

**Licencia Creative Commons CC de Atribución – Sin Derivar – No comercial** por la que este material puede ser distribuido, copiado y exhibido por terceros solo si se muestra en los créditos. No se pueden realizar obras derivadas y no se puede obtener ningún beneficio comercial.

**Contribución Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt No. 488**

© Ministerio de Medio Ambiente y Desarrollo Sostenible  
© Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt

**Compiladores**

Jimena Cortés-Duque y Carlos Enrique Sarmiento Pinzón

**Coordinación editorial**

Jimena Cortés-Duque y Carlos Enrique Sarmiento Pinzón

**Asesoría editorial**

Adriana Patricia Suárez Mejía

**Revisión científica**

Brigitte Baptiste, Antoine Cleef, Robert Hofstede, David Rivera, Clara Matallana y Carlos Enrique Sarmiento Pinzón.

**Revisión de textos**

Ana María Rueda

**Corrección ortotipográfica**

Adriana Patricia Suárez Mejía

**Fotografías**

Banco de Imágenes Ambientales (BIA) del Instituto Alexander von Humboldt, Elizabeth Jiménez, Fernando López, Carlos Enrique Sarmiento Pinzón

**Foto de portada:** *Puya* sp. Foto: Fernando López

**Diseño e impresión**

Legis S.A.

ISBN: 978-958-8343-90-7  
Primera Edición, 2013: 1500 ejemplares  
Impreso en Bogotá, D.C., Colombia

Documento preparado por el Instituto de Investigación en Recursos Biológicos Alexander von Humboldt en el marco de los convenios interadministrativos de asociación 11-103 y 12-092 suscritos con el Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible.

**Cita sugerida de la obra**

Cortés-Duque, J. y Sarmiento, C. (Eds). 2013. Visión socioecosistémica de los páramos y la alta montaña colombiana: memorias del proceso de definición de criterios para la delimitación de páramos. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C. Colombia.

Visión socioecosistémica de los páramos y la alta montaña colombiana: memorias del proceso de definición de criterios para la delimitación de páramos. / Jimena Cortés-Duque y Carlos Enrique Sarmiento-Pinzón, compiladores — Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2013.

252 p.: il., col.; 28 cm.  
Incluye bibliografía y tablas  
ISBN 978-958-8343-90-7

1. ECOSISTEMAS DE MONTAÑA — PÁRAMOS — COLOMBIA. 2. PÁRAMOS – COLOMBIA -- MEMORIAS 3. ÁREAS PROTEGIDAS — COLOMBIA. 4. CONSERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES. I. Cortés-Duque, Jimena, comp. II. Sarmiento-Pinzón, Carlos Enrique, comp. III. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

CDD: 577.3 Ed. 23

Número de contribución: 488

Registro en el catálogo Humboldt: 14927

Catalogación en la publicación – Biblioteca Instituto Humboldt – Nohora Alvarado

Las denominaciones empleadas y la presentación del material en esta publicación no implican la expresión de opinión o juicio alguno por parte del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt ni de las instituciones participantes. Así mismo, las opiniones expresadas en esta publicación no representan necesariamente las decisiones o políticas de las instituciones participantes, ni la citación de nombres, estadísticas o procesos comerciales. Todos los aportes y opiniones expresadas son de entera responsabilidad de los autores correspondientes. Los documentos que componen este libro han sido editados con previa aprobación de sus autores.





## Aportes a la delimitación de los páramos desde el estudio de los frailejones

*Mauricio Diazgranados<sup>1</sup>*

### Introducción

Los Andes tropicales son uno de los sistemas topográficos y climáticos más complejos del mundo (Killeen *et al.* 2007). Esto, en adición a una historia geológica muy dinámica y a su posición ecuatorial convierten esta ecorregión en una de las más biodiversas (Brooks *et al.* 2006). La estratificación ecosistémica de los Andes tropicales es marcada, aunque los límites entre ecosistemas suelen ser difusos.

Por encima de la línea superior del bosque emerge un ecosistema único: el páramo. Con una edad estimada de dos a cuatro millones de años (Hooghiemstra y Van der Hammen 2004, Hooghiemstra *et al.* 2006) el páramo es un ecosistema muy joven, y aún así es el más biodiverso de los ecosistemas de alta montaña del mundo (Luteyn 1999, Rangel-Ch. 2000<sup>a</sup>, Sklenár *et al.* 2005, Smith y Cleef 1988).

Una de las características únicas del páramo es la presencia de frailejones, plantas con una inusual forma de vida, solo encontrada en sistemas tropicales de alta montaña. Tradicionalmente la presencia de fraile-

---

<sup>1</sup> PhD. Departamento de Botánica, U.S. National Herbarium, NMNH, Institución Smithsonian. [espeletias@gmail.com](mailto:espeletias@gmail.com)



jones se ha asociado al ecosistema de páramo. De hecho, la definición biológica de este ecosistema propuesta por Cuatrecasas (1958) describe al páramo propiamente dicho como un pajonal-frailejonal.

¿Son por lo tanto “frailejones” y “páramo” conceptos inseparables? ¿Pueden los frailejones indicar el límite del páramo? ¿Es posible encontrar frailejones fuera del ecosistema de páramo y páramos sin frailejones? ¿Pueden los frailejones indicar el estado de conservación de un páramo? Estos y otros cuestionamientos se exploran en este trabajo, a la luz del conocimiento actual de los frailejones.

**Métodos**

Para este trabajo se examinaron en total 4408 especímenes de frailejones, a partir de colecciones personales y de los siguientes herbarios: A, AAU, ANDES, CAS, COL, CUVC, DS, ECON, F, FMB, G, GB, GH, H, HECASA, HUA, K, M, MA, MEDEL, MER, MERF, MIN, MO, MY, MYF, NEU, NY, P, PSO, QCA, QCNE, S, U, UC, US, VALLE, VEN and WAG (acrónimos basados en Thiers, actualizado constantemente).

En total 3408 de estos especímenes fueron georeferenciados. Adicionalmente 1685 plantas fotografiadas fueron identificadas y georeferenciadas, para un total de 5093 individuos utilizados para estudiar la distribución geográfica del grupo. Por otra parte, durante varios años el autor realizó viajes de estudio y colecta a casi todos los complejos de páramos, cubriendo desde el norte de Colombia y Venezuela hasta Ecuador.

**Frailejones y páramos**

Los frailejones son muy abundantes en los páramos y bosques altoandinos. En general tienen aspecto de palmas, con una roseta de hojas pubescentes al final, y un tallo cubierto de hojas secas. De cada roseta emergen ramas florales sosteniendo inflorescencias en capítulos, usualmente amarillas. A pesar de que es relativamente fácil reconocer estas plantas su diversidad morfológica es muy notoria, con especies cuyos individuos adultos van desde unos pocos centímetros hasta especies que superan los 15 m de altura (figura 1).

Figura 1. Ejemplo de variación morfológica en frailejones



La pubescencia, las hojas y los órganos reproductivos también exhiben un nivel similar de variación. Algunas especies ramificadas (arbóreas) reciben otros nombres comunes (e.g. carrambo, incienso, tabaco, trementino, etc.) (Diazgranados 2012a). Sin embargo, los individuos jóvenes no ramificados tienen con frecuencia la morfología típica y son reconocidos como frailejones.

De los 46 nombres comunes registrados para estas plantas ninguno es biunívoco (i.e. cuando un nombre común es aplicado solo a una especie, la cual tiene únicamente ese nombre común) (Diazgranados 2012a). Por lo anterior, en este artículo se emplea el nombre común “frailejón” de manera amplia para denotar cualquiera de las especies de este grupo.

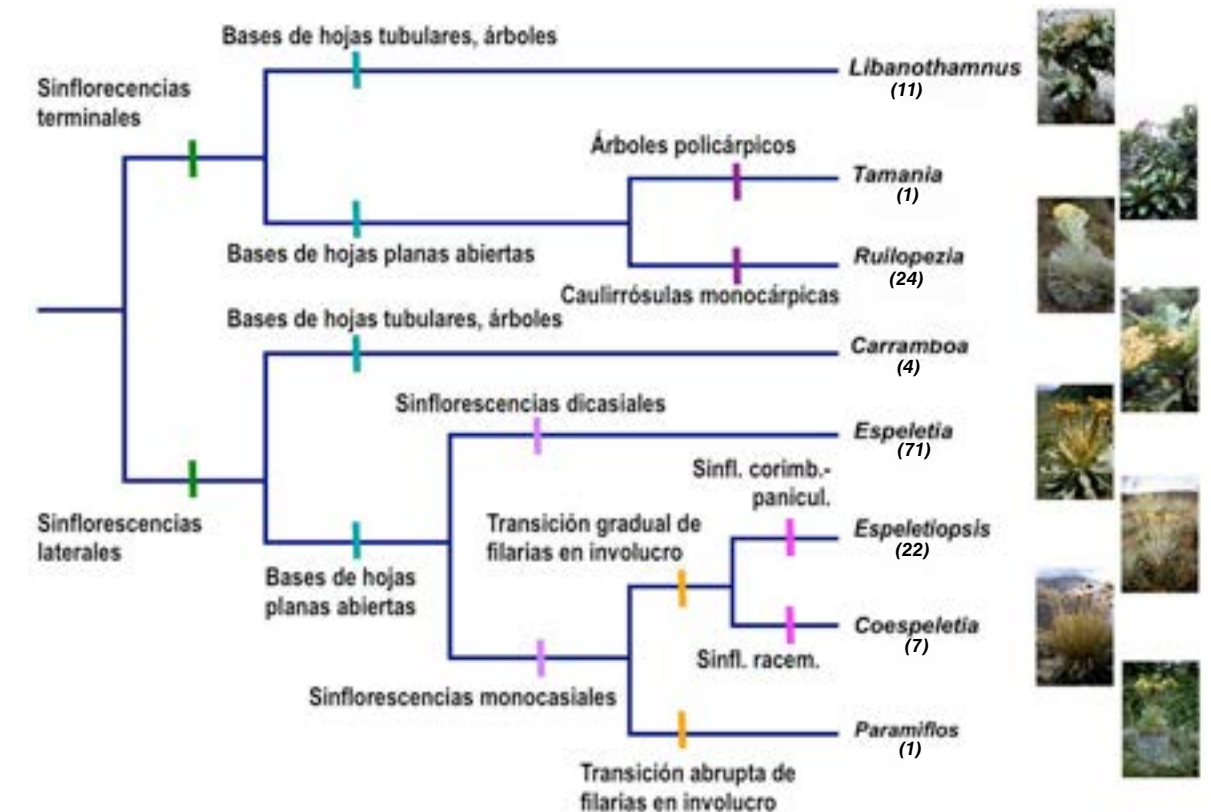
Los frailejones se clasifican en la subtribu Espeletiinae Cuatrec. (Millerieae: Asteraceae). La subtribu es claramente monofilética, de origen reciente, con frecuente hibridación e introgresión interespecífica e

intergenética (Rauscher 2002, Diazgranados 2012b, Cuatrecasas y Robinson).

En la actualidad existen ocho géneros de frailejones, siendo el más diverso *Espeletia* H. & B. (71 spp.), seguido por *Ruilopezia* Cuatrec. (24 spp.), *Espeletiopsis* Cuatrec. (22 spp.), *Libanothamnus* Ernst (11 spp.), *Coespeletia* Cuatrec. (7 spp.), *Carrambo* Cuatrec. (4 spp.), *Paramiflos* Cuatrec. (1 sp.) y *Tamania* Cuatrec. (1sp.) (Diazgranados 2012a). Estos géneros agrupan en total 141 especies, 17 subespecies, 22 variedades, y 8 formas (Diazgranados 2012a).

Los géneros se reconocen con relativa facilidad a partir de ciertas homologías morfológicas: posición de las sinflorescencias (i.e. terminal o lateral), formas de vida (e.g. árboles, a/caulirrósculas monocárpicas, a/caulirrósculas policárpicas, etc.), tipo de base de las hojas (i.e. plana o tubular) y tipo de sinflorescencia (i.e. dicasia, monocasia, racemiforme o monocasia corimbiforme-paniculada) (figura 2).

Figura 2. Clave visual para los géneros de frailejones

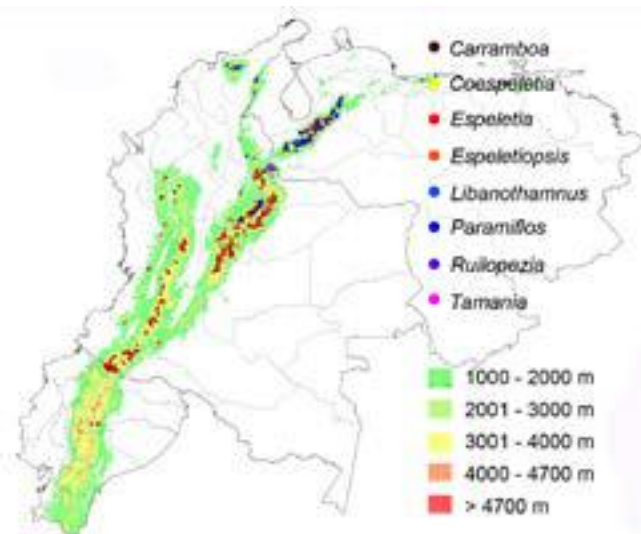




Desde el punto de vista evolutivo los frailejones se relacionan estrechamente con *Smallanthus* y otros géneros como *Ichthyothere* y *Rumfordia* (Rauscher 2002, Diazgranados 2012b). La filogenia basada en evidencia molecular sugiere que la subtribu se originó en los Andes centrales de Venezuela, posiblemente a partir de un ancestro común con *Smallanthus* (Diazgranados 2012b).

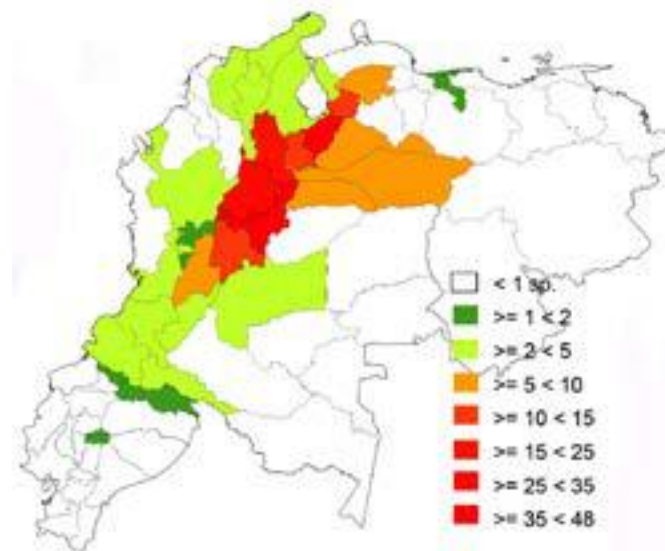
La variación altitudinal de los ecosistemas durante las glaciaciones e interglaciaciones del Pleistoceno sin duda favoreció la colonización paulatina de los diversos macizos y dispersión desde este centro de origen hacia el norte hasta la Cordillera del Mar venezolana y la Sierra Nevada de Santa Marta (73.8°W, 11°N), y hacia el sur hasta los páramos del norte de Ecuador y una localidad disjunta al sur de Quito llamada la Sierra de Llanganates (78.5°W, 1.2°S) (Diazgranados 2012a) (figura 3a).

**Figura 3a.** Mapas: a) Rango de distribución geográfica de frailejones



Cerca del 80% de las especies ocurren entre 70.5 y 73°W, y 5.5 y 9.0°N, a lo largo de la cordillera Oriental colombiana y los Andes venezolanos. Los frailejones se encuentran en 21 (64%) departamentos de Colombia, seis provincias (25%) en Ecuador y 12 (52%) estados en Venezuela (figura 3b).

**Figura 3b.** Riqueza de frailejones por principales divisiones administrativas de países



El género *Carramboa*, de especies arbóreas, es posiblemente el más cercano a *Smallanthus*. De allí se desprenden varios clados de especies venezolanas, y luego un gran clado con especies principalmente colombianas (Diazgranados 2012b). Las especies venezolanas son indudablemente más antiguas, y morfológicamente más variables. El color de los capítulos, por ejemplo, puede ser blanco, rosado, púrpura, morado, naranja, amarillo o verde. Las especies colombianas son más jóvenes y menos variables morfológicamente.

Los frailejones son polinizados principalmente por abejas y abejorros (por especies de *Bombus*, *Colletes* y *Apis*), y carecen de estructuras de dispersión a larga distancia (Berry y Calvo 1994, Fagua y Gonzalez 2007, Sobrevila 1988). Las semillas (cipselas) están desprovistas de cerdas plumosas para volar con el viento (papus), con excepción de una especie (*Tamania chardonii* [A. C. Sm.] Cuatrec., con brácteas remanentes a manera de papus, probablemente no funcionales). Las semillas son dispersadas por gravedad, lo que hace que las especies sean en general gregarias (Cuatrecasas y Robinson).

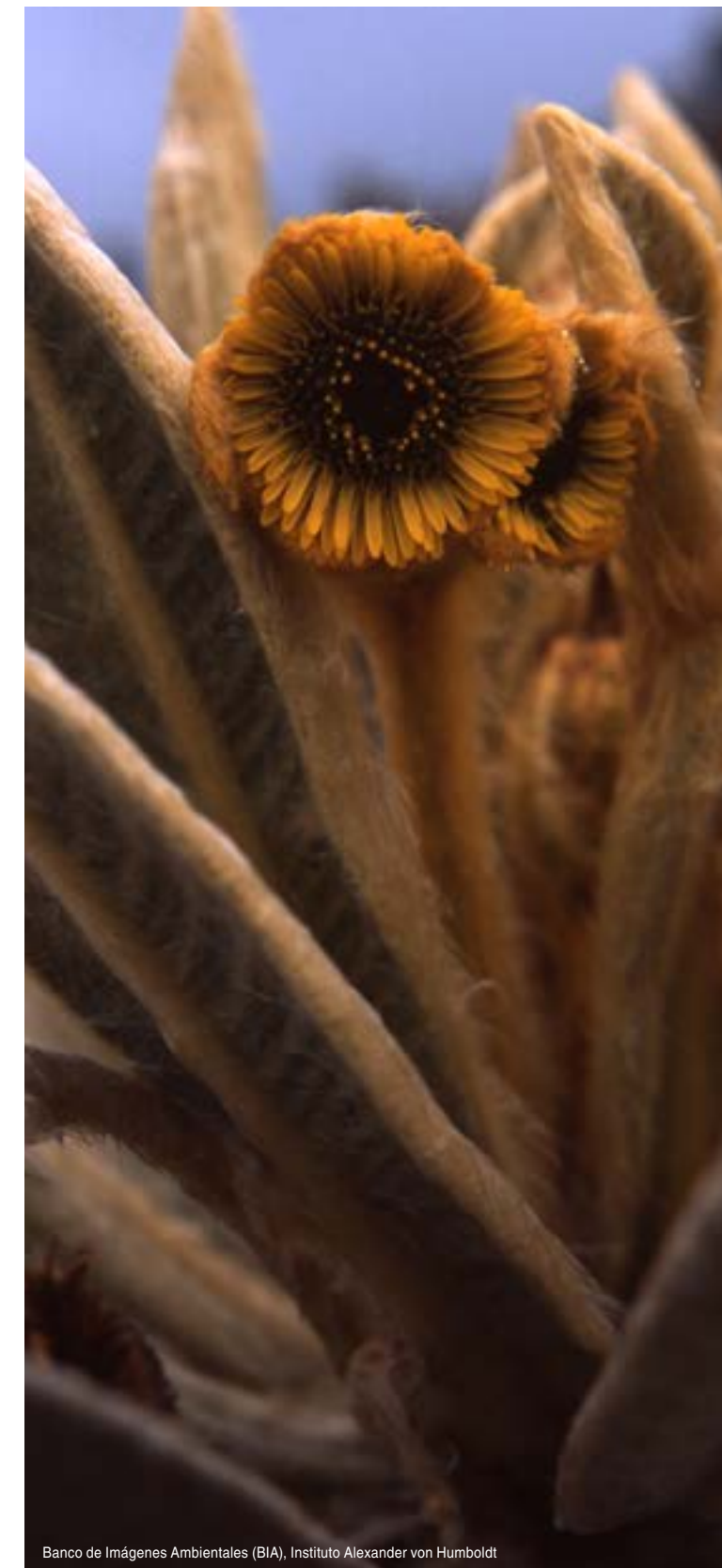
Por esta razón, el efecto de las glaciaciones e interglaciaciones del Pleistoceno en la variación altitudinal de los pisos ecosistémicos pudo haber promovido colonizaciones por vicarianza, así como hibridación por contacto secundario e introgresión entre especies aisladas previamente.

Las especies venezolanas han estado más tiempo expuestas a estas variaciones en su distribución geográfica, mientras que es posible que algunas de las especies colombianas estén apenas en proceso de formación. La evidencia molecular indica que la geografía tiene un rol fundamental en la evolución del grupo (Diazgranados 2012b). En general en los páramos venezolanos las especies simpátricas provienen de clados diferentes (dispersión filogenética), mientras que en los páramos colombianos las especies simpátricas se encuentran generalmente emparentadas (agrupamiento filogenético) (Diazgranados 2012b).

Los frailejones son altamente endémicos y cada especie se encuentra por lo general restringida a un solo complejo de páramos. Solo nueve especies son compartidas entre Colombia y Venezuela, y unas pocas especies crecen en múltiples localidades de páramos (e.g. *Libanothamnus neriifolius* [Bonpl. & Humb.] Ernst. en Venezuela y Colombia, *Espeletia hartwegiana* Sch. Bip. ex Cuatrec. en Colombia, y *E. pycnophylla* Cuatrec. en Colombia y Ecuador) (Diazgranados 2012a).

Las especies ampliamente distribuidas, sin embargo, se caracterizan por tener una notable variación morfológica y numerosos taxones infraespecíficos (e.g. *L. neriifolius* tiene 4 variedades; *E. hartwegiana* y *E. pycnophylla* tienen cada una dos subespecies y dos variedades; y *E. grandiflora* Humb. & Bonpl. tiene dos subespecies y una variedad).

Existen tres centros de radiación: los páramos de Mérida en Venezuela (con 44 spp.), los páramos de Santander y Norte de

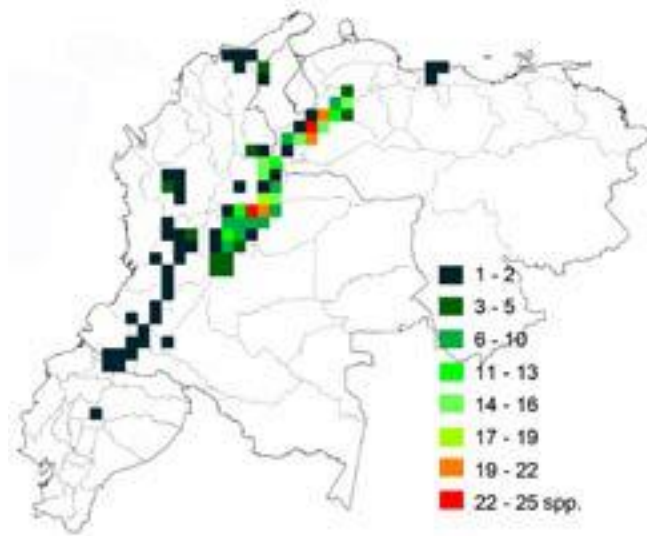


Banco de Imágenes Ambientales (BIA), Instituto Alexander von Humboldt



Santander (con 39 spp.) y los páramos de Boyacá (45 spp.) en Colombia (Diazgranados 2012a) (figura 3c). En términos generales, Colombia tiene la mayor riqueza de especies de frailejones (86 spp.), seguido por Venezuela (67 spp.) y Ecuador (1 sp.) (Diazgranados 2012a).

Figura 3c. Centros de radiación de frailejones



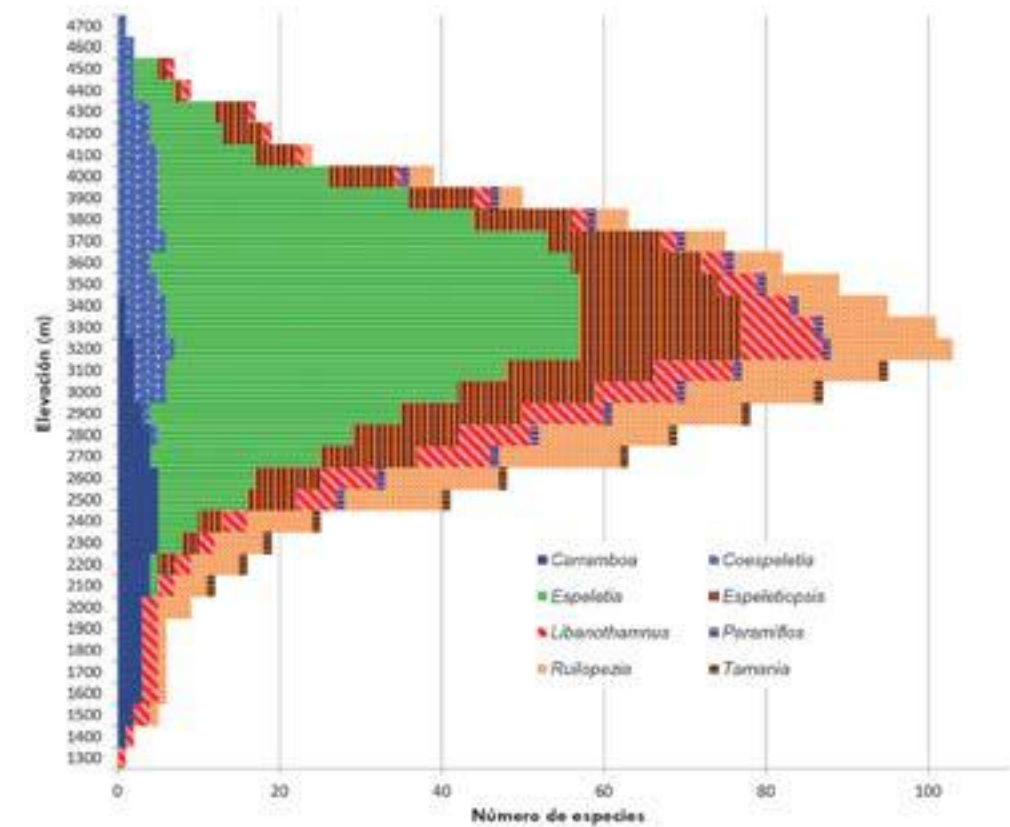
En cuanto a la distribución altitudinal la mayoría de las especies de frailejones (104 spp.) crece entre 3200 y 3400 m de elevación (Diazgranados 2012a) (figura 4). Sin embargo, algunas especies logran desarro-

llarse a alturas tan bajas como los 1300 m (i.e. *L. neriifolius* var. *turmalensis* Cuatrec., col. J.Steyermark 105028), o cercanas al borde de nieve a 4780 m (i.e. *Coespeletia timotensis* (Cuatrec.) Cuatrec., col. L.Ruiz-Terán 851). En general, *Carramboa* y *Tamania* crecen por debajo de los 3500 m, *Coespeletia* crece por encima de los 2800 m y los demás géneros se encuentran entre los 2000 y los 4600 m (Diazgranados 2012a).

Los frailejones son especies clave para los páramos, puesto que con sus estructuras xeromórficas contribuyen con la regulación del ciclo hídrico, además de producir un gran porcentaje de la biomasa en el ecosistema, prevenir la erosión del suelo y tener interacciones con más de 125 especies de animales (Cuatrecasas y Robinson). No solo gozan de una enorme importancia ecológica sino que también son culturalmente importantes. Esculturas, marcas comerciales, postales, afiches, vestuario, cafés e incluso monedas elogian y simbolizan estas plantas.

Sin embargo, el modelamiento de nichos ecológicos bajo varios escenarios probables de cambio climático sugiere que entre el 61 y el 81% de las especies (81-133 spp.) tendrá una para el 2080, con una tasa de extinción de entre el 31 y el 51% (41-84 spp.) (Diazgranados 2012b, sometido).

Figura 4. Riqueza de especies por género a lo largo del gradiente altitudinal



### ¿Son frailejones y páramos conceptos inseparables?

La evolución de los frailejones está estrechamente ligada a su historia biogeográfica, con corredores de dispersión claramente identificados (Diazgranados 2012b). Esto explica por qué los páramos del extremo norte solo tienen especies de *L. neriifolius* y un par de especies de *Espeletia* (*E. tillettii* Cuatrec. y *E. perijaensis* Cuatrec.) en la Sierra de Perijá. También explica la baja diversidad de frailejones, solo del género *Espeletia*, en las cordilleras Central y Occidental colombianas, en el Macizo Colombiano y en límites con Ecuador, y la ausencia de frailejones en algunas áreas de páramo o subpáramo en estas regiones.

Varias especies de frailejones pueden crecer tanto en páramos propiamente di-

chos como en bosques altoandinos (figura 4). Algunas de estas especies son incluso más exitosas en los bosques, muchas veces como elementos emergentes (e.g. *Espeletia uribei* Cuatrec., *Espeletopsis purpurascens* (Cuatrec.) Cuatrec., *E. sanchezii* S. Díaz & Obando, *Ruilopezia lopez-palacii* [Ruiz-Terán & López-Fig.] Cuatrec., y *R. paltonioides* [Standl.] Cuatrec.).

Otras raramente llegan hasta el páramo (e.g. *Carramboa* spp.) o forman agregaciones boscosas muy compactas, a 3800 m o más, por encima de las cuales se presenta una abrupta transición a superpáramo, en donde los pajonales típicos de páramo se ven muy reducidos o están ausentes (e.g. población de *Libanothamnus occultus* ssp. *humbertii* [Cuatrec.] Cuatrec. en la Sierra Nevada de Santo Domingo, o de *L. lucidus* en la Sierra Nevada de Mérida).





Por otra parte, algunas especies de frailejones pueden ser pioneras agresivas, con gran tasa de fertilidad y relativo rápido crecimiento. *Espeletia argentea* Humb. & Bonpl. en Cundinamarca, *E. boyacensis* Cuatrec. en Boyacá, *E. schultzi* Wedd. en Mérida, y *Espeletiopsis santanderensis* (A. C. Sm.) Cuatrec. en los Santanderes, cumplen con estas características: tienen un amplio rango de distribución; son localmente muy abundantes y forman poblaciones densas; y se desarrollan bien en cultivos abandonados, después de quemas o en ambientes intervenidos como bordes de carreteras.

En el altiplano cundiboyacense es común ver frailejonales de *E. argentea* o *E. boyacensis* en áreas deforestadas (fenómeno conocido como “paramización”). El valle del páramo de Berlín, a lo largo de la vía entre Bucaramanga y Pamplona, solía tener al menos seis especies de frailejones, de las cuales quedan principalmente dos: *E. standleyana* A.C. Sm. con poblaciones muy reducidas, y *Espeletiopsis santanderensis* con poblaciones muy extensas. En Mérida (Venezuela), *Espeletia schultzi* forma densos frailejonales en zonas alteradas, diezmando poblaciones de otras especies de frailejones.

*Ruilopezia floccosa* (Standl.) Cuatrec. fue reportada con frecuencia entre los años 60 y 70 en los alrededores de la Laguna de Mucubají (Sierra Nevada de Santo Domingo, Mérida) (e.g. Smith 1981). Luego de tres días de búsqueda el autor logró encontrar un solo individuo de *R. floccosa*, a varios kilómetros de donde se solía encontrar. El área hoy en día es ampliamente dominada por *E. schultzi*.

Por último, los páramos en general son sumamente diversos en sus factores abióticos. El clima es altamente heterogéneo entre regiones geográficas e incluso vertientes, y la temperatura varía de acuerdo con la elevación, humedad relativa, precipitación y vientos. Los regímenes de precipitación pueden presentar sequía de dos a cuatro

meses al año, a veces con dos (unimodal), cuatro (bimodal) o seis (trimodal) estaciones (Rangel-Ch 2000b).

Los páramos y superpáramos muy húmedos del sur de Colombia contrastan con los páramos secos de los pueblos del sur de Mérida en Venezuela, y con los superpáramos del norte de Mérida, llamados desiertos periglaciales (Monasterio 1986).

En Colombia el clima paramuno se puede clasificar en siete categorías, desde seco, con una precipitación media anual de 623.5–1.196,5 mm hasta pluvial, donde las precipitaciones exceden los 4061 mm (Rangel 2000b). Los suelos también son muy variados, desde muy superficiales y principalmente rocosos o morrénicos, hasta profundos y húmicos, con diferentes niveles de influencia volcánica. La composición florística de los páramos cambia de acuerdo con los factores abióticos, y de hecho hay incluso páramos que carecen de frailejones, a veces reemplazados por poblaciones de cardones (*Puya* spp.).

La combinación entre eventos históricos, biogeográficos, condiciones bióticas y abióticas determina la presencia, abundancia y diversidad de frailejones en los páramos. Por lo anterior los páramos no necesariamente tienen presencia de frailejones. De la misma manera, áreas con frailejones no necesariamente son páramos.

### ¿Pueden los frailejones indicar el límite de los páramos?

Por las razones anteriormente expuestas la respuesta sería no, por lo menos en términos generales para la subtribu Espeletiinae Cuatrec. (Millerieae: Asteraceae). Especies oportunistas como *L. neriifolius* crecen incluso por debajo de los 2000 m en laderas expuestas al viento y de suelos bien drenados, compitiendo con *Pteridium*, *Monochaetum*, *Morella* y varias especies arvenses.

Con base en el análisis de distribución de los especímenes observados se identificaron 111 especies observadas en el páramo propiamente dicho, de las cuales 40

son exclusivas de este ecosistema (tabla 1). Estas especies podrían ser usadas como indicadores de presencia de páramos.

Tabla 1. Especies de frailejones propias del páramo

Especies	Elevación prom. (m) (mín.–máx.)	Colombia	Ecuador	Venezuela	Bosque Andino	Subpáramo	Páramo	Superpáramo
<i>Carramboa badilloi</i>	2650 m (2050–3190)			X	X	X		
<i>Carramboa rodriguezii</i>	2530 m (1460–2960)			X	X	X		
<i>Carramboa trujillensis</i>	2510 m (2100–2880)			X	X			
<i>Carramboa wurdackii</i>	2420 m (2140–2560)			x	x			
<i>Coespeletia albarregensis</i>	4060 m (3920–4150)			X			X	
<i>Coespeletia elongata</i>	3650 m (3320–4280)			X			x	
<i>Coespeletia laxiflora</i>	3740 m	X					X	
<i>Coespeletia moritziana</i>	4020 m (2120–4530)			X			x	x
<i>Coespeletia spicata</i>	3980 m (3350–4300)			X			X	X
<i>Coespeletia thyrsoformis</i>	3230 m (2500–3510)			X		X	X	
<i>Coespeletia timotensis</i>	4080 m (3650–4780)			X			X	X
<i>Espeletia annemariana</i>	3350 m (2990–3870)	X					X	
<i>Espeletia arbelaezii</i>	3420 m (2720–3810)	x				x	x	
<i>Espeletia argentea</i>	3350 m (2730–4030)	X				X	X	
<i>Espeletia ariana</i>	3650 m (3580–3680)	X					x	
<i>Espeletia aristeguietana</i>	2320 m (2110–2850)			X	X	X	X	
<i>Espeletia azucarina</i>	3900 m (3620–3980)	X					x	
<i>Espeletia barclayana</i>	3440 m (3130–3700)	X				X	X	
<i>Espeletia batata</i>	3930 m (3450–4270)			X			X	x
<i>Espeletia boyacensis</i>	3530 m (2570–3910)	X				X	X	
<i>Espeletia brachyaxiantha</i>	3720 m (3320–3840)	X					X	
<i>Espeletia brassicoidea</i>	3040 m (2610–3880)	X		X	X	X	X	
<i>Espeletia cabrerensis</i>	3240 m (3230–3240)	X				X	X	
<i>Espeletia cachaluensis</i>	3850 m	X					x	
<i>Espeletia canescens</i>	4140 m	X					X	
<i>Espeletia cayetana</i>	3380 m (3210–3450)	X					x	
<i>Espeletia chocontana</i>	3310 m (3170–3680)	X				X	X	
<i>Espeletia chontalensis</i>	3620 m	X					x	
<i>Espeletia cleefii</i>	4280 m (3620–4450)	X					X	X
<i>Espeletia congestiflora</i>	3610 m (2630–3870)	X				X	X	
<i>Espeletia conglomerata</i>	3550 m (3000–3980)	X		X		X	X	

Especies	Elevación prom. (m) (mín.–máx.)	Colombia	Ecuador	Venezuela	Bosque Andino	Subpáramo	Páramo	Superpáramo
Espeletia cuniculorum	4190 m			<b>x</b>				<b>x</b>
Espeletia curialensis	3580 m (3210–4090)	x					x	
Espeletia discoidea	3640 m (3210–3880)	<b>x</b>				<b>x</b>	<b>x</b>	
Espeletia dugandii	3280 m (3160–3740)	<b>x</b>				x	x	
Espeletia episcopalis	3410 m (3370–3430)	<b>x</b>					<b>x</b>	
Espeletia estanislana	3760 m (3400–3980)	<b>x</b>					x	
Espeletia formosa	3290 m (3250–3330)	<b>x</b>					<b>x</b>	
Espeletia frontinoensis	3650 m (3420–3830)	<b>x</b>					<b>x</b>	
Espeletia grandiflora	3380 m (2550–3960)	<b>x</b>				<b>x</b>	<b>x</b>	
Espeletia hartwegiana	3510 m (2640–4510)	<b>x</b>				<b>x</b>	<b>x</b>	<b>x</b>
Espeletia idroboi	3430 m (3310–3880)	<b>x</b>				<b>x</b>	<b>x</b>	
Espeletia incana	3710 m (2480–3870)	<b>x</b>				<b>x</b>	<b>x</b>	
Espeletia jajoensis	3230 m (2740–3440)			x		x	x	
Espeletia jaramilloi	3730 m (3240–3920)	<b>x</b>					<b>x</b>	
Espeletia killipii	3550 m (2730–3880)	<b>x</b>				x	x	
Espeletia lopezii	4030 m (3130–4990)	<b>x</b>					<b>x</b>	<b>x</b>
Espeletia marnixiana	3540 m	<b>x</b>					x	
Espeletia marthae	3370 m (3080–4040)			<b>x</b>			<b>x</b>	<b>x</b>
Espeletia mirabilis	3590 m	<b>x</b>					<b>x</b>	
Espeletia miradorensis	3750 m	<b>x</b>					<b>x</b>	
Espeletia murilloi	3450 m (2890–3820)	<b>x</b>				<b>x</b>	<b>x</b>	
Espeletia mutabilis	3610 m	x					x	
Espeletia nana	3370 m (2830–3660)			<b>x</b>			<b>x</b>	
Espeletia nemekenei	3320 m (2910–3620)	<b>x</b>				x	x	
Espeletia occidentalis	3100 m (2720–3730)	<b>x</b>				<b>x</b>	<b>x</b>	
Espeletia oswaldiana	3060 m (2800–3240)	<b>x</b>				x	x	
Espeletia paipana	3400 m (3390–3400)	<b>x</b>					<b>x</b>	
Espeletia perijaensis	3180 m (2570–3480)	<b>x</b>		<b>x</b>		<b>x</b>	<b>x</b>	
Espeletia pescana	3720 m (3500–3800)	<b>x</b>					<b>x</b>	
Espeletia pisbana	3300 m (3240–3330)	<b>x</b>					<b>x</b>	
Espeletia praefrontina	3620 m (3310–3830)	<b>x</b>					<b>x</b>	
Espeletia pulcherrima	3260 m	<b>x</b>					<b>x</b>	
Espeletia pycnophylla	3510 m (2780–4380)	<b>x</b>	x			x	x	x
Espeletia raquirensis	3400 m (3210–3410)	<b>x</b>					<b>x</b>	
Espeletia roberti	3430 m (3170–4610)	<b>x</b>				x	x	
Espeletia rositae	3740 m (2880–3980)	<b>x</b>				<b>x</b>	<b>x</b>	
Espeletia schultesiana	2890 m (2690–3720)	<b>x</b>				<b>x</b>	x	
Espeletia schultzii	3600 m (2340–4430)			<b>x</b>		<b>x</b>	<b>x</b>	<b>x</b>

Especies	Elevación prom. (m) (mín.–máx.)	Colombia	Ecuador	Venezuela	Bosque Andino	Subpáramo	Páramo	Superpáramo
Espeletia semiglobulata	4030 m (3570–4170)			<b>x</b>			<b>x</b>	<b>x</b>
Espeletia soroca	3180 m	<b>x</b>					<b>x</b>	
Espeletia standleyana	3340 m (3110–3860)	<b>x</b>				<b>x</b>	<b>x</b>	
Espeletia steyermarkii	2820 m (2770–3250)	x		x		x		
Espeletia summapacis	3820 m (3540–4040)	<b>x</b>					<b>x</b>	
Espeletia tapirophila	3600 m	<b>x</b>					x	
Espeletia tenorae	3360 m (2910–3760)			<b>x</b>			<b>x</b>	
Espeletia tibamoensis	2500 m	<b>x</b>				x		
Espeletia tillettii	3060 m	<b>x*</b>		<b>x</b>		<b>x</b>	<b>x</b>	
Espeletia tunjana	3250 m (2890–3720)	<b>x</b>				<b>x</b>	<b>x</b>	
Espeletia ulotricha	3250 m (2980–3450)			<b>x</b>			<b>x</b>	
Espeletia uribei	3330 m (2790–3610)	<b>x</b>			<b>x</b>	<b>x</b>		
Espeletia weddellii	3530 m (2650–4270)			<b>x</b>		<b>x</b>	<b>x</b>	<b>x</b>
Espeletiopsis angustifolia	3050 m (1700–3940)			<b>x</b>	<b>x</b>	<b>x</b>	<b>x</b>	
Espeletiopsis betancurii	3260 m	<b>x</b>				x	x	
Espeletiopsis caldasii	3620 m (3340–3920)	<b>x</b>					<b>x</b>	
Espeletiopsis colombiana	4020 m (3200–4990)	<b>x</b>					x	
Espeletiopsis corymbosa	3150 m (2720–3780)	<b>x</b>			<b>x</b>	<b>x</b>	<b>x</b>	
Espeletiopsis funcckii	3690 m (3410–3890)	<b>x</b>				<b>x</b>	x	
Espeletiopsis garciae	3330 m (2680–3630)	<b>x</b>			<b>x</b>	<b>x</b>	<b>x</b>	
Espeletiopsis guacharaca	3540 m (3000–3880)	<b>x</b>			<b>x</b>	<b>x</b>	<b>x</b>	
Espeletiopsis insignis	2880 m (2770–3250)	<b>x</b>			<b>x</b>	<b>x</b>		
Espeletiopsis jimenez-quesadae	3690 m (2820–4120)	<b>x</b>			<b>x</b>	<b>x</b>	<b>x</b>	
Espeletiopsis meridensis	2910 m (2610–3260)			x	x	x		
Espeletiopsis muisca	3400 m (2720–3840)	<b>x</b>				<b>x</b>	<b>x</b>	
Espeletiopsis pannosa	3770 m (3240–4200)			x	x	x	x	
Espeletiopsis petiolata	3730 m (3160–4440)	<b>x</b>					<b>x</b>	
Espeletiopsis pleiochasia	3300 m (2900–3800)	<b>x</b>			<b>x</b>	x	x	
Espeletiopsis pozoensis	3330 m (2930–4040)			<b>x</b>			<b>x</b>	<b>x</b>
Espeletiopsis purpurascens	3030 m (2620–3940)	<b>x</b>		<b>x</b>	<b>x</b>	<b>x</b>	<b>x</b>	
Espeletiopsis rabanalensis	3300 m (3230–3440)	<b>x</b>					<b>x</b>	
Espeletiopsis sanchezii	3230 m (3080–3560)	<b>x</b>			<b>x</b>	<b>x</b>	<b>x</b>	
Espeletiopsis santanderensis	3400 m (2680–3920)	<b>x</b>				<b>x</b>	<b>x</b>	
Espeletiopsis sclerophylla	3540 m (2880–3980)	<b>x</b>				<b>x</b>	<b>x</b>	
Espeletiopsis trianae	2890 m	<b>x</b>				x		
Libanothamnus arboreus	3050 m (2840–3290)			<b>x</b>	<b>x</b>	<b>x</b>		
Libanothamnus banksiaefolius	3020 m (2710–3210)			<b>x</b>	x	x		
Libanothamnus divisoriensis	3290 m (3170–3500)	<b>x</b>		<b>x</b>	<b>x</b>	<b>x</b>		

Especies	Elevación prom. (m) (mín.–máx.)	Colombia	Ecuador	Venezuela	Bosque Andino	Subpáramo	Páramo	Superpáramo
<i>Libanothamnus griffinii</i>	2830 m (1660–3080)			x	x	x		
<i>Libanothamnus liscanoanus</i>	3230 m (3040–3450)			x		x	x	
<i>Libanothamnus lucidus</i>	3480 m (3400–3550)			x		x	x	
<i>Libanothamnus neriifolius</i>	2620 m (1300–3900)	x		x	x	x	x	
<i>Libanothamnus occultus</i>	3430 m (2480–4350)	x		x	x	x	x	x
<i>Libanothamnus parvulus</i>	3000 m (2650–3300)			x	x	x		
<i>Libanothamnus spectabilis</i>	3010 m (2360–3150)			x	x	x		
<i>Libanothamnus tamanus</i>	2930 m (2610–4090)	x		x	x	x	x	
<i>Paramiflos glandulosus</i>	3350 m (2550–3800)	x			x	x	x	
<i>Ruilopezia atropurpurea</i>	3030 m (2690–3900)			x	x	x		
<i>Ruilopezia bracteosa</i>	2880 m (2520–3530)			x		x		
<i>Ruilopezia bromelioides</i>	2850 m (2260–3480)			x	x	x		
<i>Ruilopezia cardonae</i>	3150 m (3110–3300)	x		x			x	
<i>Ruilopezia coloradarum</i>	2800 m (2680–3040)			x	x	x		
<i>Ruilopezia cuatrecasasii</i>	2760 m (2690–2820)			x	x	x		
<i>Ruilopezia emmanuelis</i>	2820 m (2590–3210)			x	x	x		
<i>Ruilopezia figueirasii</i>	3160 m (3150–3160)			x		x	x	
<i>Ruilopezia floccosa</i>	3640 m (3290–4090)			x			x	x
<i>Ruilopezia grisea</i>	3560 m (3550–3560)			x			x	
<i>Ruilopezia hanburiana</i>	3240 m (3130–3310)			x		x	x	
<i>Ruilopezia jabonensis</i>	3070 m (2790–3290)			x		x	x	
<i>Ruilopezia jahnii</i>	3330 m (3130–3510)			x		x	x	
<i>Ruilopezia josephensis</i>	2790 m (2670–3100)			x	x	x		
<i>Ruilopezia leucactina</i>	3390 m (2930–3480)			x		x	x	
<i>Ruilopezia lindenbergii</i>	2880 m (2330–3360)			x		x	x	
<i>Ruilopezia lopez-palacii</i>	2890 m (2680–3080)			x		x	x	
<i>Ruilopezia marcescens</i>	2960 m (2060–3560)			x	x	x	x	
<i>Ruilopezia margarita</i>	3600 m (3590–3600)			x			x	
<i>Ruilopezia paltonioides</i>	2800 m (1490–3210)			x	x	x		
<i>Ruilopezia ruizii</i>	2790 m (2500–2990)			x	x	x		
<i>Ruilopezia usubillagae</i>	2830 m			x		x		
<i>Ruilopezia vergarae</i>	2780 m (1450–3180)			x	x	x		
<i>Ruilopezia viridis</i>	2650 m (1660–3080)			x	x	x		
<i>Tamania chardonii</i>	2710 m (1830–3170)	x		x	x	x		
Todal de especies		86	1	67	40	88	111	16

\*Existencia probable pero no confirmada

### ¿Puede la elevación ser usada para predecir la presencia de frailejones?

No en todos los casos. En general las formas de vida de los frailejones responden a adaptaciones bajo condiciones xeromórficas. En las serranías bajas venezolanas (por debajo de los 3500 m) es frecuente observar que las vertientes a barlovento son generalmente secas y tienen cobertura de páramo con frailejonal, mientras que las vertientes de sotavento son más húmedas, con predominio de bosque altoandino e incluso con palmas iriartoideas.

En algunos casos el autor ha registrado formaciones de bosque altoandino de *Libanothamnus* spp. que llegan prácticamente hasta el superpáramo, a más de 4200 m (e.g. vertiente de la Laguna La Comoto, Sierra Nevada de Mérida), en donde no hay un páramo propiamente dicho. En otros casos frailejonales pueden presentarse en condiciones azonales, rodeados de bosques andinos desarrollados, a elevaciones excepcionalmente bajas. Dichos páramos azonales se encuentran por lo general en suelos de bajo drenaje (e.g. páramo de Fontibón o de La Legía, en la vía de Pamplona a Chitagá).

### ¿Puede la densidad de frailejones ser un indicativo de la condición de conservación de los páramos?

Depende de cada especie. De hecho, especies aquí mencionadas como posibles pioneras de paramización (*Espeletia argentea*, *E. boyacensis*, *E. schultzii* y *Espeletia santanderensis*) suelen tener poblaciones supremamente densas. En el extremo sur del rango de distribución páramos conservados pueden incluso carecer por completo de frailejones o contener poblaciones muy restringidas (e.g. páramos del Azufral o de Coconucos).

### ¿Puede el tamaño de los frailejones ser un indicativo de la condición de conservación de los páramos?

Nuevamente depende de cada especie. Si bien es cierto que en general el tamaño se correlaciona con la longevidad en general hay tres factores importantes a tener en cuenta. Por un lado, ciertas especies son resistentes a las quemadas, que quedan en evidencia en los tallos carbonizados de individuos vivos. Por otra parte la tasa de crecimiento varía notablemente entre poblaciones (dependiendo de elevación, suelo y humedad) entre especies, y a lo largo del año. Aunque solo se han estudiado unas pocas especies las tasas de crecimiento anual reportadas varían de 1 a 8.8 cm/año (Smith 1981, Cavelier *et al.* 1992, Verweij y Kok 1995).

El autor ha observado distancias entre eventos de floración (usualmente anuales) de hasta 25 cm en *Espeletia pleiochasia* (Cuatrec.) Cuatrec., lo que sugiere es una elevada tasa de crecimiento para esta especie aún sin estudiar. Por último, ciertas especies son de tamaño reducido en su forma adulta. *Espeletia caldasii* (Cuatrec.) Cuatrec., el frailejón más pequeño que existe, crece hasta 10 cm de altura en su forma adulta y es altamente sensible al pisoteo por ganadería.

### ¿Puede un frailejonal formar un bosque?

En algunos casos la respuesta es obvia: *Libanothamnus*, *Carramboa* y *Tamania*, géneros de hábitos típicamente arbóreos, forman bosques de manera natural, dominando incluso comunidades de vegetación altoandina. Un ejemplo es el *Libanothamnus griffini* del Ramal de Guaramacal en Venezuela (Cuello y Cleef 2009). Sin embargo, el autor conoce al menos dos poblaciones excepcionales de especies caulirósulas no ramificadas.



En Norte de Santander individuos de varios metros de altura de *Espeletopsis insignis* (Cuatrec.) Cuatrec. conforman una población tan densa y desarrollada que se genera una condición boscosa debajo de las rosetas de hojas, las cuales se tocan entre sí formando un pseudo-dosel. Algo similar sucede en un valle abrigado en Boyacá, al oeste del Parque Nacional Cocuy. Allí, *E. jimenez-quesadae* (Cuatrec.) Cuatrec., una especie que se encuentra típicamente en vertientes escarpadas de páramo crece en tal densidad que el pajonal es reemplazado por hierbas típicas de bosque altoandino.

## Reflexiones finales

El páramo es mucho más que un conjunto de especies de plantas abundantes (i.e. pastos y frailejones), y su delimitación no puede ser simplificada a la presencia de uno de sus componentes más conspicuos, los frailejones. El páramo es también un socioecosistema en constante interacción con comunidades humanas, con bienes y servicios ambientales emergentes. La ausencia, poca abundancia o diversidad de frailejones no es indicativo de la ausencia o degradación de un páramo.

Una gran densidad de frailejones tampoco es indicativo de un buen estado de conservación de un páramo, e incluso puede ser efecto de un proceso de paramización antropogénica de un bosque andino y altoandino. Los frailejones pueden ser de ayuda para delimitar e identificar condiciones de páramo, siempre y cuando las especies sean claramente identificadas. Sin embargo, se debe incrementar el conocimiento sobre las historias de vida de la mayoría de las especies de frailejones para usar estas plantas como indicadores biológicos.

## Referencias

Brooks, T. M., R. A. Mittermeier, G. B da Fonseca, J. Gerlach, M. Hoffmann, J. F. Lamoreux, C. G. Mittermeier, J. D. Pilgrim y S. L. Rodrigues.

2006. Global biodiversity conservation priorities. *Science* 313: 58-61. doi:10.1126/science.1127609.

Berry, P. E., y R. N. Calvo. 1994. An overview of the reproductive biology of *Espeletia* (Asteraceae) in the Venezuelan Andes. En: W. Philip, A. Rundel, A. P. Smith y F. C. Meinzer (Eds.). *Tropical Alpine Environments Plant Form and Function*. Cambridge University Press, Los Angeles, pp. 229-250. doi:http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511551475.014.

Cavelier, J., J. L. Machado, D. Valencia, J. Montoya, A. Laignelet, A. Hurtado, A. Varela y C. Mejía. 1992. Leaf Demography and Growth Rates of *Espeletia barclayana* Cuatrec. (Compositae), a Caulescent Rosette in a Colombian Paramo. *Biotropica* 24: 52-63.

Cuatrecasas, J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 10: 221-268.

Cuatrecasas, J. y H. Robinson. En prensa. *Monography of the subtribe Espeletiinae*. New York Botanical Garden - Smithsonian Institution.

Cuello, N. L. y A. M. Cleef. 2009. The forest vegetation of Ramal de Guaramacal in the Venezuelan Andes. *Phytocoenologia* 39: 109-156.

Diazgranados, M. y J. Barber. Sometido. Doomed by climate change: the demise of a spectacular radiation of Andean plants.

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

Diazgranados, M. 2012b. Phylogenetic and biogeographic relationships within the Espeletiinae (Asteraceae), an endemic subtribe of the South American Paramos (Doctoral Dissertation), Saint Louis University, Saint Louis, Missouri.

Fagua, J. C., y V. H. Gonzalez. 2007. Growth rates, reproductive phenology, and pollination ecology of *Espeletia grandiflora* (Asteraceae), a giant Andean caulescent rosette. *Plant biology* 9: 127-135.

Hooghiemstra, H. y T. van der Hammen. 2004. Quaternary Ice-Age dynamics in the Colombian Andes: developing an understanding of our legacy. *Philosophical transactions of the*

Royal Society of London (Biological sciences) 359: 173-180.

Hooghiemstra, H., V. M. Wijninga & A. M. Cleef. 2006. The Paleobotanical Record of Colombia: Implications for Biogeography and Biodiversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93 (2): 297-324.

Killeen, T. J., M. Douglas, T. Consiglio, P. M. Jørgensen y J. Mejía. 2007. Dry spots and wet spots in the Andean hotspot. *Journal of Biogeography* 34: 1357-1373. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01682.x.

Luteyn, J. L. 1999. Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. New York Botanical Garden Press, Bronx, New York, USA.

Monasterio, M. 1986. Adaptive strategies of Espeletia in the Andean desert páramo. En: F. Vuilleumier y M. Monasterio (Eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press and American Museum of Natural History, New York and Oxford, pp. 49-80.

Rangel-Ch., O. 2000a. Síntesis Final: Visión integradora sobre la Región del Páramo. En: Rangel-Ch., O. (Ed.). *La región de vida paramuna. Serie Colombia Diversidad Biótica Vol. III*. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D.C., Colombia, 816-838.

Rangel-Ch., O. 2000b. Clima de la Región Paramuna en Colombia. En: Rangel-Ch. O. (Ed.). *La región de vida paramuna. Serie Colombia Diversidad Biótica Vol. III*. Instituto de Ciencias

Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D.C., Colombia, 85-125.

Rauscher, J. 2002. Molecular phylogenetics of the Espeletia complex (Asteraceae): evidence from nrDNA ITS sequences on the closest relatives of an Andean adaptive radiation. *American Journal of Botany* 89: 1074-1084.

Sklenár, P., J. L. Luteyn, C. Ulloa, P. M. Jørgensen y M. O. Dillon. 2005. *Flora Genérica de los Páramos - Guía Ilustrada de las Plantas Vasculares*. The New York Botanical Garden Press, New York.

Smith, A. P. 1981. Growth and Population Dynamics of Espeletia (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Smithsonian Contributions to Botany* (48).

Smith, J. M. B. y A. M. Cleef (1988): Composition and origins of the world's tropicalpine floras. *Journal of Biogeography* 15: 631-645.

Sobrevila, C. 1988. Effects of distance between pollen donor and pollen recipient on fitness components in *Espeletia schultzii*. *American Journal of Botany* 75: 701-724.

Thiers, B. Actualizado constantemente. *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium, <http://sweetgum.nybg.org/ih/>.

Verweij, P. A. y K. Kok. 1995. Spatial and temporal modelling of vegetation patterns: Burning and grazing in the paramo of Los Nevados National Park (Doctoral Dissertation), University of Amsterdam.ww