

El fuego y el pastoreo en el páramo húmedo de Chingaza (Colombia): efectos de la perturbación y respuestas de la vegetación

Camilo de los Ángeles Cárdenas

Bellaterra (Barcelona), mayo de 2013



Universitat Autònoma de Barcelona
Departament de Biologia Animal, de Biologia Vegetal i d'Ecologia
Unitat d'Ecologia

El fuego y el pastoreo en el páramo húmedo de Chingaza (Colombia): efectos de la perturbación y respuestas de la vegetación

Camilo de los Ángeles Cárdenas

Tesis doctoral para optar al grado de Doctor en Biología
por la Universitat Autònoma de Barcelona,

Supervisada por el director de tesis
Dr. Francesc Xavier Picó i Mercader
Científico Titular del Consejo Superior de Investigaciones Científicas

y el tutor de tesis
Dr. Javier Retana Alumbrosos
Catedrático de Ecología de la Universitat Autònoma de Barcelona

F. Xavier Picó
Director

Javier Retana
Tutor

Camilo Cárdenas
Doctorando

Mayo 2013

Con la colaboración de:



DEO OPTIMO MAXIMO

Dedico este trabajo a todos los biólogos y biólogas
cuyo amor por la naturaleza ha sido a costa de
importantes aspectos de su vida personal y grandes
expectativas de reivindicación social y económica.

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS	9
RESUMEN	11
1. INTRODUCCIÓN	16
1.1 El ecosistema	16
1.2 La problemática reciente del páramo	17
1.3 Conocimiento actual del páramo	20
1.4 Esquema de la tesis doctoral	21
2. GENERALIDADES DEL PÁRAMO	25
2.1 Características ambientales	25
2.2 Suelos e hidrología	25
2.3 Geología y geomorfología	26
2.4 Vegetación	26
2.5 Usos del páramo	28
2.6 El páramo en el Parque Nacional Natural Chingaza	29
2.7 Los organismos de estudio	29
2.8 Las zonas de estudio en el PNN Chingaza	33
3. MÉTODOS Y MATERIALES	38
3.1 Efecto de la quema-pastoreo sobre la estructura de la vegetación y el banco de semillas	38
3.2 Efecto de la quema-pastoreo sobre la fitomasa del páramo húmedo.	41
3.3. Regeneración de comunidades vegetales de páramo con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo después del corte de la vegetación y la remoción del suelo	43
3.4 Regeneración de <i>Chusquea tessellata</i> después del corte de la vegetación y la quema experimental	44
3.5 Regeneración en poblaciones de <i>Espeletia grandiflora</i> y <i>Espeletia killipii</i> con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo	47

4.	RESULTADOS	53
4.1	Efecto de la quema-pastoreo sobre la estructura de la vegetación y el banco de semillas	53
4.2	Efecto de la quema-pastoreo sobre la fitomasa del páramo húmedo.	57
4.3.	Regeneración de comunidades vegetales de páramo con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo después del corte de la vegetación y la remoción del suelo	60
4.4	Regeneración de <i>Chusquea tessellata</i> después del corte de la vegetación y la quema experimental	63
4.5	Regeneración en poblaciones de <i>Espeletia grandiflora</i> y <i>Espeletia killipii</i> con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo	67
5.	DISCUSIÓN	75
5.1	Efecto de la quema-pastoreo sobre la estructura de la vegetación y el banco de semillas	75
5.2	Efecto de la quema-pastoreo sobre la fitomasa del páramo húmedo.	81
5.3.	Regeneración de comunidades vegetales de páramo con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo después del corte de la vegetación y la remoción del suelo	87
5.4	Regeneración de <i>Chusquea tessellata</i> después del corte de la vegetación y la quema experimental	89
5.5	Regeneración en poblaciones de <i>Espeletia grandiflora</i> y <i>Espeletia killipii</i> con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo	94
6.	CONCLUSIONES	100
7.	RECOMENDACIONES	103
8.	BIBLIOGRAFÍA	105
9.	ANEXOS	124

AGRADECIMIENTOS

Se hace realidad un sueño de casi 20 años, a partir del primer trabajo de caracterización florística en un páramo. La belleza del ecosistema y lo que hoy conozco como heterogeneidad fueron el germen de la idea de conocer su biología y un día aportar “un grano de arena”. Muchas puertas se tocaron, hasta conseguir recursos, luego para tener el tiempo, los permisos, etc. Gracias a Dios quien aparejó todas las circunstancias, personas e instituciones, Él... Él, Clemente y Misericordioso.

Esta Tesis Doctoral fue posible gracias a dos personas. El Profesor Orlando Vargas Ríos, estudioso de los páramos, para quien las altas montañas generan grandes pensamientos, quien acompañó esta idea desde sus inicios hasta hoy. Quien motivó el estudio de la ecología de los páramos, me apoyó con ideas, recursos, ánimo, trabajo de campo, trabajo académico etc., este trabajo también es suyo! El indispensable Dr. Xavier Picó Mercader, quien creyó en mí, en mis ideas, apoyó mi iniciativa, trabajó hombro a hombro conmigo y siempre estuvo en los recodos del camino, esperándome para que no decayera, no me desviara. Muchas gracias por su dirección y muchas más por su lealtad.

Gracias a Colciencias y a la Universidad Antonio Nariño, su apoyo institucional fue el soporte de esta Tesis Doctoral. También a la Universidad Nacional de Colombia y a su grupo de Restauración Ecológica, dentro del cual fuimos tejiendo la cuerda de la investigación. Al apoyo permanente de CREA F por la formación recibida y quienes han estado atentos a echar una mano, cada vez que fuere necesario.

A Parques Nacionales de Colombia, en especial a las personas del Parque Nacional Natural Chingaza: Carlos Lora, Luis Alberto Espino, Elkin Pedraza, Fredy Avellaneda, Alirio Rodríguez, Fredy García, Andrés Patiño, Eduardo Niño, José Guzmán, Alirio García. A los miembros de la Fundación Suasie. Por el arduo trabajo de campo, William Rodríguez, Avelino Pedraza, Roque y Héctor Cifuentes, Vladimir Almeciga, Felipe Macías y Liliana Merchan. Sin olvidar a Roberto Sánchez por la ayuda en la determinación del material vegetal. A Martha Baracaldo por la corrección de estilo.

A mis colegas Óscar Rojas y Jennifer Insuasty por sus aportes durante todo el proceso de investigación.

Al profesor Silvio Zuluaga y las muchas horas de discusión, además a quien también debo mis andanzas por la ecología, a la profesora Lina Sarmiento por el material de lectura y tesis de doctorado, Un agradecimiento especial al Profesor Antonie Cleef por su apoyo académico, sugerencias, abundante literatura y ejemplares de tesis holandesas.

A Oscar Arismendy, Orlando González, Ricardo Rincón y Leonardo Verano, por el apoyo financiero.

A mis amigos en la península Ibérica, Joan Llusà, José Luís Ordóñez, Juan Carlos Jaramillo, Abraham Fuya, David Barba, Carles Palau, e Inés Parra.

A mi familia, por su gran amor y comprensión, apoyo constante. A la paciencia y sacrificio de mi madre, a Jennifer, Raúl, Ivonne, Isaac con su ternura y mi Chelito Andrea por todo y todo.

RESUMEN

El páramo es un ecosistema presente en la alta montaña del Nuevo Mundo. En el páramo húmedo, el fuego y el pastoreo son perturbaciones antrópicas recientes que modifican el proceso de la sucesión-regeneración de la vegetación. El objetivo principal de esta Tesis Doctoral es la de cuantificar los efectos de dicha perturbación sobre la vegetación así como evaluar la capacidad de regeneración del ecosistema del páramo. La Tesis Doctoral se estructura en cinco grandes apartados que analizan los efectos del fuego y el pastoreo sobre (1) la estructura de la vegetación y el banco de semillas de la comunidad, (2) la cantidad de fitomasa epigea e hipogea de la comunidad de plantas, (3) la regeneración de comunidades características de chuscal y pajonal, y la regeneración de especies clave del páramo, como (4) el chusque (*Chusquea tessellata*) y (5) el frailejón (*Espeletia grandiflora* y *Espeletia killipii*). Los objetivos de esta Tesis Doctoral se han llevado a cabo mediante una combinación de estudios y experimentos durante los últimos años en distintos valles del Parque Nacional Natural de Chingaza en Colombia.

Los resultados principales indican que los niveles intermedios de perturbación favorecen el incremento de especies en la vegetación en pie mientras que los niveles máximos de perturbación la disminuyen. En contraste, la densidad y riqueza del banco de semillas disminuye con la perturbación intermedia y aumenta con la perturbación fuerte donde se seleccionan especies que toleran el ramoneo y el pisoteo del ganado y que se pueden establecer en un suelo compactado. La perturbación disminuye la fitomasa epigea y la necromasa, aumenta la densidad aparente del suelo desde los sitios menos alterados hacia los sitios más alterados, y tiende a reducir la fitomasa de raíces. La perturbación recurrente transforma las comunidades iniciales en otras comunidades muy distintas, siendo la regeneración del pajonal mucho más rápida que la del chuscal. En general, el reestablecimiento de las especies nativas características requiere de largos periodos de descanso, que se calculan superiores a los 20 años. En el caso del chusque, la regeneración después del corte y el fuego muestra que el tratamiento de corte estimula la regeneración del tejido fotosintético, mientras que el tratamiento de corte y fuego estimula la formación de brotes. El tratamiento combinado de corte y fuego es muy agresivo y hace que la regeneración de fitomasa del chusque sea cuatro veces menor que cuando se ve afectado solamente por el corte. Finalmente, las dos especies de frailejón forman bancos de semillas transitorios y presentan dificultades importantes para el reclutamiento. En general, en zonas con historia de fuego, las tasas de crecimiento tienen mayor variación. De otra parte, *Espeletia killipii* es más vulnerable a la perturbación por fuego y pastoreo que *Espeletia grandiflora*, lo que puede explicar parcialmente la distribución más restringida de

Espeletia killipii. Se destaca también que el perímetro del tronco de los frailejones es una variable muy importante para predecir el crecimiento, la reproducción y la supervivencia de los frailejones en su medio natural.

La principal conclusión de esta Tesis Doctoral es que la perturbación por fuego y pastoreo provoca grandes e importantes cambios en la vegetación del páramo húmedo. Además, dichos cambios, que afectan a todos los niveles de las comunidades vegetales típicas del páramo mediante efectos directos o indirectos, parece que son muy difíciles de revertir o que requieren de un prolongadísimo tiempo de ausencia de perturbaciones. Las especies más características del páramo, por las cuales estos ecosistemas son muy conocidos, se ven seriamente afectadas por el fuego y el pastoreo y presentan una limitada capacidad de regeneración natural. Urden medidas de gestión y conservación que permitan preservar estos ecosistemas únicos para las generaciones futuras.

ABSTRACT

The páramo is an ecosystem type that only occurs in the New World. In humid páramos, fire and grazing represent the most important human-induced disturbances affecting the succession-regeneration process of the vegetation. The main goal of this PhD Thesis is to quantify the effects of disturbance on the vegetation as well as the regeneration ability of the páramo. This PhD Thesis is structured in five blocks that analyze the effects of fire and grazing on (1) the structure of the vegetation and seed bank of the plant community, (2) the amount of above- and below-ground biomass at the community level, (3) the regeneration of typical plant communities of the páramo, such as the bamboo páramo and the bunch-grass páramo, and the regeneration of key plant species in the páramo, such as (4) the bamboo *Chusquea tessellata* and (5) the caulescent stem-rosette species *Espeletia grandiflora* and *Espeletia killipii*. The objectives of this PhD Thesis are addressed by combining field studies and experimental approaches during the several years in different valleys of the Chingaza Natural National Park in Colombia.

The main results of this PhD Thesis indicate that intermediate levels of disturbance enhance plant diversity whereas high levels of disturbance reduce it. In contrast, seed density and species richness of the soil seed bank decrease with intermediate disturbance and increase with intense levels of disturbance. The results show that grazing-tolerant species are selected under a scenario of intense disturbance. In general, disturbance tends to reduce above-ground biomass and the amount of dead plant material, increases soil density, and decreases below-ground biomass. Recurrent disturbance induce important modifications in plant communities that eventually become quite different over time. It must be noted, however, that the bunch-grass páramo exhibits faster regeneration times than the bamboo páramo. At the species level, the recovery of key plant species of the páramo requires long periods of time without disturbance, which are calculated to be over 20 years. In the particular case of *Chusquea tessellata*, the clipping treatment stimulates leave production whereas the fire treatment enhances stem production. The combined treatment of clipping and fire on *Chusquea tessellata* individuals produces severe effects on the overall regeneration rates of the species. It is estimated that regeneration of *Chusquea tessellata* is four-fold lower when affected by clipping and fire than when affected by clipping only. Finally, the two caulescent stem-rosette species, i.e. *Espeletia grandiflora* and *Espeletia killipii*, have transient seed banks and limited recruitment rates of new individuals into populations. Generally speaking, both caulescent stem-rosette species exhibit higher variation in individual growth rates in areas traditionally affected by fire. *Espeletia killipii* is more vulnerable to fire and grazing than *Espeletia grandiflora*, which may partially explain the more

restricted distribution range of the former caulescent stem-rosette species. It is noteworthy that stem perimeter appears to be an important plant trait to forecast growth, reproduction and survival rates of caulescent stem-rosette species in the wild.

The main conclusion of this PhD Thesis is that disturbance mediated by fire and grazing provokes very important changes in the vegetation of humid páramos. On top of that, all levels of the plant communities of humid páramos seem to be affected by disturbance through direct or indirect effects. A total regeneration of the vegetation appears to be a complicated process that may require very long periods of time without disturbance. The key plant species of humid páramos are seriously affected by fire and grazing and their natural regeneration ability is severely limited. It is clear that we urgently need effective conservation and management actions to preserve such unique ecosystems from uncontrolled human activities.

INTRODUCCIÓN

1. INTRODUCCIÓN

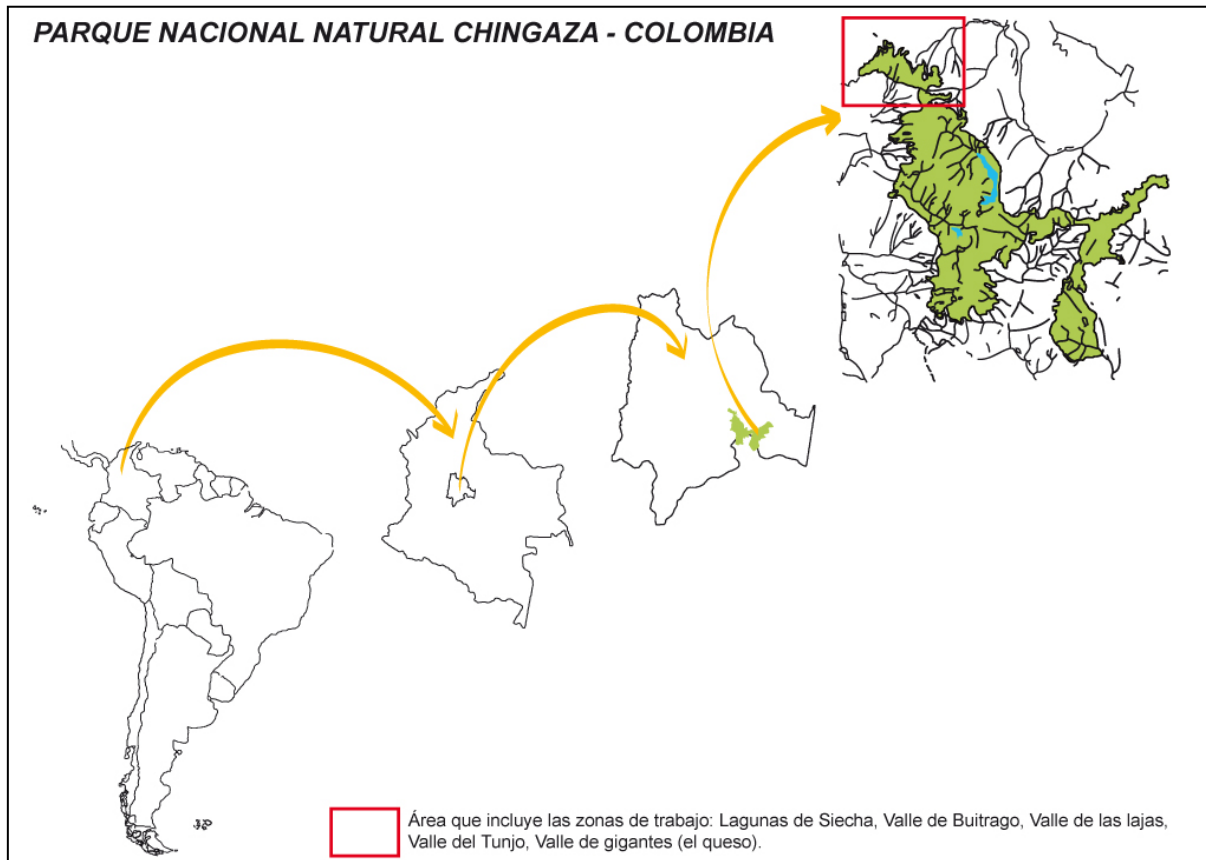
1.1. *El ecosistema.*

El páramo es un ecosistema presente en la alta montaña del nuevo mundo sobre la cordillera de los Andes, desde Perú hasta Venezuela y en pequeñas zonas de Costa Rica y Panamá. Se encuentra localizado en altitudes que van de los 3.000 a los 4.900 m y se distribuye de manera discontinua dentro de la franja intertropical húmeda (8°S – 11°N; Horn y Kapelle 2009). Se pueden clasificar distintos sectores según su altitud, de manera que se puede hablar de subpáramo, páramo y superpáramo (Cuatrecasas 1958), siendo este último el que limita con los glaciares y las nieves perpetuas por encima de los 4.900 m (van der Hammen y Hooghiemstra 2001, Horn y Kapelle 2009).

La importancia del páramo viene dada por la gran diversidad de tipos de vegetación, que se debe a las características abióticas y de insularidad así como a la paleoecología del páramo (Cleef 1980, Monasterio 1980, Rangel et al. 1997, Rangel 2000d). La flora tropical de alta montaña más diversa del mundo se encuentra en los páramos (Smith y Young 1987, Smith y Cleef 1988) y se caracteriza por un alto número de endemismos (Luteyn 1992, 1999, Sklenár y Ramsay 2001). A modo de ejemplo, los páramos colombianos contienen aproximadamente unas 4.640 especies de plantas vasculares y no vasculares (Vargas y Pedraza 2004), sin tener en cuenta las subespecies y variedades incluidas en la compilación más reciente de la biota de páramo (Rangel 2000d). No solo hay una gran biodiversidad vegetal, sino que existe una gran variedad de formas de vida vegetales, siendo las que sobresalen las del tipo rosetas con y sin tronco, macollas, bambusoides, cojines, hierbas y arbustos (Rivera y Vargas 1990).

Además del gran valor ecológico, los páramos albergan una enorme cantidad de servicios ambientales. Entre ellos destacan la diversidad biótica, la producción primaria, la polinización, la función reguladora de clima, los servicios culturales, recreativos y estéticos, la producción de alimentos, el almacenamiento de carbono, y por encima de todos la regulación de las cuencas hidrológicas y el suministro de agua potable (Poulenard et al. 2003, Hofstede 2008). Esta regulación hidrológica tiene una gran amplitud geográfica y es el origen del agua para el consumo humano, el riego de cultivos y la generación de energía hidroeléctrica. Por ejemplo, el páramo provee hasta el 80% del agua potable de grandes ciudades como Quito y Bogotá (Buytaert et al. 2006, Mena y Hofstede 2006). En el área de Bogotá se estima que el suministro de agua, que depende en gran medida del páramo de Chingaza y que representa el lugar de estudio de esta tesis doctoral (Fig. 1), beneficia a unos ocho millones de personas.

Figura 1. Localización del área de trabajo en el páramo ubicado en el Parque Nacional Chingaza en Colombia.



1.2. La problemática reciente del páramo.

En las últimas décadas, los páramos están afectados por la minería, las plantaciones forestales de especies foráneas, la agricultura y el pastoreo. Estas perturbaciones han puesto en peligro la biodiversidad y la prestación de servicios ambientales, especialmente en un ecosistema tan vulnerable como el páramo (Congreso Mundial de Páramos 2002). Una práctica relativamente reciente y común en las zonas de páramo es la ganadería extensiva, casi siempre combinada con la quema de la vegetación con el fin de conseguir rebrotes tiernos para los animales (Verweij y Budde 1992, Ramsay y Oxley 1996, Rangel 2000a, Vargas et al. 2003). En Colombia y Ecuador, es común la quema descontrolada de grandes extensiones para posteriormente introducir ganado o cultivar la tierra. Las quemas asociadas a la ganadería en los páramos son amenazas muy preocupantes, no solo por su extensión y frecuencia, sino también por sus efectos dramáticos sobre la biota y los servicios ambientales (Suárez 2009). Además, el páramo es un ecosistema que tradicionalmente ha albergado a pequeños herbívoros, como los venados, por lo que la presencia de grandes

herbívoros introducidos por los europeos ha producido cambios muy importantes en la vegetación con efectos negativos sobre la integridad ecológica del páramo (Suárez 2009).

En Colombia, se han degradado grandes extensiones de páramo debido a las perturbaciones antrópicas que alcanzan cerca del 70% del área original (Etter y Villa 2000, van der Hammen 2002). Esta degradación se ve acentuada por las características abióticas inherentes de los páramos que determinan el lento crecimiento de las plantas, la baja producción de biomasa y por ende la vulnerabilidad del ecosistema a perturbaciones continuas o de gran impacto (Luteyn 1999, Madriñán y Rodríguez 2012). Estas condiciones limitantes para la vegetación se explican principalmente por el tipo de suelo, entre los que predominan inceptisoles y entisoles (Malagón y Pulido 2000). En general, los suelos presentan una alta retención de agua, un pH ácido (3.5 – 5.5), una alta susceptibilidad al deterioro (Cortés 1995, Lasso 1998a, Malagón y Pulido 2000), una descomposición lenta de la materia orgánica y un bajo contenido de fósforo (Cely 1987). Las temperaturas del aire que se dan en el páramo presentan una alternancia térmica diaria por debajo de los cero grados y las heladas se producen con mayor frecuencia en la época seca del año (Rangel 1989). Además, los vientos fuertes que generalmente soplan en los páramos tienen un efecto desecante en la vegetación. Estas condiciones ambientales, sumadas a la baja presión atmosférica y a la alta radiación ultravioleta con bajas concentraciones de oxígeno, constituyen limitantes ecológicos para las plantas que experimentan una condición de sequía fisiológica (Molinillo 1992, Mora y Sturm 1994, Vargas 1997).

En el páramo, el fuego produce una alta heterogeneidad del paisaje y su impacto viene dado por la comunidad vegetal donde actúa, las características de las plantas circundantes, la proporción de biomasa viva y muerta, y la inflamabilidad del material vegetal. El fuego puede tener efectos directos, como los producidos por las altas temperaturas durante el incendio y los generados por los cambios químicos en el suelo debido a la entrada de cenizas, pero también efectos indirectos alterando distintos procesos biológicos (Ramsay y Oxley 1996, Hofstede 1995, Páez 2002). El fuego en el páramo es casi siempre superficial pero en ocasiones puede transformarse en aéreo y quemar el dosel de bosques próximos. Esto se explica por las características de las comunidades vegetales, tales como las cualidades del material combustible y el mosaico natural del paisaje que está determinado por las condiciones locales de clima, la composición de las especies e incluso la configuración topográfica (Vogl 1974, Sousa 1984). Los cambios en la estructura de la vegetación, la riqueza y la abundancia de las especies están influenciados por las interacciones bióticas y climáticas después del fuego y por la historia de régimen de perturbaciones (Hofstede et al. 1995, Verweij 1995, Valencia et al. 2013). Algunos procesos bióticos que determinan la importancia de estos cambios están representados por la

supervivencia diferencial de las especies al fuego como plantas adultas, la dispersión de semillas y propágulos, la capacidad de las especies de colonizar y crecer, la herbivoría y la competencia (Connell y Slatyer 1977, Whelan 1995, Vargas 1997). Aunque existe una historia de fuegos naturales en los páramos, las actividades antrópicas han incrementado la frecuencia de fuegos en los páramos y bosques andinos como respuesta a actividades agropecuarias (Horn 1989, Horn y Kapelle 2009). Se ha calculado que la frecuencia de fuegos de origen antrópico en el páramo oscila entre dos y cuatro años (Ramsay y Oxley 1996) y las quemadas pueden producirse en mosaicos de parches de diferente tamaño e intensidad, pero también en una sola área de gran extensión (Laegaard 1992).

El pastoreo llega a tener efectos a gran escala cuyas principales consecuencias sobre la vegetación son la defoliación, la movilización de nutrientes y el pisoteo. Además, el efecto en el cambio de composición y estructura de las comunidades, producto de la selección que hacen los animales de las plantas que consumen, modifica la competencia entre las especies de la comunidad, especialmente el balance entre las plantas pastoreadas y las otras especies (Duffey et al. 1974, Curll y Wikins 1983, Molinillo 1992, Matus y Tóthérsz 1990). El pastoreo provoca que se formen parches de distintos tipos de vegetación con diferentes grados de alteración, modificando la composición florística, la diversidad y las estructuras poblacionales de plantas y animales (Sturm y Rangel 1985, Molinillo 1992, Verweij y Kok 1992, 1995, Hofstede 1995, Premauer y Vargas 2004, Vargas y Pedraza 2004). El pastoreo afecta de manera diferencial a los individuos de acuerdo con su etapa de desarrollo (Grime 1979). Se observa que las plántulas pisoteadas no logran seguir su desarrollo, homogeneizando la vegetación en el estrato rasante y favoreciendo a las especies que tienen estrategias de regeneración vegetativa. La degradación del suelo puede eliminar muchas semillas del suelo, reduciendo el potencial regenerativo de la comunidad original (Rodríguez y Vargas 2002). El mayor efecto del ganado no se debe tanto a que se coman las plantas hasta su extinción, sino más bien a la modificación de las habilidades competitivas o al éxito de reclutamiento de propágulos (Landsberg et al. 1999). Este tipo de perturbación causa una mortalidad diferencial de las especies, una pérdida del dosel de la vegetación y una alteración en la proporción de clases de edades en algunas poblaciones, lo que también deja una profunda huella en la estructura de las comunidades vegetales (Pickett et al. 1995, Vargas et al. 2002, Premauer y Vargas 2004).

En los páramos, después de quemadas repetidas y de un pastoreo intensivo, se observa un desequilibrio en la proporción de necromasa y biomasa así como la formación de una alfombra de hierbas rasantes y pastos cortos con alta cobertura (Vargas et al. 2003, Premauer y Vargas 2004, Valencia et al. 2013). Esto ocurre principalmente en los valles de origen glaciar, los cuales casi siempre tienen pequeños ríos que los atraviesan o corrientes

de agua subterránea que afloran en las áreas planas. Estas áreas son las que presentan un mayor grado de transformación, dado que en la época seca el ganado se concentra en las fuentes de agua, aumentando el pisoteo y acelerando así la compactación del suelo. Además, es posible que la oferta de forraje sea mayor en estas áreas (Verweij 1995, Vargas et al. 2003, Premauer y Vargas 2004, Valencia et al. 2013). La formación de los llamados “caminos de vaca” por el efecto del pisoteo acentúa la erosión, la compactación del suelo, la fragmentación de la vegetación y promueve cambios en la estructura y composición de la fauna del mantillo y del suelo (Cely 1987). Cuando los suelos pierden la capacidad de retener humedad, aumenta la densidad y la compactación del suelo, pero también puede aumentar la descomposición de materia orgánica a causa de las nuevas condiciones de luz y calor, lo que acelera la actividad de los microorganismos (Luteyn 1992). Por otra parte, el pastoreo altera la distribución en los diferentes compartimentos de la fitomasa vegetal. Así, se ha visto que a mayor presión de pastoreo, la fitomasa epigea disminuye y la fitomasa hipogea aumenta (van der Maarel y Titlyanova 1989, Hofstede y Rossenaar 1992).

La combinación del pastoreo intensivo con la quema produce una vegetación abierta con mucho suelo expuesto, un bajo contenido de materia orgánica y una baja capacidad de retención de agua, por lo que se hace más sensible al pisoteo y no es apto para la recolonización por la vegetación nativa (Hofstede 1995, Hofstede et al. 1995). En muchas ocasiones, dichas condiciones favorecen el establecimiento y permanencia de especies más agresivas y competitivas, como son *Lachemilla orbiculata* y *Agrostis haenkeana* (Cleef 1981), de pastos cortos caracterizados por *Calamagrostis coarctata* y *Aciachne acicularis* (Budde y Verweij, 1992), y de especies alóctonas como *Rumex acetosella*, *Digitalis purpurea*, *Anthoxantum odoratum* y *Trifolium pratense* (González y Cárdenas 1995, Cárdenas y Vargas 2008, Olivera y Cleef 2009, Valencia et al. 2013). El régimen continuo y permanente de quema y pastoreo ha provocado que muchas zonas del páramo no vuelvan a las condiciones anteriores a la perturbación, presentando una fisonomía de pastizales abiertos de macollas y dicotiledóneas rasantes, por lo que los patrones vegetales actuales son el resultado de la quema y el pastoreo históricos (Williamson et al. 1986, Pels y Verweij 1992, Verweij 1995).

1.3. Conocimiento actual del páramo.

Es necesario conocer el mayor número de procesos que intervienen en el funcionamiento de los ecosistemas para lograr una gestión ambiental adecuada (Brown y Lugo 1994). Esta situación también es aplicable al páramo donde la investigación ecológica es de vital importancia para el bienestar y la sostenibilidad de las comunidades urbanas y rurales que dependen de sus servicios. Sin embargo, la investigación en las altas montañas es

comparativamente menor a la realizada en otro tipo de ecosistemas, posiblemente por factores inherentes al páramo, como la ausencia de estaciones científicas permanentes en el campo, el difícil acceso a las zonas de estudio, las condiciones climáticas extremas y la necesidad de aclimatación a la altura del personal científico (Smith y Young 1987). Este panorama ha ido cambiando gracias a los trabajos de distintas universidades y centros de investigación colombianos y de otros países.

En los últimos 10 años, se han realizado dos congresos mundiales de páramos (2002 y 2009) y otros eventos a nivel regional que han generado interesantes propuestas de gestión e investigación para la comunidad científica, las comunidades locales parameras y los gobiernos nacionales de los países andinos. Inicialmente, los estudios de vegetación de páramo versaron sobre la relación de la vegetación con el clima, el suelo y la descripción de la estructura y la composición de las comunidades vegetales (Cuatrecasas 1934, Monasterio 1980, Mora y Sturm 1994). No obstante, ha habido importantes contribuciones en los campos de la ecofisiología de las especies vegetales (Varechi 1953, Smith 1974, Schenetter et al. 1976, Baruch 1979, Monasterio 1980, Sarmiento G. 1986, Goldstein et al. 1989, Samiento L. 1990, Cavalier 1992, Molinillo 1992, Mora y Sturm 1994, Llambí et al. 2003) y de la fitosociología y la sistemática, que en Colombia está muy bien representada (Lozano y Schenetter 1976, Franco 1982, Zuluaga y Vargas 1985, Luteyn 1992, Rangel 1993, Madriñán 2010). Se deben mencionar también los significativos aportes de grupos de investigación holandeses desde hace décadas (van der Hammen 1979, Cleff 1981, Horn 1981, Laegaard 1992, Ramsay 1992, Hofstede 1995, Rossenar y Verweij 1995, Keating 1999). Por otra parte, se debe destacar la escasa información y los pocos trabajos realizados en los páramos húmedos, a excepción de los trabajos que desde hace más de 20 años se vienen desarrollando sobre el efecto de las perturbaciones por quema y pastoreo en los páramos por investigadores de la Universidad Nacional de Colombia (Vargas y Zuluaga 1985, Vargas y Rivera 1990, Vargas 1997, 2002, Vargas et al. 2002, 2003, Vargas y Pedraza 2004). Estos trabajos, se han centrado en describir y caracterizar las comunidades vegetales, los patrones de perturbación asociados a la ganadería extensiva, los desequilibrios en las redes tróficas, la heterogeneidad ambiental, y la regeneración y restauración del ecosistema en su conjunto.

1.4. Esquema de la tesis doctoral

El conocimiento sobre el potencial de regeneración del páramo permitirá dar respuestas a la problemática planteada por la alteración de estas zonas y será fundamental en la toma de decisiones para la gestión y la restauración del páramo húmedo. Dado este marco teórico y sus antecedentes, esta tesis doctoral pretende (1) establecer y cuantificar los principales

efectos de la perturbación del tipo quema-pastoreo sobre la vegetación en áreas con distinta historia de perturbación, y (2) conocer de manera cuantitativa la capacidad de regeneración de dos comunidades vegetales típicas (*Espeletia killipii* – *Chusquea tessellata* y *Espeletia grandiflora* – *Calamagrostis effusa*) y en particular de especies muy características del páramo como *Espeletia killipii*, *Espeletia grandiflora* y *Chusquea tessellata*. Las grandes preguntas de investigación que han motivado el desarrollo de esta tesis doctoral han sido las siguientes:

1. ¿Cómo afecta la perturbación del tipo quema-pastoreo a la estructura de la vegetación determinada por la distribución de la vegetación, de la fitomasa en pie, de la fitomasa de raíces y del banco de semillas?

2. ¿Cuál es el potencial de regeneración natural del páramo húmedo con distinta historia de perturbación por quema y pastoreo evaluándolo a partir de los cambios en la cobertura, la composición y la tasa de crecimiento de las especies características del páramo?

Para responder a estos interrogantes, se diseñaron una serie de estudios y experimentos para determinar y cuantificar el efecto de la perturbación del tipo quema-pastoreo sobre las comunidades vegetales del páramo del Parque Nacional Natural Chingaza en Colombia, los cuales se estructuraron de la siguiente manera:

1. Efecto de la quema-pastoreo sobre la estructura de la vegetación y el banco de semillas de un páramo húmedo. Se analizó el efecto de la perturbación sobre la vegetación de la comunidad vegetal *Espeletia killipii* – *Chusquea tessellata* en un valle con distintos niveles de perturbación.

2. Efecto de la quema-pastoreo sobre la fitomasa del páramo húmedo. Como complemento del estudio anterior, se estimó la dinámica de la fitomasa epigea e hipogea de cuatro valles del páramo, tres con historia de quema-pastoreo y uno control sin historia de perturbación.

3. Regeneración de dos comunidades vegetales de páramo con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo. Se evaluó experimentalmente durante cuatro años la regeneración del páramo en dos comunidades vegetales típicas del páramo: *Espeletia killipii* – *Chusquea tessellata* y *Espeletia grandiflora* – *Calamagrostis effusa*.

4. Regeneración de *Chusquea tessellata* después del corte de la vegetación y de la quema experimental. Se estudiaron las tasas de crecimiento y expansión natural y experimental de *Chusquea tessellata* durante años en áreas afectadas por la perturbación del tipo quema-pastoreo.

5. Regeneración de poblaciones de *Espeletia grandiflora* y *Espeletia killipii* con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo. Se analizó la incidencia de la historia de perturbación por quema-pastoreo mediante el seguimiento demográfico durante cuatro años de distintas poblaciones de *Espeletia grandiflora* y *Espeletia killipii* afectadas diferencialmente por el fuego y el pastoreo.

GENERALIDADES DEL PÁRAMO

2. GENERALIDADES DEL PÁRAMO

2.1. Características ambientales.

La localización geográfica del páramo determina que la temperatura diaria pueda oscilar entre los -4°C y los 26°C. En el páramo se producen heladas de 60 a 150 días al año de acuerdo con su posición en altitud y con una mayor frecuencia en temporadas secas (Rangel 1989). El páramo también se caracteriza por las bajas temperaturas del suelo, la alta radiación, la baja presión atmosférica, las bajas concentraciones de oxígeno, los altos valores de radiación ultravioleta y los rápidos cambios de insolación que causan una rápida pérdida de calor. La localización en la alta montaña y la distribución e intensidad de las lluvias condicionan la existencia de páramos atmosféricamente húmedos y secos (Cleef 1981, Lauer 1981, Sturm y Rangel 1985, Rangel 2000b). En los páramos colombianos, las vertientes de las cordilleras determinan las características atmosféricas predominantes. Los valles interandinos reciben de frente los vientos secos, lo que configura los páramos secos, mientras que las vertientes que reciben la nubosidad, como los valles profundos o las vertientes de los ríos Orinoco y Amazonas, conforman los páramos húmedos (Cleef 1979).

2.2. Suelos e hidrología.

En el páramo predominan los suelos del tipo inceptisoles y entisoles (Malagón y Pulido 2000) que tienen la capacidad de almacenar grandes cantidades de agua. Su fertilidad natural tiende a ser baja y su pH es muy ácido (3.7 – 5.5). Los suelos tienen una gran capacidad de concentración de humedad, una tendencia alta al deterioro y las bajas temperaturas del suelo conducen a una lenta actividad biológica (Cortés 1995, Lasso 1998b, Malagón y Pulido 2000). La agricultura y las actividades de pastoreo en el páramo tienen un gran coste, dado que necesitan una gran inversión económica en fertilizantes de altos contenidos de nitrógeno, fósforo, potasio y otros elementos menores (Moreno y Mora-Osejo 1994, Malagón y Pulido 2000). En general, las características propias del suelo hacen que la aptitud del suelo para la agricultura sea muy limitada (Lasso 1998a).

Los páramos en Colombia cuentan con suelos de turba que están íntimamente relacionados con la hidrología de los pantanos y el conjunto de lagunas presentes entre 3.000 y 3.500 m de altitud. Estas turbas son de un grosor considerable y sus suelos orgánicos saturados tienen una alta capacidad de absorción de agua. Una de las funciones principales de las turbas es el control de inundaciones, dado el alto grado de absorción de agua lluvia que regula su almacenamiento y liberación, la dinámica de recarga y descarga de los acuíferos, el control de la erosión y la retención de sedimentos (Castaño 2002). Los páramos, además de ejercer un control en la hidrología de la región (Hofstede 1995),

cuentan con diferentes ecosistemas acuáticos, los cuales contienen comunidades de organismos de gran diversidad y complejidad (Cleef 1981). El pastoreo y la destrucción de turberas acaban por colmar los sistemas lénticos afectando profundamente a las funciones ecológicas del páramo (Donato 2001).

2.3. Geología y geomorfología.

La geología y la geomorfología de herencia glacial, al igual que el vulcanismo Plio-Pleistocénico, originaron y modelaron los ambientes de páramo (van der Hammen 1988, 1992). La variación en altitud produce gradientes que se caracterizan por una variación gradual en la composición florística, climática y edáfica (Cuatrecasas 1958, Monasterio 1980, Cleef 1981, Lauer 1981, Rangel 1991, Malagón y Pulido 2000). Los cambios de disponibilidad hídrica y de nutrientes son la base de las funciones ecosistémicas del páramo. Entre estas destacan los aportes de materia orgánica, la estabilización de los suelos y de la materia orgánica, la pérdida y disponibilidad de nutrientes, la alteración de los ciclos biogeoquímicos, la productividad del sistema y la regulación hídrica. En el páramo, se encuentran diferentes unidades geomorfológicas que determinan la heterogeneidad ambiental que viene dada por distintas unidades de paisaje en áreas relativamente reducidas, como las morrenas, las cubetas, los lagos, las turberas y los valles glaciares típicamente en forma de U (Flórez 2000).

2.4. Vegetación.

Debido al grado de aislamiento en el que se encuentra el páramo y a sus características abióticas, el páramo presenta una gran diversidad en sus tipos de vegetación (Rangel et al. 1997). Dentro de estos ecosistemas existe la flora tropical de alta montaña más diversa del mundo (Smith y Young 1987, Smith y Cleef 1988) con un alto número de endemismos (Luteyn 1992, 1999, Sklenár y Ramsay 2001). Los diferentes tipos de vegetación pueden variar con la altitud y las condiciones locales (Rangel 1991). De manera muy general, se observan dos tipos de vegetación que determinan dos tipos de páramo: los páramos de pajonal (Fig. 2a), donde predominan gramíneas del género *Calamagrostis*, y los páramos de chuscal (Fig. 2b), con predominio de la gramínea *Chusquea tessellata* (Cleef 1981). Las formas de crecimiento más frecuentes en estas comunidades son las caulirósulas, las rosetas, las hierbas, las macollas, los cojines y los bambusoides. La vegetación en el páramo se caracteriza por un dominio de especies de la familia de las compuestas (Asteraceae), mayoritariamente en la zona de matorrales de la parte baja del páramo. En el sector alto del subpáramo, el aspecto de la vegetación zonal está determinado por un cinturón de arbustos enanos y bambú (Cleef 1981). En los climas húmedos, un gran número

de especies acompañan a *Chusquea tessellata* hasta el límite superior de 4.200 m. (Cleef 1981, Zuluaga 2002). La humedad disminuye con la altitud, ocasionando que el páramo de chusque de las partes bajas sea gradualmente sustituido por el de pajonal en las partes altas (Zuluaga 2002).

Figura 2. Fotografías de (a) páramo de pajonal (comunidad de *Espeletia grandiflora* – *Calamagrostis effusa*) y (b) páramo de chuscal (comunidad de *Espeletia killipii* – *Chusquea tessellata*).

(a)



(b)



2.5. Usos del páramo.

La conservación del páramo garantiza sus funciones ecológicas y sus servicios ambientales tales como la oferta hídrica, la acumulación de carbono, la fertilidad, la estabilidad del suelo y el mantenimiento de la biodiversidad. En la actualidad, el páramo está sometido a un alto régimen de perturbaciones antrópicas (Fig. 3), entre las que destacan el uso de fuego, la ganadería extensiva y la práctica intensiva y extensiva de la agricultura. Esto es importante porque el componente biótico del páramo evolucionó en condiciones totalmente distintas a las actuales. Las condiciones naturales del páramo han venido dadas por distintas clases de estrés mecánico, hídrico, nutricional, térmico y energético (Monasterio y Sarmiento 1991). Además, el régimen natural de perturbaciones se ha caracterizado por fuegos naturales, heladas, vientos y también por procesos geomorfológicos propios de la alta montaña con un pasado glacial (Vargas 2002).

Figura 3. Ejemplos de los efectos del fuego y de la ganadería sobre el páramo.



A lo largo del tiempo ha existido una interacción del ecosistema de páramo con los pobladores de estos territorios, pero en la actualidad esta interacción ha cambiado drásticamente. En la antigüedad, los páramos eran regiones sagradas para las culturas precolombinas. Estas solo los usaban para los rituales de adoración y ofrenda a sus dioses, ya que eran concebidos como el lugar donde reposaban los ancestros. Durante la época de la conquista y la colonia, la llegada de nuevas especies animales, como el ganado vacuno, alteró la dinámica ecológica en los lugares donde se afianzó este tipo de pastoreo, como las regiones bajas con mejores condiciones climáticas. Debido principalmente a la falta de tierra en las comunidades locales, al alto crecimiento demográfico y la inequidad en la tenencia de tierras, en el último siglo se colonizaron las vertientes de las cordilleras descubriendo las posibilidades agropecuarias de los páramos (Hofstede 1995, 2001, Molano 1995). A todo esto hay que sumar el incremento de las plantaciones de pinos, los efectos cada vez más

evidentes del cambio climático y el conflicto con grupos armados. Todas estas actividades humanas alteran los procesos ecológicos que caracterizan el páramo porque inciden en la economía hídrica del ecosistema, alteran los ciclos de los elementos, dañan la calidad del hábitat y disminuyen la diversidad biótica (Geoingeniería 1999).

2.6. El Páramo en el Parque Nacional Natural (PNN) Chingaza.

Esta Tesis Doctoral se ha realizado íntegramente en el Parque Nacional Natural Chingaza (PNN Chingaza; Fig. 1). El PNN Chingaza está localizado al este del Departamento de Cundinamarca (Colombia), entre la jurisdicción de los departamentos de Cundinamarca y Meta (4,8°N – 73,8°W), y tiene una extensión de 79.611 hectáreas. Según Holdridge (1987), el área pertenece a los páramos de tipo pluvial subalpino y subandino. Las temperaturas medias anuales oscilan entre los 5.7°C y los 10.5°C. El régimen de lluvias es unimodal con una precipitación anual de 2.327 mm y una época seca que se extiende del mes de diciembre al de febrero. El valor medio anual de humedad relativa es del 84%. El clima está condicionado por la influencia de los vientos alisios del SE y la insolación no sobrepasa las 3,5 horas, debido a la alta nubosidad y frecuencia de nieblas. La vegetación del PNN Chingaza ha sido descrita y estudiada ampliamente (Franco 1982, Rangel y Ariza 2000) así como los componentes bióticos, abióticos y las perturbaciones que afectan al PNN Chingaza (Vargas y Pedraza 2004). La geología y los suelos del PNN Chingaza también han sido ampliamente analizados (Barbosa et al. 1984, Cely 1987, Ortiz y Rubio 1979, IGAC 1988, del Llano 1990, Flórez y Torres 1995).

2.7. Organismos de estudio.

Chusquea es el género más diverso de Bambusoideae (Poaecae) y está restringido al Nuevo Mundo. Este género fue descrito por primera vez por Kunth en 1822 para referirse a una serie de especies comunes que crecen en los alrededores de Bogotá, llamadas por él *Chusquea scandens*. Aunque al principio solo se describieron 80 especies, *Chusquea* es uno de los géneros más grandes y diversos de América, con cerca de 200 especies descritas en la actualidad (Soderstrom y Calderon 1978). Las especies de *Chusquea* se extienden desde México hasta Argentina, cubriendo un rango latitudinal que abarca desde los 24°N a los 47°S, y un gradiente altitudinal que va de los 0 a los 4.000 m (Soderstrom y Calderón 1978, Clark 1985, González y Donoso 1999, González 2001). Las especies de *Chusquea* están generalmente asociadas a bosques montanos. Varias especies son características de ecosistemas tropicales de gran altura y el género *Chusquea* está generalmente considerado como un género centrado en los andes (Moreira et al. 2008).

Una de las características más peculiares de las especies de chusque, incluyendo la especie *Chusquea tessellata* (Fig. 4), es la floración y muerte sincrónica de los individuos de una población después de un largo lapso de tiempo en estado vegetativo (i.e. monocarpia; Janzen 1976). Para algunas de ellas, este período puede variar entre 15 y 70 años (Hosseus 1915, Gunckel 1948, González y Donoso 1999). Otra de las características importantes de la historia de vida de *Chusquea* es su propagación vegetativa. Esta forma de reproducción le permite cubrir y ocupar espacios rápidamente, expandiéndose a través de la ramificación de los rizomas y la formación de nuevos brotes. Según Insuasty et al. (2011), *Chusquea* no forma bancos de semillas permanentes, lo cual puede ser una desventaja reproductiva frente a alteraciones ocasionadas por el fuego y el pastoreo. Finalmente, *Chusquea* es una de las especies que mayor cantidad de biomasa aportan al páramo.

Figura 4. Fotografías de *Chusquea tessellata*.



Por otra parte, el género *Espeletia* está constituido por 71 especies, conocidas como frailejones. Son las plantas más conspicuas de los páramos andinos en Colombia, Ecuador y Venezuela, y presentan varias adaptaciones morfológicas y fisiológicas al clima extremo del páramo (Monasterio y Sarmiento 1991). Son plantas policárpicas, monócaules (Cuatrecasas 1954, 1986) y tienen una forma de crecimiento en roseta protegiendo el meristemo vegetativo (Smith 1974). Las hojas son lanceoladas, largas, simples, enteras, coriáceas y pubescentes. Produce inflorescencias axilares y compuestas. Las inflorescencias

son capítulos terminales de color amarillo. Algunas especies también mantienen las hojas marcescentes para aislar el tronco de las bajas temperaturas y retener los nutrientes (Smith 1979, Goldstein y Meinzer 1983). Además, poseen una médula en el interior del tronco que permite retener agua (Azócar y Rada 2006), presentan una alta resistencia a los rayos UV-B (Baruch y Smith 1979, Meinzer y Goldstein 1985) e incluso generan metabolitos que frente a bajas temperaturas inhiben la congelación del agua en el citoplasma (Goldstein et al. 1984, García-Varela y Rada 2003).

Espeletia grandiflora presenta una distribución a lo largo de la cordillera oriental de Colombia (en los departamentos de Cundinamarca, Meta y Boyacá) y crece de los 2.550 a los 3.960 m de altitud. Su tamaño promedio varía de 1,70 m hasta los 2,5 m (Fig. 5). Crece en lugares bien drenados, presenta una roseta terminal con distintos eventos reproductivos durante su vida, generalmente uno al año. Tiene hojas muy pubescentes y un tallo densamente cubierto con una capa espesa de necromasa. Los ejes florales son laterales, largos y generalmente sobrepasan la longitud de las hojas en la parte superior de la planta. *Espeletia grandiflora* también exhibe variabilidad interanual en la floración con individuos que pueden florecer hasta dos años consecutivos y permanecer vegetativos durante dos años más. La época de floración se da entre los meses de octubre y diciembre.

Figura 5. Fotografías de *Espeletia grandiflora*.



Espeletia killipii es otra especie de frailejón que tiene una distribución restringida y es endémica del PNN Chingaza. Se encuentra dispersa en pequeños parches en un área que no supera los 100 km². Crece entre los 2.700 y 3.800 m de altitud. Presenta unas hojas recubiertas por un abundante indumento denso y lanoso de color amarillento (Fig. 6). Se reproduce repetidamente durante su vida, generalmente una vez al año, aunque hay años en los que la población no florece. *Espeletia killipii* no guarda su necromasa en pie. Su altura promedio es de 4 m aunque puede alcanzar los 6 m de altura. Esta especie crece desde suelos drenados hasta suelos inundados. Los pecíolos son muy largos y las inflorescencias son iguales o un poco más largas que las hojas, pero no en la parte superior, sino en la parte media de la roseta (Cuatrecasas 1954). La época de floración de esta especie se extiende desde julio hasta septiembre. La dispersión de semillas ocurre a partir de diciembre.

Figura 6. Fotografías de *Espeletia killipii*.



2.8. Las zonas de estudio en el PNN Chingaza.

La Tabla 1 contiene las coordenadas de los sectores donde están ubicadas las parcelas experimentales y una breve descripción de sus características. Los valles se escogieron teniendo en cuenta su similitud en cuanto a sus características topográficas, la historia de la perturbación antrópica por quema-pastoreo y la presencia de la comunidad *Espeletia killipii* – *Chusquea tessellata*. En estos valles se escogieron distintos puntos para la toma de muestras, desde la parte alta sin perturbación antrópica hasta la parte más baja y plana, la cual presenta un evidente y fuerte impacto por pastoreo.

Los campesinos usan el fuego como práctica agropecuaria. Esta ha sido reiterativa desde los años 1950 hasta la década de los 1990 del siglo pasado, cuando fue restringida por parte de la autoridad ambiental. Sin embargo, y a pesar de que estos valles se encuentran en la jurisdicción del PNN Chingaza, la ganadería no se ha podido erradicar totalmente. Otras zonas de trabajo que se mencionan como laderas, corresponden a sitios donde se encuentran las poblaciones de frailejones incluyendo todas las combinaciones de *Espeletia killipii* y *Espeletia grandiflora* con y sin historia de perturbación (Tabla 1). Por último, está la zona alta del valle de Buitrago sin perturbación, en la cual se realizó el experimento para regeneración de *Chusquea tessellata* en el que se aplicó un tratamiento experimental de corte y fuego controlado (Tabla 1). Por otra parte, la Tabla 2 resume las variables empleadas en cada experimento realizado en la presente Tesis Doctoral.

Tabla 1. Descripción de los lugares de trabajo en el Parque Nacional Natural Chingaza.

Lugar	Latitud Norte	Longitud Oeste	Comunidad vegetal dominante	Altitud (m.s.n.m)	Características del lugar	Experimentos realizados
Tunjo	4° 46' 55,84"	73° 49' 60,00"	<i>Espeletia killipii</i> – <i>Chusquea tessellata</i>	de 3.580 a 3.363 m	Valle de 3 km. Último incendio en 1991. Distintas intensidades de pastoreo. La zona alta sin pastoreo.	<ol style="list-style-type: none"> 1. Quema-pastoreo sobre la estructura de la vegetación y el banco de semillas. 2. Quema-pastoreo sobre la fitomasa de un páramo. 4. Regeneración de <i>C. tessellata</i> después de corte y fuego controlado (expansión horizontal).
Mirador	4° 45' 4,54"	73° 50' 8,50"	<i>Espeletia grandiflora</i> – <i>Calamagrostis effusa</i>	de 3.630 a 3.543 m	Ladera de 1 km. Sin perturbación por fuego o pastoreo.	<ol style="list-style-type: none"> 3. Regeneración de comunidades vegetales de páramo con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo después de corte de la vegetación y remoción del suelo. 5. Regeneración de poblaciones de <i>E. grandiflora</i> y <i>E. killipii</i> con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo.
Buitrago	4° 45' 8,06"	73° 49' 47,55"	<i>Espeletia killipii</i> – <i>Chusquea tessellata</i>	de 3.592 a 3.359 m	Valle de 2,9 km. Último incendio en 1988. Distintas intensidades de pastoreo. La zona alta sin pastoreo.	<ol style="list-style-type: none"> 2. Quema-pastoreo sobre la fitomasa de un páramo. 4. Regeneración de <i>C. tessellata</i> después de corte y fuego controlado (expansión horizontal).
Lajas	4° 41' 50,88"	73° 47' 56,88"	<i>Espeletia killipii</i> – <i>Chusquea tessellata</i>	de 3.690 a 3.357 m	Valle de 3,3 km. Último incendio en 1994. Distintas intensidades de pastoreo. La zona alta sin pastoreo.	<ol style="list-style-type: none"> 2. Quema-pastoreo sobre la fitomasa de un páramo. 3. Regeneración de comunidades vegetales de páramo con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo después de corte de la vegetación y remoción del suelo. 4. Regeneración de <i>C. tessellata</i> después de corte y fuego controlado (expansión horizontal). 5. Regeneración de poblaciones de <i>E. grandiflora</i> y <i>E. killipii</i> con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo.

Queso	4° 41' 52,06"	73° 46' 0,14"	<i>Espeletia killipii</i> – <i>Chusquea tessellata</i>	de 3.662 a 3.296 m	Valle de 1,8 km. Sin perturbación por fuego o pastoreo.	2. Quema-pastoreo sobre la fitomasa de un páramo. 4. Regeneración de <i>C. tessellata</i> después de corte y fuego controlado (expansión horizontal).
Torres	4° 45' 35,99"	73° 50' 15,49"	<i>Espeletia killipii</i> – <i>Chusquea tessellata</i>	de 3.704 a 3.547 m	Ladera de 1 km. Sin perturbación por fuego o pastoreo.	3. Regeneración de comunidades vegetales de páramo con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo después de corte de la vegetación y remoción del suelo. 5. Regeneración de poblaciones de <i>E. grandiflora</i> y <i>E. killipii</i> con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo.
Siecha	4° 46' 24,00"	73° 51' 20,00"	<i>Espeletia grandiflora</i> – <i>Calamagrostis efusa</i>	de 3.555 a 3.285 m	Ladera de 1,9 km. Último incendio en 1992. Con historia de pastoreo.	3. Regeneración de comunidades vegetales de páramo con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo después de corte de la vegetación y remoción del suelo. 5. Regeneración de poblaciones de <i>E. grandiflora</i> y <i>E. killipii</i> con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo.

Tabla 2. Resumen de los experimentos realizados y variables analizadas.

Experimentos realizados	VARIABLES MEDIDAS	Lugar
Efecto de la quema-pastoreo sobre la estructura de la vegetación y el banco de semillas de un páramo húmedo.	Presencia y ausencia de ramoneo sobre <i>Chusquea tessellata</i> . Altura de <i>Chusquea tessellata</i> . Distancia entre chusques. Presencia y ausencia de musgos. Número de contactos de biomasa asimilatoria y necromasa en la vegetación epigea. Abundancia de semillas en el banco. Composición de especies de semillas en el banco. Diversidad de especies.	Río Tunjo

Efecto de la perturbación por quema-pastoreo sobre la fitomasa de un páramo húmedo.	Densidad aparente del suelo. Fitomasa epigea. Fitomasa de raíces.	Río Tunjo Buitrago Las Lajas Queso
Regeneración de comunidades vegetales de páramo con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo después del corte de la vegetación y la remoción del suelo.	Composición de especies. Porcentaje de cobertura por especies. Índice de dominancia. Índice de similitud.	Siecha Mirador Las Lajas Torres
Regeneración de <i>Chusquea tessellata</i> después del corte de la vegetación y la quema experimental.	Peso seco. Incremento de longitud. Incremento de diámetro. Incremento de hojas. Incremento de brotes. Expansión horizontal de los chusques.	Buitrago
Regeneración de poblaciones de <i>Espeletia grandiflora</i> y <i>Espeletia killipii</i> con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo.	Reclutamiento y supervivencia de plántulas. Incremento del fuste desde el suelo y desde la marca de la última quema. Incremento en el perímetro del fuste. Número de capítulos florales por planta. Número de ejes florales por planta. Viabilidad y germinación de semillas en laboratorio. Viabilidad y germinación de semillas en condiciones de campo. Viabilidad y germinación de semillas enterradas en el suelo a lo largo del tiempo.	Siecha Mirador Las Lajas Torres

MÉTODOS Y MATERIALES

3. MÉTODOS Y MATERIALES

3.1. Efecto de la quema-pastoreo sobre la estructura de la vegetación y el banco de semillas.

3.1.1. Estructura de la vegetación.

En 2002 en el valle del Río Tunjo, se ubicaron cinco sitios en cuanto a las características de la comunidad dominada por *Chusquea tessellata* y *Espeletia killipii*. Estos sitios estaban situados desde la parte más alta hasta la parte más baja del valle (Fig. 7). Los sitios fueron los siguientes: sitio S1 sin quema ni pastoreo, sitio S2 con quema y pastoreo leve, sitio S3 con quema y pastoreo intermedio, sitio S4 con quema y pastoreo alto, y sitio S5 altamente transformado por pastoreo intensivo. En cada sitio, se caracterizó la vegetación en cuatro cuadrados de 4 x 4 m a lo largo de un transecto de 50 m de longitud (4 cuadrados x 5 sitios = 20 unidades de muestreo). En cada cuadrado, se midió el porcentaje de cobertura de cada especie vegetal encontrada en los estratos arbóreo, herbáceo y rasante, con el fin de conocer la composición florística de los sitios.

Figura 7. Composición panorámica de fotografías del valle del Río Tunjo indicando gráficamente la posición de los sitios de estudio.



La estructura horizontal de la vegetación se determinó sobre los bambusoides de *Chusquea tessellata* (llamados chusques de ahora en adelante) por ser la especie más abundante y sobre la que se evidencian fácilmente los efectos del fuego, el ramoneo y el pisoteo. Se tomaron las siguientes variables que determinan la intensidad de la perturbación: presencia de ramoneo, altura del chusque, distancia entre chusques y

presencia de briófitos. En general, la perturbación provoca que la altura de los chusques disminuya, aumente la distancia entre chusques y que el espacio que dejan libre se cubra de briófitos. La estructura horizontal de la vegetación se estableció mediante el método de la línea intercepto (Matteucci y Colma 1982). En los sitios donde había presencia de chusque, se realizaron cinco transectos de 50 m, separados entre ellos por 3 m, que se dividieron en 100 segmentos (100 segmentos \times 5 transectos = 500 segmentos por sitio). Se tomó nota de la evidencia de mordiscos y se midió la altura del chusque en cada contacto. Para la distancia basal, en cada transecto se seleccionaron al azar seis chusques que interceptaban cada línea. Cada uno de estos chusques se dividió en cuatro cuadrados y en cada cuadrado se midió la distancia a ras del suelo hasta el chusque vecino más cercano. En el caso de los briófitos, se usaron 200 segmentos por transecto para determinar su presencia (200 segmentos \times 5 transectos = 1.000 segmentos por sitio).

Para determinar la estructura vertical de la vegetación, se utilizó el método del punto centrado (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974). En cada uno de los cinco sitios del valle, se ubicaron al azar tres cuadrados de 10 \times 10 m² y en su interior se tomaron 100 puntos de muestreo al azar con una varilla de 2 m de largo y 0,5 cm de diámetro graduada a intervalos de 5 cm (100 puntos \times 3 cuadrados \times 5 sitios = 1.500 puntos de muestreo). En cada intervalo de altura, se registró el número de contactos de biomasa fotosintética y necromasa para todas las especies. Con el número de contactos en cada altura, se elaboraron los diagramas de distribución vertical de volumen para toda la comunidad en cada sitio. El número total de contactos de la varilla con los órganos aéreos dio una medida del volumen total de la vegetación en el momento del muestreo.

3.1.2. Banco de semillas.

En 2002, se seleccionaron tres de los cinco sitios del valle del Río Tunjo: sitio alto (S1), sitio medio (S3) y sitio bajo (S5). En cada sitio, se trazó un transecto de 50 m y se tomaron 10 puntos al azar a lo largo del transecto (10 puntos \times 3 sitios = 300 puntos de muestreo). En cada uno de los puntos, se retiró la cobertura vegetal, incluyendo hepáticas y musgos, y se tomaron tres muestras de suelo con un cilindro de 10 cm de diámetro (3 muestreas \times 300 puntos de muestreo = 900 muestras de suelo). El volumen de suelo se separó en dos profundidades de 0–5 y de 5–10 cm. Las tres muestras de cada profundidad se mezclaron en cada uno de los 10 puntos de cada transecto, formando una única muestra por profundidad. Cada muestra tuvo un volumen aproximado de 1.130 cm³ y un peso mínimo aproximado de 1,6 Kg.

En el PNN Chingaza, se construyó un invernadero de plástico de 1,2 m de altura. A partir de esta altura hasta el techo de 5 m, el invernadero se cubrió con doble malla de tela

de poro muy fino para impedir la contaminación por semillas dispersadas por el viento (Fig. 8). Las muestras de suelo se diluyeron en agua y se tamizaron dos veces. Un tamizado se realizó con ojo de malla de 4 mm para retener raíces y restos de necromasa vegetal sin descomponer, mientras que el otro se hizo con ojo de malla de 0,28 mm para retener las semillas. Una vez tamizado, el suelo de cada unidad de muestreo se colocó sobre un sustrato de 2 cm de arena de río lavada y previamente esterilizada en un horno a 100°C durante 48 horas, formando una capa de suelo tamizado de 1 cm de grosor en bandejas de poliestireno expandido de 12 cm de lado. Como control, se dispuso suelo de páramo previamente esterilizado en un horno a 100°C durante 48 horas en 10 bandejas y también se dispusieron otras 10 bandejas solo con arena para controlar el sustrato de arena. Todas las bandejas se regaron diariamente para mantener una humedad constante. Durante un año y con periodicidad quincenal (26 censos en total), se realizó el conteo de todas las plántulas que iban apareciendo y se clasificaron en especies o grupos de similitud morfológica. Siempre que se pudo, se transplantaron algunos individuos de cada grupo morfológico para permitir su desarrollo completo e identificación taxonómica correcta. Una vez contadas y clasificadas, las plántulas se iban arrancando para evitar la interferencia con la germinación de otras semillas.

Figura 8. Fotografía del invernadero construido dentro del Parque Nacional Natural Chingaza para el estudio del banco de semillas.



3.1.3. Análisis de datos.

Se realizaron análisis de la varianza (ANOVA) para testar el efecto de los sitios sobre las variables dependientes de estructura horizontal y vertical de la vegetación que cumplieron los requisitos paramétricos. Cuando los resultados fueron significativos, se realizaron comparaciones múltiples de Duncan para establecer las diferencias entre los distintos sitios. Los datos de estructura de la vegetación que no cumplieron los requisitos paramétricos se analizaron mediante la prueba de Kruskal-Wallis y las comparaciones entre sitios se realizaron con la prueba SKW (Campbell y Skilling 1985).

En el caso del banco de semillas, se analizó el número de semillas germinadas por metro cuadrado y la densidad se calculó como el cociente entre la abundancia y el área total (235,6 cm²). Se describió la composición de especies encontradas en el banco de semillas y se analizó la densidad de semillas, la riqueza (número de especies) y la diversidad (índice de Simpson). Los efectos fijos del sitio y de la profundidad sobre estas variables dependientes se analizaron mediante ANOVAs. La prueba de Student-Newman-Keuls (SNK) se usó para establecer las diferencias entre sitios cuando este factor fue significativo. Para la variable densidad de semillas, no se tuvo en cuenta el sitio bajo (S5) porque tenía valores proporcionalmente muy altos y sesgaba los resultados. Para las demás variables se usaron los datos de los tres sitios. Todos los análisis se realizaron con Statgraphics Plus 2 (Statpoint Technologies Inc., Warrenton, VA, EEUU).

3.2. Efecto de la quema-pastoreo sobre la fitomasa de un páramo húmedo.

3.2.1 Diseño experimental.

Los efectos de la perturbación del tipo quema-pastoreo sobre la biomasa epigea e hipogea de la vegetación se estudiaron en cuatro zonas del PNN Chingaza. Estas zonas fueron los valles del Río Tunjo, de Las Lajas y de Buitrago, que comparten una historia de perturbación por quema-pastoreo desde los años cincuenta del siglo pasado. La cuarta zona, el valle del Queso, fue una zona control en la que no había efectos de la perturbación. En 2010 y en cada valle, se tomaron muestras en cinco sitios, que fueron nombrados del sitio S1 al S5 desde la parte alta hasta la parte más baja y llana. Estos sitios representan diferentes grados de perturbación desde la parte alta con poca o ninguna perturbación hacia la parte baja con una mayor perturbación.

El parámetro de densidad aparente permite verificar el gradiente por pastoreo dado que la compactación del suelo aumenta directamente con el número de cabezas de ganado que pastan. Para estimar la densidad aparente, se tomaron 10 muestras por sitio y por valle

(10 muestras × 5 sitios × 4 valles = 200 muestras de suelo) con un cilindro de acero de 7,6 cm de diámetro y 30 cm de longitud aforado cada 10 cm. De las 10 muestras, cinco se tomaron a una profundidad de 0–10 cm y otras cinco a una profundidad de 10–20 cm. Cada muestra se guardó en bolsas plásticas herméticas para su transporte al laboratorio donde se secaron con una estufa a 105°C durante 72 horas. Se calculó la relación entre el peso seco y el volumen del aparato cilíndrico (453,6 cm³).

La fitomasa hipogea de raíces también se estimó a partir de muestras de suelo obtenidas con el mismo cilindro ya descrito. Se tomaron el mismo número de muestras de suelo (10 muestras × 5 sitios × 4 valles = 200 muestras de suelo) para las dos profundidades de suelo (0–10 y 10–20 cm). Posteriormente, las muestras se tamizaron con agua para separar la tierra de las raíces empleando tamices de tamaño de malla de 1 mm, 500 µm y 250 µm. Con ayuda de unas pinzas de punta fina, las raíces se separaron en tres clases diamétricas, incluyendo raíces finas (diámetro < 1 mm), raíces medias (1 mm < diámetro < 2 mm) y raíces gruesas (diámetro > 2 mm). Las raíces finas fueron retenidas tanto por el tamiz de 500 µm como por el de 250 µm, por lo que ambos grupos de raíces se mezclaron para obtener un valor total por muestra. Una vez separadas, las raíces se secaron a 80°C durante 72 horas. Los resultados se refieren a la fitomasa total de raíces por unidad de área en los diferentes sitios porque no se discriminaron las raíces vivas de las muertas.

En cada uno de los cinco sitios dentro de cada uno de los cuatro valles de estudio, se demarcaron al azar unos 64 m² que se dividieron en cuatro cuadrados de 16 m² cada uno (4 cuadrados × 4 sitios × 5 valles = 100 unidades de estudio). Toda la vegetación epigea, tanto fotosintética como necromasa, delimitada dentro de estos cuadrados se cortó y se transportó al laboratorio, donde se secó a 80°C durante 72 horas y se pesó.

3.2.2. Análisis de datos.

Los efectos de valle (factor fijo), sitio anidado dentro de valle (aleatorio) y profundidad de suelo (factor fijo) sobre la densidad aparente se analizaron mediante un modelo general lineal (GLM). Otro GLM analizó los efectos de valle, sitio anidado dentro de valle, profundidad de suelo y clase diamétrica (factor fijo) sobre la fitomasa hipogea. Las interacciones triples entre valle, profundidad y clase diamétrica no fueron significativas y se excluyeron del análisis definitivo. Finalmente, otro GLM analizó los efectos de valle y sitio anidado dentro de valle sobre la fitomasa epigea. Cuando los factores con más de dos niveles fueron significativos, las diferencias entre niveles se analizaron con pruebas de comparaciones múltiples de Student-Newman-Keuls (SNK). Los datos cumplieron los requisitos de pruebas paramétricas y no se aplicó ninguna transformación. Todos los

análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS v.17 (SPSS Inc., Chicago, IL, EEUU).

3.3. Regeneración de comunidades vegetales de páramo con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo después del corte de la vegetación y la remoción del suelo.

3.3.1 Diseño experimental.

El estudio de regeneración de comunidades vegetales se llevó a cabo en los valles de Las Lajas, Siecha, Torres y Mirador del PNN Chingaza. En áreas bien drenadas crece la comunidad vegetal de pajonal que está dominada por la gramínea *Calamagostis effusa* y la planta caulescente *Espeletia grandiflora*. Por el contrario, en áreas anegadas crece la comunidad vegetal de chuscal, la cual está dominada por el bambú *Chusquea tessellata* y por la planta caulescente *Espeletia killipii*. En 2008, se seleccionaron cuatro áreas de estudio en los sitios mencionados que corresponden a dos áreas de chuscal y a dos de pajonal. Las cuatro áreas de estudio estaban separadas por 5–10 km la una de la otra. Para cada tipo de comunidad, una de las áreas tenía una historia de perturbación por quema y pastoreo mientras que la otra era una zona sin perturbación antrópica. De este modo, el diseño incorporó dos tipos de comunidad con y sin perturbación cada una. En cada una de las cuatro áreas de estudio, se dispusieron un total de nueve cuadrados de 2 x 2 m con una separación de 4 m entre ellos. Dentro de cada cuadrado, se seleccionaron al azar un total de cuatro subcuadrados más pequeños de 50 x 50 cm que fueron el objeto de estudio (4 áreas x 9 cuadrados x 4 subcuadrados = 144 unidades de muestreo).

En cada una de las unidades de muestreo, se cortó toda la vegetación y se retiró el primer centímetro de suelo. Cuatro cuadrados (16 subcuadrados) se dejaron como control (sin corte de la vegetación ni remoción del suelo), de manera que el número total de unidades de muestreo manipuladas fue de 128. La vegetación fue clasificada al nivel de especie. Para cada especie y antes de cortar, se estimó el porcentaje de cobertura en los subcuadrados mediante una malla metálica de 50 x 50 cm de lado y 5 cm de celda. El porcentaje de cobertura se calculó como la suma de celdas de 5 cm ocupadas por cada especie y divididas por el número total de celdas posibles (4 subcuadrados x 100 celdas por subcuadrado = 400 celdas). La regeneración de los subcuadrados se estimó cada seis meses durante cuatro años (2008 – 2011). En cada censo se identificaron las especies y se calculó el porcentaje de cobertura tal y como se ha explicado. A nivel de cada cuadrado, se estimó el índice de dominancia de Simpson, que varía de 0 a 1, indicando una dominancia nula o absoluta, respectivamente. También se estimó el índice de Jaccard de similitud entre

comunidades de plantas antes del tratamiento de corte y remoción y al final del seguimiento cuatro años después. El índice de Jaccard también varía entre 0 y 1, indicando que las dos comunidades no comparten ninguna especie o las comparten todas, respectivamente.

Para evidenciar los cambios florísticos que no fueran atribuibles a los factores objeto del estudio, se realizó una caracterización cualitativa y cuantitativa de la vegetación en cada sitio en cuatro cuadrados de 4 × 4 m para un total de 64 m² a lo largo de un transecto de 50 m lineales en cuatro censos anuales. Se evaluó tanto la presencia de especies como su cobertura dentro del cuadrante, definiendo los estratos rasante, herbáceo y arbustivo (este último solo es alcanzado por *Chusquea tessellata* y *Espeletia killipii*). A diferencia de los cuadrados en los que se realizó el experimento, estos permanecieron aislados y sin perturbación por corte ni remoción durante todo el seguimiento. Se estimó la composición florística para los tres estratos descritos. Los datos se analizaron a través del índice de similaridad de Jaccard para las mismas parcelas entre años consecutivos.

3.3.2. Análisis de datos.

Los efectos fijos de comunidad (chuscal o pajonal), la calidad del hábitat (zona con o sin historia de perturbación antes del corte de la vegetación y la remoción del suelo) y el tiempo (ocho censos después del corte) sobre el porcentaje promedio de cobertura de especies y el índice de dominancia en cada cuadrado se analizaron con un modelo lineal general (GLM) de medidas repetidas en el que el tiempo fue la medida repetida. El porcentaje de cobertura y el índice de dominancia estimados antes del tratamiento se incluyeron en el análisis como covariable para evaluar los posibles efectos de las condiciones iniciales sobre la regeneración de los cuadrados. Los efectos fijos del tipo de comunidad y zona con o sin historia de perturbación sobre el índice de Jaccard también se estimaron con un GLM. Al porcentaje de cobertura, se le aplicó la transformación del arco seno de la raíz cuadrada del valor. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS v.17 (SPSS Inc., Chicago, IL, EEUU).

3.4. Regeneración de *Chusquea tessellata* después del corte de la vegetación y la quema experimental.

3.4.1. Regeneración natural.

Se evaluó la expansión natural horizontal de *Chusquea tessellata* en tres sitios donde la vegetación original fue transformada por el efecto del pastoreo. Los sitios se emplazaron en zonas bajas de tres valles del PNN Chingaza, dos con historia de perturbación (valle de las

Lajas y valle del Río Tunjo) y uno sin historia de perturbación por el fuego y el pastoreo (valle del Queso). En los sitios más perturbados, había un predominio claro de la vegetación rasante que estaba compuesta principalmente por *Lachemilla orbiculata*, *Paspalum bonplandianum* y *Trifolium repens*. En cada valle se aislaron cinco zonas de 4 × 4 m². Dentro de cada zona se instalaron dos cuadrados de 1 × 1 m², justo al lado de masas remanentes de chusque y que fueron las unidades de muestreo de este estudio (2 cuadrados × 5 zonas × 3 valles = 30 unidades de muestreo). Cada cuadrado se dividió con una red de malla de nylon en celdas de 10 × 10 cm de lado. Desde el borde de un chusque hacia las áreas transformadas dentro de los cuadrados de muestreo, se estimó el porcentaje de avance de las masas de *Chusquea tessellata* sobre las áreas dominadas por las herbáceas rasantes a lo largo del tiempo. La toma de datos se realizó durante 11 años (1999 – 2010), exceptuando los años 2002 y 2004 en los que no se tomaron datos por razones logísticas.

3.4.2. Regeneración experimental.

En 2008, se seleccionó una comunidad de chuscal, con *Chusquea tessellata* y *Espeletia killipii* como especies dominantes, en un buen estado de conservación en la parte alta del valle de Buitrago del PNN Chingaza. El chuscal en esa zona no evidenciaba efectos de ninguna perturbación por quema y pastoreo. Se delimitó una zona de 150 × 150 m² en la que se seleccionaron masas de *Chusquea tessellata* similares en volumen, densidad de ramas y con alturas superiores a 100 cm. Las masas de chusque se podaron en forma de cubo de 40 cm de largo por 25 cm de ancho y 40 cm de alto, obteniendo al final un total de 600 unidades homogéneas de chusque (Fig. 9). Unas 300 unidades se dejaron con el tratamiento de corte inicial (tratamiento de corte) mientras que las otras 300 unidades homogéneas de chusque recibieron un tratamiento de fuego controlando la intensidad y el tiempo de la quema (tratamiento de corte y quema; Fig. 10). La selección de unidades homogéneas de chusque para la aplicación de los tratamientos sobre las 600 unidades homogéneas se hizo de una manera aleatoria.

Durante tres años y medio a partir de la aplicación de los tratamientos (2008 – 2011), se evaluó periódicamente la regeneración de 30 unidades homogéneas de cada uno de los dos tratamientos. Cada seis meses, se cosecharon las unidades homogéneas de chusque recolectando toda la biomasa fotosintética y también la necromasa. Se cortaron los culmos, que en adelante llamaremos ejes, a nivel del suelo, retirando otras especies que se hubieran podido mezclar, se tomó la medida de peso fresco en campo y se dispuso el material en bolsas plásticas para su traslado al laboratorio. Allí, el material se secó en una estufa a 70°C durante 72 horas y posteriormente se pesó. El peso seco de referencia se tomó a partir de

30 unidades homogéneas de chusque inmediatamente después de la aplicación del corte en abril de 2008. Para estimar el incremento en longitud y diámetro de los ejes, y del número de hojas nuevas y brotes clonales de las unidades homogéneas de chusque en cada tratamiento, se escogieron al azar 21 unidades homogéneas de chusque y en cada una de ellas se seleccionaron 9 ejes (9 ejes x 21 unidades homogéneas x 2 tratamientos = 378 ejes de estudio). Los ejes se marcaron y siguieron anualmente durante tres años (2008 – 2011). A modo de control, se siguieron otros 35 ejes al azar de chusques sin perturbación y ajenos al experimento.

Figura 9. Aspecto de las unidades homogéneas de chusque después de la poda previa a la aplicación del tratamiento de quema experimental en el valle de Buitrago.



3.4.3. Análisis de datos.

La regeneración natural y experimental de chusque se analizó con modelos lineales generales (GLM) de medidas repetidas. Para la regeneración natural, el GLM incluyó los efectos de los factores fijos de valle y tiempo de regeneración sobre el área ocupada por el chusque. Para la regeneración experimental, los GLM incluyeron los efectos fijos de tratamiento y tiempo de regeneración sobre el incremento de la fitomasa en peso seco, de la longitud y el diámetro de los ejes, y del número de ramas y de brotes. Los datos cumplieron

los requisitos de las pruebas paramétricas y no hizo falta aplicar ninguna transformación. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS v.17 (SPSS Inc., Chicago, IL, EEUU).

Figura 10. Aplicación del fuego en el tratamiento de la quema experimental de las unidades homogéneas de chusque en el valle de Buitrago.



3.5. Regeneración en poblaciones de *Espeletia grandiflora* y *Espeletia killipii* con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo.

3.5.1. Seguimiento de poblaciones naturales.

Este estudio se realizó en las laderas de los valles de Siecha, Torres, Mirador y Las Lajas en el PNN Chingaza. Las cuatro áreas de estudio estaban separadas 5–10 km la una de la otra. Se muestrearon dos poblaciones de *Espeletia grandiflora* en comunidades de pajonal y dos poblaciones de *Espeletia killipii* en comunidades de chuscal. Cada especie se muestreó en dos localidades distintas: una sin perturbaciones por quema y pastoreo y otra con historia de quema y pastoreo. Para cada una de las poblaciones de estudio, se delimitaron nueve

rectángulos de 100 × 1 m y de 100 × 2 m para *Espeletia grandiflora* y *Espeletia killipii*, respectivamente (2 especies × 2 poblaciones × 9 rectángulos = 36 unidades de muestreo). De los nueve rectángulos por población, tres se ubicaron en la parte alta, tres en la parte media y tres en la parte baja de los valles de estudio. Los rectángulos dentro de cada zona estaban situados en paralelo y separados 15 m entre sí. Todos los individuos de *Espeletia* encontrados dentro de los rectángulos se marcaron con placas metálicas en la base del estípite o tronco para su identificación y seguimiento.

Se realizó el seguimiento de todas las poblaciones cada seis meses durante cuatro años (2008 – 2012). En cada censo, se registró el tamaño del estípite midiendo la altura desde la base hasta la yema apical ubicada en la base de la corona de hojas (Fig.11). Cuando se encontró evidencia de fuego, se midió la altura desde el suelo hasta las marcas de cenizas dejadas por las quemas sobre el estípite y desde esta marca de cenizas hasta la base de la yema apical en la corona de hojas (Fig. 11). Para medir el perímetro del estípite siempre en el mismo punto, se clavó una punta de acero en el estípite a una altura de tres cuartas partes de la altura total. Se calculó el incremento de altura y el incremento de diámetro de todos los individuos que sobrevivieron durante los cuatro años de estudio. Para evaluar la mortalidad de las plántulas emergidas en cada ladera durante el estudio, se establecieron nueve cuadros de 1 × 1 m² para marcar y seguir todas las nuevas plántulas encontradas. Las variables reproductivas solo se tomaron en 2009 y 2010. Se contó el número de ejes florales de cada individuo y el número de capítulos por eje floral, en caso de que los individuos hubieran florecido. Para determinar el número de aquenios por capítulo (un aquenio es un fruto con una sola semilla), se tomó una muestra al azar de 33 capítulos de cada especie y se clasificaron los aquenios en tres grupos de calidad: aquenios buenos, depredados y vanos.

3.5.2. Experimentos de viabilidad y germinación de los aquenios.

Para estimar la viabilidad y la germinabilidad de los aquenios, se recolectaron al azar 1.000 capítulos de *Espeletia grandiflora* y otros 1.000 capítulos de *Espeletia killipii*. Los capítulos se recolectaron a lo largo de 1 km en cada zona provenientes de más de 100 individuos por especie. Los capítulos se llevaron en bolsas de papel al laboratorio donde se extrajeron los aquenios y se clasificaron en los tres grupos de calidad ya mencionados. Los miles de aquenios obtenidos se metieron en recipientes herméticos oscuros con bolsas de silica gel y se conservaron a 4°C. Para determinar la viabilidad de los aquenios, se tomaron al azar 700 aquenios de buena apariencia en grupos de 100 aquenios para cada especie (700 aquenios × 2 especies = 1.400 aquenios) sobre los que se realizó la prueba de Tetrazolium siguiendo los protocolos del *International Seed Testing Association* (ISTA).

La germinación en laboratorio se realizó con otros 700 aquenios de buena apariencia por especie seleccionados al azar ($700 \text{ aquenios} \times 2 \text{ especies} = 1.400 \text{ aquenios}$). Los aquenios se desinfectaron en una solución de hipoclorito de sodio al 1% durante un minuto, se lavaron abundantemente con agua y luego se colocaron en cajas de Petri sobre papel de filtro humedecido. Se mantuvieron en condiciones ambientales con 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad. El experimento se siguió durante tres meses. Al cabo de ese tiempo, se realizó la prueba de viabilidad a los aquenios que no germinaron. La germinación en campo se realizó con otros 700 aquenios de apariencia sana por especie seleccionados al azar ($700 \text{ aquenios} \times 2 \text{ especies} = 1.400 \text{ aquenios}$). Los aquenios se dispusieron en grupos de 100 en bandejas cuadradas de poliestireno expandido de 12 cm de lado. Como sustrato, se empleó suelo de páramo previamente esterilizado en el horno a 100°C durante 48 horas. Las bandejas se llevaron al campo y se colocaron en el suelo cerca de los frailejones. Se siguió la germinación en las bandejas durante dos años. Después de este periodo, se realizó la prueba de viabilidad a los aquenios que no germinaron.

Figura 11. Detalle de la medición de la altura de individuos de *Espeletia* (izquierda) y de la marca del fuego en el estípite de los individuos (derecha).



Para conocer la viabilidad y la germinabilidad de los aquenios enterrados en el suelo a lo largo del tiempo, para cada especie se seleccionaron al azar aquenios de buena apariencia y se dispusieron en bolsas de nylon de 10 cm de lado que contenían 33 aquenios

cada una (33 aquenios × 27 bolsas × 2 especies = 1.782 aquenios). Las bolsas con aquenios de cada especie se enterraron en el suelo de su comunidad respectiva a 4 cm de profundidad a lo largo de un transecto de 100 m. Cada tres meses, hasta completar nueve censos durante 27 meses, se desenterraron tres bolsas de aquenios por especie. De todos los aquenios por especie, 99 aquenios se pusieron a germinar en cajas de Petri en las condiciones ya mencionadas, mientras que a los otros 99 se les realizó la prueba de viabilidad.

3.5.3. Análisis de datos.

Los efectos de especie (*Espeletia grandiflora* y *Espeletia killipii*), perturbación (con y sin perturbación) y ubicación en los valles (alta, media y baja) sobre la probabilidad de supervivencia de los individuos se analizaron mediante análisis loglineales. Para todas las combinaciones de factores, se realizó una regresión logística para analizar la relación entre la altura de un individuo y su probabilidad de supervivencia.

Los efectos del factor fijo de especie, del factor aleatorio de perturbación anidado dentro de especie, y del factor aleatorio de ubicación anidado dentro de perturbación, sobre el incremento de altura y el incremento de diámetro se analizó mediante modelos lineales generales (GLM). Para el incremento de altura, se usó el diámetro del individuo registrado el primer año como covariable del modelo. Para el incremento de diámetro, se usó la altura del individuo registrado el primer año como covariable del modelo. Además, se realizaron correlaciones de Pearson para determinar las relaciones entre la altura del primer año y el incremento de diámetro, y entre el diámetro del primer año y el incremento de altura, para cada especie, tipo de perturbación y ubicación dentro de cada valle.

Los efectos del factor fijo de especie, del factor aleatorio año (2009 y 2010), del factor aleatorio de perturbación anidado dentro de especie, y del factor aleatorio de ubicación anidado dentro de perturbación, sobre el número de ejes por individuo y el número de capítulos por eje se analizó mediante modelos GLM. En este caso, la altura del individuo actuó como covariable en los modelos. También se realizaron correlaciones de Pearson para determinar las relaciones entre altura y número de ejes por individuo, y entre altura y número de capítulos por eje, para cada especie, tipo de perturbación y ubicación dentro de cada valle con los datos de los dos años de muestreo conjuntamente.

El efecto fijo de especie y el efecto aleatorio de año sobre el número de aquenios buenos, depredados y vanos por capítulo, y sobre el peso de los aquenios, se analizaron con otro modelo GLM. Las diferencias entre especies en cuanto a la germinación de aquenios en campo, germinación de aquenios en laboratorio, y viabilidad de los aquenios que no germinaron en estos experimentos se analizaron con pruebas de *t* de Student.

En todos los análisis, todos los datos cumplieron los requisitos de las pruebas paramétricas y no se aplicó ninguna transformación. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS v.17 (SPSS Inc., Chicago, IL, EEUU).

RESULTADOS

4. RESULTADOS

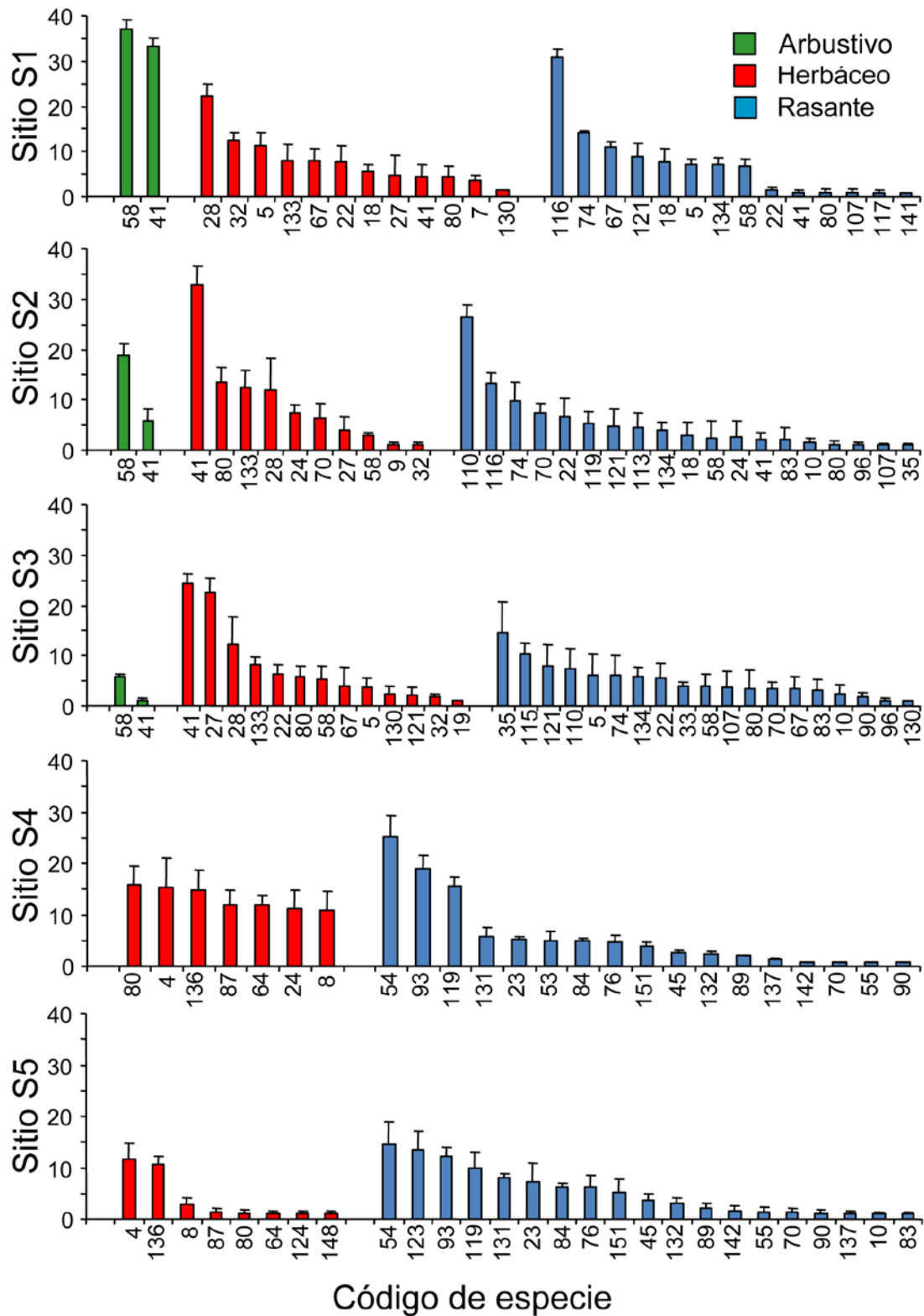
4.1. Efecto de la quema-pastoreo sobre la estructura de la vegetación y el banco de semillas.

4.1.1. Estructura de la vegetación.

En el muestreo de la vegetación epigea del valle del Río Tunjo se encontraron un total de 56 especies de plantas (Anexo 1). *Espeletia killipii* y *Chusquea tessellata* fueron las dos especies que destacaron por su porcentaje de recubrimiento en el estrato arbóreo de los sitios sin o con poca perturbación (Fig. 12). Estas dos especies características del páramo desaparecieron a medida que aumentó la intensidad de la perturbación a lo largo del valle y el estrato arbóreo disminuyó hasta desaparecer en los sitios con mayor perturbación (Fig. 12). El chusque pasó del estrato arbóreo al herbáceo hasta desaparecer (Fig. 12). El sitio con perturbación intermedia presentó el mayor número de especies. En los estratos herbáceo y rasante hubo una fuerte alternancia de especies a lo largo del gradiente de perturbación, hasta tal punto que los sitios con perturbación intensa se caracterizaron por tener especies diferentes y exclusivas (Fig. 12). Las especies del estrato herbáceo que tuvieron coberturas más importantes fueron *Calamagrostis planifolia*, *Calamagrostis effusa*, *Rhynchospora macrochaeta*, *Agrostis boyacensis* y especies de los géneros *Hypericum* y *Carex*. Las especies más importantes en cuanto a cobertura en el estrato rasante fueron *Paepalanthus karstenii*, *Paepalanthus dendroides*, *Oreobolus obtusangulus*, *Paspalum bonplandianum*, *Plagiocheilus solivaeformis*, *Carex pygmaea*, *Eleocharis stenocarpa*, *Halenia asclepiadea* y *Lachemilla orbiculata* (Fig. 12 y Anexo 1).

La intensidad del ramoneo sobre individuos de chusque mostró diferencias significativas entre sitios ($H = 17,38$; $P < 0,001$). Como era de esperar, se encontró que el sitio con mayor porcentaje de plantas ramoneadas fue el sitio S4, dado que en el sitio S5 ya no había chusque. La distancia entre chusques también varió significativamente entre sitios ($F_{3,19} = 10,12$; $P = 0,017$). En el sitio S2, esta distancia fue significativamente mayor que en los demás sitios entre los cuales no se detectaron diferencias significativas. La presencia de briófitos varió significativamente entre sitios ($F_{3,19} = 5,56$; $P = 0,008$), siendo el sitio S3 el que tuvo una mayor presencia de briófitos (promedio \pm SE = $0,75 \pm 0,15\%$) y los sitios S1 y S2 los que menos (promedio \pm SE = $0,47 \pm 0,07\%$ y $0,52 \pm 0,12\%$, respectivamente). La altura del chusque presentó una variación significativa entre sitios ($F_{3,19} = 10,56$; $P = 0,001$), siendo mayor en el sitio S1 y disminuyendo progresivamente hasta el sitio S4. En el sitio S1 fue

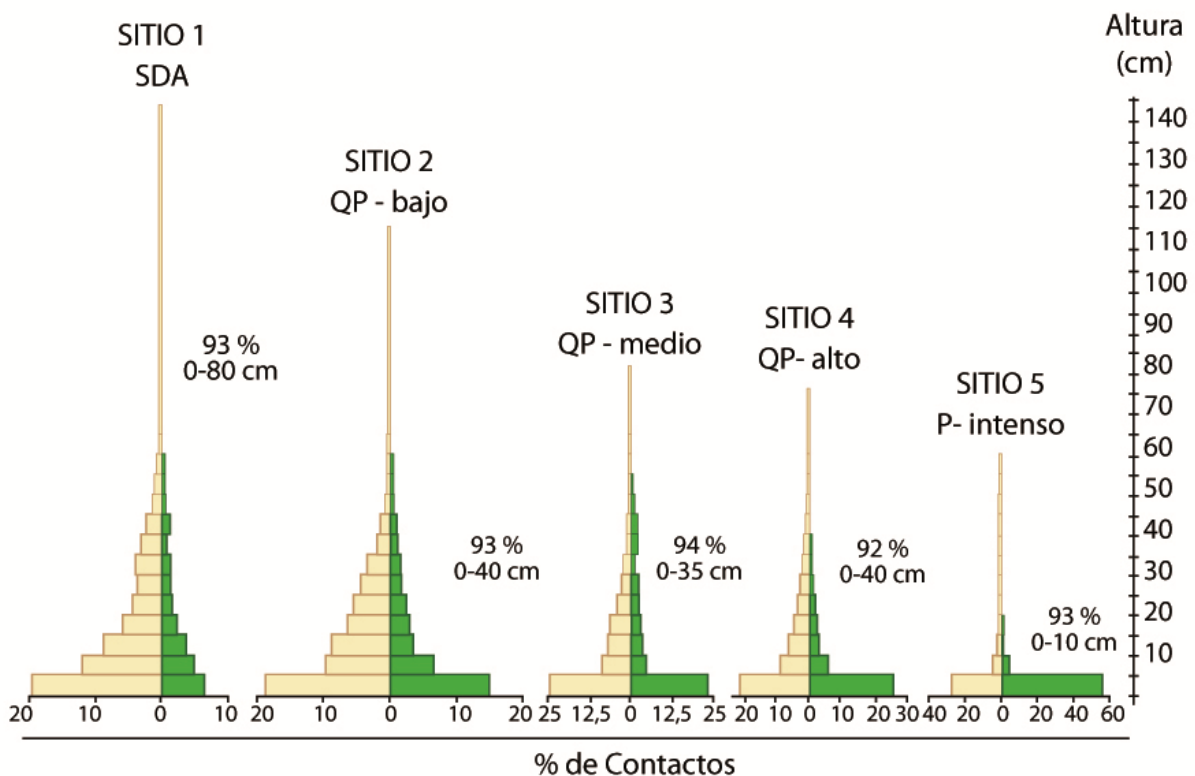
Figura 12. Porcentaje de recubrimiento por especie, estrato y sitio del valle del Río Tunjo. Los nombres de las especies se encuentran en el Anexo 1. *Espeletia killipii* y *Chusquea tessellata* tienen los códigos 58 y 41, respectivamente.



donde se encontraron plantas de chusque con un tamaño superior a 80 cm. En el sitio S1 algunos chusques llegaron a tener una altura de 140 cm. En general, estos resultados reflejan la vulnerabilidad del chusque a la perturbación de tipo quema-pastoreo.

El análisis del número de contactos de biomasa asimilatoria y necromasa a lo largo del valle del Río Tunjo puso de manifiesto el cambio en la proporción de biomasa asimilatoria y de necromasa con el gradiente de perturbación (Fig. 13). Al aumentar la intensidad de la perturbación, las comunidades se volvieron menos estratificadas, más bajas y con un menor volumen epigeo total (Fig. 13). La relación entre biomasa asimilatoria y necromasa varió significativamente entre sitios ($H = 12,10$; $P < 0,05$). Esta relación aumentó con la intensidad de la perturbación (Fig. 13). Esto significa que hubo una menor cantidad de necromasa en los sitios más perturbados, lo cual es una situación anómala en las comunidades vegetales de páramo que se caracterizan por la gran cantidad de necromasa de la vegetación epigea y materia orgánica en el suelo.

Figura 13. Distribución de biomasa asimilatoria (verde) y necromasa (beige) en los cinco sitios de muestro del valle del Río Tunjo. Se indica la altura hasta donde se encuentra el mayor porcentaje de volumen.



4.1.2. Banco de semillas.

Se encontraron un total de 49 especies distintas en el banco de semillas de los sitios altos, medios y bajos muestreados en el valle del Río Tunjo (Anexo 2). Los sitios S1 y S3 compartieron la mayoría de especies, aunque difirieron en su abundancia, mientras que la composición del sitio S5, con una perturbación intensa, fue muy diferente debido a la gran cantidad de especies exclusivas. Aproximadamente el 70% de las semillas se encontró en los primeros 5 cm del suelo y las semillas más abundantes correspondieron a especies del estrato rasante. Los análisis indicaron que para la densidad de semillas hubo diferencias significativas entre sitios ($F_{2,36} = 30,31$; $P < 0,0001$) y entre profundidades de suelo ($F_{1,36} = 34,61$; $P < 0,0001$). La interacción entre sitio y profundidad no fue significativa ($F_{2,36} = 1,84$; $P = 0,18$). Hubo muchas más semillas en la parte baja del valle y en el primer estrato de 0-5 cm de profundidad (Tabla 3 y Anexo 2).

Tabla 3. Densidad de semillas por metro cuadrado, riqueza como el número de especies e índice de diversidad de Simpson del estudio de banco de semillas por nivel de profundidad y posición del sitio en el valle del Río Tunjo. Las letras distintas indican diferencias significativas entre sitios ($P < 0,05$; prueba SNK).

Variable	Profundidad	Posición alta	Posición media	Posición baja
Densidad	0–5 cm	9.005 b	4.193 c	39.138 a
	5–10 cm	3.933 b	1.164 c	17.442 a
Riqueza	0–5 cm	11,7 b	8,5 b	23,9 a
	5–10 cm	4,7 b	3,7 b	14,8 a
Diversidad	0–5 cm	0,15 a	0,14 a	0,11 b
	5–10 cm	0,19 b	0,22 a	0,20 b

El número de especies del banco de semillas mostró diferencias significativas entre sitios ($F_{2,54} = 14,81$; $P < 0,0001$) y entre profundidades de suelo ($F_{1,54} = 76,62$; $P < 0,0001$). La riqueza de especies fue otra vez mayor en la parte baja del valle y en el primer estrato de 0-5 cm de profundidad (Tabla 3). La interacción entre sitio y profundidad fue significativa ($F_{2,54} = 7,24$; $P < 0,0001$) y vino dada por un repunte de riqueza en la zona de más profundidad de la parte más baja del valle (Tabla 3). Finalmente, la diversidad de especies, dada por el índice de dominancia de Simpson, mostró diferencias entre sitios ($F_{1,54} = 63,51$; $P < 0,0001$) y entre profundidades de suelo ($F_{1,54} = 12,79$; $P < 0,0001$). La diversidad fue mayor en las partes medias y altas del valle y en el estrato de 5-10 cm de profundidad

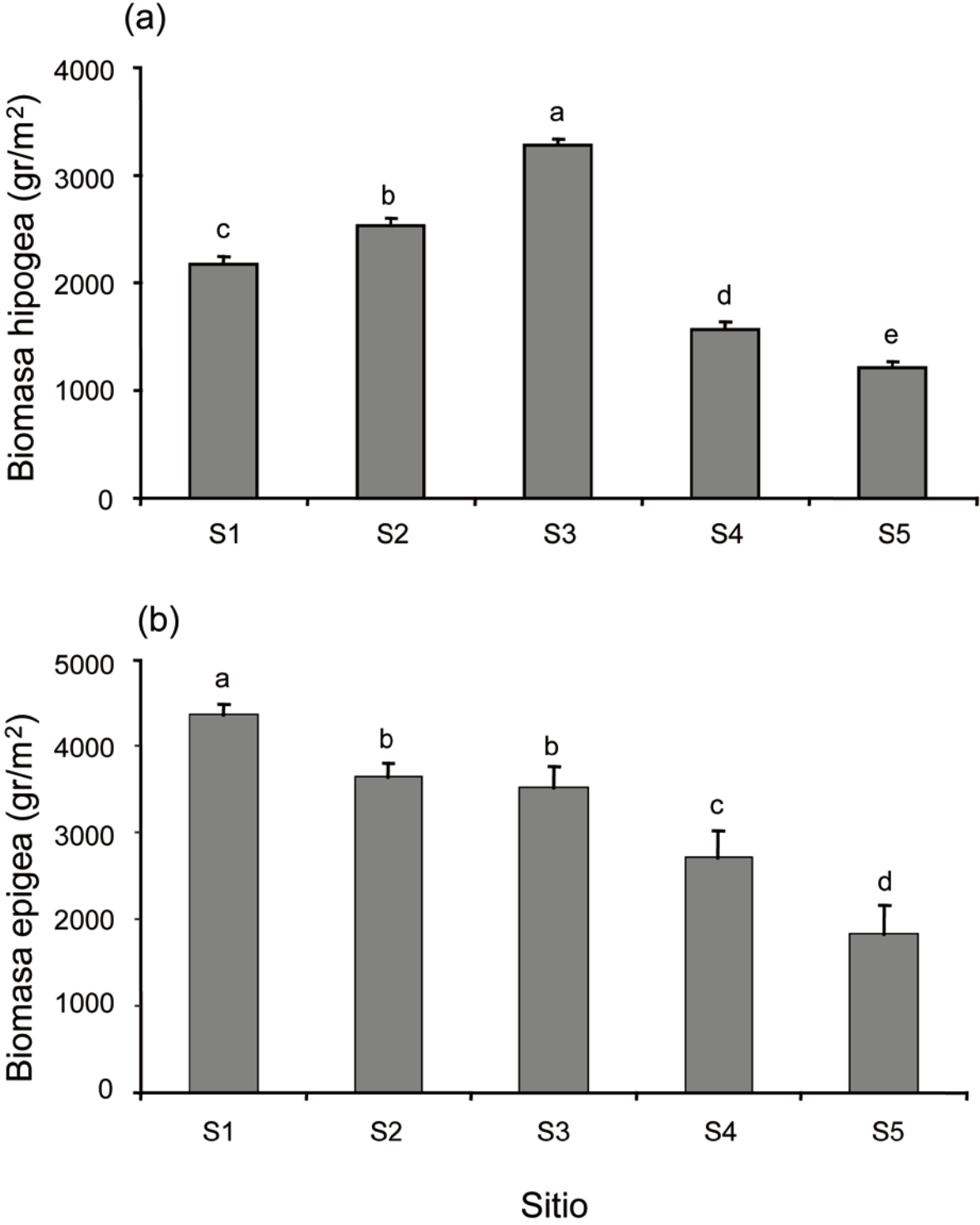
(Tabla 3). La interacción entre sitio y profundidad fue significativa ($F_{2,54} = 48,72$; $P < 0,0001$), debido a las diferencias entre estratos de profundidad en cada una de las zonas del valle (Tabla 3).

4.2. Efecto de la quema-pastoreo sobre la fitomasa del páramo húmedo.

No hubo efectos significativos de valle (promedio \pm SE entre valles = $0,14 \pm 0,07$ g/cm³) ni de profundidad sobre la densidad aparente (Tabla 4a). En cambio, los efectos de valle sí que fueron significativos para la densidad aparente entre sitios dentro de valle (Tabla 4a). El sitio S5 con mayor grado de perturbación presentó los valores más altos de densidad aparente (promedio \pm SE = $0,47 \pm 0,24$ g/cm³), mientras que no hubo diferencias entre el resto de sitios (rango = $0,06 - 0,11$ g/cm³). Las interacciones entre valle y profundidad y entre sitio y profundidad fueron significativas para la densidad aparente (Tabla 4a). En el caso de la interacción entre valle y profundidad, las diferencias fueron producidas por el valle del Queso, que actuó como control, en el que los valores de densidad aparente fueron más bajos y muy similares entre profundidades (rango = $0,05 - 0,09$ g/cm³), mientras que en el resto de valles el patrón fue distinto con una densidad aparente ligeramente superior en la profundidad de 10–20 cm (rango = $0,12 - 0,25$ g/cm³) que en la de 0–10 cm (rango = $0,11 - 0,22$ g/cm³). En el caso de la interacción entre sitio y profundidad, las diferencias fueron originadas por la magnitud de la diferencia en densidad aparente entre profundidades, que varió entre sitios (resultados no mostrados).

Para la biomasa hipogea, no hubo efectos significativos de valle (Tabla 4b). En cambio, los efectos de sitio dentro de valle, profundidad y clase diamétrica sí que fueron significativos para la biomasa hipogea (Tabla 4b). La biomasa fue significativamente mayor en el sitio S3 con perturbación intermedia (promedio \pm SE = $3070,28 \pm 92,39$ g/m²) y menor en el sitio S5 (promedio \pm SE = $1132,26 \pm 108,92$ g/m²; Fig. 14a). La biomasa hipogea fue significativamente mayor en la profundidad de 0–10 cm (promedio \pm SE = $1092,36 \pm 42,72$ g/m²) que en la de 10–20 cm (promedio \pm SE = $920,36 \pm 42,72$ g/m²). Finalmente, la primera clase diamétrica (raíces finas) tuvo una mayor biomasa hipogea (promedio \pm SE = $375,35 \pm 10,52$ g/m²) que las otras dos clases (rango = $298,52 - 344,18$ g/m²). Todas las interacciones del modelo fueron significativas (Tabla 4b), debido al comportamiento del sitio S3 que fue ligeramente distinto al del resto de sitios (resultados no mostrados).

Figura 14. Promedios (\pm SE) de biomasa hipogea (a) y epigea (b) en los distintos sitios de estudio del páramo. Las letras distintas indican diferencias significativas entre sitios ($P < 0,05$; prueba SNK).



Finalmente, los resultados mostraron que no hubo ningún efecto significativo de valle sobre la biomasa epigea (Tabla 4c). En cambio, la biomasa epigea varió significativamente entre sitios dentro de valles (Tabla 4c). El sitio S1 tuvo una mayor cantidad de biomasa epigea (promedio \pm SE = 4585,19 \pm 134,76 g/m²), mientras que el sitio S5 tuvo la menor (promedio \pm SE = 1847,53 \pm 359,55 g/m²; Fig. 14b).

Tabla 4. Modelos lineales generales (GLM) para analizar los efectos de valle, sitio anidado dentro de valle, profundidad y clase diamétrica sobre (a) la densidad aparente, (b) la biomasa hipogea y (c) la biomasa epigea de la vegetación de páramo. Se dan los grados de libertad (g.d.l.) y los valores de *F* y de *P* de los modelos.

(a) Densidad aparente.

Factor	g.d.l.	Valor <i>F</i>	Valor <i>P</i>
Valle (V)	3	1,70	0,220
Sitio (S)	12	376,58	<0,0001
Profundidad (P)	1	6,86	0,059
V \times P	3	4,19	0,007
S \times P	4	7,70	<0,0001
Error	172		

(b) Biomasa hipogea.

Factor	g.d.l.	Valor <i>F</i>	Valor <i>P</i>
Valle (V)	3	0,94	0,452
Sitio (S)	12	23,41	<0,0001
Profundidad (P)	1	9,59	0,036
Clase diamétrica (C)	2	8,71	0,010
V \times P	3	3,96	0,008
V \times C	6	5,21	<0,0001
S \times P	4	7,67	<0,0001
S \times C	8	5,05	<0,0001
Error	556		

(c) Biomasa epigea.

Factor	g.d.l.	Valor <i>F</i>	Valor <i>P</i>
Valle	3	2,83	0,072
Sitio	16	26,30	<0,0001
Error	60		

4.3. Regeneración de comunidades vegetales de páramo con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo después del corte de la vegetación y la remoción del suelo.

La caracterización de la composición florística de las parcelas control mostró que en los cuatro sitios de estudio existían los tres estratos de vegetación (arbustivo, herbáceo y rasante), aunque el estrato arbustivo tenía una altura más pequeña y era escaso en los sitios con historia de perturbación. La composición florística y el porcentaje de cobertura a lo largo de cuatro años para el pajonal y el chuscal se muestran en los Anexos 3 y 4, respectivamente. En general, se observaron pequeños cambios en la cobertura y una intermitencia en la aparición de algunas especies. Se calculó el índice de similitud de Jaccard para estas parcelas, que en promedio fue de 0,82 en las dos comunidades. Este valor tan alto del índice de Jaccard indicó que la composición florística fue muy similar durante el período de tiempo durante el cual se realizó el experimento.

El Anexo 5 muestra la presencia y ausencia de las especies al inicio y al final del seguimiento. En general, se vio que las parcelas que recibieron el tratamiento de corte de la vegetación y remoción del suelo presentaron un incremento en el número de especies. En los sitios de chuscal (*Espeletia killipii* – *Chusquea tessellata*) se encontraron en total unas 95 especies, de las cuales 53 estaban en el sitio con perturbación y 41 especies en el sitio sin perturbación. Entre los sitios de chuscal con y sin perturbación se encontraron 33 especies en común. En el caso del pajonal (*Espeletia grandiflora* – *Calamagrostis effussa*), se encontraron en total unas 96 especies, de las cuales 65 estaban en el sitio con perturbación y 45 especies en el sitio sin perturbación. Entre los sitios de pajonal con y sin historia de perturbación se encontraron 40 especies en común. El total de especies registradas en las dos comunidades de chuscal y pajonal fue de 115 especies, de las cuales 77 se encontraron en ambas comunidades, 15 fueron exclusivas del chuscal y 19 fueron exclusivas del pajonal.

El análisis GLM de medidas repetidas encontró diferencias en la recuperación de la cobertura entre los distintos tipos de comunidad de chuscal y pajonal (Tabla 5). El chuscal requirió más tiempo que el pajonal para recubrir el suelo desnudo (Fig. 15a). Así mismo, se observó que las comunidades con historia de perturbación recubrieron más rápidamente el suelo desnudo que las comunidades sin historia de perturbación (Fig. 15a). El análisis también mostró una interacción significativa entre el tipo de comunidad y la perturbación para la recuperación de la cobertura (Tabla 5), lo cual se explica por un comportamiento más lento de recuperación del chuscal con historia de perturbación (Fig. 15a). Las interacciones significativas de los factores con el factor tiempo para la recuperación de la

cobertura se explican por los distintos comportamientos de las comunidades con los niveles de perturbación a lo largo del tiempo (Fig. 15a).

Tabla 5. Modelos lineales generales (GLM) de medidas repetidas para analizar los efectos de la comunidad, la perturbación y el tiempo sobre el cambio de la cobertura de la vegetación y del índice de Simpson. Se dan los grados de libertad (g.d.l.) y los valores de F y de P de los modelos. La covariable no fue significativa y se eliminó del diseño.

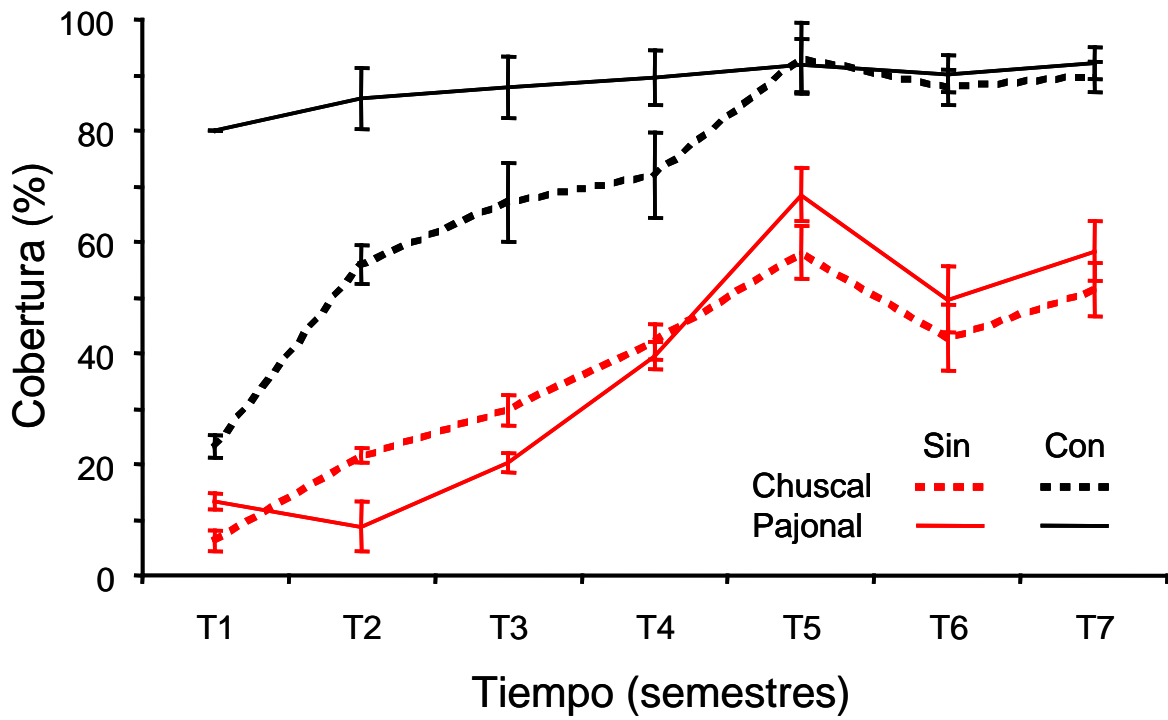
Factor	g.d.l.	Cobertura		Índice de Simpson	
		Valor F	Valor P	Valor F	Valor P
Comunidad (C)	1	6,67	0,015	4,58	0,041
Perturbación (P)	1	85,93	<0,0001	43,98	<0,0001
C × P	1	9,47	0,005	0,16	0,692
Error	28				
Tiempo (T)	1	149,35	<0,0001	29,38	<0,0001
T × C	1	5,31	0,029	2,14	0,154
T × P	1	3,37	0,078	2,26	0,149
T × C × P	1	15,88	<0,0001	0,19	0,662
Error	28				

Cuando se analizó la variación del índice de dominancia de Simpson con un GLM, este mostró que los cambios de diversidad fueron diferentes entre el pajonal y el chuscal, entre los dos niveles de perturbación y a lo largo del tiempo (Tabla 5). Ninguna interacción del modelo fue significativa. La comunidad de pajonal tuvo índices de dominancia ligeramente superiores a los de la comunidad de chuscal (Fig. 15b). El índice de dominancia de las zonas con perturbación fue menor que en las zonas sin perturbación, lo que significa presencia de más especies (Fig. 15b). Los índices de dominancia disminuyeron con el tiempo en ambas comunidades con y sin historia de perturbación (Fig. 15b).

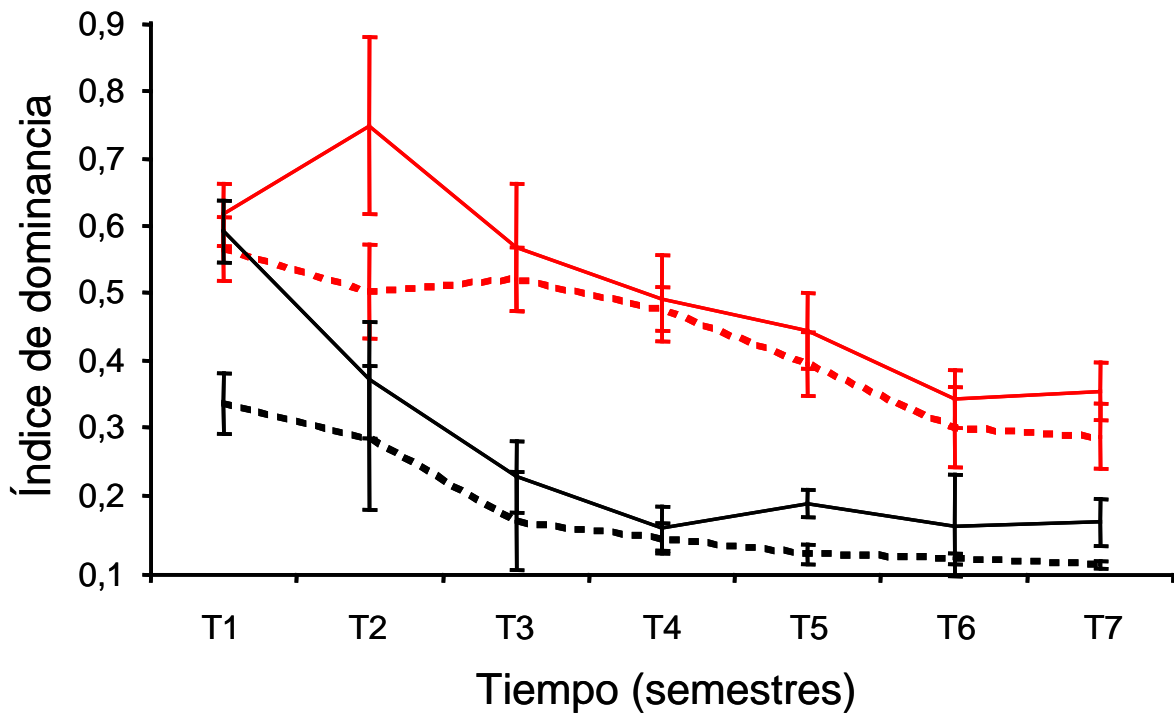
El análisis de GLM para los índices de similitud de Jaccard del pajonal y del chuscal con y sin historia de perturbación mostró que la perturbación fue el único factor que presentó diferencias significativas para esta variable ($F_{1,28} = 16,70$; $P < 0,0001$). La interacción entre los tipos de comunidad vegetal y la historia de perturbación fue significativa ($F_{1,28} = 6,20$; $P = 0,019$) debido a que la composición de las especies presentes en el chuscal con perturbación fue diferente a las especies que aparecen en el chuscal sin perturbación. Por el contrario, en el pajonal, esta variable mantuvo una mayor similitud durante todo el tiempo del experimento y no registró diferencias estadísticas. El resto de factores o interacciones del modelo no dio resultados significativos ($P < 0,05$ en todos los casos).

Figura 15. Porcentaje de cobertura (a) e índice de dominancia (b) para las comunidades de chuscal y pajonal con y sin historia de perturbación a lo largo tiempo que duró el estudio.

(a)



(b)



Finalmente, el valor del índice de dominancia de Simpson para las parcelas control en el chuscal sin historia de perturbación y sin tratamiento obtuvo un valor cercano a 0,20. En las parcelas con tratamiento, el índice de dominancia alcanzó valores de 0,60 y al final del seguimiento no se igualó con los valores de dominancia de las parcelas control. Esto significa que el chuscal sin perturbación no se recuperó en cuatro años después del tratamiento. Para el caso del chuscal con historia de perturbación, el valor del índice de dominancia fue menor, lo que significa que aparecieron más especies. A lo largo del tiempo el valor del índice siguió disminuyendo, lo que indica que hubo constantes cambios de composición y dominancia de las especies durante ese periodo. De manera similar ocurrió en las comunidades de pajonal, en las que después de cuatro años no se alcanzaron ni los valores ni la estabilidad de los índices de dominancia de las parcelas control.

4.4 Regeneración de *Chusquea tessellata* después de corte y fuego controlados.

4.4.1. Regeneración natural.

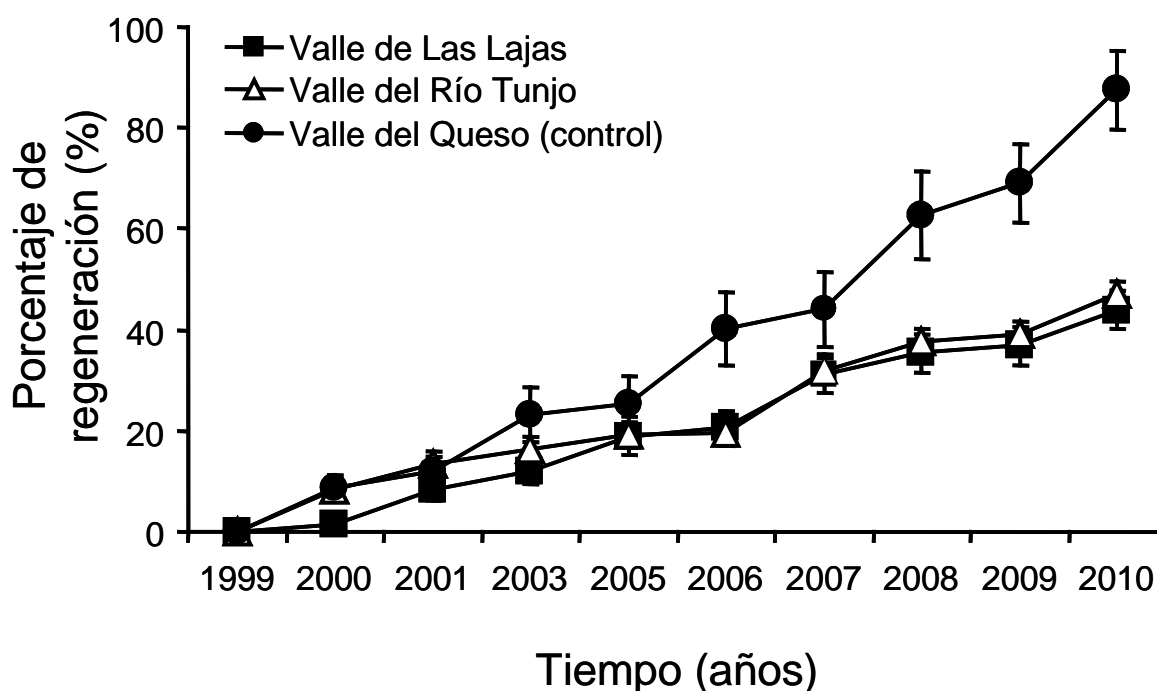
La regeneración natural del chusque varió significativamente a lo largo del tiempo (Tabla 6). Además, la regeneración natural mostró diferencias significativas entre valles (Tabla 6). En particular, los dos valles con perturbación no mostraron diferencias significativas entre ellos pero difirieron significativamente del valle que se tomó como control (Fig. 16; $P < 0,05$; prueba SNK). Finalmente, la interacción entre valle y tiempo también fue significativa (Tabla 6) debido principalmente al comportamiento ligeramente desigual de los dos valles con perturbación (Fig. 16).

Tabla 6. Modelo lineal general (GLM) de medidas repetidas para analizar los efectos de valle y tiempo sobre el porcentaje de regeneración natural del chusque. Se dan los grados de libertad (g.d.l.) y los valores de F y de P del modelo.

Factor	g.d.l.	Valor F	Valor P
Valle (V)	1	358,25	<0,0001
Tiempo (T)	2	5,45	0,010
V x T	2	18,59	<0,0001
Error	26		

Cabe destacar que la expansión horizontal del chusque a lo largo de 10 años de seguimiento no alcanzó el 50% del área evaluada (rango de regeneración entre valles con perturbación = $44,0 \pm 3,7 - 47,1 \pm 2,4\%$), mientras que la regeneración natural en el valle control fue casi el doble (promedio \pm SE = $87,6 \pm 7,8\%$; Fig. 16). Las tasas de regeneración estimadas fueron de 410 cm^2 por año para zonas transformadas por pastoreo y de 800 cm^2 por año para las zonas sin historia de perturbación. Esto significa que se requieren más de 20 años para avanzar un metro cuadrado sobre las áreas colonizadas mayoritariamente por hierbas rasantes del género *Lachemilla*.

Figura 16. Regeneración natural del chusque durante los años de muestreo en tres valles del páramo.



4.4.2 Regeneración experimental.

Para las cuatro variables de crecimiento de chusque (longitud de ejes, diámetro de ejes, número de ramas y número de brotes), los efectos de tratamiento, tiempo y su interacción sobre las mismas fueron todos significativos (Tabla 7). Para la longitud y el diámetro de ejes, el tratamiento control fue significativamente mayor que el tratamiento de corte, y este a su vez mayor que el tratamiento de corte y fuego (Fig. 17; $P < 0,05$; prueba SNK). En cambio, para el número de ramas, el tratamiento de corte fue mayor que el tratamiento control, y este a su vez mayor que el tratamiento de corte y fuego (Fig. 17; $P < 0,05$; prueba SNK). Finalmente, para el número de brotes, el tratamiento de corte y fuego fue significativamente mayor que los otros dos tratamientos que no difirieron entre sí (Fig. 17; $P < 0,05$; prueba

SNK). Todos los parámetros aumentaron con el tiempo y las interacciones entre tratamiento y tiempo se explicaron por el comportamiento diferencial de cada tratamiento a lo largo del tiempo (Fig. 17). El tratamiento de corte y fuego estimuló la formación de brotes. El incremento de longitud y diámetro para los ejes control fue cuatro veces mayor que el de los que recibieron corte y fuego.

Tabla 7. Modelos lineales generales (GLM) de medidas repetidas para analizar los efectos de tratamiento y del tiempo sobre los parámetros de crecimiento del chusque. Se dan los grados de libertad (g.d.l.) y los valores de F de los modelos. Niveles de significación: ***; $P < 0,0001$, **; $P < 0,001$.

Factor	g.d.l.	Longitud de	Diámetro de	Número de	Número de
		los ejes	los ejes	ramas	brotes
		Valor F	Valor F	Valor F	Valor F
Tratamiento (T)	2	347,5 ***	295,7 ***	47,9 ***	51,1 ***
Tiempo (T)	1	2223,9 ***	1207,5 ***	528,7 ***	28,8 ***
T x T	2	166,7 ***	131,2 ***	42,5 ***	8,3 **
Error	72				

El peso seco de chusque también varió significativamente entre tratamientos y a lo largo del tiempo (Tabla 8). La interacción entre tratamiento y tiempo también fue significativa para el peso seco de chusque (Tabla 8). En general, el peso seco del chusque del tratamiento de corte fue mayor que el peso seco del chusque del tratamiento de corte y fuego (Fig. 18). Casi después de tres años, los chusques con el tratamiento de corte recuperaron el peso inicial, en contraste con los chusques que recibieron el tratamiento de corte y fuego que no superaron el 50 % del peso inicial (Fig. 18).

Tabla 8. Modelo lineal general (GLM) de medidas repetidas para analizar los efectos de tratamiento y tiempo sobre el peso seco del chusque. Se dan los grados de libertad (g.d.l.) y los valores de F y de P del modelo.

Factor	g.d.l.	Valor F	Valor P
Tratamiento (T)	1	470,03	<0,0001
Tiempo (T)	1	167,17	<0,0001
T x T	1	55,48	<0,0001
Error	58		

Figura 17. Promedios de parámetros de crecimiento de chusque del experimento de corte y corte y quema. Los tratamientos son el control (negro), el corte (verde) y el corte y la quema (rojo). Los censos son abril de 2008, octubre de 2009, abril de 2010 y octubre de 2011. Los SE son muy pequeños y no se grafican por mayor claridad.

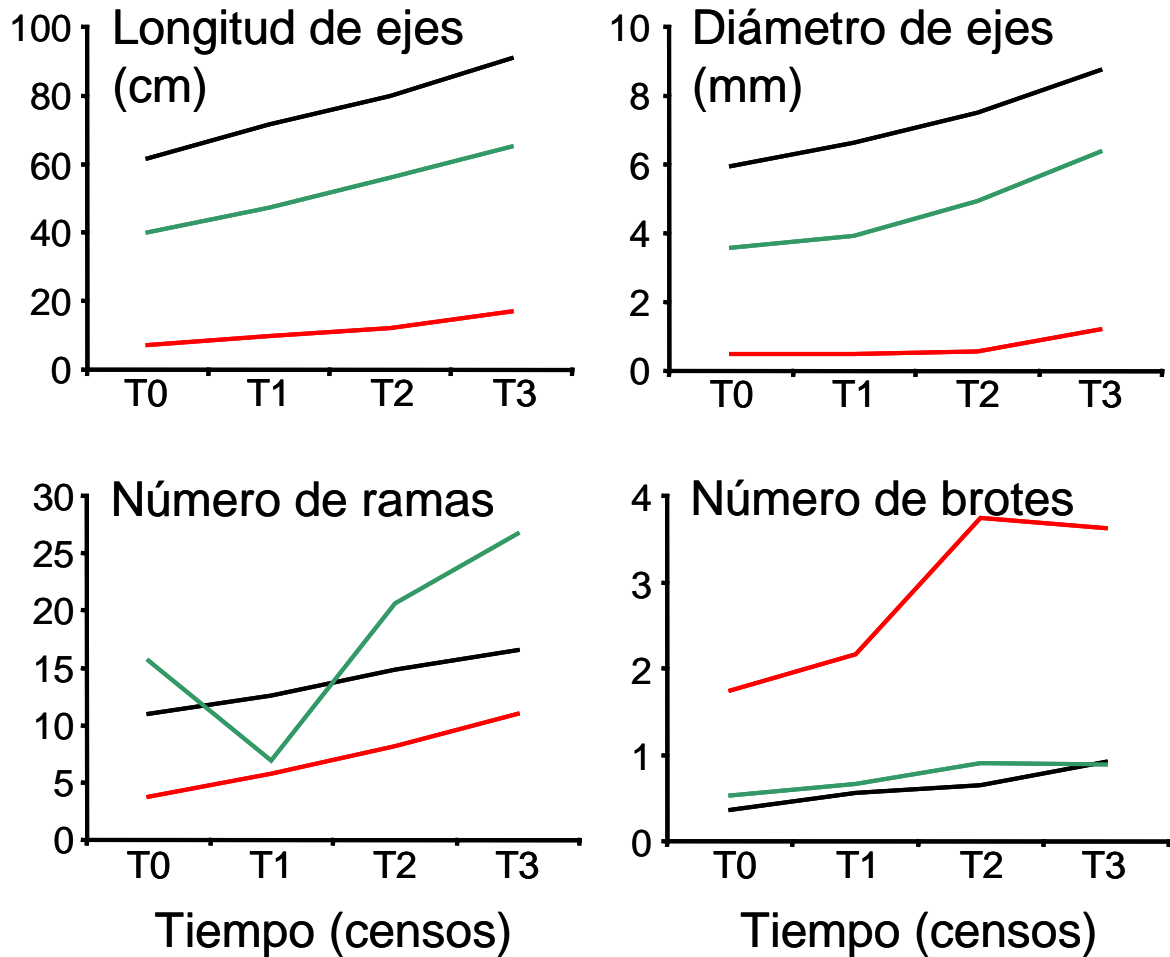
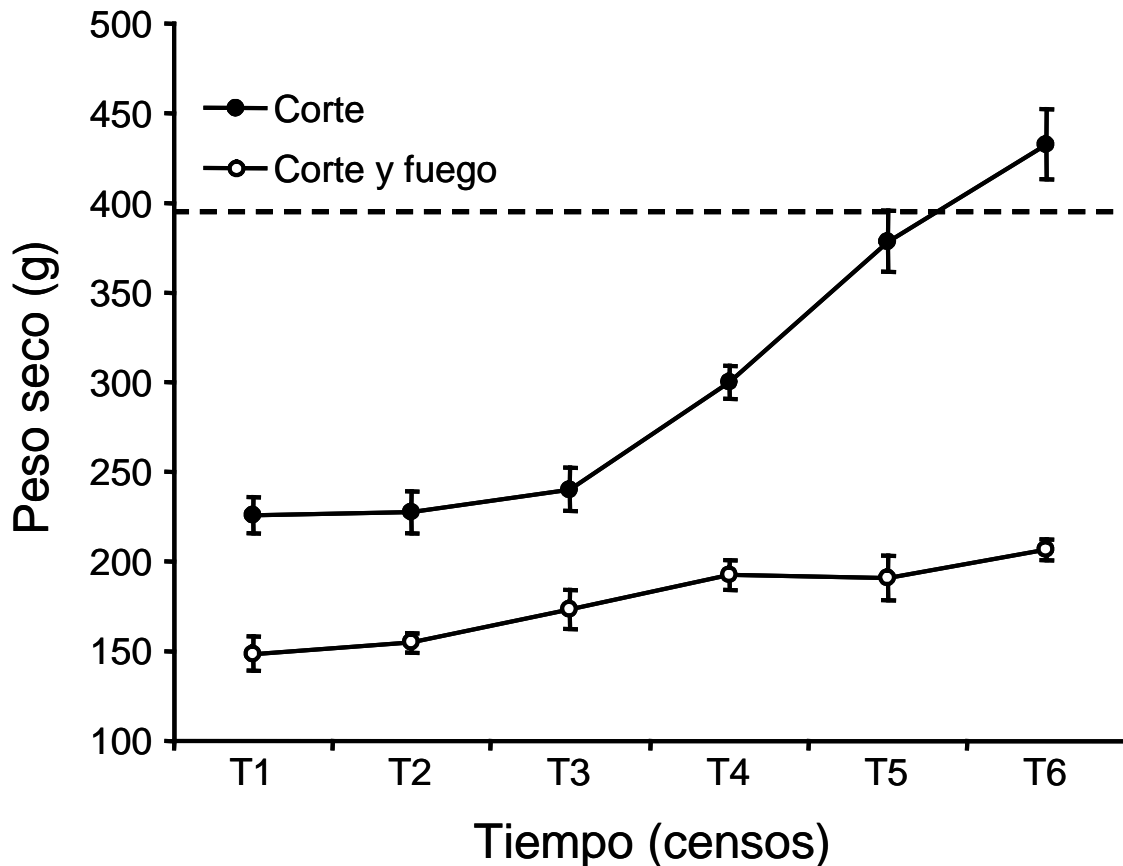


Figura 18. Promedios (\pm SE) de peso seco de chusque del experimento de corte y de corte y quema. Los censos son abril de 2009, octubre de 2009, abril de 2010, octubre de 2010, abril de 2011, y octubre de 2011. La línea punteada indica el peso seco del control (397,1 g).



4.5. Regeneración en poblaciones de *Espeletia grandiflora* y *Espeletia killipii* con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo.

4.5.1. Reclutamiento, supervivencia, crecimiento y fecundidad de *Espeletia*.

El seguimiento de los cuadrados para evaluar el reclutamiento de plántulas de las especies de *Espeletia* indicó claramente que el reclutamiento de plántulas de ambas especies fue extremadamente bajo en condiciones naturales. Para *Espeletia grandiflora* y *Espeletia killipii*, se observaron un promedio de 0,57 y 0,85 plántulas por cuadrado, respectivamente, a lo largo de todos los años de estudio. El establecimiento final de dichas plántulas fue de 0,50 y 0,29% para *Espeletia grandiflora* y *Espeletia killipii*, respectivamente. En números absolutos, hubo un total de ocho plántulas establecidas para *Espeletia grandiflora* y tres plántulas establecidas para *Espeletia killipii*, lo que representa unas tasas de reclutamiento muy bajas para estas dos especies de frailejón.

Los modelos loglineares indicaron que la probabilidad de sobrevivir varió significativamente entre especies ($\chi^2 = 143,34$; $P < 0,0001$), entre historias de perturbación ($\chi^2 = 183,07$; $P < 0,0001$) y entre ubicaciones en los valles de estudio ($\chi^2 = 82,07$; $P < 0,0001$). A pesar de estos resultados, la proporción de individuos que sobrevivieron durante el estudio fue en general alta para las dos especies de *Espeletia* (rango = 0,72 – 0,89), las dos historias de perturbación (rango = 0,80 – 0,84) y las tres ubicaciones en los valles de estudio (rango = 0,81 – 0,83). Las regresiones logísticas indicaron que la altura del individuo y la probabilidad de sobrevivir estaban negativa y significativamente relacionadas en todas las combinaciones de historia de perturbación y ubicación para *Espeletia grandiflora*, y en casi todas las mismas combinaciones para *Espeletia killipii* (Tabla 9). La interpretación de este resultado es que los individuos de ambas especies de *Espeletia* de mayor tamaño tuvieron una mayor probabilidad de morir durante el estudio. *Espeletia killipii* presentó una tasa de mortalidad que dobló la mortalidad de *Espeletia grandiflora*. Se destaca una gran mortalidad por el ataque de *Nasuella olivaceae* y *Agouti taczanowski*.

Tabla 9. Regresiones logísticas para testar el efecto de especie, perturbación y ubicación sobre la probabilidad de sobrevivir de individuos de las dos especies de *Espeletia*. Se dan los coeficientes de correlación, el valor de R^2 de Nagelkerke, y los valores de χ^2 y de P de los modelos.

Especie de <i>Espeletia</i>	Historia de perturbación	Ubicación en el valle	Coefficiente de correlación	R^2 de Nagelkerke	Valor χ^2	Valor P
<i>E. grandiflora</i>	No	Alta	-0,015	0,070	8,61	0,003
<i>E. grandiflora</i>	No	Media	-0,019	0,140	22,53	<0,0001
<i>E. grandiflora</i>	No	Baja	-0,024	0,218	29,56	<0,0001
<i>E. grandiflora</i>	Sí	Alta	-0,010	0,032	6,45	0,011
<i>E. grandiflora</i>	Sí	Media	-0,019	0,110	20,31	<0,0001
<i>E. grandiflora</i>	Sí	Baja	-0,028	0,254	19,90	<0,0001
<i>E. killipii</i>	No	Alta	0,008	0,165	13,00	<0,0001
<i>E. killipii</i>	No	Media	-0,010	0,151	13,34	<0,0001
<i>E. killipii</i>	No	Baja	-0,003	0,009	0,45	0,503
<i>E. killipii</i>	Sí	Alta	0,001	0,003	0,43	0,515
<i>E. killipii</i>	Sí	Media	0,007	0,083	20,75	<0,0001
<i>E. killipii</i>	Sí	Baja	0,005	0,044	7,07	0,008

Los modelos GLM para el incremento de altura mostraron que no hubo diferencias entre especies de *Espeletia* ni entre historias de perturbación (Tabla 10). En promedio,

Espeletia grandiflora tuvo un incremento de altura de $4,03 \pm 0,04$ y $3,41 \pm 0,04$ cm/año sin y con perturbación, respectivamente, y *Espeletia killipii* de $5,80 \pm 0,10$ y $4,50 \pm 0,07$ cm/año sin y con perturbación, respectivamente. En cambio, sí que hubo diferencias para el incremento de altura entre ubicaciones en los valles (Tabla 10), siendo mayor en la parte intermedia de los valles que en las partes bajas y altas de los mismos. Finalmente, la covariable, el perímetro del individuo en el primer año de muestreo, tuvo un efecto muy fuerte sobre el incremento de altura (Tabla 10), de manera que a mayor perímetro inicial menor incremento de altura ($N = 2.491$; $r = -0,62$; $P < 0,0001$). El mismo análisis, pero para el incremento de perímetro, tampoco mostró diferencias significativas entre especies, pero sí que hubo diferencias significativas entre historias de perturbación y entre ubicaciones en los valles para esta variable (Tabla 10). En promedio, *Espeletia grandiflora* tuvo un incremento del perímetro de $2,47 \pm 0,03$ y $2,57 \pm 0,03$ cm/año sin y con perturbación, respectivamente, y *Espeletia killipii* de $1,04 \pm 0,03$ y $1,53 \pm 0,03$ cm/año sin y con perturbación, respectivamente. Esto indica que en las zonas con historia de perturbación los frailejones no se ajustaron a su tasa de crecimiento normal. El incremento de perímetro volvió a ser mayor en zonas intermedias que en el resto de ubicaciones. La covariable, la altura del individuo en el primer año de muestreo, volvió a tener un fuerte efecto sobre el incremento de perímetro con una correlación negativa ($N = 2.491$; $r = -0,43$; $P < 0,0001$), indicando que a mayor altura inicial menor incremento de perímetro al final del estudio.

Tabla 10. Modelos lineales generales (GLM) de para analizar los efectos de especie, perturbación y ubicación sobre el incremento de altura y el incremento de diámetro de individuos de *Espeletia*. La covariable para el incremento de altura fue el diámetro del primer año de muestreo, mientras que la covariable para el incremento de diámetro fue la altura del primer año de muestreo. La interacción entre la covariable y el factor especie no fue significativa y se eliminó del modelo. Se dan los grados de libertad (g.d.l.) y los valores de F y de P de los modelos.

Factor	g.d.l.	Incremento de altura		Incremento de diámetro	
		Valor F	Valor P	Valor F	Valor P
Covariable	1	1388,77	<0,0001	701,79	<0,0001
Especie	1	55,71	0,087	5,81	0,246
Perturbación	1	0,46	0,497	69,98	<0,0001
Ubicación	4	2,61	0,034	4,16	0,002
Error	2482				

Los modelos GLM para las variables de fecundidad indicaron que no hubo diferencias entre años para la producción de ejes florales por individuo ni para la producción de capítulos por eje floral (Tabla 11), a pesar de que las interacciones entre año y el resto de factores y la covariable, altura del individuo, fueron significativas en casi todos los casos (Tabla 11). El factor especie fue significativo para el número de capítulos por eje pero no para el número de ejes. Las dos especies de *Espeletia* produjeron en promedio $5,16 \pm 0,07$ – $8,23 \pm 0,08$ ejes florales por individuo, pero *Espeletia killipii* tuvo más capítulos por eje (promedio \pm SE = $23,67 \pm 0,24$ capítulos por eje) que *Espeletia grandiflora* (promedio \pm SE = $12,14 \pm 0,12$ capítulos por eje). Los factores de perturbación y ubicación también fueron significativos para las dos variables de fecundidad, aunque las diferencias fueron pequeñas entre historias de perturbación (rango = $6,88$ – $7,37$ ejes florales y $15,53$ – $17,12$ capítulos por eje) y entre ubicaciones en los valles (rango = $7,00$ – $7,25$ ejes florales y $13,63$ – $18,20$ capítulos por eje). Finalmente, la covariable, la altura del individuo, tuvo un efecto significativo en ambas variables de fecundidad (Tabla 11). No obstante, hubo diferencias entre especies. Para *Espeletia grandiflora*, la correlación fue positiva y significativa entre altura y número de ejes florales ($N = 3.494$; $r = 0,56$; $P < 0,0001$) y entre altura y número de capítulos por eje ($N = 3.494$; $r = 0,20$; $P < 0,0001$). Por el contrario, para *Espeletia killipii*, la correlación fue menor pero también positiva y significativa entre altura y número de ejes florales ($N = 2.004$; $r = 0,07$; $P = 0,027$), pero no significativa entre altura y número de capítulos por eje ($N = 2.004$; $r = 0,04$; $P = 0,172$). En general, estas correlaciones indicaron que a mayor altura mayor fecundidad, aunque la relación fue más marcada para *Espeletia grandiflora* que para *Espeletia killipii*.

En promedio, los individuos florecidos de *Espeletia grandiflora* y *Espeletia killipii* tenían $83,70 \pm 0,84$ y $210,98 \pm 2,22$ cm de altura, respectivamente. Además, los individuos florecidos tenían un perímetro promedio de $39,87 \pm 0,15$ y $36,87 \pm 0,15$ cm para *Espeletia grandiflora* y *Espeletia killipii*, respectivamente. Para *Espeletia grandiflora*, los individuos florecidos tenían más de 30 cm de altura, y para *Espeletia killipii* más de 90 cm de altura. Así mismo, ningún individuo florecido de las dos especies de frailejón tenía un perímetro menor a 30 cm. Estos resultados indican la floración temprana de *Espeletia grandiflora* y la floración tardía *Espeletia killipii*. Según las tasas de crecimiento obtenidas en este estudio, se calculan unos nueve años para la floración de *Espeletia grandiflora* y de 15 años para *Espeletia killipii*.

4.5.2. Viabilidad y germinación de aquenios.

Los resultados de las pruebas de t de Student indicaron que la viabilidad y germinación de aquenios difirieron significativamente entre las dos especies de *Espeletia* ($t > 4,55$; $P <$

0,0007 en todos los casos). *Espeletia killipii* presentó más aquenios viables (promedio \pm SE = 71,14 \pm 1,64%) que *Espeletia grandiflora* (promedio \pm SE = 51,43 \pm 3,97%). Además, *Espeletia killipii* también tuvo mayores porcentajes de germinación en campo y en laboratorio (promedio \pm SE = 28,86 \pm 2,64% en campo y 31,00 \pm 2,38% en laboratorio) que *Espeletia grandiflora* (promedio \pm SE = 12,29 \pm 2,51% en campo y 15,43 \pm 1,36% en laboratorio).

Tabla 11. Modelos lineales generales (GLM) de para analizar los efectos de especie, perturbación, ubicación y año sobre el número de ejes florales por individuo y el número de capítulos por eje floral de individuos de *Espeletia*. La altura de cada uno de los individuos objeto de estudio fue la covariable del modelo. Se dan los grados de libertad (g.d.l.) y los valores de *F* y de *P* de los modelos.

Factor	Número de ejes			Número de capítulos		
	g.d.l.	Valor <i>F</i>	Valor <i>P</i>	g.d.l.	Valor <i>F</i>	Valor <i>P</i>
Altura	1	568,60	<0,0001	1	120,18	<0,0001
Especie (E)	1	2,73	0,143	1	62,67	0,001
Perturbación (P)	1	4,99	0,026	1	8,62	0,003
Ubicación (U)	2	8,03	<0,0001	2	14,58	<0,0001
Año (A)	1	0,21	0,689	1	0,17	0,714
E x A	1	5,88	0,015	1	1,94	0,164
P x A	1	5,97	0,015	1	5,06	0,025
U x A	2	2,78	0,062	2	6,29	0,002
E x Altura	1	476,50	<0,0001	1	10,07	0,002
Error	2623			2620		

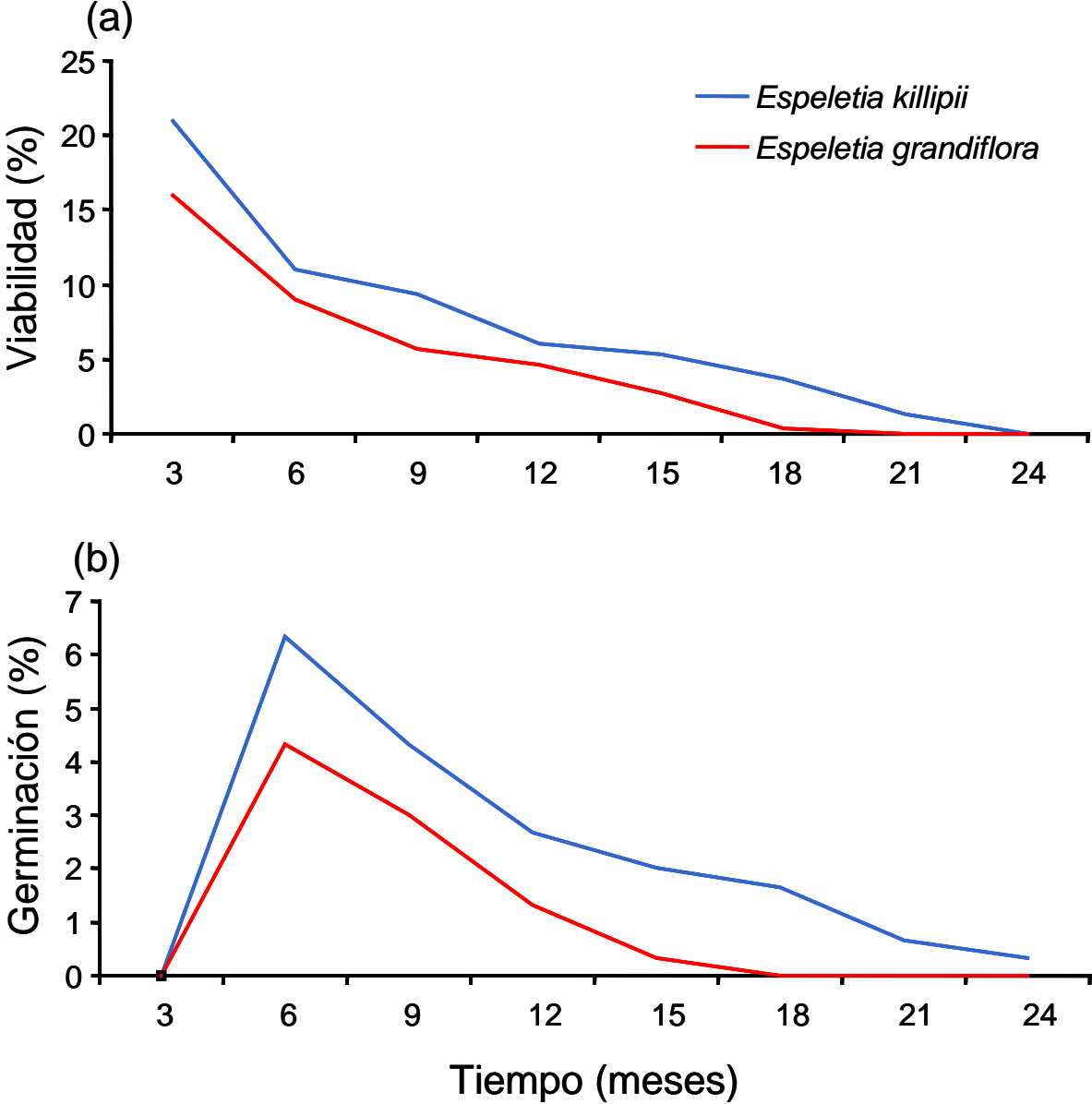
Tabla 12. Modelos lineales generales (GLM) de para analizar los efectos de especie y año sobre el número de aquenios buenos, depredados y vanos, y sobre el peso de los aquenios. Se dan los grados de libertad (g.d.l.) y los valores de *F* y de *P* de los modelos.

Factor	g.d.l.	Aquenios buenos		Aquenios depredados		Aquenios vanos		Peso de los aquenios	
		Valor <i>F</i>	Valor <i>P</i>	Valor <i>F</i>	Valor <i>P</i>	Valor <i>F</i>	Valor <i>P</i>	Valor <i>F</i>	Valor <i>P</i>
		Espeletia (E)	1	2,5 \times 10 ⁵	0,001	1,5 \times 10 ⁴	0,005	2,7 \times 10 ⁶	0,001
Año (A)	1	1,0 \times 10 ³	0,020	169,0	0,049	2,8 \times 10 ⁴	0,004	0,1	0,854
E x A	1	0,0	0,988	0,0	0,942	0,0	0,997	4,4	0,053
Error	16								

La proporción de aquenios buenos, depredados y vanos varió entre especies de *Espeletia* (Tabla 12). *Espeletia killipii* presentó una mayor proporción de aquenios buenos (promedio \pm SE = 72,10 \pm 1,92%) que *Espeletia grandiflora* (promedio \pm SE = 52,08 \pm 1,92%). En cambio, la proporción de aquenios depredados y vanos fue mayor en *Espeletia grandiflora* (promedio \pm SE = 8,27 \pm 0,29% depredados y 39,65 \pm 1,82% vanos) que en *Espeletia killipii* (promedio \pm SE = 4,64 \pm 0,29% depredados y 23,26 \pm 1,82% vanos). El peso de los aquenios no presentó diferencias entre especies de *Espeletia* (rango = 0,45 – 0,71 g). Las diferencias entre años fueron menos importantes y solo para la proporción de aquenios buenos hubo efectos significativos notables del factor año (Tabla 12), aunque las diferencias fueron pequeñas (rango = 61,45 – 62,73%). En ningún caso, la interacción entre especie y año fue significativa para ninguna de las variables relacionadas con los aquenios.

Finalmente, el comportamiento de los aquenios enterrados en el suelo fue muy parecido entre las dos especies de *Espeletia* (Fig. 19). La viabilidad de los aquenios se redujo a cero en los censos finales del experimento (Fig. 19a) y la capacidad de germinación de los aquenios también presentó un dramático declive con el tiempo sin superar jamás el 7% de germinación (Fig. 19b). Todos estos resultados indicaron la baja persistencia de los aquenios en el banco de semillas del suelo.

Figura 19. Viabilidad (a) y germinación (b) de aquenios de *Espeletia* enterrados en el suelo a lo largo del tiempo.



DISCUSIÓN

5. DISCUSIÓN

La sucesión ecológica es un concepto importante en ecología y es la base científica para el manejo, comprensión y restauración de los ecosistemas (Pickett et al. 2009). Huston (1994) la define como un cambio de las abundancias relativas de las especies en distintas escalas espaciotemporales. Los procesos sucesionales son básicamente demográficos en una compleja interacción entre el ambiente biótico y el medio físico (Pickett et al. 1987, 2011). La sucesión vegetal es el resultado de las perturbaciones y se describe como un evento de recubrimiento vegetal, una secuencia de reemplazo individual y un cambio en el funcionamiento de los individuos (Huston 1994). La sucesión generada por las perturbaciones depende de la intensidad de la perturbación y de la dinámica de regeneración natural que se producen en la comunidad (Glenn-Lewin y van der Maarel 1992).

En el páramo de Chingaza tiene lugar un tipo de sucesión secundaria donde no se elimina el suelo y se conservan algunos elementos bióticos. Esta sucesión, llamada sucesión-regeneración, corresponde a una regeneración natural en ecosistemas afectados por el fuego, elementos bióticos, o la intervención antrópica, principalmente por tala, pastoreo e inundaciones (van der Maarel 1988, Glenn-Lewin y van der Maarel 1992). La compleja relación entre la perturbación y la sucesión determina que esta pueda tomar multitud de vías y se hace fundamental el conocimiento de los atributos de historia de vida de las especies (Humphrey 1984). Noble y Slatyer (1980) diseñaron un modelo que aplicaba la predicción de los cambios en la sucesión-regeneración y que usaba atributos vitales como el método de persistencia, la habilidad de crecer y de establecerse, y el tiempo necesario para alcanzar estados críticos de desarrollo. En esta Tesis Doctoral, se han estudiado algunos de estos atributos en las comunidades vegetales del páramo húmedo de Chingaza, ubicadas en zonas con y sin historia de perturbación por fuego y pastoreo, y se han evaluado los impactos de la perturbación así como las propiedades que determinan la capacidad de regeneración del páramo.

5.1. Efecto de la quema-pastoreo sobre la estructura de la vegetación y el banco de semillas.

5.1.1. Estructura de la vegetación.

La presencia actual del tipo de vegetación estudiado se puede explicar teniendo en cuenta la gran heterogeneidad espaciotemporal en el páramo y su combinación con un régimen de

perturbaciones que produce una compleja red de interacciones. El fuego, el pastoreo (herbivoría y pisoteo), los gradientes topográficos, hídricos y de nutrientes pueden explicar el proceso de cambio de las especies dominantes, es decir, los patrones en la relación entre rosetas (e.g. *Espeletia killipii*), chusque (i.e. *Chusquea tessellata*) y hierbas rasantes (e.g. *Lachaemilla orbiculata*), o lo que es lo mismo, las especies dominantes de la vegetación actual. Pero el factor determinante que dinamiza las transformaciones de la cobertura vegetal es el pastoreo que produce los mayores impactos sobre las poblaciones de los organismos, los procesos ecosistémicos y la heterogeneidad del paisaje. Por ejemplo, el impacto del ramoneo del chusque se incrementó hacia la parte media y baja del valle del Río Tunjo, lo cual se puede explicar por la topografía plana del mismo y la cercanía a las fincas tal y como se ha visto en otros estudios similares (Verweij 1995).

En los páramos húmedos, el pastoreo ocurre principalmente en los valles de origen glaciar que generalmente tienen pequeños ríos que los atraviesan o fuentes de agua subterráneas que afloran en las áreas más planas. Un ejemplo es el sitio S5 del valle del Río Tunjo que está localizado al lado de varias fuentes de agua, donde ya no existe chusque, sino una matriz de hierbas formadoras de tapetes. Estas áreas son las que mayor grado de alteración presentan en el páramo y en otro tipo de ecosistemas pastoreados (James et al. 1999, Navie et al. 1996). En la época seca, el ganado se concentra en las fuentes de agua aumentando la densidad de pisadas y acelerando la compactación del suelo. Por otra parte, el acceso del ganado a los parches de vegetación se ve interrumpido por la presencia de barreras naturales, como depresiones formadas por pequeños ríos, siendo este el caso del sitio S2, que presenta muy poco ramoneo. Estos elementos paisajísticos contribuyen en gran medida a la heterogeneidad espacial del páramo, pues la impronta que el fuego y el pastoreo dejan en el medio es muy distinta a la que dejan en las zonas que reciben más presión de actividades humanas.

En los páramos secos, el régimen de perturbación con fuegos frecuentes y un fuerte pastoreo fragmenta y mantiene las macollas de *Calamagrostis* con valores bajos de altura, diámetros y fitomasa epigea (Verweij y Schimidt 1995). Este fenómeno se observa de forma parecida en páramos húmedos, donde *Chusquea tessellata* pierde altura y se fragmenta por la combinación del fuego, la herbivoría y el pisoteo del ganado (Vargas et al. 2002, Premauer y Vargas 2004). Estos espacios abiertos son colonizados por briófitos y otras formas de crecimiento. Por esta razón, se esperaba que las distancias entre chusques y la cobertura de musgo se relacionaran con más intensidad con un mayor grado de pastoreo. Sin embargo, el sitio S4 con una intensidad de pastoreo alta, no presentó diferencias claras con sitios poco pastoreados para estas variables. Es posible que esto se deba al alto grado de humedad del suelo del área de estudio. En cuanto a la distancia basal, es posible que

ocurra una fragmentación leve, como sucede con las macollas cuando los fuegos no son frecuentes y únicamente hay pastoreo (Verweij 1995). Si se considera que el principal efecto del pastoreo es la selección de plantas por los animales, que a su vez altera la composición y la estructura de la vegetación, se plantean cinco aspectos que llevan a este proceso y en los cuales operan mecanismos diferentes:

1. Mortalidad selectiva de *Espeletia killipii*. La combinación de fuego y pastoreo cambia inicialmente y elimina posteriormente toda la estructura demográfica de las poblaciones de frailejón. El pisoteo, por su parte, elimina los mecanismos de regeneración reproductiva por mortalidad de plántulas y pérdida de los bancos de semillas.

2. Cambios en la altura, fragmentación y aumento de las distancias entre chusques. Los eventos combinados de fuego y pastoreo van reduciendo las alturas de los chusques, el pisoteo fragmenta su base y se inicia la colonización de briófitos, pequeñas gramíneas y hierbas diferentes a las de las áreas aledañas más pisoteadas y húmedas.

3. Alteración de los procesos hídricos debido a pisoteo. El pisoteo de ganado desequilibra los procesos hídricos naturales del suelo. En los sitios afectados por el pisoteo, se inicia una colonización y establecimiento de briófitos y ciperáceas.

4. Cambios en las abundancias relativas de las especies. Se producen cambios en la estructura vertical y horizontal de la comunidad y aumentan los valores de la relación entre biomasa asimilatoria y necromasa.

5. Compactación del suelo y selección de las especies más resistentes al pisoteo. En suelos compactados por el pisoteo, se seleccionan especies cuyos rasgos de historia de vida favorecen la regeneración vegetativa y en algunos casos la posesión de bancos de semillas abundantes.

El aumento de la perturbación se relaciona con la disminución de la fitomasa epigea total de las comunidades, con un aumento relativo de la fitomasa fotosintética y con la disminución de la necromasa. Los resultados de este trabajo están de acuerdo con los de Hofstede (1995), los cuales mostraron que en páramos secos y con un aumento del pastoreo, había una disminución de la fitomasa epigea y un incremento de la relación entre fitomasa asimilatoria y necromasa. Los trabajos de Molinillo y Monasterio (1997) también indicaron una disminución de fitomasa epigea en páramos venezolanos. En otros ecosistemas pastoreados también se presenta el mismo efecto de reducción de la fitomasa total y necromasa en parches con pastoreo de ovejas (ter Heerdt et al. 1991) o de perros de las praderas (Coppock et al. 1983). Posiblemente este fenómeno esté relacionado con la retroalimentación positiva que hace el ganado al preferir los sitios que ya ha pastoreado y de

esta forma no se permite la acumulación de fitomasa muerta (Hofstede 1995, Hobbs y Huenecke 1992). La mayor cantidad de fitomasa asimilatoria tiene implicaciones en la combustibilidad. Si la acumulación del material combustible se reduce, entonces por encima de un nivel determinado de pastoreo se llega a inhibir el fuego (Verweij 1995).

El régimen de manejo es frecuentemente el factor más importante para la estructura vertical y horizontal de las comunidades vegetales (Liira y Zobel 2000). Esto concuerda con los resultados: la altura total y la fitomasa total de las comunidades tendieron a disminuir a medida que aumentó la perturbación. La proporción de fitomasa fotosintética y necromasa disminuyó y predominó cada vez más el estrato rasante con el incremento del grado de perturbación. La pérdida de estratos verticales es un indicio de que la proporción de formas de crecimiento presentes en el dosel cambia con la perturbación. La perturbación por fuego y pastoreo reduce la dominancia de los chusques en el plano vertical y permite el incremento de otras formas de crecimiento en el dosel.

Las especies de vegetación zonal pueden ser dominantes y competitivas bajo condiciones de mínimo pastoreo, pero pueden convertirse en subdominantes o aún llegar a estar localmente extintas al incrementarse la intensidad de pastoreo (Archer 1996, Landsberg et al. 1999). La estructura y función del dosel de las plantas depende en gran medida de la diversidad y abundancia relativa de las formas de crecimiento presentes (Liira y Zobel 2000). Estos cambios en la estructura y en las formas de crecimiento pueden tener grandes implicaciones para la riqueza total de especies, el microclima, la compactación del suelo y la estructura de las comunidades animales (Crawley 1996, Posse et al. 2000). De hecho, Southwood et al. (1979) encontraron que la riqueza de insectos y la complejidad vertical en pastizales estaban positivamente correlacionadas. Este es un aspecto importante sobre las consecuencias del pastoreo en la disponibilidad de recursos y la disponibilidad de hábitats para la biota nativa. Las perturbaciones tienen efectos colaterales en el desequilibrio de las redes tróficas. Por ejemplo, se ha visto que gran parte de la mortalidad de *Espeletia killipii* se debe a un incremento de las poblaciones de dos especies de gorgojos que viven en los frailejones. Cuando el coatí de montaña (*Nasua olivacea*) busca estos insectos para alimentarse produce severos daños en los frailejones. El borugo (*Agouti taczanowski*) también se alimenta de la medula de los tallos de frailejón, aumentando así su mortalidad (Trujillo 2002).

5.1.2. Banco de semillas.

La mayoría de semillas se encontraron en los primeros 5 cm del suelo, confirmando el hecho de que el banco de semillas del páramo es superficial (Vargas y Rivera 1990). Sin embargo, se estableció que para la profundidad de 5-10 cm había aproximadamente un 30% del total

de las semillas. La presencia de las semillas en el estrato profundo puede explicarse por dos razones: las semillas se depositaron en el suelo en épocas pasadas o las semillas fueron desplazadas verticalmente por acción del agua o animales, que escarban en el suelo, o la lombriz de tierra (Willems y Huijsmans 1994).

La densidad de semillas en el suelo en la comunidad de *Espeletia killipii* – *Chusquea tessellata* en el sitio sin evidencia de perturbación por fuego y pastoreo (sitio S1) es alta, con casi 13.000 semillas/m², si se la compara con las densidades de ecosistemas cercanos tropicales de montaña, como el bosque altoandino (ca. 1.800 semillas/m²; Jaimes y Rivera 1991), ecosistemas alpinos méxicos (ca. 4.000 semillas/m²; Chambers 1995) y ecosistemas alpinos hídricos (ca. 2.800 semillas/m²; Chambers 1995). La comparación con los ecosistemas alpinos es un punto de referencia importante, dadas las características de estos sistemas montañosos y el predominio de determinados rasgos de historias de vida de sus especies. Además, representan un buen marco de referencia ante la escasez de información sobre el banco de semillas en el páramo, que se limita a algunos estudios enfocados hacia una sola especie (e.g. *Espeletia timotensis*; Guariguata y Azocar 1988).

Thompson (1987) afirma que la densidad del banco de semillas disminuye al aumentar la latitud y la altitud en función de un mayor gradiente de estrés y perturbación. Los resultados de este trabajo mostraron un banco de semillas más denso en el páramo en comparación con el banco de semillas de las zonas alpinas, lo que confirmaría la primera parte de su teoría. Sin embargo, para el caso de la altitud, la afirmación de Thompson no se cumple, puesto que la densidad de semillas encontradas en este trabajo fue mayor que en ecosistemas localizados en zonas más bajas, como en el caso del bosque altoandino (Jaimes y Rivera 1991). Sin embargo, es importante señalar que la comparación solo puede ser válida si se hace con un sitio de vegetación abierta y con un nivel freático alto en áreas de montaña. La alta densidad en el banco de semillas de esta comunidad puede ser explicada desde dos perspectivas. La primera, la densidad más alta encontrada en un banco de semillas de una comunidad natural proviene de una zona pantanosa, que puede tener más de 171.000 semillas/m² (Mc Graw 1987), y aunque su generalidad no está demostrada, al parecer las condiciones de inhibición y bajos niveles de oxígeno reducen el deterioro de las semillas (Villiers 1975). La segunda perspectiva se refiere a las condiciones particulares del suelo en los páramos húmedos con baja temperatura y pH ácido. Estos páramos son similares a las de las zonas alpinas y promueven la longevidad de las semillas (Billings y Mooney 1968). Los bancos de semillas con altas densidades también obedecen a una alta producción de semillas de las especies, aunque investigaciones específicas sobre este tema están actualmente comenzando a realizarse en páramos húmedos (Cárdenas y Vargas 2008).

La vegetación zonal presenta cambios en el banco de semillas, posiblemente por el régimen combinado de fuego y pastoreo, que afecta negativamente a la riqueza, la abundancia y la diversidad de especies en los lugares donde todavía se mantienen las especies dominantes de la comunidad original, como los sitios S1 y S3 del valle del Río Tunjo. Por el contrario, estas variables aumentaron considerablemente en el sitio S5 altamente pastoreado. El efecto del fuego sobre el banco de semillas ha sido estudiado principalmente en ecosistemas pirófilos, en los cuales los factores que influyen a las semillas están en su mayoría relacionados con el efecto del fuego, tales como el calor, las sustancias químicas derivadas de la vegetación quemada, la liberación de compuestos tóxicos, el incremento de la luz (Baskin y Baskin 1989, Vleeshouwers et al. 1995, Thompson et al. 1998) y la estratificación (Parker y Kelly 1989). Estos factores influyen de dos maneras. La primera, eliminando las semillas o inhibiendo la germinación, como sería el caso del calor en el momento de la quema en la capa superficial del suelo. La segunda, estimulando la germinación en masa después del fuego. Por ejemplo, la germinación en masa de especies de *Paepalanthus* (Vargas 1997) se explicó por la entrada de luz y por la elevación de la temperatura del suelo recién quemado, más que por la estimulación directa del fuego.

Es posible que la germinación en masa después del fuego (Parker y Kelly 1989, Whelan 1995) produzca una disminución en el banco de semillas. En páramos de Ecuador, Ramsay y Oxley (1996) encontraron que la elevación de la temperatura en el suelo no superaba los 60°C en quemas controladas. En un estudio similar en el páramo de Chingaza para una comunidad vegetal de *Espeletia grandiflora* – *Calamagrostis efusa* sobre suelos bien drenados y a través de termosensores digitales, se encontró que la temperatura del suelo no se incrementó más de 8°C sobre los valores promedio antes del fuego, dependiendo del tipo de cobertura vegetal por sitio (C. Cárdenas et al., inédito). Esto sugiere que la mortalidad de semillas por temperatura no es importante. Además, el que la comunidad vegetal del presente estudio se encuentre en suelos mal drenados, induce a pensar que la temperatura del suelo no cambia sustancialmente con el fuego. Se necesitan más estudios específicos sobre cambios en la temperatura durante la quema y los efectos de esta sobre la germinación y la latencia de las especies del páramo.

El número de especies en el banco disminuyó con la perturbación intermedia, pero aumentó de manera significativa con la perturbación intensa (sitio S5), ya que allí se encontraron semillas de especies, al parecer exclusivas de esta zona, seleccionadas por el pastoreo intensivo, tales como *Muehlenbergia fastigiata* y *Cotula mexicana*. En general, se observó el reemplazo de especies de la comunidad de *Espeletia killipii* – *Chusquea tessellata* por otra dominada por especies de *Lachaemilla* y otras especies de tipo rastrero capaces de soportar el pisoteo de ganado. En el sitio S3, la especie dominante de la

comunidad no perturbada, *Espeletia killipii*, desapareció del banco de semillas bajo presión por perturbaciones continuas como el pastoreo. Es importante resaltar que en ninguno de los sitios estudiados se encontró a *Chusquea tessellata* en el banco de semillas, posiblemente por ser una especie monocárpica cuya floración tarda decenas de años en ocurrir (González y Donoso 1999). Al efecto negativo del fuego se le sumó el del pastoreo, el cual produce cambios en la microtopografía del suelo que afectan directamente a su estructura y modifican las condiciones para la germinación (Vargas y Rivera 1990). El pisoteo también disminuye la cubierta vegetal, produciendo una vegetación abierta (Verweij y Budde 1992), lo que facilita los procesos de erosión por agua y viento, perdiéndose con el suelo gran parte del banco de semillas.

Grime (1979) afirma que los bancos de semillas son especialmente densos en la vegetación poco desarrollada, como los pastizales. Los resultados encontrados en Chingaza concuerdan con este autor. En las zonas con perturbación intensa, la vegetación corresponde a dicotiledóneas rastreras de rápido crecimiento que sería equivalente a un pastizal en otras condiciones de suelo y clima. Dicha vegetación tolera las perturbaciones continuas, como el pastoreo, porque dominan las formas de vida rastreras, tiene una alta densidad de semillas (más de 50.000 semillas/m²) y un alto valor de diversidad. Distintos autores (Johnston et al. 1969, Iverson y Wali 1982) encontraron que el pastoreo intensivo que se produce cerca de las fuentes de agua aumenta la densidad del banco de semillas, característica también presente en el sitio S5. Esto indica que el pastoreo intensivo selecciona especies que forman grandes bancos de semillas como respuesta a la perturbación. El pastoreo puede afectar a las reservas de semillas de diversas formas. La producción de semillas de muchas especies se puede reducir drásticamente, mientras que las plantas pequeñas y poco palatables se pueden beneficiar de la disminución de las especies que ejercen competencia. En otros ecosistemas, el pastoreo reduce la cobertura superficial de la hojarasca, y junto con el pisoteo del suelo, facilita e incrementa la entrada de semillas en el suelo (Archibold 1981).

5.2. Efecto de la quema-pastoreo sobre la fitomasa de un páramo húmedo.

5.2.1. Densidad aparente del suelo.

Un gradiente se define como la variación espacial de un parámetro (e.g. humedad, pH, nutrientes) que puede extenderse a distintas escalas espaciales (Whittaker 1970, Huston 1994). En los valles de Chingaza, la distribución de las comunidades vegetales se da principalmente a lo largo de gradientes topográficos donde la humedad y la concentración

de nutrientes son factores determinantes (Zuluaga 2002). Las perturbaciones actúan sobre diferentes tipos de gradientes, cambiando los patrones de vegetación en las distintas escalas espaciales. Las perturbaciones pueden afectar un ecosistema modificando los patrones espaciotemporales de disponibilidad y reciclaje de nutrientes, modificando la sucesión vegetal y alterando la relación entre la fitomasa fotosintética y la necromasa del sistema (Pickett y White 1985, Hobbs y Huennecke 1992). En este estudio, la pendiente es un parámetro importante que incide en las comunidades vegetales y se relaciona directamente con los sitios donde el ganado prefiere pastar. Así, el gradiente topográfico se relaciona directamente con la oferta de sitios preferidos por el ganado que visita cada zona del valle. La perturbación por pisoteo se ve reflejada en la compactación del suelo, haciendo de la densidad aparente una variable cuantitativa adecuada para determinar la intensidad del pastoreo.

La densidad aparente es una medida que relaciona el peso del suelo con su volumen y por tanto depende de la proporción de espacios o poros que existan. Valores de densidad aparente cercanos o superiores a 1 g/cm^3 son comunes en suelos que han sido afectados por el pastoreo. Son varios los estudios en los que se reporta un incremento en la densidad aparente por las actividades agropecuarias en el páramo colombiano (Martínez y Meneses 1999, Estupiñán et al. 2009) y de cómo estas actividades aceleran la pérdida de materia orgánica del suelo lo cual conlleva el progresivo deterioro de su arquitectura (Podwojeski y Poulénard 2000, Poulénard et al. 2003, Shaxson y Barber 2005). En este estudio, la densidad aparente del suelo aumentó directamente con la perturbación y se incrementó sustancialmente con la perturbación intensa (sitios S5). En cambio, los valores de densidad aparente hallados en el valle control y en los sitios S1–S4 de los demás valles, se encontraron dentro del rango característico de los suelos de páramo, donde la densidad aparente no supera los $0,8 \text{ g/cm}^3$. Estos valores de densidad aparente son muy similares a los estudios hechos en páramos de pajonal de Colombia (Martínez y Meneses 1999, Estupiñán et al. 2009) y en páramos de Ecuador (Buytaert et al. 2002, Podwojewski et al. 2002). La densidad aparente encontrada en el presente trabajo fue baja (menor de $0,2 \text{ g/cm}^3$), la cual corresponde a páramos de chuscal cuya característica es la de suelos mal drenados (Cleef 1981). Densidades bajas implican un alto contenido de materia orgánica (Pinzón 1989, Kozłowski 1999, Buytaert 2004). Además, a mayor área superficial, mayor volumen de poros del suelo, lo que generalmente corresponde a suelos anegados. En los suelos de páramo, el alto contenido de materia orgánica genera una alta porosidad, lo cual está asociado con una mayor capacidad de retención de agua y nutrientes (Podwojeski y Poulénard 2000, Martínez y Meneses 1999, Buytaert 2004).

Los sitios de la parte baja de los valles (sitios S5), que presentaron los valores más elevados de densidad aparente, sobrepasaron ampliamente los valores de los demás sitios. Estos sitios son totalmente diferentes a los demás, puesto que el pastoreo ha generado una gran compactación y es posible que haya propiciado procesos erosivos y de lavado del componente orgánico del suelo (Kozłowski 1999, Buytaert et al. 2006). Los suelos húmedos, ricos en materia orgánica, son altamente susceptibles al proceso de compactación (Laycock y Conrad 1970, Kozłowski 1999). De ahí que en suelos de páramo, se encuentre una mayor densidad aparente en los sitios con mayor intensidad de perturbación por pastoreo (Gies et al. 2003, Patty et al. 2009). También se observó un incremento paulatino en la densidad aparente desde los sitios S2 a los sitios S4, lo cual indica un incremento progresivo en la compactación. Es posible que esta tendencia sea el resultado de un leve a moderado pastoreo por herbívoros que pastan en estos lugares.

Las prácticas de pastoreo intensas tienen como consecuencia la desaparición de la capa de vegetación durante un determinado período, lo que sumado al pisoteo permanente del ganado causa un aumento en la densidad aparente. Cuando esto ocurre, aumenta la evaporación, disminuye la humedad y la cantidad de materia orgánica que da lugar a una menor capacidad de retención de agua (Buytaert 2004). Este efecto es muy significativo porque los suelos volcánicos poco desarrollados, como los de los páramos, se secan irreversiblemente y no recuperan su morfología original cuando se vuelven a mojar (Cleef et al. 1983). Con prácticas agropecuarias sin largos períodos de descanso, este ciclo de sequía y disminución de materia orgánica puede ser tan acentuado que el resultado es un suelo seco, arenoso y sin partes orgánicas (Hofstede 1997).

5.2.2. *Fitomasa hipogea.*

Dado que la cantidad y distribución de raíces en el suelo depende directamente del tipo de vegetación, es de suponer que si el pastoreo afecta a la estructura y composición de la vegetación, también afecte al desarrollo de las raíces. Con respecto al efecto específico del pastoreo sobre la cantidad y distribución de las raíces, en páramos atmosféricamente secos dominados por macollas (i.e. pajonales), se ha encontrado que la fitomasa de raíces tiende a aumentar en sitios sometidos a pastoreo intenso (Hofstede 1995, Hofstede y Rossenaar 1995). Sin embargo, los cambios en la cantidad de raíces pueden ser un efecto directo del pastoreo (e.g. pisoteo, compactación del suelo, entrada de nutrientes a través de orina y heces), o indirecto, a través del cambio en la vegetación que trae consigo sistemas radicales propios de cada especie modificando la fitomasa de raíces en el suelo. En páramos húmedos como los de Chingaza, la cantidad y distribución de las raíces en sitios sometidos a pastoreo intenso disminuyó y presentó una alta variabilidad en el contenido de raíces.

Dicha variación posiblemente se debe a una redistribución de nutrientes a causa de los excrementos del ganado que generan heterogeneidad en la distribución de las raíces. En contraste, en páramos secos, Hofstede y Rossenaar (1995) hallaron una menor variabilidad en la fitomasa de raíces, lo que genera la necesidad de más trabajos sobre el problema de la variabilidad de las raíces en el páramo.

En este estudio, las perturbaciones leves y moderadas incrementaron la fitomasa de raíces, mientras que las perturbaciones intensas la disminuyeron sustancialmente. La perturbación promueve las oportunidades para el establecimiento de otras especies, disminuye levemente la cobertura de las especies más dominantes, reduce la exclusión competitiva y permite la aparición de nuevas especies (Wootton 1998). La aparición de claros causados por el pastoreo incrementa la competencia, tanto por nutrientes como por espacio, favoreciéndose así el aumento en la fitomasa de raíces. Efectos similares han sido dados por Hofstede (1995), que mostró que en regímenes moderados de perturbación, existe una productividad más alta frente a zonas de vegetación natural sin perturbación. En zonas con pastoreo intensivo, la fitomasa de raíces se reduce y probablemente esté relacionada con la desaparición del estrato arbustivo y con la escasez del estrato herbáceo y rasante (Verweij y Budde 1992, Hofstede et al.1995). Por otra parte, Hofstede (1995) encontró un aumento de la fitomasa de raíces en el pajonal alterado frente al pajonal sin perturbación. Para comunidades como el chuscal, la alteración disminuyó la fitomasa de raíces frente al chuscal no alterado. Esto sugiere que la perturbación en cada comunidad afectó a la fitomasa de raíces de una manera distinta. Estas diferencias en la recuperación de la fitomasa pueden verse afectadas de acuerdo a las distintas condiciones edáficas, en las cuales el anegamiento en las comunidades de chuscal dificulta su recuperación.

Si se analiza la distribución vertical, se encontró una mayor fitomasa de raíces en los primeros 10 cm del suelo. En general, se acepta que la cantidad de raíces, especialmente raíces finas, disminuye desde niveles superficiales hacia estratos más profundos (Zeng 2001). Esta característica obedece principalmente a las deficiencias de nutrientes que caracterizan a los páramos andinos (Cavelier 1992, Hofstede y Rossenaar 1995, Cavelier et al. 1996). Es posible que esta distribución más abundante de raíces en los primeros centímetros del suelo sea el resultado de una mayor disponibilidad de agua y nutrientes, ya sea directamente por la descomposición de la hojarasca, a través de sistemas fúngicos asociados a estas (Cavelier 1992), o debido a que en la medida que aumenta la profundidad, las condiciones para la supervivencia de las raíces son más difíciles por la toxicidad por aluminio y anoxia (Kochian 1995, Drew 1997).

Otra razón que explica la distribución vertical de raíces encontrada en este estudio se relaciona con los efectos directos del pastoreo. En zonas pastoreadas, se ha observado un

mayor porcentaje de raíces en estratos superficiales que suele presentar un descenso drástico con la profundidad (Hofstede y Rossenaar 1995). Esta situación se presenta también en las sabanas africanas del Serengeti, donde la mitad de las raíces se encuentran en los primeros 30 cm en suelos profundos, mientras que en suelos poco profundos, el 99 % de las raíces está en los primeros 10 cm (McNaughton et al. 1998). La distribución vertical de las raíces se relaciona con los nutrientes en los horizontes húmicos y los procesos de descomposición de la materia orgánica y la absorción de agua (Ponge et al. 1998). Esto hace pensar que en el páramo de Chingaza, el suelo de los sitios con perturbación intensa presenta unas condiciones físicoquímicas poco aptas para el desarrollo de las raíces en profundidades mayores a 10 cm, como una alta compactación y un menor contenido de materia orgánica.

Específicamente para el caso de las raíces finas, se encontró un mayor aporte a la fitomasa y existieron diferencias significativas con las demás clases diámtricas de raíces consideradas. Esto concuerda con resultados de Cavelier (1992), Cavalier et al. (1996) y Ruess et al. (1996), que afirman que gran cantidad de raíces finas son propias de ecosistemas pobres en nutrientes. Las raíces finas, desempeñan un papel muy importante en la adquisición de agua y nutrientes (Jagodziński y Katucka 2010). En el caso del páramo, es probable que este tipo de raíces se incremente para aprovechar los recursos que potencialmente se presentan a causa del pastoreo con intensidad intermedia.

5.2.3. Fitomasa epigea.

La fitomasa epigea es una porción de la biomasa sujeta a un gran número de variables en los ecosistemas terrestres. Los ecosistemas de alta montaña tropical, como el páramo, se caracterizan por una vegetación de bajo porte y fitomasa epigea reducida y sus valores de productividad son intermedios o bajos. En páramos de Colombia, esto ha sido estudiado por varios autores (Cardozo y Schnetter 1976, Beekman y Verweij 1987, Hofstede 1995), mientras que los páramos húmedos han sido muy poco estudiados y los escasos estudios se han referido a la fitomasa epigea de formaciones vegetales como los chuscales (Tol y Cleef 1994). En la cordillera oriental de Colombia, estas formaciones son frecuentes en el páramo de Chingaza donde se presentan en diferentes grados de alteración por la perturbación combinada por el fuego y el pastoreo. En páramos secos, el régimen de perturbación, con fuegos frecuentes y fuerte pastoreo, fragmenta y mantiene a las macollas de *Calamagrostis* con bajos valores de altura, diámetros y fitomasa epigea (Verweij 1995). Este fenómeno se observa de forma parecida en páramos húmedos, donde el chuscal es dominante y pierde altura por la combinación de las perturbaciones (Premauer y Vargas

2004). Además, el pisoteo del ganado fragmenta la vegetación y abre espacios donde colonizan formas de crecimiento subordinadas en la vegetación natural.

Por otra parte, el pastoreo presenta dos grandes efectos. El primero es el consumo de las plantas y el segundo es el pisoteo continuo del ganado que destruye algunas formas de vida, como las macollas (Verweij 1995), los bambusoides y las caulirósulas, las cuales disminuyen su cobertura hasta que son eliminadas localmente. Esto coincide con lo reportado por Keating (1998) que menciona la pérdida de especies características en comunidades de páramo en Ecuador. Para el caso de la fitomasa epigea, las perturbaciones pueden reducir la cantidad de carbono almacenado y de nutrientes, de manera similar a lo que ocurre en otros ecosistemas como el cerrado brasileño (Andrade y Kauffman 1998). Si se tiene en cuenta un aumento en la frecuencia de incendios de menos de cinco años (Horn 2005), esta frecuencia no permite ni la recuperación de la vegetación ni el establecimiento de las especies susceptibles como el chusque y el frailejón.

En el páramo de Chingaza, la fitomasa epigea en la parte media de los valles sin perturbación aumentó por la mayor presencia de frailejones, los cuales aportan gran cantidad de fitomasa. En la zona alta y baja de los valles se encontró una menor fitomasa de frailejones. Por otra parte, en los valles perturbados, la fitomasa epigea disminuyó directamente con el aumento de las perturbaciones. En primer lugar, el fuego reduce significativamente la fitomasa, y en segundo lugar, la presión selectiva del pastoreo reduce la densidad y tamaño de especies características como el chusque y el frailejón. Otros aspectos también pueden afectar a la fitomasa de las plantas de páramo, como las variaciones marcadas sobre la media anual de temperatura, evapotranspiración y radiación solar, las cuales tienen un impacto negativo sobre la productividad y la acumulación de fitomasa (Smith 1981, Silva et al. 2000). Así mismo, el consumo por parte de los herbívoros disminuye la cantidad de fitomasa epigea y consecuentemente la cantidad de carbono almacenado. Este fenómeno es típico en el páramo de Chingaza, donde los chuscales se han transformado en praderas de *Lachemilla* de baja productividad.

En el chuscal, la mayor cantidad de fitomasa es aportada por *Chusquea tessellata* y *Espeletia killipii* que se caracterizan por generar gran cantidad de fitomasa en forma de necromasa, lo cual favorece la propagación del fuego. Estas dos especies tienen historias de vida relacionadas con un lento crecimiento y la perturbación por fuego y pastoreo hace que la fitomasa perdida no se recupere antes de que ocurra el siguiente evento de perturbación. En este caso, el fuego y el pastoreo reducen la fitomasa epigea y con esto se modifican importantes variables ambientales, como la incidencia de la luz, la disponibilidad de agua y la productividad vegetal (van der Maarel y Titlyanova 1989).

5.3. Regeneración de comunidades vegetales de páramo con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo después del corte de la vegetación y la remoción del suelo.

La sucesión de la vegetación es un fenómeno ampliamente estudiado. Básicamente, se refiere a la secuencia de reemplazo de individuos en un evento de recubrimiento por las plantas (Huston 1994). La sucesión puede interpretarse si se analizan las tasas de crecimiento y la capacidad de supervivencia y diseminación (Drury y Nisbet 1973). Partiendo de la premisa que otorga una lenta regeneración en los páramos (Sturm y Rangel 1985, Molinillo 1992, Rangel y Sturm 1994, Hofstede et al. 2002), se siguió la sucesión a través de la medición de la cobertura y de la composición de especies durante cuatro años en áreas en las que se aplicó un tratamiento de remoción de la vegetación epigea. Las áreas sin tratamiento en las que se siguió la composición florística mostraron pequeños cambios y una similitud constante, mientras que las áreas con tratamiento evidenciaron cambios en la sucesión y en la velocidad de cubrimiento de las áreas despejadas. Estas variables tuvieron un comportamiento distinto que dependió no solo del tratamiento aplicado, sino de la historia de perturbación de cada zona. Las zonas con historia de perturbación por fuego y pastoreo presentaron una composición de especies distintas a las zonas sin esta historia de perturbación. Se observó que durante el tiempo de estudio, la similitud de las comunidades aumentó entre el primero y el último censo. Así mismo, disminuyó el índice de dominancia debido al aumento en el número de especies. Sin embargo, un periodo de cuatro años no fue suficiente para observar la recuperación de las zonas con perturbación hacia una composición típica de las zonas control.

Este estudio señaló que las comunidades vegetales características del páramo, como pajonales y chuscales, exhibieron una moderada regeneración de la cubierta vegetal después de cuatro años de un tratamiento de eliminación. Sin embargo, la presencia de historia de perturbaciones de las zonas tuvo un efecto importante sobre la magnitud del proceso de regeneración. En particular, los sitios perturbados tuvieron una mayor capacidad de regenerar la cobertura vegetal. Sin embargo, gran parte de esta respuesta obedece a la presencia de hierbas exóticas (e.g. *Anthoxanthum odoratum*, *Poa annua*, *Rumex acetosella* y especies de *Agrostis*), como también lo indican otros autores (Lozano y Schnetter 1976, Franco y Rangel 1986, Verweij y Bunde 1992, Rangel 2000d, Olivera y Cleef 2009). La comunidad vegetal de pajonal presentó una mayor regeneración en términos de cobertura. Por el contrario, el chuscal presentó tasas de regeneración más bajas y persistió mucho más

tiempo el suelo desnudo, lo que puede desencadenar otros procesos de alteración biológica no estudiados en este trabajo.

La capacidad de recuperación del chuscal con perturbación se debió principalmente a un reemplazo casi completo de las especies con tasas de colonización rápida (e.g. *Cotula minuta*, y especies de *Lachemilla* y *Gamochaeta*), ya que ni *Chusquea tessellata* ni *Espeletia killipii* fueron capaces de restaurar sus poblaciones en un periodo de cuatro años después de la eliminación de la vegetación. Durante este período de tiempo se observaron muy pocas plántulas de *Espeletia* y se evidenció su baja permanencia a causa de la gran mortalidad de plántulas. Experimentos llevados a cabo en los páramos del sur de Ecuador por Keating (1998), mostraron cómo los tratamientos de corte y fuego produjeron los efectos más severos en la composición y estructura de la comunidad, generándose la pérdida de especies leñosas.

Un cuadro diferente emergió en el chuscal sin historia de perturbación, donde la regeneración de la cubierta vegetal fue impulsada por la presencia de una capa muy delgada de briófitos (e.g. *Campylopus*, *Breutelia*, *Bryum*) a lo largo de todo el experimento. Si no se tuviesen en cuenta los briófitos, la tasa de cobertura habría sido aún más baja. En el caso del pajonal sin perturbación, la regeneración de la comunidad vegetal se debió principalmente al éxito de *Calamagrostis effusa* y en menor medida al de los briófitos. Mientras que en el pajonal con perturbación, la presencia de pastos exóticos y de *Rumex acetosella* permitió cubrir rápidamente el suelo desnudo. Por esta razón, los índices de dominancia de las comunidades vegetales inalteradas fueron más altos que los de las comunidades con perturbación. Aun así, se observó que el pajonal perturbado regeneró hacia una comunidad transformada y limitó las posibilidades de las plantas nativas, confirmando la teoría del estado sucesional desviado o detenido (Grime 1979, Hofstede y Rossenaar 1995).

Sobre la base del enfoque experimental de este estudio, una conclusión es que las zonas de páramo con pajonal e historia de perturbaciones pudieron regenerar la cubierta vegetal de una manera relativamente rápida. Sin embargo, es importante destacar que estas perturbaciones alteraron dramáticamente la composición y la estructura de las comunidades vegetales (Lozano y Schnetter 1976, Franco y Rangel 1986, Sánchez y Rangel 1989, Bude y Verweij 1992, Rangel 2000c). Para el caso de los chuscales, se destaca la menor velocidad de recubrimiento y también el efecto de cambio en la composición de especies en las zonas con historia de perturbaciones.

Este estudio demuestra que cuatro años no son suficientes para recuperar la riqueza de especies y menos aún la estructura de las áreas perturbadas. También demuestra que el período de tiempo estudiado no es suficiente para el establecimiento de especies

características, como *Chusquea* o *Espeletia*. Lo anterior coincide con el trabajo de Jaimes y Sarmiento (2002) que al comparar la estructura y composición de un páramo con distintas edades de abandono, determinaron que después de 15 años de abandono la similitud entre zonas con y sin perturbación era tan solo del 41%. Aún así, otros autores, como Ferwerda (1987), consideran que el tiempo para recuperar en su totalidad la estructura, composición y funcionalidad óptima de un páramo es de 70 años. Este trabajo no permite precisar cuál es el tiempo óptimo para la recuperación del páramo en Chingaza, pero teniendo en cuenta la dificultad que mostró el establecimiento de plántulas de *Espeletia* y la ausencia de brotes de *Chusquea* dentro de los tiempos de seguimiento, quedó claro que este tiempo es importante. El tiempo de este estudio tampoco fue suficiente para recuperar la cobertura del área perturbada, ya que si bien es cierto que el pajonal perturbado alcanzó valores superiores al 90%, el chuscal parece depender de las condiciones de humedad, propiedades del suelo y del establecimiento de los briófitos, los cuales tardan más de cuatro años para formar una capa lo suficientemente gruesa que facilite procesos de germinación y el establecimiento de otras especies, tal y como lo sugieren las observaciones propias de campo (C. Cárdenas, observación personal). Otros estudios ya advirtieron sobre las consecuencias nefastas de la perturbación por fuego y pastoreo sobre la regeneración de la vegetación natural del páramo (Hofstede 1995, Keating 1998, Suárez y Medina 2001).

5.4. Regeneración de *Chusquea tessellata* después del corte de la vegetación y la quema experimental.

El fuego forma parte del conjunto de perturbaciones naturales en los páramos desde antiguo (González et al. 1966, van der Hammen 1976, Kuhry 1988). Se ha estimado que la frecuencia natural de fuegos en páramos secos es de 10 años y para páramos húmedos de 50 años (Horn 1989, Horn y Kappelle 2009), pero en la actualidad los fuegos antrópicos tienen una frecuencia menor a cinco años (Horn y Kappelle 2009). En un páramo seco, Verweij (1995) estudió el efecto del fuego sobre la recuperación de las macollas y mostró que los incendios conllevan la desaparición de estas formas de crecimiento. La vegetación no tiene oportunidad de recuperarse completamente en presencia del pastoreo y el permanente pisoteo fragmenta las macollas. En fondos de valle, el pastoreo está relacionado con una matriz cerrada de pastos cortos y hierbas rastreras, los cuales tienen una ventaja sobre las formas de alto crecimiento y no toleran la perturbación por pastoreo (Verweij y Bunde 1992). Todo esto es aplicable al páramo húmedo de Chingaza y sobre la especie de bambú *Chusquea tessellata*.

El pastoreo es una perturbación continua que ocasiona impactos directos e indirectos en las comunidades de plantas. Milchunas et al. (1988) propusieron que el pastoreo ha de estudiarse teniendo en cuenta el proceso histórico de la evolución del pastoreo y la productividad primaria. El páramo no evolucionó con grandes herbívoros, como los diferentes tipos de ganado observados en la actualidad, a lo que debe añadirse la lenta recuperación del ecosistema y la baja productividad (Janzen 1973, Sturm 1978, Williamson et al. 1986, Salamanca 1991, Mora y Sturm 1994, Hofstede 1995). En Los páramos colombianos húmedos se desarrolla la ganadería extensiva, que usa el fuego para abrir espacios y producir rebrotes tiernos para el ganado. El fuego elimina gran parte de la fitomasa y la necromasa. Posteriormente, el permanente pisoteo del ganado sobre el suelo ocasiona erosión laminar, fragmenta y elimina macollas y bambusoides, altera la microtopografía del suelo y forma líneas de tenaceo. En algunas zonas se introducen pastos exóticos, lo que imposibilita la sucesión natural de la vegetación y afecta a los procesos de descomposición de la materia orgánica y la respiración del suelo.

Este trabajo evaluó la regeneración después de una perturbación experimental de corte y otra de corte y fuego sobre *Chusquea tessellata* simulando las dos grandes perturbaciones que afectan al páramo. El incremento de fitomasa del chusque se vio afectado tanto por el corte como por el corte y fuego. El efecto conjunto de las dos alteraciones fue más negativo que el del tratamiento de solo corte, observándose que la recuperación fue más lenta cuando actuaron las dos perturbaciones juntas. Esto está de acuerdo con Whelan (1995), que afirma que la acción simultánea del fuego y el pastoreo magnifican la reducción de la fitomasa y la estructura del espacio que ocupan las comunidades.

En cuanto al incremento de fitomasa, los resultados mostraron que el incremento anual de fitomasa que tuvo una unidad homogénea experimental afectada por corte más fuego fue menor que el incremento anual de fitomasa de una unidad homogénea que recibió solo corte. En este estudio, *Chusquea tessellata* después del corte incrementó anualmente su fitomasa en 1.487 g/m^2 y cuando recibió corte y fuego, su incremento fue de 772 g/m^2 . En contraste, las macollas de *Calamagrostis* después del fuego tuvieron una productividad primaria de 198 g/m^2 al año (Verweij 1995). Veblen et al. (1980) en ecosistemas chilenos con una historia de fuego y pastoreo reportan incrementos en fitomasa para *Chusquea culeou* de 1.000 a 1.140 g/m^2 al año. En el tratamiento que solo recibió corte, se hizo evidente la estimulación de los meristemas de los individuos promoviendo de esta manera el incremento en grosor, longitud y regeneración de hojas, aumentando la fitomasa fotosintética. El efecto causado por un único episodio de corte, con una frecuencia superior a tres años puede estimular el crecimiento de la planta ya que no la destruye totalmente ni

tampoco la deja inhabilitada. En este caso en particular, una intensidad leve o moderada de la perturbación puede tener un efecto positivo sobre el incremento y la producción de fitomasa. El incremento en longitud y diámetro para los chusques control fue cuatro veces mayor para los que recibieron corte más fuego, aunque este último tratamiento duplicó el número de brotes.

Los efectos causados por el pastoreo reportados para algunas especies de *Chusquea* dependen de la intensidad y frecuencia de la perturbación. Algunos autores señalan que cuando solo actúa el pastoreo moderado se logra recuperar la fitomasa y además se logra estimular su crecimiento después de un tiempo, como lo evidencia Blackhall et al. (2008) que muestran que el pastoreo por ganado puede promover el crecimiento en *Chusquea culeou*. Otros autores han resaltado que la degradación ambiental ocasionada por el pastoreo intensivo puede traer como consecuencia la pérdida de la cobertura vegetal y la eliminación de la materia orgánica en el suelo, la aireación y el contenido de agua. Esto posiblemente afecte al crecimiento y a la acumulación de fitomasa, tal y como se ha visto en Asia para otras especies de la familia Bambusoidea (Taylor y Zisheng 1993, Li et al 2000 y Quin et al 2004).

El fuego tiene efectos positivos o negativos dependiendo del ecosistema en el cual se presente. Esta perturbación puede destruir o inhabilitar totalmente una planta impidiendo en muchas ocasiones su regeneración por brotes o yemas (Quintanilla 1996). Se ha observado en algunos ecosistemas de la Patagonia chilena, que el fuego tiene un efecto positivo sobre el crecimiento en longitud de *Chusquea kila* y se han dado tasas de incremento en longitud hasta de 800 cm/año. Sin embargo, pareciera también que en el caso del páramo, y particularmente de *Chusquea tessellata*, el fuego y el corte no tuvieron unos resultados tan favorables, mostrando tasas de crecimiento bajas, similares a las de *Chusquea culeou* de 12,5 cm/año (Blackhall et al. 2008).

El crecimiento en longitud de *Chusquea tessellata* de las unidades homogéneas sometidas a corte y fuego fue solo la mitad de las del crecimiento control. Esto permite precisar que frente a un manejo inadecuado de estas prácticas en el páramo, o un manejo tradicional en el cual constantemente se está sometiendo al ecosistema a estas alteraciones, se puede retardar su recuperación en gran medida. Se sabe que el pastoreo combinado con quemas reduce considerablemente la capacidad para acumular nutrientes en el sistema (Hobbs y Huenneke 1992) y puede desequilibrar los procesos hídricos naturales del suelo (Martínez y Meneses 1999, Kozlowski 1999). Se ha visto que frente al fuego y a la herbivoría, *Chusquea subtessellata* produce nuevos vástagos (Janzen 1976) que aparecen lateralmente en cada planta. Sin embargo, solo logran establecerse cuando están a considerables distancias de las redes de rizomas (Horn y Clark 1992). En el páramo,

el tratamiento de corte más fuego también estimuló la formación de brotes. Tanto el fuego como el pastoreo son agentes defoliantes que reducen la fitomasa epigea (Noy-Meir y Kaplan 2002). Además, los efectos puntuales de estas perturbaciones dependen no solo del régimen (e.g. frecuencia, magnitud, escala), sino también de las interacciones ambientales y bióticas posteriores a la ocurrencia de una perturbación.

Un estudio realizado por Li et al. (2000) en *Phyllostachys pubescens*, un especie de bambú gigante, encontró que la disponibilidad de nutrientes y la interacción entre estos factores determina en gran medida la productividad, la supervivencia, el crecimiento y el número de unidades de chusques que emergen. Estos autores mostraron que había una relación directa entre el número de nuevas unidades de chusque con la disponibilidad de nitrógeno, fósforo y potasio. También encontraron que cuando las unidades de chusque tenían bastantes hojas se producían más unidades. En el caso de *Chusquea tessellata*, el crecimiento es el resultado de la disponibilidad de agua, nutrientes y luz (Tol y Cleef 1994). En condiciones favorables, *Chusquea tessellata* crece exuberantemente y forma matorrales densos, pero la cantidad de fitomasa puede cambiar dependiendo de la variabilidad ambiental (Tol y Cleef 1994). Con respecto a la humedad, en un estudio realizado por Quing et al (2004), en *Pleioblastus maculata* que es otra especie de bambú, se observó que esta variable tuvo un efecto preponderante sobre el crecimiento, tanto de la fitomasa como en el número de unidades clonales. Estos autores concluyen que la humedad en el suelo posiblemente determina el tipo de crecimiento, ya que en lugares con elevada humedad, esta especie produce más fitomasa epigea, mientras que en zonas con menor humedad, se promueve el crecimiento de rizomas. De este modo se incrementa la producción de raíces y hay una mayor absorción de nutrientes.

Taylor y Zisheng (1993), en un estudio realizado en *Fargesia robusta* y *Bashania fangiana*, dos especies de bambú asiáticas, indicaron que la humedad y la temperatura probablemente incrementan la adquisición y almacenamiento de recursos por parte de los clones, dando lugar a una elevada producción de unidades de bambú. En el caso de la mayoría de plantas clonales, el crecimiento depende de múltiples factores, tales como la disponibilidad de recursos, la variabilidad ambiental, la presión ejercida por predadores y algunas características propias de la planta, como su edad y su arraigo genético. Sin embargo, en *Chusquea*, la plasticidad fenotípica desempeña un papel muy importante, la cual regula muchas de las características propias de la especie en respuesta a las condiciones ambientales impuestas. En el páramo de Chingaza, se tiene evidencia de la fuerte compactación del suelo, la cual reduce drásticamente los poros del suelo con la consiguiente reducción de aireación y humedad, lo que puede explicar la dificultad para el crecimiento y la expansión de la especie en zonas alteradas.

La expansión horizontal de *Chusquea tessellata* después de 10 años no alcanzó un 50% del área evaluada, mientras que la expansión en la zona control alcanzó el 100%. Janzen (1973) observó en páramos de Costa Rica una recuperación irregular de la cobertura de *Chusquea subtessellata* de entre el 30 y el 50%, después de tres años después del fuego. Los cambios que introduce el pastoreo sobre las zonas de páramo hacen que la colonización de *Chusquea tessellata* de las áreas transformadas sea muy lenta. Las tasas estimadas son de 410 cm²/año para zonas transformadas por pastoreo y del doble para las zonas sin historia de perturbación. Esto significa que para avanzar un metro cuadrado sobre las áreas alteradas y colonizadas por *Lachemilla* se requieren más de 20 años de descanso. Blackhall et al. (2008) midieron una cobertura del 53% para *Chusquea culeou* tres años después de un incendio, aunque se debe tener en cuenta que esta especie de Chile es de rápido crecimiento. Los sitios con suelos compactados con densidad aparente cercana a 0,8 g/cm³ dificultan el crecimiento de *Chusquea tessellata*, por lo que la recuperación de este parámetro a valores más bajos permitiría nuevamente la colonización de esta especie.

Se ha observado que largos períodos de descanso permiten recuperar los suelos, mejorando la densidad aparente, el incremento de nutrientes y la presencia de hongos que contribuyen al establecimiento de especies características de páramo (Sarmiento y Monasterio 1994, Jaimes y Sarmiento 2002). Pero la alta variabilidad de los páramos y su historia de perturbación requieren de pruebas particulares en cada situación. En los páramos húmedos es necesario investigar si la presencia de briófitos facilita el crecimiento y la expansión de *Chusquea tessellata*, puesto que en las parcelas donde los briófitos se habían recuperado, la presencia de brotes de *Chusquea tessellata* resultó más frecuente (C. Cárdenas, observación personal), o si la presencia de los briófitos es solo una consecuencia de la humedad en zonas que recuperan paulatinamente la capacidad de retención de agua.

En otros páramos, como los del Parque Nacional Natural Los Nevados, después de un fuego, se calcula un intervalo de recuperación de la fitomasa cercano a tres años y medio, y un período de 10 años para lograr la regeneración de la fisionomía de la comunidad (Verweij 1995). Otros autores (Pels y Verweij 1992, Verweij y Budde 1992) indicaron que se necesitan ocho años para la recuperación de la cobertura de macollas en páramos de la cordillera central. En el páramo ecuatoriano de El Dedal se ha visto que la fitomasa de macollas alcanza los niveles anteriores al fuego entre tres y cinco años, pese a que la recuperación total de la vegetación normalmente dura más de cinco años (Ramsay 1992, Ramsay y Oxley 1996). Finalmente, Horn (1989) estableció un período de recuperación de entre ocho y 10 años en páramos de Costa Rica donde predomina *Chusquea subtessellata*. Para el presente estudio, en las parcelas donde las unidades de

chusque alcanzaron una altura cercana a los 200 cm, la expansión horizontal fue más activa. Ahora bien, si tenemos en cuenta que una unidad de chusque crece 8,2 cm/año, puede tardar más de 20 años para alcanzar la altura de 200 cm. Nuevamente, parece ser que el tiempo mínimo para regenerar *Chusquea tessellata* en una zona alterada es superior a los 20 años de descanso.

5.5. Regeneración en poblaciones de *Espeletia grandiflora* y *Espeletia killipii* con y sin historia de perturbación por quema-pastoreo.

Los frailejones son una de las especies más características de los páramos. El tamaño de los frailejones es un aspecto importante frente a las adversas condiciones ambientales del páramo (Smith y Young 1987, Verweij y Kok 1992), las cuales limitan el crecimiento de las plantas con bajas tasas de productividad y una lenta regeneración (Mora y Sturm 1994). El grosor incrementa la resistencia a las variaciones climáticas y posiblemente le confiere resistencia mecánica frente a los fuertes vientos. Por otro lado, un tallo grueso incrementa la capacitancia hídrica, puesto que la mayoría de especies de *Espeletia* almacenan agua en la médula, lo cual aumenta su resistencia a las fluctuaciones diarias y anuales de temperatura (Smith 1981). En trabajos recientes, se observó que la supervivencia era directamente proporcional al perímetro de la planta (Rojas et al. 2013), tal y como se observó en otros estudios que relacionan tamaño y supervivencia (Smith y Young 1987, Verweij y Kok 1992).

Espeletia grandiflora invierte más energía al principio de su ciclo de vida para engrosar su tallo y luego formar ejes florales. *Espeletia killipii*, por su parte, posiblemente requiere estructuras reproductivas más altas que faciliten el proceso de polinización y dispersión de semillas. En consecuencia, *Espeletia killipii* favorece inicialmente en su ciclo de vida el crecimiento en altura. Smith (1981) plantea la posibilidad de que el tamaño de la planta dependa de la vegetación circundante, dado que una densa vegetación alrededor de las plántulas y los juveniles obliga a un rápido crecimiento. Como contraste, *Espeletia killipii* no crece agrupada y aun así su tasa de crecimiento en altura es mayor que la de *Espeletia grandiflora*, la cual puede crecer en densas agrupaciones.

Las especies de frailejón muestran diferentes tasas de crecimiento anual, que varían de 1 a 5 cm/año (Smith 1981, Monasterio 1986, Smith y Young 1987, Monasterio y Lamote 1989, Cavelier et al. 1992, Fagua y González 2007). El crecimiento de los frailejones puede ser estimulado inmediatamente después de los incendios. En *Espeletia pycnophylla*, las tasas de crecimiento anual después de un incendio varían entre 8 y 12 cm/año (de Vries 2005), mientras que en *Espeletia hartwegiana* varían entre los 9 y los 20 cm/año (Verweij y

Kok 1992). En áreas con historia de perturbación por fuego en Chingaza, las tasas promedio de crecimiento registradas para las dos especies de frailejón de estudio (*Espeletia grandiflora* y *Espeletia killipii*) fueron menores y en general presentaron mayor variabilidad. Por otra parte, para las zonas sin perturbación, las tasas promedio de crecimiento fueron mayores, pero con menor variabilidad. En contraste, la inducción del crecimiento por efecto del fuego en las zonas con historia de perturbación mostró un incremento de perímetro, lo que hace pensar que después de este periodo (superiores a 20 años desde el último incendio) los frailejones aún no se ajustan a su tasa de crecimiento normal.

Sucesivos trabajos han tratado la altura como variable preponderante para determinar patrones de crecimiento. Sin embargo, otras variables pueden llegar a ser tan importantes o incluso tener mayor relevancia, como el perímetro. Las mediciones efectuadas han podido demostrar que el perímetro es más adecuado que la altura, ya que incidió sobre un mayor número de variables y tuvo en general valores de correlación más altos. Una de las correlaciones más frecuentes que se presentó en todas las situaciones, se refiere a la relación inversa entre el perímetro y la altura. Se ha observado que a mayor grosor del tallo, aumenta el vigor en la floración y la probabilidad de supervivencia (Smith 1981, Hofstede et al. 1995, Rojas et al. 2013). Además de las perturbaciones, es posible que otras variables puedan repercutir en el crecimiento de las plantas de *Espeletia*. Las variaciones de temperatura y precipitación, las características edafológicas (Smith 1991) y la altura sobre el nivel del mar (Baruch 1979), pueden todas incidir en el crecimiento (Rada 1993).

Se ha encontrado que la floración de los frailejones ocurre cuando estos adquieren un tamaño mínimo (Estrada y Monasterio 1991). El tamaño para alcanzar la floración es un atributo fundamental para la supervivencia y la reproducción de especies en áreas sometidas a perturbaciones. Este tamaño se relaciona directamente con el tiempo que tarda la planta en alcanzar, lo que denomina Noble & Slatyer (1980), un estado de vida crítico. Según estos autores, los atributos de historia de vida son adecuados para explicar los procesos de sucesión-regeneración de comunidades bajo perturbaciones frecuentes. La altura mínima de la reproducción difiere para las dos especies de frailejón de estudio. Por una parte, *Espeletia grandiflora* florece muy temprano, mientras que *Espeletia killipii* lo hace en etapas muy tardías, siendo la altura mínima requerida por *Espeletia killipii* tres veces superior a la de *Espeletia grandiflora*. Así mismo, se observó la existencia de un grosor mínimo a partir de cual los frailejones de ambas especies pueden alcanzar la primera reproducción, en este caso, un valor mayor a 30 cm en ambas especies. La floración temprana de *Espeletia grandiflora* le puede otorgar un mayor número de eventos de floración a lo largo del ciclo de vida. También puede tener importantes consecuencias para una mayor colonización y una mayor probabilidad de regeneración después de la

perturbación por fuego y pastoreo. La floración tardía y discontinua de *Espeletia killipii* reduce sustancialmente el número de oportunidades de colonización y regeneración de sus poblaciones, lo que puede incidir en una mayor vulnerabilidad de esta especie.

Otras características están vinculadas con los compromisos entre el tamaño y la reproducción. Cada especie florece en distintos momentos del año, lo que evitaría así competir por el recurso de los polinizadores. La fecundidad de los frailejones responde a los ritmos particulares de cada especie, a los agentes polinizadores y a los cambios estructurales de la comunidad producidos por el fuego y el pastoreo (Fagua y González 2007). Las dos especies producen el suficiente número de semillas buenas y viables, con unas pérdidas tolerables por efecto de los depredadores, que no impiden la producción de plántulas. Los resultados de este estudio muestran que la fase de semillas no representa un cuello de botella en el ciclo de vida de estas plantas.

La permanencia de los frailejones a partir de semillas puede tener como característica la formación del banco de semillas. En el páramo de Chingaza, las semillas enterradas exhibieron para las dos especies una pérdida rápida de viabilidad, que se redujo a la mitad en solo seis meses para caer drásticamente un año después. Para las dos especies, la mayor oportunidad de germinar se encontró en los seis primeros meses después de la dispersión. Después de este tiempo, la viabilidad fue muy baja y fueron escasas las semillas que conservaron la viabilidad. La germinación más alta correspondió a las semillas que solo permanecieron enterradas tres meses. Posteriormente, el porcentaje de germinación descendió rápidamente, producto de la pérdida de viabilidad y de la intensa depredación y descomposición de las semillas en el suelo. Queda claro que la pérdida rápida de viabilidad restringe el crecimiento poblacional de las dos especies, lo cual concuerda con la baja densidad de semillas de *Espeletia* en el banco de semillas y la escasa presencia de plántulas de *Espeletia* encontradas a lo largo de este estudio. Otros estudios también han destacado estas particularidades en otras especies de *Espeletia*. Por ejemplo, Monasterio (1986) observó dificultades en el establecimiento de plántulas de *Espeletia schultzii* por factores limitantes como el espacio, la luz y los nutrientes. Ramsay y Oxley (1996) también indicaron que la mayoría de las plántulas de *Espeletia* mueren tan pronto como germinan. Las observaciones de campo muestran la necesidad de suelo desnudo o espacios con poca cobertura vegetal para lograr el establecimiento de las plántulas de *Espeletia*. En repetidas ocasiones se observaron semillas germinadas de *Espeletia killipii* sobre plantas de *Sphagnum* que morían posteriormente. Varios autores muestran la marcada escasez de plántulas en frailejones (Lozano y Schnetter, Zuluaga 2002, Verveij 1995) y la aparición de las mismas inmediatamente después del fuego (Vargas 1997, Verveij 1995, Ramsay y Oxley 1996). Si tenemos en cuenta que en el páramo es frecuente la

escasez de espacios abiertos, la perturbación cobra importancia en el establecimiento de plántulas a causa de la apertura de espacios por la acción de animales, caída de frailejones y el mismo fuego.

Para el caso particular de *Espeletia killipii*, se observó que el sitio de germinación no siempre es el sitio donde se logra el reclutamiento de la plántula, como se ha observado para otras especies (Schupp 1995, Rey y Alcántara 2000). La disponibilidad de sitios adecuados o favorables (Harper 1961, Ferner y Thompson 2005) es un aspecto importante en la regeneración de frailejones. Este aspecto sumado a la poca dispersión de las semillas aumenta las dificultades para la regeneración de los frailejones. La permanencia de las especies se relaciona directamente con la tasa de mortalidad, así como el tamaño o la edad en la que ocurre este evento. El impacto sobre la población depende de si la mortalidad ocurre en las etapas anteriores o posteriores a la reproducción. Los porcentajes de mortalidad de frailejones de tamaños superiores a plántulas cambiaron de acuerdo con el tamaño de la planta y en general, aumentaron en las zonas con historia de perturbación por fuego y pastoreo. *Espeletia killipii* registró una mayor mortalidad en individuos reproductivos en comparación a la categoría de prereproductivos en zonas con historia de perturbación, mientras que en áreas sin historia de perturbación, la mortalidad fue mayor en los prereproductivos. Para el caso de *Espeletia grandiflora*, la mayor mortalidad ocurrió en individuos reproductivos y en menor grado, en la etapa de prereproductiva.

Al seguir todo el ciclo de vida de los frailejones, en este estudio se ha podido determinar que existe mucha similitud en los mecanismos de dispersión de semillas y en las características de las semillas. Así mismo, ninguna de las dos especies forma bancos de semillas persistentes en el suelo. Sin embargo, *Espeleita killipii* presentó semillas de mayor viabilidad, germinabilidad y menor depredación. Para la fase de reclutamiento, las dos especies requieren de espacios abiertos o con poca cobertura vegetal. En este punto, *Espeletia killipii* exhibió un mayor número de plántulas recién germinadas pero murieron rápidamente. El reclutamiento efectivo después de cuatro años en *Espeletia grandiflora* fue cuatro veces superior al de *Espeleita killipii*, hecho que seguramente le confiere gran ventaja para la permanencia de sus poblaciones y marca la divergencia en la dinámica de las dos especies. En este punto, las tasas de crecimiento y mortalidad cobran importancia, ya que nuevamente *Espeletia killipii* tuvo una mayor mortalidad de juveniles que *Espeleita grandiflora*, lo que disminuye el número de plantas que llegan a la madurez reproductiva. La temprana floración de *Espeletia grandiflora*, incluso en la mitad del tiempo que emplearía *Espeletia killipii*, le otorga una mayor cantidad de eventos y oportunidades de propagación, evidenciando su capacidad colonizadora. Algunos autores (Hernandez C. 1997, Luteyn 1999) han indicado la capacidad colonizadora de *Espeletia grandiflora* por su presencia no

solo en el pajonal de páramo, sino en el bosque andino después de la perturbación. Esta especie aparece en varios estadios sucesionales, mientras que *Espeletia killipii* aparece solo en algunos sitios del páramo donde se presenta en fases avanzadas de la sucesión (Zuluaga 2002).

Los frailejones adultos manifiestan claras diferencias: *Espeletia killipii* produce menos ejes pero un mayor número de capítulos por eje, mientras que *Espeletia grandiflora* forma una mayor cantidad de ejes pero con menos capítulos por eje. El gran número de frailejones depredados obliga a realizar estudios específicos que determinen los patrones naturales de mortalidad y el efecto de las perturbaciones sobre la muerte de los frailejones. Los resultados de este trabajo muestran diferentes rasgos de historia de vida que conllevan al desarrollo de distintas estrategias de regeneración para las dos especies de frailejón y una respuesta diferencial frente a las perturbaciones del tipo fuego y pastoreo.

Los atributos que posee cada una de las especies de frailejón hacen que *Espeletia grandiflora* sea una especie con mayor regeneración, menor vulnerabilidad a las perturbaciones por fuego y pastoreo, una distribución de miles de km² más o menos continua y con poblaciones que contienen individuos de todos los tamaños. Por el contrario, *Espeletia killipii* presenta una distribución más restringida y discontinua, los parches en los que aparece la especie contienen individuos con distribuciones de tamaños sesgadas y con un marcado cuello de botella en la fase de reclutamiento. Esta distribución más fragmentada de *Espeletia killipii* en comparación con la de *Espeletia grandiflora*, hace que la primera sea mucho más vulnerable a las perturbaciones antrópicas que la segunda. Surgen entonces preguntas como si los efectos de las perturbaciones antrópicas son los responsables de la restringida distribución de *Espeletia killipii*. Puesto que la información de los campesinos sugiere que en el pasado la presencia de esta especie era más abundante y continua, quedan por esclarecer las condiciones y el contexto local de algunos sectores de Chingaza que permitieron una mayor presencia de *Espeletia killipii*. Un dato importante, aportado en este trabajo, es que parece que la perturbación moderada favorece la renovación de las poblaciones, ya que en estos sitios con historia de perturbación se observaron individuos de todos los tamaños, lo que no ocurre en los lugares sin historia de perturbación. Queda clara la importancia de estudiar con detalle el papel de las perturbaciones de distintas intensidades y su relación con la permanencia de las poblaciones de *Espeletia*. Las estrategias de regeneración y establecimiento de las poblaciones de las dos especies de frailejón tienen que analizarse de acuerdo con la distribución amplia de *Espeletia grandiflora* y la distribución restringida de *Espeletia killipii*.

CONCLUSIONES

6. CONCLUSIONES

Las conclusiones principales de esta Tesis Doctoral se sintetizan de la siguiente manera:

1. En el páramo de Chingaza, la perturbación permanente generada por el fuego y el pastoreo produce importantes cambios en la vegetación que conllevan la pérdida de fitomasa aérea y la eliminación local de especies características como *Espeletia killipii* y *Chusquea tessellata*. Igualmente, la perturbación elimina los estratos arbustivos y herbáceos y reduce considerablemente la necromasa. Todo esto transforma los sitios pastoreados en sitios con un único estrato rasante donde se configura una nueva comunidad que forma grandes bancos de semillas como respuesta a la perturbación y cuyas especies toleran el ramoneo y el pisoteo del ganado.

2. La nueva comunidad se establece en los sitios con máxima perturbación y se observa tanto en la vegetación en pie como en el banco de semillas, que se concentra en los primeros centímetros del suelo. En los valles, la perturbación aumenta desde las partes altas hasta las partes bajas y llanas, lo que permite determinar que los niveles de perturbación intermedia aumentan la riqueza de la vegetación en pie y de la fitomasa de raíces pero disminuyen la riqueza del banco de semillas. Por otra parte, la densidad aparente del suelo aumenta directamente con la perturbación y se incrementa sustancialmente con la perturbación intensa.

3. Después del corte de la vegetación y la remoción del suelo, la regeneración de las comunidades vegetales se comporta de manera diferencial entre ellas, siendo el pajonal la que presenta una mayor regeneración en términos de cobertura. Por el contrario, el chuscal presenta tasas de regeneración más bajas y en él persiste mucho más tiempo el suelo desnudo. En particular, los sitios perturbados poseen una mayor capacidad de regenerar la cobertura vegetal, pero gran parte de esta respuesta obedece a la presencia de hierbas ruderales y exóticas. Las zonas perturbadas exhiben una composición de especies distinta a las zonas sin esa historia de perturbación. Cuatro años de descanso no son suficientes para alcanzar a recuperar la riqueza de especies, y menos aún la estructura de las áreas perturbadas. Son necesarios períodos de descanso superiores a 20 años para recuperar la estructura y composición de las comunidades vegetales.

4. *Chusquea tessellata* es una de las especies que mayor cantidad de biomasa aporta a la comunidad. El tratamiento de corte es menos agresivo que el tratamiento de corte y fuego

para el desarrollo de *Chusquea tessellata*. El primero estimula la producción de fitómasa fotosintética y el segundo estimula la producción de brotes. Cuando las dos alteraciones actúan conjuntamente, la regeneración es cuatro veces más lenta. *Chusquea tessellata* tiene tasas de crecimiento bajas y una gestión inadecuada del páramo puede retardar su recuperación o extinguirla localmente.

5. En zonas alteradas, se tiene evidencia que la fuerte compactación del suelo reduce drásticamente la aireación y humedad del mismo, lo que puede explicar la dificultad para el crecimiento y la expansión de *Chusquea tessellata*. La expansión horizontal de esta especie clave del páramo no alcanzó un 50% del área evaluada en un período de tiempo de 10 años. Las tasas de crecimiento calculadas para esta especie suponen nuevamente un tiempo de recuperación superior a 20 años de descanso.

6. El estudio de los ciclos de vida de los frailejones mostró una gran similitud en los mecanismos de dispersión de semillas y la formación de banco de semillas transitorios para las dos especies. En la etapa de establecimiento, las dos especies requieren de espacios abiertos. *Espeletia grandiflora* presenta un reclutamiento efectivo cuatro veces superior a *Espeletia killipii*. La temprana floración de *Espeletia grandiflora* con respecto a *Espeletia killipii* le confiere una mayor oportunidad para la propagación. Estas características de ciclo vital permiten explicar parcialmente el carácter regional y local de la distribución de *Espeletia grandiflora* y *Espeletia killipii*, respectivamente.

7. En los sitios con historia de perturbación, la mortalidad de las dos especies de frailejones fue mayor. El perímetro de las plantas representa una variable muy importante para predecir el crecimiento, la reproducción y la supervivencia de los individuos. Después de 20 años después del último incendio, los frailejones no se ajustan a una tasa de crecimiento normal. Sin embargo, la alteración moderada por el fuego y el pastoreo genera espacios que promueven la renovación poblacional. Por último, es necesario estudiar con detalle el papel de las perturbaciones en distintas intensidades y su relación con la permanencia de las poblaciones de frailejones, sus efectos sobre la comunidad y el ecosistema en general.

RECOMENDACIONES

7. RECOMENDACIONES

El páramo es un ecosistema en peligro con características de baja productividad primaria, crecimiento, descomposición y una regeneración natural lenta. Por tanto, la recuperación del ecosistema tras una perturbación es muy baja. A lo anterior se suma el hecho del alto porcentaje de áreas de páramo destruidas o transformadas por actividades antrópicas que obliga a las comunidades locales y a las autoridades a implementar medidas de conservación y manejo urgentes. El análisis del efecto del fuego y del pastoreo sobre la vegetación de páramo es complejo y requiere tener en cuenta distintas intensidades de ambos tipos de perturbación, las diferentes dinámicas que tienen lugar en páramos secos y húmedos, el tipo de ganadería, los tiempos de descanso y la combinación con otras perturbaciones como la agricultura, la forestación y la minería.

Esta Tesis Doctoral, pionera en comunidades vegetales de páramos húmedos, ha mostrado que la combinación de fuego y pastoreo puede afectar a variables tan importantes como la biomasa total, la relación entre la fitomasa asimilatoria y la necromasa, y la composición florística. Además, esta Tesis Doctoral verifica las alteraciones del suelo que tienen consecuencias graves sobre la regeneración del ecosistema, el cual requiere tiempos de descanso superiores a 20 años, tanto para las especies características de frailejón y chusque como para la totalidad de la comunidad vegetal. En este sentido, se espera que estos resultados permitan orientar las prácticas de manejo, conservación y restauración ecológica del páramo húmedo

Dada la importancia de este ecosistema para las economías locales, para la regulación de los sistemas hídricos regionales y nacionales, y como reservorio de una gran biodiversidad, es importante profundizar en el impacto de diferentes tipos de manejo para así poder predecir impactos y planificar manejos sostenibles. Los administradores de las áreas naturales y los encargados de formular políticas ambientales deben ser conscientes de los profundos cambios que provocan las perturbaciones antropogénicas en el páramo húmedo y de sus consecuencias sobre los servicios ambientales que los páramos brindan a la población humana beneficiaria. Es necesario investigar otros efectos de la perturbación sobre los ciclos de nutrientes, las relaciones lluvia-escorrentía, las interacciones bióticas, las propiedades del ecosistema, y la heterogeneidad ambiental. Es el momento de atender de manera prioritaria a esta situación y de desarrollar políticas para proteger los ecosistemas tropicales de montaña por el aumento de actividades humanas incontroladas.

BIBLIOGRAFÍA

7. BIBLIOGRAFÍA

- Andrade E., Kauffman B. (1998). Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *Journal of Tropical Ecology* 14: 263-283.
- Archer S. (1996). Assessing and interpreting grass woody plant dynamics. En: Hodgson J., Illius A. (Eds). *The ecology and management of grazing systems*. CAB International, Nueva York, Estados Unidos de América. Pp. 101-134.
- Archibold O.W. (1981). Buried viable propagules in native prairie and adjacent agricultural sites in Central Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany* 59: 701-706.
- Azocar A., Rada F. (2006). Ecofisiología de plantas de Páramo. Publicaciones del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. 123 p.
- Barbosa E.C., Díaz C.A., Rodríguez G.H. (1984). Compilación de aspectos biofísicos del Parque Nacional Natural Chingaza. Ministerio de Agricultura, Bogotá, Colombia. 120 p.
- Baruch Z. (1979). Elevational differentiation in *Espeletia schultzei* (Compositae), a giant rosette plant from the Venezuelan Páramos. *Ecology* 60: 85-98.
- Baruch Z., Smith A.P. (1979). Morphological and physiological correlates of niche breadth in two species of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Oecologia* 38: 71-82.
- Baskin J.M., Baskin C.C. (1989). Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. En: Leck M.A., Parker V.T., Simpson R.L. (Eds). *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego, Estados Unidos de América. Pp. 53-65.
- Beekman A., Verweij P.A. (1987). Structure and nutrient status of a Páramo bunch-grass vegetation in relation to soil and climate. Tesis de maestría. Universidad de Amsterdam, Amsterdam, Holanda.
- Billings W.D., Mooney H.A. (1968). The ecology of arctic and alpine plants. *Biological Review* 43: 481-529.
- Blackhall M., Raffaele E., Veblen T.T. (2008). Cattle affect early post-fire regeneration in *Nothofagus dombeyi*-*Austrocedrus chilensis* mixed forest in northern Patagonia, Argentina. *Biological Conservation* 141: 2251-2261.
- Brown S., Lugo A. (1994). Rehabilitation of tropical lands: a key to sustaining development. *Restoration Ecology* 14: 97-111.
- Buytaert W. (2004). The properties of the soils of the south Ecuadorian Páramo and the impact of land use changes on their hydrology. Tesis Doctoral. Universidad Católica de Lovaina, Lovaina, Bélgica.

- Buytaert W., Celleri R., de Bievre B., Hofstede R., Cisneros F., Wyseure G., Deckers J. (2006). Human impact on the hydrology of the Andean Páramos. *Earth Science Reviews* 79: 53-72.
- Buytaert W., Deckers J., Dercon G., de Bievre B., Poesen J., Govers G. (2002). Impact of land use changes on the hydrological properties of volcanic ash soils in south Ecuador. *Soil Use and Management* 18: 94-100.
- Campbell G., Skillings J. (1985). Nonparametric stepwise multiple comparison procedures. *Journal of the American Statistical Association* 80: 998-1003.
- Cárdenas G., Vargas O. (2008). Rasgos de historia de vida de especies en una comunidad vegetal alterada en un Páramo húmedo (Parque Nacional Natural Chingaza). *Caldasia* 30: 245-264.
- Cardozo H., Schnetter M. (1976). Estudios ecológicos en el Páramo de Cruz Verde, Colombia, III. La biomasa de tres asociaciones vegetales y la productividad de *Calamagrostis effusa* y *Paepalanthus columbiensis*. *Caldasia* 11: 85-91.
- Castaño-Urbe C. (2002). Páramos y ecosistemas alto andinos de Colombia en condición hotspot y global climatic tensor. En: IDEAM-PNUD (Eds). *Aproximación al efecto del cambio climático*. Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá, Colombia. Pp. 27-51.
- Cavelier J. (1992). Fine-root biomass and soil properties in a semideciduous and a lower montane rain forest in Panama. *Plant and Soil* 142: 187-201.
- Cavelier J., Estévez J., Arjona B. (1996). Fine-root biomass in three successional stages of an andean cloud forest in Colombia. *Biotropica* 28: 728-736.
- Cavelier J., Machado J.L., Valencia D., Montoya J., Laignelet A., Hurtado A., Varela A., Mejía C. (1992). Leaf demography and growth rates of *Espeletia barclayana* Cuatrec. (Compositae), a caulescent rosette in a Colombian Páramo. *Biotropica* 24: 52-63.
- Cely I.J. (1987). Influencia del uso del suelo sobre la mesofauna edáfica en el Páramo de Chingaza Colombia. Trabajo de grado. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Chambers J.C. (1995). Disturbance, life history strategies, and seed fates in alpine herb field communities. *American Journal of Botany* 82: 421-433.
- Clark L. (1985). Three new species of *Chusquea* (Gramineae: Bambusoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 864-873.
- Cleef A.M. (1979). Secuencia altitudinal de la vegetación de los Páramos de la Cordillera Oriental, Colombia. Actas del IV simposio internacional de ecología tropical. Panamá.
- Cleef A.M. (1980). Vegetación del Páramo neotropical y sus lagos austral-antárticos. *Colombia Geográfica* 7: 7-49.

- Cleef A.M. (1981). The vegetation of the Páramos in the Colombian Cordillera Oriental. Tesis Doctoral. Universidad de Utrecht, Utrecht, Holanda.
- Cleef A.M., Rangel C.H., Salamanca S. (1983). Reconocimiento de la parte alta del Transecto Parque Los Nevados. En: van der Hammen T., Pérez-Preciado A., Pinto P. (Eds). *La cordillera central colombiana Transecto Parque Los Nevados (interrupción y datos iniciales)*. Estudios de Ecosistemas Tropandinos, J. Cramer Vaduz. 1: 150-173.
- Connell J.H., Slatyer R.O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Coppock D.L., Detling J.K., Ellis J.E., Dyer M.I. (1983). Plant herbivore interactions in a North American mixed-grass prairie. *Oecologia* 56: 1-9.
- Cortés L.A. (1995). Los Suelos de Páramo: Reguladores del recurso hídrico en Boyacá. En: Fundación Ecosistemas Andinos (Ed). *El Páramo, ecosistema de alta montaña*. Serie Montañas Tropoandinas Vol. 1., Bogotá, Colombia.
- Cortés L.A., Reyes Z.P., Molano J.J., González F., Rangel O., Flórez A., Iriarte P., Kraus E. (1995). El Páramo, un ecosistema de alta montaña. Impresores Codice Ltda., Bogotá, Colombia.
- Crawley M.J. (1996). The structure of plant communities. En: Crawley (Ed.). *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido. Pp. 475-531.
- Cuatrecasas J. (1934). Observaciones geobotánicas en Colombia. Trabajo Museo Nacional Ciencias Naturales, Serie Botánica Nº 27. Madrid, España. 144 p.
- Cuatrecasas J. (1954). Growth form of the Espeletiinae and their correlation to vegetation types of high tropical Andes. Smithsonian Institution. Washington, Estados Unidos de América.
- Cuatrecasas J. (1958). Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 10: 221-264.
- Cuatrecasas J. (1986). Speciation and radiation of the Espeletiinae in the Andes. En: Vuilleumier F., Monasterio M. (Eds). *High altitude tropical biogeography*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido. Pp. 267-303.
- Curl M.L., Wilkins R.J. (1983). The comparative effects of defoliation, treading and excreta on a *Lolium perenne* – *Trifolium repens* pasture grazed by sheep. *Journal of Agricultural Science* 100: 451-460.
- de Vries T. (2005). ¿Cuántos años viven los frailejones del Páramo Del Ángel? *Revista Nuestra Ciencia* 7: 48-50.
- del Llano M. (1990). Los Páramos de los Andes: exploración ecológica integrada en la alta montaña ecuatorial. Editorial Montoya y Araújo, Bogotá, Colombia.

- Donato J.C. (2001). Fitoplancton de los lagos andinos del norte de Sudamérica (Colombia). Composición y factores de distribución. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras N° 19. Bogotá, Colombia. 232 p.
- Drew M.C. (1997). Oxygen deficiency and root metabolites: injury and acclimatation under hypoxia and anoxia. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 48: 223-250.
- Drury W.H., Nisbet I.C. (1973). Succession. *Journal of the Arnold Arboretum* 54: 331-368.
- Duffey E., Morris M., Sheail J., Ward L., Wells D., Wells T. (1974). Grassland ecology and wildlife management. Chapman and Hall, Londres, Reino Unido. 281 p.
- Estrada C., Monasterio M. (1991). Reproductive behaviour of a giant rosette *Espeletia spicata* Sch. Bip. (Compositae) in the desert Páramo. *Ecotrópicos* 4: 1-17.
- Estupiñán L.H., Gómez J.E., Barrantes V.J., Limas L.F. (2009). Effect caused by agricultural activities on soil characteristics in the Páramo El Granizo (Cundinamarca-Colombia). *Revista U.D.C.A. Actualidad y Divulgación Científica* 12: 79-89.
- Etter A., Villa L.A. (2000). Andean forests and framing systems in part of the eastern cordillera in Colombia. *Journal of Mountain Research and Development* 20: 236-245.
- Fagua J.C., González V.H. (2007). Growth rates, reproductive phenology, and pollination ecology of *Espeletia grandiflora* (Asteraceae), a giant Andean caulescent rosette. *Plant Biology* 9: 127-135.
- Fenner M., Thompson K. (2005). The ecology of seeds. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. 250 p.
- Ferwerda W. (1987). The influence of potato cultivation on the natural bunchgrass Páramo in the Colombian Cordillera Oriental. Tesis de maestría. Universidad de Amsterdam, Amsterdam, Holanda.
- Flórez A., Torres C. (1995). La sierra nevada del Cocuy, Chita o Guican. En: Ecoan (Ed). *El Páramo, un ecosistema de alta montaña*. Impresores Códice Ltda., Bogotá, Colombia.
- Flórez A. (2000). Geomorfología de los Páramos. En: Rangel O. (Ed). *La región de vida paramuna. Colombia diversidad Biótica III*. Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá. Colombia Pp. 24-36.
- Franco P. (1982). Estudios fitoecológicos en el Parque Nacional Natural Chingaza. Trabajo de grado. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Franco P., Rangel O. (1986). Estudios ecológicos en la cordillera oriental II. Las comunidades vegetales de los alrededores de la laguna de Chingaza (Cundinamarca). *Caldasia* 15: 219-248.
- García-Varela S., Rada F. (2003). Freezing avoidance mechanisms in juveniles of giant rosette plants of the genus *Espeletia*. *Acta Oecologica* 24: 165-167.

- Geoingeniería (1999). Identificación de prioridades para la gestión ambiental en ecosistemas de Páramos, sabanas, zonas áridas y humedales de agua dulce. Ecosistema de Páramo. Documentos de Consultoría para el Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá, Colombia. 523 p.
- Gies L., Aust W., Kolka R., Trettin C. (2003). Biomass and carbon pools of disturbed riparian forests. *Forest Ecology and Management* 180: 493-508.
- Glenn-Lewin C.D., van der Maarel E. (1992). Patterns and processes of vegetation dynamics. En: Glenn-Lewin C.D., Peet K.R., Veblen T.T. (Eds). *Plant Sucession: theory and prediction*. Chapman & Hall, Londres, Reino Unido. Pp. 11-59.
- Goldstein G., Meinzer F. (1983). Influence of insulating dead leaves and lower temperatures on water balance in an Andean giant rosette plant. *Plant Cell and Environment* 6: 649-56.
- Goldstein G., Meinzer F., Monasterio M. (1984). The role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species. *Plant Cell and Environment* 7:179–186.
- Goldstein G., Rada F., Canales M., Zabala O. (1989). Leaf gas exchange of two giant caulescent rosette species. *Oecologia* 10: 355-370.
- González 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.
- González E. (2001). Fenología de *Chusquea quila* durante su floración gregaria en la zona centro-sur de Chile. *Bosque* 22:45-51.
- González F., Cárdenas F. (1995). El Páramo un paisaje deshumanizado: el caso de las provincias del Norte y Gutiérrez (Boyacá. Colombia). En: Fundación Ecosistemas Andinos (Ed). *El Páramo, ecosistema de alta montaña*. Serie Montañas Tropoandinas Vol. 1. Bogotá, Colombia. Pp. 64-81.
- González M., Donoso C. (1999). Producción de semillas y hojarasca en *Chusquea quila*. (Poaceae: Bambusoideae), posterior a su floración sincrónica en la zona centro-sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 72:169-180.
- Grime J.P. (1979). Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, Londres, Reino Unido. 222 p.
- Guariguata M., Azocar L. (1988). Seed bank dynamics and germination ecology in *Espeletia timotensis* (Compositae), an Andean giant rosette. *Biotropica* 20: 54-59.
- Gunckel L. (1948). La floración de la quila y del colihue en la Araucanía. *Ciencia e Investigación* 4: 91-95.
- Harper J.L., Clatworthy J.N., Mcnaughton I.H., Sagar G.R. (1961). The evolution and ecology of closely related species living in the same area. *Evolution* 15: 209-227.

- Hernández-Camacho J.I. (1997). Comentarios preliminares sobre la paramerización de los Andes de Colombia. En: Fondo Fen (Ed). *Jorge I. Hernández Camacho. Premio a la vida y obra de un Científico*. Bogotá, Colombia. Pp. 42-97.
- Hobbs R., Huennecke L. (1992). Disturbance, diversity and invasion: Implications for conservation. *Conservation Biology* 6: 324-337.
- Humphrey D. (1984). Patterns and mechanisms of plant succession after fire on *Artemisia*-grass sites in south eastern Idaho. *Vegetatio* 57: 91-101.
- Hofstede R., Rossennar J. (1992). Effects of burning and grazing on root biomass in the Páramo ecosystem. En: Balslev H. Luteyn J.L. (Eds). *Páramo, an Andean ecosystem under human influence*. Academic Press, Londres, Reino Unido. Pp. 211-213.
- Hofstede R. (1995). Effects of burning and grazing on a Colombian Páramo ecosystem. Tesis Doctoral. Universidad de Amsterdam, Amsterdam, Holanda.
- Hofstede R., Castillo M., Osorio C. (1995). Biomass of grazed, burned, and undisturbed Páramo grasslands, Colombia. I. Aboveground vegetation. *Arctic and Alpine Research* 27: 1-12.
- Hofstede R., Rossenaar A. (1995). Biomass of grazed, burned, and undisturbed Páramo grasslands, Colombia. II. Root mass and aboveground:belowground ratio. *Arctic and Alpine Research* 27:13-18.
- Hofstede R. (1997). La importancia hídrica del Páramo y aspectos de su manejo. 1er Páramo Electrónico Forum, Condesan. Disponible: <http://www.condesan.org/e-foros/cdpp/cdpp31.htm>.
- Hofstede R. (2001). El Impacto de las actividades humanas sobre el Páramo. En: *Los Páramos del Ecuador, particularidades, problemas y perspectivas*. Editorial Abya-Yala, Quito, Ecuador. Pp. 161-182.
- Hofstede R., Coppus R., Mena-Vásquez P., Segarra P., Wolf J., Sevink J. (2002). The conservation status of tussock-grass Páramo in Ecuador. *Ecotrópicos* 15: 3-18.
- Hofstede R. (2008). Los servicios del ecosistema Páramo: una visión desde la evaluación de ecosistemas del milenio. En: *Páramo 24: Páramo y servicios Ambientales*. Ecociencia y Ediciones Abya Yala (Eds), Quito, Ecuador. Pp. 5-22.
- Holdridge L. (1987). Ecología basada en zonas de vida. Instituto interamericano de cooperación para la agricultura, IICA. San José de Costa Rica, Costa Rica. 225 p.
- Horn S.P. (1981). Desarrollo vegetal posfuego en Páramo de Costa Rica. *Madroño* 36: 93-114.
- Horn S.P. (1989). Prehistoric fires in the Chirripó highlands of Costa Rica: sedimentary charcoal evidence. *Revista de Biología Tropical* 37:139-148.

- Horn S.P., Clark L. (1992). Pollen viability in *Chusquea subtessellata* (Poaceae: Bambusoideae). *Biotropica* 24: 577-579.
- Horn S.P. (2005). Dinámica de la vegetación después de fuegos recientes en los Páramos de Buenavista y Chirripó, Costa Rica. En: Kappelle, M., Horn, S.P. (Eds). *Páramos de Costa Rica*. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. Pp. 631-655.
- Horn S.P., Kappelle M. (2009). Fire in Páramo ecosystems in central and south America. In Cochrane M.A. (Ed.). *Tropical fire ecology: climate change, land use and ecosystem dynamics*. Springer-Praxis, Berlín, Alemania. Pp. 505-539.
- Hosseus C. (1915). Las cañas de bambú en las cordilleras del sud. Boletín del Ministerio de Agricultura, Buenos Aires, Argentina 19: 195-208.
- Huston M.A. (1994). Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. 798 p.
- IGAC. (1988). Estudio semidetallado de suelos de áreas representativas de los Páramos de Sumapaz, Neusa y Chingaza. Departamento de Cundinamarca. Subdirección Agroecológica, Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC), Bogotá, Colombia. 208 p.
- Insuasty J., Rojas O., Cárdenas CdlA., Vargas O. (2011). Propagation of *Chusquea tessellata* (Munro) culms at different naphthaleneacetic acid. *Agronomía Colombiana* 29: 399-406.
- Iverson L.R., Wali M.K. (1982). Buried, viable seeds and their relation to revegetation after surface mining. *Journal of Range Management* 35: 648-652.
- Jagodzinski A.M., Kalucka I. (2010). Fine roots biomass and morphology in a chronosequence of young *Pinus sylvestris* stands growing on a reclaimed lignite mine spoil heap. *Dendrobiology* 64: 19-30.
- 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: 3-35.
- Jaimes V., Sarmiento L. (2002). Regeneración de la vegetación de Páramo después de un disturbio agrícola en la cordillera Oriental de Colombia. *Ecotrópicos* 15: 61-74.
- James G., Landsberg J., Morton S. (1999). Provision of watering points in the Australian arid zone: a review of effects on biota. *Journal of Arid Environments* 41: 87-121.
- Janzen D.H. (1973). Rate of regeneration after a tropical high elevation fire. *Biotropica* 5:117-122.
- Janzen D.H. (1976). Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 347-391.

- Johnston A., Smoliak S., Stringer P.W. (1969). Viable seed populations in Alberta prairie topsoils. *Canadian Journal of Plant Sciences* 49: 75-82.
- Keating I.P. (1998). Effects of anthropogenic disturbances on Páramo vegetation in Podocarpus National Park, Ecuador. *Physical Geography* 19: 221-238.
- Keating I.P. (1999). Changes in Páramo vegetation along an elevation gradient in southern Ecuador. *Journal of the Botanical Society* 126: 159-175.
- Kochian L. (1995). Cellular mechanisms of aluminium toxicity and resistance in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 46: 237-260.
- Kozlowski T.T. (1999). Soil compaction and growth of woody plants. *Scandinavian Journal of Forest Research* 14: 596-619.
- 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. *Review of Paleobotany and Palynology* 75: 19-72.
- Laegaard S. (1992). Influence of fire in the grass Páramo vegetation of Ecuador. En: Balslev H., Luteyn J.L. (Eds). *Páramo, an Andean ecosystem under human influence*. Academic Press, Londres, Reino Unido. Pp. 151-170.
- Landsberg J., O'connor T., Freudenberger D. (1999). The Impacts of livestock grazing on biodiversity in natural ecosystems. En: Jung H., Fahey G.C. Jr. (Eds). *Nutritional ecology of herbivores. Proceedings of the 5th International Symposium on the Nutrition of Herbivores*. American Society of Animal Science, Savoy, Estados Unidos de América. Pp. 752-777.
- Lasso R. (1998a). Compatibilidad agroecológica del Páramo y sus impactos. En: ICFES (Ed). *Memorias curso caracterización y manejo de las zonas de Páramo*. Ministerio de Medio Ambiente, Bogotá, Colombia. Pp. 83-106.
- Lasso R. (1998b). Interacciones meteorológicas de los Páramos andinos. En: ICFES (Ed). *Memorias curso caracterización y manejo de las zonas de Páramo*. Ministerio de Medio Ambiente, Bogotá, Colombia. Pp. 17-27.
- Lauer W. (1981). Ecoclimatological conditions of the Páramo belt in the tropical high mountains. *Mountain Research and Development* 1: 209-211.
- Laycock F., Conrad D. (1970). Effect of grazing on soil compaction as measured by bulk density on a high elevation cattle range. *Journal of Agronomic Science* 25: 136-140.
- Li R., Werger M.J., de Kroon H., During H.J., Zhong Z.C. (2000). Interactions between shoot age structure, nutrient availability and physiological integration in the giant bamboo *Phyllostachys pubescens*. *Plant Biology* 2: 437-446.
- Liira J., Zobel K. (2000). Vertical structure of a species rich grassland canopy treated with additional illumination, fertilization and mowing. *Plant Ecology* 146: 185-195.

- Liu Q., Li Y.X., Zhong Z.C. (2004). Effects of moisture availability on clonal growth in bamboo *Pleioblastus maculata*. *Plant Ecology* 173: 107–113.
- Llambí L.D., Fontaine M., Rada F., Saugier B., Sarmiento L. (2003). Ecophysiology of dominant plant species during old-field succession in a high tropical Andean ecosystem. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 35: 447-453.
- Lozano G., Schnetter R. (1976). Estudios ecológicos en el Páramo de Cruz Verde, Colombia II. Las comunidades vegetales. *Caldasia* 11: 53-68.
- Luteyn J.L. (1992). Páramos: Why study them? En: Balslev H., Luteyn J.L. (Eds). *Páramo, an Andean ecosystem under human influence*. Academic Press, Londres, Reino Unido. Pp. 1-14.
- Luteyn J.L. (1999). Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution and botanical literature. New York Botanical Garden Press, Nueva York, Estados Unidos de América. 278 p.
- Madriñán S. (2010). Flora ilustrada del Páramo de Chingaza. Guía de campo de plantas comunes. Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia. 62 p.
- Madriñán S., Rodríguez N. (2012). Flora. En: Instituto Alexander von Humboldt (Ed). *Colombia tiene Páramos Vol. 2*. Instituto Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. Pp. 28-41.
- Malagón C.D., Pulido C.R. (2000). Suelos del Páramo colombiano En: Rangel O. (Eds). *Colombia diversidad biótica III: la región de vida paramuna*. Editorial Unibiblos, Bogotá, Colombia. Pp. 37-84.
- Martínez P.A., Meneses M.J. (1999). Importancia de la vegetación en la regulación hídrica del Páramo azonal del valle del río Estero, Nariño. Tesis de pregrado. Universidad de Nariño, San Juan de Pasto, Nariño, Colombia.
- Matteucci S.D., Colma A. (1982). Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, Estados Unidos de América. 86 p.
- Matus G., Tothmeresz B. (1990). The effect of grazing on the structure of a sandy grassland. En: Kraulec F., Agnew A., Agnew S., Willems H. (Eds). *Spatial processes in plant communities*. Balogh Scientific Books, La Haya, Holanda. Pp. 23-30.
- Mc Graw J.B. (1987). Seed bank properties of an Appalachian *Sphagnum* bog and model of depth distribution of viable seeds. *Canadian Journal of Botany* 65: 2028-2035.
- Mcnaughton S.J., Banyikwai E., Mcnaughton M.M. (1998). Root biomass and productivity in a grazing ecosystem: The Serengeti. *Ecology* 79: 587-592.
- Meinzer F., Goldstein G. (1985). Some consequences of leaf pubescence in the Andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. *Ecology* 66: 512-520.

- Mena-Vásconez P., Hofstede R. (2006). Los Páramos ecuatorianos. En: Moraes M., Øllgaard B., Kvist L., Borchsenius F., Balslev H. (Eds). *Botánica económica de los Andes centrales*. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. Pp. 91-109.
- Milchunas D.G., Sala O.E., Auenroth W.K. (1988). A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132: 87-106.
- Molano J. (1995). Paisajes de la alta montaña ecuatorial. En: Fundación Ecosistemas Andinos (Ed). *El Páramo, ecosistema de alta montaña*. Serie Montañas Tropoandinas Vol. 1. Bogotá, Colombia. Pp. 15-57.
- Molinillo M. (1992). Pastoreo en ecosistemas de Páramo: estrategias culturales e impacto sobre la vegetación en la cordillera de Mérida, Venezuela. Tesis de maestría. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- Molinillo M., Monasterio M. (1997). Pastorilism in Páramo environments: practiques, forage, and impact on vegetation in the cordillera of Mérida, Venezuela. *Mountain Research and Development* 17: 197-211.
- Monasterio M. (1980). Las formaciones vegetales de los Páramos de Venezuela. En: Monasterio M. (Ed). *Estudios ecológicos en los Páramos andinos*. Ediciones de la Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. Pp. 93-158.
- Monasterio M. (1986). Adaptative strategies of *Espeletia* in the Andean desert Páramo. En: Vuilleumier F., Monasterio M. (Eds). *High altitude tropical biogeography*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido. Pp. 49-80.
- Monasterio M., Lamotte M. (1989). Les populations d'*Espeletia timotensis* dans le Páramo désertique des Andes de Venezuela. *Revue d'Écologie* 44: 301-327.
- Monasterio M., Sarmiento L. (1991). Adaptative radiaton of *Espeletia* in the cold Andean tropics. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 387-391.
- Mora L.E., Sturm H. (1994). Estudios ecológicos del Páramo y del bosque altoandino, cordillera Oriental de Colombia. Colección Jorge Álvarez Lleras 6. Tomo I y II. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Bogotá, Colombia. 715 p.
- Moreira F., Lage P., Clark L. (2008). Flowering in *Chusquea riosaltensis* (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae: Chusqueinae). *The Journal of the American Bamboo Society* 21: 48-52.
- 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: Mora L.E., Sturm H. (Eds). *Estudios ecológicos del Páramo y bosque altoandino. Cordillera Oriental de Colombia. Tomo II*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Bogotá. Colombia. Pp. 562-581.

- Mueller-Dombois D., Ellenberg H. (1974). Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons, Nueva York. 547 p.
- Navie S.C., Cowley R.A., Rogers R.W. (1996). The relationship between distance from water and the soil seed bank in a grazed semi-arid subtropical rangeland. *Australian Journal of Botany* 44: 421-431.
- 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.
- Noy-Meir I., Kaplan D. (2002). Species richness of annual legumes in relation to grazing in Mediterranean vegetation in northern Israel. *Israel Journal of Plant Sciences* 50: S95-S109.
- Olivera M., Cleef A. (2009). Vegetation composition and altitudinal distribution of Andean rain forests in El Angel and Guandera reserves, northern Ecuador. *Phytocoenologia* 39: 175-204.
- Ortiz A.P., Rubio M.A. (1979). Estudio geomorfológico del Páramo y Parque de Chingaza. Trabajo de grado. Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, Colombia.
- Páez V. (2002). Comunidades vegetales de Páramo en un valle quemado y pastoreado (Parque Nacional Natural Chingaza). Trabajo de grado, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Parker T., Kelly V. (1989). Seed banks in California Chaparral and others Mediterranean climate shrublands. En: Leck M.A. et al. (Eds). *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego, Estados Unidos de América. Pp. 231-255.
- Patty L., Halloy S., Hiltbrunner E., Korner C. (2010). Biomass allocation in herbaceous plants under grazing impact in the high semi-arid Andes. *Flora* 205: 695-703.
- Pels B., Verweij P.A. (1992). Burning and grazing in a bunchgrass Páramo ecosystem: vegetation dynamics described by transition models. En: Baslev H., Luteyn J.L. (Eds). *Páramo, an Andean ecosystem under human influence*. Academic Press, Londres, Reino Unido. Pp. 243-263.
- Pickett S.T., White P.S. (1985). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Nueva York. Estados Unidos de América. 472 p.
- Pickett S.T., Collins S.L., Armesto J.J. (1987). Models, mechanisms and pathways of succession. *Botanical Review* 53: 335-371.
- Pickett S.T., Kolasa J., Armesto J.J., Collins S.L. (1995). The concept of ecological disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54: 129-136.

- Pickett S.T., Cadenasso M.L., Meiners S.J. (2009). Ever since Clements: from succession to vegetation dynamics and understanding to intervention. *Applied Vegetation Science* 12: 9-21.
- Pickett S.T., Meiners S.J., Cadenasso M.L. (2011). Domain and propositions of succession theory. En: Scheiner S.M., Willig M.R. (Eds). *Theory of ecology*. University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos de América. Pp. 185-216.
- Pinzón P.A. (1989). Caracterización física de los suelos de los Páramos Chingaza, Neusa y Sumapaz y predicción de la pérdida de suelo. *Suelos Ecuatoriales* 19: 31-40.
- Podwojewski P., Poulénard J. (2000). La degradación de los suelos de los Páramos. En: *Los suelos del Páramo*. Serie Páramo 5. GTP/Abya Yala, Quito, Ecuador. Pp. 27-36.
- Ponge J.F., Andre J., Zackrisson O., Bernier N., Nilsson M.C., Gallet C. (1998). The forest regeneration puzzle. *Bioscience* 48: 523-530.
- Posse G., Anchorrena J., Collantes M.B. (2000). Spatial micro patterns in the steppe of Tierra del Fuego induced by sheep grazing. *Journal of Vegetation Science* 11: 43-50.
- Poulénard J.P., Podwojewski P., Herbillon A.J. (2003). Characteristics of non-allophanic Andosols with hydric properties from the Ecuadorian Páramos. *Geoderma* 117: 267-281.
- Podwojewski P., Poulénard J., Zambrana T., Hofstede R. (2002). Overgrazing effects on vegetation cover and properties of volcanic ash soil in the Páramo of Llangahua and La Esperanza (Tungurahua, Ecuador). *Soil Use and Management* 18: 45-55.
- Premauer M.J., Vargas R.O. (2004). Diversity patterns in grazed and burned vegetation in a humid bamboo Páramo (Chingaza Natural Park, Colombia). *Ecotrópicos* 17: 52-66.
- Quintanilla V. (1996). Alteraciones por el fuego en la cordillera de la costa de Chile mediterráneo antecedentes en un parque nacional. *Pirineos* 147: 97-113.
- Rada F. (1993). Respuesta estomática y asimilación de CO₂ en plantas de distintas formas de vida en ambientes de baja disponibilidad de CO₂ en las altas montañas tropicales. Tesis Doctoral. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- Ramsay P.M. (1992). The Páramo vegetation of Ecuador: the community ecology, dynamics and productivity of tropical grasslands in the Andes. Tesis Doctoral. Universidad de Gales, Bangor, Reino Unido.
- Ramsay P.M., Oxley E.R. (1996). Fire temperatures and post fire plant community dynamics in Ecuadorian grass Páramo. *Vegetatio* 124: 129-144.
- Rangel O. (1989). Características bioecológicas y problemática de manejo de la región paramuna de Colombia. *Revista Suelos Ecuatoriales* 19: 11-18.
- Rangel O. (1991). Vegetación y ambiente en tres gradientes montañosos de Colombia. Tesis Doctoral. Universidad de Amsterdam, Amsterdam, Holanda.

- Rangel O. (1993). Consideraciones sobre la diversidad y la vegetación de alta montaña en Colombia. En: Pabon D.J., Lozano A.J. (Eds). *Memorias del seminario taller sobre alta montaña Colombiana*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Bogotá, Colombia. Pp. 33-60.
- Rangel O., Sturm H. (1994). Consideraciones sobre la vegetación, la productividad neta y la entomofauna asociada en regiones paramunas de la Cordillera Oriental. En: Mora L.E., Sturm H. (Eds). *Estudios ecológicos del Páramo y del bosque altoandino, cordillera oriental de Colombia*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Bogotá, Colombia. Pp. 47-70.
- Rangel O., Lowy P.D., Aguilar M. (1997). La distribución de los tipos de vegetación en las regiones naturales de Colombia. En: Rangel O. (Ed). *La región de vida paramuna. Colombia Diversidad Biótica II*. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá, Colombia. Pp. 383-403.
- Rangel O., Ariza C. (2000). La vegetación del Parque Nacional Natural Chingaza. En: Rangel O. (Ed). *La región de vida paramuna. Colombia Diversidad Biótica III*. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá, Colombia. Pp. 720-753.
- Rangel O. (2000a). La región paramuna y la franja aledaña en Colombia. En: Rangel O. (Ed.) *La región de vida paramuna. Colombia Diversidad Biótica III*. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá, Colombia. Pp. 1-23.
- Rangel O. (2000b). Clima de la región paramuna. En: Rangel O. (Ed). *La región de vida paramuna. Colombia Diversidad Biótica III*. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá, Colombia. Pp. 85-125.
- Rangel O. (2000c). Catálogo florístico de los macizos de Chingaza y Sumapaz. En: Rangel O. (Ed). *La región de vida paramuna. Colombia Diversidad Biótica III*. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá, Colombia. Pp. 563-598.
- Rangel O. (2000d). La diversidad beta: Tipos de vegetación. En: Rangel O. (Ed). *La región de vida paramuna. Colombia Diversidad Biótica III*. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá, Colombia. Pp. 658-719.
- Rey P., Alcántara J.M. (2000). Recruitment dynamics of fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 88: 622-633.
- Rodríguez W., Vargas O. (2002). Estrategias de regeneración posquemada en áreas de vegetación altoandina tipo matorral. *Pérez-Arbelaezia* 13: 9-32.

- Rojas O., Insuasty J., Cárdenas CdlA., Vargas O. (2013). Reubicación de plantas de *Espeletia grandiflora* (Asteraceae) como estrategia para el enriquecimiento de áreas de Páramo alteradas (PNN Chingaza, Colombia). *Revista de Biología Tropical* 61: 363-376.
- Ruess R.W., van Cleve J.Y., Viereck L.A. (1996). Contributions of fine root production and turnover to carbon and nitrogen cycling in taiga forests of the Alaskan interior. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 1326-1336.
- Salamanca S. (1991). The vegetation of the Páramo and its dynamics in the volcanic massif Ruiz-Tolima (Cordillera Central, Colombia). Tesis Doctoral. Universidad de Amsterdam, Amsterdam, Holanda.
- Sánchez R., Rangel C.H. (1990). Estudios ecológicos en la cordillera oriental colombiana V. Análisis fitosociológico de la vegetación de los depósitos turbosos paramunos de los alrededores de Bogotá. *Caldasia* 16: 155-191.
- Sarmiento G. (1986). Ecologically crucial features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier F., Monasterio F.M. (Eds). *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido. Pp. 11-45.
- Sarmiento L., Monasterio M. (1994). Elementos para la interpretación ecológica de un sistema agrícola campesino de los Páramos venezolanos. En: Rabey M. (Ed.). *El Uso tradicional de los recursos naturales en montañas: tradición y transformación*. UNESCO-ORCYT, Montevideo, Uruguay. Pp. 55-77.
- Sarmiento L. (1995). Restauration de la fertilité dans un système agricole à jachère longue des hautes Andes de Venezuela. Tesis Doctoral. Universidad de París XII, París, Francia.
- Schnetter R.G., Lozano C.M., Schnetter H. Cardozo G. (1976). Estudios ecológicos en el Páramo de Cruz Verde, Colombia. I. Ubicación geográfica, factores climáticos y edáficos. *Caldasia* 11: 25-52.
- Schupp E.W. (1995). Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.
- Shaxson F., Barber R. (2005). Optimización de la humedad del suelo para la producción vegetal. El significado de la porosidad del suelo. Boletines de suelos de la FAO, Roma, Italia. 129 p.
- Silva J.F., Trevisán M.C., Estrada C.A., Monasterio M. (2000). Comparative demography of two giant caulescent rosettes (*Espeletia timotensis* and *Espeletia spicata*) from the high tropical Andes. *Global Ecology and Biogeography* 9: 403-413.
- Sklenár P., Ramsay P.M. (2001). Diversity of zonal Páramo plant communities in Ecuador. *Diversity and Distributions* 7: 113-124.

- Smith A.P. (1974). Population dynamics and life form of *Espeletia* in the Venezuelan Andes. Tesis Doctoral. Universidad de Duke, Durham, Estados Unidos de América.
- Smith A.P. (1979). The function of dead leaves in an Andean giant rosette plant. *Biotropica* 11: 43-47.
- Smith A.P. (1981). Growth and population dynamics of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. Smithsonian Contributions to Botany N° 48. Smithsonian Institution, Washington, Estados Unidos de América. 49 p.
- Smith A.P., Young T.P. (1987). Annual tropical alpine plant ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 18: 137-58.
- Smith J.M., Cleef A.M. (1988). Composition and origins of the world's tropical alpine floras. *Journal of Biogeography* 15: 631-645.
- Soderstrom T., Calderón C. (1978). *Chusquea* and *Swallenochloa* (Poaceae: Bambusoideae): generic relationships and new species. *Brittonia* 30: 297-312.
- Sousa W.P. (1984). Intertidal mosaics: patch size, propagule availability, and spatially variable patterns of succession. *Ecology* 65: 1918-1935.
- Southwood T.R.E., Brown V.K., Reader P.M. (1979). The relationships of plants and insect diversities in succession. *Biological Journal of the Linnaean Society* 12: 327-348.
- Sturm H. (1978). Zur Ökologie der andinen Páramoregion. *Biogeographica* 14: 1-121.
- Sturm H., Rangel O. (1985). Ecología de los Páramos andinos: una revisión preliminar integrada. Biblioteca José Jerónimo Triana, 9. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá, Colombia. 292 p.
- Suárez E., Medina G. (2001). Vegetation structure and soil properties in Ecuadorian Páramo grasslands with different histories of burning and grazing. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 33: 158-164.
- Suárez E. (2009). Integridad ecológica frente a salud ecosistémica: reflexiones sobre enfoques de conservación en ecosistemas de Páramo. En: de la Cruz R., Mena P., Morales P., Ortiz G., Ramón S., Rivadeneira E., Suárez J., Terán F., Velásquez C. (Eds). *Gente y ambiente de Páramo: realidades y perspectivas en Ecuador*. Ecociencia-Abya Yala, Quito, Ecuador. Pp. 39-51.
- Taylor A., Zisheng Q. (1993). Structure and dynamics of bamboos in the Wolong natural reserve, China. *American Journal of Botany* 80: 375-384.
- ter Heerdt G.N., Bakker J.P., de Leeuw J. (1991). Seasonal and spatial variation in living and dead plant material in grazed grassland as related to plant species diversity. *Journal of Applied Ecology* 28: 120-127.
- Thompson K. (1987). Seeds and seed banks. *New Phytologist* 106: 23-34.

- Thompson K., Bakker J.P., Bekker R.M. (1998). Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. *Journal of Ecology* 86: 163-169.
- Tol G., Cleef A.M. (1994). Above-ground biomass structure of a *Chusquea tessellata* bamboo Páramo, Chingaza National Park, Cordillera Oriental, Colombia. *Vegetatio* 115: 29-39.
- Trujillo D. (2002). Interacciones entre el frailejón (*Espeletia killipii* Cuatrec), gorgojos (Curculionidae) y el coatí de montaña (*Nasuella olivaceae* Gray) en un gradiente de disturbio. Parque Nacional Natural Chingaza. Trabajo de grado. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Valencia J., Lassaletta L., Velazquez E., Nicolau J., Gómez-Sal A. (2013). Factors controlling compositional changes in a northern Andean Páramo (La Rusia, Colombia). *Biotropica* 45: 18-26.
- van der Hammen T. (1979). Historia y tolerancia de ecosistemas parameros. En: Salgado-Laboriau M.L. (Ed.). *El medio ambiente del Páramo*. Actas del seminario de Mérida. Mérida, Venezuela. Pp. 55-66.
- van der Hammen T. (1988). Late-Tertiary and Pleistocene vegetation history: South America. En: Huntley B., Webb T. III (Eds). *Vegetation history*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holanda. Pp. 307-337.
- van der Hammen T. (1992). Historia, ecología y vegetación. Corporación Colombiana para la Amazonia COA, Fundación FEN y Fondo de Promoción de la Cultura (Eds), Bogotá, Colombia. 411 p.
- van der Hammen T., Hooghiemstra H. (2001). Historia y paleoecología de los bosques montanos andinos neotropicales. En: Kapelle M., Brown A. (Eds). *Bosques nublados del neotrópico. Costa Rica*. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Heredia, Costa Rica. Pp. 63-84.
- van der Hammen T. (2002). Diagnóstico de cambio global y conservación. En: Conservación Internacional y Ministerio de Ambiente (Eds). *Congreso Mundial de Páramos*. Paipa, Colombia. Pp. 60-71.
- van der Maarel E. 1976. On the establishment of plant community boundaries. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 89: 415-443.
- van der Maarel E. (1988). Vegetation dynamics: pattern in time and space. *Vegetatio* 77: 7-19.
- van der Maarel E., Titlyanova A. (1989). Above-ground and below-ground biomass in steppes under different grazing conditions. *Oikos* 56: 364-370.

- Vareschi V. (1953). Sobre las superficies de asimilación de sociedades vegetales de cordilleras tropicales y extratropicales. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 14: 121-173.
- Vargas O., Zuluaga S. (1985). La vegetación del Páramo de Monserrate. En: Sturm H., Rangel O. (Eds). *Ecología de los Páramos andinos una revisión preliminar integrada*. Biblioteca José Jerónimo Triana, 9. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá, Colombia. Pp. 33-50.
- Vargas O., Rivera D. (1990). El Páramo, un ecosistema frágil. En: *Cuadernos de agroindustria y economía rural*. Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia. Pp. 145-163.
- Vargas O. (1997). Un modelo de sucesión-regeneración de los Páramos después de las quemadas. *Caldasia* 19: 331-345.
- Vargas O. (2002). Disturbios, patrones sucesionales y grupos funcionales de especies en la interpretación de matrices de paisaje en los Páramos. *Pérez-Arbelaezia* 13: 73-89.
- Vargas O., Premauer J., Cárdenas CdlA. (2002). Efecto del pastoreo sobre la estructura de la vegetación en un Páramo húmedo de Colombia. *Ecotrópicos* 15: 35-50.
- Vargas O., Premauer J., Zalamea M., Cárdenas CdlA. (2003). El pastoreo de ganado y su impacto en los ecosistemas naturales. El caso de los Páramos andinos. *Pérez-Arbelaezia* 14: 149-180.
- Vargas O., Pedraza P. (2004). Parque Nacional Natural Chingaza. Universidad Nacional de Colombia, Colciencias, Unidad de Parques Nacionales, Acueducto de Bogotá. Gente Nueva Editorial Impresores, Bogotá, Colombia. 197 p.
- Veblen T.T., Schlegel F., Escobar B. (1980). Dry matter production of two species of bamboo (*Chusquea culeou* and *Chusquea tenuiflora*) in south-central Chile. *Journal of Ecology* 68: 397-404.
- Verweij P.A., Budde P.E. (1992). Burning and grazing gradients in Páramo vegetation. Initial ordination analyses. En: Balslev H., Luteyn J.L. (Eds). *Páramo, an Andean ecosystem under human influence*. Academic Press, Londres, Reino Unido. Pp. 177-196.
- Verweij P.A., Kok. (1992). Effects of fire and grazing on *Espeletia hartwegiana* populations. En: Balslev H., Luteyn J.L. (Eds). *Páramo, an Andean ecosystem under human influence*. Academic Press, Londres, Reino Unido. Pp. 215-229.
- Verweij P.A. 1995. Spatial and temporal modelling of vegetation patterns. Burning and grazing in the Páramo Los Nevados National Park, Colombia. Tesis Doctoral. Universidad de Amsterdam, Amsterdam, Holanda.
- Verweij P.A., Kok K. (1995). Effects of fire and grazing on plant populations. En: Verweij P.A. (Ed). *Spatial and temporal modeling of vegetation patterns. Burning and grazing in the Páramo Los Nevados National Park, Colombia*. Itc, Holanda. Pp. 97-126.

- Verweij P.A., Schmidt A.M. (1995). Extensive livestock production in the Páramo. En: Verweij P.A. (Ed). *Spatial and temporal modeling of vegetation patterns. Burning and grazing in the Páramo Los Nevados National Park, Colombia*. Itc, Holanda. Pp. 83-96.
- Villiers T.A. (1975). Dormancy and the survival of plants. Edward Arnold Press, Londres, Reino Unido.
- Vleeshouwers I.M., Bouwmeester H.J., Karsen C.M. (1995). Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology* 83: 1031-1037.
- Vogl R.J. (1974). Effects of fire on grasslands. En: Kozlowsky T., Ahlgreen C. (Eds). *Fire and ecosystems*. Academic Press, Nueva York, Estados Unidos de América. Pp. 139-144.
- Whelan R. (1995). The ecology of fire. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. 346 p.
- Whittaker R.H. (1970). Communities and ecosystems. Macmillan, Nueva York, Estados Unidos de América. 162 p.
- Willems J.H., Huijsmans K.G. (1994). Vertical seed dispersal by earthworms: a quantitative approach. *Ecography* 17: 124-130.
- Williamson G.B., Schatz G.E., Alvarado A., Redhead C.S., Stam A.C., Sterner R.W. (1986). Effects of repeated fires on tropical Páramo vegetation. *Tropical Ecology* 27: 62-69.
- Wootton J.T. (1998). Effects of disturbance on species diversity: a multitrophic perspective. *American Naturalist* 152: 803-825.
- Zeng X. (2001). Global vegetation root distribution for land modeling. *Journal of Hydrometeorology* 2: 525-530.
- Zuluaga S.R. (2002). Estructura de dos comunidades de frailejón *Espeletia grandiflora* Kunth y *Espeletia Killipii* Cuatrec. en laderas y valles de la quebrada de piedras gordas, Parque Nacional Natural Chingaza. Tesis de maestría. Universidad nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.

ANEXOS

Anexo 1. Listado total de especies encontradas en la vegetación en pie en el valle del Río Tunjo.

Especie	Especie	Especie
1 <i>Acaena elongata</i> L.	28 <i>Calamagrostis planifolia</i> (Kunth) Trin. ex Steud.	55 <i>Epilobium denticulatum</i> Ruiz & Pav
2 <i>Achyrocline vargasiana</i> DC.	29 <i>Calamagrostis</i> sp	56 <i>Eryngium humile</i> Cav.
3 <i>Ageratina gracilis</i> (Kunth) R.M. King & H. Rob.	30 <i>Campylopus</i> sp Brid.	57 <i>Espeletia grandiflora</i> Bonpl.
4 <i>Agrostis boyacensis</i> Swallen & García-Barr.	31 <i>Cardamine</i> (sp) L.	58 <i>Espeletia killipii</i> Cuatrec.
5 <i>Agrostis foliata</i> Hook. f.	32 <i>Carex</i> sp L.	59 <i>Espeletia</i> sp Mutis ex Humboldt & Bonpland
6 <i>Agrostis trichodes</i> (Kunth) Roem. & Schult.	33 <i>Carex peucophila</i> T. Holm	60 <i>Festuca</i> sp L.
7 <i>Altensteinia colombiana</i> (Schltr.) Garay	34 <i>Carex</i> sp1	61 <i>Fleischmannia</i> Sch. Bip.
8 <i>Anthoxantum odoratum</i> L.	35 <i>Carex pygmaea</i> Boeck	62 <i>Frullania</i> sp Dumort
9 <i>Aragoa abietina</i> Kunth	36 <i>Caryophyllaceae</i> sp1	63 <i>Galium</i> sp L.
10 <i>Arcytophyllum muticum</i> (Wedd.) Standl.	37 <i>Caryophyllaceae</i> sp2	64 <i>Gamochaeta</i> sp Wedd.
11 <i>Arcytophyllum nitidum</i>	38 <i>Castratella piloselloides</i> Naudin	65 <i>Gamochaeta</i> sp1
12 <i>Arenaria</i> (sp) L.	39 <i>Cerastium imbricatum</i> Kunth	66 <i>Gamochaeta</i> sp2
13 Asteracea sp1	40 <i>Cerastium</i> sp L.	67 <i>Gentianella corymbosa</i> (Kunth) Wea & Rued
14 Asteraceae sp2	41 <i>Chusquea tessellata</i> Munro	68 <i>Geranium multiceps</i> Turcz.
15 Asteraceae sp3	42 <i>Cladonia</i> sp. Browne	69 <i>Geranium santanderiense</i> R. Knuth
16 Asteraceae sp4	43 <i>Conyza</i> sp Neck.	70 <i>Geranium sibbaldioides</i> Benth.
17 Asteraceae sp5	44 <i>Cortaderia</i> sp Stapf	71 <i>Gnaphalium</i> sp L.
18 <i>Azorella</i> sp Lam.	45 <i>Cotula mexicana</i>	72 <i>Grammitis moniliformis</i> (Lag. ex Sw.) Proctor
19 <i>Baccharis</i> sp L.	46 <i>Crassula venezuelensis</i>	73 <i>Halenia adpressa</i> C.K. Allen
20 <i>Baccharis tricuneata</i> (L. f.) Pers.	47 <i>Cyperaceae</i> sp3	74 <i>Halenia asclepiadea</i> (Kunth) G. Don
21 <i>Bartsia santolinifolia</i> (Kunth) Benth.	48 Dicotiledoneas sin identificar	75 <i>Hieracium avilae</i> Kunth
22 <i>Bartsia</i> sp L.	49 <i>Diplostephium phyllicoides</i> (Kunth) Wedd.	76 <i>hydrocotyle bonplandii</i> A. Rich
23 <i>Bidens triplinervia</i> Kunth	50 <i>Drymaria Willd.</i> ex Schult.	77 <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L. f.
24 <i>Blechnum loxense</i> (Kunth) Hook. ex Salomon	51 <i>Eccremis coarctata</i>	78 <i>Hypericum goyanesii</i> Cuatrec.
25 <i>Breutelia</i> sp (Bruch & Schimp.) Schimp.	52 <i>Elaphoglossum</i> Schott ex J. Sm.	79 <i>Hypericum juniperinum</i> Kunth
26 <i>Bryum</i> sp Hedw.	53 <i>Eleocharis acicularis</i> Roem & Schult	80 <i>Hypericum</i> sp1 L.
27 <i>Calamagrostis effusa</i> (Kunth) Steud.	54 <i>Eleocharis stenocarpa</i> Svenson	81 <i>Hypericum</i> sp2 L.

Anexo 1. Continuación.

Espece	Espece	Espece
82 <i>Hypochaeris radicata</i> L.	107 <i>Nertera granadensis</i> (Mutis ex L. f.) Druce	132 <i>Relbunium hypocarpium</i> (L.) Hemsl.
83 <i>Hypochaeris sessiliflora</i> Kunth	108 <i>Niphogeton glaucescens</i> (Kunth) J.F. Macbr.	133 <i>Rhynchospora macrochaeta</i> Steud. ex Boec
84 <i>Isolepis</i> sp R. Br.	109 <i>Niphogeton Schtdl.</i>	134 <i>Rhynchospora</i> sp Vahl
85 <i>Juncaceae</i> sp1	110 <i>Oreobolus obtusangulus</i> Gaudich.	135 <i>Rhynchospora</i> sp 1
86 <i>Juncaceae</i> sp2	111 <i>Oreobolus goeppingeri</i> Suess.	136 <i>Rhynchospora</i> sp2
87 <i>Juncus bufonius</i> L.	112 <i>Oreobolus</i> sp R. Br.	137 <i>Rumex acetosella</i> L.
88 <i>Juncus</i> sp L.	113 <i>Oritrophium peruvianum</i> (Lam.) Cuatrec.	138 <i>Scrophulariaceae</i> Juss.
89 <i>Lachemilla aphanoides</i> (Mutis ex L. f.) Rothm.	114 <i>Oropogon</i> sp Th. Fr.	139 <i>Senecio formosus</i> Kunth
90 <i>Lachemilla galioides</i> (Benth.) Rothm.	115 <i>Paepalanthus dendroides</i> Kunth	140 <i>Senecio subbruncinnatus</i> Greenm.
91 <i>Lachemilla hispidula</i> (L.M. Perry) Rothm.	116 <i>Paepalanthus karstenii</i> Ruhland	141 <i>Sibthorpia repens</i> (L.) Kuntze
92 <i>Lachemilla moritziana</i> Dammer	117 <i>Paepalanthus lodiculoides</i> Moldenke	142 <i>Sigesbeckia jorullensis</i> Kunth
93 <i>Lachemilla orbiculata</i> (Ruiz & Pav.) Rydb.	118 <i>Paepalanthus</i> sp Mart.	143 <i>Sisyrinchium</i> sp L.
94 <i>Lachemilla</i> sp1	119 <i>Paspalum bonplandianum</i> Flügge	144 <i>Sphagnum</i> sp L.
95 <i>Lachemilla</i> sp2	120 <i>Pentacalia vaccinioides</i> (Kunth) Cuatrec.	145 <i>Stachys cf eliptica</i> Kunth
96 <i>Laestadia muscicola</i> Wedd.	121 <i>Pernettya prostrata</i> (Cav.) DC.	146 <i>Stachys</i> sp L.
97 <i>Lourteigia</i> R.M. King & H. Rob.	122 <i>Pilea</i> sp Lindley	147 Suelo desnudo
98 <i>Lupinus</i> sp L.	123 <i>Plagiocheilus solivaeformis</i> DC.	148 <i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.
99 <i>Luzula racemosa</i> .	124 <i>Plantago</i> sp L.	149 <i>Thuidium</i> Bruch & Schimp.
100 <i>Luzula</i> sp DC.	125 <i>Poa annua</i> L.	150 <i>Crassula peduncularis</i> F. Meigen
101 <i>Lycopodium jussiaei</i> Desv. ex Poir.	126 <i>Poaceae</i> sp 2	151 <i>Trifolium repens</i> L.
102 <i>Lycopodium</i> sp	127 <i>Poaceae</i> sp1	152 <i>Trifolium</i> sp L.
103 <i>Miconia chionophila</i>	128 <i>Poaceae</i> sp3	153 <i>Valeriana</i> sp L.
104 <i>Miconia</i> sp Ruiz & Pav.	129 <i>Puya goudotiana</i> Mez	154 <i>Veronica persica</i> Poir.
105 monocotiledoneas sin identificar	130 <i>Puya</i> sp Molina	155 <i>Werneria pygmaea</i> Gillies ex Hook. & Arn
106 <i>Muehlenbergia fastigiata</i> Henrard	131 <i>Ranunculus nubigenus</i> Kunth ex DC.	156 <i>Xenophyllum humile</i> Kunth

Anexo 2. Promedio de densidad de semillas en el banco de semillas para tres zonas y dos profundidades en el valle del Río Tunjo. Los SE de los promedios no se dan por claridad. La densidad se da en semillas/m². El código de especie es el mismo que el del Anexo 1.

Cod.	Especie	Sitio alto (S1)		Sitio medio (S3)		Sitio bajo (S5)	
		0-5 cm	5-10 cm	0-5 cm	5-10 cm	0-5 cm	5-10 cm
14	Asteraceae sp2			32,7	12,7		
15	Asteraceae sp3	11,7	8,8				
16	Asteraceae sp4	20,0					
17	Asteraceae sp5					25,5	
18	<i>Azorella</i> sp	3,2		94,0			
22	<i>Bartsia</i> sp	1.649,0	97,6	443,2	12,7		
27	<i>Calamagrostis effusa</i>	7,5					
33	<i>Carex peucophyla</i>	2.323,0	1.095,0	859,4	557,0	17,0	
34	<i>Carex</i> sp1	159,8	43,0	41,9	26,0	186,7	
35	<i>Carex pygmaea</i>	1.070,0	1.044,0	322,3	180,0	10,6	
36	Caryophyllaceae sp 1					8.042,0	1.970,0
39	<i>Cerastium imbricatum</i>					72,1	8,5
45	<i>Cotula mexicana</i>					725,7	12,7
45	<i>Crassula paludosa</i>	11,7				5,2	
48	Dicotiledoneas sin indentificar		29,7		25,5	36,1	21,2
54	<i>Eleocharis stenocarpa</i>			282,5		1.613,0	428,6
59	<i>Espeletia</i> sp	14,3	2,3	7,1	1,3		
63	<i>Galium</i> sp					5,2	4,2
63	<i>Galium</i> sp					63,7	118,8
65	<i>Gamochaeta</i> sp1	49,4	12,7	62,7	20,1	819,4	42,4
66	<i>Gamochaeta</i> sp2			28,5			
67	<i>Gentianella corymbosa</i>	366,2	25,2				
70	<i>Geranium sibbaldioides</i>					534,7	174,0
74	<i>Halenia asclepiadea</i>	70,4	9,5		4,2	80,6	
76	<i>Hydrocotyle bonplandii</i>	7,5				666,3	161,3
80	<i>Hypericum</i> sp1	550,2	67,9	37,0		5,2	
84	<i>Isolepis</i> sp					2.084,0	1.952,0
85	Juncaceae sp1					275,9	104,6
86	Juncaceae sp2					174,0	165,5
94	<i>Lachemilla</i> sp 1	23,5				2.704,0	8,5
95	<i>Lachemilla</i> sp2		13,7	64,6		7.482,0	432,9
96	<i>Laestadia muscicola</i>	11,7	27,5			191,0	
99	<i>Luzula denticulata</i>			55,5		55,2	8,5
105	monocotiledoneas (sin id.)	103,7	38,2	246,4	31,8	1.322,0	8.032,0
106	<i>Muehlenbergia fastigiata</i>					1.233,0	280,3
107	<i>Nertera granadensis</i>					36,0	
110	<i>Oreobolus goeppingeri</i>	57,9	9,5	327,0	19,0		
118	<i>Paepalantus</i> sp	940,6	1.125,0	475,4	180,0		
119	<i>Paspalum bonplandianum</i>					543,2	63,7
121	<i>Pernettya prostrata</i>	7,5	13,7	22,7			
122	<i>Pilea</i> sp					48,2	
127	Poaceae sp1	779,4	110,0	482,0	61,0	93,4	34,0
126	Poaceae sp 2	243,1	19,0		7,4	21,2	25,5
128	Poaceae sp3		13,7	38,7		1.592,0	199,5
130	<i>Puya</i> sp		127,0				
131	<i>Ranunculus nubigenus</i>					3.535,0	772,4
134	<i>Rhynchospora</i> sp	7,5		270,3	225,7	2.661,0	1.710,0
141	<i>Sibthorpia repens.</i>	516,3				370,4	343,8
142	<i>Siegesbeckia jorullensis</i>					42,4	127,3
145	<i>Stachys cf eliptica</i>					46,7	206,5
150	<i>Werneria pygmaea</i>					1.719,0	34,0
	Total	9.005,1	3.933,0	4.193,9	1.364,4	39.138,6	17.442,7

Anexo 3. Composición florística y porcentaje de cobertura de la comunidad de pajonal sin y con perturbación durante cuatro años y tres estratos (A = arbustivo, H = herbáceo, R = rasante).

Especies	Pajonal sin perturbación												Pajonal con perturbación											
	2008			2009			2010			2011			2008			2009			2010			2011		
	A	H	R	A	H	R	A	H	R	A	H	R	A	H	R	A	H	R	A	H	R	A	H	R
<i>Acaena elongata</i>														0,7		2,7			4,5				1,3	
<i>Achyrocline vargasiana</i>														0,2		0,3	0,3		1,9					
<i>Ageratina gracilis</i>														0,3		0,3		0,3						
<i>Agrostis boyacensis</i>	3,7			4,3			2,4	2		2,4	0,3			8,1	4,8	8	1,4	1,4	4,7		1,1	3,2		
<i>Agrostis foliata</i>														2,5	3,1	3,7	5,8	6,9	7,3		6,7	2,2		
<i>Agrostis trichodes</i>														0,5	1,3	1,3	3	0,3	2,9			2,9		
<i>Altensteinia colombiana</i>				0,3			0,8																	
<i>Anthoxantum odoratum</i>														28	12	22	26	32	15		23	21		
<i>Aragoa abietina</i>	0,4	0,3		0,3	0,6		0,3			0,3	0,3													
<i>Arcytophyllum muticum</i>	3,5			4,6			5			4,5				0,5	0,4	1,3	0,4	1			0,8	0,7		
<i>Azorella sp</i>			0,1			0,7																		
<i>Bacharis sp</i>	1,2			2	0,1		2	0,3		2,3	0,1													
<i>Bacharis tricuneata</i>	0,3			0,6																				
<i>Bartsia santolinifolia</i>	0,1			0,9	0,1		0,3			0,3	0,3													
<i>Bartsia sp</i>	0,9			0,8																				
<i>Bidens triplinervia</i>	0,2			0,8			0,6	0,1			0,3													
<i>Blechnum loxense</i>			0,1			0,3	0,6				0,3													
<i>Calamagrostis effusa</i>	23			35			38			34	1,9			3,6	3,6	4,7	5,6	1	3,8		5,5	3,9		
<i>Calamagrostis planifolia</i>	5	1,3		7,4	1,7		1	1,8		8	4,2			0,8	2,4	0,4	7,8	1,4	0,3		0,8	0,1		
<i>Carex sp</i>	8,4			9,7			9,7			9,3	1,9													
<i>Carex peucophyla</i>	0,1																							
<i>Carex pygmaea</i>	8,9			9,8			7,2			8,8														
<i>Castratella piloselloides</i>	0,6				0,5			0,1						0,6					0,3					
<i>Cerastium sp</i>	0,7			0,8	0,5		0,3	0,3																
<i>Coniza sp</i>														0,1					0,3					
<i>Cortadeira sp</i>	2,6			2,8			4,2			4,3	0,3													
<i>Diplostegium phyllicoides</i>	3,6			5,2			5,3			2,5				0,1										
<i>Espeletia grandiflora</i>	25			26			27	0,5	27	0,5	1	0,5	1,3	0,5	1,5	0,5	0,4	1,5		0,3				
<i>Festuca sp</i>														3	2,2	4	3	3,8	7,4		4,5	8,4		
<i>Galium sp</i>	0,4	0,3		1,2	1,4		0,3	0,1																
<i>Gentianella corymbosa</i>	0,1	0,3		0,3			0,4			0,4	0,1													
<i>Geranium multiceps</i>			0,5			0,5			1		0,4			0,8					0,5			0,3		
<i>Geranium santanderensis</i>			0,5					0,6			0,8													
<i>Geranium sibbaldioides</i>						0,8								0,3								0,1		
<i>Halenia adpressa</i>						0,1					0,3													
<i>Hypericum juniperum</i>	0,8			1			1,3			1,3														
<i>Hypericum sp1</i>	0,1	0,5		0,5	0,6		0,5	1			1,3													

Anexo 3. Continuación.

Especies	Pajonal sin perturbación									Pajonal con perturbación														
	2008			2009			2010			2011			2008			2009			2010			2011		
	A	H	R	A	H	R	A	H	R	A	H	R	A	H	R	A	H	R	A	H	R	A	H	R
<i>Juncus bufonius</i>													0,8	0,6			2			2,3				2,3
<i>Juncus sp</i>													1,3	0,8		0,5	1,3		0,8	0,8			0,9	0,8
<i>Lachemilla aphanoides</i>																								
<i>Lachemilla galioides</i>													0,5	4,7		2,7	6,7		0,3	8,5				8,7
<i>Lachemilla moritziana</i>														0,8										
<i>Lachemilla orbiculata</i>														6,6										0,4
<i>Lupinus sp</i>													0,3							0,5				0,8
<i>Luzula racemosa</i>													0,8											
<i>Miconia nivalis</i>													0,1		0,3				0,3	0,5				
<i>Niphogeton glaucescens</i>	0,7												0,1		0,5			0,5	0,8		0,8	0,7		
<i>Paspalum bomplandianum</i>													6,7	6,4		8,3	3,6		8,7	9,5		1,4	1,9	
<i>Pentacalia vaccinioides</i>	0,6				0,1			0,8			1													
<i>Pernettya prostrata</i>											0,1													
<i>Poa annua</i>											0,7		17	11		17	5,3		9	5,9		8,3	5	
<i>Puya goudotiana</i>	0,4				0,5	0,3		1,5	0,8		1,5	0,8												
<i>Puya sp</i>		0,8			1,8			2,5			1,9													
<i>Rhynchospora sp2</i>	3,5				4,4			4,9	0,8		5,4	3,8												
<i>Rumex acetosella</i>														5,2		2,5			7,8					3,8
<i>Senecio formosus</i>	2,4				1,7			0,5																
<i>Senecio subruncinnatus</i>	0,4				0,3						0,3													
<i>Sigesbeckia jorullensis</i>											0,5													
<i>Sphagnum sp</i>		7,8			6,8			0,9			11													
<i>Suelo desnudo</i>	2,8	24			2,6			20			11			0,5										
<i>Taraxacum officinalis</i>													0,3	0,3		0,5			2,8					0,3
<i>Trifolium repens</i>														7,1		2,6			3,5					3,8
<i>Trifolium sp</i>								2,8			0,6													
<i>Valeriana sp</i>	0,5							0,8																
<i>Veronica persica</i>											0,5													

Anexo 4. Composición florística y porcentaje de cobertura de la comunidad de chuscal sin y con perturbación durante cuatro años y tres estratos (A = arbustivo, H = herbáceo, R = rasante).

Especies	Chuscal sin perturbación												Chuscal con perturbación											
	2008			2009			2010			2011			2008			2009			2010			2011		
	A	H	R	A	H	R	A	H	R	A	H	R	A	H	R	A	H	R	A	H	R	A	H	R
<i>Acaena elongata</i>														0,3		0,9			1,7				1,5	
<i>Agrostis foliata</i>														0,1	0,6	0,6		1	0,3		1,1	0,7		
<i>Agrostis trichodes</i>														0,3		0,9			2,2				1,9	
<i>Altensteinia colombiana</i>	1,3													0,3										
<i>Aragoa abietina</i>														0,3		0,4			0,8				0,6	
<i>Arcytophyllum muticum</i>	6,8			6,6	3,3		14	3,7		14	3,8													
<i>Arenaria sp</i>	0,3																							
<i>Baccharis sp</i>														0,3		0,4								
<i>Baccharis tricuneata</i>														0,1		0,4			0,6				0,5	
<i>Bidens triplinervia</i>	0,6			1,5																				
<i>Blechnum loxense</i>	0,8				1,2		1,5	1		1,5	1,3			0,3		0,8								
<i>Breutelia sp</i>		7		1,8	2,9		2	1,8		1,6	2													
<i>Bryum sp</i>		7,9		1,8	5,9			4,9			5,3													
<i>Calamagrostis effusa</i>	1,7			2,8			3			1,2				6,3		6,2		1,3				11		
<i>Calamagrostis planifolia</i>														3,6		5,5		6,5				6,6		
<i>Campylopus sp</i>		27			23			22			27				0,2	0,3	0,1							
<i>Carex peucophyla</i>														1,7		3		5,3				3		
<i>Carex pygmaea</i>	0,8			1,1	0,4		1,8			0,5	1,3													
<i>Castratella piloselloides</i>														0,6										
<i>Chusquea tessellata</i>	24			37			37			38				14		2,4		15				15		
<i>Cladonia sp</i>		0,4			0,3																			
<i>Cortaderia sp</i>														1,5		4,5		6,2				7,2		
<i>Cotula mexicana</i>		0,2			0,6		1,4			1,5				0,9		0,4		0,7				0,8		
<i>Diplostephium phyllicoides</i>														0,2		0,3		0,4				0,4		
<i>Drymaria sp</i>														0,6										
<i>Elaphoglossum sp</i>			0,3		0,2		0,2			0,4					0,3		1,2							
<i>Espeletia killipii</i>	16			12			20			20				8,8		6,1		8				8		
<i>Festuca sp</i>	8,3			7,9			6,2			9,8				0,3		2		2,2				2,2		
<i>fleischmania sp</i>	0,8			1,7			1,7			1,8														
<i>Frullania sp</i>		0,2			0,4			1			1,8													
<i>Galium sp</i>	0,5			1,7										0,6	0,1									
<i>Gamochoeta sp</i>														2,5	1,4	0,5	1,2	1,4	1		1,6	1		
<i>Geranium multiceps</i>	0,2	0,8		0,3	0,7		0,8	0,7		1,4				0,3										
<i>Geranium santanderensis</i>														0,3		0,5		0,3				0,8		
<i>Geranium sibbaldioides</i>	0,8	0,8			0,8		0,8							0,6				0,6				0,3		
<i>Gnaphalium sp</i>														5,3		2,5		1,8				3,8		
<i>Grammitis moliniformis</i>														0,6										
<i>Halenia adpressa</i>	0,8													0,6		0,2		0,3				0,3		
<i>Halenia asclepiadea</i>	0,3			0,3										0,7	0,5	1		0,5						
<i>Hieracium avilea</i>														0,9		0,3								
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>		0,8			1,7						0,8													

Anexo 4. Continuación.

Especies	Chuscal sin perturbación												Chuscal con perturbación											
	2008			2009			2010			2011			2008			2009			2010			2011		
	A	H	R	A	H	R	A	H	R	A	H	R	A	H	R	A	H	R	A	H	R	A	H	R
<i>Hydrocotyle bonplandii</i>			0,1			0,3			0,3															
<i>Hypericum goyanesis</i>													0,6			1,8			1,6			1,7		
<i>Hypericum juniperum</i>													0,3			0,5			0,6			0,8		
<i>Hypochoeris radicata</i>													0,1			0,3			0,9			0,8		
<i>Hypochoeris sessiliflora</i>			0,1			0,3			0,3															
<i>Isolepis sp</i>															0,3						0,3			
<i>Juncus bufonius</i>	0,4	0,1		0,7	0,3		1	1		1	1,2													
<i>Lachemilla aphanoides</i>													5,9			9,2			1,3			5,2		
<i>Lachemilla galioides</i>													7,6			13			11			8,4		
<i>Lachemilla hispidula</i>													1,8			4,2			6,8			11		
<i>Lachemilla orbiculata</i>													13			14			1,6			18		
<i>Laestadia muscicola</i>	0,3	0,2		0,5	0,5				1,3			1,3												
<i>Lupinus sp</i>													0,5			1,6			1,6			1,6		
<i>Luzula sp</i>	0,3												0,5											
<i>Lycopodium jussiae</i>	0,6	0,8					0,3	0,3				0,3												
<i>Lycopodium sp</i>		0,5																						
<i>Miconia nivalis</i>													0,1	0,1		0,4			0,6			0,4		
<i>Niphogeton glaucescens</i>	0,3																							
<i>Niphogeton sp</i>													0,4			0,7			1,1					1,3
<i>Oreobolus goeppingeri</i>	0,8	0,8			1,9			2,3				2,9												
<i>Oritrophyum peruvianum</i>	0,2			0,8			0,3			0,3			0,1	0,1										
<i>Paepalanthus dendroides</i>															0,6		0,8		0,6			0,8		
<i>Paepalanthus karstenii</i>		0,4			0,3			0,5			1,5				0,3		0,3		0,4			0,8		
<i>Paepalanthus lodiculoides</i>															0,3		0,5		0,5			0,5		
<i>Paspalum bomplandianum</i>	3,6			5,2	2,7		4	1,3		5,2	1,4		0,1	0,4		0,5	1,2		1	1,5		1,1	2	
<i>Pernettya prostrata</i>	0,3	0,8		1,4	0,3		1,5	1		1,5	1		0,2			0,3								
<i>Plagiocheilus solivaeformis</i>	0,4	0,1		0,7	0,3		1,5	1,1		0,8														
<i>Poa annua</i>													3			4,4			5,7			5,8		
<i>Puya goudotiana</i>	1,5	0,8			2,4		3,5	0,3		3,6														
<i>Puya sp</i>	0,3			0,6			0,8			0,8					0,5		0,1		0,3			0,3		
<i>Relbunium hipocarpium</i>		0,5			0,5			0,9																
<i>Rumex acetosella</i>															2,9		5,8		7,2			7,7		
<i>Scrophulariaceae ind</i>															0,2									
<i>Sibthorpia repens</i>	0,3							0,8							0,2									
<i>Sigesbeckia jorullensis</i>	2,6	0,5		3,7			2,8			0,3														
<i>Sphagnum sp</i>		16			7,2			8,9			7,5				5,3		2,8		1,4			2		
<i>Suelo desnudo</i>		13			4,9			2,3			1,8				1,1				1,2					
<i>Taraxacum officinalis</i>													0,4	0,1		0,7	0,8		0,9					0,3
<i>Thuidium sp</i>		0,8			1,4			0,3			0,3													
<i>Trifolium repens</i>															3,3		5,9		6,7			8,4		
<i>Trifolium sp</i>															1,6		4,3		5,6			1,9		
<i>Werneria sp</i>		0,4			0,2																			

Anexo 5. Presencia de especies en el censo inicial (I) y censo final (T) en parcelas control y con tratamiento de corte de la vegetación y remoción de suelo (CR) para comunidades de pajonal y chuscal con y sin perturbación.

Especies	Chuscal								Pajonal							
	con perturbación				sin perturbación				con perturbación				sin perturbación			
	CR		Control		CR		Control		CR		Control		CR		CR	
I	F	I	F	I	F	I	F	I	F	I	F	I	F	I	F	
<i>Acaena elongata</i>		X								X	X					
<i>Achyrocline vargasiana</i>										X						
<i>Ageratina gracilis</i>										X	X		X			
<i>Agrostis boyacensis</i>										X	X		X			
<i>Agrostis foliata</i>	X	X								X	X					
<i>Agrostis trichodes</i>	X	X								X	X					
<i>Altensteinia colombiana</i>	X				X	X						X	X			
<i>Anthoxantum odoratum</i>		X								X	X					
<i>Aragoa abietina</i>	X					X				X			X	X		
<i>Arcytophyllum muticum</i>					X	X				X	X		X	X		
<i>Arenaria sp</i>		X														
<i>Azorella sp</i>										X						
<i>Bacharis sp</i>	X					X				X			X	X		
<i>Bacharis tricuneata</i>	X									X			X			
<i>Bartsia santolinifolia</i>										X			X	X		
<i>Bartsia sp</i>											X		X			
<i>Bidens triplinervia</i>					X	X				X			X			
<i>Blechnum loxense</i>	X	X			X	X				X			X	X		
<i>Breutelia sp</i>					X	X				X						
<i>Bryum sp</i>		X			X	X	X	X		X	X	X		X		
<i>Calamagrostis effusa</i>	X	X	X	X	X	X				X	X		X	X	X	
<i>Calamagrostis planifolia</i>	X	X	X	X						X			X		X	
<i>Campylopus sp</i>	X				X	X	X	X		X			X	X		
<i>Cardamine sp</i>										X						
<i>Carex sp</i>		X											X		X	
<i>Carex peucophyla</i>	X	X		X		X				X			X			
<i>Carex pygmaea</i>		X			X					X			X			
<i>Castratella piloselloides</i>	X									X	X		X			
<i>Cerastium sp</i>		X														
<i>Chusquea tesellata</i>				X	X	X	X	X								
<i>Cladonia sp</i>					X	X				X	X	X		X		
<i>Coniza sp</i>		X								X	X					
<i>Cortaderia sp</i>	X	X	X							X			X		X	
<i>Cotula mexicana</i>	X	X			X						X					
<i>Diplostephium phyllicoides</i>	X									X			X	X		
<i>Drymaria sp</i>	X															
<i>Elaphoglossum sp</i>					X											

Anexo 5. Continuación.

Especies	Chuscal								Pajonal							
	con perturbación				sin perturbación				con perturbación				sin perturbación			
	CR		Control		CR		Control		CR		Control		CR		Control	
I	F	I	F	I	F	I	F	I	F	I	F	I	F	I	F	
<i>Eleocharis stenocarpa</i>										X						
<i>Eryngium humile</i>		X			X					X				X		
<i>Espeletia killipii</i>	X				X		X	X								
<i>Espeletia grandiflora</i>										X			X	X	X	
<i>Festuca sp</i>					X					X				X		
<i>fleischmania sp</i>					X					X						
<i>Frullania sp</i>					X	X										
<i>Galium sp</i>	X	X			X	X				X			X			
<i>Gamochoeta sp</i>	X	X								X						
<i>Gentianella corymbosa</i>													X	X		
<i>Geranium multiceps</i>	X				X					X	X		X	X		
<i>Geranium santanderensis</i>	X		X							X			X	X		
<i>Geranium sibbaldioides</i>	X	X			X					X			X			
<i>Gnaphalium sp</i>	X			X		X				X						
<i>Gramitis moliniformis</i>	X															
<i>Halenia adpressa</i>	X	X			X								X	X		
<i>Halenia asclepiadea</i>	X					X							X	X		
<i>Hieracium avilae</i>	X													X		
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>					X											
<i>Hydrocotyle bonplandii</i>										X						
<i>Hypericum goyanesis</i>	X													X		
<i>Hypericum juniperum</i>	X												X	X	X	
<i>Hypericum sp1</i>										X			X	X		
<i>Hypericum sp2</i>										X						
<i>Hypochoeris radicata</i>	X	X								X						
<i>Hypochoeris sessiliflora</i>																
<i>Isolepis sp</i>										X						
<i>Juncus bufonius</i>		X			X					X				X		
<i>Juncus sp</i>		X					X									
<i>Lachemilla aphanoides</i>	X	X	X	X						X	X	X	X	X		
<i>Lachemilla galioides</i>	X	X								X	X			X		
<i>Lachemilla hispidula</i>	X	X								X						
<i>Lachemilla moritziana</i>		X								X						
<i>Lachemilla orbiculata</i>	X	X	X	X												
<i>Laestadia muscicola</i>					X	X				X				X		
<i>Lautergia sp</i>		X														
<i>Lupinus sp</i>	X									X	X			X		
<i>Luzula racemosa</i>	X									X	X					

Anexo 5. Continuación.

Especies	Chuscal								Pajonal							
	con perturbación				sin perturbación				con perturbación				sin perturbación			
	CR		Control		CR		Control		CR		Control		CR		Control	
I	F	I	F	I	F	I	F	I	F	I	F	I	F	I	F	
<i>Lycopodium jussiae</i>					X	X							X	X		
<i>Miconia sp</i>														X		
<i>Miconia chionophila</i>	X								X	X						
<i>Nertera granadensis</i>		X			X											
<i>Niphogeton glaucescens</i>						X			X				X			
<i>Oreobulus sp</i>		X												X		
<i>Oreobolus goeppingeri</i>		X			X				X					X		
<i>Oreobolus goeppingerii</i>														X		
<i>Oritrophyum peruvianum</i>	X				X	X								X		
<i>Oropogon sp</i>									X					X		
<i>Paepalanthus dendroides</i>	X												X	X		
<i>Paepalanthus karstenii</i>					X	X										
<i>Paepalanthus lodiculoides</i>		X			X					X	X					
<i>Paspalum bonplandianum</i>	X	X			X			X	X					X		
<i>Pentacalia vaccinioides</i>													X		X	
<i>Pernettya prostrata</i>	X				X	X			X					X		
<i>Plagiocheilus solivaeformis</i>		X			X	X										
<i>Plantago sp</i>		X								X	X					
<i>Poa annua</i>		X						X								
<i>Puya goudotiana</i>					X				X			X	X	X	X	
<i>Puya sp</i>	X	X			X	X			X			X	X			
<i>Ranunculus nubigenus</i>		X														
<i>Relbunium hypocarpium</i>					X	X								X		
<i>Rhynchospora macrochaeta</i>		X			X				X					X		
<i>Rhynchospora sp2</i>					X	X			X	X	X	X	X			
<i>Rumex acetosella</i>	X	X	X					X	X							
<i>Scrophulariaceae ind</i>	X	X				X										
<i>Senecio Formosus</i>													X			
<i>Senecio subruncinnatus</i>		X											X			
<i>Sibthorpia repens</i>	X				X	X			X							
<i>Sigesbeckia jorullensis</i>	X	X			X	X			X							
<i>Sisyrinchium sp</i>									X				X			
<i>Sphagnum sp</i>	X				X		X	X		X	X	X		X	X	
<i>Taraxacum officinalis</i>	X	X				X		X								
<i>Thuidium sp</i>		X			X	X			X	X	X					
<i>Trifolium repens</i>		X						X	X							
<i>Trifolium sp</i>	X	X						X								
<i>Valeriana sp</i>		X						X				X	X			

NOTAS

