

PEREZ ARBELAEZIA

Nº 13 FEBRERO 2002

ISSN 0120-7717



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





ENRIQUE PÉREZ ARBELÁEZ

1896 – 1972

Fundador del Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis

Publicación del Jardín Botánico de Bogotá 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 de Bogotá. 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 colibríes.



**ALCALDÍA MAYOR
DE BOGOTÁ D.C.**

Alcalde Mayor
Antanas Mockus Sivickas

**JARDÍN BOTÁNICO DE BOGOTÁ
"JOSÉ CELESTINO MUTIS"**

Junta Directiva

Julia Miranda Londoño
María Consuelo Araújo
Alberto Gómez Mejía
Germán Andrade Pérez
Mónica Gómez de Espinosa
Marco Palacio 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 Técnica Operativa

Francisco Sánchez Hurtado

Subdirección Científica

Alfonso López Quintero

PEREZ ARBELAEZIA

Número 13 - Febrero de 2002

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

Enrique Uribe Botero
Catalina Nagy Patiño
Jaime Rudas Ll.
María Margarita Gaitán Uribe

Editores

César Escallón Estupiñán
Gustavo Morales Liscano

Ilustración Carátula

Miconia squamulosa (Sm.) Tr.

Melastomataceae, típica de los cerros de Bogotá y endémica de la Cordillera Oriental de Colombia. Planta fácilmente reconocible por el tomento con aspecto ceniciento y en forma de escama que recubre el envés de las hojas. El carácter endémico de esta especie exige particular atención sobre su hábitat y sobre sus condiciones de conservación.

PEREZ - ARBELAEZIA

Publicación anual

© Jardín Botánico de Bogotá 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.*

Coordinación Editorial

Luis Alfonso Cano Ramírez

Canje

Húver Nieto Gómez

Biblioteca Enrique Pérez Arbeláez

Diseño y diagramación

Sanmartín Obregón & Cia.

Impresión

Sanmartín Obregón & Cia.

Ilustración carátula

Miconia squamulosa (Sm.) Tr.

Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de
Granada 1976. Tomo XXX.

Cortés del Instituto Colombiano de Antropología e Historia
ICAN

Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis

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

bogotanico@jbb.gov.co • www.jbb.gov.co

CONTENIDO

Presentación	7
Estrategias de regeneración postquema en áreas de vegetación altoandina tipo matorral William Rodríguez Beltrán y Orlando Vargas Ríos	9
Acercamiento a la ecología de la restauración José Ignacio Barrera Cataño y Héctor Felipe Ríos Alzate	33
Anatomía foliar de cinco especies de árboles ornamentales cultivados en el Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis Esmeralda Castebianco Echavarría, Angel David Barba Romero y Hernán Cardozo Gutiérrez	47
Planteamiento de la propuesta de restauración ecológica de áreas afectadas por el fuego y/o invadidas por el retamo espinoso (<i>Ulex europaeus L.</i>) en los cerros de Bogotá D.C. José Ignacio Barrera Cataño, Héctor Felipe Ríos Alzate y Claudia Alexandra Pinzón Osorio	55
Disturbios, patrones sucesionales y grupos funcionales de especies en la interpretación de matrices de paisaje en los páramos Orlando Vargas Ríos	73
Monitoría de áreas de isocontaminación en la región de influencia de la Central Termoeléctrica Martín del Corral utilizando líquenes como bioindicadores Luis Juan Rubiano Olaya	91
Diagnóstico del estado nutricional de cinco especies de árboles del ornato de Bogotá D.C. Hernán Cardozo Gutiérrez, Esmeralda Castelblanco Echeverri y Angel David Barba Romero	105
Guía para recolectar hongos macromicetos del orden Aphyllophorales s.l. Marcela Zalamea Bustillo	115
Germinación <i>in vitro</i> de embriones aislados de semillas de palma de cera <i>Ceroxylon alpinum subespecie alpinum</i> Steud Luz Amanda Viracacha Muñoz, Claribel Rodríguez Arévalo, Ricardo Pacheco Salamanca y Daniel Galindo Guerra.	133

PRESENTACIÓN

Para la actual administración del Jardín Botánico de Bogotá es motivo de satisfacción y orgullo el poder presentar a la comunidad científica este número de la revista *Perez - Arbelaezia*.

La visión institucional que hemos desarrollado respecto a este tipo de producción documental es la de contar con una herramienta de comunicación directa entre los investigadores, poniendo a su alcance los recientes avances en ciencias puras y aplicadas sobre botánica, ecología, conservación, ciencias biológicas, recursos naturales y medio ambiente, al igual que mantener con ella un espacio disponible para la divulgación de los documentos que resulten de nuestras investigaciones, las que realicen otras entidades y las que se den a conocer en los diferentes eventos científicos que se lleven a cabo alrededor de temas como los indicados.

Dar a conocer la información científica y técnica constituye un compromiso institucional para la tradición y el desarrollo de la cultura científica del país, al tiempo que ello implica cierto grado de responsabilidad con los investigadores, quienes requieren de espacios como éste para poder validar su labor frente a la sociedad que los apoya en su tarea de ampliar las fronteras del conocimiento. La transferencia de este tipo de información tiene la connotación de un deber social, puesto que el saber científico requiere no sólo de legitimar su aporte sino también estar al alcance de quienes lo requieran para el análisis de situaciones particulares, para buscar la solución de algún problema, construir nuevas realidades y aportar elementos de juicio que reduzcan los niveles de incertidumbre en los procesos de decisión.

De una u otra manera, la mayor parte de los artículos incluidos en el presente número se relacionan con temas ecológicos y de conservación del medio ambiente de la ciudad o de sus áreas circunvecinas. Consideramos que entrar a conocer el estado de los recursos naturales asociados a los ambientes capitalinos constituye el punto de partida para afrontar el reto de su conservación y manejo y para definir las pautas que nos lleven a compatibilizar su uso con las necesidades del desarrollo.

Expresamos nuestro sentimiento de gratitud a todas las personas que han contribuido a materializar este esfuerzo del Jardín Botánico y han hecho sus aportes para fortalecer nuestra capacidad divulgativa.

Enrique Uribe Botero
Director Jardín Botánico.

Estrategias de regeneración postquema en áreas de vegetación altoandina tipo matorral

Por

WILLIAM RODRÍGUEZ-BELTRÁN* Y ORLANDO VARGAS RÍOS**

Resumen

Se estudiaron las estrategias de regeneración postquema de un matorral altoandino tipo subpáramo (2.700 m, Cota, Cundinamarca). 70 especies de plantas vasculares y cuatro de plantas no vasculares distribuidas en 10 formas de vida fueron evaluadas, describiendo los tipos y estrategias de regeneración por rebrotes como por sus propágulos reproductivos. La sobrevivencia postfuego de la vegetación de mayor porte leñoso presentó valores superiores al 84%. Los resultados se discuten de acuerdo con rasgos de historias de vida de las plantas que crecen en condiciones ambientales de alta montaña tropical y en ecosistemas mediterráneos propensos a fuegos.

Palabras clave

Páramos andinos, ecología del fuego, regeneración postfuego, formas de vida, historias de vida.

* Biólogo, warodriguezb@hotmail.com

** Biólogo, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. A.A. 14490 Bogotá

ovargas@ciencias.ciencias.unal.edu.co

INTRODUCCIÓN

Las plantas que crecen en ambientes sujetos a fuegos de origen natural presentan estrategias adaptativas que les permiten protegerse gracias a su arquitectura, los sistemas de raíces, los tipos de dispersión de sus propágulos y la presencia de bancos de semillas (Whelan, 1995 ; Bond & Van Wilgen, 1996). Las estrategias de tolerancia al fuego que encontramos en ecosistemas de alta montaña tropical se deben, más probablemente, a adaptaciones a factores ambientales extremos (bajas temperaturas, altos niveles de radiación U.V, suelos ácidos y fuertes vientos desecantes) que las facultan para sobrevivir al fuego (Horn, 1988, 1989, 1990; Rivera & Vargas-Ríos, 1991 ; Sierra & Mora-Osejo, 1992; Laegaard, 1992 ; Ramsay & Oxley, 1996 ; Vargas-Ríos, 1997, 2000; Rodríguez-Beltrán, 1997). Varios autores coinciden en afirmar que algunas formas de vida características del páramo, en particular graminoides tipo macolla, rosetas y algunos arbustos, son capaces de sobrevivir a fuegos naturales debido a la estructura y disposición de sus hojas, yemas de crecimiento y a los sistemas de raíces con tejidos de reserva.

Ramsay & Oxley (Op. cit) en quemas experimentales inducidas en pajonales de páramo en el Ecuador, registraron temperaturas superiores a 500 °C, en la parte superior de las hojas de las macollas por encima de un metro, y 65 °C, a 2 cm bajo el nivel del suelo. Las especies de páramo pueden ser resilientes a fuegos con frecuencia de 5-10 años, pero cuando estas frecuencias pasan de 2 a 3 años empiezan a ser afectadas. La respuesta de una población a un único fuego no es un buen indicador de su capacidad de adaptación frente a una serie de fuegos (Whelan, Op. cit). En ecosistemas tipo mediterráneo, por ejemplo, una clara estrategia adaptativa es la capacidad de establecimiento de una nueva generación de plántulas por medio de un banco de semillas sobreviviente, con reclutamiento de nuevos individuos en las condiciones tempranas del ambiente postquema (Keeley, 1991).

Para entender mejor el papel del fuego en la dinámica de los ecosistemas y la respuesta de las plantas es muy importante conocer el régimen de aquel. Un régimen de fuego tiene cinco componentes: la frecuencia, la intensidad, la estacionalidad, la extensión y el tipo o los tipos de fuego que actuaron sobre la vegetación (Whelan, Op. cit; Bond & Van Wilgen, Op. cit).

Los fuegos naturales en la alta montaña tropical ocurren de una manera local a pequeña y mediana escala. Horn (1988, 1989) calculó los intervalos de recurrencia de fuego entre 6 y 30 años en los páramos de Costa Rica, y estimó en 8-10 años la recuperación de la cobertura vegetal prefuego donde la gramínea dominante es *Chusquea subtesellata*. Williamson *et al.* (citados por Horn, 1989) en un estudio sobre la mortalidad y regeneración de un páramo arbustivo en Costa Rica concluyeron que los fuegos frecuentes e inducidos, una vez cada 2-3 años, posibilitan la permanencia de graminoides, a expensas de la vegetación arbustiva, y que la frecuencia de fuegos por lo menos una vez cada 10 años es suficiente para que domi-

nen las macollas graminoides sobre la vegetación leñosa. Sobre la frecuencia de fuegos en los páramos de Colombia, Verweij & KoK (1995) reconstruyeron la historia de quemas en un área del Parque Nacional Natural Los Nevados, donde la utilización del fuego es importante, y estimaron entre 1.0 y 1.6 fuegos en 100 años y unos 10 años para la regeneración del frailejón-pajón en páramos de la Cordillera Central de Colombia. Vargas-Ríos (1996), considera que para páramos atmosféricamente secos ocurren fuegos naturales a una escala de microrregión cada 5-10 años, para páramos atmosféricamente húmedos la frecuencia puede ser de 50-60 años. Estas quemas suelen ocurrir, con mayor frecuencia, en años de sequía excepcional relacionados con ciclos climáticos a nivel global como es el fenómeno de El Niño (Horn, 1989). Sin embargo, aún quedan muchos vacíos sobre la frecuencia de quemas naturales dentro del variado mosaico de comunidades altoandinas. Keeley (citado por Bond & Van Wilgen, 1996) calcula para tipos de vegetación herbácea (perennial grasslands), tanto de la zona templada como de la zona tropical, una frecuencia modal de fuego de 5-25 años, con un máximo intervalo libre de fuego de 10-50 (?) años.

El objetivo de este trabajo es el de describir los diferentes tipos y estrategias de regeneración vegetativa y sexual de especies del matorral altoandino, vegetación tipo subpáramo, durante el primer año, después de una quema, a efecto de detectar los niveles de vulnerabilidad y sobrevivencia de las especies y conocer la adaptabilidad ecológica de las mismas frente a este tipo de disturbio.

ÁREA DE ESTUDIO

El Área de estudio se localiza hacia la ladera suroriental del macizo del Majuy, sobre los cerros de Buenavista, municipio de Cota (74° 8' Long. O y 4° 47' Lat. N), Cundinamarca, entre 2.600 y 2.800 m de altitud (Figura 1). Las pendientes varían de 25 a más del 50 %, predominando los estratos arenosos compactos y fisurados del grupo Guadalupe (Julivert, 1962). Los suelos del área son relativamente jóvenes, superficiales o poco profundos (entisoles), con drenaje excesivo, finos y franco-finos, contenido normal de carbón orgánico, pobres en fósforo y dan reacción ácida a muy ácida, sectorialmente se encuentran restos de cenizas volcánicas andesíticas (andisoles) sobre el sustrato de areniscas que en diferentes sitios aflora en forma de enclaves rocosos (Cortés, 1982).

Clima

Según datos de la estación pluviométrica más cercana al área de estudio (Estación Aeropuerto Guaymaral, información de 30 años: 1965-1995), el régimen de distribución de las lluvias en la región es de tipo bimodal-tetraestacional, con 778 mm de precipitación anual promedio, distribuido en dos periodos secos y dos periodos húmedos. La primera época

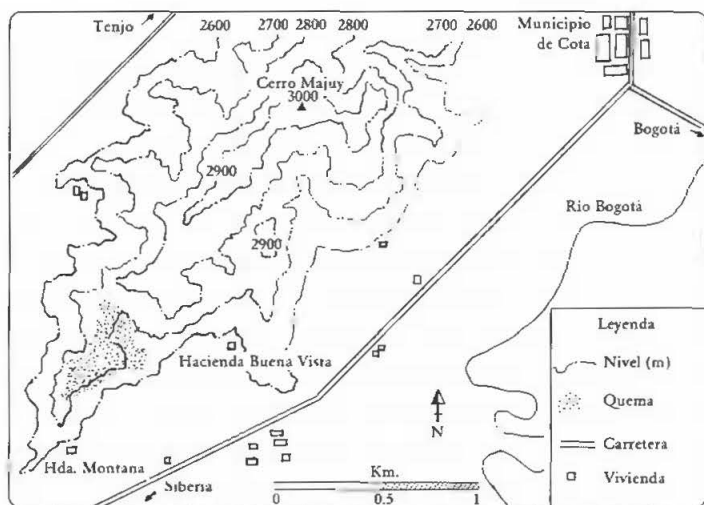


Figura 1. Área de estudio

de lluvias del año llega a su punto máximo en abril (98 mm) y la segunda en octubre (101 mm). Los dos meses más secos que representan los picos mínimos de lluvia son enero y agosto con 29 y 41 mm respectivamente. La temperatura media anual es de 13.1°C (Figura 2). Las mayores velocidades del viento coinciden con los meses de épocas menos lluviosas, enero-febrero (1.55 m/s) y julio-agosto (1.95 m/s). La humedad relativa del aire (media anual) es del 77 %. El brillo solar registra un valor promedio anual de 1.473 horas, oscila entre 99 h, en los meses de abril-junio-septiembre, y 169 h, en diciembre-enero-febrero (meses más secos):

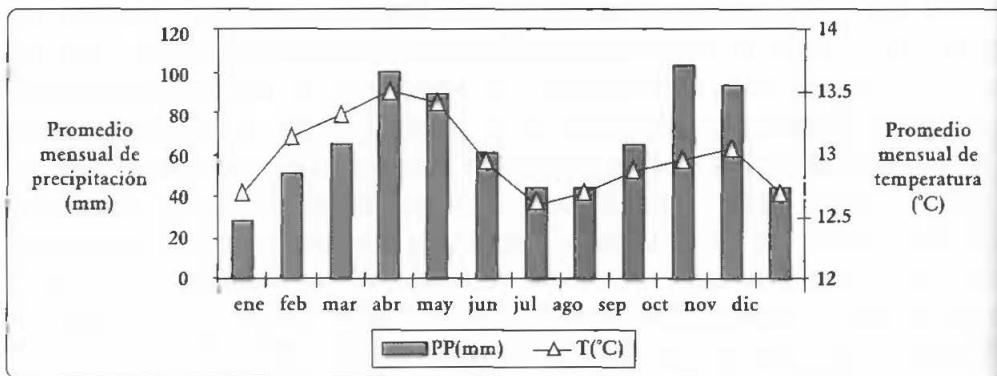


Figura 2. Promedios mensuales multianuales de precipitación y temperatura sobre la zona (Fuente: Aeropuerto Guaymaral, información de 30 años).

Vegetación

La vegetación afectada por el incendio corresponde a un subpáramo o matorral de páramo sobre ladera atmosféricamente seca donde predominan arbustos de Ericaceae,

Compositae y Melastomataceae. Los géneros característicos corresponden a *Befaria*, *Macleania* y *Gaultheria* (Ericaceae), *Ageratina*, *Eupatorium*, *Baccharis*, y *Diplostegium* (Compositae), *Miconia* y *Bucquetia* (Melastomataceae) (Cortés, 1997; Cortés *et al.*, 2000). En algunos sitios se perfila una fisonomía de matorral secundario con arbustos de porte pequeño como *Arcytophyllum nitidum* (Rubiaceae), *Hypericum* *ssp.* (Hypericaceae) y *Chaetolepis microphylla* (Melastomataceae), acompañados por *Pteridium aquilinum* (Pteridofita), *Calamagrostis effusa* y *Cortaderia nitida* (Poaceae), rosetas del género *Puya* (Bromeliaceae) y orquídeas terrestres de los géneros *Elleanthus*, *Spiranthes* y *Epidendrum*, entre otros (Rodríguez-Beltrán, Op. cit).

Historia de disturbios sobre el área

El área ha sido medianamente intervenida por el hombre, la leñería a pequeña escala y el establecimiento de senderos provocan algún grado de disturbio permanente sobre el área. Sin embargo, los incendios de matorrales y bosques aumentaron en los últimos años, sobre todo en la ladera oriental y en las épocas secas, en las cuales se presentan regularmente fuertes corrientes de aire que contribuyen a reseca la vegetación haciéndola más vulnerable al fuego. La quema que originó este estudio ocurrió en abril de 1996, en 1998 se presentó otro incendio cerca al sitio de estudio y, entre el 8 y 11 de julio del 2000, se presentó un tercer incendio sobre la ladera sur del cerro Majuy, donde se quemaron alrededor de 25 ha. Los fuegos fueron controlados por brigadas de la Defensa Civil Colombiana y cuerpos de bomberos locales. Estos últimos incendios ocurrieron muy cerca al sitio de estudio, con características similares en cuanto a los tipos de fuego y magnitud de áreas afectadas. En enero y febrero de 2001 ocurrieron múltiples incendios en los cerros cercanos a Bogotá: Zipaquirá (cerro de Las Tres Cruces, 50 ha de bosque), Chía (cerro de La Valvanera, 20 ha de matorral y bosque secundario), Tabio (cerro Vereda Carrón, 3 ha), La Calera (Vereda El Hato, 4 ha), Choachí (Cordillera El Fonte), Fómeque (Chingaza, 40 ha de páramo).

Datos y análisis de aerofotografías e información local en campo no muestran evidencia de fuegos anteriores, por lo menos desde el año 1962, sobre el sitio de estudio, ni cambios generales en la estructura del matorral localizado hacia la parte suroriental del cerro Majuy.

La quema ocurrió al final de un periodo excepcionalmente seco, que se extendió desde diciembre de 1995 hasta comienzos de abril de 1996, con una duración de 10 días y afectando aproximadamente 25 ha. El factor de iniciación del fuego no está bien determinado, es probable que haya sido de origen antrópico. La característica inicial del incendio fue la de un fuego de tipo superficial que afectó la fitomasa aérea: copas y ramas de la vegetación en pie; los fuertes vientos estacionales dieron origen a varios puntos de conflagración que afectaron en principio el follaje de los arbolitos y arbustos más altos, y luego los arbustos bajos y vegetación herbácea del estrato inferior del matorral; el fuego

se expandió paulatinamente a través del suelo a partir del cuarto día de iniciado (M. Fiquitiva, com. pers) debido a la acumulación de materia orgánica seca y al complejo sistema de raíces superficiales en el suelo típico de estos ecosistemas.

MÉTODOS

A partir de un muestreo preferencial estratificado (Matteucci & Colma, 1982) se seleccionaron y se ubicaron doce parcelas fijas de 36 m² cada una (6m x 6m), distribuidas en un gradiente topográfico de acuerdo con la ladera alta, media y baja del matorral, sobre sitios donde el fuego había quemado tanto el follaje como la hojarasca y necromasa del suelo. El área de las parcelas fijas es representativa para la vegetación tipo subpáramo, cuya área mínima según Vargas-Ríos & Zuluaga (1985) es aproximadamente de 32 m². Las parcelas se marcaron desde el primer muestreo con estacas metálicas y se señalaron en un mapa del área.

Se realizaron tres muestreos de vegetación en cada una de las parcelas; el primero se efectuó entre el quinto y sexto mes postquema, que correspondió al comienzo de la segunda época de lluvias después del disturbio. El segundo y tercer muestreo se realizaron al noveno y decimotercer mes respectivamente. Se obtuvo de esta manera un buen registro de los cambios florísticos y ecológicos influidos por el fuego y por el régimen de precipitaciones en el primer año posterior al incendio (Figura 3).

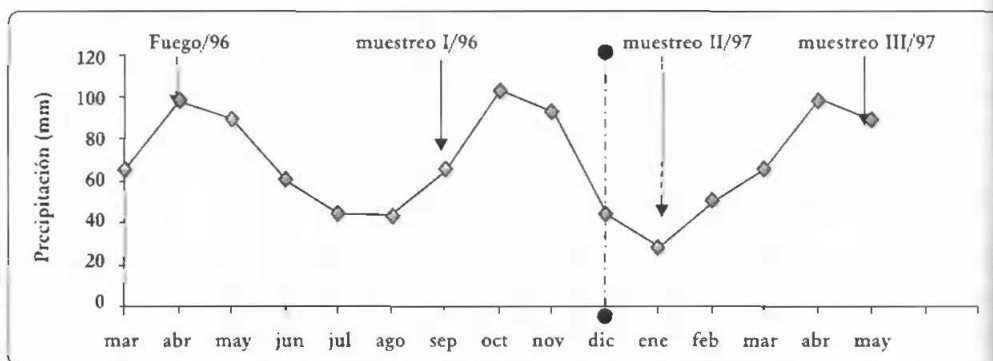


Figura 3. Muestreos de vegetación postquema. Se realizaron tres muestreos de acuerdo con el régimen bimodal de lluvia sobre la zona. (Fuente: Aeropuerto Guaymaral, promedio de 30 años).

La persistencia postquema de troncos, ramas y, en algunos casos, de hojas levemente quemadas sirvieron para reconocer de manera preliminar las diferentes formas de vida y composición florística del matorral. Posteriormente con la floración y fructificación de los retoños vegetativos de los individuos sobrevivientes a lo largo del primer año de regeneración, junto con observaciones de las especies encontradas en áreas cercanas del matorral

no quemado, se logró completar dicha información. Se tomaron datos de campo complementarios a partir de observaciones de tipo ecológico y autoecológico, entre otros: características especiales de los sistemas radicales que involucraron la regeneración vegetativa, tipo y forma de dispersión de propágulos y semillas, fenología y tasas de regeneración postquema (Rodríguez-Beltrán, Op. cit).

Para la determinación de plántulas y juveniles se marcaron fuera de las parcelas individuos de los morfotipos identificados, posteriormente se monitoreó su desarrollo *in situ*, hasta la fase adulta, y se colectaron, todo esto con el fin de no interferir en la dinámica natural regenerativa dentro de las parcelas. A partir de los datos de campo y con ayuda de especialistas del Herbario Nacional Colombiano (COL) y el Jardín Botánico de Bogotá se identificó dicho material. Duplicados del material vegetal permanecen tanto en el COL como en el Herbario de la Pontificia Universidad Javeriana (HPUJ).

RESULTADOS

Se evaluaron 70 especies de plantas vasculares y 4 no vasculares, distribuidas en diez formas de vida, cada especie presentó un tipo de persistencia o establecimiento de acuerdo con los siguientes mecanismos de regeneración :1) sexual por semilla o esporas, 2) vegetativa por retoños y 3) especies que presentaron una estrategia conjunta (regeneración sexual y vegetativa). En la Tabla 1 se presenta el listado completo de la composición y tipo de regeneración evaluada durante el primer año postquema. De acuerdo con observacio-

Tabla 1. Composición y tipo de regeneración presentada por la vegetación del matorral estudiado. Se muestra además el tipo del fruto, modo de dispersión de los propágulos y la presencia de bancos de semillas en el suelo (R=retoños, S=semillas, E=esporas).

Forma de crecimiento/Especie (Fam.)	Regeneración	Fruto	Dispersión	Banco de semillas
ARBUSTOS-ARBOLITOS				
<i>Belaria resinosa</i> Muell. ex L. f.	R	Cápsula	Viento	
<i>Bacquetia glutinosa</i> Gleason (MEL)	R	Cápsula	Viento	X
<i>Acacia umbellata</i> H.B.K. (CLE)	R	Cápsula	Viento	
<i>Myrsineles guianensis</i> Killip (RUS)	R	Drupa	Aves	
<i>As. karthiama</i> Tr. & Pl. (AQU)	R	Baya	Aves	
<i>Macaranga rapensis</i> H.B.K. & C. Smith (ER)	R	Baya	Aves	
<i>Passiflora squamulosa</i> (Sm.) Tr. (MEL)	R	Baya	Aves	X
<i>Passiflora cf. aestivans</i> (L.f.) DC.	S	Baya	Aves	
<i>Cordia alliodora</i> Benth. (MYR)	R	Drupa	Aves	
<i>Myrsineles africana</i> Sieber ex A.D.C. (MYR)	R	Drupa	Aves	

Forma de crecimiento/Especie (Fam.)	Regeneración	Fruto	Dispersión	Banco de semillas
<i>Palicourea angustifolia</i> Kunth (RUB)	R	Baya	Aves	
<i>Ulex europaeus</i> L. (FAB)	S	Legumbre		
SUBARBUSTOS				
<i>Arcytophyllum nitidum</i> (H.B.K.) Schl. (RUB)	R	Drupáceo		
<i>Chaetolepis microphylla</i> (Bonpl.) Miq. (MEL)	S	Cápsula	Viento	X
<i>Gaultheria cordifolia</i> (H.B.K.) Hoer (ERI)	R	Baya	Aves	X
<i>Gaylussacia buxifolia</i> H.B.K. (ERI)	R	Baya	Aves	
<i>Hypericum brathys</i> SM. (HYP)	S	Cápsula	Viento	X
<i>Hypericum mexicanum</i> L. (HYP)	R	Cápsula	Viento	
<i>Pernettya prostrata</i> (Cav.) Sleumer (ERI)	R	Baya	Aves	X
SEMILEÑOSAS				
<i>Ageratina cf. tinifolia</i> (Benth.) King & Rub. (COM)	S	Aquenio	Viento	
<i>Bidens pilosa</i> H.B.K. (COM)	S	Aquenio	Exozoo	
<i>Calea pennelli</i> Blake (COM)	R	Aquenio	Viento	
<i>Eupatorium</i> sp. (COM)	S	Aquenio	Viento	
<i>Scrobicaria</i> sp. (COM)	R	Aquenio	Viento	
<i>Stevia lucida</i> Lag. (COM)	R-S	Aquenio	Viento	
<i>Verbesina elegans</i> H.B.K. (COM)	S	Aquenio	Viento	
MACOLLAS				
<i>Agrostis cf. tolucensis</i> H.B.K. (POA)	R	Cariópide	Viento	
<i>Andropogon aequatoriensis</i> Hitchc. (POA)	R-S	Cariópide	Viento	
<i>Calamagrostis cf. bogotensis</i> Pilger (POA)	R-S	Cariópide	Viento	
<i>Calamagrostis effusa</i> (H.B.K.) Steud. (POA)	R-S	Cariópide	Viento	
<i>Cortaderia nitida</i> (H.B.K.) Pilger (POA)	R	Cariópide	Viento	
<i>Paspalum cf. bonplandianum</i> Fluegge (POA)	R	Cariópide	Viento	
<i>Rhynchospora nervosa</i> (Vahl) Bock (CYP)	R-S	Cariópide	Viento	X
<i>Stipa</i> sp. (POA)	S	Cariópide	Viento	
ROSETAS				
<i>Eryngium humboldtii</i> E. DeLaroche (UMB)	R	Aquenio	Viento	
<i>Espeletopsis corymbosa</i> (H. et B.) Cuatrec. (COM)	R-S	Aquenio	Gravedad	
<i>Paepalanthus cf. karstenii</i> Ruhl. (ERIO)	R-S	Cápsula	Viento	X
<i>Puya lineata</i> Mez. (BRO)	R	Cápsula	Viento	
<i>Tillandsia</i> sp. (BRO)	-	Cápsula	Viento	
SEMIRROSETAS				
<i>Anthericum</i> sp. (LIL)	R	Cápsula	Gravedad	
<i>Excremis coarctata</i> (Ruiz & Pavón) Baker (LIL)	R-S	Cápsula	Gravedad	X

Forma de crecimiento/Especie (Fam.)	Regeneración	Fruto	Dispersión	Banco de semillas
<i>Ellenanthus wagnerii</i> Rchb. f. (ORQ)	R	Cápsula	Viento	
<i>Epidendrum elongatum</i> Jacq. (ORQ)	R	Cápsula	Viento	
<i>Gedonglossum lindenii</i> Ldl. (ORQ)	R	Cápsula	Viento	
<i>Pleurothallis</i> spp (ORQ)	R	Cápsula	Viento	
HIERBAS PIONERAS (anuales-bianuales)				
<i>Achyrocline</i> sp (COM)	S	Aguenio	Viento	
<i>Erigeron ecuadorensis</i> Hieron (COM)	S	Aguenio	Viento	
<i>Gnaphalium americanum</i> (Miller) Wedd. (COM)	S	Aguenio	Viento	
<i>Gnaphalium spicatum</i> Lam. (COM)	S	Aguenio	Viento	
<i>Hieracium aurulae</i> Zeh. (COM)	S	Aguenio	Viento	
<i>Lepidium bipinnatifidum</i> Desv. (CRU)	S	Cápsula	Viento	
<i>Lobelia</i> sp (CAM)	S	Cápsula	Viento	
<i>Oxalis cf spiralis</i> R. et P. Ex. Den. (OXA)	S	Lomento	Viento	
<i>Phytolacca bogotensis</i> H.B.K. (PHY)	S	Baya	Aves	X
<i>Polygala paniculata</i> L. (POL)	S	Cápsula	Viento	
<i>Rumex acetosella</i> L. (POL)	S	Aguenio	Viento	
<i>Senecio madaagascariensis</i> Poir. (COM)	S	Aguenio	Viento	
<i>Solanum birsutissimum</i> Standl. (SOL)	S	Baya		
<i>Solanum nigrum</i> L. (SOL)	S	Baya	Aves	
<i>Sorbus cleraceus</i> L. (COM)	S	Aguenio	Viento	
<i>Taraxacum officinale</i> Weber (COM)	S	Aguenio	Viento	
RADICANTES- ESTOLONÍFERAS				
<i>Borreria capitata</i> (R. et P.) DC. (RUB)	R-S	Cápsula	Viento	
<i>Cuphea serpyllifolia</i> H.B.K. (LYT)	R	Cápsula	Viento	
<i>Lycopodium jussaei</i> Desv. ex Poir. (LYC)	E	Espora	Viento-agua	
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kunth (PTE)	R	Espora	Viento-agua	
COJINES/MUSGOS				
<i>Breudelina</i> sp (musgo)	E	Espora	Viento-agua	
<i>Polystichum</i> sp (musgo)	E	Espora	Viento-agua	
<i>Rhynchospora paramorum</i> Mora (CYP)	S	Aguenio	Viento-agua	X
TREPADORAS				
<i>Cynanchum thenellum</i> L.f. (ASC)	S	Folículo	Viento	
<i>Muehlenbeckia tamnifolia</i> (H.B.K.) Schl. (POL)	S	Drupa	Aves	X
<i>Passiflora bogotensis</i> Benth (PAS)	S	Baya	Aves	
<i>Rubium croceum</i> (R. et P.) Schum (RUB)	S	Seco	Aves	
<i>Smilax tomentosa</i> (H.B.K.) Kunth (SMI)	R-S	Baya	Aves	
<i>Solanum caripense</i> H.B.K. (SOL)	S	Baya	Aves	

nes de campo y a fuentes bibliográficas se incluye, para cada especie, el tipo de fruto y/o semilla, el mecanismo de dispersión de los propágulos y, en algunos casos, la presencia de un banco de semillas en el suelo.

Un total de 34 especies (45.9%) presentaron regeneración exclusiva por vía reproductiva (semillas y esporas); estrategia fielmente reflejada en grupos de vegetación semileñosa, trepadoras, herbáceas pioneras y musgos (*Breutelia* sp. y *Politrychum* sp.). La regeneración vegetativa, con un total de 29 especies (39.1%), fue, por el contrario, más evidente en los grupos de vegetación leñosa (arbustos y arbolitos), macollas y semirrosetas (hierbas perennes). Diez especies (13.5%) presentaron la estrategia conjunta, se encontró en la forma de vida tipo macolla graminoide en especies de los géneros *Andropogon*, *Rhynchospora* y *Calamagrostis*; y en una sola especie en cada uno de las siguientes formas de vida: subarbustos semileñosos (*Stevia lucida*), trepadoras (*Smilax tomentosa*), rosetas acaules (*Paepalanthus* cf. *karstenii* y *Espeletiopsis corymbosa*), semirrosetas (*Excremis coarctata*) y una hierba radicante estolonífera (*Borreria capitata*), con diferencias muy significativas en el número total de especies de acuerdo con el tipo de regeneración presentada sobre el matorral (véase Tabla 2).

Tabla 2. Número y porcentaje de especies en cada forma de vida y tipo de estrategia de regeneración presentada durante el primer año postquema del matorral estudiado (%).

Regeneración	Forma de vida	Arbustos	Subarbustos	Semileñosas	Macollas	Rosetas	Semirrosetas	Hierbas(pioneras)	Trepadoras	Radicantes	Cojines/musgos	Total
Sexual		2(16.7)	2(28.6)	4(57.1)	4(12.5)	0	0	16(100)	5(83.3)	1(25.0)	3(100)	34(45.9)
Vegetativa		10(83.3)	5(71.4)	2(28.6)	3(37.5)	2(66.0)	5(83.3)	0	0	2(50.0)	0	29(39.1)
Sexual-vegetativa		0	0	1(14.3)	4(50.0)	2(33.0)	1(16.7)	0	1(16.7)	1(25.0)	0	10(13.5)
Sin estrategia		0	0	0	0	1(100)	0	0	0	0	0	1(1.3)
Total de especies		12(16.2)	7(9.5)	7(9.5)	8(10.8)	5(6.8)	6(8.1)	16(21.6)	6(6.8)	4(5.4)	3(4.0)	74(100)

ji-cuadrado=13.64, gl=2, P<0.01 (* significativo)

Regeneración por retoños

De acuerdo con el desarrollo de estructuras epígeas e hipogeas, desarrolladas a partir de tejidos sobrevivientes al fuego, se caracterizaron cinco tipos de regeneración vegetativa que ocurren principalmente en plantas dicotiledóneas leñosas y semileñosas y dos en plantas herbáceas perennes de las familias Bromeliaceae, Orchidaceae y Liliaceae (Figura 4):

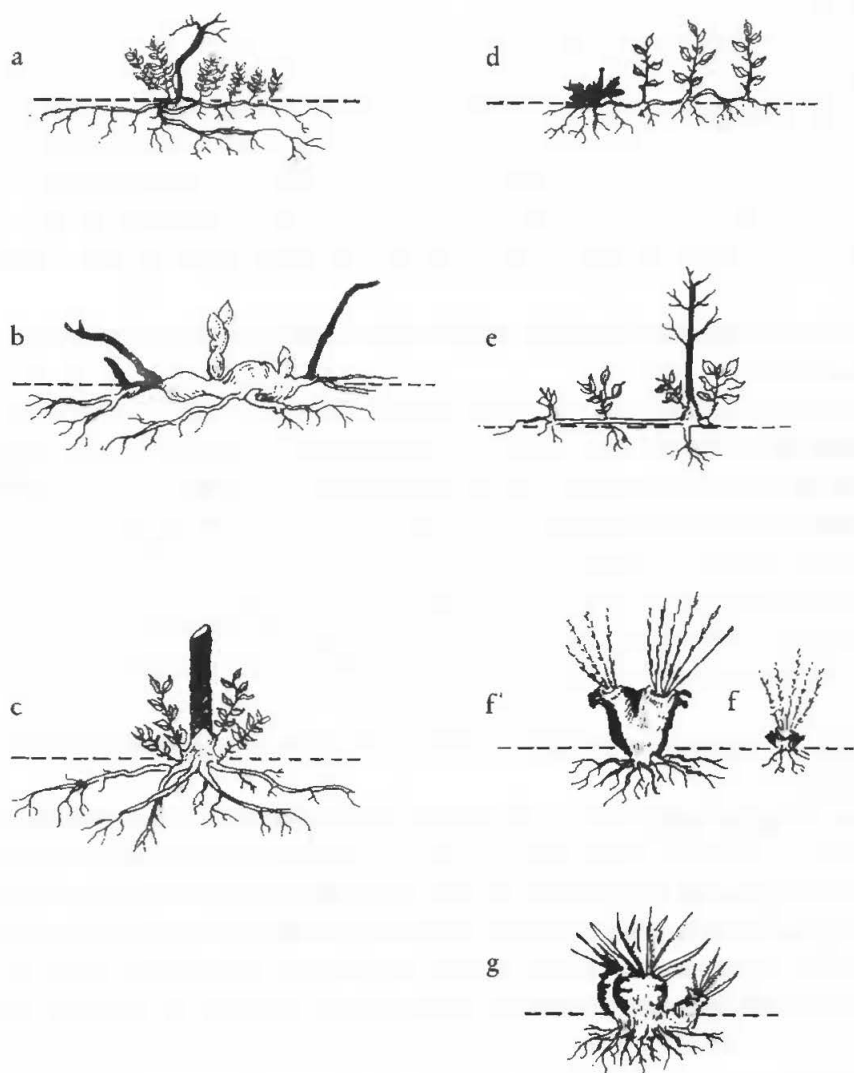


Figura 4. Caracterización de los siete tipos de regeneración vegetativa presentados por las diferentes formas de crecimiento de la vegetación del matorral estudiado.

Especies que regeneran a partir de retoños de un xilopodio y de raíces superficiales (Figura 4a)

A esta clase corresponden arbustos o arbolitos tales como: *Befaria resinosa*, *Clethra fimbriata* y *Hesperomeles goudotiana*. Estas especies después de la quema presentan una corona de retoños vigorosa y numerosa hacia la base del fuste más desarrollado. La corona tiene muchas veces forma irregular, debido a que las raíces superficiales, u otros fustes de menor tamaño, al retoñar la alargan o deforman. *Befaria resinosa* en condiciones normales presenta, además, tallos decumbentes con raíces cladógenas como estrategia de reproducción vegetativa. En condiciones favorables de suelo y clima estas especies pueden crecer en forma de arbolitos.

Especies que regeneran a partir de retoños de un tuberculoide o xilopodio voluminoso (Figura 4b)

En esta categoría se encuentra *Madeania rupestris*. El xilopodio de los arbustos grandes y medianos de esta especie llega a medir aproximadamente 25 cm de alto y 60 cm de largo. Esta ericácea presenta un amplio rango de adaptabilidad (ecotipos): crece como hemiepífita en ambientes húmedos boscosos y directamente sobre áreas rocosas de vegetación abierta, en donde puede desarrollar más ampliamente este tipo de raíz. Gracias a este tejido de reserva puede desarrollar más de un grupo de retoños sobre un mismo xilopodio. Las hojas de los retoños de esta especie crecen en principio fuertemente sobrepuestas, hasta que, meses después, se forma una rama con un tallo grueso y definido.

Especies que regeneran a partir de retoños producidos únicamente de la base del fuste (Figura 4c)

En esta categoría se encuentran las especies: *Ilex kunthiana*, *Bucquetia glutinosa*, *Miconia squamulosa* y *Palicourea angustifolia*. Este tipo de regeneración es típico de arbolitos con una corteza gruesa en la parte basal del tallo (*Ilex kunthiana*), o bien en arbustos altos con fustes agregados hacia la base como en *Bucquetia glutinosa*, *Miconia squamulosa* y *Palicourea angustifolia*. La corteza más gruesa y densa en esta parte de la planta protege las yemas epicórmicas del cambium de donde se originará una corona de retoños bien definida.

Especies que regeneran a partir de retoños de raíces con xilopodios pequeños o rizomas (Figura 4d)

Se presenta en las semileñosas de la familia de las compuestas como *Calea pennelli* y *Scrobicaria* sp., en varios subarbustos de las ericáceas como *Pernettya prostrata*, *Gaultheria cordifolia* y *Gaylussacia buxifolia*. Dentro del grupo de hierbas radicantes y estoloníferas tres especies presentan este tipo de regeneración: *Cuphea serpyllifolia*, *Borreria capitata* y *Pteridium aquilinum*, un helecho muy común en áreas alteradas por fuego en el subpáramo, debido a que tiene un restablecimiento rápido y agresivo por medio de sus rizomas.

Por carecer de corteza o por presentarla en forma bastante delgada a lo largo de sus tallos, estas especies son consumidas en su parte aérea por el fuego y solo si las raíces o rizomas más profundos sobreviven pueden surgir estolones que darán origen a nuevos tallos.

Especies que regeneran a partir de retoños de la base del tallo y por raíces laterales y superficiales (Figura 4e)

Individuos del arbusto *Myrsine coriacea* presentan estas características de regeneración vegetativa; la corona formada en la base del fuste principal posee pocos retoños (2 a 4), y los de las raíces surgen alejados de este fuste parental más desarrollado para dar origen a nuevos individuos.

Especies que regeneran a partir de retoños de yemas apicales y vainas foliares protectoras (Figura 4f)

Esta clase de rebrotes surge a partir del meristemo central de la planta, el cual ha sido protegido por la densa capa de vainas (bases) foliares y que, a pesar de ser quemadas, aíslan y no permiten que el fuego llegue hasta el tejido de crecimiento. Este mecanismo de resistencia al fuego se da particularmente en las plantas monocotiledóneas dando lugar a formas de vida tales como: macollas, que agrupan especies de tipo graminoide (familias Poaceae y Cyperaceae): *Calamagrostis spp.*, *Agrostis spp.*, *Paspalum cf. bomplandianum*, *Andropogon aequatoriensis* y *Rhynchospora nervosa*. Igualmente macromacollas como *Cortaderia nitida*, en donde la cantidad de vainas foliares remanentes alcanza los 50 cm de espesor y más de 1 m de altura que le permite gran capacidad de sobrevivencia a fuegos sucesivos (Figura 4f').

Especies que regeneran a partir de retoños de un sistema de tallos bulboides rasantes y vainas protectoras (Figura 4g)

Representado en formas de vida como rosetas y semirrosetas, entre las primeras se incluyen *Puya lineata* (Bromeliaceae), *Paepalanthus cf. karstenii* (Eriocaulaceae) y *Espeletopsis corymbosa* (Asteraceae) y, entre las segundas, *Excremis coarctata* y *Anthericum sp.* (Liliaceae), *Elleanthus wagnerii*, *Epidendrum chioneum*, *Odontoglossum lindenii* y *Pleurothallis sp.* (Orchidaceae). Estas plantas perennes de hábito herbáceo poseen una densa cantidad de vainas foliares a pocos centímetros bajo el suelo que aíslan los puntos vegetativos de crecimiento del calor del fuego; del mismo modo presentan tallos bulboides, bajo o sobre los primeros centímetros del suelo, que pueden mantener y disponer de sustancias de reserva (carbohidratos y nutrientes) para la renovación de tejidos después de la quema.

Regeneración por semilla y esporas

A través del primer año de regeneración se encontró un número considerable de plántulas de dos subarbustos propios de matorrales de páramo: *Hypericum brathys* (Hypericaceae) y

Chaetolepis microphylla (Melastomataceae), de una hierba semirroseta perenne, *Excremis coarctata* (Liliaceae) y ciperáceas pioneras como *Rhynchospora paramorum*, y *R. nervosa*.

Plántulas del grupo de las semileñosas (Asteraceae) como *Ageratina* cf. *tinifolia*, *Verbesina elegans* y *Bidens pilosa* muy seguramente surgieron a partir de lluvias de semillas provenientes de individuos en floración sobre áreas cercanas no quemadas. Trepadoras, como *Muehlenbeckia tamnifolia*, *Passiflora bogotensis* y *Smilax tomentosa* también presentaron un establecimiento por semillas. Estas especies son de dispersión ornitócora. *Phytolacca bogotensis*, una hierba pionera de las comunidades de páramo, se establece tanto por su banco de semillas sobreviviente como por la dispersión ornitócora (Jaimes & Rivera, 1991; Vargas-Ríos, 1997, 2000).

En la Tabla 3 se da una lista de especies cuyas semillas se encontraron en las heces de aves sobre el área quemada. Se identificaron igualmente tres especies de aves frugívoras dispersoras de semillas sobre el matorral quemado: *Zenaida auriculata* (paloma torcaza), *Pipraeidea melanonota* (tángara antifaz) y *Turdus fuscater* (mirra negra), estas dos últimas aves son igualmente importantes dispersoras de semillas del bosque andino (Pavejau, 1993).

Tabla 3. Especies de semillas encontradas en las heces fecales de aves dispersoras sobre el matorral estudiado.

• <i>Duranta nudissi</i>	• <i>Muehlenbeckia tamnifolia</i>
• <i>Viburnum</i> cf. <i>triphyllum</i>	• <i>Palicourea</i> cf. <i>angustifolia</i>
• <i>Miconia</i> spp	• <i>Smilax tomentosa</i>
• <i>Myrica</i> sp	• <i>Passiflora bogotensis</i>
• <i>Myrsine</i> sp	• <i>Ericaceae</i> indet.
• <i>Monnina</i> cf. <i>caestans</i>	• Indet. 4 morfotipos

En la Tabla 4 se muestran las cuatro principales estrategias de respuesta de la vegetación al fuego, ubicando taxa representativos del matorral altoandino estudiado en cada una de ellas.

Las especies que presentaron como mínimo una plántula en 10 m² de los 432 m² evaluados en el total de parcelas fijas y en cada uno de los muestreos se muestran en la Figura 5. Especies como *Rhynchospora paramorum*, *Hypericum brathys* y *Chaetolepis microphylla* mostraron un aumento permanente en el número de plántulas a lo largo de los 13 primeros meses postquema.

Sobrevivencia

Los porcentajes de sobrevivencia postfuego de la vegetación leñosa de mayor porte alcanzaron valores del 84 %, porcentaje cuantificado a partir del número de individuos de la

Tabla 4. Taxa y formas de crecimiento que presentan marcadamente una de las cuatro estrategias de regeneración frente al fuego en el matorral altoandino. Las especies y grupos de plantas menos vulnerables al fuego retoñan y además presentan restablecimiento por semillas o esporas en el primer año postquema. En el otro extremo encontramos las especies que no pueden retoñar ni tampoco restablecerse reproductivamente a lo largo del primer año. Estas estrategias de respuesta al fuego en las poblaciones de plantas se alteran cuando las quemas son recurrentes.

RESTABLECIMIENTO VEGETATIVO		
RESTABLECIMIENTO REPRODUCTIVO	RETOÑAN	NO RETOÑAN
	PRIMER AÑO POSTFUEGO <i>Ecremis coarctata</i> <i>Paepalanthus cf karstenii</i> <i>Borreria capitata</i> <i>Rhynchospora nervosa</i> <i>Calamagrostis spp</i> <i>Andropogon ecuadoriensis</i>	<i>Hypericum brathys</i> <i>Chaetolepis microphylla</i> <i>Muehlenbeckia tamnifolia</i> <i>Phytolacca bogotensis</i> <i>Rhynchospora paramorum</i> Semileñosas de las Compuestas (<i>Eupatorium</i> , <i>Verbesina</i> , <i>Bidens</i>) Musgos (<i>Breutelia</i> , <i>Polytrichum</i>)
	DESPUÉS DEL PRIMER AÑO <i>Cortaderia nitida</i> <i>Phya lineata</i> Orquídeas terrestres <i>Monnina cf aestuans</i> , y otros arbolitos y arbustos, por ej. de las Ericáceas y Melastomataceas Semileñosas	<i>Tillandsia sp</i>

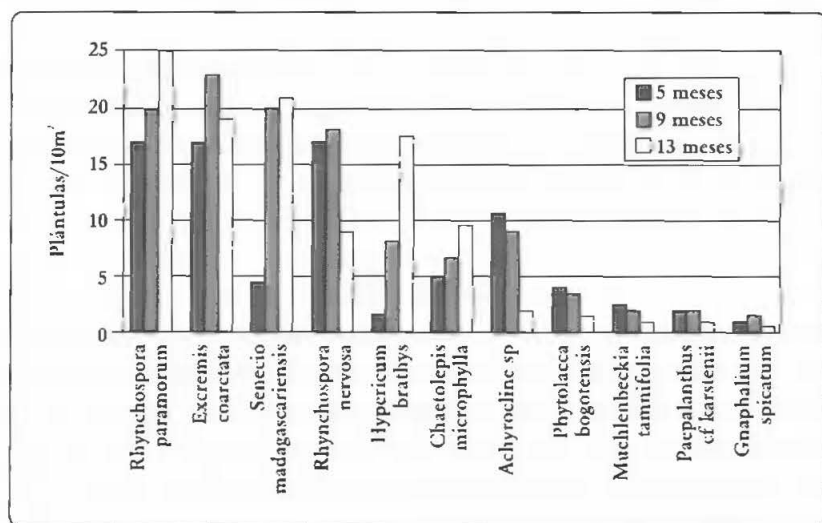


Figura 5. Número de plántulas registradas a través del primer año postquema del matorral estudiado. Se muestran las especies que presentaron como mínimo una plántula por m², sobre los 432 m² de área total evaluada en las parcelas fijas.

población muestreados sobre las parcelas fijas y que para el primer año postquema no presentaban retoños a partir de sus raíces ni a partir de sus fustes quemados. Varias especies, de acuerdo con sus poblaciones muestreadas, sobrevivieron ciento por ciento (e.g. *Ilex kunthiana*, *Bucquetia glutinosa* y *Arctophyllum nitidum*), caso contrario a los subarbustos *Hypericum brathys* y *Chaetolepis microphylla* que presentaron una mortalidad del 100%. Existen diferencias altamente significativas ($\chi^2=35.367$, $gl=7$, $P<0.001$) en el número de individuos muertos y sobrevivientes de las poblaciones estudiadas (Tabla 5).

Tabla 5. Porcentajes de sobrevivencia de las poblaciones de especies más representativas de la vegetación leñosa y semileñosa dentro del matorral estudiado.

Especie	N° de individuos muertos	% del total de individuos muestreados
<i>Chaetolepis microphylla</i>	10	100%
<i>Hypericum brathys</i>	17	100%
<i>Myrsine coriacea</i>	6	15.40%
<i>Palicourea angustifolia</i>	1	14.30%
<i>Macleania rupestris</i>	3	12.50%
<i>Miconia squamulosa</i>	2	11.10%
<i>Clethra fimbriata</i>	2	8.30%
<i>Befaria resinosa</i>	5	6.40%

$\chi^2=35.367$, $gl=7$, $P<0.001$

$\chi^2=5.452$, $gl=5$, $P>0.1$

Cabe anotar que se encontraron fuera de las parcelas, pero dentro del área quemada, individuos muertos de una bromeliácea terrestre, *Tillandsia sp.* cuya vulnerabilidad al fuego parece ser muy alta por cuanto no presentó restablecimiento sexual ni vegetativo, por lo menos durante los trece primeros meses postquema.

DISCUSIÓN

Los registros de sobrevivencia obtenidos en este trabajo presentan ciertas similitudes y diferencias que confirman y extienden los resultados obtenidos por varios autores en los páramos de Costa Rica y Ecuador. Estos trabajos reportan tasas de sobrevivencia cercanas al 90% en muchos arbustos (e.g. *Hesperomeles*, *Myrsine*, *Pernnetya*) sobre sitios en que las quemas no han sido recurrentes y han ocurrido probablemente en forma natural (Williamson *et al*, Op. cit; Laegaard, Op. cit). Plantas leñosas y semileñosas que mantienen altas concentraciones de almidón en sus raíces en forma de xilopodios tienen tasas de crecimiento relativamente bajas y marcada esclerofilia, y son comunes en los matorrales, chaparrales y brezales pirófilos (Whelan, Op. cit). Las orquídeas terrestres con raíces tuberosas bien desarrolladas muestran alta sobrevivencia al fuego, incluso su floración puede verse favorecida en am-

bientes postquema aprovechando la humedad y los nutrientes disponibles. Pate (1993) registró este tipo de adaptación al fuego en especies de orquídeas de un ecosistema tipo mediterráneo al suroeste de Australia y Laegaard (Op. cit) en orquídeas de los páramos de Ecuador. Estos patrones de regeneración presentan convergencia con la vegetación del matorral de subpáramo en especies que retoñan vigorosamente después del fuego. Sin embargo, el incremento de quemas no naturales sobre cualquiera de estos tipos de comunidad cambiará consecuentemente la estructura vegetacional “primaria” dando paso a matorrales con arbustos desmejorados, mostrando muchas veces un único estrato bajo a partir de los retoños basales (Verweij & Kok, Op. cit; Vargas-Ríos, 1997).

El aumento de la tasa de fuegos naturales debido a las actividades humanas, como la agricultura antes y después de la llegada de los españoles que trajeron la ganadería intensiva, sobre terrenos desmontados de las cordilleras andinas, influyeron el cambio del escenario ecológico de muchos de estos paisajes al crear páramos y matorrales abiertos con una fisonomía de pastizal donde antes, muy probablemente, existían coberturas boscosas (Laegaard, Op. cit; Sarmiento, 1995). Estos fuegos sucesivos y frecuentes seguramente han ejercido desde entonces y hasta hoy un mayor grado de impacto y una fuerte presión selectiva sobre algunas formas de crecimiento, que han ampliado su rango de distribución hacia áreas bajo los 3.300 m de altitud, con lo cual se han ido remplazando bosques altoandinos por matorrales y pajonales secundarios, proceso denominado paramización.

La prevalencia de algunos taxa (e.g. *Paepalanthus*, *Rhynchospora*, *Paspalum*, *Andropogon*, *Xyris*, *Smilax* y *Borreria*) que muestran cierta adaptabilidad al fuego sobre las comunidades de páramo se debe seguramente a que emigraron de las sabanas tropicales de tierras bajas ya consolidadas, y antes del levantamiento de los Andes a partir del Plio-pleistoceno, (hace cinco millones de años) con un régimen natural y frecuente de quemas (Sarmiento & Monasterio, 1975; Vincelli, 1981; Mena & Balslev, 1986; Hooghiemstra & Cleef, 1995; Van der Hammen, 2000), igualmente, macollas que crecen en las sabanas de Australia, por ejemplo del género *Xanthorrhoea*, llamadas “pastos arbóreos”, señalan una clara adaptación de muchas gramíneas hacia esta forma de crecimiento en diferentes zonas del planeta donde los fuegos son frecuentes (Whelan, Op. cit). En los ecosistemas, tipo mediterráneo, “pirófilos” más antiguos encontramos estrategias de respuesta al fuego más elaboradas como por ejemplo la serotinidad, esto es, la acumulación de un banco de semillas y/o frutos mantenidos en el follaje y la copa de plantas leñosas, debido a un retraso en la dispersión y esperando que el fuego ejerza un efecto disparador de la misma (Bond & Van Wilgen, Op. cit).

Una tercera parte de la vegetación herbácea regenerada por vía sexual a lo largo de los primeros nueve meses en el área de estudio, incluidos parches de musgos y gran número de plántulas de hierbas anuales-bianuales, se consideran elementos pioneros propios de

las comunidades de páramo (e.g. *Breutelia* sp., *Polytrichum* sp., *Lobelia* sp. y *Erigeron ecuadorensis*) y otros como elementos más generalistas (*Rumex acetosella*, *Sonchus oleraceus*, *Senecio madagascariensis* y *Achyrocline* spp) (véase Guhl, 1982; Vargas-Ríos, 1997). La vegetación herbácea, que agrupa especies pioneras propias del páramo y aquellas pioneras con amplio rango de distribución, presentó un número excepcional de plántulas en el primer año postquema con respecto a las especies leñosas y semileñosas. Un claro ejemplo es el de *Senecio madagascariensis*, hierba pionera, con dispersión de semillas por el viento, que llegó a cubrir en los primeros meses gran parte del área estudiada, esta especie no necesita condiciones exigentes para la implantación y germinación de sus semillas. Especies pioneras y ruderales de corto ciclo de vida asumen un papel importante en la regeneración de áreas quemadas, al aportar en un tiempo relativamente corto nuevo material orgánico al suelo y conformar nichos de regeneración o micrositios de implantación (Ramsay & Oxley, Op. cit). En otros casos se favorece la formación de micorrizas y la consecuente fijación de minerales alojados en las cenizas (Hofstede & Rossenaar, 1995).

Las escasas plántulas del grupo de las semileñosas, pertenecientes a la familia de las Compuestas, como *Ageratina* cf. *tinifolia*, *Verbesina elegans* y *Bidens pilosa*, muy seguramente surgieron a partir de lluvias de semillas provenientes de la floración de individuos en áreas cercanas no quemadas; aún cuando muchas de ellas no encuentran un sustrato adecuado para implantarse o en general no resisten el ambiente postfuego, algunas semillas germinan y se desarrollan hasta individuos que florecen y fructifican entre el noveno y decimotercer mes. La regeneración por semilla de especies leñosas representativas del matorral, un año después del fuego, se observó en el arbusto nativo *Monnina* cf. *aestuan*; se encontraron dos individuos que germinaban y crecían sobre el sustrato muscinal regenerado de la ladera alta. Las semillas de donde proceden estas plántulas fueron dispersadas seguramente por aves. Un arbusto, el retamo espinoso (*Ulex europaeus*) fue la única especie leñosa foránea que se estableció sobre el área alterada mediante sus propágulos sexuales y que transcurrido un año se mantenían como juveniles. Es reconocido el crecimiento agresivo de esta especie exótica en terrenos altoandinos alterados, pues no solo prospera en zonas degradadas abiertas, sino que compite directamente con los arbustos en bosque aclarados. Esta especie junto a otras de origen foráneo son causa de un descenso importante de la variedad de hierbas y arbustillos nativos de los cerros circundantes de la Sabana de Bogotá (Fernández-Alonso, citado por Montes & Eguiluz, 1996).

Aparentes patrones de remplazamiento de las especies, principalmente efímeras de corta vida, en la regeneración temprana del área podrían inferirse; sin embargo, el papel que tienen estas especies establecidas tempranamente por procesos aleatorios de colonización y en el subsecuente relevo florístico tardío están aún por estudiarse a diferentes escalas y regímenes de perturbación de las comunidades del páramo (Vargas-Ríos, 1996).

En el páramo los cambios en la composición florística inicial, durante el proceso de sucesión-regeneración después de disturbios con baja frecuencia, son usualmente más rápidos que los cambios a largo plazo (Ramsay & Oxley, Op. cit). Paralelamente en el subpáramo las condiciones ambientales, aunque limitantes, en general son menos drásticas que aquellas imperantes en el páramo propiamente dicho (alturas por encima de los 3.300 m); por ejemplo, la alternancia térmica diaria por debajo de cero grados centígrados y en las épocas secas produce heladas en donde el promedio de días con esta condición durante el año es más del doble sobre el páramo (150) que sobre el subpáramo (60) (Rangel, citado por Vargas-Ríos, 1997). Otros factores, como mayor radiación ultravioleta, suelos ácidos y presión atmosférica más baja, que trae como consecuencia bajos niveles de concentraciones de oxígeno a alturas cada vez mayores, producen seguramente una sequedad fisiológica más severa en la vegetación de páramo que sobre el subpáramo después de un disturbio de igual intensidad o, incluso, de características más atenuadas.

La colonización de agregados de criptógamas sugiere un banco de esporas sobre el suelo y/o a una fácil dispersión de ellas a través del agua de escorrentía desde la parte alta del matorral donde el sustrato muscinal no se quemó. Entre estos elementos pioneros encontramos a *Breutelia*, *Polytrichum* y *Lycopodium jessuiae*. Las diferencias en cuanto al tipo y número de plántulas de pioneras de páramo como *Rhynchospora* spp. e *Hypericum* spp. y otras de amplia dispersión como *Senecio madagascariensis* y *Achyrocline* establecidas sobre los terrenos con pendiente fuerte y aquellos ligeramente inclinados de la ladera alta es el resultado de fuentes de propágulos en los pastizales de la parte baja y más intervenida del matorral y de la expresión de un banco de semillas en el caso de las pioneras propias de las comunidades de páramo (Jaimes & Rivera, Op. cit). En cualquiera de los dos casos la implantación y germinación de estos elementos no necesitó de un suelo orgánico desarrollado y más bien se aprovechó la oferta de espacio y la ausencia de competencia (Picket *et al.*, 1987). Condiciones microtopográficas, humedad y cantidad de luz sobre el suelo, tanto como los agentes dispersores y la heterogeneidad del paisaje con áreas cercanas de vegetación sometida a diferentes regímenes de perturbación (Cortés, Op. cit) influyen sobre la colonización y permanencia de los diferentes elementos florísticos en la regeneración temprana del matorral.

Una clara adaptación a diferentes tipos de disturbios es la capacidad de las especies de mantener un banco de semillas en el suelo, en el caso del fuego algunas especies que poseen este mecanismo logran reclutar una nueva población de individuos (Keeley, Op. cit; Whelan, Op. cit; Bond & Van Wieren, Op. cit). Si bien la intensidad del fuego a través de la necromasa acumulada puede afectar el banco de semillas superficial es probable que semillas enterradas un poco más profundo del suelo pueden sobrevivir y estimularse su germinación, este potencial de regeneración se expresa en una rápida colonización después de la quema por parte de especies pioneras de las comunidades de páramo (*Hypericum brathys*, *Phytolacca bogotensis*,

Paepalanthus cf. *karstenii*, ciperáceas del género *Rhynchospora* y *Muehlenbeckia tamnifolia*). Muñoz & Fuentes (citados por Bond & Van Wilgen, 1996) han encontrado que poblaciones de *Muehlenbeckia bastulata*, en un matorral de tipo mediterráneo en Chile se renuevan después del fuego al ser estimulado el banco de semillas por el calor, lo cual puede demostrar que este género de plantas trepadoras manifiesta una misma respuesta al fuego a través de un gradiente altitudinal y latitudinal. Para algunas especies de gramínoideas tipo macolla es difícil establecer si las plántulas provienen de un banco de semillas o de áreas cercanas no quemadas, en estas especies los propágulos son fácilmente dispersados por el viento, las semillas pueden permanecer enterradas y latentes por mucho tiempo en el suelo y manifestarse luego de la perturbación (Jaimes & Rivera, Op. cit; Vargas-Ríos, 1997).

De otra parte, temperaturas relativamente altas en los primeros centímetros del suelo seguidas de un ambiente húmedo, proporcionado por la caída de las primeras lluvias postquema, ejercen un efecto disparador de la germinación, productos lixiviados de madera carbonizada también pueden interrumpir la latencia de semillas, tanto como la fluctuación térmica y alta luminosidad (Guariguata & Azocar, 1988; Keeley, 1991). Son pocos los estudios realizados a este respecto en plantas de las comunidades de páramo.

La aparición de una nueva población de plántulas, a menudo en forma agrupada, cerca a individuos adultos que logran o no sobrevivir al fuego indica la permanencia de semillas enterradas en el suelo y sobre el nicho madre; el subarbusto, *Chaetolepis microphylla*, la roseta *Espeletiopsis corymbosa*, y la semirroseta, *Exremis coarctata*, pueden ser incluidas en este grupo de especies con "semillas refractarias" (Keeley, Ibid), puesto que se reclutó una nueva cohorte de individuos durante el primer año postfuego. Además *C. microphylla* e *Hypericum brathys* pueden considerarse especies que se restablecen obligatoriamente por semilla después de un fuego intenso, ya que sus poblaciones se quemaron y murieron en un ciento por ciento, esta estrategia la encontró Horn (1990) en poblaciones de *Hypericum irazuense* en Talamanca, Costa Rica. *E. corymbosa*, *P. karstenii*, *E. coarctata* y macollas como *Calamagrostis* spp., *Andropogon aequatoriensis* y *Rhynchospora nervosa*, que sobreviven vegetativamente y además se restablecen por semilla manifiestan una alta capacidad de resistencia al fuego. En páramos regularmente quemados numerosas plántulas y juveniles de muchos de estos taxa pueden ser encontrados, muchas semillas germinan después del fuego y aunque algunas de ellas son destruidas por fuegos subsecuentes otras pueden sobrevivir revelando la existencia de un polimorfismo intraespecífico en sus semillas con respecto a los requerimientos para la germinación, proporcionan así la posibilidad de regenerar en una variedad de nichos espaciales y temporales (Grime, 1982; Laegaard, Op. cit; Verweij & Budde, 1992; Ramsay & Oxley, Op. cit).

La mayor parte de semillas, encontradas sobre el horizonte orgánico medio y superficial del suelo del bosque altoandino que colinda con el páramo corresponden a elementos no pione-

ros, particularmente especies leñosas propias de etapas avanzadas de la sucesión; sin embargo, en el suelo orgánico más profundo y en el mineral se pueden encontrar semillas de elementos pioneros del páramo (Jaimes & Rivera, Op. cit). Por consiguiente, es de esperarse que un banco de semillas como mecanismo potencial de regeneración se mantenga y esté presente en matorrales del subpáramo considerándolo una zona de ecotono bosque-páramo. Estos resultados contrastan con los de Horn (1989) acerca de la regeneración después de quemas en los páramos de Costa Rica, donde el suelo no mantiene un banco de semillas que prolifera después de las quemas ocurridas de manera recurrente con tasas similares a las de los páramos andinos.

A pesar de evidenciar dispersión ornitócora de semillas sobre el área quemada la germinación y establecimiento efectivo fue bastante bajo en los grupos de la vegetación leñosa. Esto pudo suceder por dos causas principales: 1) la pérdida de la hojarasca y el horizonte orgánico en la mayor parte del terreno desfavorece la implantación y germinación temprana de estas semillas, puesto que no encuentran los sitios que brinden condiciones adecuadas de sustrato y 2) las nuevas condiciones microclimáticas. Con lo anterior podemos decir que las semillas de estas especies germinarán en ausencia de estímulos o condiciones ambientales que no estén relacionados con el fuego y que la expansión de sus poblaciones, por vía reproductiva, se tiene que dar en mayor grado sobre vegetación que, aún siendo propensa a fuegos pasa por un largo período exento de quemas, tales especies pueden ser clasificadas dentro de las que poseen “semillas no refractarias”, cuyas características son las de tener un tamaño promedio mayor que el de las semillas refractarias y ser dispersadas principalmente por aves y otros vertebrados (Keeley, 1991). El restablecimiento sexual de elementos leñosos de porte mayor se mostrará con mayor vigor en ausencia de fuegos y otros disturbios, transcurridos dos o más años después de la quema del matorral, cuando las condiciones ambientales probablemente sean más estables a lo largo de los años siguientes, la dispersión *in situ* y *ex situ* aumente y, sobre el sustrato orgánico y muscinal regenerado existan sitios seguros para la germinación .

Nuevas investigaciones acerca de la capacidad de regeneración de las especies frente al fuego, de acuerdo con la intensidad y periodicidad del mismo, son necesarias. Igualmente, otros estudios sobre procesos ecológicos como la herbivoría y la polinización antes y después del fuego; el efecto del establecimiento de especies foráneas sobre áreas naturales quemadas; la efectividad de la dispersión de semillas por aves y mamíferos sobre áreas quemadas de páramo y el efecto de la remoción del suelo para potencializar la regeneración de la vegetación natural son importantes para entender la resiliencia temporal y espacial de las poblaciones vegetales dentro de las comunidades altoandinas. Una vez conozcamos mejor las variaciones y correspondientes efectos de los regímenes de fuego naturales y antrópicos podremos establecer planes adecuados y particulares de manejo y actividades de conservación y restauración de áreas de vegetación altoandinas propensas al mismo.

Agradecimientos

Los autores agradecen al Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis la financiación otorgada para la realización de este trabajo dentro de su programa "Manejo y conservación de la vegetación altoandina". A Melva Fiquitiva, de la Umata de Cota, por su valiosa información de las quemaduras ocurridas en el área de estudio. A los biólogos: Roberto Sánchez, del Herbario del Jardín Botánico de Bogotá; Julio Betancourt, Edgar Linares y Carlos Parra del Herbario Nacional Colombiano (COL), por la colaboración prestada en la determinación del material vegetal. A los biólogos Diego Andrés Guayacundo y Nelsa de la Hoz por su valiosa colaboración en el trabajo de campo.

Bibliografía

- Bond, W.J. & B.W. Van Wilgen. 1996. Fire and Plants. Chapman & Hall Eds. London.
- Cortés, L.A. 1982. Taxonomía de suelos. Instituto Geográfico "Agustín Codazzi". Santafé de Bogotá.
- Cortés, S.P. 1997. Contribuciones al estudio de la diversidad florística en el sector cerro Manjuy, parte baja de la cuenca del río Frio, municipio de Chia. Tesis de biología, Universidad Nacional, Santafé de Bogotá.
- Cortés, S.P., T. Van der Hammen & J.O. Rangel-Ch. 2000. Matorrales y bosques de los cerros occidentales de Chia, Sabana de Bogotá, Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 24 (91): 201-204.
- Grime, P.J. 1982. Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. Edt. Limusa. México.
- Guariguata, R.M. & A. Azocar. 1988. Seed Bank Dynamics and Germination Ecology in *Espeletia timotensis* (Compositae) an Andean Giant Rosette. Biotropica 20 (1): 54-59.
- Guhl, E. 1982. Los Páramos circundantes de la Sabana de Bogotá. Jardín Botánico José Celestino Mutis (Eds), Bogotá, Colombia.
- Hofstede, R.C. & A.J. Rossenaar. 1995. Biomass of grazed, burned, and undisturbed páramo grasslands, Colombia II. Arctic Alpine Res. 27 : 13-18.
- Hooghiemstra, H. & A.M. Cleef. 1995. Pleistocene Climatic Change and Environmental and Generic Dynamics in the North Andean Montane Forest and Páramo. En: Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest. P. Balslev & Luteyn (Eds); p. 35-49. The New York Botanical Garden, USA.
- Horn, S.P. 1988. Effect of burning on montane mire in the cordillera de Talamanca, Costa Rica. Brenesia (30): 81-92.
- Horn, S.P. 1989. Postfire vegetation development in the Costa Rican páramos. Madroño, Vol 36, (2): 93-114.
- Horn, S.P. 1990. Vegetation recovery after 1976 páramo fire in Chirripó National Park, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 38: 267-275.

- Jaimes, V. & D. Rivera.** 1991. Banco de semillas y tendencias en la regeneración natural de un bosque altoandino en la región de Monserrate. *Perez-Arbelaezia* 3 (9): 3-35.
- Julivert, M.** 1962. La estratigrafía de la formación Guadalupe y las estructuras por gravedad en la serranía de Chia (Sabana de Bogotá). *Bol. Geol. UIS.* (11): 5-21. Bucaramanga. Colombia.
- Keeley, J.E.** 1990. Recruitment of seedlings and vegetative sprouts in unburned chaparral. *Ecology*, 73 (4): 1194-1208.
- Keeley, J.E.** 1991. Seed Germination and Life History Syndromes in the California Chaparral. *The Botanical Review*, 57 : 81-116
- 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*; p. 151-170. Academic Press. London. UK
- Luteyn, J.L.** 1992. Páramos: why study them ?. En: H. Balslev & J.L. Luteyn (Eds). *Páramo, An Andean Ecosystem under Human Influence*; p.1-14. Academic Press. London. UK
- Matteucci, S.D. & A. Colma.** 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. E.V. Chesneau (Ed.) Organización de los Estados Americanos, Washington, D. C.
- Pate, J.S.** 1993. Structural and functional responses to fire and nutrient stress: case studies from the sandplains of South-West Australia. En: L. Fowden, T. Mansfield & J. Stoddart (Eds). *Plant Adaption to Environmental Stress*. p 189-205. Chapman & Hall, London.
- Pavejau, L.** 1993. Características morfológicas y oferta de frutos para el consumo de las aves del bosque andino de Carpanta. p 97-125. En : G. I. Andrade (Ed) *Carpanta, selva nublada y páramo*, Fundación Natura, Bogotá, Colombia.
- Pickett, S.T., Collins, S. L. & J.J. Armesto.** 1987. Models, Mechanisms, and Pathways of Succession. *The Botanical Review* 53 (3): 335-371.
- Pels, B. & P.A. Verweij.** 1992. Burning and grazing in a bunchgrass páramo ecosystem : vegetation dynamics described by a transition model, pp 243-263. En : Balslev, H & Luteyn, J.L. (Eds). *Páramo, An Andean Ecosystem under Human Influence*. Academic Press. London. UK
- Ramsay, P.M. & E.R.B Oxley.** 1996. Fire temperatures and postfire plant community dynamics in Ecuadorian grass páramo. *Vegetatio* (124): 129-144.
- Rivera, D. & J.O. Vargas-Ríos.** 1991. Notas sobre las formas de vida de las plantas de páramo del Parque Nacional Natural Chingaza: Sector I Río La Playa – Guatiquía. Cuadernos divulgativos 1. Facultad de Ciencias. Universidad Javeriana, Santafé de Bogotá.
- Rodríguez-Beltrán, W.** 1997. Regeneración natural y sucesión vegetal temprana en un matorral altoandino afectado por el fuego (Cota, Cundinamarca). Tesis de biología, Pontificia Universidad Javeriana, Santafé de Bogotá.

- Sarmiento, G. & M. Monasterio.** 1975. A Critical Consideration of the Enviromental Conditions Associated with the ocurrence of Savanna Ecosystems. En: Tropical Ecological Systems. Frank B. Golley y Ernesto Medina (Eds.). Springer - Verlag.
- Sarmiento, F.O.** 1995. Restoration of Equatorial Andes: Challenge for Conservation of Trop-Andean Landscapes. En : Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest. Balslev & Luteyn (Eds); p 637-651. The New York Botanical Garden. USA.
- Sierra, A. & L.E. Mora-Osejo.** 1992. Estudio morfológico del sistema radical de plantas de páramo y bosque altoandino. pp.353-405. En: Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino cordillera oriental de Colombia Tomo II. Mora-Osejo y Sturm (Eds.). Academia colombiana de ciencias exactas, físicas y naturales. Santafé de Bogotá.
- Van der Hammen, T.** 1998. Plan ambiental de la Cuenca Alta del río Bogotá. CAR. Santafé de Bogotá.
- Van der Hammen, T.** 2000. Aspectos de historia y ecología de la biodiversidad norandina y amazónica. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 24 (91): 231-245.
- Vargas-Ríos, J.O. & S. Zuluaga.** 1985. La vegetación del páramo de Monserrate. En: Sturm & Rangel (Eds) Ecología de los páramos andinos. I.C.N. Universidad Nacional de Colombia.
- Vargas-Ríos, J.O. & D. Rivera.** 1991. El páramo, un ecosistema frágil. Cuadernos divulgativos 2 pp. 1-15. Facultad de Ciencias. Universidad Javeriana, Santafé de Bogotá.
- Vargas-Ríos, J.O.** 1996. Impacto del fuego y pastoreo sobre el medioambiente páramo. Montañas Tropoandinas- vol II. Santafé de Bogotá.
- Vargas-Ríos, J.O.** 1997. Un modelo de sucesión-regeneración de los páramos después de quemas. Caldasia 19(1-2): 331-345.
- Vargas-Ríos, J.O.** 2000. Sucesión-regeneración del páramo después de quemas. Tesis de Maestria. Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Verweij, P.A. & P.E. Budde.** 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; p. 177-195. Academic Press. London, UK.
- Verweij, P.A. & K. Kok.** 1992. Effects of burning and grazing on *Espeletia hartwegiana* populations. En : Balslev, H & Luteyn, J.L.(Eds) Páramo : An Andean Ecosystem under Human Influence; p. 215-229. Academic Press. London, UK.
- Verweij, P.A. & K. Kok.** 1995. Effects of fire and grazing on plant populations. En: Verweij P.A.(Ed). Spatial and temporal modelling of vegetation patterns. I.T.C. Holanda.
- Vincelli, P.C.** 1981. Estudio de la vegetación del territorio faunístico "El Tuparro". Céspedesia Vol X- (37-38): 7-54.
- Whelan, R.J.** 1995. The ecology of fire. Cambridge University Press. UK.