

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 Roza

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.

Disturbios, patrones sucesionales y grupos funcionales de especie en la interpretación de matrices de paisaje en los páramos

Por: _____

ORLANDO VARGAS RÍOS *

Resumen

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

Uno de los disturbios recurrentes en los páramos es el fuego el cual ha conformado parches de vegetación en diferentes estados de sucesión-regeneración, de tal forma que en una unidad de paisaje se pueden encontrar áreas no quemadas hace varios años, áreas quemadas con relativa frecuencia, áreas recientemente quemadas y áreas con fuerte impacto de quemas y pastoreo. Todas éstas áreas reflejan un patrón de quemas que conforma un mosaico de parches de vegetación con diferentes intensidades de disturbio y en consecuencia con diferentes secuencias sucesionales de reemplazamiento de especies. En el presente trabajo se presentan datos sobre los disturbios producidos por quemas y los patrones y mecanismos iniciales de sucesión-regeneración basados en el modelo de atributos vitales de historias de vida (Noble & Slatyer, 1980) que conforman grupos funcionales de especies para caracterizar patrones sucesionales en unidades de paisaje.

Palabras clave

Disturbios, sucesiones – regeneraciones, fuego, historias de vida, atributos vitales, páramo, alta montaña tropical.

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

INTRODUCCIÓN

Uno de los objetivos más importantes de la ecología del paisaje tiene que ver con la investigación de la relación entre heterogeneidad y disturbios (Turner 1987, Risser 1987). De tal forma que el estudio de las consecuencias ecológicas de la heterogeneidad (Kotliar & Wiens 1990) y de la transformación de los paisajes naturales en culturales forman dos aspectos integrados, de gran interés para la comprensión de la dinámica del paisaje. Las preguntas: ¿cómo los organismos responden a múltiples escalas de heterogeneidad en sus ambientes?, ¿cómo la heterogeneidad del paisaje afecta la propagación de los disturbios naturales y antrópicos? y ¿cómo los organismos responden a múltiples escalas de disturbios? se examinan actualmente sus respuestas en aspectos como: diversidad y heterogeneidad espacial, fragmentación de hábitat, mosaicos de parches, efectos de borde, impacto de diferentes regímenes de disturbios sobre las historias de vida de las especies e implicaciones que estos fenómenos, en su conjunto, tienen para la conservación, tanto de especies como de procesos, en unidades de paisaje.

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

El problema epistemológico y metodológico más importante que tiene la ecología es el de relacionar niveles de organización en diferentes escalas espacio-temporales y predecir las consecuencias de diferentes tipos de disturbios sobre los organismos, poblaciones, comunidades, ecosistemas y paisajes. Una de las características de los sistemas complejos es que son de causalidad múltiple, en consecuencia la causa de muchos fenómenos en un nivel de organización determinado puede estar en los niveles inferiores o superiores de organización. Keeley (1981) señala que las propiedades emergentes de los ecosistemas no se pueden explicar mecanísticamente sin una clara comprensión del fenómeno a nivel poblacional; así, por ejemplo, la comprensión de un disturbio como el fuego requiere del conocimiento de la respuesta individual de las especies; es decir, de sus estrategias de historia de vida con relación al régimen de fuegos en el ecosistema.

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

DISTURBIOS - SUCESIÓN - HISTORIAS DE VIDA

Muchos estudios han demostrado que los patrones de desarrollo de la vegetación difieren del concepto clásico de Clements, como por ejemplo en áreas con disturbios recurrentes por fuego (Noble & Slatyer, 1980) y muchas sucesiones no representan verdaderas secuencias temporales. Los modelos de sucesión más aceptados actualmente se basan en la hipótesis individualística de Gleason, la cual explica la sucesión en términos de respuestas individuales, genéticas, fisiológicas y de conducta de las especies en relación con factores ambientales; es decir, a sus estrategias de historias de vida. Este interés por las propiedades individuales de las especies ha sido enfatizado en los trabajos de Connell & Slatyer (1977), Grime (1979), Harper (1977), Glenn-Lewin (1980), Peet & Christensen (1980), Huston & Smith (1987), Tilman (1985), Noble & Slatyer (1980), Brown (1992), Moore & Noble (1990).

Con el enfoque de las historias de vida se definen grupos funcionales de especies que simplifican la descripción del proceso sucesional, los cuales son conjuntos de plantas que tienen características comunes (atributos vitales) en sus historias de vida, y que tienen un papel importante en las secuencias de reemplazamiento de especies durante y después de disturbios. Moore & Noble (1990) definen grupos funcionales como conjuntos de plantas que tienen características fisiológicas, reproductivas y de historias de vida comunes y en las cuales la variación, en cada característica específica, tiene un valor ecológicamente predictivo.

En el manejo de ecosistemas se tiene la necesidad de modelos generales y predictivos de la vegetación, especialmente en situaciones donde los disturbios naturales y antrópicos adquieren un papel importante en la dinámica de unidades de paisaje; como por ejemplo, en la zona de amortiguación de Parques Nacionales con páramos en donde existe un régimen de disturbios recurrentes y continuos asociados a quemas y ganadería extensiva (véase Verweij, 1995; Hofstede, 1995).

Modelos basados en grupos funcionales de especies pueden ayudar en la comprensión de la dinámica de disturbios y en consecuencia en la comprensión de mosaicos de vegetación y patrones de paisaje.

En la Figura 1 se presenta un esquema conceptual de las relaciones entre niveles de organización y características individuales de especies que pueden ayudar a la comprensión de fenómenos complejos en áreas sujetas a disturbios.

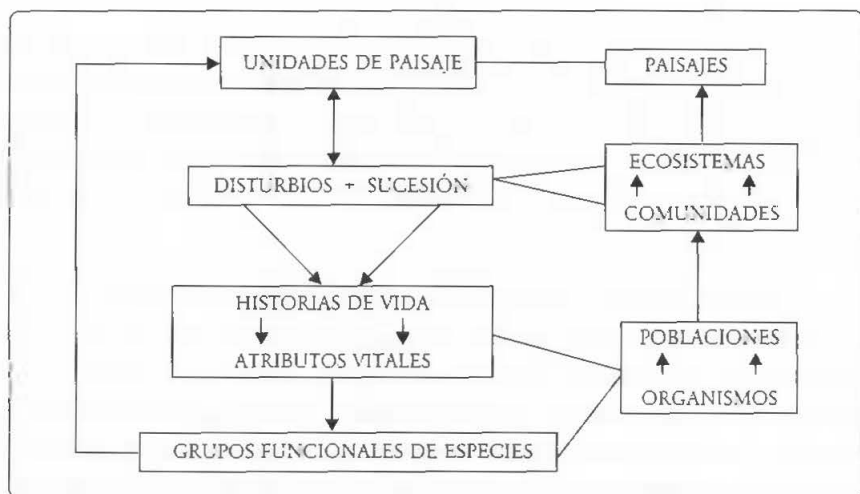


Figura 1. Esquema de relaciones y atributos en diferentes niveles de organización para la comprensión de propiedades emergentes en el estudio de disturbios y sucesiones.

PATRONES Y JERARQUÍAS DE DISTURBIO EN LOS PÁRAMOS

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

En la Figura 2 se presenta un esquema preliminar de los principales disturbios naturales en los páramos que siguen las escalas espacio-temporales, propuestas por (Delcourt & Delcourt, 1988) y las orientaciones de Walker & Walker (1991), en el análisis jerárquico de disturbios. En una megaescala se presentan eventos catastróficos que alteran el sustrato y transtornan los mecanismos de persistencia y recuperación de las especies, como los grandes fenómenos geológicos de la deriva continental y tectónica de placas, en los cuales los eventos más importantes, que influyeron en el origen y evolución de la biota y, directa o indirectamente, en la conformación estructural de los ambientes de montaña, fueron: 1. La separación de Suramérica y África en el Terciario. 2. La persistencia de la conexión de Suramérica con la Antártida y Australia durante parte del Terciario. 3. El aislamiento de Suramérica la mayor parte del Terciario. 4. El levantamiento de la cordillera de los Andes

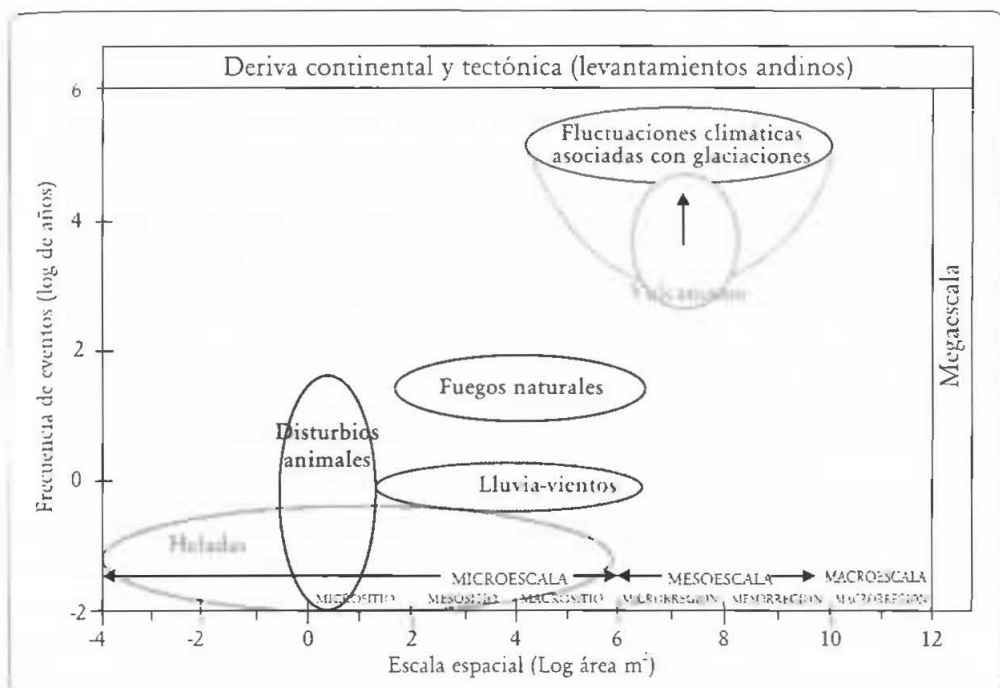


Figura 2. Escalas espaciales y temporales de los principales disturbios naturales en los páramos. Según las escalas propuestas por Delcourt & Delcourt (1988) y adaptado de Walker & Walker (1991).

a finales del Plioceno. 5. La conexión de Suramérica con Centroamérica con el levantamiento del Istmo de Panamá a finales del Plioceno. Los eventos más importantes que ocurrieron en el último millón de años son: 1. El levantamiento progresivo de las montañas desde las colinas, serranías de 1.000 m. en el Plioceno hasta alturas de 5.000-6.000 m, en el Pleistoceno. 2. Los ciclos glaciales e interglaciales del Pleistoceno 3. La actividad volcánica Plio-Pleistocénica 4. El aislamiento de los páramos (islas biogeográficas). (Van der Hammen, 1988, 1992; Van der Hammen & Cleef, 1986). Todos estos eventos ayudaron a la conformación del medio ambiente páramo y son importantes para entender el origen y adaptación de las especies, su distribución y la estructura y función del ecosistema, así como las adaptaciones morfoecológicas a los actuales regímenes de disturbios.

DISTURBIOS POR FUEGOS

Los fuegos naturales en los páramos son en su mayoría fuegos locales que están en una microescala con tendencia a ampliarse a microrregiones (107 m²) y con una frecuencia que posiblemente puede variar en páramos atmosféricamente secos y atmosféricamente húmedos entre 5-10 a 50-60 años respectivamente. Carbón vegetal, producto de quemaduras,

fue detectado en sedimentos Pleistocénicos y Holocénicos de la cordillera Oriental de Colombia (Van der Hammen 1966; González *et al.* 1966). Horn (1989) analizó las evidencias de carbón vegetal en estratos de antiguas quemas en la Cordillera de Talamanca, en Costa Rica, y llegó a la conclusión que el fuego tiene una larga historia en el Macizo de Chirripó, con indicios de 8 a 15 eventos de quemas posteriores a 1940. Similar frecuencia pudo haber existido desde la prehistoria para los páramos de Costa Rica. Kuhry (1988) detectó la presencia de rastros de carbón en el Holoceno de la cordillera Central de Colombia en un período aproximado de 1865 -1000 años, antes del presente.

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

Las heladas en los páramos pueden operar desde microescalas hasta mesoescalas y dependiendo de la topografía y de la altitud, en el subpáramo se pueden presentar 60 días con heladas, en el páramo propiamente dicho 180 y en el superpáramo 320 (Rangel, 1989).

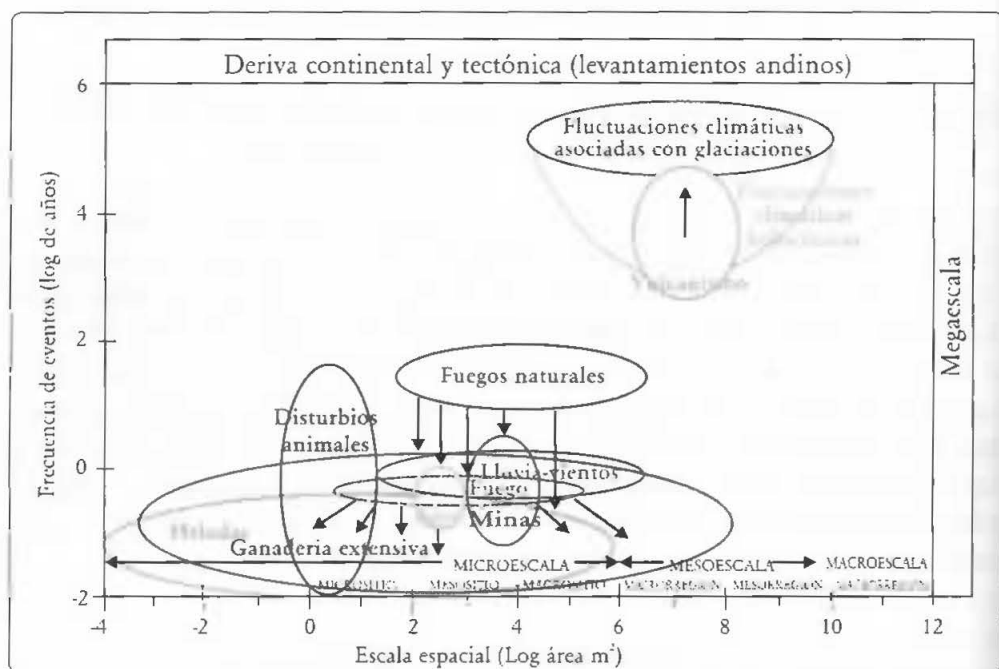


Figura 3. Escalas espaciales y temporales de los principales disturbios naturales y antrópicos que conforman el régimen de disturbios al cual está sometido actualmente el páramo. Según las escalas propuestas por Delcourt & Delcourt (1988) y adaptado de Walker & Walker (1991).

Los disturbios producidos por animales operan a pequeñas escalas (micrositios) y tienen que ver con actividades como el escarbamiento del suelo, herbivoría y depredación masiva de tallos de *Espeletia*; todas estas actividades producen una dinámica de microclaros en la vegetación.

En la Figura 3 se presenta el régimen más importante de disturbios antrópicos. El fuego y la ganadería conforman la base principal del régimen de disturbios antrópicos. El hombre ha aumentado la frecuencia de fuegos en los páramos. Las flechas en esta figura indican cómo: de fuegos naturales se pasa a fuegos antrópicos, de fuegos entre 5 a 70 años se pasa a fuegos de 6-8 meses o de un año. En este orden de ideas, tanto para el caso de la agricultura itinerante como para la ganadería extensiva, se amplía cada vez más la escala: de una microescala a una mesoescala y de un disturbio recurrente a un disturbio continuo; el resultado es que se desvían o se detienen las sucesiones naturales.

Otros disturbios antrópicos se relacionan con: la explotación de minas (calizas, carbón, oro), construcción de obras civiles (embalses, oleoductos y carreteras), uso de especies (corte de matorrales para leña), uso del suelo (siembra de especies forestales) (Vargas & Rivera, 1990).

UN EJEMPLO DE DISTURBIO: Fuegos recurrentes en los páramos

El uso del fuego, ligado a un sistema de producción, es una práctica relativamente reciente en algunas formas de agricultura itinerante y ganadería extensiva en los páramos andinos de Colombia y Ecuador (Vargas & Rivera, *Ibid*; Molano, 1995; González & Cárdenas, 1995; Laegaard, 1992; Verweig, 1995; Hofstede, 1995). La influencia del sistema de producción europeo introducido por los españoles generó la principal fuerza de destrucción de bosques y páramos en las cordilleras andinas. En los páramos colombianos y ecuatorianos las quemas ligadas a la producción agropecuaria han aumentado sus frecuencias; estas se caracterizan, en el caso de la agricultura, por un sistema de quema, cultivo y barbecho y, en el caso de la ganadería, por quemas para pastoreo extensivo. Actualmente la quema es una práctica muy común para obtener rebrotes tiernos de mayor aceptabilidad y valor nutritivo para el ganado.

El uso indiscriminado del fuego ha conformado tipos de vegetación en parches con diferentes grados de alteración: las estructuras poblacionales de plantas y animales se modifican y las estructuras verticales y horizontales, de las comunidades vegetales, cambian. En áreas relativamente no tan extensas se pueden encontrar áreas no quemadas hace varios años, áreas quemadas con relativa frecuencia, áreas recientemente quemadas y áreas con fuerte impacto de quemas y pastoreo. Todas estas áreas reflejan regímenes de disturbios de diferente intensidad en mosaicos de parches. Cuando un parche acumula suficiente

necromasa en su matriz de gramíneas vuelve a ser quemado y el fuego se detiene en otro parche que no ha acumulado la suficiente necromasa (Laegaard, Op. cit.), o en alguna barrera, que puede ser de ríos, carreteras o caminos.

PATRONES DE SUCESIÓN REGENERACIÓN

Clasificación de especies por atributos vitales

Noble & Slatyer (1980) desarrollaron un modelo de sucesión basados en un conjunto de atributos que consideran vitales para la supervivencia y reproducción de especies en áreas periódicamente sometidas a disturbios. Estos autores proponen que los atributos vitales pueden explicar secuencias de reemplazamiento de especies en el proceso sucesional y consideran 3 grupos de atributos vitales: 1. El método de arribo o persistencia de las especies en el sitio durante y después del disturbio. 2. La capacidad de establecerse y crecer hasta la madurez en la comunidad en desarrollo. 3. El tiempo tomado por las especies en alcanzar estados de vida críticos. Para este estudio (Vargas, 1997; 2000) se consideró la forma de crecimiento como un atributo vital muy importante en la vegetación de los páramos.

Para el primer grupo de atributos vitales se clasifican las especies según los estados de vida y los mecanismos utilizados en la regeneración por propágulos, en regeneración vegetativa y en sus formas de crecimiento así:

U: Especies no afectadas por el fuego. D: Especies con mecanismos de dispersión de propágulos ampliamente dispersadas. S: Especies que poseen un banco de semillas de larga viabilidad en el suelo. V: Especies que persisten por mecanismos de reproducción vegetativos.

A las especies U + D(+S) se les asigna el atributo vital Δ ; a las especies V + D(+S) se les asigna el atributo vital V; a las especies D(+S) se les asigna el atributo vital D. La combinatoria del primer atributo vital con la forma de crecimiento da las categorías que se muestran en la Tabla 1.

El segundo grupo de atributos vitales comprende 3 tipos de especies: a) especies T que toleran un amplio rango de condiciones. b) especies I que son intolerantes a la competencia. c) especies R que requieren de condiciones especiales.

La combinación del primero y segundo atributo vital da las combinaciones de la Tabla 2.

Estas combinaciones dan 6 grupos de especies cuyas características se resumen en la Tabla 3.

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

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

$U + D(+S) \rightarrow \Delta$	Graminoides Caulirrosulas Acaulirrosulas Cojines Hierbas Semileñosas
$V + D(+S) \rightarrow V$	Arbustos bajos Arbustos medianos Arbustos altos Decumbentes Radicantes
$D(-S) \rightarrow D$	Trepadoras Radicantes Hierbas pioneras

U= no afectadas. D= dispersión de propágulos.

S= con banco de semillas. V= regeneración vegetativa

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

Especies $\rightarrow$ $\downarrow$		Δ	V	D
Tolerantes	T	ΔT	VT	DT
Intolerantes	I	ΔI		DI
Condiciones	R			DR

Δ = no afectada + dispersión de propágulos + banco de semillas. V= regeneración vegetativa.

D= dispersión de propágulos. T= tolerante. I= intolerante. R= condiciones especiales.

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

Especies	ΔT	No afectadas U	Dispersión D	Tolerantes T
Especies	ΔI	No afectadas U	Dispersión D	Intolerantes I
Especies	$V(+D)T$	Vegetativas V	Dispersión D	Tolerantes T
Especies	DT		Dispersión D	Tolerantes T
Especies	DI		Dispersión D	Intolerantes I
Especies	DR		Dispersión D	Condiciones Esp. R

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

Atributo vital	Forma de crecimiento	Grupos funcionales (Especies tipo)	Número de especies
ΔT	Graminoides	<i>Rhynchospora macrochaeta</i> <i>Calamagrostis effusa</i>	12
ΔT	Caulirrosulas	<i>Espeletia grandiflora</i>	4
ΔT	Acaulirrosulas	<i>Paepallanthus alpinus</i>	6
ΔT	Hierbas	<i>Geranium spp</i>	8
ΔT	Semileñosas	<i>Ageratina spp.</i>	4
$V(+D)T$	Arbustos bajos	<i>Arctophyllum nitidum</i>	6
$V(+D)T$	Arbustos medianos	<i>Miconia ligustrina</i>	11
$V(+D)T$	Arbustos altos	<i>Diplosthephyum revolutum</i>	7
DT	Trepadoras	<i>Muelenbeckia tamnifolia</i>	3
DR	Trepadoras	<i>Relbunium hipocarpicum</i>	3
DI	Pioneras	<i>Phytolacca bogotensis</i>	7

La única especie ΔI es *Pinguicula elongata* no forma un grupo funcional importante en la secuencia sucesional.

El tercer grupo de atributos vitales (Figura 4) tiene en cuenta la dinámica temporal de los estados de vida de las especies: a) tiempo que gastan las especies en alcanzar la madurez reproductiva después del disturbio. b) lapso de vida de las especies en comunidades no disturbadas y c) tiempo tomado por todos los propágulos en estar localmente extintos.

TIEMPO DESDE LA QUEMA

GRUPO DE ESPECIES 0..... α

ΔT _____ m _____ (m) _____ le

ΔI _____ m _____ l _____ (l) _____ e _____

$V(+D)T$ _____ m _____ (m) _____ le

DT _____ m _____ le

DI _____ m _____ l _____ e _____

DR _____ m _____ le

Figura 4. En relación con los atributos vitales se distinguen 6 tipos de especies. La cantidad relativa de tiempo que requieren las especies para alcanzar los 3 estados críticos de su historia de vida son: **m** madurez, **l** lapso de vida de las especies en condiciones no alteradas, **e** extinción o pérdida de los propágulos del sitio la **(m)** indica el tiempo requerido por las especies para alcanzar la madurez, si la especie no estaba antes del disturbio. La **(l)** indica que las especies intolerantes pueden persistir en el sitio, o pueden ser reducidas pero no eliminadas.

Las especies ΔT alcanzan su madurez reproductiva entre los 3 meses y un año después de la quema. Este grupo de especies son perennes y por consiguiente el lapso de vida es largo y se distribuyen ampliamente en todas las áreas de páramo, estas especies tienen mecanismos de dispersión D; por consiguiente tienen la capacidad de establecerse desde otras áreas, después del disturbio, y nunca se perderán del sitio durante la secuencia sucesional, a menos que entren a otro régimen de disturbios con pastoreo y pisoteo continuo de ganado. Estas especies hacen parte de la estructura básica de la vegetación. Las especies ΔI , aunque escasas en el sitio, se pueden perder por disturbios recurrentes en grandes áreas, pero si quedan parches de vegetación sin alterar pueden arribar por dispersión.

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

Los arbustos $V(+D)T$ pueden alcanzar la madurez reproductiva varios años después de la quema, pero no tan rápido como las especies ΔT y las DT , estas especies varían mucho en altura, desde arbustos bajos a altos y, por otra parte, de arbustos que producen una gran corona de retoños, lo cual depende del sistema de raíces y de la variación en la forma de crecimiento. Todas estas especies son tolerantes a la competencia y por consiguiente no se pierden fácilmente del sitio. Este grupo lo conforman algunos arbustos típicos de la franja del subpáramo y páramo y, a través de la altura que van adquiriendo y el diámetro de la corona de retoños, eliminan la competencia.

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

Un aspecto muy importante en los estudios sucesionales es la dispersión de las semillas. En este estudio se estableció la relación entre los patrones sucesionales, la cobertura de las especies y los mecanismos de dispersión tal como se presenta en la Figura 5.

En síntesis podemos establecer que el patrón de sucesión-regeneración del páramo después de disturbios por fuego es el siguiente:

1. Las especies $\Delta T + \Delta I$ forman el primer estado de la vegetación.

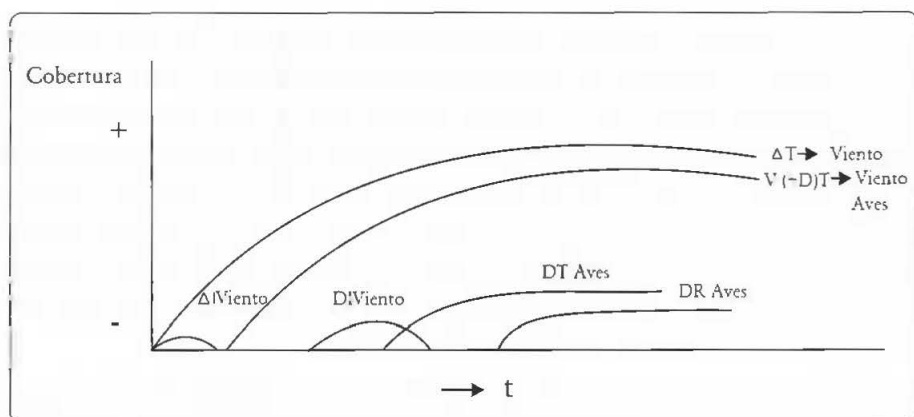


Figura 5. Modelo de reemplazamiento de especies en el proceso de sucesión – regeneración de la cobertura en relación con los atributos vitales de las especies de páramo y sus mecanismos de dispersión por semilla.

2. El segundo estado lo conforman los arbustos $V(+D)T$, algunos de los cuales llegan a ser codominantes.
3. Posteriormente las especies DT , DI , DR llegan a establecerse con diferentes tasas de crecimiento y en diferentes tiempos.
4. Declinan las especies DI y DR .

DISCUSIÓN

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

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

caso de *Calamagrostis effusa* y otras macollas densas un régimen de disturbios continuo por herbivoría y pisoteo fragmenta las macollas (Verweij, 1995), ocasiona pérdida de los atributos vitales de las especies y permite que especies con el mecanismo D invadan el sitio, al ser eliminada toda la competencia. Un caso similar se presenta en los páramos húmedos con la fragmentación y eliminación de los bambusoides de *Chusquea tessellata* (Premauer, 1999).

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

En un gradiente de disturbios se conforman diferentes patrones de especies que reflejan grupos funcionales con determinados atributos vitales, formas de crecimiento y estrategias similares en sus historias de vida. La Figura 7 presenta un modelo preliminar de grupos funcionales de especies en respuesta al disturbio.

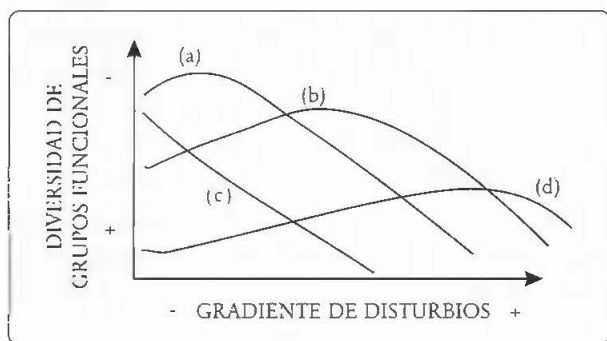


Figura 7. Diversidad de grupos funcionales en relación con gradientes de disturbio.

- a) Rosetas policárpicas tipo *Espeletia*.
- b) Macollas tipo *Calamagrostis*
- c) Arbustos tipo *Hypericum*.
- d) Rosetas sésiles tipo *Hipochaeris*
Macollas pequeñas tipo *Agrostis*.
Hierbas ruderales competitivas tipo *Lachaemilla orbiculata*

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

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

En el páramo, por ser un medio ambiente altamente heterogéneo por su geomorfología y por poseer un mosaico de comunidades vegetales, es interesante saber, como lo proponen Turner y Bratton (1987): ¿Cómo los disturbios se mueven a través del paisaje? ¿Cómo

la heterogeneidad del paisaje influye la propagación del disturbio? ¿Si los efectos varían con el tiempo del disturbio o con el tipo de paisaje? ¿Cómo el tamaño o forma de los parches influyen el proceso? Estas preguntas son fundamentales para la comprensión de los regímenes de disturbios que actualmente se presentan en los páramos.

Agradecimientos

Agradezco al biólogo César Escallón por sus comentarios y correcciones al manuscrito.

Bibliografía

- Brown, V. K. 1992. Plant succession and life history strategy. *TREE*. 7(5): 143-144.
- Connel, J. H. & R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Delcourt, H. R. & P. A. Delcourt. 1988. Quaternary landscape ecology: Relevant scales in space and time. *Landscape Ecology*: vol 2 No. 1 pp 23-44.
- Glenn-lewin, D. C. 1980. The individualistic nature of plant development. *Vegetatio* 43: 141-146.
- González, E., TH. Van Der Hammen & R. F. Flint. 1966. Late quaternary glacial and vegetational sequence in Valle de Lagunillas. Sierra Nevada del Cocuy. Colombia. *Leidse Geologische mededelingen* 32: 157 - 182.
- González, F. & F. Cárdenas. 1995. El páramo un paisaje deshumanizado: el caso de las provincias del Norte y Gutiérrez (Boyacá. Colombia). En: *El Páramo. Ecosistema de alta montaña. Serie Montañas Tropoandinas. Vol 1. Fundación Ecosistemas Andinos (Ecoan).*
- Grime, J. P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley and sons. Ltd. 222 p
- Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. London.
- Hofstede, R. G. M. 1995. Effects of Burning and grazing on a Colombian páramo ecosystem. Ph.D. Dissertation. University of Amsterdam. 199 pp.
- Horn, S.P. 1989. Prehistoric fires in the Chirripó Highlands of Costa Rica: sedimentary charcoal evidence. *Rev. Biol. Trop.* 37(2): 139-148.
- Huston, M. A. 1994. *Biological Diversity*. Cambridge University Press. 681 pp.
- Huston, H. & T. Smith. 1987. Plant succession: life history and competition. *American Naturalist*. 130 (2): 168 - 198.
- Keeley, J. E. 1981. Reproductive cycles and fire regimes. In: *Proceedings of Conference: Fire Regimes and Ecosystem Properties*. General Technical Report WO - 26. U.S. Department of Agriculture.

- Kotliar, N. B. & J. A. Wiens. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *OIKOS* 59: 253-260.
- Kuhry, P. 1988. A paleobotanical and palynological study of Holocene peat from the El Bosque mire, Located in the volcanic area of the Cordillera Central of Colombia. *Rev. Paleobot. Palynol.* Vol 75. pp. 19 - 72.
- Laegaard, S. 1992. Influence of fire in the grass páramo vegetation of Ecuador. En: H. Balslev & J. L. Luteyn (eds) *Paramo: An andean ecosystem under human influence*. Academic Press. pp. 151 - 170.
- Molano, J. 1995. Paisajes de la alta montaña ecuatorial. En: *El Páramo. Ecosistema de alta montaña. Serie Montañas Tropoandinas. Vol. 1. Fundación Ecosistemas Andino. (Ecoan).*
- Moore, A. D. & I.r. Noble. 1990. An Individualistic model of vegetation stand dynamics. *Journal of Environmental Management*. 31: 61-81.
- Noble, I.r. & R.o. Slatyer. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43: 5-21.
- Ochoa, K. 1994. Banco de semillas y aspectos ecofisiológicos de la germinación de *Espeletia grandiflora* H.B.K. en el páramo El Granizo (Cundinamarca).
- Pect, R. K. & N. L. Christensen 1980. Succession: a population process. *Vegetatio*: 43: 131-140.
- Premauer, J. 1999. Efecto de diferentes regímenes de disturbio por quema y pastoreo sobre la estructura horizontal y vertical de la vegetación de páramo (Parque Nacional Natural Chingaza). Trabajo de Grado Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia
- Rangel, J. O. 1989. Páramos de Colombia. Su manejo y conservación. En: A. Blanco (de.) Colombia. Gestión ambiental para el desarrollo. Inderena. Sociedad Colombiana de Ecología.
- Risser, P. G. 1987. Landscape Ecology: State of the art. En: M.G. Turner (ed). *Landscape Heterogeneity and Disturbance. Ecological Studies Vol 64. Springer - Verlag.*
- Tilman, D. 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalist*. 125(6): 827-852.
- Turner, M.g. & S.p. Bratton. 1987. Fire, grazing, and the landscape heterogeneity of a Georgia Barrier Island. En: M.G. Turner (ed). *Landscape Heterogeneity and Disturbance. Ecological Studies Vol 64. Springer - Verlag.*
- Turner, M.g. (ed). 1987. *Landscape Heterogeneity and Disturbance. Ecological Studies Vol 64. Springer - Verlag*
- Van Der Hammen, Th. 1988. South America. En: Huntley, B. & T. WebbIII (eds.) *Vegetation History*. Kluwer Academic Publishers. pp. 307-337.
- Van Der Hammen, Th. 1992. Historia, ecología y vegetación. Fondo FEN. COA. Banco Popular. 411 pp.
- Vander Hammen, Th. 1966. The pliocene and the quaternary of the Sabana de Bogotá (the Tilatá and Sabana formation). *Geologie en Mijnbouw*. 45: 101 - 109.

- Van Der Hammen, Th. & A. M. Cleef. 1986. Development of the high andean páramo flora and vegetation. En: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds). *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press. pp. 153-201.
- Van Der Maarel, E. 1988. Vegetation dynamics: pattern in time and space. *Vegetatio* 77: 7-19
- Vargas Ríos, O. 2000. Sucesión -regeneración del páramo después de quemas. Tesis de Maestría. Departamento de Biología. Universidad Nacional.
- Vargas Ríos, O. 1997. Un modelo de sucesión-regeneración de los páramos después de quemas. *Caldasia* 19(1): 331-345.
- Vargas Ríos, O & D. Rivera. 1990. El páramo, un ecosistema frágil. Cuadernos de Agroindustria y Economía Rural. Bogotá. pp. 145 - 163.
- Verweij, P. 1995. Spatial and temporal modelling of vegetation patterns. Burning and Grazing in the páramo of los Nevados National Park. Colombia. Ph.D dissertation, University of Amsterdam. 233 pp.
- Walker, D.a. & M. D. Walker. 1991. History and pattern of disturbance in Alaskan Arctic terrestrial ecosystems: a hierarchical approach to analysing landscape change. *Journal of Applied Ecology*. 28: 244 - 276.
- White, P.s. & S.t.a. Pickett. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: An introduction, pp 3-13. In: S. T.A. Pickett & P. S. White (eds) *The Ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Pres. New York.