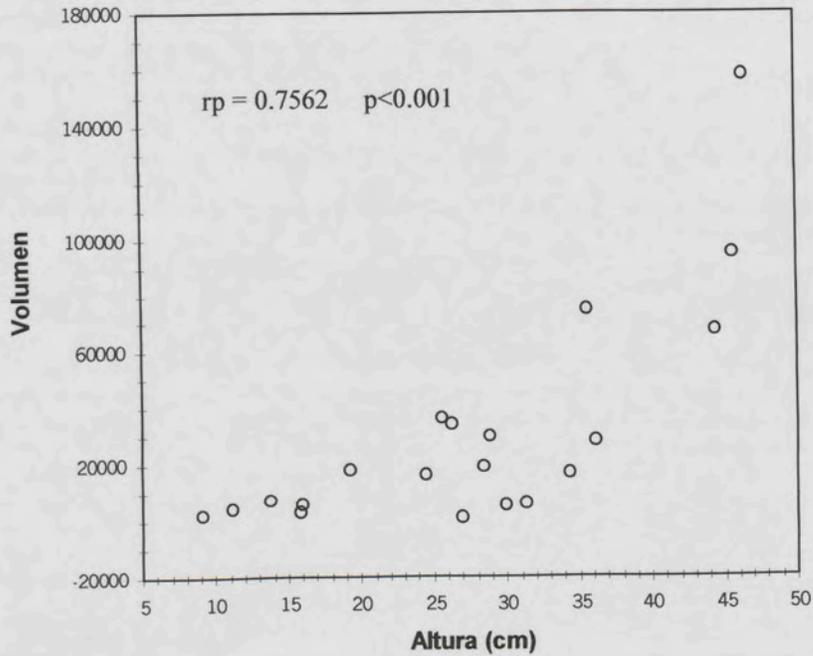


Figura 40. Contribución porcentual de las especies de arbustos al biovolumen regenerante total en 2 transectos (200 m<sup>2</sup>).



A



B

**Figura 41.** A. Correlación entre altura y cobertura de arbustos  
 B. Correlación entre altura y volumen de arbustos

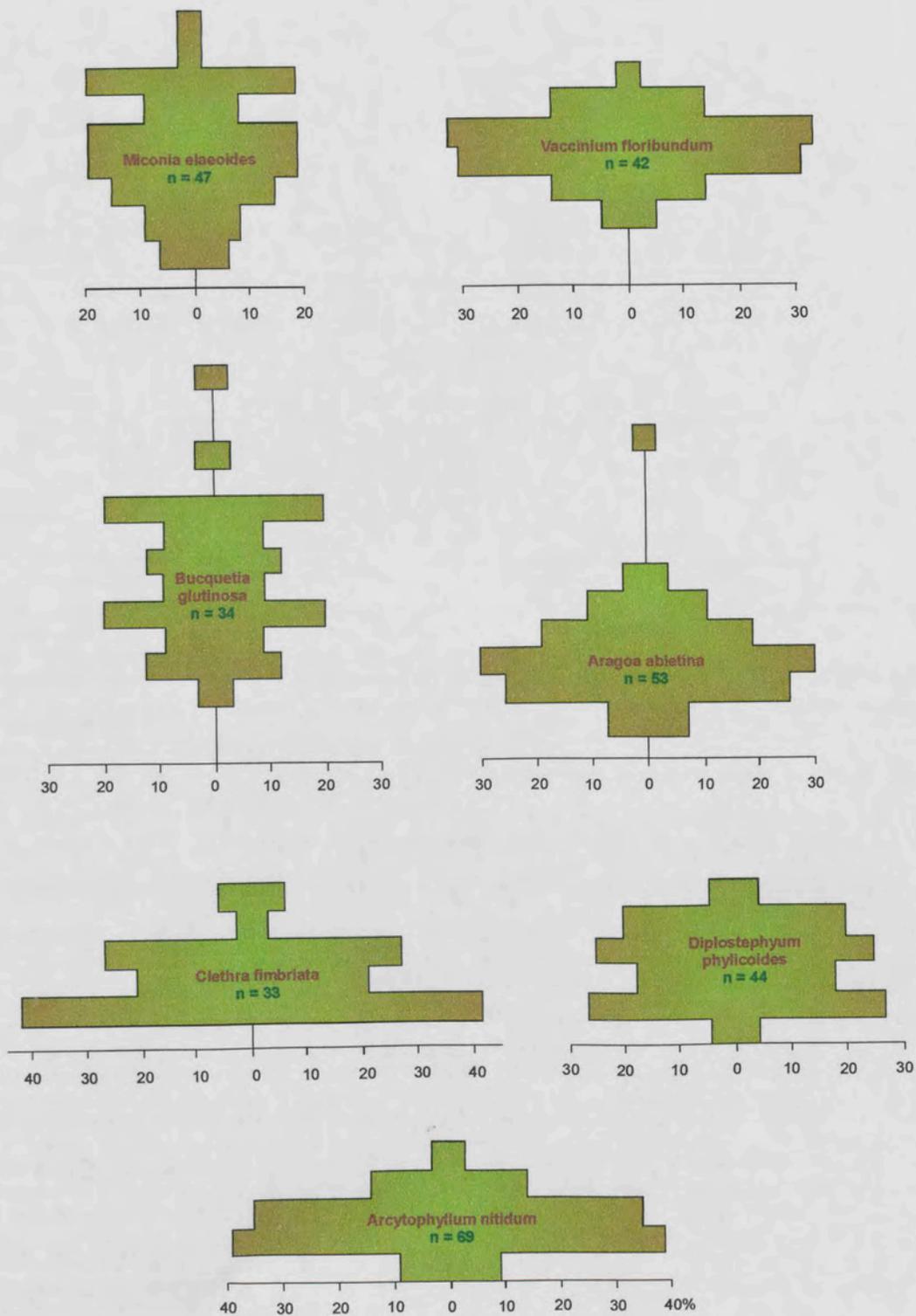
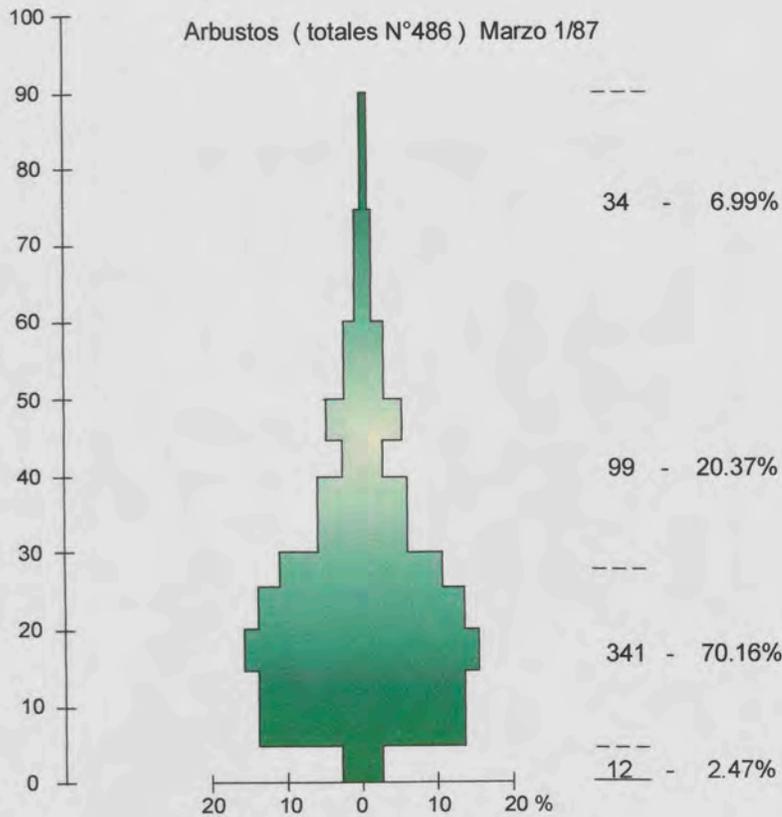


Figura. 42 Distribución porcentual de individuos de especies de arbustos en categorías de altura.



**Figura. 43** Distribución porcentual del total de arbustos en diferentes categorías de altura a los 438 días después de la quema

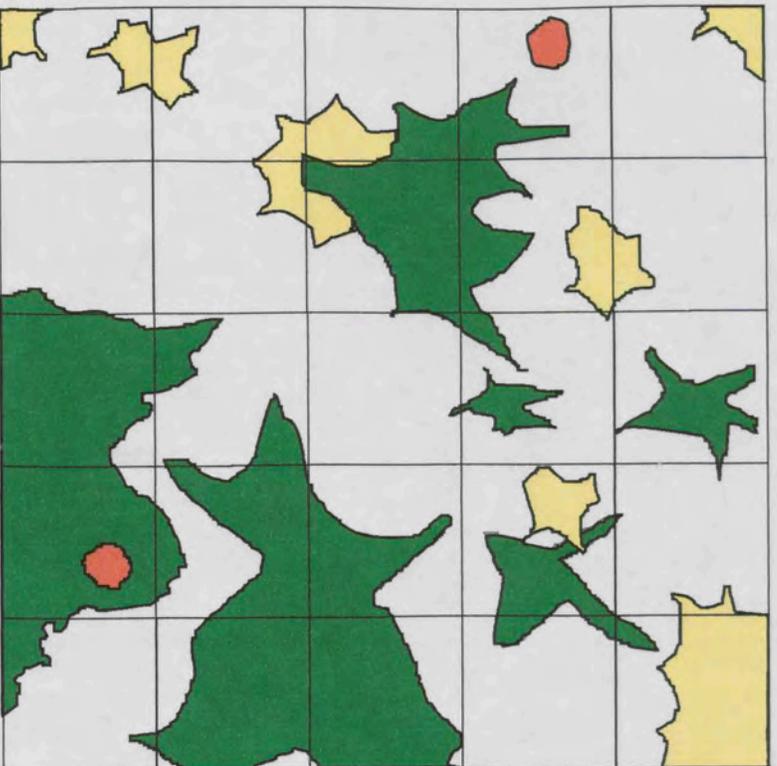
### CUADRANTES FIJOS DE REGENERACIÓN

En las figuras 44, 47 y 48 se presentan esquemas elaborados a partir de fotografías, como ejemplos se presentan la figuras 45 y 46, fotografías tomadas a los 227 y 360 días después de la quema. De estos esquemas se puede deducir el patrón de ocupación de la cobertura principalmente para *Rynchospora macrochaeta* y *Calamagrostis effusa*. Es muy importante dentro de la dinámica de sucesión – regeneración el seguir el patrón de desarrollo de especies que son estimuladas en su crecimiento después de la quema y tienen sin competencia una ocupación mayor del espacio en las primeras fases de la regeneración de la fisonomía.

En la figura 44 se puede observar como de agosto 3 a diciembre 13 (132 días de diferencia) no hay mucha diferencia en la ocupación del espacio. *Ageratina theifolia* por ejemplo pierde cobertura, *Rynchospora macrochaeta* aumenta muy poco su cobertura y *Calamagrostis effusa* empieza a desarrollar mejor su regeneración; para las Figuras 47 y 48 se presenta un patrón parecido.

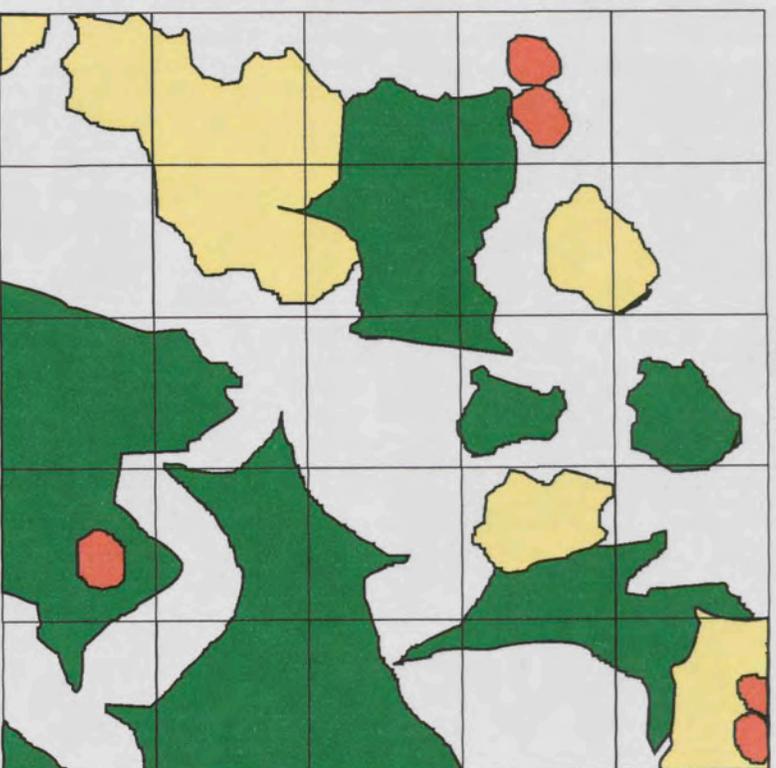
Agosto 3 /86

SI - C3



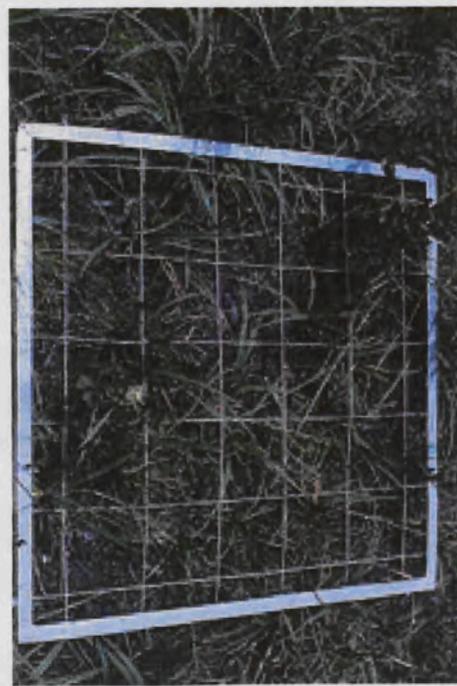
Diciembre 13 /86

SI - C3

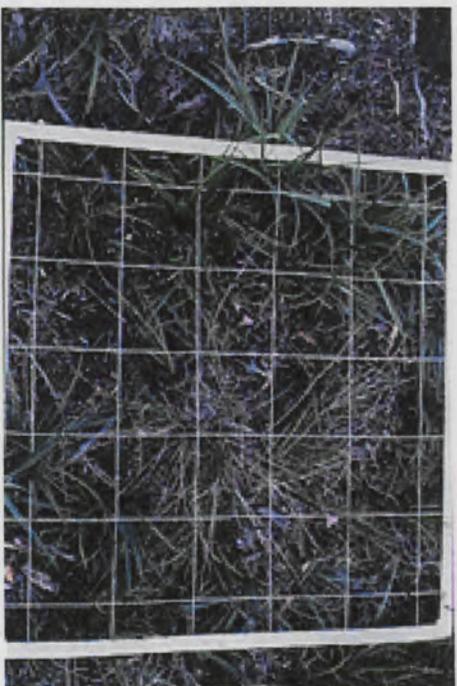


-  *Rhynchospora macrochaeta*
-  *Calamagrostis effusa*
-  *Ageratina theifolia*

Figura 44. Cobertura en cuadrantes fijos de 50 x 50 cm. Sector I.

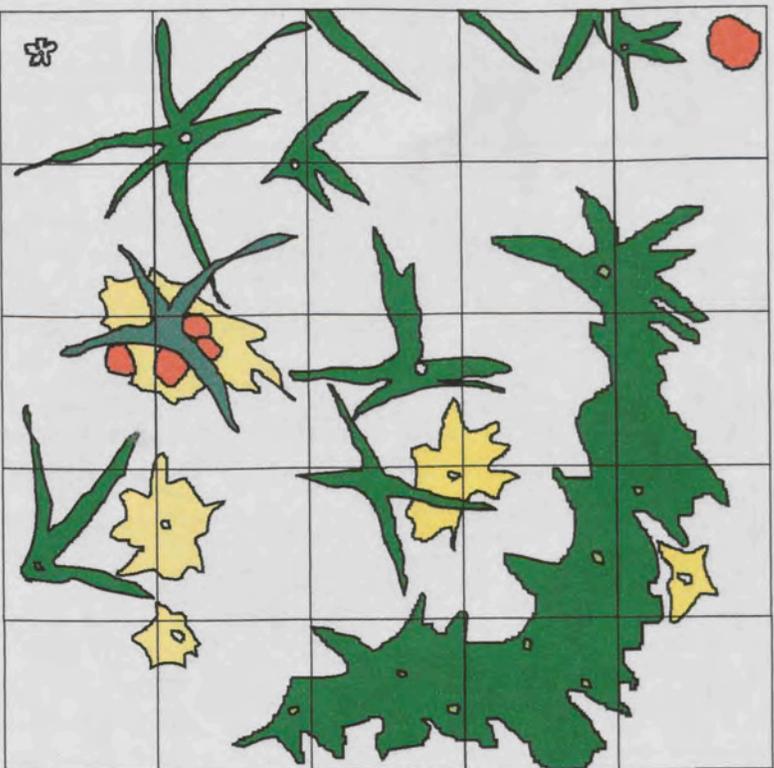


**Figura 45.** Desarrollo de la cobertura en cuadrantes fijos. 227 días después de la quema (Izq.)  
360 después de la quema (Der)

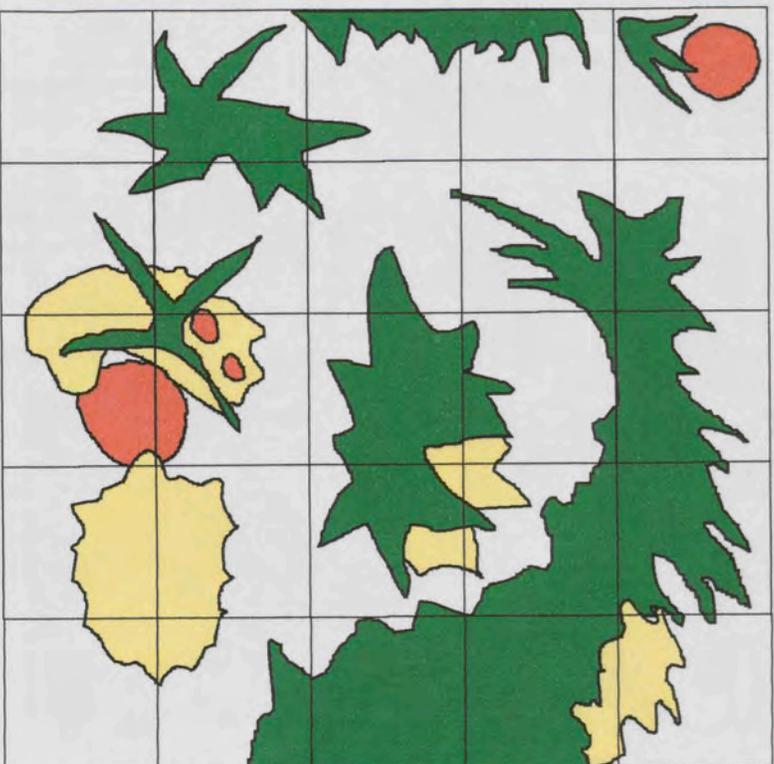


**Figura 46.**

Agosto 3 /86



Diciembre 13 /86



- Rhynchospora macrochaeta*
- Calamagrostis effusa*
- Ageratina theifolia*

Figura 47. Cobertura en cuadrantes fijos de regeneración. Sector II.

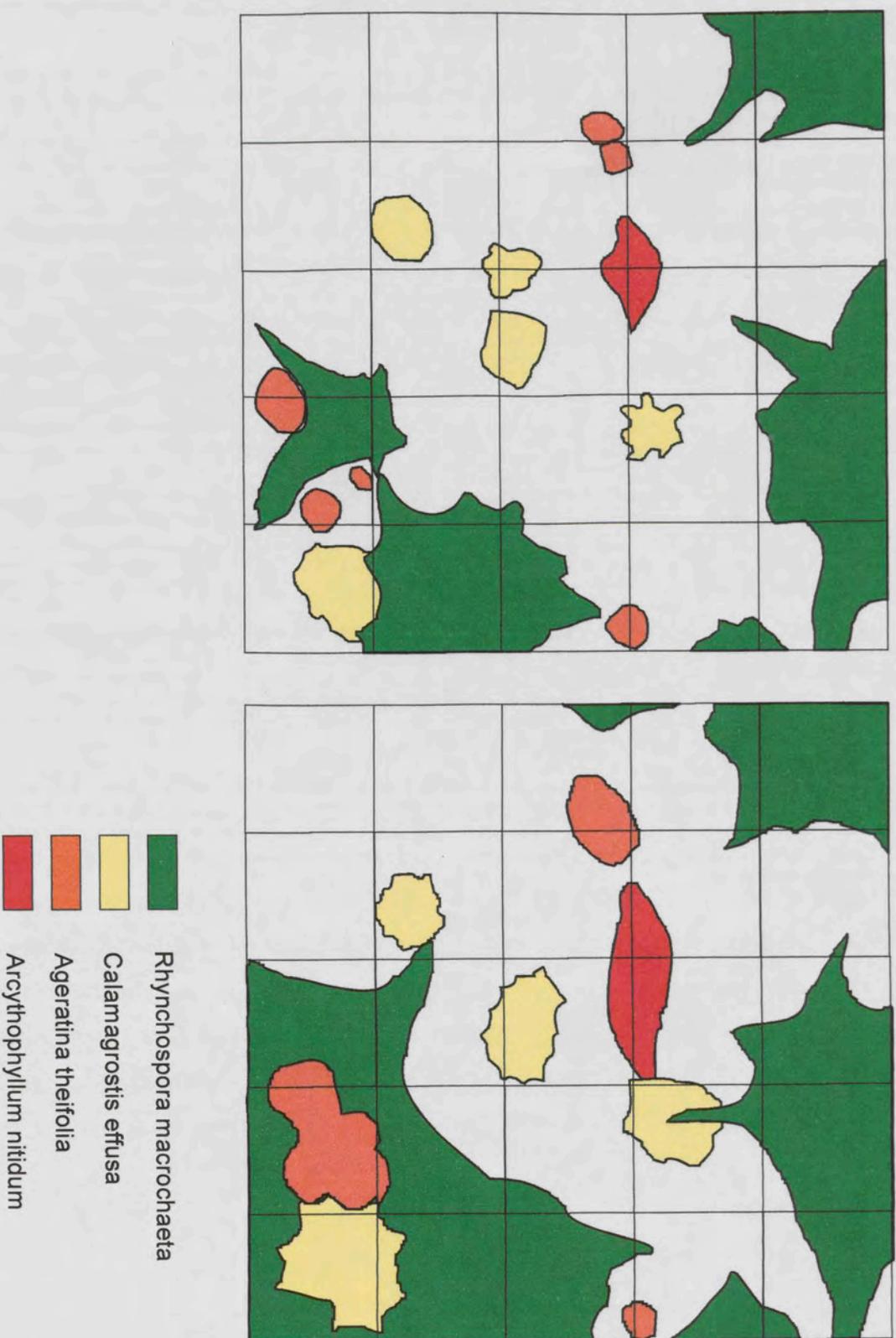


Figura 48. Cobertura en cuadrantes fijos de regeneración. Sector III

## 6. DISCUSION

### 6.1. EL MODELO:

En el estadio So (Fig. 20) el primer aspecto a tener en cuenta en el análisis del modelo propuesto son las condiciones iniciales de la vegetación antes de la quema, las características del sitio, la naturaleza del disturbio (en este caso la severidad de la quema) y las estrategias de historias de vida de las especies, especialmente su forma de crecimiento. Estos factores determinan múltiples vías de sucesión que siguen a un disturbio (Morgan & Neuenschwander, 1985). La probabilidad de que la flora inicial incluya una especie en particular depende de las condiciones ambientales (los fuegos ocurren en la época seca), de la vegetación existente, el conjunto de historias de vida y del azar (proceso inicial de lluvia de semillas como proceso estocástico).

Aquellos propágulos -semillas, estructuras reproductivas vegetativas, plántulas (sensu Harper, 1977), que sobreviven al disturbio o son diseminados de los alrededores; conforman lo que podemos llamar el potencial de regeneración, la flora inicial, o las especies disponibles para colonizar el sitio después de la quema. Las especies en el sitio pueden ser: bancos de semillas, bancos de brotes o retoños principalmente de raíces en las primeras etapas de regeneración, coronas de retoños en arbustos.

En esta fase el aspecto más importante en las estrategias de historia de vida de las plantas es el pool de propágulos el cual puede ser dormante o disponible (Moore & Noble, 1990).

La mayor influencia posterior a la quema son las condiciones ambientales. Principalmente las fluctuaciones de temperatura en la época seca, las altas temperaturas en el día y las bajas temperaturas de noche producen heladas convirtiéndose en el “cuello de botella” ambiental para la germinación y establecimiento de las plántulas.



(a)



(b)



(c)

**Figura 49.** Pulso inicial de regeneración (estadio So), 51 días después de la quema. Las especies que primero regeneran son *Rhynchospora macrochaeta*, *Calamagrostis effusa* y *Ageratina theifolia* (Foto b en el recuadro)



a). 189 días después de la quema



b). 242 días después de la quema



c). 222 días después de la quema

**Figura 50.** Regeneración reproductiva de especies gramíneas. ( a y b ) *Rhynchospora macrochaeta* ( c ) *Calamagrostis planifolia*



(a)



(b)



(c)

**Figura 51.** Regeneración reproductiva un año después de la quema. ( a ) Plántulas de *Espeletia grandiflora* y *Paepallanthus sp.* ( b ) Plántulas de *Espeletia grandiflora*, *Paepallanthus sp.*, *Rhynchospora sp.* ( c ) Juveniles de *Paepallanthus sp.*

Inmediatamente después del disturbio hay un pulso inicial de reclutamiento o rebrote bajo condiciones de poca competencia por espacio y recursos, pero en condiciones climáticas adversas (Figuras 49 a, b, c). En la fase de sobrevivencia un banco de rizomas y retoños determinan la conformación del estadio S1: especies  $\Delta I + \Delta T$ . Después de la quema toma mucha importancia la reproducción vegetativa, de esta manera se estimula la producción de un banco de brotes o retoños provenientes de xilopodios (tuberosidad radical con agua de reserva), raíces, tuberculoides y tallos. Es muy importante tener en cuenta los sistemas de raíces en el análisis de las estrategias reproductivas vegetativas para comprender las historias de vida y sus atributos vitales en los patrones de sucesión-regeneración y en general para entender la estructura de la vegetación, tal como lo han señalado Sierra & Mora-Osejo (1994). Otra forma de asegurar la permanencia de las especies es a través de un banco de plántulas, aunque el fuego puede eliminarlo y solo posteriormente se va a manifestar un banco de plántulas producto del banco de semillas, cuando las condiciones climáticas sean adecuadas para la germinación e implantación.

La sobrevivencia de todos los propágulos debe enfrentarse al “cuello de botella” de las condiciones ambientales de la época seca. El éxito de las especies en esta fase es tener reservas de agua en los tallos, raíces, xilopodios, rizomas, tuberculoides. En el estadio S1 ( $\Delta I + \Delta T$ ) la sobrevivencia en la época seca se expresa del banco de brotes o retoños; principalmente *Rhynchospora macrochaeta*, *Calamagrostis effusa*, *Ageratina theifolia*. A pesar de que la lluvia de semillas es un proceso que opera continuamente aún no se manifiesta dadas las condiciones de rigor de la época seca (altas temperaturas en el suelo durante el día y temperaturas bajo cero grados al amanecer). La lluvia de semillas es un factor importante en el potencial de regeneración y puede llegar por dispersión local o por dispersión a distancias considerables principalmente por viento (anemocoria) y animales (zoocoria). La dispersión se considera como un evento de expansión o incremento de las poblaciones con especies invasoras en un área nueva y como parte de un proceso en el cual la población se mantiene por sí misma dentro de un hábitat con vegetación ya establecida (Simpson et al. 1989).

En general la composición de especies inmediatamente después de un disturbio depende de los propágulos, los cuales se han dispersado in-situ o ex-situ; o han persistido a través de disturbios en el sitio o de retoños vegetativos de organos sobrevivientes al disturbio (Noble & Slatyer, 1980).

Con la llegada de las lluvias el pulso de regeneración aumenta y se consolidan las especies V(+D)T, los diferentes tipos de arbustos, y se manifiestan las especies pioneras en diferentes secuencias de llegada DI + DT; en general, las especies D por ser altamente dispersadas tienen ventajas en cualquier tipo de disturbio y conforman el conjunto de especies pioneras de la sucesión. Las fuertes lluvias sobre el suelo desnudo barren los bancos superficiales de semillas y se constituye otro cuello de botella para el establecimiento de las plántulas. Mucho más crítico en áreas de pendiente en donde la regeneración reproductiva está más afectada y predomina la reproducción vegetativa.

Los bancos de semillas pueden contribuir significativamente a la regeneración post-quema. Las semillas pueden estar dormantes en el sitio por muchos años. En algunos casos la germinación y regeneración por plántulas es muy importante como en el caso de *Rhynchospora macrochaeta* y *Paepalanthus alpinus*. Estas dos especies tienen las dos estrategias reproductivas pero en *R. macrochaeta* es extraordinaria la regeneración vegetativa por rizomas y en *P. alpinus* es extraordinaria la regeneración reproductiva (Figuras 50 – 51).



**Figura 52.** Corona de retoños *Bucquetia glutinosa*. 125 días después de la quema.



**Figura 53.** Corona de retoños de *Arcytophyllum nitidum*. 102 y 209 días después de la quema.



**Figura 54.** Corona de retoños de *Araujo abietina*. 312 días después de la quema.



**Figura 55.** Corona de retoños de *Macleania rupestris*. 96 días después de la quema. Nótese los tuberculoides de esta especie



**Figura 56.** Corona de retoños de *Clethra fimbriata*. 223 días después de la quema.



**Figura 57.** Corona de retoños de *Vaccinum floribundum*. 96 días después de la quema

Algunas semillas están específicamente adaptadas a yacer dormantes hasta que son estimuladas a germinar por el calor del fuego o por los cambios en el ambiente post-quema que permiten altas temperaturas en el suelo desnudo del páramo este es el caso posiblemente de *Paepalanthus alpinus*. Estudios ecofisiológicos de la germinación nos ayudarían a comprender muchos problemas de la regeneración reproductiva después de disturbios. La heterogeneidad del páramo y la diversidad de formas de crecimiento dejan a menudo pequeñas islas no quemadas o solamente parcialmente consumidas. La composición del banco de semillas, de plántulas y de retoños en tales micrositios puede ser muy diferente de aquellos sitios más severamente quemados. Estos micrositios pueden ser una fuente de origen de una reproducción vegetativa más dinámica hacia las áreas totalmente quemadas.

Los arbustos que producen una corona de retoños son abundantes y vigorosos (Figuras 52 –57), particularmente los arbustos bajos. Producir una corona de retoños es una de las más importante adaptaciones a todo tipo de disturbios, principalmente en ecosistemas pirófilos como las sabanas tropicales y los ecosistemas mediterráneos. El potencial de retoños es una función de la edad y vitalidad de los arbustos (Naveh, 1975). Así, los retoños en el pulso de regeneración dependen de la presencia de arbustos vigorosos antes de la quema. Muchas especies de arbustos regeneran de más de una fuente de propágulos, algunas especies pueden establecerse de una corona de retoños o de semillas dispersadas por el viento.



**Figura 58.** Fecas de *Turdus fuscater* principal dispesor de semillas en las áreas del páramo.



**Figura 59.** Plántulas de *Macleania rupestris* proveniente de fecas de aves (Foto tomada 203 días después de la quema)

Los propágulos pueden ser diseminados de áreas adyacentes a la quema por el viento, animales (Figuras 58 y 59) (en la región de estudio *Turdus fuscater* es el principal dispersor de semillas), agua (por escorrentía superficial). La importancia de la migración varía con la disponibilidad de vectores y con la proximidad de plantas con frutos en las áreas no quemadas de los bordes o de áreas alejadas. Estos factores dependen altamente de la topografía y del azar. Por consiguiente la presencia de algunas especies es altamente impredecible.

El estudio de los mecanismos de dispersión, como parte de la historia de vida de las especies, es tal vez uno de los aspectos más importantes en el entendimiento de la sucesión (Brown 1992). Por ejemplo arbustos que tienen mecanismos de dispersión de sus semillas por el viento, en ecosistemas de la zona templada (Morgan & Neuenschwander, 1985) dependen altamente de la capacidad de regenerar por retoños después de la quema. Para el páramo los arbustos de *Compositae*, que son dispersados por el viento, tienen gran diversidad de estrategias reproductivas vegetativas: xilopodios, corona de retoños, retoños de raíces y gran variabilidad en la forma de crecimiento.

El crecimiento y las interacciones bióticas en el estadio S3 - S4 son resultado de las características de las historias de vida de las especies. En esta fase aparece mucho más claro el modelo de facilitación (Connell & Slatyer, 1977); la presencia de especies ya regeneradas facilita la llegada de otras especies al cambiar las condiciones microclimáticas principalmente para las especies **DT** y **DR**.



**Figura 60.** Retoño de *Arcytophyllum nitidum* y *Rynchospora macrochaeta*. 228 días después de la quema.



**Figura 61.** Colonización de *Rynchospora macrochaeta* dentro de una corona de retoños de *Arcytophyllum nitidum*.

El modelo de competencia de Tilman (1985) es evidente principalmente para *Rhynchospora macrochaeta* y *Calamagrostis effusa*. La primera especie tiene un extraordinario impulso de regeneración sin competencia después de la quema, pero posteriormente cuando las macollas de la segunda especie se desarrollan y cubren el suelo disminuye la abundancia de la primera. Como señala Tilman (op. cit.) “un competidor superior para un recurso es un competidor inferior para otro”. Este es un ejemplo de cómo la competencia por recursos (en este caso espacio) entre individuos ocurre y de cómo las interacciones competitivas pueden cambiar a través del tiempo. Las plantas alteran su ambiente de tal forma que la disponibilidad relativa de recursos cambia modificando el criterio para el éxito competitivo (Huston & Smith, 1987). Otro interesante aspecto de analizar en este caso es el éxito en el crecimiento competitivo inicial de las especies del páramo en condiciones de estrés y sus estrategias de historia de vida como la forma de crecimiento, tamaño, período de vida y la amplia dispersión de semillas (Figuras 60–61)

Una vez desarrolladas las especies  $\Delta T$  y  $V(+D)T$ , el modelo de tolerancia (Connell & Slatyer, 1977) es el más adecuado. Estas especies crecen hasta la madurez y persisten juntas en el sitio pues ellas pueden crecer con bajos niveles de recursos y no compiten.

En ausencia de disturbios posteriormente las especies de larga vida y aquellas que pueden regenerar en presencia de sus propios adultos llegarán a ser finalmente las dominantes: *Calamagrostis effusa*, *Espeletia grandiflora*, *Arcytophyllum nitidum*, estas especies pueden conformar 3 grupos funcionales de especies en las etapas más maduras de la sucesión.

Los rasgos competitivos de historias de vida que confieren éxito a las especies como *Rhynchospora macrochaeta*, además de su tolerancia al estrés, en las etapas iniciales de sucesión son su capacidad de crecimiento sin competencia y el éxito de *Calamagrostis effusa*, es su capacidad de ocupar posteriormente el espacio dado por su forma de crecimiento en macolla.

Los cambios en la capacidad competitiva de las plantas y sus mecanismos de dispersión sugieren un patrón de reemplazamiento de especies (Fig.36) que puede ser discutido en

términos de las características de selección o estrategias r -K. Las especies  $\Delta I$  y  $DI$  tienen un alto r y bajo K; las especies  $\Delta T$  y  $V(+D)T$  tienen un alto r y alto K y las especies  $DT$  y  $DR$  tiene un bajo r y alto K. Esta generalización solo nos sirve para poder estudiar mejor las estrategias de las especies en comparación a cada uno de los otros grupos y tener en cuenta en vez de número de individuos la regeneración de la biomasa y la ocupación del espacio y pensar otros modelos de sucesión como el de Lotka - Volterra (Huston & Smith, 1987)

## 6.2. COMPARACIÓN CON OTROS MODELOS:

El modelo de Huston & Smith (1987) correlaciona rasgos de historias de vida durante el proceso de cambio de especies en las secuencias sucesionales. En este sentido, tiene en común con el modelo de Noble y Slatyer (1980) que está basado en rasgos de historias de vida de especies con unidades de agregación a nivel poblacional. Ambos modelos son de complejidad baja, pero mientras que el modelo de Noble y Slatyer es fácilmente manejable el de Huston y Smith no lo es (Moore & Noble, 1990).

La secuencia sucesional que Huston & Smith (1987) llaman reemplazamiento sucesional implica picos sucesionales y declinación de abundancias de diferentes especies. En la sucesión regeneración estudiada en el presente trabajo y siguiendo el modelo de Noble & Slatyer (1980) es posible encontrar una secuencia sucesional de reemplazo en las primeras etapas de regeneración sucesión (aproximadamente de 12 a 16 meses) a una escala local; y posteriormente a una escala de parches en donde se pueden abrir nuevos claros de colonización. La escala aquí es un factor muy importante posiblemente picos de abundancia se alcanzan en las primeras etapas de sucesión a una escala amplia pero después los mismos picos se pueden presentar a otra escala. esto plantea un aspecto muy importante que es la escala del disturbio. Los mismos procesos dinámicos cambian de escala con el tiempo.

Las especies con atributos vitales como  $\Delta T$ , principalmente las gramíneas, compiten entre si, este es el caso más evidente para especies como: *Rhynchospora macrochaeta* y *Calamagrostis effusa*, estas dos especies siguen el patrón de secuencia sucesional de Huston

& Smith. Es interesante resaltar aquí, que este patrón se presenta cuando los rasgos de historias de vida están inversamente correlacionados. Una especie aumenta su crecimiento rápidamente después del disturbio y la otra regenera lentamente. *Rhynchospora macrochaeta*, en condiciones sin competencia, invierte todo en fotosíntesis para producir biomasa asimilatoria y no se reproduce, mientras *Calamagrostis effusa* se reproduce y no es tan rápida en su producción de biomasa asimilatoria. Como *C. Effusa*, llega a ser la especie de gramínea dominante del estrato herbáceo, la relación de esta especie con otras gramíneas como *Festuca dolichophylla*, *Danthonia secundiflora*, *C. Planifolia* es similar con la secuencia sucesional de reemplazo, esto ayuda a explicar que solo con disturbios permanentes esta especies pueden mantener abundancias altas, de lo contrario sus abundancias siempre serán bajas por la competencia de *C. Effusa*.

El patrón de divergencia:

Si tenemos en cuenta las coberturas y observaciones cualitativas y cuantitativas en este trabajo, el patrón de divergencia implica inicialmente abundancias similares, seguido por el aumento progresivo de la dominancia de algunas especies y reducción o desaparición de otras. Este patrón se encuentra en las especies  $\Delta T$  y  $\Delta I - DI$ . Las especies  $\Delta T$  van aumentando progresivamente su biomasa y las especies  $\Delta I$  y  $DI$  se instalan pero van desapareciendo en la medida que cumplen su ciclo de vida, son especies de ciclo corto e intolerantes a otras especies. Se requieren grandes espacios permanentemente disturbados para mantener sus abundancias. Aquí en este caso no se puede aducir competencia por recursos, sino que una vez eliminada por el fuego la vegetación las especies  $\Delta I$  y  $DI$  ocupan espacios libres ricos en nutrientes en donde cumplen su ciclo rápidamente. En el modelo de Huston y Smith podría explicarse la divergencia como una especie altamente competidora con una especie poco competidora, De todas maneras en ambos casos son rasgos de historias de vida los que operan en las especies.

El patrón de convergencia:

Este patrón significa estabilización en la coexistencia de abundancias similares, pero las cuales se originaron de abundancias muy diferentes, se puede presentar en algunas especies  $\Delta T$  y  $VT$ . Por ejemplo *Rhynchospora macrochaeta* y *Arcytophyllum nitidum*.

*R. macrochaeta* empieza a desarrollarse en condiciones sin competencia y mantiene una altas abundancias inicialmente, los arbustos  $VT$  se desarrollan muy lentamente, pero posteriormente pueden igualar su biomasa; sin embargo, esto solo es posible cuando 3 especies (junto con *Calamagrostis effusa*) entran a influirse mutuamente para producir un resultado. El modelo de convergencia, en condiciones naturales, tiene una influencia de multiespecies interactuando con interacciones parciales y totales entre especies  $\Delta T$  y una interacción débil con especies  $VT$ . Este patrón también se puede encontrar entre *R. macrochaeta* y otras gramíneas que una vez avanzada la sucesión mantienen bajas abundancias, posiblemente por competencia por espacio o por nutrientes. La forma de crecimiento es una característica importante en el análisis de las tasas de regeneración iniciales.

En páramos poco disturbados la dominancia de rosetas de *Espeletia* y de *Calamagrostis effusa*, puede llegar a una convergencia en sus coberturas, una en el estrato herbáceo y la otra en el estrato arbustivo. El desarrollo natural tiende a una colonización amplia por parte de las rosetas en una matriz continua de gramínoideas en macolla. En la transición entre el subpáramo y páramo propiamente dicho la mezcla de arbustos juega un papel importante en la conformación de las comunidades. Macollas, rosetas y arbustos son las formas de crecimiento que dominan los patrones sucesionales.

El patrón de supresión total:

Este patrón implica la inmediata y total dominancia de unas especies, sobre especies que no alcanzan abundancias significativas. Se puede presentar en las especies con atributos vitales  $\Delta T$  y  $DI$ . Aunque puede ser inicialmente más por factores ambientales que de competencia. Las especies pioneras se desarrollan rápidamente cuando encuentran espacios libres ricos en nutrientes, posteriormente cuando avanza la sucesión son eliminadas por

espacio o por disminución en los nutrientes. Muchas especies pioneras de ciclo corto son eliminadas rápidamente, estas especies dispersadas por el viento colonizan rápidamente espacios, pero posteriormente no encuentran sitios aptos para su desarrollo.

#### El patrón de reemplazamiento pseudocíclico

Implica la mayor o menor aparición cíclica de especies tempranas. En las sucesiones regeneraciones después de disturbios por fuego, este patrón se puede presentar a pequeñas escalas de disturbio y a escalas de tiempo en las cuales se pueda evidenciar esta aparición cíclica de especies. Posiblemente la relación con disturbios naturales de pequeña escala pueden dar este patrón. De todas maneras el modelo de Huston y Smith, no presupone disturbios posteriores, sino una dinámica sucesional autogénica de pocas especies después de un disturbio. En los páramos la dinámica de microclaros por disturbios por animales generan microparches sucesionales en los cuales se pueden presentar dinámicas especiales dadas por especies colonizadoras con dispersión por el viento y de especies con bancos de semillas como *Espeletia*, *Paepallanthus*, *Oreobulus* etc.

Tilman (1985) considera que el arreglo de especies a lo largo de un eje de recursos puede explicar patrones sucesionales y considera que un cambio en los recursos causará un cambio simultáneo en la dominancia de las especies. Este es el caso para *Rhynchospora macrochaeta* y las especies **D**. Tilman observó que la trayectoria sucesional de los recursos implica el decrecimiento e incremento de 2 nutrientes limitantes. Tal trayectoria en la cual dos recursos limitantes están inversamente correlacionados, resultará en una sucesión secuencial (Huston & Smith, 1987); siempre y cuando la dinámica de la competencia sea mas rápida que la dinámica de la trayectoria de recursos (Mc Cook, 1994).

Después de una quema el suelo queda enriquecido con fósforo y potasio, hay un fuerte aporte de estos nutrientes que son asimilados rápidamente por especies con raíces no tan profundas como las gramíneas y por especies pioneras. Las tasas fotosintéticas altas y en condiciones nutricionales adecuadas hacen que algunas especies graminoides tengan altas

abundancias. Desafortunadamente para este trabajo no se pueden demostrar relaciones especies- nutrientes, pero es evidente que en las primeras fases sucesionales el crecimiento grande de algunas especies está relacionado por ausencia de competencia por espacio y tasas mayores de asimilación de nutrientes y de fotosíntesis y capacidad de almacenamiento de agua para cumplir estas funciones en condiciones de estrés. Los niveles de recursos después de una quema aumentan notoriamente pero solo para aquellas especies que pueden tener reservas de agua en sus raíces, o tener xilopodios u otros organos de almacenamiento.

El modelo de Clements tiene dos aspectos claros que se pueden aplicar en el presente trabajo: Facilitación y reacción. La facilitación de Clements equivale a la vía de facilitación de Connell & Slatyer, y se presenta principalmente en etapas avanzadas de sucesión-regeneración principalmente se inicia en los estadios  $S_3$  y  $S_4$ , en los cuales una especie facilitan la instalación de otras, es el caso de las especies **DR**, que requieren condiciones especiales para su desarrollo.

En las sucesiones regeneraciones como la estudiada no hay una colonización inicial de plantas pioneras, como el caso de las sucesiones secundarias, sino un pulso inicial de regeneración de especies que provienen de un banco de retoños; por consiguiente, el desarrollo lento de estas especies no facilita la instalación de otras, solo posteriormente en mejores condiciones bióticas y ambientales y dentro del mecanismo de reacción son favorecidas estas especies como *Relbunium hipocarpicum*, *Nertera granatensis*. En la sucesión individualística o estocástica de Gleason – Egler & Drury & Nisbet se hace énfasis en la **composición florística inicial**. Es indudable que para las sucesiones regeneraciones después de fuegos la composición florística inicial es un factor preponderante: el método de arribo o persistencia en el sitio (primer atributo vital en el modelo de Noble y Slatyer). Las especies que conforman el pulso inicial de regeneración son especies que tiene un banco de retoños y posteriormente las especies que llegan dispersadas de los alrededores, primero con dispersión anemócora y posteriormente dispersión ornitócora.

En este modelo la sucesión es vista como la consecuencia de diferentes tasas de crecimiento de diferentes especies que están inicialmente presentes en un sitio. Esta visión implica que la aparición de una secuencia de especies es debida al rápido crecimiento de algunas especies que eclipsan el crecimiento de otras que dominan posteriormente, debido a su tamaño, longevidad y otros rasgos de historias de vida. Egler establece categóricamente que cualquier trayectoria sucesional real implica procesos tanto de relevo florístico composición florística inicial.

Los patrones sucesionales, descritos en el presente trabajo, están dominados por especies que tienen diferentes formas de crecimiento y por consiguiente diferentes tasas de crecimiento; de las cuales las más importantes son las gramínoideas tipo macolla ( $\Delta T$ ) y los arbustos ( $VT$ ), los cuales tienen secuencias temporales diferentes.

El modelo de Drury & Nisbet(1973) tiene un enfoque parecido pues también está basado en historias de vida. Si diferentes estrategias de historias de vida son generalmente excluyentes entonces “mucho del fenómeno de la sucesión se puede entender como consecuencia del crecimiento diferencial, supervivencia diferencial (y quizás diferencial capacidad de colonización) de las especies adaptadas a crecer en diferentes puntos de un gradiente ambiental”.

En el modelo de Grime (1979), los cambios observados durante la sucesión alteran el ambiente desde alto disturbio – bajo estrés (altos recursos). En esta fase en las sucesiones regeneraciones después de fuego las especies están inicialmente sometidas a altos disturbios como fuerte insolación en el día y bajas temperaturas en la noche, pero el estrés por la ausencia de recursos es bajo pues se encuentran nutrientes disponibles principalmente para las especies con reservas de agua. Se inicia una colonización por dispersión de semillas de plantas ruderales o pioneras.

Las especies adaptadas a la alta montaña han evolucionado en condiciones de estrés, por consiguiente podemos encontrar especies competidoras (por ejemplo, *Rhynchospora*

*macrochaeta*) para las cuales después de un disturbio por fuego, pueden estar en condiciones de bajo disturbio y bajo estrés y especies tolerantes al estrés con bajo disturbio y alto estrés. Es por esto que se pueden encontrar patrones mezclados con diferentes estrategias de las plantas.

Muchos de los modelos propuestos se ajustan más al análisis de sucesiones secundarias que a modelos de sucesiones regeneraciones; sin embargo, lo que cambian son los mecanismos de dispersión de semillas por regeneraciones vegetativas. Es el caso de los modelos propuestos por Connell & Slatyer (1977) en su modelo de las tres vías o trayectorias.

La vía o trayectoria 1: se caracteriza por la facilitación obligada de las especies tempranas; las especies tardías son inicialmente incapaces de colonizar el espacio. La sucesión resulta, entonces, de un cambio absoluto en el reclutamiento exitoso de las especies tempranas y tardías; las especies tempranas no pueden persistir y las especies tardías son inicialmente excluidas. Esta vía no es aplicable a sucesiones regeneraciones en el páramo puesto que la dinámica de la colonización en la época seca excluye especies tempranas, posiblemente hay abundante dispersión de semillas de pioneras de los alrededores pero no se pueden instalar y las condiciones de la época seca no permiten su germinación.

En la vía o trayectoria 2: y 3: Las especies colonizadoras tempranas no tienen capacidad exclusiva para colonizar un espacio descubierto; sino que, cualquier especie puede ser viable para colonizar. En la trayectoria 2: Las especies tardías no son afectadas por la presencia de especies tempranas y la sucesión resulta de la pérdida de la capacidad de reclutamiento de las especies tempranas y la tolerancia al cambio de condiciones de las especies tardías.

En las sucesiones regeneraciones como la estudiada en el presente trabajo el ambiente inicial después de la quema, en la época seca, solo es favorable para especies que pueden desarrollar un "pool" de propágulos vegetativos. Estas especies son principalmente *Rhynchospora macrochaeta*, *Calamagrostis effusa* y *Ageratina theifolia*. Si consideramos a

*R. macrochaeta* como una especie “retoñadora temprana” y a *C. effusa* como “retoñadora tardía”. Esta última especie crece hasta la madurez y como su abundancia siempre es mayor, ocupa más espacio y va disminuyendo la abundancia de la primera

En la trayectoria 3: Las modificaciones del ambiente no son apropiadas para el reclutamiento de las especies tardías, y posteriormente como los individuos colonizadores iniciales persisten o regeneran vegetativamente, ellos evitan la sucesión. En consecuencia los atributos vitales de las especies pueden variar de acuerdo a las circunstancias en las cuales se encuentran. El cambio más común se presenta en el segundo grupo de atributos vitales; algunas especies pueden pasar de T a I o de I a T según las condiciones ecológicas. Por ejemplo, en las primeras fase se sucesión regeneración la especie *Rhynchospora macrochaeta* al ser eliminada la competencia por el fuego y no tener competencia epígea domina en cobertura y en consecuencia es una especie T, pero posteriormente al aumentar el dominio de las gramíneas es una especie I.

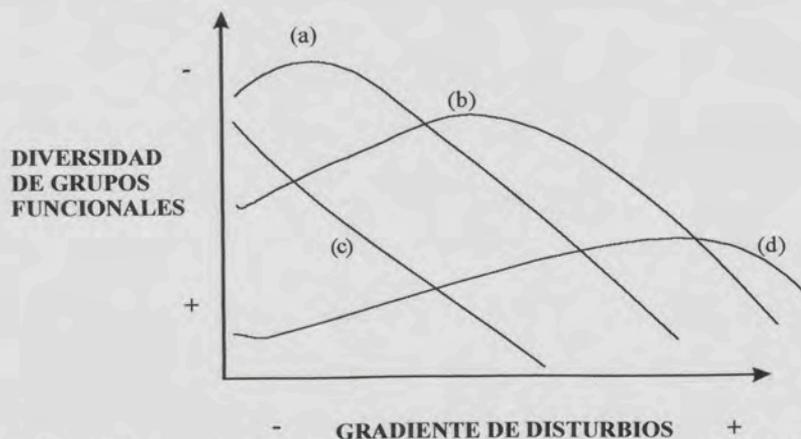
### 6.3. DISTURBIOS CONTINUOS Y ATRIBUTOS VITALES

La interacción entre disturbios continuos y recurrentes es importante en la comprensión de los patrones de sucesión - regeneración. En disturbios continuos por pastoreo de ganado las especies D y  $\Delta$  llegarán a estar localmente extintas, por la muerte de los adultos el pool de propágulos se va perdiendo. Especies que podemos clasificar como T en una situación sin pastoreo pueden pasar a I en una situación con pastoreo. En el caso de *Espeletia* con disturbios recurrentes por fuego (quemadas cada 5-10 años) la especie tiene los atributos vitales  $\Delta + T$ , si la frecuencia de fuegos aumenta (fuegos cada uno o dos años) la mortalidad de individuos en las clases de tamaño de 40 -60 cms aumenta pasando esta especie de T a I y perdiendo el atributo vital U (no afectada, de atributo vital  $\Delta$ ) y quedando sólo con los atributos vitales D(+S); posteriormente, el pisoteo continuo del ganado hace que se pierda el mecanismo S (banco de semillas en el suelo) los propágulos D no pueden implantarse y los adultos que van quedando dispersos en el paisaje van disminuyendo sus poblaciones hasta quedar localmente extinta (Figura 63). Para el caso de

*Calamagrostis effusa* y otras macollas densas un régimen de disturbios continuo por herbivoría y pisoteo fragmenta las macollas (véase Verweij, 1995) perdiéndose los atributos vitales de las especies y permitiendo que especies con el mecanismo D invadan el sitio al ser eliminada toda la competencia.

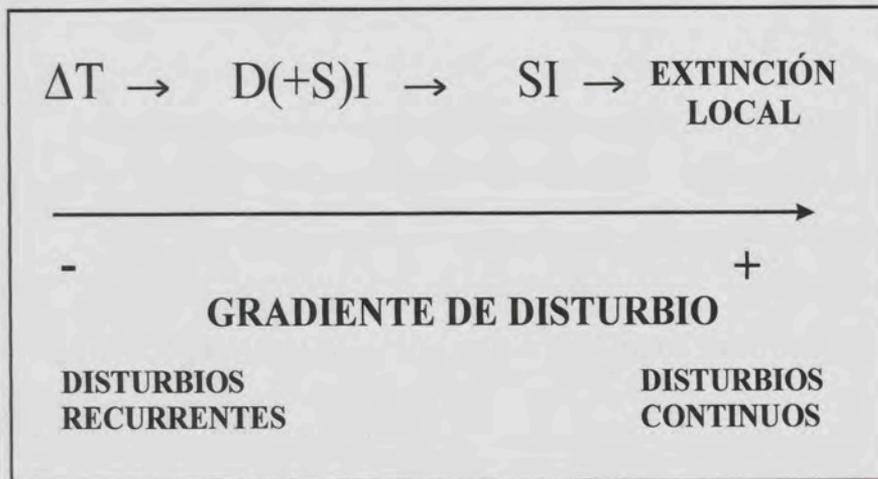
En síntesis, con un incremento severo del disturbio los adultos de especies con atributos vitales como los de poseer un banco de semillas (S) y ser no afectadas (U) pueden perder su capacidad de persistir a través del disturbio y con disturbios de mayor intensidad el banco de semillas (S) se puede destruir y perder. En general las especies altamente dispersadas (D) tendrán las mayores ventajas en los disturbios, estas son las especies pioneras, las cuales son las que terminan ocupando el sitio de las especies nativas.

En un gradiente de disturbios se conforman diferentes patrones de especies que reflejan grupos funcionales con determinados atributos vitales, formas de crecimiento y parecidas estrategias en sus historias de vida. La figura 62 presenta un modelo preliminar de grupos funcionales de especies en respuesta al disturbio, (Vargas-Rios, en prep).



**Figura 62.** Diversidad de grupos funcionales en relación con gradientes de disturbio.

- (a) Rosetas policárpicas tipo *Espeletia*
- (b) Macollas grandes tipo *Calamagrostis*
- (c) Arbustos tipo *Hypericum*
- (d) Rosetas sesiles tipo *Hipochaeris*  
Macollas pequeñas tipo *Agrostis* y *Cyperacea*  
Hierbas ruderales competitivas



**Figura 63.** Secuencia de pérdida de atributos vitales al aumentar el disturbio. Esta secuencia la siguen grupos tipo *Espeletia*

Estas diferentes modificaciones de los atributos vitales de las especies van conformando diferentes patrones sucesionales que dependen del régimen local de disturbios, el cual junto con la heterogeneidad local conforma mosaicos de vegetación que son los que en últimas conforman los patrones de paisaje.

Grandes áreas en los páramos (Verweij, 1995) tienen diferentes historias de quemas y pastoreo y conforman una dinámica especial de la vegetación.

En el páramo por ser un medio ambiente altamente heterogéneo por su geomorfología, y por poseer un mosaico de comunidades vegetales es interesante saber, como lo proponen Turner & Bratton (1987). ¿Cómo los disturbios se mueven a través del paisaje?. ¿Cómo la heterogeneidad del paisaje influencia la propagación del disturbio? ¿Los efectos varían con el tiempo del disturbio o con el tipo de paisaje? ¿Cómo el tamaño o forma de los parches influyen el proceso? Estas preguntas son fundamentales para la comprensión de los regímenes de disturbios que actualmente se presentan en los páramos.

#### 6.4. EL PARAMO COMO ECOSISTEMA.

En el páramo las condiciones ambientales son drásticas y por consiguiente predomina un tipo de selección abiótica. Un conjunto de factores climáticos, edafológicos y geomorfológicos condicionan la presencia de los organismos que han logrado adaptarse a estos ambientes. Para estudiar el impacto que generan los disturbios naturales y antrópicos sobre el ecosistema es importante comprender primero los factores que lo han modelado.

Las principales características de los páramos son: La posición orográfica que, junto con la intensidad y distribución de las precipitaciones, condiciona la presencia de páramos atmosféricamente húmedos y atmosféricamente secos (Lauer, 1979; Cleef, 1981; Sturm & Rangel, 1985). La presencia de un régimen isotérmico anual y alternancia térmica diaria por debajo de cero grados, lo cual produce heladas, principalmente en la época seca en las áreas de subpáramo y páramo propiamente dicho en donde los días con temperaturas por debajo de cero grados son entre 60 y 150 (Rangel, 1989). Estos factores junto con las bajas temperaturas en el suelo y la alta radiación solar de las montañas tropicales son los principales limitantes ecológicos para las plantas. Vientos fuertes producen un efecto desecante en la vegetación. La presión atmosférica es baja y en consecuencia existen bajos niveles en la concentración de oxígeno. Los suelos son humíferos con predominio de inceptisoles y entisoles (Malagón, 1982), con gran capacidad de almacenamiento de agua (Schnetter et al. 1976) y pH ácido produciendo sequedad fisiológica en las plantas. Se presentan cambios rápidos de insolación produciendo una rápida absorción y pérdida de calor.

La mayoría del páramo como región se encuentra, en lo que denominan los geomorfólogos, el piso del modelado glaciario heredado, en el cual se encuentran turberas, pantanos y lagos; en este piso es muy fácil que ocurran procesos de solifluxión, erosión hídrica y reptación (Flórez, 1989).

Los anteriores factores han producido una vegetación con biomasa relativamente baja, crecimiento lento, productividad primaria baja, descomposición lenta de la materia orgánica, acumulación de necromasa en pie. Los bancos de semillas son superficiales y fácilmente degradables. Todos estos factores hacen que los procesos de sucesión-regeneración sean lentos.

Las formas de crecimiento dominantes, principalmente una matriz continua de macollas en el estrato herbáceo con gran cantidad de necromasa en pie y unos períodos secos con fuerte insolación y vientos locales son los factores más importantes que facilitan la iniciación natural y utilización antrópica del fuego y su fácil propagación. Las quemadas que ocurren en el páramo destruyen casi totalmente la fitomasa epígea; solo pequeñas plantas rasantes no se queman dependiendo de la severidad e intensidad del fuego.

## 7. CONCLUSIONES

1. La sucesión- regeneración del páramo después de un disturbio por fuego sigue cuatro patrones caracterizados por especies con atributos vitales semejantes en cada estadio; así:

S1:  $\Delta I + \Delta T$

S2:  $\Delta T + V(+D)T$

S3:  $\Delta T + V(+D)T + DI + DT$

S4:  $\Delta T + V(+D)T + DT + DR$ .

2. Las especies  $\Delta I$  y  $DI$  desaparecen del proceso por intolerantes a la competencia.

3. Las especies más importantes que continúan todo el proceso de sucesión-regeneración son las que tienen los atributos vitales  $\Delta T$  y  $V(+D)T$ , estas especies conforman la estructura básica de la comunidad, otras especies como  $DT$  y  $DR$  aparecen posteriormente y se instalan en la comunidad.

4. Los atributos vitales más importantes son indudablemente la condición retoñadora de las plantas con atributos  $\Delta T$  y  $V(+D)T$ , es decir las especies no afectadas por el fuego y tolerantes y las especies arbustivas con mecanismos de regeneración por retoños y tolerantes.

5. El potencial de regeneración se expresa en secuencia de importancia como: a. Bancos de retoños, b. lluvia de semillas y c. bancos de semillas.

6. Las estrategias de las plantas forman un continuum multidimensional que resulta en diferentes jeraquías de adaptación relativa a cada conjunto diferente de condiciones.

7. Las especies que tienen pulsos de regeneración reproductiva mantienen poblaciones bastante abundantes; por ejemplo, gramínoides y *Espeletia*, *Paepallanthus*. La eliminación de la necromasa de gramínoides dispara la germinación de otras especies.

8. La unión del primer atributo vital (forma de arribo mas persistencia) con la forma de crecimiento fue un gran acierto en la interpretación inicial de la sucesión y su desarrollo futuro.

9. En las sucesiones regeneraciones en páramo los factores ambientales de la época seca marcan el desarrollo de muchas de las especies y su fuente de propágulos.

10. Hay una relación entre los tipos de atributos vitales y el tipo dispersión de semillas. Uno de los aportes de este trabajo es la demostración de la relación entre grupos de atributos vitales y sus mecanismos de dispersión.

11. Las tasas de regeneración son lentas para formas de crecimiento como los diferentes tipos de arbustos.

12. La historia de vida y la competencia de las especies son los aspectos mas importantes a tener en cuenta en las sucesiones regeneraciones en el páramo. y los factores claves en la comprensión de patrones sucesionales. A estas condiciones mínimas de comprensión hay que agrgarle el hecho de que las comunidades naturales existen en situaciones dinámicas de cambio continuo en respuesta a una gran vairiedad de condiciones ambientales y biológicas.

13. Los modelos sucesionales tienen aspectos comunes que es necesario discutir de acuerdo al tipo se sucesión estudiada, a la escala y al tipo de disturbio que inicia la sucesión.

14. La relación entre disturbio y tipo de regeneración condiciona el desarrollo de la biomasa. Las sucesiones regeneraciones tienen un incremento de biomasa vegetativa, dado por especies no afectadas por el fuego. Los patrones de fitomasa epigea se manifiestan de acuerdo a la forma de crecimiento.

## 8. RECOMENDACIONES.

1. Como los estudios sucesionales son a largo plazo se recomienda continuar procesos sucesionales a escalas de tiempo mayores de 2 años para tener una mejor comprensión de los patrones y mecanismos sucesionales.
2. Se recomienda hacer experimentos para detectar con mayor precisión los tipos de regeneración por bancos de semillas y los tipos de dispersión de propágulos.
3. Es importante cuantificar las condiciones iniciales de la vegetación, para lo cual se sugieren experimentos en los cuales se evalúe temperaturas patrones de distribución de las especies que aportan mayor cantidad de combustible a la quema.
4. Se sugiere hacer experimentos de competencia y cambios en las abundancias de las especies a los largo del procesos de sucesión regeneración.
5. Es importante conocer aspectos de las especies en relación a competencia, historias de vida y nutrientes después de la quema y a través del proceso sucesional.
6. Es muy importante precisar la historia de vida de especies claves. Tener en cuenta aspectos como: Longevidad, tamaño, tolerancia a la sombra, tasa de crecimiento, mecanismos de dispersión, disponibilidad estacional de propágulos, capacidad de regeneración vegetativa, tipos de bancos de semillas, defensas químicas y estructurales.
7. Es necesario precisar el régimen de disturbios natural, principalmente las condiciones de la época seca y la presencia de heladas.
8. Se recomienda tener en cuenta que una explicación mínima de la sucesión natural requiere 4 pasos: establecer las propiedades de las especies, establecer las condiciones

iniciales de la vegetación, medir parámetros físicos, examinar la conducta del modelo de comunidad y comparación y prueba con el proceso natural.

9. En la comparación de modelos sucesionales es necesario definir los alcances del modelo y precisar su escala. Como el fenómeno sucesional es tan complejo muchos aspectos de un modelo pueden ser aplicados dependiendo de la escala del estudio.

## 9. LITERATURA CITADA

- AVELLANEDA, A. 1998. Limitaciones en la aplicación de la normativa ambiental para la gestión en páramos. En: Caracterización y manejo de las zonas de páramo. Ministerio del Medio Ambiente – ICFES. Bogotá. Pp. 147 – 157.
- AZOCAR, A & M. MONASTERIO. 1980. Caracterización ecológica del clima en el páramo de Mucubají. En: M. Monasterio (ed.) Estudios ecológicos en los páramos andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- BALSLEV, H & J.L. LUTEYN (eds.) (1992). Páramo. An Andean ecosystem under human influence. Academic Press. 282 p.
- BERNAL, C.A & FIGUEROA, I. G.. 1980. Estudio ecológico comparativo de la entomofauna en un bosque altoandino y un páramo localizado en la región de Monserrate. Bogotá. Universidad Nacional de Colombia. Tesis de grado.
- BROWN, V.K. 1992. Plant succession and life history strategy. TREE. 7(5): 143-144.
- CATTELINO, P.J.; I.R. NOBLE; R.O SLATYER & S.R. KESSELL. 1979. Predicting the multiple pathways of plant succession. Environmental Management. Vol.3. No. 1 pp 41-50.
- CASWELL, H. 1989. Life- history strategies. En: J.M. Cherret (ed). Ecological Concepts. British Ecological Society. Oxford. Blackwell Scientific Publication. Pp. 285 – 307.
- CLEEF, A. 1981. The vegetation of the paramos of the Colombia Cordillera Oriental. Dissertationes Botanicae. Vol. 61. Vaduz. 320 p.
- CLEMENTS, F.R. 1916. Plant Succession. Carnegie Inst. Wash. Publ. 242. Washington D.C. 512 p.
- CONNELL. J.H. & SLATYER, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. Amer. Nat. 111: 1119-1144.
- CORREA, A. 1989. Efecto de las quemadas sobre algunas propiedades del suelo y el forraje en el páramo de Guerrero. Suelos Ecuatoriales 19(1): 70-83.
- De ROBERT, P & MONASTERIO, M. 1994. Prácticas agrícolas campesinas en el páramo de Apure, Sierra Nevada de Mérida. Venezuela. En: El Uso Tradicional de los Recursos Naturales en Montañas: Tradición y Transformación. Montevideo. Unesco.

- DELCOURT, H.R. & DELCOURT, P. A. 1988. Quaternary landscape ecology: Relevant scales in space and time. *Landscape Ecology* vol 2 No. 1 pp 23-44.
- DONATO, J.CH. 1991. Fitoplancton y aspectos físicos y químicos de la laguna de Chingaza en Cundinamarca. Colombia. *Caldasia* Vol. 16(79):489-500.
- DONATO, J.CH; L.E. GONZALEZ & C.L. RODRIGUEZ 1996. Ecología de dos sistemas acuáticos de páramo. *Acad. Col. Cienc. Ex. Fis. y Nat. Colección Jorge Alvarez Lleras* No.9.
- DRURY, W. H. & NISBET, I.CT. 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum*. 54(3): 331-368.
- FAJARDO, D., GONZÁLEZ, S., DE HERNÁNDEZ, C., JIMENO, M., SIAVATTO, T. 1975. Estudio Socioeconómico del valle alto del Río Tunjuelito. Centro de Investigaciones para el Desarrollo – CID -. Universidad Nacional de Colombia.
- FLENLEY, J.R. 1979. *The Equatorial Rain Forest: a geological history*. Butterworths. London-Boston. 162 p.
- FLOREZ, A. 1989. Inestabilidad de las altas montañas colombiana. *Cuadernos de Geografía*. Universidad Nacional de Colombia. ICFES. Bogotá. pp. 31-36.
- FRENCH, N.R. 1986. Hierarchical conceptual model of the alpine geosystem. *Arctic and Alpine Research* 18(2):133-146.
- FRENCH, N.R. 1990. The utility models in the study of mountain development and transformation. *Mountain Research and Development*. 10(2): 141-149.
- GLEASON, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club*. 53: 7-26
- GLEEN-LEWIN, D.C. 1980. The individualistic nature of plant development. *Vegetatio* 43: 141-146.
- GLENN-LEWIN, D.C., PEET, R. K., VEBLER, Th. T. (eds) 1992. *Plant succession. Theory and prediction*. Chapman & Hall. 352 p.
- GLENN-LEWIN, D.C. & E. VAN DER MAAREL 1992. Patterns and processes of vegetation. En: Glenn-Lewin, Peet & Veblen (eds) *Plant succession. Theory and prediction*. Chapman & Hall. 352 p.
- GONZALEZ, F & CARDENAS, F. 1995. El páramo un paisaje deshumanizado: el caso de las provincias del Norte y Gutiérrez (Boyacá. Colombia). En: *El Páramo. Ecosistema de Alta Montaña. Serie Montañas Tropoandinas. Vol. 1. Fundación Ecosistemas Andinos*.

- GONZALEZ, E., VAN DER HAMMEN, T. & FLINT, R.F. 1966. Late Quaternary glacial and vegetational sequence in Valle de Lagunillas. Sierra Nevada del Cocuy. Colombia. *Leidse Geologische Mededelingen* 32: 157-182.
- GRIME, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons. 222 p.
- GUHL, E. 1982. Los páramos circundantes de la sabana de Bogotá. Jardín Botánico "José Celestino Mutis". Bogotá. Pp 127.
- HARPER, J.L. 1977. Population biology of plants. London. Academic Press.
- HESS, C.G. 1990. "Moving up - moving down": Agropastoral land- use patterns in the ecuadorian paramos. *Mountain Research and Development*. 10(4): 333-342.
- HERNANDEZ-CAMACHO, J.I. 1997. Comentarios preliminares sobre la paramización de los Andes de Colombia. En: Jorge I. Hernández Camacho. Premio a la vida y obra 1997. Fondo Fen Colombia. Bogotá. Pp. 42 – 97.
- HOBBS, R.J.; A.U. MALLIK & C.H. GIMINGHAM, 1984. Studies on fire in Scottish Heathland communities. III. Vital Attributes of the species. *Journal of Ecology*. 72, 963 – 976.
- HOFSTEDE, R.G.M. 1995. Effects of burning and grazing on a Colombian páramo ecosystem. Ph.D Dissertation, University of Amsterdam. 199 pp.
- HORN, S.P. 1986. Fire and páramo vegetation in the Cordillera de Talamanca. Costa Rica. Ph.D Dissertation. Univ. California. Berkeley.
- HORN, S. P. 1988. Effect of burning on a montane mire in the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Brenesia* 30: 81 – 92.
- HORN, S.P. 1989a. Prehistoric fires in the Chirripó highlands of Costa Rica: Sedimentary Charcoal evidence. *Rev. Biol. Trop.* 37(2):139-148.
- HORN, S.P. 1989b. The inter- american highway and human disturbance of páramo vegetation in Costa Rica. Yearbook. Conference of Latin American Geographers, Vol 15, pp. 13 – 22..
- HORN, S.P. 1989c. Postfire vegetation development in the Costa Rican páramos. *Madroño*, Vol. 36, No. 2 pp. 93-114.
- HORN, S.P. 1990a. Fire history and fire ecology in the Costa Rican páramos. En: Fire and the environment: ecological and cultural perspectives. Proceeding of an international symposium. USDA – FS. General Technical Report. SE – 69.

- HORN, S.P. 1990b. Vegetation recovery after the 1976 páramo fire in Chirripó National Park, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 38 (2) : 267-275.
- HORN, S.P. 1992. Holocene fires in Costa Rica. *Biotrópica* 24(3): 354 – 361.
- HORN, S.P. 1993. Postglacial vegetation and fire history in the Chirripó páramo of Costa Rica. *Quaternary Research* 40, 107 – 116.
- HUMPREY, L.D. 1984. Patterns and mechanisms of plant succession after fire on *Artemisia* -grass sites in Southeastern Idaho. *Vegetatio* 57: 91-101.
- HUSTON, M. A. 1994. *Biological Diversity*. Cambridge University Press. 681 pp.
- HUSTON, M & SMITH, T. 1987. Plant succession: life history and competition. *American Naturalist* 130, 168-198.
- JAIMES, V. 2000. Estudio ecológico de una sucesión secundaria y mecanismos de recuperación de la fertilidad en un ecosistema de páramo. Tesis de Maestría. Universidad de los Andes. Mérida Venezuela.
- JAIMES, V & RIVERA, D. 1991. Banco de semillas y tendencias en la regeneración natural de un bosque altoandino en la región de Monserrate (Cundinamarca, Colombia). *Pérez-Arbelaezia*. 3(9): 3-35.
- KEELEY, J. E. 1981. Reproductive cycles and fire regimes. In: *Proceedings of conference: Fire Regimes and Ecosystem Properties*. General Technical Report WO - 26 . U.S. Department of Agriculture.
- KEELEY, J.E. 1986. Resilience of mediterranean shrub communities to fires. En: B. Dell, A.J.M. Hopkins & B.B. Lamont (eds). *Resilience in Mediterranean-type ecosystems*. Dr W. Junk Publishers. Dordrecht. pp.95-112.
- KOTLIAR, N. B. & WIENS, J.A. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *OIKOS* 59: 253-260.
- KUHRY, P. 1988. A paleobotanical and palynological study of Holocene peat from the El Bosque mire, Located in the volcanic area of the Cordillera Central of Colombia. *Rev. Paleobot. Palynol.* vol. 75. pp 19-72.
- LÆGAARD, S. 1992. Influence of fire in the grass páramo vegetation of Ecuador. Págs. 151-170. En: H. Balslev & J.L. Luteyn (eds). Paramo. An andean ecosystem under human influence. Academic Press.

- LAUER, W. 1979. La posición de los páramos en la estructura del paisaje de los Andes Tropicales. En: M.L. Salgado-Labouriau (de.) El Medio Ambiente Páramo. Actas del Seminario de Mérida. Venezuela. pp 29-45.
- LUKEN, J.O. 1990. *Directing Ecological Succession*. Chapman & Hall
- LUTEYN, J.L. (1999). Páramos. A checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. *Memoris of The New York Botanical Garden* Vol. 84.
- MAcMAHON, J.A. 1980. Ecosystem over time: Succession and other types of change pp 27-58. En R. Waring (ed.), Forest: Fresh perspectives from ecosystem analyses. Oregon State University Press, Corvallis. Oregon.
- MALAGON, C..D. 1982. Evolución de los suelos en el páramo andino. CIDIAT. Mérida. Venezuela. 222 p.
- MATTEUCCHI, S.D. & COLMA, A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Monografías OEA. Washington.
- McCOOK, L. J. 1994. Understanding ecological community succession. *Vegetatio* 110: 115 – 147.
- MENA, P & H. BALSLEV. 1986. comparación entre la vegetación de los páramos y el cinturón afroalpino. *Botanical Institute. University of Aarhus* 12: 68. From the AAU – Ecuador Project. 54 p.
- MOLANO, J. 1995. Paisajes de la alta montaña ecuatorial. En: *El Páramo. Ecosistema de Alta Montaña. Serie Montañas Tropoandinas. Vol. I Fundación Ecosistemas Andinos*.
- MOLANO, J. 1996. Problemática ambiental del páramo andino. En: *El páramo. Ecosistema a Proteger. Serie Montañas Tropandina Vol. II. Fundación Ecosistemas Andinos. ECOAN. Pp. 37-62*.
- MOLINILLO, F.M. 1992. Pastoreo en ecosistemas de páramo: Estrategias culturales e impacto sobre la vegetación en la Cordillera de Mérida, Venezuela. Trabajo de Grado Universidad de los Andes. Mérida Venezuela.
- MOLINILLO, F.M. & M. MONASTERIO. 1997. Pastoralism in páramo environments: practices, forage and impact on vegetation in the Cordillera de Mérida, Venezuela. *Mountain Research and Development. Vol, 17. No. 3. pp. 197 – 211*.
- MONASTERIO, M. 1986. Estrategias adaptativas en rosetas gigantes en Espeletia en el ambiente periglacial tropical andino. *Anales del IV Congreso Latinoamericano de Botánica. Simposio Ecología de tierras altas pp. 11-34*.

- MONASTERIO, M. 1991. El Norte de los Andes Tropicales. Sistemas naturales y agrarios en la Cordillera de Mérida. Unesco. Separata: revista *ambiente* No. 68. La Plata. Argentina.
- MONTILLA, M.; HERRERA, R. A. & MONASTERIO, M. 1992. Micorrizas vesículo-arbusculares en parcelas que se encuentran en sucesión-regeneración en los Andes Tropicales. *Suelo y Planta* 2(1): 59-70.
- MOORE, A.D. & NOBLE, I. R. 1990. An individualistic model of vegetation stand dynamics. *Journal of Environmental Management*. 31: 61-81.
- MORA-OSEJO, L.E & STURM, H. (eds). 1994. Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino de la Cordillera Oriental de Colombia. Tomo I--II. Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. Colección Jorge Alvarez Lleras No. 6.
- MORENO, C. & MORA-OSEJO, L. E. 1994. Estudio de los agroecosistemas de la región de Sabaneque (Municipio de Tausa. Cundinamarca) y algunos de sus efectos sobre la vegetación y el suelo. En: L.E. Mora & H. Sturm (eds): *Estudios Ecológicos del Páramo y Bosque Alto Andino. Cordillera Oriental de Colombia*. Tomo II. Acad. Col. Cienc. Ex. Fis. y Nat. Colección José Alvarez Lleras. No. 6 Santafé de Bogotá.
- MORGAN, P & NEUENSCHWANDER, L. F. 1985. Modeling shrub succession following clearcutting and broadcast burning. . U.S Dept. of Agric. Forest Service. General Technical Report INT-186.
- NAVEH, Z. 1975. The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. *Vegetatio*, 20. 199-208.
- NOBLE, I.R. 1981. Predicting successional change. In: *Fire regimes and ecosystems properties*. General Technical Report. WO-26 Washington D.C. USDA Forest Service 278 – 300.
- NOBLE I.R. & SLATYER, R. O. 1977. Postfire succession of plants in Mediterranean ecosystems. In: H.A. Mooney & C.E. Conrad (eds.) *Proc. Symp. Environmental Consequences of Fire and Fuel Management in Mediterranean Ecosystems*. Pp.27-36. USDA. Forest Service Gen. Tech. Rep. WO-3.
- NOBLE I.R. & SLATYER, R. O. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43: 5 -21.
- OCHOA, K. 1994. Banco de semillas y aspectos ecofisiológicos de la germinación de *Espeletia grandiflora* H.B.K. en el páramo el Granizo (Cundinamarca). Tesis de Grado. Universidad Javeriana. Bogotá. Colombia.

- OLSSON, E.G. 1987. Effects of dispersal mechanisms on the initial pattern of old-field forest succession. *Acta Oecologica. Oecol. Genr.* 8(3): 379 – 390.
- OVINGTON, J.D. 1984. Ecological process and National Park Management. En: J.A. McNeely & K.R. Miller (eds). *National Parks, Conservation and Development: The role of protected areas in sustainig society.* IUCN. Washington.
- PEET, R.K. & CRHISTENSEN, N. L. 1980. Succession: a population process. *Vegetatio*: 43: 131 -140.
- PELS, B & VERWEIJ, P. A. 1992. Burning and grazing in a bunchgrass páramo ecosystem: vegetation dynamics descriibed by a transition model. En: H. Balslev & J.L. Luteyn (eds). *Páramo. An andean ecosystem under human influence.* Academic Press. pp.243-263
- PEREZ, F. 1987. Needle-ice activity and the distribution of steam-rosette species in a Venezuelan páramo. *Artic and Alpine Research* . Vol 19, No. 2, pp. 135 – 153.
- PEREZ, F. 1992. The ecological impact of cattle on caulescent andean rosettes in a high Venezuelan páramo. *Mountain Research and Development* Vol. 12, No. 1. pp. 20 – 46.
- PEREZ, F. 1993. Turf destruction by cattle in the high equatorial andes. *Mountain Research and Development* Vol. 13, No. 1. pp. 107 – 110.
- PICKETT, S.T.A. & WHITE (Eds). 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics.* Academic Press. USA.
- PICKETT, S.T.A., COLLINS, S. L. & ARMESTO, J.J. 1987. Models, mechanims and pathway of succession. *The Bot. Rew.* 53 (3): 335-371.
- POSADA, C & C. CARDENAS. 1999. Banco de semillas germinable de una comunidad vegetal de páramo sometida a quema y pastoreo. (Parque Nacional Natural Chingaza). Tesis de Grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.
- PREMAUER, J. 1999. Efecto de diferentes regímenes de disturbio por quema y pastoreo sobre la estructura horizontal y vertical de la vegetación de páramo. (Parque Nacional Natural Chingaza). Tesis de Grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia
- RAMSAY, P.M. & OXLEY, E.R.B. 1996. Fire temperatures and postfire plant community dynamics in ecuadorian grass páramo. *Vegetatio* 124: 129 – 144.

- RANGEL, J.O. 1989. Páramos de Colombia. Su manejo y conservación. En: A. Blanco (ed.) Colombia. Gestión Ambiental para el desarrollo. Inderena - Sociedad Colombiana de Ecología.
- REEKIE, E.G. & F.A. BAZZAZ. 1987. Reproductive Effort in plants. III. Effecte of reproduction on vegetative activity. *Am. Nat.* 129(6): 335 – 371.
- RISSER, P. G. 1987. Landscape Ecology: State of the art. En: M.G. Turner (ed). *Landscape Heterogeneity and Disturbance*. Ecological Studies Vol 64. Springer Verlag.
- RIVERA, D. & VARGAS, O. 1992. Notas sobre las formas de vida de las plantas del Páramo del Parque Nacional Natural Chingaza. Cuadernos divulgativos N° 24. Universidad Javeriana. 13 p.
- RODRÍGUEZ – BELTRÁN. W. 1997. Reneración natural y sucesión vegetal temprana en un matorral altoandino afectado por el fuego. (Cota, Cundinamarca). Tesis de Grado Dpto de Biología Universidad Javeriana. Bogotá Colombia.
- RODRÍGUEZ – BELTRÁN, W & O. VARGAS-RIOS (en prep..) Estrategias de regeneración postquema en un matorral altoandino.
- ROSSENAR, A.J.G.A. & HOFSTEDE, R.G.M. 1992. Effects of burning and grazing on root biomass in the páramo ecosystem. En: H. Balslev & J.L. Luteyn (eds). *Paramo. An andean ecosystem under human influence*. Academic Press. pp.211- 213.
- RYDIN, H. & S.O. BORGEGÅRD. 1991. Plant characteristic over a century of primary succession on islands: Lake Hjalmarén. *Ecology*. 72 /3): 1089 – 1101.
- SARMIENTO, L.; MONASTERIO, M. & MONTILLA, M. 1990. Succession, regeneration and stability in high andean ecosystem and agroecosystem: the rest-fallow strategy in the páramo Gavidia". Venezuela. *Geographica Bernensia*. African Studies Series. A8. pp.151-157.
- SARMIENTO, L. & MONASTERIO, M. 1994. Elementos para la interpretación ecológica de un sistema agrícola campesino en los Andes Venezolanos (Páramo de Gavidia). En: *Uso de los Recursos Naturales de las Montañas. Tradición y Transformación*. Montevideo. Unesco.
- SCHMIDT, A.M. & VERWEIJ, P.A. 1992. Forage intake and secondary production in extensive livestock systems in páramo. En: H. Balslev & J.H. Luteyn. *Paramo. An andean ecosystem under human influence*. Academic Press. pp.197-210.
- SCHNETTER, R., G. LOZANO & SCHNETTER, M. L. 1976. Estudios ecológicos en el páramo de cruz verde. I. Ubicación geográfica, factores climáticos y edáficos. *Caldasia*. 11(54): 25 -52.

- SIERRA, A & L.E. MORA-OSEJO. 1994. Estudio morfológico del sistema radical de plantas del páramo y del bosque alto andino. En: Mora-Osejo & Sturm (eds). Estudios ecológicos del páramo y del bosque andino. Cordillera Oriental de Colombia. Tomo II. Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. Bogotá.
- SILVA, J. 1987. Response of savannas to stress and disturbance: species dynamics. In: Walker B.H. (ed) Determinants of tropical savannas. IUBS Monographs Series >No. 3. Paris pp 141 – 156.
- SIMPSON, L., M.A LECK & V.T. PARKER. 1989. Seed bank: General concepts and methodological concepts. In: Ecology of soil seed bank. Leck et al (eds). Academic Press. New York.
- SINGH, J.S. & S.R. GUPTA. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Bot. Rev.* 43(4): 449-528.
- SKLENÁŘ, P. 1998. Decomposition of cellulose in the superpáramo environment of Ecuador. *Preslia* 70: 155 – 163.
- STURM, H. 1978. Zur Ökologie der Andinen Paramoregion. *Biogeographica* 14: 1-121. The Hague.
- STURM, H. & O. RANGEL. 1985. Ecología de los páramos andinos una visión preliminar integrada. Instituto de Ciencias Naturales - Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- STURM, H. 1978. Zur Ökologie der Andinen Paramoregion. *Biogeographica* 14: 1 - 121. The Hague, Boston. London. W. Junk.
- STURM, H. & J.O. RANGEL. 1985. Ecología de los páramos andinos. Una visión preliminar integrada. I.C.N. Universidad Nacional de Colombia.
- SYMONIDES, E. 1988. On the ecology and evolution of annual plants in disturbed environments. *Vegetatio* 77: 21 – 31.
- TILMAN, D. 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *Am. Nat.* 125(6): 827-852.
- TOL, G.J. & A.M. CLEEF. 1992. Nutrient status of a Chusquea tessellata bamboo páramo. En: H. Balslev & J.H. Luteyn (eds). Páramo. An andean ecosystem under human influence. Academic Press. pp.123-135.

- TURNER, M.G. & S.P. BRATTON. 1987. Fire, grazing, and the landscape heterogeneity of a Georgia Barrier Island. En: M.G. Turner (ed). Landscape Heterogeneity and Disturbance. Ecological Studies Vol 64. Springer - Verlag.
- TURNER, M.G. (ed). 1987. Landscape Heterogeneity and Disturbance. Ecological Studies Vol 64. Springer – Verlag
- VAN DER HAMMMEN, T. 1966. The pliocene and the quaternary of the Sabana de Bogotá (the Tilatá and Sabana formación). Geologie en Mijnbouw 45: 101-109.
- VAN DER HAMMEN. Th. 1979. Historia y tolerancia de ecosistemas parameros. En: M.L. Salgado-Laboriau (ed.) El Medio Ambiente Páramo. Actas del Seminario de Mérida – Venezuela. Ediciones Centro de Estudios Avanzados. Caracas. Pp 55 – 66.
- VAN DER HAMMEN, Th. & A. M. CLEEF. 1986. Development of the high andean páramo flora and vegetation. En: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds). High Altitude Tropical Biogeography. Oxford University Press. pp. 153-201.
- VAN DER HAMMEN, Th. 1988. South America. En: Huntley, B. & T. WebbIII (eds.) Vegetation History. Kluwer Academic Publishers. pp. 307-337.
- VAN DER HAMMEN, Th. 1992. Historia, Ecología y Vegetación. Fondo FEN. COA. Banco Popular. 411 pp.
- VAN DER MAAREL, E. 1988. Vegetation dynamics: pattern in time and space. Vegetatio 77: 7-19
- VARGAS-RIOS, J.O & ZULUAGA, S. 1980. Contribución al estudio fitoecológico de la región de Monserrate. Tesis de grado. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- VARGAS-RIOS, J.O & ZULUAGA, S. 1985. La vegetación del páramo de Monserrate. En: Sturm & Rangel. Ecología de los páramos andinos. I.C.N. Universidad Nacional de Colombia.
- VARGAS-RIOS, J.O. 1986. Estudios ecológicos en un relicto de bosque de *Weinmannia tomentosa* y *Drymis granadensis*, en la región de Monserrate. PEREZ-ARBELAEZIA 1(3): 337-356.
- VARGAS-RIOS, O.& RIVERA, D. 1990. El páramo un ecosistema frágil. Cuadernos de Agroindustria y Economía Rural.Universidad Javeriana. Bogotá. pp.145-163.
- VARGAS-RIOS, O. (1992) Aspectos de la regeneración de los páramos después del fuego. I. Patrones y mecanismos iniciales de sucesión. En: La Investigación en la Universidad Javeriana. II Congreso Memorias Tomo II.

- VARGAS-RIOS, O. 1996. Un modelo de sucesión regeneración de los páramos después de quemas. CALDASIA 18/86.
- VARGAS-RIOS, O. 1998. Disturbios, patrones sucesionales y grupos funcionales de especies en la interpretación de matrices de paisaje en el páramo. En memorias del 1 Simposio Colombiano de Ecología del Paisaje. (en prensa)
- VERWEIJ, P.A. & P.E. BUDDE. 1992. Burning and grazing gradient in páramo vegetation. En: H. Balslev & J.L. Luteyn. (eds). Páramo. An andean ecosystem under human influence. Academic Press. pp. 177-195.
- VERWEIJ, P.A. & K. KOK. 1992. Effects of fire and grazing of *Espeletia hartweiana* populations. En. H. Balslev & J.L. Luteyn (eds). Páramo. An andean ecosystem under human influence. Academic Press. pp. 215-229.
- VERWEIJ, P.A. 1995. Spatial and temporal modelling of vegetation patterns. Burning and grazing in the paramo of Los Nevados National Park, Colombia. Ph.D dissertation, University of Amsterdam. 233 pp.
- VERWEIJ, P.A. & K. KOK. 1995. Effects of fire and grazing on plant populations. En: Verweij P.A. Spatial and temporal modelling of vegetation patterns. I.T.C. Holanda.
- VOGL, R.J. 1974. Effects of fire on grassland. En: Kozlowsky & Ahlgreen (eds). Fire and Ecosystems. Academic Press. pp. 139-194.
- VOGL, R.J. 1979. Some basic principles of grassland fire management. Environmental Management 3(1): 51-57.
- VUILLEUMIER, F & M. MONASTERIO (Eds.). 1986. High altitude tropical biogeography Oxford University Press.
- WAGNER, E. 1979. Arqueología de los Andes Venezolanos. En: M.L. Salgado-Labouriau (ed). El Medio Ambiente Páramo. Actas del Seminario de Mérida. Venezuela. 207-218.
- WALKER, D.A. & M. D. WALKER. 1991. History and pattern of disturbance in Alaskan Arctic terrestrial ecosystems: a hierarchical approach to analysing landscape change. Journal of Applied Ecology. 28: 244 - 276.
- WALKER, L.R. & F.S. CHAPIN III. 1987. Interaction among process controlling successional change. Oikos. 50(1): 131-135.
- WHITE, P.S. & S.T.A. PICKETT. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: An introduction, pp 3-13. In: S. T.A. Pickett & P. S. White (eds) The Ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Pres. New York.

WATTERS, R.F. 1971. La Agricultura Migratoria en América Latina. FAO. Cuadernos de fomento forstal No. 17. 342 p.

ZAR, J.H.1996.Bioestatalical analysis. Prentice Hall. 3° Edición.

## ANEXOS

**Tabla 9.** Número de contactos de biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para abril 13 de 1986 ( 118 días después de la quema). Sector I.

### SECTOR I

Segmentos Cms.		BIOMASA ASIMILAT.	BIOMASA REPRODUC.	NECROMASA
0 - 5	1	34 31.48%		23 21.3%
5 - 10	2	35 32.40%		2 1.85%
10 - 15	3	9 8.33%		
15 - 20	4	2 1.85%		
20 - 25	5	3 2.77%		
Total No. Contactos		83	0	25
		108		

**Tabla 10.** Número de contactos de biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para el mes de julio de 1986 ( 215 días después de la quema). Sector I.

SECTOR I

Segmentos Cms.		BIOMASA ASIMILAT.	BIOMASA REPRODUC.	NECROMASA
0 - 5	1	33 19.52%		4 2.36%
5 - 10	2	68 40.23%		6 3.55%
10 - 15	3	32 18.93%	1 0.59%	1 0.59%
15 - 20	4	11 6.50%		2 1.18%
20 - 25	5	2 1.18%		1 0.59%
25 - 30	6			1 0.59%
30 - 35	7			3 1.77%
35 - 40	8		1 0.59%	
Total No. Contactos		149	2	18
		169		

**Tabla 11** Número de contactos de biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para Febrero 22 de 1987 (433 días después de la quema). Sector I.

SECTOR I

Segmentos Cms.		BIOMASA ASIMILAT.	BIOMASA REPRODUC.	NECROMASA
0-5	1	18 3.44%		30 5.73%
5-10	2	59 11.28%	3 0.57%	31 5.92%
10-15	3	61 11.66%	8 1.53%	31 5.92%
15-20	4	33 6.30%	6 1.15%	18 3.44%
20-25	5	17 3.25%	18 3.44%	11 2.10%
25-30	6	13 2.48%	33 6.31%	5 0.95%
30-35	7	2 0.38%	31 5.92%	
35-40	8		37 7.07%	2 0.38%
40-45	9		32 6.11%	
45-50	10		14 2.67%	
50-55	11		1 0.19%	
55-60	12		7 1.39%	
60-65	13		2 0.38%	
Total No. Contactos		203	192	128
		523		

**Tabla 12:** Número de contactos de biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para abril 13 de 1986. Sector II.

SECTOR II

Segmentos Cms.		BIOMASA ASIMILAT.	BIOMASA REPRODUC.	NECROMASA
0-5	1	22 19.81%		3 2.70%
5-10	2	37 33.33%		
10-15	3	24 21.62%	1 1.80%	
15-20	4	14 12.6%	1 1.80%	
20-25	5	7 6.30%		
25-30	6			
30-35	7	2 1.80%		
Total No. Contactos		106	2	3
		111		

**Tabla 13.** Número de contactos de biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para Julio 19 de 1986 en el Sector II.

SECTOR II

Segmentos Cms.		BIOMASA ASIMILAT.	BIOMASA REPRODUC.	NECROMASA
0 - 5	1	48 24.4%		4 2.04%
5 - 10	2	80 40.81%	3 1.53%	4 2.04%
10 - 15	3	22 11.22%	2 1.02%	
15 - 20	4	5 2.55%	4 2.04%	
20 - 25	5	4 2.04%	1 0.51%	
25 - 30	6	2 1.02%	2 1.02%	
30 - 35	7		6 3.06%	
35 - 40	8	2 1.02%	1 0.51%	
40 - 45	9		2 1.02%	
45 - 50	10		3 1.53%	
50 - 55	11			
55 - 60	12		1 0.51%	
Total No. Contactos		163	25	8
		196		

**Tabla 14.** Número de contactos de biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para Noviembre 30 de 1986. Sector II.

SECTOR II

Segmentos Cms.		BIOMASA ASIMILAT.	BIOMASA REPRODUC.	NECROMASA
0-5	1	47 19.66%	2 0.83%	13 5.43%
5-10	2	95 39.74%	2 0.83%	19 7.94%
10-15	3	31 12.97%	2 0.83%	7 2.92%
15-20	4	10 4.18%	4 1.67%	
20-25	5	1 0.468%		
25-30	6		2 0.83%	
30-35	7		2 0.83%	
35-40	8			
40-45	9			
45-50	10		1 0.418%	
50-55	11			
55-60	12		1 0.418%	
Total No. Contactos		184	16	39
		239		

**Tabla 15.** Número de contactos de biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para Febrero 27 de 1987 en el Sector II

SECTOR II

Segmentos Cms.		BIOMASA ASIMILAT.	BIOMASA REPRODUC.	NECROMASA
0 - 5	1	36 12.85%	2 0.71%	21 7.5%
5 - 10	2	56 20%	7 2.5%	28 10%
10 - 15	3	35 12.5%	5 1.78%	16 5.71%
15 - 20	4	16 5.71%	8 2.85%	5 1.78%
20 - 25	5	5 1.78%	4 1.43%	1 0.35%
25 - 30	6	2 0.71%	8 2.85%	
30 - 35	7		6 2.14%	
35 - 40	8		6 2.14%	
40 - 45	9		6 2.14%	
45 - 50	10		4 1.43%	
50 - 55	11			
55 - 60	12		1 0.35%	
60 - 65	13		2 0.71%	
Total No. Contactos		150	59	71
		280		

**Tabla 16.** Número de contactos de biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para abril 20 de 1986 .en el Sector III.

Abril 20 / 86

SECTOR III

Segmentos Cms.		BIOMASA ASIMILAT.	BIOMASA REPRODUC.	NECROMASA
0 - 5	1	34 28.81%		1 0.847%
5 - 10	2	35 29.66%	1 0.847%	
10 - 15	3	21 17.79%		
15 - 20	4	16 13.55%		
20 - 25	5	6 5.08%		
25 - 30	6	4 3.389%		
		116	1	1
		118		

**Tabla 17.** Número de contactos de biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para julio 26 de 1986.en el Sector III.

Julio 26 / 86

SECTOR III

Segmentos Cms.		BIOMASA ASIMILAT.	BIOMASA REPRODUC.	NECROMASA
0 – 5	1	36 15.45%	1 0.43%	4 1.71%
5 – 10	2	67 28.75%	3 1.287%	6 2.57%
10 – 15	3	44 18.88%	3 1.287%	1 0.43%
15 – 20	4	18 7.72%	4 1.71%	
20 – 25	5	6 2.57%	10 4.29%	
25 – 30	6	1 0.43%	10 4.29%	
30 – 35	7		9 3.86%	
35 – 40	8		5 2.14%	
40 – 45	9		3 1.287%	
45 – 50	10		1 0.43%	
Total No. Contactos		173	49	11
		233		

**Tabla 18** .Número de contactos de biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa para febrero 22 de 1986 .en el Sector III.

Febrero 22 / 87

SECTOR III

Segmentos Cms.		BIOMASA ASIMILAT.	BIOMASA REPRODUC.	NECROMASA
0 - 5	1	27 8.76%	1 0.32%	26 8.44%
5 - 10	2	65 21.10%		18 5.84%
10 - 15	3	48 0.15%		15 4.87%
15 - 20	4	44 14.28%	5 1.62%	4 1.29%
20 - 25	5	20 6.49%	5 1.62%	2 0.65%
25 - 30	6	7 2.27%	6 1.94%	1 0.32%
30 - 35	7	5 1.62%		
35 - 40	8	1 0.32%	4 1.29%	
40 - 45	9		3 0.97%	
45 - 50	10		1 0.32%	
Total No. Contactos		217	25	66
		308		

**Tabla 19.** Número de contactos totales de la biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa durante los meses de abril, julio de 1986 y febrero de 1987 en el Sector I

**SECTOR I**

Segmentos Cms		BIOMASA ASIMILATORIA			BIOMASA REPRODUCTIVA			NECROMASA		
		Abr	Jul	Feb	Abr	Jul	Feb	Abr	Jul	Feb
0 - 5	1	34 7.82%	33 7.5%	18 4.14%				23 13.45%	4 2.34%	30 17.54%
5 - 10	2	35 8.05%	68 15.63%	59 13.56%			3 1.55%	2 1.17%	6 3.51%	31 18.13%
10 - 15	3	9 2.07%	32 7.36%	61 14.0%		1 0.51%	8 4.12%		1 0.58%	31 18.13%
15 - 20	4	2 0.46%	11 2.53%	33 7.59%			6 3.1%		2 1.17%	18 10.53%
20 - 25	5	3 0.67%	2 0.46%	17 3.91%			18 9.28%		1 0.58%	11 6.43%
25 - 30	6		3 0.69%	13 2.99%			33 17.0%		1 0.58%	5 2.92%
30 - 35	7			2 0.46%			31 15.97%		3 1.75%	
35 - 40	8					1 0.51%	37 19.0%			2 1.17%
40 - 45	9						32 16.49%			
45 - 50	10						14 7.2%			
50 - 55	11						1 0.51%			
55 - 60	12						7 3.6%			
60 - 65	13						2 1.03%			
Total No. Contactos		83	149	203		2	192	25	18	128
$\Sigma$		435			194			171		
		800								

**Tabla 20.** Número de contactos totales de la biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa durante los meses de Abril, Julio, Noviembre de 1986 y Febrero de 1987 en el Sector II

SECTOR II

Segmentos Cms.	BIOMASA ASIMILATORIA				BIOMASA REPRODUCTIVA				NECROMASA				
	Abril 13/86	Julio 19/86	Nov 30/86	Feb 22/87	Abril 13/86	Julio 19/86	Nov 30/86	Feb 22/87	Abril 13/86	Julio 19/86	Nov 30/86	Feb 22/87	
0-5	1	22	48	47	36		2	2	3	4	13	21	
5-10	2	37	80	95	56		3	2	7	4	19	28	
10-15	3	24	22	31	35	1	2	2	5		7	16	
15-20	4	14	5	10	16	1	4	4	8			5	
20-25	5	7	4	1	5		1	-	4			1	
25-30	6	-	2	2			2	2	8				
30-35	7	2					6	2	6				
35-40	8		2				1		6				
40-45	9						2		6				
45-50	10						3	1	4				
50-55	11												
55-60	12						1	1	1				
60-65	13								2				
		106	163	186	148	2	24	16	57	3	8	39	71
		603				99				121			
<b>TOTAL</b>		823											

**Tabla 21.** Número de contactos totales de la biomasa asimilatoria, biomasa reproductiva y necromasa durante los meses de Abril, Julio de 1986 y Febrero de 1987 en el Sector III

SECTOR III

Segmentos Cms		BIOMASA ASIMILATORIA			BIOMASA REPRODUCTIVA			NECROMASA		
		Abril 20/96	Julio 26/86	Feb. 22/87	Abril 20/96	Julio 26/86	Feb. 22/87	Abril 20/96	Julio 26/86	Feb. 22/87
0-5	1	24	36	27		1	1	1	4	26
5-10	2	35	67	65	1	3			6	18
10-15	3	21	44	48		3			1	15
15-20	4	16	18	44		4	5			4
20-25	5	6	6	20		10	5			2
25-30	6	4	1	7		10	6			1
30-35	7			5		9	0			
35-40	8			1		5	4			
40-45	9					3	3			
45-50	10					1	1			
Total No. Contactos		106	172	217	1	49	25	1	11	66
		495			75			78		
$\Sigma$		648								

**Tabla 22.** Valores totales de cobertura por época de muestreo para biomasa asimilatoria (B.A),biomasa reproductiva (B.R) y necromasa (N) para los tres Sectores de muestra

Abril / 86

	SECTOR I	SECTOR II	SECTOR III
B.A	83	106	116
B.R	-	2	1
N	25	3	1

Julio / 86

	SECTOR I	SECTOR II	SECTOR III
B.A	149	163	172
B.R	2	25	49
N	18	8	11

Febrero / 86

	SECTOR I	SECTOR II	SECTOR III
B.A	203	150	217
B.R	192	59	25
N	128	71	66

Tabla 23. Distribución vertical de biovolumen de arbustos a los .....meses después de la quema

	<i>Argemone nidium</i>	<i>Argemone abrotina</i>	<i>Miconia ebinodes</i>	<i>Dicotylepium pyriforme</i>	<i>Vaccinium kosterianum</i>	<i>Dicotylepium revolutum</i>	<i>Bignoniaceae genérica</i>	<i>Clusia imbricata</i>	<i>Balfourea retorta</i>	<i>Melastoma rupestris</i>	<i>Senecio abrotina</i>	<i>Baccharis bicolorata</i>	<i>Pereskia portulacastrum</i>	<i>Hesperomela pycnantha</i>	<i>Siphocampylus pycnantha</i>	<i>Syngonium biflorum</i>	<i>Gaillardia aristata</i>	<i>Siphocampylus columnaris</i>	<i>Urtica pycnantha</i>	<i>Rapanea pycnantha</i>	<i>Werneriaceae genérica</i>	<i>Valeriana pycnantha</i>	<i>Quadriflorum pycnantha</i>	<i>Tetradymium pycnantha</i>	<i>Gaillardia pycnantha</i>	<i>Rapanea pycnantha</i>	TOTAL	%		
0-5	6 8,7%			2 4,54%								4 4,54%																12	2,47	
5-10	7 39,13%	4 7,54%	3 6,38%	12 27,27%				14 42,42%				5 14,29%			1 2,70%														67	13,78
10-15	24 34,78%	14 26,41%	4 8,51%	8 18,18%	2 4,76%			7 21,27%		2 5,45%		2 5,45%		1 2,70%		1 2,70%													80	16,46
15-20	10 14,49%	16 30,18%	7 14,89%	11 25,0%	9 20,45%	6 14,29%	1 2,70%	9 27,27%		2 5,45%		2 5,45%	2 5,45%	1 2,70%		1 2,70%													70	14,40
20-25	2 2,89%	10 18,86%	9 19,15%	9 20,45%	13 30,95%	5 13,51%	3 8,82%	1 3,03%	6 16,22%		1 2,70%		3 7,69%	2 5,45%															56	11,52
25-30		6 11,32%	9 19,15%	2 4,54%	14 33,33%	4 10,81%	3 8,82%	2 6,06%	7 17,78%	4 10,81%			3 7,69%	2 5,45%															31	6,37
30-35		2 3,77%	4 8,51%		6 14,29%	4 10,81%	3 8,82%		4 10,81%	3 8,82%			3 7,69%	3 7,69%															28	5,76
35-40			9 19,15%		1 2,38%	3 8,10%	4 11,76%		1 2,70%	5 13,51%	1 2,70%		1 2,70%	1 2,70%															17	3,49
40-45			1 2,127%			3 8,10%	3 8,82%			2 5,45%	1 2,70%		1 2,70%	1 2,70%															23	4,73
45-50			1 2,127%			10 27,0%	7 20,58%			4 10,81%																			9	18,5
50-55						4 10,81%				3 8,10%																			8	1,64
55-60		1 1,88%				1 2,70%	1 2,94%			1 2,70%	3 8,10%																		4	0,82
60-65						3 8,10%				1 2,70%																			4	0,82
65-70										1 2,70%																			4	0,82
70-75						2 5,40%	1 2,94%				1 2,70%																		5	1,02
75-80											1 2,70%																		2	0,41
80-85																													0	
85-90											2 5,45%																		2	0,41
N	69	53	47	44	42	37	34	33	22	21	13	13	12	8	6	5	5	5	3	3	3	2	2	2	2	1	1	1	486	100

Tabla 24. Total de especies de arbustos regenerantes en dos transectos en

los sectores I y II

ESPECIES	N	ALTURA		COBERTURA $\pi r^2$ X cm <sup>2</sup>	X VOLUMEN cm <sup>3</sup>	VOLUMEN TOTAL OCUPADO POR LA ESPECIE	PORCENTAJE DEL VOLUMEN TOTAL
		X cm	D. S.				
1 <i>Acrotyophyllum nitidum</i>	69	11.24	4.50	394.78	4437.38	306179.7	2.46%
2 <i>Aragoa abietina</i>	53	19.32	7.91	928.49	17938.59	950747.5	7.6%
3 <i>Miconia elaeoides</i>	47	24.44	9.91	603.49	15956.50	749955.76	6.0%
4 <i>Diplostephium phyllicoides</i>	44	15.83	6.70	205.76	3257.24	140061.35	1.12%
5 <i>Vaccinium floribundum</i>	42	25.52	5.67	1403.97	35829.48	1504838.1	12.1%
6 <i>Diplostephium revolutum</i>	37	45.65	15.07	2079.01	94907.69	3511584.67	28.22%
7 <i>Buquetia glutinosa</i>	34	36.08	13.75	781.43	28194.2	986797.0	7.93%
8 <i>Clethra fimbriata</i>	33	13.81	5.63	518.62	7162.21	236353.11	1.9%
9 <i>Befaria resinosa</i>	22	26.22	6.22	1275.55	33445.11	735792.4	5.91%
10 <i>Macleania rpestris</i>	21	44.42	10.6	1523.29	67664.8	1420961.6	11.42%
11 <i>Senecio abietinus</i>	13	61.00	19.81	-	-	-	-
12 <i>Baccharis tricornata</i>	13	9.153	4.56	229.38	2099.60	27294.8	0.2%
13 <i>Pernettya postrata</i>	12	28.83	7.16	1012.22	29182.56	350190.7	2.8%
14 <i>Hesperomeles goudotiana</i>	8	31.37	17.55	192.60	6042.10	48336.8	0.38%
15 <i>Hypericum goyanesii</i>	6	46.50	18.32	3386.03	157450.69	944704.18	7.5%
16 <i>Symplocos theiformis</i>	5	35.60	17.28	2103.34	74879.1	374395	3.0%
17 <i>Gaultheria anastomosans</i>	5	21.40	3.13	-	-	-	-
18 <i>Syphocampylus columnae</i>	5	16.00	4.95	380.13	6082.12	30410.6	0.24%
19 <i>Ugni myricoides</i>	3	22.33	3.78	-	-	-	-
20 <i>Ramnus goudotiana</i>	3	34.33	8.14	490.87	16851.69	50555.09	0.40%
21 <i>Weinmannia tomentosa</i>	2	28.50	2.12	660.52	18824.4	37649.6	0.30%
22 <i>Vallea stipularis</i>	2	49.00	20.5	-	-	-	-
23 <i>Galadendron punctatum</i>	2	30.00	-	176.71	5301.43	10602.87	0.08%
24 <i>Temstroemia meridionalis</i>	1	27.00	-	962.11	25977.0	25977.0	0.20%
25 <i>Gaultheria hapalotrichia</i>	1	14.00	-	-	-	-	-
26 <i>Rubus bogotensis</i>	1	20.00	-	-	-	-	-
	Σ	486				12443377.0	