

PEREZ ARBELAEZIA

Nº 14 - FEBRERO 2003

ISSN 0120-7717



Llerasia Lindenii Triana

Jardín Botánico José Celestino Mutis
Bogotá D.C., Colombia





ENRIQUE PÉREZ ARBELÁEZ

1896 – 1972

Fundador del Jardín Botánico José Celestino Mutis

Publicación del Jardín Botánico José Celestino Mutis, dedicada a la memoria de su fundador, el doctor Enrique Pérez Arbeláez, quien consagró su vida a institucionalizar la tradición científica de Colombia y a fomentar la investigación, divulgación y defensa de nuestros recursos naturales.



Mutisia clematis L.

Planta ornamental nativa tomada como emblema del Jardín Botánico. Debe su nombre a la exaltación que el ilustre botánico Linneo quiso hacer en homenaje a José Celestino Mutis, designado con el nombre de Mutisia.

Es una planta trepadora con zarcillos, hojas tomentosas en tonalidades verde grisáceo y flores pendulares, que con su color rojo vivo atraen insectos y colibries.



ALCALDÍA MAYOR
DE BOGOTÁ D.C.

Alcalde Mayor

Antanas Mockus Sívickas

**JARDÍN BOTÁNICO
"JOSÉ CELESTINO MUTIS"**

Junta Directiva

Julia Miranda Londoño
Luz Stella Vargas Hernández
Alberto Gómez Mejía
Germán Andrade Pérez
Mónica Gómez de Espinosa
Marco Palacios Rozo

Director

Enrique Uribe Botero

Secretaria General

Catalina Nagy Patiño

Jefe de Planeación

Jaime Rudas Ll.

Subdirección Educativa y Cultural

María Margarita Gaitán Uribe

Subdirección Científica

María Elvira Madriñán Saa

Subdirección Técnica Operativa

Francisco Sánchez Hurtado

PEREZ ARBELAEZIA

Número 14 - Febrero de 2003

Publicación anual

PEREZ - ARBELAEZIA es la publicación científica y tecnológica
del Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis.

PEREZ - ARBELAEZIA publica artículos, originales e inéditos, que cubran temas de investigación en ciencias puras o aplicadas sobre botánica, ecología, conservación, ciencias biológicas, recursos naturales renovables y medio ambiente, al igual que ensayos, revisiones, conferencias y reuniones que contribuyan a la profundización del conocimiento y constituyan aportes significativos al objeto de su temática.

Comité Editorial

Francisco Sánchez Hurtado
Gustavo Morales Liscano

Editor

César Escallón Estupiñán

Comité Científico

César Barbosa Castillo	Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales – Ideam
José Luis Fernández Alonso	Instituto de Ciencias Naturales Universidad Nacional de Colombia
Jesús Orlando Vargas Ríos	Departamento de Biología Universidad Nacional de Colombia
Fabio González Garavito	Instituto de Ciencias Naturales Universidad Nacional de Colombia
Rocío del Pilar Cortés Ballén	Facultad del Medio Ambiente y Recursos Naturales Universidad Distrital Francisco José de Caldas
Santiago Madriñán Restrepo	Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad de los Andes

Ilustración Carátula

Llerasia Lindenii Triana

La especie, representada en arbolitos de hasta 6 metros, habita en los cerros que se extienden alrededor de la Sabana de Bogotá. Su rango de distribución altitudinal la sitúa entre los 2.600 y los 3.500 metros.

PEREZ - ARBELAEZIA

Publicación anual

© 2003 - Jardín Botánico José Celestino Mutis

ISSN 0120-7717

*La reproducción total o parcial de un artículo debe citar la fuente.
Corresponde a los autores la total responsabilidad de las ideas,
tesis y conceptos emitidos en sus respectivos artículos.*

Canje

Óscar Ovalle Navarro

Biblioteca Enrique Pérez Arbeláez

Diseño y diagramación

Sanmartín Obregón & Cía. Ltda.

Impresión

Sanmartín Obregón & Cía. Ltda.

Ilustración carátula

Ulexia Lindenii Triana

FLORA DE LA REAL EXPEDICIÓN BOTÁNICA

DEL NUEVO REINO DE GRANADA (1783-1816)

Tomo XLVII, Compuestas, Tribu Astereas, LÁMINA LI

1989, Ediciones de Cultura Hispánica, Madrid.

Cortésia del Instituto Colombiano de Antropología e Historia ICAN

Jardín Botánico José Celestino Mutis

Av. (Cll.) 57 No. 61-13 • Tel.: 437 7060 • Fax: 630 5075

bogotanic@jbb.gov.co • www:jbb.gov.co

CONTENIDO

Presentación	7
Cambio en la cobertura vegetal del bosque húmedo tropical, Parque Natural Nacional Tinigua, Colombia	
Juan Pablo Giraldo Gómez	9
Composición, heterogeneidad espacial y conectividad de paisajes de las áreas rurales del Distrito Capital de Bogotá, Colombia	
Gabriel Eduardo Páramo Rocha	25
Estudios preliminares sobre el efecto de las poliaminas putrescina y espermidina en la micropropagación de <i>Stanbopea wardii</i> Lodd ex Lind (Orchidaceae)	
Claudia Patricia González Rojas y Germán Pachón Ovalle	73
Ecología del paisaje y dinámica de la vegetación en el sector medio del páramo de Sumapaz – Localidad 20 del Distrito Capital, corregimientos de Nazareth y Betania	
Leyla M. Montenegro-Calderón, Gabriel Martínez, Óscar Rivero y Sandra Zapata	93
Ecología de las especies invasoras	
Héctor Felipe Ríos y Orlando Vargas	119
El pastoreo de ganado y su impacto en los ecosistemas naturales: el caso de los páramos andinos	
Orlando Vargas Ríos, Julia Premauer, Marcela Zalamea y Camilo Cárdenas	149

PRESENTACIÓN

Constituye motivo de gran satisfacción para la Dirección del Jardín Botánico presentar esta corta nota con ocasión de la entrega número 14 de la revista *Perez - Arbelaezia*. En esta edición la revista presenta, en seis artículos, los resultados de investigaciones dirigidas a cubrir aspectos relacionados con el conocimiento y afectación de los componentes de nuestra biodiversidad. Tres de los trabajos de investigación han sido adelantados en la región de la Sabana de Bogotá, sobre las montañas que la rodean: el artículo presentado por el biólogo Gabriel Eduardo Páramo Rocha, sobre las relaciones del paisaje en las áreas rurales del Distrito Capital; el artículo encabezado por el profesor Orlando Vargas Ríos, cubriendo aspectos de los disturbios ocasionados por pastoreo en los páramos andinos, y el de la profesora Leyla Montenegro, en el tema de la ecología del paisaje, constituyen no sólo la expresión del apoyo efectivo de las directivas del Jardín Botánico para el desarrollo de la investigación sino que también traducen el esfuerzo de los investigadores por avanzar en el conocimiento botánico, ecológico y ambiental de una de las secciones del sistema regional andino de mayores condiciones adversas para los paisajes originales en sus suelos, cerros, quebradas, ríos y humedales. Un tema muy amplio y por lo mismo complejo, como lo es el de las especies invasoras, es desarrollado con claridad por el biólogo Hector Felipe Ríos. El tema de la protección de la naturaleza en parques nacionales es abordado por el biólogo Juan Pablo Giraldo Gómez, quien con el apoyo de la Universidad de los Andes de Bogotá y del Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, Ideam, logra presentar un análisis en los cambios de cobertura vegetal en el Parque Natural Nacional Tinigua. Los temas de laboratorio también hacen parte de este número de la revista: los biólogos Claudia Patricia González Rojas y Germán Pachón Ovalle, presentan su trabajo sobre el efecto de las poliaminas en la micropropagación de la especie *Sthanopea wardii*, una orquídea que hoy enfrenta la amenaza de extinción.

El nivel técnico y el rigor científico de los aportes presentados en este número de la revista *Perez - Arbelaezia* hacen factible su aplicación en la restauración y habilitación ecológica de áreas de la Sabana de Bogotá y sus cerros, en el rescate de las especies y en el desarrollo de prácticas conservacionistas. El proyecto editorial de la revista *Perez - Arbelaezia* nos permite testimoniar la forma en que la gestión para la investigación, la conservación y la comunicación oportuna del conocimiento generado van de la mano en el Jardín Botánico, en ese orden de ideas nos permite mostrar como se perfilan los logros de las políticas distritales y nacionales para la conservación de la flora silvestre y

sistemas ecológicos de la Región Andina de Colombia, para el mejoramiento de las condiciones medioambientales del país, la ciudad y su área de influencia.

A partir del presente número la revista contará con el apoyo de un Comité Científico integrado por los profesores Fabio González Garavito y José Luis Fernández Alonso, del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia; Orlando Vargas Ríos del Departamento de Biología de la misma Universidad; Rocío del Pilar Cortés Ballén, de la Universidad Distrital Francisco José de Caldas; César Eduardo Barbosa Castillo, del Instituto de Hidrología Meteorología y Estudios Ambientales, Ideam, y Santiago Madriñán Restrepo de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad de los Andes. La revista *Perez - Arbelaez* se honra con la nómina que integra este Comité Científico a cuyos miembros presenta un saludo especial.

Expresamos nuestro agradecimiento a quienes han contribuido a mejorar y a darle continuidad a este proyecto editorial que mantiene con su nombre el más vivo homenaje a la memoria del fundador de la institución.

Enrique Uribe Botero
Director Jardín Botánico

El pastoreo de ganado y su impacto en los ecosistemas naturales: el caso de los páramos andinos

Por

ORLANDO VARGAS RÍOS*, JULIA PREMAUER**, MARCELA ZALAMEA** Y CAMILO CÁRDENAS**

Resumen

El pastoreo de ganado se constituye en un evento negativo cuando ocurre en ecosistemas que no han evolucionado bajo presión de herbivoría y tiene grandes efectos sobre la vegetación y los animales silvestres. En los páramos colombianos es común este disturbio combinado con el uso del fuego. El artículo presenta una breve revisión de los efectos del pastoreo en la vegetación y en especial el caso de los páramos andinos teniendo en cuenta: diversidad local y regional, gradientes de disturbio, bancos de semillas y fitomasa de raíces.

Palabras clave

Disturbios antrópicos, pastoreo, comunidades de páramo, gradientes de disturbio, bancos de semillas, fitomasa de raíces, montañas tropicales.

* Biólogo. Profesor Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.
ovargas@ciencias.unal.edu.co

** Biólogos. Dpto. de Biología. Universidad Nacional de Colombia.

INTRODUCCIÓN

El pastoreo del ganado en ecosistemas naturales, así como las prácticas de manejo asociadas a éste, tienen grandes efectos sobre la vegetación, el suelo y la fauna nativa. En la actualidad son muchos los ecosistemas en el mundo pastoreados por ganado —vacuno, equino, ovino y caprino— en la mayoría de los cuales existen comunidades vegetales muy sensibles a este disturbio. Muchos de estos ecosistemas son propensos a sufrir grandes cambios en la diversidad y en el arreglo espacial de las especies, en los flujos de nutrientes, estructura del suelo y las funciones hídricas del ecosistema.

En ecología se define disturbio como un evento que destruye la biomasa, causa mortalidad y cambia los arreglos estructurales de poblaciones, comunidades y ecosistemas. En este caso se habla de disturbio cuando el régimen natural de pastoreo se ve alterado; por ejemplo, con la introducción de ganado o de otros herbívoros, a un sistema que no estaba sujeto a ese tipo o nivel de pastoreo; o por el contrario, con la supresión del pastoreo en sistemas que evolucionaron bajo presión de grandes herbívoros (Hobbs y Huennecke, 1992).

Los ecosistemas terrestres se pueden dividir en dos grandes grupos según la intensidad de herbivoría natural que presenten: por un lado están los ecosistemas con baja herbivoría (sin grandes animales herbívoros), como los desiertos, tundras, pastizales, bosques templados y tropicales, en los cuales solamente el 9% de la producción neta de follaje es consumida, y por otro lado se encuentran los ecosistemas con alta herbivoría, donde hasta el 57% de la producción neta de follaje llega a ser ingerida; en estos últimos se incluyen las sabanas africanas y australianas, las estepas eurasiáticas y las praderas norteamericanas (Frank *et al.* 1998).

En los ecosistemas con alta herbivoría los procesos ecológicos son regulados por la dinámica de la cadena alimenticia compuesta principalmente por grandes herbívoros consumidores de la biomasa vegetal, los cuales aumentan, de manera indirecta, la productividad primaria neta (PPN) al optimizar el flujo de energía y nutrientes de los pastizales. La alta sostenibilidad que presentan estos ecosistemas pastoreados es producto de una larga historia de coevolución, entre los pastizales y los ungulados, que data del Mesozoico. Las propiedades del ecosistema que hacen sostenible el pastoreo se relacionan con la gran variación espacio-temporal del forraje, de alta calidad nutricional, y su papel e íntima asociación con el movimiento migratorio de los animales (Frank *et al. Ibid.*).

En contraste, los ecosistemas sin pastoreo natural tienen PPN baja y forraje de bajo valor nutricional, y entre sus herbívoros se encuentran principalmente insectos o mamíferos pequeños y solitarios, que viven en sitios con baja capacidad de carga. El páramo pertenece a estos últimos ecosistemas; sus suelos jóvenes, ácidos y pobres en nutrientes, las bajas temperaturas y los altos niveles de radiación solar, conforman un grupo de condiciones extremas que hacen que la PPN sea muy baja.

EFECTOS DEL PASTOREO

El pastoreo es un disturbio continuo, altamente complejo, que ocasiona impactos directos e indirectos en las comunidades de plantas. Los impactos directos incluyen daño selectivo a plantas individuales por consumo de follaje y pisoteo, además, promueven la movilización de nutrientes mediante la acción de tal consumo, y de retorno al suelo, a través de excrementos y orina. La herbivoría y el pisoteo alteran el balance competitivo entre las especies pastoreadas y las no pastoreadas, con lo cual se generan cambios en las oportunidades para el establecimiento de nuevas plantas. Por esto, el aspecto indirecto más importante del pastoreo y el más ampliamente reportado es su gran efecto para cambiar la composición y estructura de las comunidades, además de causar perturbación de los procesos del suelo y del agua que tienen consecuencias en la disponibilidad de recursos (Landsberg *et al.*, 1999; Molinillo, 1992; Matus y Tothmérész, 1990; Leege *et al.*, 1981).

Otro aspecto básico que afecta la biota nativa es el manejo que recibe el área pastoreada. La práctica de pastoreo incluye: el manejo espacio-temporal de los animales, el tipo de especies que pastorean, la densidad de animales, la forma como se distribuyen los animales en el terreno y el tiempo de rotación. En el manejo de la vegetación se consideran: el uso o la supresión del fuego, la tala de árboles y arbustos, la fertilización del terreno y la introducción de plantas exóticas más nutritivas; por último, el manejo de la infraestructura, como la ubicación de cercas y abrevaderos (Landsberg *et al.*, op. cit.).

Efectos sobre las especies de plantas

El mayor efecto del ganado sobre las plantas no se debe al consumo de ellas; se debe, más bien, a la modificación de las habilidades competitivas o al éxito obtenido en el reclutamiento de propágulos de una especie con respecto a otra (Landsberg *et al. Ibid.*). Los disturbios causan la pérdida del dosel de la vegetación, la mortalidad diferencial de especies y de clases de edades en algunas poblaciones, pero generan también dinámicas en la vegetación que se evidencian, notoriamente, en los cambios espaciales de la comunidad, tanto en su estructura vertical, como horizontal (Pickett *et al.*, 1995; Premauer, 1999).

Tradicionalmente las especies sometidas a pastoreo se clasifican entre aquellas que aumentan sus abundancias y aquellas que las disminuyen, según su resistencia a diferentes regímenes de pastoreo. La resistencia al disturbio resulta de la expresión de características de la especie que le permiten persistir, ya sea evitando el daño en momentos críticos, o tolerándolo suficientemente bien como para permitir la recuperación de la planta. Diversas especies previenen ser dañadas por medio de varias combinaciones de atributos de historia de vida, como forma de crecimiento (relación de biomasa aérea y subterránea), estrategias reproductivas y defensas anti-herbívoros (mecánicas y bioquímicas). Las características de las especies tolerantes inclu-

yen aquellas que promueven la recuperación de la población, tales como un rápido crecimiento vegetativo, y una prolífica regeneración por semillas después de la defoliación (Landsberg *et al.*, op. cit.).

En praderas de regiones templadas, entre aquellas especies que aumentan su abundancia con el pastoreo se encuentran *Hypochaeris radicata*, *Trifolium* spp, *Agrostis alba*; el porcentaje de cobertura de musgos y suelo desnudo también aumenta (Leege *et al.* 1981). Las formas de vida como macollas, y las plantas perennes más que las anuales, tienen una mayor probabilidad de sufrir una disminución en la abundancia de especies bajo pastoreo. La vegetación de estepas y praderas de pajonales en altas latitudes y de praderas argentinas subhúmedas se comporta de manera similar (Milchunas y Lauenroth, 1993; Van der Maarel y Titlyanova, 1989). El pastoreo influye en la cantidad total de biomasa y en su distribución en los diferentes compartimientos del sistema, como las raíces, tallos, hojas vivas y muertas. Por ejemplo, la mayor presión de pastoreo disminuye la biomasa aérea y aumenta la subterránea (Van der Maarel y Titlyanova, *ibíd.*).

Efectos a escala de paisaje

Tanto las ganaderías intensivas como las extensivas operan a escala de paisaje (entendido como espacio geográfico a escalas regionales) causando importantes efectos negativos en la biodiversidad de los ecosistemas naturales. La forma de manejo con intervención más extrema, es la que utiliza el reemplazo de la vegetación nativa por especies exóticas de pastura. Este reemplazo rara vez abarca paisajes completos, pero los fragmentos de vegetación nativa que quedan, se ven sometidos a efectos derivados del disturbio que amenazan sus especies. Por otro lado, ganaderías manejadas extensivamente sobre vegetación nativa, con actividades como supresión de fuegos naturales o quema de la vegetación, aprovisionamiento de agua y control de plagas, presentan efectos a más largo plazo, pero son igualmente devastadores (Landsberg *et al.*, op. cit.).

El pastoreo usualmente no es uniforme en el paisaje. Así como los animales tienen preferencias a la hora de escoger las plantas que comen, del mismo modo tienen preferencias dentro del paisaje y pastorean unos sectores más que otros. El aspecto negativo de esto es el desarrollo de un foco de degradación alrededor de áreas de alto uso como aquellas que se encuentran más cercanas a las fuentes de agua. Y el aspecto positivo radica en que las poblaciones de especies susceptibles al pastoreo pueden persistir en parches del paisaje poco frecuentado por el ganado. La heterogeneidad espacial del pastoreo puede ser crítica para permitir la persistencia de especies susceptibles a este disturbio y ser una clave importante en el manejo de los espacios pastoreados.

PASTOREO EN LOS PÁRAMOS ANDINOS

El páramo es un bioma único, presente en los Andes del norte de Sur América y las montañas de Centro América, localizado sobre altitudes que pasan de los 3.200 – 3.900m (subpáramo, páramo y superpáramo) y que logra alcanzar hasta los límites de la zona nival, >4.800 – 5.000 m (Van der Hammen y Hooghiemstra, 2001). Los rangos altitudinales de las franjas de vegetación varían de acuerdo a circunstancias locales.

Los páramos se pueden clasificar en atmosféricamente secos o 'páramos de pajonal', por el predominio de este elemento florístico en la vegetación zonal; y atmosféricamente húmedos o 'páramos de chuscal' por presentar un predominio de chusque en la vegetación zonal Cleef (1981) y tener precipitaciones por encima de los 1.500-2.000 mm anuales, según la clasificación de Rangel (2000). Los suelos son jóvenes, algunos con influencia volcánica, ácidos, con alto contenido de materia orgánica y muy pocos nutrientes. Como ya se ha indicado, estos factores determinan para las plantas una constante sequía fisiológica, PPN muy baja y por consiguiente lento crecimiento, lenta descomposición de la biomasa y acumulación de material vegetal seco (necromasa) en pie (Molinillo, op. cit.; Hofstede, 1995; Mora y Sturm, 1994).

El páramo posee una baja PPN (Rangel y Sturm, 1994; Hofstede, op. cit.), y en algunos casos más o menos alta humedad, pero con sequía fisiológica debido a bajas temperaturas (Sturm y Rangel, 1985). Por su insularidad y características abióticas comprende una gran diversidad de tipos de vegetación, (Rangel *et al.*, 1997; Rangel, 2000) que se encuentran definidos por las rosetas, hierbas, gramíneas, cojines y arbustos, en un único arreglo de especies altamente diverso, que guarda muchos e interesantes casos de endemismos. Los páramos no sólo son regiones de gran interés ecológico y científico sino que también son ecosistemas estratégicos por los servicios ambientales que prestan (Márquez, 1996); por ejemplo, de ellos depende el abastecimiento de agua, tanto para las pequeñas poblaciones y el campo como para las grandes ciudades del país.

La diversidad y el funcionamiento de los ecosistemas de páramo están amenazados en la actualidad por el incremento en el pastoreo, con todo tipo de ganado. La ganadería extensiva y la agricultura con descanso son los principales sistemas de producción en los páramos andinos de Ecuador, Colombia y Venezuela. En los dos primeros países estas prácticas van ligadas con la utilización del fuego (Vargas y Rivera, 1990; Laegaard, 1992; Verweij, 1995; Hofstede, op. cit.; Ramsay y Oxley, 1996; Keating, 1998), a diferencia de los páramos venezolanos donde no se usan las quemadas (Sarmiento *et al.*, 1990; De Robert y Monasterio, 1994; Molinillo, op. cit.; Molinillo y Monasterio, 1997; Llambí y Sarmiento, 1998). Ambos sistemas de producción se presentan en los páramos llamados pajonales, con predominio de gramíneas tipo macolla. Los páramos colombianos atmosféricamente húmedos no son aptos para el desarrollo de la agricultura debido al alto contenido de agua de los suelos y a la nubosidad

nubosidad permanente. Por consiguiente, la ganadería extensiva se realiza, de manera principal, en valles de origen glaciario con pendientes suaves y en donde predomina *Chusquea tessellata*, una gramínea tipo bambusoide típica de la vegetación zonal de estos páramos.

La práctica de la ganadería en el páramo está ligada a la quema regular de la vegetación y constituye un régimen de disturbios que altera su composición florística, diversidad, riqueza y abundancia. De hecho, el pastoreo, el pisoteo, el uso del fuego para promover los rebrotes frescos y el cultivo de papa se convierten en algunos de los principales disturbios antrópicos que afectan los procesos naturales. De este modo el páramo es en la actualidad un mosaico espacial de vegetación en diferentes estados sucesionales: áreas prácticamente sin disturbio mezcladas con otras con diferentes intensidades de pastoreo y/o quemas (Molinillo, op. cit.; Hofstede, op. cit.; Verweij, op. cit.). Cuando el pastoreo actúa junto con el fuego y otros tipos de disturbio tienen un gran potencial de ocasionar cambios directos en la estructura de las comunidades (Whelan, 1995). Los procesos bióticos postfuego, como la supervivencia diferencial de las especies (en etapa de plantas adultas), los propágulos *in situ*, la dispersión de semillas al sitio y la capacidad de las especies de colonizar y crecer, también influyen en los cambios que tienen lugar en la comunidad vegetal (Connell & Slatyer, 1977; Whelan, op. cit.; Vargas, 1998).

La utilización del fuego para ganadería en el páramo se hace sin ningún control sobre grandes extensiones (Figura 1).



Figura 1. Los fuegos en el páramo constituyen disturbios que afectan toda la vegetación.

Estas quemas ocurren en la época seca y son de tal magnitud que eliminan la cubierta vegetal, el suelo queda totalmente desnudo sujeto a sequedad, erosión y pérdida de nutrientes (Vargas, *ibid.*; Vargas, 1996). Cuando actúan juntos fuego y pastoreo se amplifica su potencial de ocasionar cambios directos en la diversidad de especies, la biomasa y la estructura espacial de las comunidades (Whelan, op. cit.). Una compleja interacción entre animales herbívoros, fuego y vegetación determina el patrón de disturbios en un área dada; en pastizales el pastoreo mantiene baja la cantidad de biomasa aérea y por consiguiente se reduce el material inflamable y disminuye la intensidad del fuego o la probabilidad de ocurrencia de éste (Whelan, *ibid.*; Laegaard, op. cit.). Para entender la dinámica de los sistemas de pastoreo en comunidades perennes y húmedas con rangos bajos de variabilidad ambiental, y donde predominan relaciones de competencia, como puede ser el caso de la alta montaña tropical (> 3.000 m), es práctico abordar las temáticas sobre estos sistemas en términos de complejidad y estabilidad; pues sistemas estables pueden, en general, tener baja resiliencia a los disturbios; en especial el pastoreo ocasiona desviaciones del estado estable a otros estados en equilibrio, que no pueden cambiar sin la ayuda de una intervención importante (Tainton *et al.*, 1996).

Características del páramo como la abundante acumulación de necromasa en pie y de carbono y nitrógeno en la materia orgánica del suelo, hacen de él un gran sumidero de nutrientes y energía. Cuando está sometido a fuego y pastoreo sufre transformaciones en los compartimientos funcionales de biomasa asimilatoria y necromasa. La proporción biomasa asimilatoria aérea / necromasa, aumenta con consecuencias para la reserva de nutrientes y carbono (Hofstede, op. cit.). Este efecto lo reportan también Milchunas y Lauenroth (op. cit.) y Van der Maarel y Titlyanova (op. cit.), para otros ecosistemas pastoreados. El cambio en la distribución espacial y proporción relativa de los compartimientos biomasa / necromasa en los ecosistemas, permite inferir que los procesos fisiológicos y los factores microambientales que regulan el crecimiento de las plantas también están cambiando (Sarmiento, 1984).

En páramos de pajonal se realizaron recientemente varios estudios sobre el efecto del fuego y pastoreo en diferentes aspectos del ecosistema (Balslev y Luteyn, 1992; Hofstede, op. cit.; Verweij, op. cit.). En páramos de chuscal recientes trabajos, realizados en el Parque Nacional Natural Chingaza con el apoyo de Colciencias y la Universidad Nacional de Colombia, caracterizaron el efecto del pastoreo como disturbio continuo sobre la vegetación (Premauer, op. cit.; Posada y Cárdenas, 1999; Trujillo, 2002; Páez, 2002; Vargas, 2002; Cárdenas *et al.*, 2002) y examinaron otros aspectos de la dinámica de la vegetación de los páramos húmedos (Zuluaga, 2002; Cobos, 2003). Los estudios en esta materia son una prioridad, dada la fragilidad del páramo, debida a sus drásticas condiciones climáticas y edáficas con todas las consecuencias conocidas para la vegetación.

Estructura, composición y diversidad de la vegetación

En general, se ha encontrado que la biomasa aérea total de las comunidades vegetales disminuye en 60-66% en localidades con alta presión de pastoreo. De igual forma la necromasa en pie, que en condiciones naturales constituye el 70-80% de la biomasa aérea total, pasa a representar un porcentaje muy bajo. Para páramos secos, (Hofstede, op. cit.) y húmedos, (Premauer, op. cit.) se reporta la disminución de la biomasa aérea y el incremento en la relación biomasa asimilatoria / necromasa. En páramos de Venezuela, Molinillo y Manasterio (op. cit.) también reportan disminución de biomasa aérea. Es posible que este fenómeno esté relacionado con la retroalimentación positiva del ganado al preferir sitios ya pastoreados y de esta forma evitar la acumulación de necromasa (Hofstede *et al.*, 1995; Hobbs y Huenecke, op. cit.). En consecuencia, al aumentar el pastoreo disminuye la altura total, la diversidad de estratos y el biovolumen total (asimilatorio y necromasa). La proporción de biovolumen de necromasa y diversidad (H') de los estratos verticales disminuye con el incremento de disturbio, y por consiguiente se presenta un predominio cada vez mayor del estrato rasante hasta 5 cm de altura (Premauer, op. cit.).

La vegetación que resulta después de fuegos repetidos y un pastoreo intensivo es un césped de hierbas rasantes y pastos cortos con alta cobertura total y alta proporción de biomasa viva. Este cambio en la estructura y diversidad tiene consecuencias directas en servicios ambientales del ecosistema, tales como la regulación del flujo de agua hacia regiones más bajas y el almacenamiento de carbono en sus suelos (Molinillo, op. cit.; Hofstede, op. cit.; Verweij, op. cit.; Premauer, op. cit.).

El régimen de manejo es con frecuencia el factor determinante más importante de la estructura vertical y horizontal de las comunidades vegetales, incluidas la composición de formas de crecimiento (Liira y Zobel, 2000). La pérdida de estratos verticales y de abundancia de contactos de biovolumen por estrato son un indicio de que la proporción de formas de crecimiento presentes en el dosel cambia con el disturbio. El disturbio por fuego y pastoreo le quita dominancia a los bambusoides (*Chusquea tessellata*) en el plano vertical y permite el incremento de otras formas de crecimiento en el dosel. Los grupos de respuesta similar al disturbio concuerdan con los grupos funcionales propuestos por (Verweij, op. cit.).

La diversidad local se entiende como aquella que se presenta en pequeños parches homogéneos de hábitat y se puede explicar por procesos muy puntuales (por ejemplo, disturbios, competencia y predación) o procesos regionales (colonización y dispersión). Una de las aproximaciones al entendimiento de los patrones de diversidad está en examinar la diversidad local en función de la diversidad regional (Ricklefs y Schluter, 1993). La investigación de los procesos que determinan el arreglo espacial de las comunidades no se debe limitar al estudio de las especies de mayor o menor abundancia; una comprensión adecuada de los mecanismos o

fuerzas subyacentes a los patrones espaciales de las comunidades debe tener en cuenta los filtros que operaron en el pasado y que están operando actualmente en la extinción local de especies, algunas de las cuales pueden ser todavía abundantes en los alrededores del paisaje regional (Grime, 1979).

A gran escala se sabe que los páramos son muy ricos en diversidad de especies, en comparación con otros ambientes parecidos (Luteyn, 1999; Rangel, op. cit.), pero las fuerzas que regulan las dinámicas de la diversidad, como por ejemplo, heterogeneidad ambiental, competencia, disturbios y productividad, han sido poco investigadas, tanto a nivel local como regional. Tilman y Pacala (1993) señalan que existen muchas fuerzas que permiten la persistencia local de las especies y que, en la mayoría de los casos, todo lo que se requiere son dos o más factores ambientales que restrinjan la eficacia biológica y los inevitables compromisos o contraprestaciones (*trade-offs*) en la forma como los organismos responden a estas restricciones. Para los páramos se tienen evaluaciones locales y regionales de la diversidad, pero faltan explicaciones acerca de cuáles son las restricciones actuales y las relaciones que explican la diversidad local, y cuáles son las fuerzas que las extinguen y las que les permiten persistir localmente.

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 (Llira y Zobel, op. cit.). Esta pérdida de diversidad en la estructura y en las formas de crecimiento puede tener grandes implicaciones en algunos aspectos como los reportados por Crawley (1994) y Posse *et al.* (2000) sobre efectos en la riqueza total de especies, en el microclima, compactación del suelo y en la estructura de las comunidades animales. De hecho, Southwood *et al.*, (1979) encontraron que la riqueza de insectos y la complejidad vertical en pastizales se correlacionan de manera positiva. Este es un aspecto importante sobre las consecuencias del pastoreo en la disponibilidad de recursos y en la disponibilidad de hábitats para la biota nativa. Los disturbios tienen aspectos colaterales en el desequilibrio de las redes tróficas, parte de la mortalidad de *Espeletia killipii* en el Parque Nacional Natural Chingaza, se debe a una compleja interacción entre dos especies de gorgojos curculionidos, uno herbívoro y otro detritívoro, que viven en *E. killipii* y el cusumbo o guache (*Nasuella olivaceae*), que se alimenta de ellos (Figura 2) (Trujillo, op. cit.).

En los páramos la riqueza de especies y sus abundancias pueden estar reguladas por la combinación de los siguientes factores o fuerzas que operan en gradientes y mosaicos de vegetación: 1) limitación de recursos en gradientes principalmente de nutrientes y luz; 2) factores físicos, como temperatura, precipitación, humedad del suelo y químicos, como el pH; 3) relación entre hábitats homogéneos y hábitats heterogéneos; 4) heterogeneidad ambiental y régimen de disturbios naturales y antrópicos; 5) relación entre competencia y colonización, 6) estructura de redes tróficas 7) rasgos de historias de vida de organismos individuales y 8) productividad en gradientes de hábitat. A continuación se discuten algunas de estas fuerzas con relación al pastoreo.



Figura 2. Efectos sinérgicos de disturbios: predación del punto vegetativo de *Espeletia killipii* por larvas de curculionidos y posterior escarbamiento de guache, también conocido como coati de montaña o cusumbo.

Gradientes de disturbio

Cuando se trabaja en parches de vegetación con diferente grado de disturbio, los patrones de abundancia de las especies indican tendencias actuales de cambio, dentro de procesos complejos de sucesión-regeneración en mosaicos de vegetación. Existen patrones de baja diversidad, en los extremos de gradientes con alto y bajo disturbio, y un aumento significativo hacia los sitios de disturbio intermedio. La diversidad (H' y D) se comporta en estos gradientes de manera inversa a la riqueza. Esto concuerda con las predicciones de la Hipótesis del Disturbio Intermedio (HDI) (Connell, 1978; Grime, op. cit.): mayor diversidad a frecuencias o intensidades intermedias de disturbio (Milchunas *et al.*, 1988; Hobbs y Huenneke, op. cit.). Sin embargo, hay que tener cuidado con las generalizaciones, en este sentido Sheil (1999) advierte que la HDI es una explicación incompleta de las diferencias relativas en riqueza de especies observadas entre sitios y en el tiempo.

En general, con pastoreo en intensidades moderadas aumenta la diversidad de especies y con pastoreo intenso se pierden las especies propias de páramo húmedo. En el Parque Nacional Natural Chingaza en sitios con alto pastoreo, lo más notorio es el reemplazo de especies dominantes de comunidades estratificadas como *Espeletia killipii*, *Chusquea tessellata* y *Calamagrostis* spp, por especies que conforman un único estrato rasante como *Lachnagrostis orbiculata*, *Trifolium repens* y *Paspalum birtum* (Figura 3 a, b). Estos resultados concuerdan con los registrados para páramos de pajonal, en el Parque Nacional Natural Los Nevados, donde el número de especies aumenta levemente a intensidades moderadas de pastoreo (0,16 unidades de animales/ha.) y disminuye con alto pastoreo, pero el óptimo de diversidad con pasto-

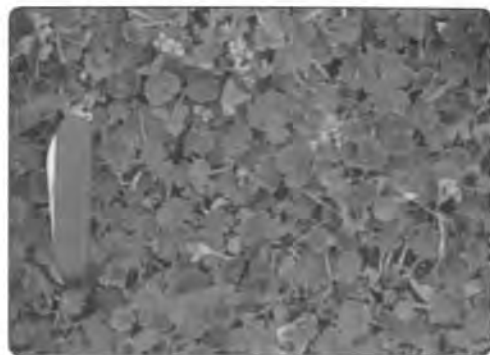


Figura 3a. La vegetación pasa a convertirse en una cubierta rasante, con la herbacea *Lachemilla orbiculata* como especie dominante



Figura 3b. Corredor de ronda de quebrada, donde se aprecia el cambio que sufre la vegetación. Se contrasta la vegetación del páramo y la vegetación rasante y dominada por la chamilla orbiculata.

reó moderado no queda muy claro (Verweij, op. cit.). Por otro lado, Keating (op. cit.), en estudios realizados en el Ecuador, encontró que el tratamiento de fuego con poda produjo los mayores impactos en la composición y estructura por pérdida de especies raras y leñosas en comunidades de páramo. Sin embargo, es necesario trabajar experimentalmente los dos disturbios, por separado y juntos, para tener una visión más clara del comportamiento de la diversidad y su relación con intensidades de disturbio.

Se ha establecido una menor diversidad de especies en los extremos del gradiente de disturbio presentando una curva como la que propone la HDI, análisis multivariados reflejan un cambio gradual en las especies hasta cierto punto del gradiente y al final un cambio abrupto en los sitios más alterados. Esto puede significar que la comunidad de *Chusquea tessellata* aunque pierde estratos verticales (Premauer, op. cit.; Vargas *et al.* en prensa) es hasta cierto punto más resistente al pastoreo, pero como éste no se presenta aislado sino siempre con el fuego, en los parches preferidos por el ganado, sometidos por igual a fuegos, se evidencia una transformación total de la comunidad.

Heterogeneidad ambiental

Uno de los aspectos más importantes de analizar en los páramos, y que permite la persistencia de numerosas especies, es la heterogeneidad espacial y su relación con los disturbios natu-

rales y antrópicos. Las tasas intermedias de disturbio, como se mencionó, pueden generar una mayor heterogeneidad espacial debido a la apertura de un amplio rango de fases sucesionales. La máxima heterogeneidad ocurre en hábitats intermedios, permitiendo la coexistencia de numerosas especies (Connell, op. cit.; Petraitis *et al.*, 1989).

No se debe descartar que la heterogeneidad ambiental, debida a diferencias en drenaje y nutrientes, puede estar controlando también, en algún grado, los cambios en la diversidad. Con respecto a esto Páez (op. cit.) encontró que, en un valle de origen glaciar en el Parque Chingaza, las comunidades vegetales se distribuyen a lo largo de gradientes topográficos en donde la humedad y la concentración de nutrientes son factores determinantes.

Para comprender cómo influyen los gradientes en la diversidad en los ecosistemas, es necesario explicar cómo cambia, a lo largo de gradientes, la heterogeneidad espacial de nutrientes y luz, y cómo se distribuyen, a lo largo de gradientes, los requerimientos de recursos de las especies que compiten (Tilman y Pacala, op. cit.).

Competencia y colonización

Un aspecto importante de analizar, en áreas con diferentes regimenes de disturbio, es la relación entre colonización y competencia. La diversidad puede ser máxima en sitios con tasas intermedias de disturbio, cuando hay un grupo fijo de especies en potencia colonizadoras (Tilman y Pacala, *ibid.*). En vegetación con diferentes parches sucesionales cambia la relación entre competencia y colonización y por consiguiente la diversidad de especies. En sitios con poco disturbio, en los páramos húmedos del Parque Nacional Natural Chingaza, especies como *Chusquea tessellata* y *Espeletia killipii* son altamente dominantes. *Ch. tessellata* es una especie adaptada a suelos permanentemente húmedos donde adquiere gran dominancia y es altamente competitiva. Solamente *E. killipii* puede crecer por encima del chusque.

En estos ambientes, *Ch. tessellata* adquiere alturas promedio de 2 m y, cuando es afectada por disturbios combinados con fuego y pastoreo, pierde su dominancia dejando espacios abiertos para la colonización de otras especies. Otro factor que puede estar controlando la presencia de otras especies es el tipo de hojarasca que producen estas especies; *E. killipii* es posiblemente la única especie de frailejón que bota las hojas impidiendo de esta forma el acceso a micrositios de implantación de otras especies y de su propia especie. Según Tilman y Pacala (*ibid.*), la relación entre competencia y colonización puede determinar el patrón de sucesión o de riqueza de especies. En los extremos de disturbio continuo por pastoreo la competencia se hace mayor y por consiguiente se impide la colonización de nuevas especies. El disturbio es, entonces, el factor que controla esta relación entre competencia y colonización. En los sitios de disturbio intermedio hay mayor oferta de espacios para la colonización y una disminución de la competencia al reducirse la biomasa de las especies dominantes.

Espeletia killipii y *Chusquea tessellata* son buenos competidores en la vegetación zonal del páramo húmedo pero son malos colonizadores cuando se cambian las condiciones del suelo, tal vez debido a los siguientes aspectos: *Ch. tessellata* es un bambusoide monocárpico (florece una vez en su vida y muere), es decir, que sólo dispersa semillas antes de morir, además sus semillas no son dormantes —no tiene un banco de semillas— (Posada y Cárdenas, op. cit.); esta especie maximiza la reproducción vegetativa durante su periodo de vida y su sistema de raíces de crecimiento homorrico secundario y plagiótropo está bien desarrollado en comparación con otras gramíneas (Sierra y Mora - Osejo, 1994). *E. killipii* dispersa sus semillas por gravedad, tiene bancos de semillas (Posada y Cárdenas op. cit.), pero es muy sensible a disturbios por fuego y pisoteo de ganado. En condiciones sin disturbio es buena colonizadora pero es más sensible al disturbio por pastoreo que *Ch. tessellata* por tener solamente reproducción por semillas.

La altura es el mayor determinante de la capacidad competitiva por luz, plantas que dominan incrementando la productividad tienden a ser más grandes y por consiguiente más dominantes. La dominancia ligada al tamaño de la planta y a su forma de crecimiento es un mecanismo que tiene un efecto positivo o negativo sobre las especies vecinas, y en consecuencia, controla la composición de las comunidades vegetales y la diferenciación de tipos de vegetación (Grime, 2001).

Las especies que son mejores colonizadoras, pero pobres competidoras (por ejemplo: *Bartsia* sp y *Halenia* sp) persisten con las especies más competitivas en los hábitat abiertos o en claros generados cuando el fuego y el pastoreo mantienen baja la biomasa de las especies competidoras.

Además de la relación competencia-colonización, en el páramo es muy importante tener en cuenta la relación entre humedad del suelo y nutrientes, ya que estos factores pueden explicar la diversidad local en algunos parches de vegetación (Páez, op. cit.; Zuluaga, op. cit.).

En áreas de páramo húmedo sin disturbio antrópico y con quema y pastoreo de intensidad baja, en donde todavía la especie dominante es *Chusquea tessellata*, al presentarse un incremento en la intensidad de disturbio (pastoreo y pisoteo) disminuye su cobertura y aumentan los espacios entre individuos y por consiguiente pierde su capacidad competitiva. Se inician sucesiones-regeneraciones con especies favorecidas por el disturbio, junto con especies de estadios tardíos de sucesión (Premauer, op. cit.; Verweij, op. cit.). Esta mezcla de especies hace que aumente el índice de diversidad de Shannon por una mayor equitatividad entre especies más y menos competitivas, por lo tanto genera mayor diversidad de Margalef (Connell, op. cit.; Verweij, op. cit. En sitios con pastoreo intenso, en el Parque Nacional Natural Chingaza, la diversidad de Shannon y Margalef disminuye y ocurre un cambio drástico en las especies desarrollándose una comunidad diferente; las especies principales son *Lachnemilla orbiculata*, *Trifolium repens* y *Paspalum birtum*, las cuales aumentan su dominancia.

Hipótesis de la proporción de la masa

Esta hipótesis da importancia a la composición de especies y a sus rasgos para el mantenimiento de las propiedades del ecosistema. La hipótesis está basada en la importancia de las curvas de dominancia - diversidad (Whittaker, 1972), y propone que diferentes especies de la comunidad vegetal pueden actuar de la forma siguiente: 1) como dominantes, con efectos actuales muy importantes en las funciones del ecosistema, 2) como subordinadas, filtran o seleccionan a los dominantes después de un disturbio y 3) como transitorias, representan dominantes de otros ecosistemas que pueden llegar a ser significativas a largo plazo. Por esto, la pérdida de especies dominantes conlleva, a corto plazo, a la pérdida de las propiedades del ecosistema y a la disminución paulatina en riqueza de especies subordinadas y transitorias y, a corto plazo, sus consecuencias se relacionan con el reclutamiento y establecimiento de las especies dominantes (Grime, 1998). En este contexto se resalta la ausencia de chusque, como especie dominante en sitios altamente pastoreados de páramos húmedos. Los sitios con pastoreo alto son los que más elementos subordinados y transitorios poseen. Esto se deduce de los modelos de abundancia de especies.

Modelos de abundancia

En los extremos de los gradientes de disturbio, los estudios con modelos de abundancia muestran las tendencias a series geométricas y logarítmicas. Estas series se relacionan con ambientes pobres en especies, en condiciones de estrés y en todos estos casos, un único o pocos factores importantes determinan el arreglo de las abundancias de las especies (Whittaker op. cit.; Magurran, 1989). En estos sitios, una o pocas especies dominan con una alta cobertura como resultado de causas diferentes: por un lado, en sitios sin disturbio antrópico y en sitios con quema y pastoreo bajos, los factores están constituidos por el conjunto de condiciones naturales extremas del páramo y la alta abundancia de *Ch. tessellata* y, por otro lado, en sitios con pastoreo intenso, el factor es el alto grado de pisoteo y la remoción de biomasa. Si bien en estos sitios la concentración de recursos no es tan drástica (serie logarítmica), estos siguen estando centralizados en las primeras especies en abundancia (por ejemplo: *Lachnamiella orbiculata*, *Paspalum birtum* y *Trifolium repens*) con rasgos para soportar muy bien el factor de alto disturbio.

Patrones de abundancia de especies

El comportamiento de las abundancias en gradientes de disturbio, según la respuesta al pastoreo se puede dividir en tres: a) las especies que aumentan, b) las que disminuyen sus abundancias, y c) las que tienen comportamiento unimodal (Huston, 1979). Las especies que aumentan sus abundancias con mayor grado de pastoreo en páramos de la cordillera Central, Verweij y Budde (1992), encontraron, entre otras, a las especies: *Taraxacum officinale*, *Poa subspicata*,

Calamagrostis coarctata, *Lachemilla orbiculata*, *Poa annua*, *Veronica serpyllifolia*, *Lachemilla mandoniana*, *Rumex acetosella*, *Agrostis tolucensis*, *Ranunculus* sp., *Luzula racemosa*, *Bidens triplinervia*. Jaimes (2000) también reporta algunas de ellas como relacionadas con las primeras etapas de sucesión secundaria, con pastoreo, después de cultivo de papa en el páramo de Cruz Verde.

La disminución en la abundancia de las macollas altas en este caso (*Calamagrostis* spp y *Festuca* spp) con el aumento de disturbio, es un fenómeno reportado para varios ecosistemas con pastoreo. Milchunas y Lauenroth (op. cit.), reportan que las especies con forma de vida en macolla y las plantas perennes tienen mayor probabilidad de disminuir su abundancia bajo pastoreo. A la misma conclusión llegan Van der Maarel y Titlyanova (op. cit.) en estepas y praderas de pajonales en altas latitudes, y Hofstede (op. cit.), Verweij (op. cit.), Posada y Cárdenas (op. cit.), en páramos secos y húmedos.

La desaparición de las macollas en el páramo está relacionada con su pobre capacidad de recuperación, por la baja productividad primaria (Hofstede, op. cit.) que tienen, y a que posiblemente los meristemas se quedan sin protección contra los rayos UV-B. La vegetación graminoide no tolera una frecuencia alta de fuegos junto con pastoreo, en este caso las macollas tienden a fragmentarse, a perder diámetro y altura, hasta desaparecer (Verweij y Budde op. cit.); un caso similar se reporta para los bambusoides de chusque (Premauer, op. cit.; Vargas *et al.* en prensa). En cambio, *Cb. tessellata* se mantiene en parte abundante, aunque con menor tamaño, en todo el gradiente, para luego desaparecer casi por completo en sitios con pastoreo intenso. Es necesario investigar si esta especie posee una mayor resistencia al disturbio con relación a las macollas, posiblemente debido a su forma de vida en bambusoide y a su sistema de raíces. Las demás especies asociadas a las dominantes, que ocupan partes basales o internas de la arquitectura de la planta también disminuyen sus abundancias al aumentar el disturbio.

Invasión de especies

El disturbio por pastoreo puede incrementar la probabilidad de invasión de especies exóticas en una comunidad ya que con frecuencia son los animales los que llevan propágulos de plantas no nativas y paralelamente proveen de sitios para la invasión (Hobbs y Huenneke, op. cit.). La proporción de especies exóticas aumenta a medida que se intensifica el uso de la tierra (cultivos, pastoreo) y se pronuncia en los niveles altitudinales en la medida en que desciende en ellos (Verweij, op. cit.; Jaimes, op. cit.). En un sector pastoreado, sin cultivos cercanos, en el Parque Nacional Natural Chingaza, las especies introducidas no son determinantes en riqueza, pero sí en dominancia: en el sitio de mayor pastoreo se encuentra un 7% de especies introducidas, entre las que sobresalen *Rumex acetosella*, *Trifolium repens*, *Anthoxanthum odoratum* y *Taraxacum officinale*, con gran dominancia de *Trifolium repens* (Premauer, op. cit.).

Características espaciales

En áreas pastoreadas de páramo húmedo el ramoneo de chusque y presencia-ausencia de boñigas se incrementan hacia las partes medias y bajas de los valles, esto se puede explicar por la topografía plana y la cercanía a las fincas (Vargas *et al.*, en prensa). Verweij (op. cit.) encontró, en páramos del Parque Nacional Natural los Nevados, que la variable distancia a las fincas se correlaciona con los sitios más pastoreados y frecuentados por los animales. En los páramos, el pastoreo ocurre de manera principal en los valles de origen glaciar los cuales generalmente tienen pequeños ríos que los atraviesan o fuentes de agua subterráneas que afloran en las áreas más planas; los sitios con pastoreo intenso se localizan al lado de varias fuentes de agua, donde ya no hay chusque, sino una matriz de hierbas formadora de tapete (figura 4). Estas áreas son las que mayor grado de alteración presentan y se reportan para otros tipos 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, posiblemente la oferta de forraje en estas áreas pudo ser mayor y mantuvo una cierta relación entre la productividad y el gradiente topográfico.

Por otro lado, existen sectores que dificultan el acceso del ganado a parches de vegetación, por la presencia de barreras naturales como depresiones formadas por pequeños ríos; éste es el caso de muchos sitios con bajas intensidades de quema y pastoreo, que presenta muy poco ramoneo. Este factor en montañas contribuye grandemente a la heterogeneidad espacial, pues disturbios como fuego y pastoreo cambian su régimen en comparación con los sitios más alterados.



Figura 4. Valle de origen glaciar totalmente transformado en su vegetación por efecto del pastoreo.

Poblaciones

La vegetación de gramíneas (*Calamagrostis* spp. y *Festuca* spp.), que crecen en forma de macollas altas, puede tolerar uno a varios fuegos, pero su cobertura, altura y diámetro, tiende a disminuir cuando aumenta la frecuencia de quemas y especialmente si también hay pastoreo (Verweij & Budde, op. cit.), el cual, además, fragmenta las macollas. Esto se explica porque el fuego deja las yemas sin protección contra las duras condiciones ambientales y la baja productividad primaria neta del páramo hace que el crecimiento sea muy lento (Hofstede, op. cit.; Verweij, op. cit.). Observaciones de campo indican que *Chusquea tessellata*, con su forma de vida en bambusíode, parece ser más resistente que las macollas, pero también presenta evidencias de fragmentación cuando ha sido quemada varias veces y luego pastoreada (Figura 5) (Premauer, op. cit.) Con el consumo (pastoreo) la vegetación no tiene oportunidad de recuperarse completamente y el pisoteo fragmenta las macollas. Si esto ocurre en pendiente también aumenta la proporción de suelo desnudo, mientras que en fondos de valles y lugares planos se desarrolla una matriz cerrada de pastos cortos y hierbas rastreras que tienen ventaja sobre las formas de crecimiento altas que son intolerantes al disturbio por pastoreo (Verweij & Budde, op. cit.).



Figura 5. Fragmentación de *Chusquea tessellata* por pisoteo y herbivoría en el Parque Nacional Natural Chingaza.

Las poblaciones de “frailejón” (*Espeletia* spp) también se ven afectadas por el pastoreo. El ganado por lo general no consume las hojas, aunque, para los páramos de Venezuela, hay reportes de ramoneo de las hojas de *Coespeletia timotensis* (Pérez, 1992). El daño se debe principalmente a que las vacas se rascan contra las plantas afectando ciertas clases de altura y, de



Figura 6. Pérdida de la corona de hojas por el frotamiento del ganado al rascarse contra el tallo de la planta.

paso, los juveniles mueren por el pisoteo (Figura 6). En el Parque los Nevados, las poblaciones de *Espeletia bartwegiana* tienen la capacidad de sobrevivir al fuego. Si bien hay mortalidad juvenil, el fuego dispara el crecimiento y la germinación de nuevas plántulas (Vargas, 1997; 2000); en el caso de los adultos, el daño ocasionado por el fuego, hace que aumente su mortalidad. Si se combina el fuego con el pastoreo la mortalidad de adultos y de juveniles se incrementa (Figura 7) (Verweij y Kok, 1992). Según Laegaard (op. cit.) las plantas adultas de *Espeletia* mueren cuando son sometidas a quemas intensas, una posible causa de este hecho es la eliminación de la capa de hojarasca que las cubre. Hofstede (op. cit.) reporta una disminución en la biomasa de frailejones a lo largo de un gradiente de disturbio por pastoreo y fuego; en el Parque Chingaza, *Espeletia killipii* pierde poco a poco las clases de altura entre 30 y 120 cm con el disturbio y también presenta agrupamiento de adultos con pastoreo leve (Premauer, op. cit.).



Figura 7. Disminución de las poblaciones de *Espeletia Killipii* por efecto combinado de disturbios recurrentes (fuego) y continuos (pastoreo).

En recientes estudios sobre el aumento en la frecuencia e intensidad del disturbio —que lleva a una pérdida de hábitat— y su relación con el aumento en la frecuencia de ataques de predadores y plagas naturales a las poblaciones remanentes, Trujillo (op. cit.) encontraron en páramos del Parque Chingaza, que los disturbios tienen efectos colaterales en el desequilibrio de las redes tróficas y que parte de la mortalidad de *Espeletia kyllipii* se debe a una compleja interacción entre dos especies de gorgojos curculionidos, uno herbívoro y otro detritívoro, que viven en los individuos de esta especie, y el cusumbo (*Nasuella olivaceae*) que se alimenta de ellos.

La interacción entre disturbios continuos (pastoreo) y recurrentes (fuego) cambia los atributos vitales de las especies (Noble y Slatyer, 1980); por ejemplo, especies que pueden ser tolerantes a fuegos pueden ser intolerantes a pastoreo. 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 (Landsberg *et al.*, op. cit.; Archer, 1996). En el caso de *Espeletia* con disturbios recurrentes por fuego (por ejemplo, fuegos cada 5 - 10 años) la especie es tolerante, si la frecuencia de fuegos aumenta (fuegos cada dos años), la mortalidad de los individuos en las clases de tamaños entre 40 - 60 cm aumenta, la especie pasa de tolerante a intolerante, pero conserva todavía mecanismos de regeneración por semilla. Posteriormente si hay un disturbio continuo por pastoreo de ganado pierde la capacidad de regenerar por semilla al perder sus bancos de semillas y al eliminar las plántulas por pisoteo; de esta forma puede quedar localmente extinta (Vargas, op. cit.).

Bancos de semillas

Las condiciones particulares del páramo junto con los disturbios naturales y antrópicos seleccionan especies con estrategias de historia de vida que les permite permanecer bajo un régimen particular de estrés y disturbio. Dentro de estas estrategias de historia de vida es importante considerar la forma de vida, la unidad morfológica de dispersión y el tipo de reproducción. Una de las estrategias regenerativas de las plantas es la formación de un banco de semillas persistente (Pickett y White, 1985; Grime, op. cit.).

El banco de semillas es una agregación de semillas dormantes en el suelo, potencialmente capaces de reemplazar plantas adultas que mueren por causas naturales intrínsecas o por disturbios naturales o antrópicos (Harper, 1977). El fuego contribuye a la pérdida del banco, pues al quedar el suelo desnudo se presentan procesos de erosión eólica e hídrica (fuertes lluvias) que pueden barrer la capa superficial del banco de semillas. Según Harper (*ibid.*) el pisoteo del ganado favorece algunas especies y por consiguiente aumenta su banco de semillas, pero cambia las especies que lo componen.

El banco de semillas germinable (BSG), frente al disturbio pastoreo y fuego, es una estrategia importante de las especies para la colonización inicial, después de un fuego y con permanencia de bajo pastoreo intensivo. En una comunidad de *Espeletia killipii*-*Chusquea tessellata*, sin evidencias de disturbio antrópico, en páramo húmedo, el banco se encuentra en su mayor parte en los primeros 5 cm del suelo, lo cual permite considerar como superficial al banco de semillas de páramo (Vargas y Rivera, op. cit.); sin embargo, han sido encontradas semillas entre los 5-10 cm de profundidad lo que equivale a un 30% del total de semillas del banco en su conjunto (Posada y Cárdenas, op. cit.). La presencia de las semillas en el estrato profundo se explica por dos razones: o las semillas se depositaron en el suelo en épocas pasadas o las semillas fueron desplazadas verticalmente por acción del agua o de animales, como la lombriz de tierra (Willems y Huijsmans, 1994).

El banco de semillas de páramo presenta altas densidades, 12.973 semillas/m², (Posada y Cárdenas, op. cit.), en comparación con las densidades presentes en ecosistemas cercanos tropicales de montaña, como el bosque altoandino, con 1.813 sem/m², (Jaimes y Rivera, 1991), ecosistemas alpinos méxicos, con 1-3.957 sem/m², y ecosistemas alpinos hídricos, con 0-2.802 sem/m², (Chambers, 1995). La comparación con otros ecosistemas provee un buen marco de referencia, ante la escasez de información sobre bancos de semillas en páramo, que se ha limitado a algunos estudios enfocados hacia una sola especie, como *Espeletia grandiflora* (Ochoa, 1994) y *Espeletia timotensis* (Guariguata y Azocar, 1988).

Con relación a la intensidad de disturbio por pastoreo y fuego se sabe que a intensidades intermedias disminuye la riqueza, la densidad y diversidad de especies del banco, para aumentar considerablemente bajo la acción de un pastoreo intensivo. El aumento del disturbio (fuego + pastoreo) favorece, en el banco de semillas, a las especies dicotiledóneas sobre las monocotiledóneas, y a las especies con expansión vegetativa por estolones o rizomas. La cobertura de especies en la vegetación en pie y la abundancia en su banco de semillas tienen diferentes comportamientos frente al disturbio; por ejemplo, existen especies con estrategia de pioneras que en sitios no disturbados sólo se encuentran en el banco de semillas y con el disturbio aparecen en la vegetación en pie, otras como *Espeletia* sp. y *Bartsia* sp. son altamente afectadas por el disturbio, el cual disminuye tanto su cobertura en la vegetación en pie, como su banco de semillas, hasta desaparecer localmente (Posada y Cárdenas, op. cit.).

El pastoreo intensivo que se produce cerca de las fuentes de agua aumenta la densidad del banco de semillas (Iverson y Wali, 1982; Johnston *et al.*, 1969 citados por Navie *et al.*, (1996). Característica también presente en los páramos, en áreas más frecuentadas por el ganado por la presencia de varias fuentes de agua en sectores planos. Esto indicaría que el pastoreo intensivo selecciona especies que forman grandes bancos de semillas como estrategia ante este

disturbio. El pastoreo puede afectar las reservas de semillas en variedad de formas. La producción de semillas *in situ* puede ser seriamente reducida para varias especies, mientras que las plantas pequeñas y no palatables se pueden beneficiar de la disminución de especies que ejercen competencia.

El efecto de las quemas sobre el banco de semillas ha sido estudiado en su mayoría para ecosistemas pirófilos, en los cuales los factores que influyen a las semillas están en su mayoría relacionados con el fuego, entre estos se incluyen el calor, sustancias químicas derivadas de la vegetación quemada, liberación de compuestos tóxicos, incremento de la luz (Baskin y Baskin, 1989; Vleeshouwers *et al.*, 1995; Thompson *et al.*, 1998) y estrañificación (Parker y Kelly, 1989). Estos factores influyen de dos maneras: 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, o estimulando la germinación, con la denominada germinación en masa después del fuego.

En estudios en páramos del Ecuador Ramsay y Oxley (op. cit.) encontraron, en quemas controladas, que la elevación de la temperatura en el suelo no es mayor de 60° C. En un estudio similar, en el páramo de Chingaza, para una comunidad vegetal en suelos bien drenados, *Espeletia grandiflora*-*Calamagrostis effusa*, mediante registros con termocuplas digitales, se encontró que la temperatura del suelo tuvo incrementos en valores de entre 2° y 8° C, lo que hace pensar que la mortalidad de semillas por temperatura no sea importante. La germinación masiva de *Paepalanthus* sp, reportada por Vargas (op. cit.), puede ser causada más por la entrada de luz al suelo después de la quema que por la estimulación directa de temperatura o fuego. Es posible que algunas semillas germinen en masa (Parker y Kelly, op. cit.; Whelan, op. cit.) después de la quema, con obvia disminución en la densidad del banco de semillas.

El efecto negativo de las quemas aumenta con la incorporación de ganado en las zonas recién quemadas. El pisoteo del ganado produce cambios en la microtopografía del suelo lo que afecta su estructura y modifica las condiciones de germinación (Vargas y Rivera, op. cit.). El pisoteo también remueve permanentemente el suelo, produce tipos de vegetación abierta (Verweij y Budde, op. cit.) y puede inducir procesos de erosión, por agua y viento, perdiéndose con el suelo parte del banco de semillas.

Suelo

Otro aspecto del disturbio por fuego y pastoreo es su impacto sobre el suelo del páramo. Después de un fuego, los nutrientes del suelo se incrementan momentáneamente, para luego ser rápidamente inmovilizados por los microorganismos del suelo, el aluminio, las cenizas volcánicas y por la porción aérea de la biomasa (Figura 8); el pastoreo a su vez, implica una



Figura 8. Incorporación temporal de nutrientes al suelo, a partir de las cenizas resultantes de la acción del fuego, en el páramo.

pérdida de nutrientes que no alcanza a ser compensada por las entradas al sistema en forma de orina y heces (Hofstede, op. cit.). Las características físicas de los suelos de páramos secos o húmedos presentan grandes diferencias entre sitios pastoreados y no pastoreados: la densidad aparente es mayor (alta compactación atribuida al pisoteo continuo del ganado), menor humedad y estabilidad estructural y mayor temperatura, con relación a sitios sin disturbio o con intensidades moderadas a bajas (Pinzón, 1989; Hofstede, op. cit.; Zalamea *et al.*, sin publicar).

Sin embargo, las diferencias en el contenido de nutrientes son poco evidentes (Pinzón, op. cit.), aunque en algunos casos lo sean; ellos están determinados, hasta cierto punto, por el pastoreo y, el resto, por otros factores, entre los que se cuenta la época del año (seca-lluviosa) que ha sido considerada como el factor de más alta relevancia para el caso (Hofstede, op. cit.). Lo expuesto se reafirma con los datos obtenidos por Premauer, *et al.* (sin publicar) en páramo húmedo, cuyos registros para la época lluviosa, detectan diferencias entre suelos de sitios con y sin pastoreo. Los sitios con mayor intensidad de pastoreo presentaron mayor contenido de Ca pero menor contenido de bases totales, K, P y menor saturación de acidez intercambiable. En general, el suelo del sitio con pastoreo intenso también se diferencia del resto del gradiente de pastoreo, en aspectos tales como el menor contenido de materia orgánica, menor capacidad de intercambio catiónico y mayor valor del pH.

Fitomasa de raíces

Se puede afirmar que la distribución y densidad de las raíces en una comunidad vegetal depende del tipo de plantas presentes y de las características del entorno en el cual éstas se desarrollan (Foth, 1990). Las principales características del suelo que inciden sobre el desarrollo de las raíces se relacionan con la disponibilidad de agua y nutrientes, el grado de acidez y la porosidad y presencia de oxígeno. En consideración a que la cantidad y distribución de raíces en el suelo depende directamente del tipo de vegetación, es de suponer que los disturbios por quemas y pastoreo no sólo tengan fuertes efectos sobre la composición y estructura de la vegetación del páramo sino también que dichos disturbios lleguen a afectar paralelamente la cantidad y distribución espacial de la biomasa subterránea o hipogea, a efecto de lo cual se calcula en términos de fitomasa de raíces (biomasa + necromasa). Estudios realizados en páramos cuya atmósfera es seca (Hofstede, op. cit.; Hofstede y Rossenar, (1995) reportan que la fitomasa de raíces tiende a aumentar en sitios sometidos a pastoreo intenso.

Para páramos atmosféricamente húmedos, se ha encontrado que la mayor cantidad de raíces se presenta en sitios con intensidad de disturbio intermedio, mientras que en sitios con pastoreo intensivo, donde la vegetación se ha transformado en un prado rasante, la cantidad de raíces disminuye de manera notable. Sin embargo, diferentes autores aclaran que esto puede relacionarse con la amplitud del gradiente de intensidad de disturbio estudiado y por lo tanto, no necesariamente contradice lo hallado en páramos secos. En términos generales, parece existir una tendencia al aumento de la fitomasa de raíces asociada con la presencia de intensidades crecientes de disturbio por fuego y pastoreo; aunque si la intensidad del disturbio es demasiado alta se puede presentar un descenso en la cantidad de raíces presentes.

El disturbio afecta de igual modo la distribución vertical de las raíces en un gradiente de profundidad. Esto se evidencia al menos en páramos húmedos, en los cuales Zalamea *et al.*, (sin publicar) han señalado que la distribución vertical de las raíces es más o menos homogénea en un gradiente de profundidad, en sitios sin disturbio o con intensidades moderadas, mientras que en sitios sometidos a fuertes intensidades de disturbio, cerca del 60% de las raíces se concentra en los primeros 5 cm de suelo, a la vez que su cantidad disminuye notoriamente a medida que se avanza en profundidad.

Patrones de distribución inversos, con respecto a la profundidad, han sido encontrados como característicos de suelos pobres en nutrientes, como los hallados en páramos andinos—con y sin disturbio—(Hofstede y Rossenar, op. cit.) y en bosques amazónicos (Cavelier, 1992; Cavelier *et al.*, 1996). Si consideramos que el suelo de los páramos húmedos también es pobre en nutrientes, los resultados de este estudio muestran que existen grandes diferencias en cuanto a la dinámica de flujo de nutrientes, desde la materia en descomposición hacia las raíces, y resaltan la importancia del humus en el suministro continuo de nutrientes hacia las raíces de las plantas.

En conclusión, bajo fuertes intensidades de disturbio por fuego y pastoreo, los páramos (en especial los atmosféricamente húmedos) pueden sufrir alteraciones en los flujos de nutrientes, asociados a cambios drásticos en la densidad y en el contenido de materia orgánica del suelo, lo que conlleva a una pérdida de la capacidad de retención de agua y de nutrientes en el mismo (Zalamea, sin publicar).

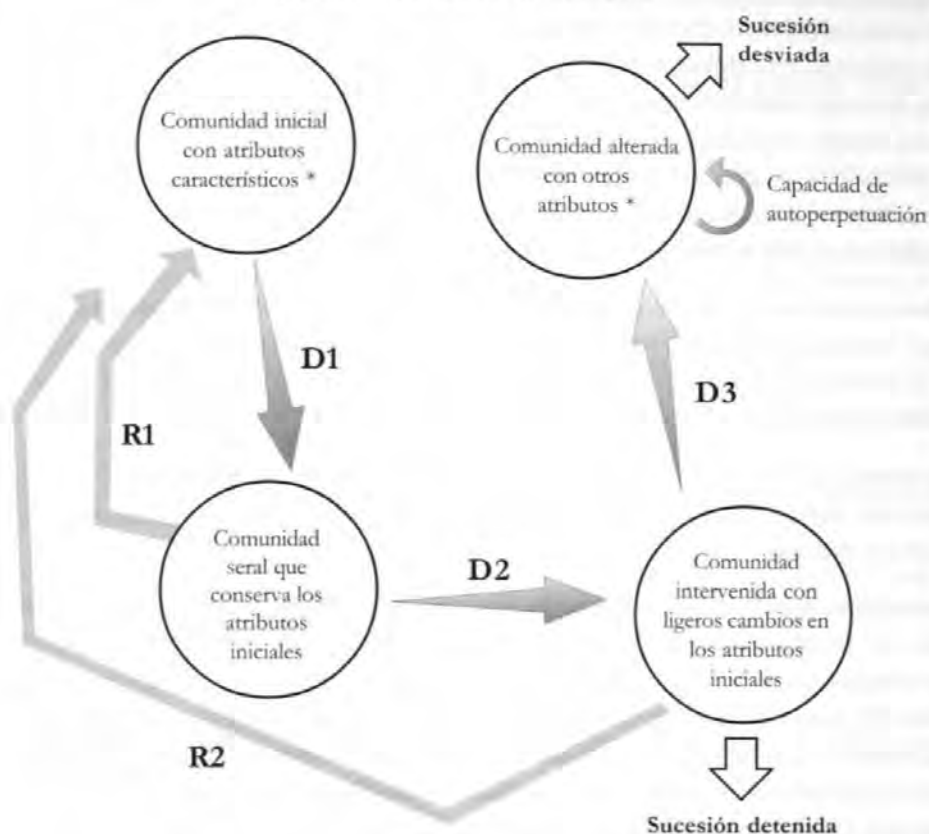
CONCLUSIONES

El manejo que por lo general se le da en la actualidad al páramo agota al ecosistema en su capacidad de retención y regulación del agua y afecta su diversidad biológica. El crecimiento de las plantas de páramo es muy lento y, desde luego, su nivel de productividad primaria resulta muy bajo; estas características condicionan su recuperación, a los efectos de los disturbios, a períodos que pueden llegar a ser muy largos. Por ejemplo, después de una quema, el páramo tarda en volver a la diversidad original por lo menos diez años, después de ocurrido este disturbio (Verweij, op. cit.), y puede tardar cerca de cinco años para recuperar la biomasa quemada (Hofstede, op. cit.). Por fortuna, ha habido grandes avances en modelar la distribución espacial del ganado y la heterogeneidad espacial y temporal de la vegetación: la investigación en Colombia está llevando a conocer y entender los efectos del fuego y el pastoreo en la vegetación del páramo y a proveer herramientas para un mejor manejo del ecosistema. La idea final es poder llegar a trabajar de manera mancomunada con los propietarios de las ganaderías y reducir el impacto que esta práctica ocasiona.

La utilización de los páramos andinos con fines ganaderos y/o agrícolas, llevada a cabo hasta el momento sin ningún tipo de orientación que apunte hacia un sistema sostenible, no sólo tiene efectos puntuales en la composición, estructura y diversidad de la biota y del suelo, sino que puede alterar la dinámica hídrica, los flujos de nutrientes y la capacidad regenerativa natural de este ecosistema. Esto puede llevar a comunidades propias de sucesiones detenidas o, incluso desviadas, a partir de las cuales es muy difícil recuperar la comunidad inicial, pues esto significa acompañar procesos a muy largo plazo, como la recolonización de especies claves que no poseen bancos de semillas y la formación de humus en el suelo, así como la recuperación de la textura y estructura inicial del mismo. A lo anterior se suma el hecho, ya señalado, que la vegetación paramuna presenta una baja productividad primaria y un crecimiento muy lento, por lo que, en general es un ecosistema que tarda mucho tiempo en recuperarse de un disturbio.

En la Figura 9 se esquematizan los procesos que pueden llevar a transformar de manera radical —y muy posiblemente de forma irreversible— las comunidades paramunas en otras comunidades bajo dinámicas sucesionales detenidas y desviadas. Así, la comunidad inicial (sin disturbio antrópico) posee una serie de atributos, como suelos ricos en materia orgánica (humus), con una alta capacidad de retención de agua y nutrientes y una baja densidad aparente

Un ecosistema de páramo húmedo sometido a diferentes
grados de intensidad de disturbio



R1 Regeneración natural a partir de BSG y estrategias de regeneración vegetativa.

R2 Regeneración natural más lenta por pérdida de especies clave (v.g. *Espeletia spp*) y cambios en la composición del BSG.

D1 Intensidad de disturbio baja: fuegos naturales, disturbios por animales, etc.

D2 Intensidad de disturbio intermedia: disturbios naturales + antrópicos con un nivel moderado y frecuente.

D3 Intensidad de disturbio alta: disturbios naturales + antrópicos con un nivel alto y persistente.

* Ver explicación en el texto

Figura 9. Modelo conceptual de la dinámica de la sucesión-regeneración en un ecosistema de páramo húmedo sometido a diferentes intensidades de disturbio por fuego y pastoreo.

(es decir poca compactación); al igual que presencia de bancos de semillas germinables (BSG), capaces de regenerar la comunidad inicial, y especies con estrategias de regeneración vegetativa. Estos atributos le permiten recuperarse luego de disturbios naturales o antrópicos leves. Cuando la intensidad de los disturbios antrópicos aumenta, la comunidad se ve notablemente alterada y muestra otros atributos, como suelos con bajos contenidos de materia orgánica, con una alta densidad aparente (compactados), una baja capacidad de retención de agua y de nutrientes y una pérdida importante de la capacidad regenerativa natural de la comunidad, todo ello representado en un cambio drástico en la composición del banco de semillas germinable. Estas características le confieren a la nueva comunidad la capacidad de autoperpetuarse ocupando los espacios que, en consecuencia impiden la regeneración del páramo.

Básicamente los efectos menos negativos que pueden ser considerados para la vegetación y para una mayor oferta de forraje se obtendrían con una intensidad leve de pastoreo, es decir, 0,16 unidades de animal (UA) por hectárea. Sin embargo, estas consideraciones no son aplicables a los páramos húmedos.

Teniendo en cuenta que el principal servicio ambiental del páramo en Colombia es el suministro de agua potable, resulta muy grave que este ecosistema pierda su capacidad de retención y regulación.

Los autores agradecen a Colciencias por la financiación del proyecto "Sucesión – regeneración del páramo después de quemas y pastoreo" (cód. 1101-13-607-96). A la División de Investigaciones de la Universidad Nacional de Colombia Sede Bogotá (DIB) por la financiación del proyecto de contrapartida: "Efecto de disturbios por pastoreo y fuego sobre la biomasa de raíces en un páramo húmedo". A la Unidad Administrativa Especial de Parques Nacionales Naturales (Uaeppn), en especial al biólogo Carlos Lora, jefe del Parque Nacional Natural Chingaza, por toda su colaboración en el desarrollo del proyecto.

Bibliografía

- Archer, S. 1996. *Assessing and interpreting grass – woody plant dynamics*. Pp. 101-134 in J. Hodgson y A. W. Illius (eds): *The ecology and management of grazing systems*. CAB International. New York, USA.
- Balslev, H.; J. L. Luteyn (eds). 1992. *Paramo. An Andean ecosystem under human influence*. Academic Press.
- Baskin, J.M.; C.C. Baskin. 1989. *Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology*. Pp. 53-65, in: M.A. Leck et al. (eds), *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego, California.
- Cárdenas, C. de los A.; C. Posada; O. Vargas. 2002. *Banco de semillas germinable de una comunidad vegetal de páramo húmedo sometida a quema y pastoreo* (Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia). *Ecotrópicos*. 15(1).

- 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.; J. Estévez; B. Arjona 1996. *Fine-root biomass in three successional stages of a andean cloud forest in Colombia*. Biotropica, 28(4b):728-736.
- Chambers, J.C. 1995. *Disturbance, life history strategies and seed fates in alpine herbfield communities*. American Journal of Botany, 82: 421-433.
- Cleef, A.M. 1981. *The vegetation of the paramos of the Colombian Cordillera Oriental*, Tesis Doctorado, U. Utrecht.
- Cobos, R. 2003. *Sucesiones primarias en páramo: Patrones de diversidad, rasgos de historias de vida y su relación con nutrientes* (Parque Nacional Natural Chingaza). Trabajo de Grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.
- Connell, J. H. 1978. *Diversity in tropical Rain Forests and coral Reefs*. Science 199: 1302-1309.
- ; Slatyer, R.O. 1977. *Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization*. American Naturalist, 111: 1119-1144.
- Crawley, M.J. 1994. *The structure of plant communities in* Crawley (ed.): Plant Ecology Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- De Robert, B.; M. Monasterio. 1994. *Prácticas agrícolas campesinas en el páramo de Apure, Sierra Nevada de Mérida, Venezuela*, in: El uso tradicional de los recursos naturales en montañas: tradición y transformación. Unesco. Montevideo.
- Foth, H. 1990. *Fundamentals of soil science*. John Wiley y Sons, New York.
- Frank D.A., S.J. McNaughton; B.F. Tracy. 1998. *The ecology of the earth's grazing ecosystems*. BioScience. 48(7): 513-52.
- Grime, J. P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley y Sons. Great Britain.
- 1998. *Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects*. Journal of Ecology 86: 902-910.
- 2001. *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*. Second edition. John Wiley y Sons, Ltd.
- Guariguata, M.; Azocar, L. 1988. *Seed bank dynamics and germination ecology in Espeletia timotensis (Compositae), an andean giant rosette*. Biotropica, 20: 54-59.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, New York. Disturbance in tropical forests. Journal of Ecology. 35: 458-560.
- Hobbs R.; Huenneke L. 1992. *Disturbance, Diversity and Invasion: Implications for conservation*. Conservation Biology, 6: 324-337.
- Hofstede, R.G.M. 1995. *Effects of burning and grazing on a colombian paramo ecosystem*, Universidad de Amsterdam, I C G, Holanda.

- Hofstede, R.G., Mondragón, M.X.; Rocha, C.M. 1995. *Biomass of grazed, burned, and undisturbed paramo grasslands, Colombia*. I. Aboveground vegetation. *Arctic and Alpine Research*, 27(1): 1-12.
- Hofstede, R.G.G.; Rossenaar, J.G.A., 1995. *Biomass of grazed, burned and undisturbed paramo grasslands, Colombia*. II. Root mass and aboveground: Belowground ratio. *Arctic and Alpine Research*, 27(1): 13-18.
- Jaimes, V. 2000. *Estudio ecológico de una sucesión secundaria y mecanismos de recuperación de la fertilidad en un ecosistema de páramo*. Tesis Posgrado. Universidad de los Andes de Mérida. Venezuela.
- ; Rivera, D. 1991. *Banco de semillas y tendencias en la regeneración natural de un bosque altoandino en la región de Monserrate* (Cundinamarca, Colombia). *Perez-Arbelaezia*, 3: 3-35.
- James, G.D.; J. Landsberg; S.R. Morton. 1999. *Provision of watering points in the Australian arid zone: a review of effects on biota*. *Journal of Arid Environments* 41: 87-121.
- Keating, P. L. 1998. *Effects of anthropogenic disturbances on paramo vegetation in Podocarpus National Park, Ecuador*. *Physical Geography*, 19: 221-238.
- Laegaard, S. 1992. *Influence of fire in the grass paramo vegetation of Ecuador*. En: Balslev, H.; Luteyn, J.L. (Eds). *Paramo an Andean Ecosystem under Human Influence*. Academic press. Londres. Inglaterra.
- Landsberg J., O'Connor T.; Freudenberger D. 1999. *The Impacts of Livestock Grazing on Biodiversity in Natural Ecosystems*. En: *Nutritional Ecology of Herbivores*. Proceedings of the Vth International Symposium on the Nutrition of Herbivores, editado por H. J. Jung, y G. C. Jr. Fahey, USA, American Society of Animal Science, págs. 752-777.
- Leege T., Daryl, J.; Zamora, B. 1981. *Effects of Cattle Grazing on Mountain Meadows in Idaho*. *Journal of Range Management*, 34(4): 324-328.
- Liira, J.; K. Zobel. 2000. *Vertical structure of a species rich grassland canopy, treated with additional illumination, fertilization and mowing*. *Plant Ecology* 146:185-195.
- Llambi, L. D.; L. Sarmiento. 1998. *Biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria en los páramos venezolanos*. *Ecotrópicos* 11 (1) :1-14.
- Luteyn, J. L. 1999. *Paramos a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature*. *Mem. New York Bot. Gard.* 84: 278 pp. New York.
- Magurran, A. 1989. *Diversidad ecológica y su medición*. Ediciones Vedral. España.
- Márquez, G. 1996. *Ecosistemas estratégicos y otros episodios de ecología ambiental*. Fondo FEN. Bogotá.
- Matus G.; Tothmérész B. 1990. *The effect of grazing on the structure of a sandy grassland*. En: *Spatial processes in plant communities*, editado por F. Kraulec, S. Agnew y H.J. Willems, Checoslovaquia, Academia Prague, págs. 32-35.
- McIntyre, S.; R.M. Tremont. 1995. *Plant life: history attributes, their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation*. *Journal of Ecology*, 83: 31-44.

- Milchunas, D.G.; Lauenroth, W.K. 1993. *Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments*. Ecological Monographs, 63 (4): 327- 366.
- Milchunas, D.G., Sala O.E.; Lauenroth, W.K. 1988. *A Generalized Model of the Effects of Grazing by Large Herbivores on Grassland Community Structure*. The American Naturalist, 132 (1): 87-106.
- Molano J. 1996. *Problemática ambiental del páramo andino*. En: Páramo, ecosistema a proteger. Serie Montañas Tropoandinas Vol.I, Santafé de Bogotá, Codice Ltda., págs. 39-62.
- Molinillo, M. F. 1992. *Pastoreo en ecosistemas de páramo: estrategias culturales e impacto sobre la vegetación en la cordillera de Mérida, Venezuela*. Tesis de Maestría en Ecología Tropical. Universidad de los Andes, Venezuela.
- ; M. Monasterio. 1997. *Pastoralism in paramo environments: practices forage and impact on vegetation in the Cordillera of Mérida*. Mountain Research and Development 17: 197-211.
- Mora L.E.; Sturm H. (Eds.). 1994. *Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino. Cordillera Oriental. Colombia*. Tomo I, Bogotá.
- Navie, S.C.; R.A. Cowley; R.W. Rogers. 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.; R. O. Slatyer. 1980. *The use of vital attributes to predict successional change in plant communities subjes to recurrent disturbances*. Vegetatio. 43: 5-21.
- Ochoa, K. 1994. *Banco de semillas de Espeletia grandiflora*. Tesis de Pregrado, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia.
- Páez, V. 2002. *Comunidades vegetales de páramo en un valle quemado y pastoreado (Parque Nacional Natural Chingaza)*. Tesis de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Parker, T.; V. Kelly. 1989. *Seed banks in California Chaparral and others mediterranean climate shrubland*. pp. 231-255 In: M.A. Leck et al. (eds): Ecology of soil seed banks. Academic Press, San Diego, California.
- Pérez, F.L. 1992. *The Ecological Impact of Cattle on Caulescent Andean Rosettes in a High Venezuelan Paramo*. Mountain Research and Development, 12 (1): 29-46.
- Petraitis, P.S.; R. E. Lathan; R.A. Niesenbaum. 1989. *The maintenance of species diversity by disturbance*. Q. Rev. Biol. 64(4): 393-418.
- Pickett, S.T.A.; P.S. White (Eds), 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, INC. San Diego, USA.
- 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.
- Pinzón A. 1989. *Caracterización física de los suelos de los páramos de Chingaza, Neusa y Sumapaz y predicción de la pérdida del suelo*. Suelos Ecuatoriales, 19 (1): 31-40.

- Posada, C.; C. de los A. Cárdenas. 1999. *Banco de semillas germinable de una comunidad vegetal de páramo sometida a quema y pastoreo (Parque Nacional Natural Chingaza)*. Tesis de Biología, Universidad Nacional de Colombia.
- Posse G., J. Anchorrena; M.B. Collantes. 2000. *Spatial micro patterns in the steppe of Tierra del Fuego induced by sheep grazing*. Journal of Vegetation Science 11: 43-50.
- Premauer, J. M. 1999. *Efecto de diferentes regimenes de disturbio por quema y pastoreo sobre la estructura horizontal y vertical de la vegetación de páramo. (Parque Nacional Natural Chingaza)*. Tesis de Biología, Universidad Nacional de Colombia.
- ; O. Vargas. en prep. *Patrones de diversidad en vegetación pastoreada y quemada en un páramo húmedo (Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia)*.
- ; O. Vargas; H. Campos. en prep. *Soil and plant nutrient concentrations on a grazing gradient in a bamboo paramo*.
- Ramsay, P. M.; E.R.B. Oxley. 1996. *Fire temperatures and post fire plant community dynamics in Ecuadorian grass paramo*. Vegetatio 124: 129-144.
- Rangel, J. O. 2000. *La región paramuna y franja aledaña en Colombia*. Pp. 1-23, in J.O. Rangel (ed.): Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá.
- ; H. Sturm. 1994. *Consideraciones sobre la vegetación, la productividad primaria neta y la arthropofauna asociada en regiones paramunas de la cordillera Oriental*. Pp. 45-70 in L. E. Mora-Osejo y H. Sturm (eds.). Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino. Cordillera Oriental de Colombia. Tomo I. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Alvarez Lleras No. 6.
- ; P.D. Lowy; M. Aguilar. 1997. *Colombia. Diversidad Biótica II. Tipos de Vegetación en Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia.
- Ricklefs, R. E.; D. Schuller (eds). 1993. *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press. Chicago y London.
- Sarmiento, G. 1984. *The Ecology of Neotropical Savannas*. Harvard University Press. Cambridge, Massachussets, and London, England.
- Sarmiento, L. M.; Monasterio, M.; M. Montilla. 1990. *Succession, regeneration and stability in high Andean ecosystems and agroecosystems: The Rest-fallow strategy in the "páramo Gavidia"*. Venezuela. Geographica Brenensia, African Studies series A8 .pp.151-157.
- Sheil, D. 1999. *Tropical forest diversity, environmental change and species augmentation: After intermediate disturbance hypothesis*. Journal of Vegetation Science. 10: 851- 860.
- Sierra, A.; L.E. Mora-Osejo. 1994. *Estudio morfológico del sistema radical de plantas del páramo y del bosque altoandino*. in L.E. Mora-Osejo, y H. Sturm (ed.): Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino. Cordillera Oriental de Colombia. Tomo 2, Acad. Col. Cienc. Ex. Fis. y Nat. Bogotá.

- Southwood, T.R.E.; V.K., Brown; P.M. Reader. 1979. *The relationships of plants and insect diversities in succession*. Biological Journal of the Linnean Society 12: 327–348.
- Sturm, H.; O. Rangel. 1985. *Ecología de los páramos andinos: una visión preliminar integrada*. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Colombia.
- Tainton, N.M.; C.D. Morris; M.B.Hardi. 1996. *Complexity and Stability in Grazing Systems*. En: The Ecology and Management of Grazing Systems ED. J. Hodgson y AW Illus. CAB INTERNATIONAL, Oxon, Inglaterra.
- Thompson, K.; Bakker, J.P.; R.M. Bekker. 1998. *Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora*. Journal of ecology, 86: 163-169.
- Tilman, D.; S. Pacala. 1993. *The maintenance of species richness in plant communities*. Pp. 13–25. En Ricklefs, R. E y D. Schluter. (eds.) Species diversity in ecological communities. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- Trujillo, D. 2002. *Interacciones entre el frailejón (Espeletia killipii Cuatrec), gorgojos (curculionidae) y el coati de montaña (Nasutella olivaceae Gray) en un gradiente de disturbio*. Parque Nacional Natural Chingaza. Trabajo de Grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.
- Van der Hammen, TH.; H. Hooghiemstra. 2001. *Historia y paleoecología de los bosques montanos andinos neotropicales*. Pp. 63-84, in M. Kappelle y A. D. Brown (eds.) Bosques Nublados del Neotrópico. Instituto Nacional de Biodiversidad. Costa Rica.
- Van der Maarel, E.; Titlyanova, A.1989. *Above-ground and below-ground biomass relations in steppes under different grazing conditions*. OIKOS, 56: 364-370.
- Vargas, O.; D. Rivera. 1990. *El páramo un ecosistema frágil*. Cuadernos de Agroindustria y Economía Rural. Universidad Javeriana. Bogotá. Colombia. Pp. 145-163.
- Vargas, O. 1996. *Impacto del fuego y pastoreo sobre el medio ambiente páramo*. En: El páramo. Ecosistema a proteger. Serie Montañas Tropoandinas Vol. II Fundación Ecosistemas Andinos. Bogotá. Colombia. Pp: 63-72.
- , 1997. *Un modelo de sucesión-regeneración de los páramos después de quemaz*. Caldasia, 19 (1-2): 331-345.
- , 1998. *Problemas para la conservación, protección y manejo de los páramos. Caracterización y manejo de las zonas de páramo*. Memorias. Ministerio del Medio Ambiente e ICFES. Colombia.
- , 2000. *Sucesión regeneración del páramo después de disturbios por fuego*. Tesis Magister en Biología-Línea Ecología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- , 2002. *Disturbios, patrones sucesionales y grupos funcionales de especies en la interpretación de matrices de paisaje en los páramos*. Perez – Arbelaez No. 13. pp. 73 – 89.
- ; J. Premauer; C. Cárdenas. 2002. *Efecto del pastoreo sobre la estructura de la vegetación en un páramo húmedo de Colombia*. Ecotrópicos 15 (1).

- ; J. Premauer; M. Zalamea. En prensa. *Impacto de fuego y ganadería sobre la vegetación de páramo*. Memorias del Congreso Mundial de Páramos 2002 , Paipa - Colombia.
- ; J. Premauer, En prep. *Aboveground – biomass and soil nutrient recovery after a fire in four vegetation physiognomic types of a humid paramo*.
- Verweij, P. A. 1995. *Spatial and Temporal Modelling of Vegetation Patterns*, Holanda, ITC.
- ; Budde, P. E. 1992. *Burning and grazing gradients in paramo vegetation: Initial ordination analyses*. En: *Paramo an Andean Ecosystem under Human Influence*, editado por H. Balslev y J.L. Luteyn, Inglaterra, Academic press, págs. 177-195.
- ; Kok, K. 1992. *Effects of fire and grazing on Espeletia bartwegiana populations*. En: *Paramo an Andean Ecosystem under Human Influence*, editado por H. Balslev y J.L. Luteyn, Inglaterra, Academic press, págs. 215-229.
- Vleeshouwers, L.M., H.J.; Bouwmeester; C.M. Karsen. 1995. *Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology*. *Journal of Ecology*, 83: 1031-1037.
- Whelan, R. 1995. *The Ecology of Fire*. Inglaterra, Cambridge University Press.
- Willems, J.H.; K.G.A., Huijsmans. 1994. *Vertical seed dispersal by earthworms: a quantitative approach*. *Ecography*, 17: 124-130.
- Whittaker, R. H. 1972. *Evolution and measurement of species diversity*. *Taxon* 21(2/3): 213-251.
- Zalamea, M.; O. Vargas; J. Premauer. En prep. *Efecto de disturbios por pastoreo y fuego sobre la fitomasa de raíces en un páramo húmedo en Colombia*.
- Zuluaga, S. 2002. *Estructura de dos comunidades de frailejón Espeletia killipii y Espeletia grandiflora y su relación con factores edáficos en dos toposecuencias del valle del río Tunjo. Parque Nacional Natural Chingaza*. Tesis de Maestría. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.