

ESTUDIO FENOLÓGICO DE *Espeletia pycnophylla* Cuatrec. EN LOS PÁRAMOS  
DE EL INFIERNILLO, RESERVA NATURAL PUEBLO VIEJO, MUNICIPIO DE  
MALLAMA Y CERRO NEGRO, MUNICIPIO DE PUERRES, DEPARTAMENTO  
DE NARIÑO, COLOMBIA

DASSIER ERAZO ESCOBAR

UNIVERSIDAD DE NARIÑO  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
SAN JUAN DE PASTO  
2011

ESTUDIO FENOLÓGICO DE *Espeletia pycnophylla* Cuatrec. EN LOS PÁRAMOS  
DE EL INFIERNILLO, RESERVA NATURAL PUEBLO VIEJO, MUNICIPIO DE  
MALLAMA Y CERRO NEGRO, MUNICIPIO DE PUERRES, DEPARTAMENTO  
DE NARIÑO, COLOMBIA

DASSIER ERAZO ESCOBAR

Trabajo de grado para optar al título de Bióloga con énfasis en Ecología

Directora:  
AIDA ELENA BACA GAMBOA  
Bióloga, Especialista en Ecología de la Conservación

UNIVERSIDAD DE NARIÑO  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
SAN JUAN DE PASTO  
2011

## **NOTA DE RESPONSABILIDAD**

“Las ideas y conclusiones aportadas en este trabajo de grado, son de responsabilidad exclusiva de sus autoras”

Artículo 1º del acuerdo No. 324 de octubre 11 de 1966 emanado del Honorable Consejo Directivo de la Universidad de Nariño.

**Nota de aceptación:**

---

---

---

---

---

---

---

---

JURADO

---

JURADO

---

ASESOR

San Juan de Pasto, Marzo de 2011.



## AGRADECIMIENTOS

Mis más sinceros agradecimientos a mi Esencia Divina y guía que me puso en el camino diferentes canales en la realización de este sueño, para así fortalecerme en mi crecimiento espiritual.

A mis tres amores Juan, Violeta y Juliana quienes han sido el gran soporte, valor, fuerza e impulso vital que me ayudaron al buen desempeño en este trabajo de investigación.

A mis padres, hermanas, hermanos por su constante amor, consejos, apoyo en los momentos más difíciles, especialmente a mi mamá por su apoyo incondicional

A mis suegros, a Marcela por el buen cuidado de mis hijas cuando estaba en el trabajo de campo y en el desarrollo de este trabajo.

A la universidad de Nariño, a la Vicerrectoría de Investigaciones VIPRI por la financiación de este trabajo.

A María Elena Solarte por permitir la entrada al grupo de investigación de páramos.

A Aida Elena Baca por su constante disciplina, exigencia, responsabilidad, dedicación a la presente investigación, fue un fuerte apoyo y aliento en la culminación de este documento y en el trabajo de campo, muchísimas gracias por su ayuda.

A Arsenio Hidalgo por su ayuda en la elaboración de los respectivos análisis estadísticos.

A los jurados Martha Sofía González y Ayda Lucia Patiño por sus valiosos aportes a este trabajo de grado.

A los estudiantes auxiliares de investigación Diana Burbano, Sandra Urbano, Magaly Pianda por su valiosa colaboración en el trabajo de campo.

A mis amigas Miriam Rodríguez, Sandra Milena Armero, María Teresa Narváez, Milena Guerrero, Omar Coral, Sandra y Francisco Leytón por su colaboración y buenos deseos. Sin toda la ayuda de las personas anteriormente nombradas no hubiera sido posible alcanzar el Éxito en este documento final.

INFINITAS GRACIAS

## DEDICATORIA

A mis tres amores Juan, Violeta Juliana  
que me han dado La fuerza, el aliento,  
el impulso vital y toda la energía del  
cosmos en mi espíritu.

## RESUMEN

A nivel reproductivo, el comportamiento fenológico de las plantas en los ecosistemas de páramo, constituye una estrategia adaptativa para maximizar el uso de recursos limitantes como el agua en las épocas secas o los polinizadores lo cual se traduce en el éxito reproductivo de dichas plantas. Con el fin de aportar información, se realizó esta investigación sobre la fenología de *Espeletia pycnophylla*, en los páramos de El Infiernillo, Reserva Natural Pueblo Viejo, municipio de Mallama y Cerro Negro, municipio de Puerres. Entre abril de 2006 y noviembre de 2007, en los dos sitios de estudio, se evaluaron las épocas de floración y fructificación de esta especie y se las relacionó con las condiciones climáticas de temperatura, humedad relativa y precipitación. En la fenofase de anthesis floral se hallaron comportamientos similares para los dos páramos: una floración discontinua con un ritmo asincrónico, con su máximo pico en época húmeda, en el mes de abril del 2007 con un 26% en El Infiernillo y en el mes de noviembre del 2007 con un 30% en Cerro Negro.

Respecto a las fenofases de fructificación (frutos verdes y maduros), se encontró que para ambos páramos presenta un comportamiento continuo. El ritmo del suceso para el Infiernillo es sincrónico, a diferencia de Cerro Negro que presenta un ritmo asincrónico. La máxima producción de capítulos con frutos maduros se presentó en el mes de agosto del 2006 (época seca) con un 66% en El Infiernillo, mientras que en Cerro Negro ocurrió en el mes de noviembre del 2007 con un 40%, (época húmeda). Se encontraron diferencias altamente significativas para los dos sitios de estudio respecto a la altura de plantas, número de sinflorescencias, capítulos por sinflorescencia, flores en diferentes estados y fruto maduro a excepción de flores de lígula en botón y fruto inmaduro.

Los estados fenológicos en *E. pycnophylla* obedecen a las condiciones ambientales propias de cada sitio. Así, en el páramo seco de El Infiernillo, la temperatura y la precipitación son los factores ambientales que más influyeron en las fenofases. Para el páramo húmedo de Cerro Negro la temperatura, la precipitación y la humedad relativa fueron los factores climáticos que más intervinieron en los eventos fenológicos.

## ABSTRACT

At reproductive level, the phenology of plants in “páramo” ecosystems, constitute an adaptive strategy to maximize the use of limiting resources such as water in dry periods or pollinators, which translates into reproductive success of those plants. In order to provide information, this research was conducted on the phenology of *Espeletia pycnophylla*, in “páramos” of El Infiernillo Nature Reserve Pueblo Viejo, municipality Mallama, and Cerro Negro, municipality Puerres. Between April 2006 and November 2007 in the two study sites were evaluated periods of flowering and fruiting of this species and are related to the climatic conditions of temperature, relative humidity and precipitation. At anthesis floral phenophase is found similar behavior for the two badlands: a discontinuous flowering at a rate asynchronous, with its highest peak in wet season, in April 2007 with 26% in Infiernillo and in the month of November 2007 with 30% in Cerro Negro.

Regarding the fruiting phenological phases (green and ripe fruit) found that for both “páramos” presents a continuous behavior. The rate of success for the Infiernillo is synchronous, as opposed to Cerro Negro which has a rate asynchronous. The peak of flowers heads with ripe fruits occurred in August 2006 (dry season) with 66% in El Infiernillo, while Cerro Negro occurred in November 2007 with 40% (wet season). Differences were highly significant for both study sites regarding the plant height, number of synflorescences, synflorescence heads, flowers and fruit at different stages except mature ligule flowers in bud and immature fruit.

Developmental stages in *E. pycnophylla* obey the environmental conditions of each site. Thus, in the dry “páramo” El Infiernillo, temperature and precipitation, was the most influential environmental factors in the bud stage. For the wet “páramo” Cerro Negro the temperature, precipitation and relative humidity were the climatic factors that are most involved in the phenological events.

## TABLA DE CONTENIDO

	pág.
1 INTRODUCCIÓN.....	1
2 OBJETIVOS.....	3
2.1 OBJETIVO GENERAL.....	3
2.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS.....	3
3 ANTECEDENTES.....	4
4 MARCO TEÓRICO.....	8
4.1 Aspectos generales del páramo.....	8
4.1.1 Clima del páramo.....	10
4.2 El Género <i>Espeletia</i> .....	12
4.2.1 Clasificación de <i>Espeletia pycnophylla</i> Cuatrec.....	13
4.2.2 Descripción morfológica y ecológica de <i>Espeletia pycnophylla</i> Cuatrec.....	14
4.2.3 FENOLOGIA.....	15
4.2.3.1 Definición.....	15
4.2.3.2 Generalidades.....	15
4.2.4 Fases Fenológicas.....	17
4.2.4.1 Floración.....	17
4.2.4.2 Fructificación.....	18
5 METODOLOGÍA.....	19
5.1 Generalidades de la Zona de Estudio.....	19
5.1.1 Páramo El Infiernillo Reserva Natural Pueblo Viejo, Municipio de Mallama.....	19
5.1.2 Páramo de Cerro Negro, Municipio de Puerres.....	21
5.2 Métodos.....	26
5.3 Descripción de los fenómenos observados.....	28
5.3.1 Floración.....	28
5.3.2 Fructificación.....	28
6 Análisis fenológico. ....	31
7 Análisis Estadístico.....	32
8 RESULTADOS.....	33
8.1. Climatología.....	33
8.1.1. Pluviosidad.....	33
8.1.2 Temperatura.....	33
8.1.3 Humedad relativa.....	34
8.2 Páramo El Infiernillo.....	35
8.2 .1 Altura de las plantas.....	35
8.2.2 Número de Sinflorescencias y Capítulos por Sinflorescencia.....	35
8.2.3 Floración.....	39
8.2.3.1 Fenofases de flores de lígula.....	43

8.2.3.2 Fenofases de flores de disco .....	48
8.2.3.3 Relación fenofases flores de lígula y flores de disco.....	53
8.2.4 Fructificación.....	54
8.2.4.1 Frutos Inmaduros.....	54
8.2.4.2 Frutos maduros.....	56
8.2.5 Plantas sin Evento Fenológico.....	58
8.3 Páramo de Cerro Negro.....	59
8.3.1 Altura de las plantas.....	59
8.3.2 Número de Sinflorescencias y Capítulos por sinflorescencia.....	59
8.3.3 Floración.....	63
8.3.3.1 Fenofases de flores de lígula.....	67
8.3.3.2 Fenofases de Flores de Disco.....	72
8.3.3.3 Relación fenofases flores de lígula y de disco.....	77
8.3.4 Fructificación.....	78
8.3.4.1 Frutos inmaduros.....	78
8.3.4.2 Frutos maduros.....	80
8.3.5 Plantas sin Evento Fenológico.....	82
8.3.6 Comparación entre flores de lígula abierta vs frutos maduros de los páramos de El Infiernillo y Cerro Negro.....	82
8.4 Análisis comparativo de las poblaciones de <i>Espeletia pycnophylla</i> en los páramos de El Infiernillo y en Cerro Negro.....	83
8.4.1 altura de las plantas.....	83
8.4.2 Número de sinflorescencias.....	84
8.4.3 Número de Capítulos por Sinflorescencia.....	84
8.4.4 Capítulos en estado de Botón.....	85
8.4.5 Capítulos en estado de Flor Abierta.....	86
8.4.6 Flores de Lígula en Botón.....	86
8.4.7 Flores de Lígula Abierta.....	87
8.4.8 Flores de Lígula Senescente.....	87
8.4.9 Flores de Disco en Botón.....	88
8.4.10 Flores de Disco Abiertas.....	88
8.4.11 Flores de disco Senescente.....	89
8.4.12 Capítulos en estado de Fruto Inmaduro.....	89
8.4.13 Capítulos en estado de Fruto Maduro.....	90

## LISTA DE GRÁFICAS

	Pág
Grafica 1. Precipitación Media Mensual de los años comprendidos entre 1986 al 2007 Estación Climatológica El Paraíso (Fuente: IDEAM, 2009).....	33
Grafica 2. Temperatura media mensual de los años comprendidos entre 1986 al 2007 Estación Climatológica El Paraíso (Fuente: IDEAM, 2009).....	34
Grafica 3. Humedad Relativa Media Mensual de los años comprendidos entre 1986 al 2007 Estación Climatológica El Paraíso (Fuente: IDEAM, 2009).....	34
Grafica 4. Porcentaje de altura plantas vs clases Páramo El Infiernillo.....	35
Grafica 5. Numero de Sinflorescencia de la población de <i>Espeletia pycnophylla</i> vs meses en el Páramo de El Infiernillo.....	36
Grafica 6. Relación de precipitación total, temperatura, humedad relativa con el número de sinflorescencias en el Páramo El Infiernillo.....	37
Grafica 7. Número de Capítulos por Sinflorescencia de la población de <i>Espeletia pycnophylla</i> vs meses en el Páramo de El Infiernillo.....	38
Grafica 8. Relación de precipitación total, temperatura, humedad relativa con capítulos por sinflorescencia en el Páramo El Infiernillo.....	39
Grafica 9. Porcentaje de Plantas con capítulos en Botón de la población de <i>Espeletia pycnophylla</i> vs meses en el Páramo de El Infiernillo.....	40
Grafica 10. Relación de temperatura, humedad relativa, y precipitación total, con capítulos en botón Páramo El Infiernillo.....	41
Grafica 11. Porcentaje de Plantas de la población de <i>Espeletia pycnophylla</i> con capítulos en Flor abierta vs parámetros ambientales Estación “El Paraíso” vs meses en el Páramo de El Infiernillo .....	42
Grafica 12. Relación de precipitación total, temperatura y humedad relativa con capítulos en flor abierta Páramo El Infiernillo.....	43
Grafica 13. Fenología de las flores de lígula de la población de <i>Espeletia pycnophylla</i> en el Páramo de El Infiernillo.....	44
Grafica 14. Relación de precipitación total, temperatura y humedad relativa con flores de lígula en botón Páramo El Infiernillo.....	45
Grafica 15. Relación de humedad relativa, precipitación total y temperatura	46
Grafica 16. Relación de precipitación total, temperatura y humedad relativa con flores de lígula senescente en el Páramo El Infiernillo.....	48
Grafica 17. Fenología de las flores de disco de la población de <i>Espeletia pycnophylla</i> en Páramo de El Infiernillo .....	49
Grafica 18. Relación de humedad relativa, precipitación total y temperatura con flores de disco en botón en el Páramo El Infiernillo.....	50
Grafica 19. Relación de precipitación total, temperatura y humedad relativa con flores de disco abiertas en el Páramo El Infiernillo.....	51

Grafica 20. Relación de precipitación total, temperatura y humedad relativa con flores de disco senescentes en el Páramo El Infiernillo.....	53
Grafica 21. Fenología de las flores de disco y de lígula de la población de <i>Espeletia pycnophylla</i> en Páramo de El Infiernillo.....	54
Grafica 22. Porcentaje de Plantas de la población de <i>Espeletia pycnophylla</i> con capítulos en Fruto Inmaduro vs parámetros ambientales Estación “El Paraíso” vs meses en el Páramo de El Infiernillo .....	55
Grafica 23. Relación de humedad relativa, temperatura y precipitación total con Fruto Inmaduro en el Páramo El Infiernillo.....	56
Grafica 24. Porcentaje de Plantas de la población de <i>Espeletia pycnophylla</i> con capítulos en Fruto Maduro vs parámetros ambientales Estación “El Paraíso” vs meses en el Páramo de El Infiernillo .....	57
Grafica 25. Relación de precipitación total, humedad relativa y temperatura con Fruto maduro en el Páramo El Infiernillo .....	58
Grafica 26. Porcentaje de Plantas de la población de <i>Espeletia pycnophylla</i> sin evento fenológico en el Páramo de El Infiernillo.....	58
Gráfica 27. Porcentaje de altura plantas vs clases Páramo de Cerro negro...	59
Grafica 28. Numero de sinflorescencias en la poblacion de <i>Espeletia pycnophylla</i> vs meses en el Páramo de Cerro .....	60
Grafica 29. Relación de temperatura, precipitación total y humedad relativa con el número de sinflorescencias en el Páramo de Cerro Negro.....	61
Grafica 30. Numero de Capítulos por sinflorescencia Paramo de Cerro Negro.....	62
Grafica 31. Relación de precipitación total, humedad relativa y temperatura con capítulos por sinflorescencia en el Páramo de Cerro Negro	63
Grafica 32. Porcentaje de Plantas con capítulos en botón en Páramo de Cerro Negro.....	64
Grafica 33. Relación de temperatura, humedad relativa y precipitación total con capítulos en botón en el Páramo de Cerro Negro.....	65
Grafica 34. Porcentaje de Plantas de la población de <i>Espeletia pycnophylla</i> con capítulos en Flor abierta vs parámetros ambientales Estación “El Paraíso” El Paraíso vs meses en el Páramo de Cerro Negro.....	66
Grafica 35. Relación de humedad relativa y precipitación total y temperatura con capítulos en Flor abierta en el Páramo de Cerro Negro .....	67
Grafica 36. Fenología de las flores de lígula de la población de <i>Espeletia pycnophylla</i> en el Páramo de Cerro Negro.....	67
Grafica 37. Relación de precipitación total, temperatura y humedad relativa con Flores de lígula en botón en el Páramo de Cerro Negro.....	69
Grafica 38. Relación de humedad relativa, precipitación total y temperatura con Flores de lígula abierta en el Páramo de Cerro Negro .....	70
Grafica 39. Relación de precipitación total, temperatura y humedad relativa con Flores de lígula senescente en el Páramo de Cerro Negro.....	72
Grafica 40. Fenología de las flores de disco de la población de <i>Espeletia pycnophylla</i> en Páramo de Cerro Negro.....	73
Grafica 41. Relación de temperatura, humedad relativa y precipitación total	



con Flores de disco en botón en el Páramo de Cerro Negro.....	74
Grafica 42. Relación de humedad relativa y precipitación total y temperatura con Flores de disco abiertas en el Páramo de Cerro Negro.....	75
Grafica 43. Relación de humedad relativa, precipitación total y temperatura, con Flores de disco senescente en el Páramo de Cerro Negro.....	77
Grafica 44. Fenología de las flores de lígula y de disco de la población de <i>Espeletia pycnophylla</i> en Páramo de Cerro Negro.....	78
Grafica 45. Porcentaje de Plantas de la población de <i>Espeletia pycnophylla</i> con capítulos en Fruto Inmaduro vs parámetros ambientales Estación “El Paraíso” vs meses en el Páramo de Cerro Negro.....	78
Grafica 46. Relación de humedad relativa y precipitación total, temperatura con fruto inmaduro en el Páramo de Cerro Negro.....	79
Grafica 47. Porcentaje de Plantas con capítulos en Fruto maduro vs parámetros ambientales Estación “El Paraíso” vs meses en el Páramo de Cerro Negro.....	80
Grafica 48. Relación de precipitación total, humedad relativa y temperatura con fruto maduro en el Páramo de Cerro Negro.....	81
Grafica 49. Porcentaje de Plantas sin evento fenológico en el Páramo de Cerro Negro.....	82
Grafica 50. Relacion entre Flores de lígula abierta vs Frutos Maduros en los páramos de El Infiernillo y cerro Negro.....	83

## LISTA DE FIGURAS

	Pag
Figura 1. Partes de un capítulo .....	14
Figura 2. Localización aproximada del Páramo El Infiernillo en el Departamento de Nariño (modificada de Rangel 2000) .....	20
Figura 3. Patrón de vegetación de tipo pajonal-frailejona en el páramo de El Infiernillo.....	21
Figura 4. Localización del Municipio de Puerres.....	23
Figura 5. Localización del páramo de Cerro negro en la cuenca Alta del río Angasmayo .....	24
Figura 6. Panorámica general del páramo de Cerro Negro.....	26
Figura 7. Sinflorescencias en <i>Espeletia pycnophylla</i> .....	28
Figura 8. Eventos fenológicos de floración de <i>Espeletia pycnophylla</i> .....	30
Figura 9. Eventos fenológicos de fructificación de <i>Espeletia pycnophylla</i> .....	31
Figura 10. Relación entre la altura de las plantas vs los páramos de El Infiernillo y Cerro Negro.....	83
Figura 11. Relación entre el número de Sinflorescencia y los páramos de El Infiernillo y Cerro Negro.....	84
Figura 12. Relación entre el número de Capítulos por Sinflorescencia y los Páramos de El Infiernillo y Cerro Negro.....	85
Figura 13. Relación entre el número de Capítulos en estado de Botón y los Páramos de El Infiernillo y Cerro Negro.....	85
Figura 14. Relación entre el número de Capítulos en estado de Flor abierta y los Páramos de El Infiernillo y Cerro Negro.....	86
Figura 15. Relación entre el número de Capítulos en estado de flores de lígula en botón y páramos de El Infiernillo y Cerro Negro.....	86
Figura 16. Relación entre el número de Capítulos en estado de flores de lígula abierta y páramos de El Infiernillo y Cerro Negro.....	87
Figura 17. Relación entre el número de Capítulos en estado de flores de lígula senescente y páramos de El Infiernillo y Cerro Negro.....	87
Figura 18. Relación entre el número de Capítulos en estado de flores de disco en botón y páramos de El Infiernillo y Cerro Negro.....	87
Figura 19. Relación entre el número de Capítulos en estado de flores de disco abiertas y páramos de El Infiernillo y Cerro Negro.....	88
Figura 20. Relación entre el número de Capítulos en estado de flores de disco senescente y páramos de El Infiernillo y Cerro Negro.....	89
Figura 21. Relación entre el número de Capítulos en estado de Fruto inmaduro y páramos El Infiernillo y Cerro Negro.....	89
Figura 22. Relación entre el número de Capítulos en estado de Fruto maduro y páramos de El Infiernillo y Cerro Negro.....	90
Figura 23. <i>Espeletia pycnophylla</i> Cuatrec., en áreas con fuerte influencia del viento y baja intervención antrópica Páramo de El Infiernillo.	96

## LISTA DE ANEXOS

	Pág.
ANEXO A. Evaluación Fenológica de <i>Espeletia pycnophylla</i> Cuatrec	101

## 1. INTRODUCCIÓN

En general, a nivel mundial, el mayor énfasis en estudios fenológicos se ha puesto en especies de plantas cultivadas con reconocido valor económico alimentario o proveedoras de materias primas. Sin embargo, actualmente el estudio de comportamientos fenológicos de especies endémicas o amenazadas se ha constituido en una valiosa herramienta para la consolidación de programas de conservación y manejo de recursos genéticos en los diferentes ecosistemas, en especial los denominados estratégicos (Gómez, 2010).

Autores como Alencar et al., (1979); Hilty, (1980); Mooney et al., (1980); Huxley, 1983; Morellato, 1991; Kannan y James, 1999; Kollmann (2000) coinciden en afirmar que el conocimiento y comprensión de los patrones fenológicos de especies vegetales en ecosistemas naturales son de interés básico en estudios ecológicos sobre biodiversidad, productividad, organización de las comunidades y las interacciones entre vegetales y animales; y entre estos y los factores bióticos, convirtiéndose en una herramienta de gran utilidad en la elaboración de planes de protección de fauna y flora.

En Colombia y en especial para los ecosistemas de páramos, el comportamiento fenológico de las especies de plantas allí presentes se constituye en una estrategia adaptativa para maximizar el uso de recursos limitantes como el agua en las épocas secas o los polinizadores, estrategias que se traducen en el éxito reproductivo y en el logro de la variabilidad genética para mantener o aumentar la eficacia biológica de las especies (Bonilla et al., 2005 y Monasterio, 1986). No obstante son pocos los estudios sobre fenología de especies vegetales de páramos que se conocen; destacándose para especies del género *Espeletia*, los desarrollados por Monasterio (1986) y, Berry y Calvo (1994) en Venezuela, y en Colombia: Bonilla y Zuloaga (1995), Díaz et al., (2002), Espinosa et al., (2002), Fagua y Bonilla (2002), Chaparro et al., (2002), Chaparro (2005), Chaves (2006). En general, en dichos estudios se han hallado comportamientos de fenofases desde sincrónicas hasta continuas y discontinuas, afectados por las condiciones ambientales.

El Departamento de Nariño, a pesar de poseer aproximadamente 81089,18 hectáreas en áreas de páramos, distribuidas en cuatro complejos paramunos, y en las que se registra una gran riqueza de especies vegetales y animales, muchas de las cuales son endémicas de estos ecosistemas, no posee reportes de investigaciones fenológicas.

Por otra parte, los calendarios fenológicos ilustran la forma en que los cambios biológicos están sincronizados con los cambios climáticos estacionales y son una valiosa fuente de información para investigar las relaciones entre la variación

climática y el desarrollo vegetal (Bradley et al (1999), Battey (2000) y Bergant et al., (2001, citados por Baca, 2009), en especial en los ecosistemas paramunos que debido a su fragilidad ecológica son altamente vulnerables al cambio climático global.

Por lo anterior, en el marco del macro proyecto “Estrategias Adaptativas de *Espeletia pycnophylla* y *Puya sp.* en los Páramos de El Infiernillo Reserva Natural Pueblo viejo, Municipio de Mallama y Cerro Negro, Municipio de Puerres” y como un aporte al conocimiento fenológico de especies endémicas paramunas de Nariño, en este estudio se evaluó y comparó el comportamiento fenológico de *Espeletia pycnophylla* Cuatrec., en los páramos: seco de El Infiernillo, Municipio de Mallama (complejo suroccidental) y húmedo de Cerro negro, Municipio de Puerres (complejo suroriental), en el Departamento de Nariño.

Debido a que los dos páramos objeto de estudio presentan diferentes condiciones climáticas y se encuentran sometidos a la intervención antrópica local, entre abril de 2006 y noviembre de 2007, en cada uno de los sitios, se evaluó en 50 individuos de *E. pycnophylla* las fenofases de floración y fructificación, las cuales se relacionaron con factores climáticos de temperatura, humedad relativa y precipitación.

Se obtuvo para los dos páramos diferencias altamente significativas en las poblaciones de *E. pycnophylla* respecto a la producción de sinflorescencias y capítulos, donde Cerro Negro presenta la mayor producción de número de sinflorescencias y capítulos por sinflorescencia. La floración en ambas zonas presentó diferencias significativas respecto a la producción de capítulos en flor abierta, flores de Lígula Abierta y Senescente, flores de Disco en botón, abiertas y senescentes, con resultados de mayor floración en Cerro negro a diferencia de El Infiernillo y en fructificación se encontraron diferencias significativas, teniendo el mayor número de frutos maduros en el páramo de Cerro Negro. En el páramo de El Infiernillo los factores ambientales de la temperatura y la precipitación presentaron correlación significativa con número de sinflorescencias, número de capítulos por sinflorescencias y en capítulos en botón, flores de lígula abierta, y flores de disco en botón presentaron correlación significativa con la temperatura. En el páramo de Cerro Negro la temperatura presentó correlación significativa con el número de sinflorescencias, capítulos en botón, flores de lígula abierta, flores de disco abierta, fruto maduro; la humedad relativa estuvo correlacionada con capítulos en botón y fruto inmaduro y la precipitación presentó correlación significativa con fruto inmaduro.

## 2. OBJETIVOS

### 2.1 OBJETIVO GENERAL

Evaluar y comparar el comportamiento fenológico de *Espeletia pycnophylla* Cuatrec., en los Páramos de El Infiernillo Reserva Natural Pueblo Viejo, Municipio de Mallama y Cerro Negro, Municipio de Puerres, en el Departamento de Nariño.

### 2.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS

- \* Determinar las épocas de floración mediante el seguimiento fenológico de *Espeletia pycnophylla* Cuatrec., en los dos páramos durante un año.
- \* Determinar las épocas de fructificación mediante el seguimiento fenológico de *Espeletia pycnophylla* Cuatrec., en los dos páramos durante un año.
- \* Determinar la relación que se establece entre los factores climáticos de temperatura, humedad relativa y precipitación con el comportamiento fenológico de *Espeletia pycnophylla* Cuatrec., en los dos páramos.

### 3. ANTECEDENTES

En las regiones tropicales, varios autores han descrito los patrones de los eventos biológicos de algunas especies y han tratado de explicarlos correlacionándolos con numerosos factores (Fournier y Salas, 1966; Fournier, 1974; Reich y Borchert, 1982; Bullock et al.; 1983).

Mejía (1990), indicó que la latitud, altitud, orografía, influyen en la fenología de las plantas. Además, señaló que los componentes meteorológicos más importantes son las horas de brillo solar, la precipitación y temperatura, pero que la lluvia es la principal variable a estudiar en la fenología tropical.

Por otro lado, Reich (1995), propuso que en los bosques húmedos tropicales, las tendencias de desarrollo continuo y no estacional del follaje dependen más de factores endógenos que ambientales. En contraste, en los bosques con una marcada estación seca, la precipitación parece tener una fuerte relación con el inicio de la brotación de follaje y la floración. Esta influencia de las lluvias con la producción de hojas y flores fue encontrada por varios autores, pero no fue bien explicada (Reich y Borchert, 1982; Augspurger, 1983; Borchert, 1983 citados por Baca, 2009).

Borchert (1996), analizó las diferencias fenológicas de 18 especies tropicales mediante el uso de colecciones de herbario, y encontró que el ámbito de la variación geográfica tiene un rol importante en el comportamiento de las especies. Además destacó que las diferencias en la duración y la intensidad de la época seca afectan mucho la sincronía de la floración, y por ello, de la fructificación.

Gómez (2010), realizó durante 10 años, observaciones fenológicas concernientes a la floración, fructificación, período de madurez fisiológica, caída y brotación del follaje, y dispersión natural de las semillas sobre 30 especies arbóreas nativas. En 27 municipios del departamento de Antioquia. En el trabajo se presentan evidencias de que los eventos fenológicos de muchas especies están asociados con factores climáticos como la precipitación. Sin embargo, también hay casos en los cuales no se presenta una clara asociación entre la presencia del evento fenológico con los sucesos climáticos y/o biológicos, tal que dichos eventos parecieran ser estimulados por factores endógenos. No obstante, la mayoría de las especies presentan una relación calendario que permite estimar la época en la que se repetirán los distintos eventos.

La mayoría de los estudios se han realizado en zonas de bosques, pero en general, son pocos los estudios que se han realizado en biología reproductiva y fenología de especies vegetales de ecosistemas de páramo, aunque se pueden mencionar los siguientes:

Smith (1981), en su estudio de “Crecimiento y Dinámicas de población de *Espeletia* (Compositae) en los Andes Venezolanos” comparó la fenología, crecimiento y sobrevivencia de *Espeletia schultzii* Wedd., *E. lutescens* Cuatrec. & Aristeg, *E. floccosa* Standl. y *E. humbertii* Cuatrec. en la escala altitudinal y climática en un páramo venezolano. Encontró diferencias en la floración de cada especie, indicando que la fenología de algunas plantas de páramo como *E. schultzii* y *E. lutescens*, se concentra en la estación húmeda o en el periodo de transición de ésta con la estación seca. Caso contrario ocurrió para *E. floccosa* y *E. humbertii* donde la floración sucedió en la estación húmeda. En cuanto a la producción de frutos coincide de igual manera para *E. schultzii*, *E. lutescens*, *E. floccosa* y *E. humbertii* durante la estación húmeda que continúa hasta la dispersión de las semillas, que se presenta en la época más seca del año.

Monasterio (1986) en Venezuela, en su estudio de “Estrategias de Adaptación de *Espeletia* en los Páramos Andinos”, identifica adaptaciones de la especie como las dinámicas de crecimiento y reproducción, distribución de biomasa, distribución de energía, conservación favorable de temperatura y el balance del agua. Todos estos aspectos constituyen la clave de los elementos y en la interpretación de la estrategia global de *Espeletia timotensis*, *E. spicata*, *E. moritziana*. Se destacan dos tipos de adaptación fundamentales para el éxito ecológico de *Espeletia* en el páramo: la adaptación esta relacionado con la conservación favorable de la temperatura y el balance del agua, afirmando que en la estación lluviosa se dispone del aumento de agua en el suelo, además los rangos diarios de temperatura son menores y la mayor humedad relativa reduce la perdida de agua y permite una gran asignación de nutrientes para la formación de estructuras reproductivas ayudando al crecimiento y la reproducción. Pero no favorece cuando la radiación solar que llega a las plantas es menor y las condiciones para los polinizadores no son óptimas.

Estrada y Monasterio (1988) estudiaron La Ecología Poblacional de una Roseta Gigante *Espeletia spicata* Sch. Bip. (Compositae), del Páramo Desértico, en el Páramo de Piedras Blancas en Venezuela, presentaron un modelo tentativo de flujo poblacional que trata de cuantificar algunos procesos claves dentro de la dinámica poblacional, como la reproducción (floración, fertilización, desarrollo y maduración de frutos, dispersión de semillas) de la población instalada. Encontraron que en 1981 florecieron 408 plantas que produjeron 4350 inflorescencias, estos llevan unos 90.000 capítulos o cabezuelas que contienen alrededor de 20 millones de flores femeninas.

Cavelier et al., (1992) en su estudio de la” Demografía de las hojas y tasas de crecimiento de *Espeletia barclayana* Cuatrec. (Compositae), roseta acaulescente en un páramo Colombiano, presentaron que la producción de follaje, inflorescencias y las tasas de crecimiento se midieron durante 1985 para 547 plantas de *Espeletia barclayana*, una especie importante especie de roseta en las altura andina de Colombia. Hubo diferencias en la producción de hojas entre



individuos de diferente tamaño, con un máximo para plantas de 61 a 90 cm de alto y un mínimo para plantas menores o inferiores a los 30 cm. hubo una relación positiva entre la producción total de inflorescencias en la población y la pluviosidad anual. Los resultados de este estudio sugieren que *Espeletia barclayana* esta sujeto a sequía temporal y que la variación en la suplementación de agua y la temperatura tienen un efecto de la producción de hojas y probablemente sobre la tasa de crecimiento.

Berry y Calvo (1994) estudiaron las estaciones fenológicas de floración y fructificación, con observaciones mensuales durante un periodo de tres años en siete (7) especies de *Espeletia* distribuidas en el páramo de Piedras Blancas, Mérida, Venezuela, este es un páramo seco con un promedio anual de 800 mm, y un patrón bimodal de precipitación. En los resultados hallaron que cinco especies *E. spicata* Sch. Bip. ex Wedd, *E. batata* Cuatrec, *E. schultzii* Wedd, *E. timotensis* Cuatrec., *E. floccosa* Standl. florecieron en la estación lluviosa y 2 durante la estación seca *E. semiglobulata* Cuatrec. y *E. moritziana* Sch. Bip; los periodos de floración se extendieron durante 3 y 6 meses.

Bonilla y Zuloaga (1995), realizaron el estudio de la fenología en 13 especies de plantas del Páramo "El Granizo", Monserrate (Cundinamarca- Colombia). Hallaron que los individuos de las especies estudiadas florecieron con una periodicidad anual y sincrónica en las dos épocas secas del año; así un grupo de especies floreció en la época seca entre los meses de julio y septiembre y el otro entre noviembre y enero, excepto para *Monnina salicifolia* Ruiz & Pav. que presenta el pico mas alto en la primera época húmeda del año y para *Puya nitida* Mez. que floreció cada tres años en la primera época seca del año. Reportan a *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl, como una especie de floración anual que se ve influenciada para iniciar la florescencia por la disminución de las lluvias y la terminación por la sequía, el periodo de floración ocurre entre Julio y Diciembre. Explican igualmente que temperaturas muy bajas pueden ocasionar retardo en la tasa de desarrollo floral, de tal manera que los botones requieren más tiempo para madurar, las flores pueden permanecer más tiempo abiertas y hay producción de un gran número de flores.

Vanegas & Rivera (2000) desarrollaron el estudio en estructura poblacional y fenología de *Espeletia argentea* H. & B. en campos cultivados en el Páramo de Cruz Verde (Cundinamarca, Colombia). Se observaron 6 fenofases botón (b), botón parcialmente abierto (pa), abierto (a), parcialmente seco (ps), seco (s) y dispersión (d). El estudio muestra claramente que *E. argentea* tiene una tendencia a disminuir su desarrollo fenológico en parcelas con mayor edad de descanso del suelo después de agricultura. Por lo que concluyen que esta especie es una planta pionera de vida larga. El periodo de floración abarcó seis meses desde julio a diciembre; comienza en la época más lluviosa del año (julio) y termina en la más seca (Diciembre). En el mes de julio inició la aparición de los primordios de inflorescencias, en agosto empezó la diferenciación de los capítulos en botón, y a

finales de diciembre los capítulos se encontraron en la última fenofase (dispersión).

Díaz et al. 2002 realizaron un estudio fenológico en una población de 200 individuos de *E. grandiflora*, en el páramo “El Granizo” (4° N 77° W, 3.200 m) (Monserrate, Cundinamarca), entre los meses de Abril a Octubre del año del 2001. Cada 15 a 30 días le evaluaron el número de sinflorescencias por plantas y de capítulos en botón (CB), abiertos (CA) y senescentes (CS) por sinflorescencias. Únicamente el 20,5% del total de plantas florecieron. La formación de sinflorescencias comenzó en marzo y se extendió hasta finales de julio durante la primera época lluviosa del año. El crecimiento de las sinflorescencias se produjo entre finales de junio y mediados de septiembre, durante la época seca. El pico de antesis fue a finales de septiembre, durante la época seca, y se encontró el mayor número de capítulos senescentes a partir de octubre, cuando se inicia la segunda época lluviosa del año. Estos resultados muestran, que la floración no es sincrónica, que las plantas presentan un ritmo fenológico reproductivo que acompaña los cambios en el mesoclima de la región.

Fagua y Bonilla (2005), en su estudio de la biología reproductiva, polinización y fenología de una población de *E. grandiflora* realizado en el Parque Nacional Natural de Chingaza, sector de piedras gordas (3100 m) en Cundinamarca, hallaron que los estigmas de un capítulo permanecieron receptivos entre 12 y 15 días. El tiempo máximo de presentación de polen y la máxima oferta de néctar en un capítulo coincidieron con el inicio de la receptividad en los estigmas. Realizaron ensayos de autopolinización, autogamia, geitonogamia, polinización cruzada natural, y agamospermia, en 125 individuos. Los resultados mostraron que la planta es xenogama, no presenta agamospermia, ni autopolinización y es autoincompatible. Los polinizadores mas eficientes fueron *Bombus funebris*, *B. rubicundus* y 12 especies de Lepidóptera. No existe polinización anémofila. Un pico de floración se presentó en la época en la cual disminuye la precipitación (Octubre y Noviembre). Así en el año de evaluación floreció el 58% de los 200 individuos marcados, lo cual resulta en un patrón de floración interanual de los individuos. La dispersión de las semillas comenzó en enero, extendiéndose hasta abril cuando las lluvias aumentaron.

Chaves (2006), estudió los rasgos de historia de vida de *E. barclayana* Cuatrec., *Espeletia argentea* Bonpl., y *Espeletopsis corymbosa* (Bonpl.) Cuatrec., en la Reserva Forestal Municipal de Cogua (RFMC), Cundinamarca. Utilizó la biología reproductiva y la demografía de las especies. Las tres especies presentaron mecanismos para aumentar la probabilidad de polinización como son, floración anual larga y asincrónica. La floración de las especies de *Espeletia* y *Espeletopsis* se concentró durante la época lluviosa desde abril hasta noviembre y el pico de fructificación se presentó en la época seca, pues la dispersión coincidió con la llegada de esta temporada.

## 4. MARCO TEÓRICO

### 4.1 Aspectos generales del páramo

El ecosistema páramo se extiende en forma discontinua entre las latitudes de 11° norte y 8° sur, principalmente en Venezuela, Colombia y Ecuador, con pocos afloramientos más hacia el norte en Costa Rica y hacia el sur en el norte del Perú (Luteyn, 1992; Hofstede, 1995).

El páramo es un ecosistema de pajonales, principalmente abierto, localizado en la franja comprendida entre el bosque montano y el límite inferior de las nieves perpetuas (aprox. 3000 a 4200 m). Es uno de los ecosistemas de alta montaña más rico del mundo (Smith y Cleef, 1988 citado por Sklenar et al., 2005), con una gran biodiversidad y endemismo, pero desde el punto de vista ecológico es un ambiente frágil. En él, las plantas se han adaptado para sobrevivir a ciertas condiciones ecológicas, físicas, químicas y climáticas, las cuales afectan su funcionamiento biológico (Sklenar et al., 2005)

Para Van der Hammen (1997), el páramo es una zona con vegetación abierta, semiabierta y boscosa baja, que se extiende más allá del límite altitudinal del bosque andino, o de vegetación xerofítica que reemplaza este bosque y donde se presentan altos valores de diversidad y endemismo tanto en fauna como en flora.

Cuatrecasas (1958, 1976, citado por Solarte et al., 2004) define a los páramos como extensas regiones desarboladas ubicadas por encima del bosque andino, de clima frío y húmedo con cambios meteorológicos bruscos, cubiertos casi siempre por niebla, con frecuentes precipitaciones y azotados por fuertes vientos.

A nivel mundial existe consenso respecto a la importancia de los ecosistemas de alta montaña en el desarrollo económico y cultural de los asentamientos humanos. Pero con el aumento de la población y los avances tecnológicos en los procesos de producción, estos ecosistemas han sido sometidos a una continua degradación que reduce, con el tiempo, la capacidad en la oferta de bienes y servicios ambientales (Rivas et al., 2007)

En Colombia se definieron los páramos como ecosistemas estratégicos de alta montaña por su importancia para el desarrollo económico y cultural del país, ya que por su alta capacidad de interceptar, almacenar y regular los flujos hídricos contribuyen al abastecimiento de agua a los centros urbanos y a la producción agrícola e industrial del territorio colombiano (Ministerio de Medio Ambiente 2001 citado por Rivas *et al.*, 2007). Sin embargo, en la actualidad el páramo es un

ecosistema que se encuentra sometido a una fuerte influencia antropica, entre las cuales sobresalen las prácticas agropecuarias con utilización del fuego, las cuales afectan la capacidad productiva del ecosistema a través de las siguientes vías: (1) cambiando los patrones de disponibilidad de reciclaje de nutrientes; (2) adicionando o removiendo biomasa; (3) cambiando la razón materia viva/ materia muerta del sistema y la tasa de sucesión vegetal (Pickett y White 1985).

Según Rangel (2000), el clima de los páramos en Colombia se caracteriza por: Temperatura media anual que fluctúa entre 4° y 10°C; precipitación que varía según sea un páramo seco o húmedo desde 623 a 4000 mm anuales; humedad relativa promedio del 85%; Suelos ácidos originados a partir de piroclastos y cenizas volcánicas y una altitud que va desde los 3000 hasta por encima de los 4100 metros.

Las plantas que crecen en los páramos tropicales deben presentar adaptaciones a las condiciones físicas, químicas y climáticas como son: baja disponibilidad de agua, bajas presiones de oxígeno y CO<sub>2</sub>, bajas temperaturas que disminuyen alrededor de 0.6°C por cada 100m de elevación, intensa radiación ultravioleta; efecto de vientos secos, acidez y alta presión osmótica del suelo; factores estos que incrementan en la planta la transpiración al punto de desecación y sequía fisiológica (Korner, 2003). Por ello diferentes tipos de estrés se desarrollan en la biota de los ambientes de alta montaña como: mecánico, hídrico, por nutrientes, por congelamiento energético (Monasterio y Sarmiento 1991) y disturbios como: fuegos naturales, heladas, vientos, erosión hídrica, (Vargas 2002, citado por Solarte *et al.*, 2004).

Para el caso de las plantas, éstas han respondido con soluciones morfológicas, fisiológicas y ecológicas a las condiciones ambientales extremas como formas de crecimiento; características anatómicas de hojas, tallos y raíces; tolerancia y evasión del frío; interacciones simbióticas con microorganismos, y estrategias reproductivas especiales (Hofstede 1993, Monasterio y Sarmiento 1991, Bonilla 2005).

Monasterio y Sarmiento (1991) plantean que una de las estrategias adaptativas más relevantes en las plantas de páramo es la forma de repartir la biomasa entre los diferentes órganos y estructuras. Así, indican que el 73.5% del total de la planta está formado por necromasa y sólo un 26.5% está formado por raíces, tallos, hojas, inflorescencias y semillas. Además una alta proporción del total de la energía se invierte en la reproducción y en el esfuerzo reproductivo.

A nivel reproductivo, el comportamiento fenológico de las especies de páramo se constituye en una estrategia adaptativa para maximizar el uso de recursos

limitantes como el agua en las épocas secas o los polinizadores, estrategias que se traducen en el éxito reproductivo de las especies (Bonilla, 2005).

La vegetación del páramo incluye diferentes formas de vida como pajonales, rosetas, cojines y arbustos enanos. Entre los elementos florísticos dominantes de esta zona se destacan los frailejones del género *Espeletia* (Cuatrecasas, 1958). Diferentes trabajos de investigación se han realizado para: resolver problemas taxonómicos del género *Espeletia*, determinar la diversidad florística de los páramos (Luteyn 1999, Rangel 2000, Cleef 1980, 1981) y evaluar aspectos climáticos y evolutivos sobre el origen de la biota paramuna (Van der Hammen 1974, Monasterio y Sarmiento 1991). Sin embargo, los estudios de ecología funcional y de poblaciones en áreas de alta montaña tropical y subtropical son escasos, lo cual se refleja en el número de publicaciones para los Andes de 6,2% comparado con el 31,8% en Europa y 17% en Norteamérica, enfocados a entender los procesos ecológicos y fisiológicos (Korner 2003).

Igualmente son escasos los estudios dirigidos a conocer la relación planta - animal, dinámica de poblaciones de flora y fauna, especialmente de especies piloto y/o dominantes, evaluación de procesos fenológicos en ciclos anuales y análisis de relaciones hídricas, (Rangel y Orjuela 2002)

Para los páramos del sur de Colombia y norte del Ecuador *Espeletia pycnophylla* y *Espeletia hartwegiana*, son las especies predominantes en estas zonas con una enorme variación morfológica (Rangel, 2000). Por ello, algunos estudios se han enfocado a evaluar las respuestas fisiológicas de *Espeletia* a las condiciones ambientales, como: Ramsay en 2001 (citado por Solarte et al., 2004), quién evaluó en la parte ecuatoriana del Volcán Chiles la estructura foliar de la roseta las adaptaciones a la radiación ultravioleta, el efecto de las quemadas, y la artropofauna asociado a la necromasa de *Espeletia pycnophylla*. Solarte y Cabrera (2004), que estudiaron en el Santuario de Flora y Fauna Galeras aspectos de las relaciones hídricas de grupos funcionales de plantas como rosetas herbáceas, macollas y arbustos enanos; determinando que las rosetas y herbáceas presentan una mayor capacidad de acumulación de agua, así como altos potenciales hídricos, en contraste con las macollas y arbustos enanos que presentan una baja capacidad de acumulación y bajos potenciales hídricos.

#### 4.1.1 Clima del páramo

De acuerdo con Guhl (1982), bioclimáticamente, el páramo se caracteriza por condiciones ambientales extremas: baja presión atmosférica, escasa densidad del aire, baja temperatura media pero alta del suelo, con directa insolación y muy bajos valores cuando no se realiza tal radiación de calor. Para Colombia, Rangel (2000) clasifica a los páramos según la precipitación desde páramos secos hasta superhúmedos-pluviales. En la parte Sur del país, en la región del nudo de los

Pastos, la cadena de los páramos es seca y con lluvias poco frecuentes, con un promedio entre 500 y 1000mm/año (Rivera, 2001).

La precipitación es moderada, variando desde los 700 mm hasta los 3000 mm (Luteyn, 1992). Sin embargo la lluvia es extremadamente variable en espacio y tiempo. Generalmente, las intensidades de lluvia son bajas (como lloviznas). El viento puede ser muy fuerte y altamente variable en dirección, debido a las pendientes fuertes y la topografía accidentada, por debajo de los 4000 m de altitud, no son frecuentes las heladas y cuando estas se dan, están restringidas a unas pocas horas del amanecer. La temperatura media a 3500 m esta alrededor de 7 °C (Buytaert, 2004).

De igual manera el anterior autor afirma que el páramo tiene el típico clima tropical de alta montaña. Debido a su localización cercana a la línea equinoccial, la radiación solar diaria es casi constante todo el año. Esta constante resulta de una baja variabilidad estacional en la temperatura media del aire, en contraste con el ciclo diario, el cual es totalmente marcado. Variaciones de temperatura durante el día de más de 20°C son comunes. La precipitación de nieve es casi inexistente, por lo tanto no se da acumulación de nieve o hielo. A mayores alturas, la frecuencia de heladas es más alta, pero la acumulación también es baja, como resultado de la alta temperatura máxima de día. Debido a la ausencia de estacionalidad, no hay acumulación estacional de nieve o hielo, y el borde de las nieves perpetuas y el área sin nieve es muy brusco.

“La relación entre temperatura y precipitación constituye una segunda fuente de variación, ya que una elevada nubosidad prevalece durante días lluviosos, el nivel de la radiación solar total de la superficie terrestre decrece, mientras que una elevada humedad relativa en la noche reduce considerablemente el frío debido a la emisión de radiación de onda larga desde la superficie de la tierra y desde la vegetación. Estos efectos disminuyen la amplitud de la variación de la temperatura durante el día. Un efecto opuesto ocurre durante días secos. Contrariamente a la temperatura, La variabilidad de la lluvia a pequeña escala esta principalmente determinada por variaciones en la velocidad y dirección del viento. A gran escala, la precipitación esta determinada por un efecto altitudinal y latitudinal” (Buytaert et al., 2004).

Los páramos de Colombia y Ecuador están influenciados por el movimiento de las masas de aire por convergencia intertropical, con una temperatura promedio anual de 8°C con drásticas variaciones diarias que van desde menos 0°C en las madrugadas, hasta los 25°C en las horas de máxima radiación, la pluviosidad es abundante entre 1000 y 2000 mm anuales, distribuidos con relativa uniformidad; la nubosidad es constante o frecuente con presencia de rocío, escarcha y en el límite altitudinal nevadas nocturnas. La humedad es constante con valores entre la saturación y el 50%. Los suelos son húmedos generalmente profundos, negros, húmidos, ácidos, con pH de 4.2 a 5.4, frecuentemente saturados de agua y aún

anegados o pantanosos. Sólo en las mayores elevaciones (súper-páramo) donde caen nevadas diarias, el suelo es superficial entre arenas y grava, con vegetación dispersa (Solarte et al., 2004).

#### 4.2 El Género *Espeletia*

El género *Espeletia* pertenece a la familia Asteraceae, tribu *Heliantheae* y subtribu *Espeletiinae*. Este género constituye uno de los elementos florísticos dominantes y fisonómicamente más característico de la vegetación paramuna del norte de los Andes (Berry & Calvo, 1994).

El grupo *Espeletiinae* comprende ocho géneros y más de 100 especies endémicas de los andes de Venezuela, Colombia y Ecuador (Rauscher, 2000). La mayoría de las especies de *Espeletia* se desarrollan mejor en el páramo propiamente dicho, aunque también se encuentran en las zonas de subpáramo distribuidas en mosaicos o en comunidades ecotonales (Cuatrecasas, 1986). En este género no hay especies de amplia distribución, sin embargo, cada grupo de paramos está habitado por una o más especies (Smith & Koch, 1935).

El origen del género *Espeletia* es incierto. Se propone que un taxón “proto-espeletia” sufrió un proceso de radiación adaptativa acelerado, colonizando todo el rango de hábitats post y peri glaciales, dando lugar a una gran variedad de formas de vida y patrones de reproducción (Monasterio & Sarmiento 1991).

La arquitectura básica de *Espeletia* se ajusta al modelo de Corner, con una estructura monocaule construida por un único meristemo aéreo apical, el cual es responsable del crecimiento de toda la biomasa vegetativa (tronco y hojas de la roseta). El sistema radical está constituido por una serie de yemas independientes. Las sinflorescencias son generalmente laterales, producidas por yemas que se activan en su correspondiente fase fenológica en las axilas de las hojas jóvenes de la roseta, en consecuencia el crecimiento es indeterminado, ya que no se ve interrumpido por la reproducción y las especies son policárpicas. En estas especies no hay abscisión foliar, las hojas permanecen insertas en el tronco y se descomponen lentamente a lo largo del ciclo de vida de cada individuo, formando una envoltura de hojas marcescentes hasta su base (Monasterio 1986).

Todos los capítulos de *Espeletia* son funcionalmente monoicos, con las flores femeninas en el radio y las flores masculinas en el disco. *Espeletia* es totalmente auto incompatible y posee una amplia gama de sistemas de polinización (Berry

1986). Cada flor femenina produce un único fruto (aquenio) que contiene una semilla, la dispersión de semillas se lleva a cabo muy posiblemente por gravedad o por escorrentía, ya que los aquenios no presentan papus (Sobrevila, 1986).

*Espeletia* posee muchos usos tradicionales, sus troncos son utilizados como leña y como material aislante en la construcción de casas (Verweij & Kok, 1992). La resina de algunas especies fue usada como incienso para las iglesias y en la manufactura de tinta de impresión (Standley 1915). También tiene uso medicinal, especialmente para curar afecciones respiratorias y en general, las hojas son usadas como material de envoltura (Baruch 1979, Smith 1981).

“Las especies del género son gregarias y poseen especializaciones para climas fríos y húmedos. Con respecto a las adaptaciones que le han permitido tener éxito ecológico, se encuentran la dinámica de crecimiento, reproducción y los patrones de alocación de energía y biomasa” (Smith 1980; Monasterio 1986; Monasterio y Sarmiento 1991). Se encuentran dos adaptaciones, que al parecer, han sido esenciales: el de mantener una temperatura favorable (en especial en las zonas de crecimiento) y el balance hídrico, características que aumentan la posibilidad de los individuos de permanecer en los sitios de colonización, como es la presencia de bancos de semillas (Guariguata y Azocar 1988; Ochoa 1994). El método más común entre las especies es el superenfriamiento, para resistir temperaturas por debajo del punto de congelamiento (Squeo et al., 1991)

Para el género *Espeletia* diferentes autores reportan que la floración se da en la época húmeda y la transición entre la época lluviosa y la seca. La dispersión de frutos inicia en la estación lluviosa y continúa durante la época seca y la germinación se inicia al empezar la época lluviosa. Existe una gran variedad en las tasas de floración interanuales, ya que la secuencia reproductiva es asincrónica e irregular (Estrada y Monasterio 1991; Cavelier et. al., 1992)

4.2.1 Clasificación de *Espeletia pycnophylla* Cuatrec. De acuerdo con el Sistema de clasificación APG III (2003), la posición taxonómica de la especie objeto de estudio es la siguiente:

Reino: Plantae  
Clado: [Angiospermas](#)  
Clados: [Eudicotiledóneas](#)  
Clado: [Eudicotiledóneas](#)  
Subclado: [Asteridas](#)  
Clado: [Euasteridas II](#)  
Orden: [Asterales](#)



Familia: [Asteraceae](#)  
 Subfamilia: [Asteroideae](#)  
 Tribu: [Millerieae](#)  
 Genero: [Espeletia](#)  
 Especie: *Espeletia pycnophylla* Cuatrec.

#### 4.2.2 Descripción morfológica y ecológica de *Espeletia pycnophylla* Cuatrec.

Es una roseta caulescente, perenne, que puede alcanzar entre 7 y 8 metros de alto. Hojas sésiles, dispuestas en espiral, margen entera, anchas densamente pubescentes, obovadas – oblongas. Vainas grandes, imbricadas y adpresas al tallo. El fuste no se ramifica y esta conformado por hojas marchitas que conforman la necromasa, así se encuentra protegido por las condiciones ambientales severas. Presenta pedúnculo largo con inflorescencias compuestas o sinflorescencias, axilares con brácteas foliáceas. 5–13 capítulos dispuestos en cimas. Caítulos heterógamos, radiados. Involucro cupuliforme, densamente pubescente. Brácteas en 2–3 series, imbricadas, tomentosas. Receptáculo recto o ligeramente convexo. Páleas oblongas, persistentes, envolviendo a las flores. Flores del radio femeninas, 40–60, 3-seriadas, fértiles, liguladas, amarillas. Tubo corto cubierto por abundantes pelos, lígula con ápice 3-dentado. Estilo delgado, bífido. Flores del disco masculinas por esterilidad del gineceo, 100–160; corola tubular, 5-lobulada, amarilla a café. Anteras con apéndice apical ovado. Nectario 5-dentado. Aquenios obovoides, 3–4-angulados, sin estrias. Vilano ausente (Cuatrecasas 1979, 1980, 1986 y este estudio)(Ver Fig.1)

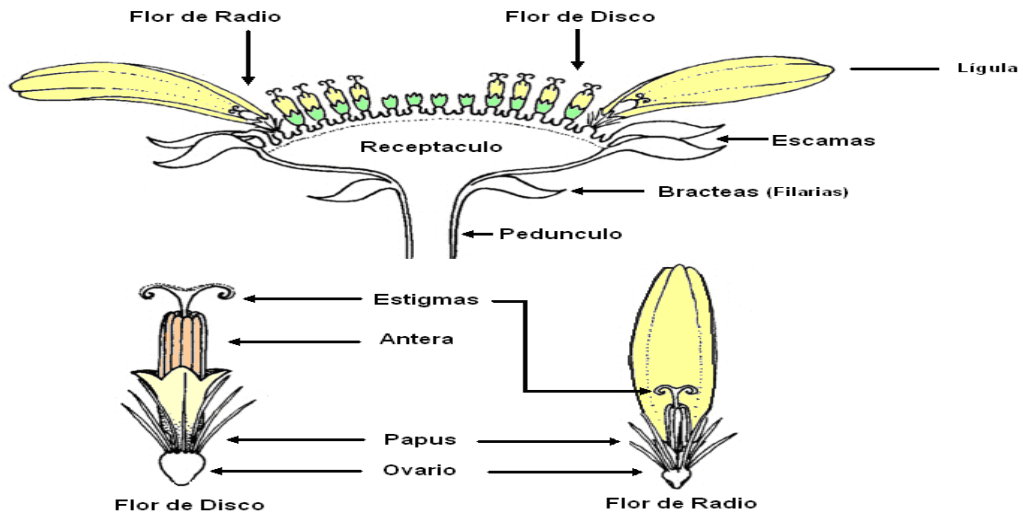


Figura 1. Partes de un capítulo

Fuente: modificado [http://aldeaglobal2.blogspot.com/2008\\_01\\_01archive](http://aldeaglobal2.blogspot.com/2008_01_01archive)

Cuatrecasas (1934), describe de una manera detallada la especie *Espeletia pycnophylla*: "Caulirosuletum con tallo de hojas muertas, sobre los tallos que forman una especie de estuche protector que cumple varias funciones como son: mantener la temperatura por encima de la del ambiente; formar una especie de trampa que recoge residuos de materia orgánica; y actuar como almacenador de agua lluvia que será absorbida directamente por el tallo".

Las características de *Espeletia* crean, un micro ambiente donde la temperatura y la humedad son más favorables que la del aire, en consecuencia reúne ciertas cualidades adecuadas para la habitación de pequeños artrópodos. La formación de cubierta de pelos en las hojas, ayudan a captar las gotas de lluvia o rocío, las cuales son absorbidas por las células de las paredes. Los pelos cumplen además, la función de atenuar los efectos de las temperaturas mínimas, manteniendo la temperatura hasta varios grados por encima de la del ambiente, con la cual se crea un microclima que favorece el proceso de fotosíntesis y la colonización de las hojas por insectos (Salamanca, 1998).

#### 4.2.3 FENOLOGIA

4.2.3.1 Definición. Fenología deriva del griego *phaino* que significa manifestar, y *-logia* "estudio", "ciencia" (Cardoso, 2005), por ello, la fenología puede subdividirse como una subdisciplina de la ecología. De Cara y Mestre (2006) afirman que "la fenología es la ciencia que estudia los fenómenos biológicos que se presentan periódicamente acomodados a ritmos estacionales y que tienen relación con el clima y el curso anual del tiempo atmosférico en un determinado lugar".

"Puesto que dichos eventos biológicos suceden cíclicamente, es frecuente que se les presente en series (denominada series fenológicas) relacionadas desde formas simples con escalas de tiempo, hasta asociaciones con los factores causales bióticos y abióticos (biológicos, climáticos, edáficos, geográficos, entre los dominantes) que varían en grados de elaboración y complejidad. Habitualmente, los eventos fenológicos (llamados fenofases) recogen diferentes fenómenos reproductivos, vegetativos y de crecimiento de las plantas" Gómez (2010).

4.2.3.2 Generalidades. La fenología se refiere al estudio de la secuencia temporal de eventos biológicos recurrentes, con la finalidad de interpretar las causas bióticas y abióticas de tales secuencias (Lieth, 1974 citado por Alvarado et al., 2002). La repetición sincronizada con el clima de los eventos fenológicos, tales como floración y fructificación es frecuentemente utilizada para definir las secuencias estacionales. Esta estacionalidad se refiere tanto a los cambios regulares que se presentan en el ambiente, como a las respuestas biológicas condicionadas por esos cambios en el ambiente, de tal forma que se logre entender las estaciones como un integrador natural (Alvarado et al., 2002)

Según Azkue (2000), el botánico Belga Charles Morrener (1958) fue quien dio su primer uso al término Fenología. Sin embargo, este autor amplía que la observación de eventos fenológicos data de siglos atrás en la antigua China, donde desarrollaron calendarios fenológicos, siglos antes de Cristo. Además desde hace más de 200 años, algunos agricultores de Estados Unidos, iniciaron sus registros de las fechas de siembra, emergencia, foliación, caída de hojas y otros de varias especies de plantas. Sólo después del desarrollo del termómetro se hizo posible correlacionar estas etapas fenológicas con el clima, especialmente con la temperatura y la humedad. En 1918 Andrew Hopkins (citado por Azkue, 2000) estableció la ley bioclimática, ampliada en 1938; en ella se recomienda el uso de observaciones fenológicas en lugar de observaciones meteorológicas; ya que la primera integra los efectos del microclima y los factores edáficos en la vida de las plantas, de otra forma que otro instrumento no lo puede hacer.

De acuerdo con Dugand (1978), el ritmo fenológico, determina el tiempo de germinación de las semillas, la duración y la suspensión del crecimiento del tallo y ramificaciones, la brotación de las hojas y su caída, la floración, el desarrollo y maduración de los frutos y semillas; fenómenos que se repiten con regularidad en cada especie.

Existen muy pocas regiones en el planeta donde las condiciones ambientales sean continuamente favorables para todas las funciones de las plantas, lo que si es frecuente es que a lo largo del año se produzcan cambios estacionales en el clima y por lo mismo en la disponibilidad de recursos, lo que obliga a las plantas a crear mecanismos de cambio estacional en morfología y fisiología para poder sobrevivir (Vázquez, 1999 citado por Alvarado et al., 2002), el estudio de estos mecanismos está fuertemente ligado a la fenología.

De acuerdo con Montenegro y Ginocchio (1999), los cambios en el ambiente ejercen diferentes presiones en las plantas e influyen en forma prácticamente única en el desarrollo de cada una de las especies, dando como resultados diversas formas de crecimiento, las cuales deben ser interpretadas como caminos distintos que han seguido las plantas para adaptarse a un determinado ambiente.

No obstante, es posible identificar diferentes grupos funcionales de plantas que responden de manera similar a los cambios ambientales, aunque presentan diferencias con otros grupos, de tal manera que se pueda encontrar especies cuya floración u otra fenofase esta controlada por la temperatura; mientras que hay otras especies donde el fotoperiodo es determinante e incluso algunas especies donde la disponibilidad del agua sea el factor que desencadene un determinado evento fenológico. El principal factor climático que afecta la fenología de las plantas es la temperatura, de tal forma que incrementos en la temperatura del aire pueden ser detectados en los datos fenológicos.

Según Sagarin *et al.*, (1999) en las regiones tropicales, la mayoría de las plantas vasculares producen nuevas hojas y flores en periodos específicos, más que en forma continua; y la mayoría de los bosques tropicales presentan variación estacional en la aparición de nuevas hojas, flores y frutos, lo cual sugiere que los cambios fenológicos representan adaptaciones a factores bióticos y/o abióticos.

Algunos autores como Kawano (1975) y Harper (1977, citados por Piñero y Sarukham, 1982), afirman que en las zonas templadas las plantas están fisiológicamente activas durante determinados periodos del año, así la reproducción se sincroniza con los factores climáticos, mientras que en los trópicos los procesos reproductivos son poco estacionarios.

En las zonas tropicales, los factores tanto ambientales como bióticos son esenciales en los procesos reproductivos de las plantas (Arroyo *et al.*, 1989, Stiles, 1978); Murfet (1977) considera que la floración es una fase notable en el ciclo de vida de las plantas y es el resultado integral de los procesos fisiológicos, bioquímicos y genéticos, en donde los organismos responden a estímulos ambientales. Igualmente los sucesos reproductivos de los organismos responden a la contribución de los polinizadores (Schemnske 1977, Augspurner 1981, Marquis 1988).

Según Villasana y Suárez (1997) cada evento fenológico está relacionado con los patrones estacionales climáticos, así que para lograr una explicación de ocurrencia de los fenómenos fenológicos, es necesario poseer datos climáticos de la zona de estudio. Los anteriores autores además afirman que la información fenológica debe ser cuantitativa y debe abarcar todo el periodo de manifestación de la característica, tanto el inicio, la plenitud, como la declinación.

Entre los elementos del clima, es la precipitación el elemento que contribuye más en la floración y en la fructificación. Esta contribución puede ser directa, afectando la humedad del suelo e influyendo en la maduración de los frutos o en su dispersión; o indirecta, estableciendo ciclos de vida de polinizadores o dispersores. En ambos casos su influencia es complicada de medir, pero el resultado de ésta se expresa en un patrón fenológico (Gómez y Del amo 1985).

#### 4.2.4 Fases Fenológicas

4.2.4.1 Floración. La floración es la fase del crecimiento en que empieza la etapa reproductiva de las plantas. En esta etapa la flor produce óvulos (gametos femeninos) y polen (gametos masculinos) con el fin de realizar una reproducción gámetica (Jaramillo, 2006). El éxito reproductivo se da cuando la floración tiene lugar en el instante más apropiado de su desarrollo y cuando las condiciones ambientales le favorecen y pueda suceder la polinización, ya que de ello depende el desarrollo de las semillas (Roldan y Martinez, 2000).

Los citados autores afirman que dentro de una misma área geográfica, la floración puede ocurrir de una manera sincronizada para todos los individuos de la misma especie de manera que puede producirse intercambio génico entre ellos. La falta de movilidad de las plantas y sus características particulares de crecimiento han favorecido el establecimiento de mecanismos especializados de control del tiempo de floración, los cuales garantizan el éxito reproductivo y la permanencia de la especie.

Para Bonilla y Zuloaga, (1995) el hecho de que en comunidades vegetales de páramos un grupo de especies presenten sus picos de floración en la primera época seca y el otro en la segunda, implica una asincronía interpoblacional que evitaría la competencia por polinizadores y una repartición temporal del nicho.

#### 4.2.4.2 Fructificación.

Después de finalizar la floración, los granos de polen compuestos por gametos masculinos, llegan al estigma de la flor, en donde se ha creado el gameto femenino permitiendo que ocurra el proceso de polinización. Este proceso, conlleva a la fertilización de los óvulos dentro del ovario y da paso al desarrollo de los frutos (ovario fecundado y maduro), los cuales albergan y protegen las semillas hasta que maduran, facilitando su dispersión (Jaramillo, 2006).

Los frutos son flores o partes de flor (con órganos auxiliares) o inflorescencias en estado de madurez que albergan las semillas hasta que maduran, protegiéndolas y facilitando su dispersión (Agustí 2000).

## 5. METODOLOGÍA

Esta investigación hace parte del Macroproyecto “Estrategias adaptativas de *Espeletia pycnophylla*, *Puya clava-herculis* y *Puya cryptantha* en los páramos de Cerro negro (municipio de Puerres) y El Infiernillo, Reserva Natural Pueblo viejo (municipio de Mallama) departamento de Nariño, desarrollado por integrantes del grupo de investigación Biología de páramos y ecosistemas andinos de la Universidad de Nariño entre Abril de 2006 y Noviembre de 2007. Se tomó la metodología allí propuesta.

### 5.1 Generalidades de la Zona de Estudio

#### 5.1.1 Páramo El Infiernillo Reserva Natural Pueblo Viejo, Municipio de Mallama

El páramo El Infiernillo, esta localizado a 1° 3' 214" N y 77° 46' 931" W, en el nudo de los pastos entre los volcanes de Cumbal y Azufral, entre 3200 y 3700 metros de altitud, en el municipio de Mallama, Departamento de Nariño (Armero, 2004). (Fig. 2)

- Vegetación

El páramo El Infiernillo, por encima de los 3200 m.s.n.m se caracteriza por presentar un patrón de vegetación de tipo pajonal-frailejona (Fig. 3), sobresalen las especies: *Calamagrostis sp.*, *Espeletia pycnophylla* Cuatrec., *Cortaderia sp.*, *Puya clava-herculis* Mez & Sodiro, *Gynoxys sancti – antonii* Cuatrec, *Lupinus sp.*, *Halenia gentianoides* Wedd, *Hypochaeris sessiliflora* Kunth, *Hypericum thuyoides* Kunth, *Gentiana sedifolia* Kunth, entre otros (Com. Pers. Baca, 2007).

- Entomofauna

Para entomofauna las especies registradas en la colección Zoológica PSO- área de entomología, de la Universidad de Nariño son: *Diabrotica balteata* LeConte, *Cerotoma sp.*, *Astaena sp.*, y algunas familias como *Labiduriidae*, *Sarcophagidae*, y *Pentatomidae* (Rivas et al., 2007)

- Suelos

La zona de páramo en el municipio de Mallama se relaciona con los suelos del tipo Cryandep, caracterizados por localizarse en relieves quebrados a fuertemente quebrados (Pendientes del 12-25 y 50%), el régimen de clima edáfico es údico, isomésico e isofrígido, material parental de cenizas sobre arenas volcánicas, profundidad efectiva superficial, drenaje externo rápido e interno rápido. Son suelos de origen periglacial, poco a moderadamente evolucionados, generalmente desaturados, erosión moderada en algunos sectores, ácidos a muy ácidos y fertilidad media a baja. Desde el punto de vista químico son suelos con alto a

medio contenido de materia orgánica, de pH ácido, con un bajo contenido de calcio, magnesio, sodio y potasio, bajo contenido de fósforo y baja fertilidad. Desde el punto de vista físico son rocosos, pedregosos, bien estructurados, sueltos y de alta permeabilidad (EOT Mallama 2003).

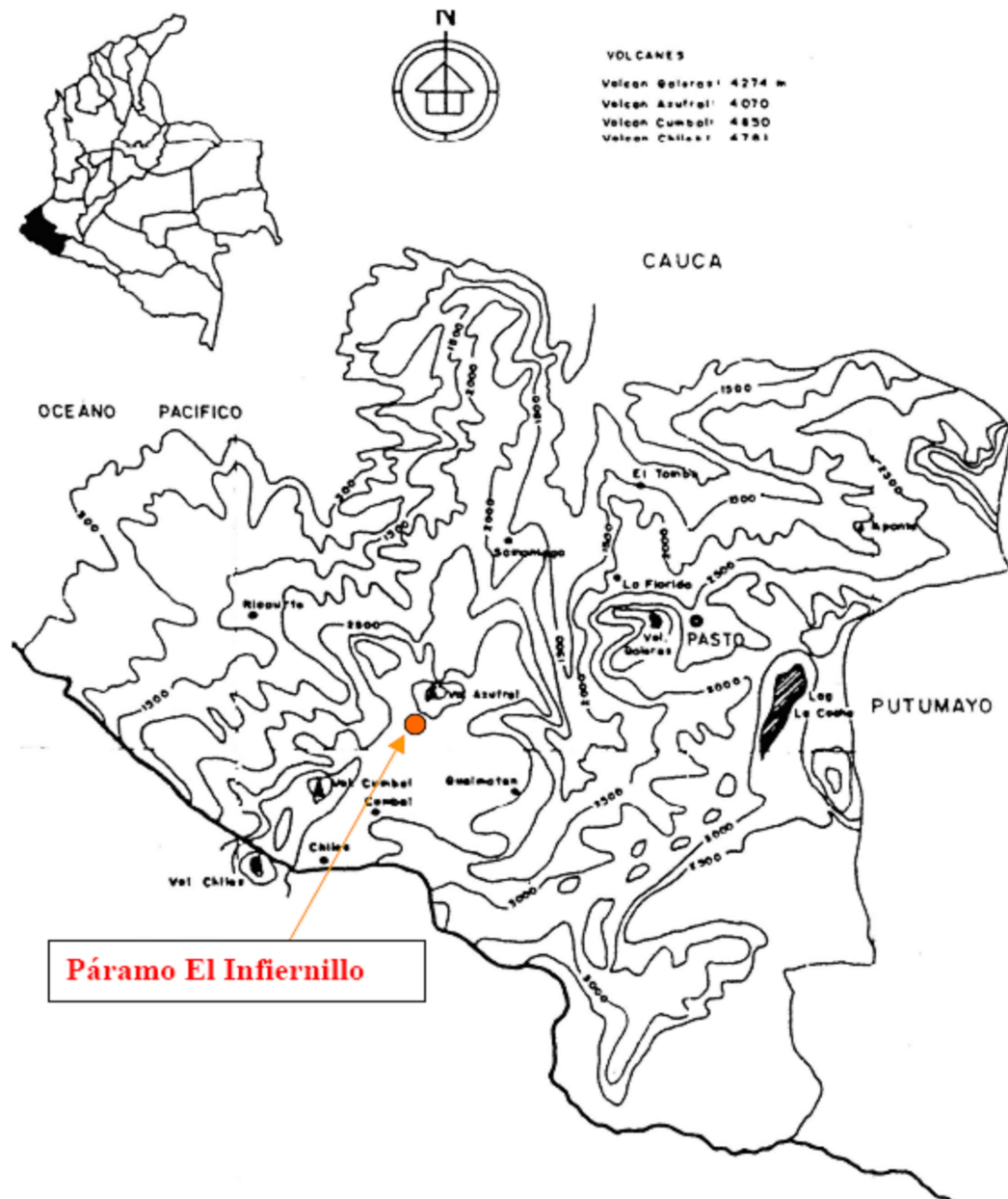


Figura 2. Localización aproximada del Páramo El Infiernillo en el departamento de Nariño (modificada de Rangel 2000). Fuente: Armero, 2004



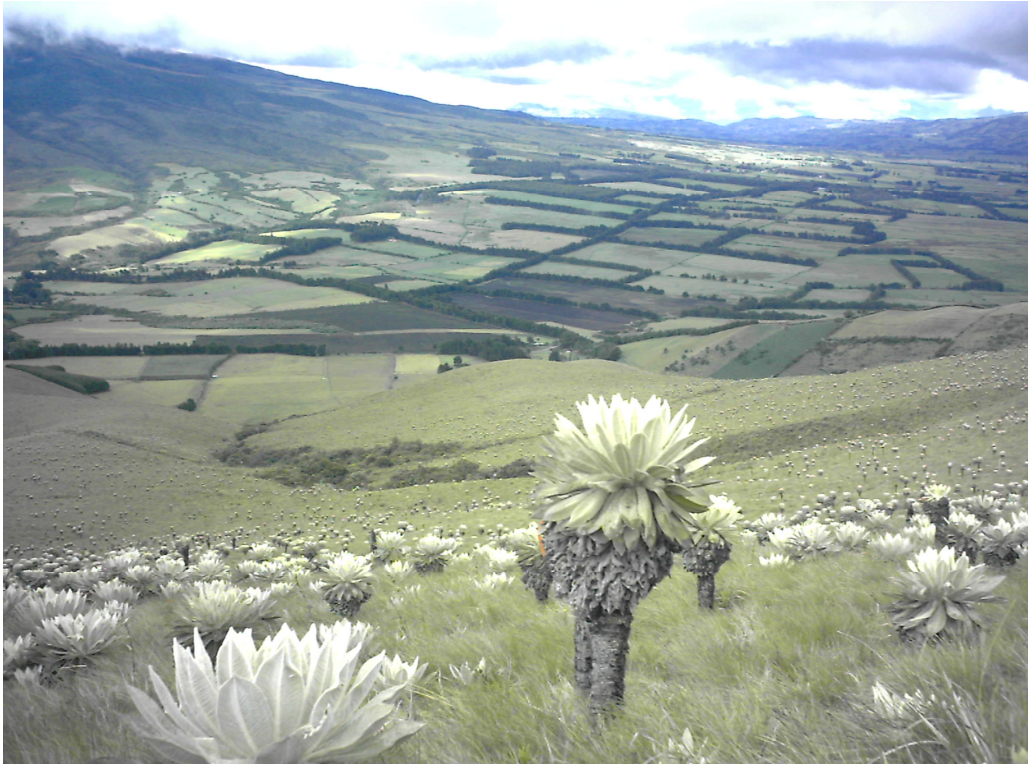


Fig. 3. Patrón de vegetación de tipo pajonal-frailejonal en el páramo de El Infiernillo.  
Fuente: Este estudio

### 5.1.2 Páramo de Cerro Negro, Municipio de Puerres

El Páramo de Cerro Negro se encuentra dentro de la cuenca alta del río Angasmayo el área se localiza en el corredor andino amazónico, en el municipio de Puerres, al sur oriente del departamento de Nariño entre los 0° 40' 6" N, 77° 04' 5" E, 0° 56' 6" N y 77° 32' 37" W (coordenadas geográficas) y X1: 564000, Y1: 947000; X2: 595000, Y2: 1002000 (coordenadas planas) (Fig. 4 y Fig. 5). El cerro está ubicado entre los 3000 m.s.n.m. y los 3400 m.s.n.m., en el nacimiento de los ríos Angasmayo, Tescual y los Alisales, comprendiendo 5156 has de Páramo, 2006 hectáreas de bosque secundario y hectáreas de rastrojo, hasta la cota de los 2500 m.s.n.m., para un total de 7680 hectáreas aproximadamente (EOT Puerres 2000).

#### Vegetación

La vegetación está conformada por plantas de bosques en sitios inclinados, predominando las familias Asteraceae con *Diplostephium adenachaenium*, *Diplostephium floribundum*, *Espeletia pycnophylla*, Ericaceae con *Thibaudia sp.*, *Disterigma sp.*, *Vaccinium floribundum*, Clusiaceae con *Clusia multiflora*, Melastomataceae como *Miconia clorocarpa*, *Miconia theaezans*, Cyperaceae con *Rhynchospora caucana*, Cunoniaceae con *Weinmania multijuga*. Un pajonal de



gramíneas de las especies *Festuca sp.*, y *Calamagrostis sp* (Pasichaná *et al.*, 2004) (Fig. 6); Además existen muchas especies que forman turberas como el *Plantago sp.*, *Paepalanthus sp.* y *Sphagnum sp* (EOT Puerres 2000).

- Suelos

El suelo de Cerro Negro es de tipo Placandept y hace parte de la unidad cartográfica Asociación Tabiles – Peñas Blancas (TP) que corresponde a suelos de clima frío y húmedo, en relieve de laderas fuertemente quebrado a escarpado y material parental compuesto por andesitas y cenizas volcánicas. El material parental está constituido por andesitas, rocas metamórficas y cenizas volcánicas. La profundidad efectiva de los suelos varía de superficial a moderadamente profunda, las texturas son moderadamente gruesas y los colores oscuros. Son suelos de reacción ácida, alto contenido de materia orgánica, baja saturación de bases, contenidos muy bajos de fósforo y fertilidad baja (EOT Puerres 2000).

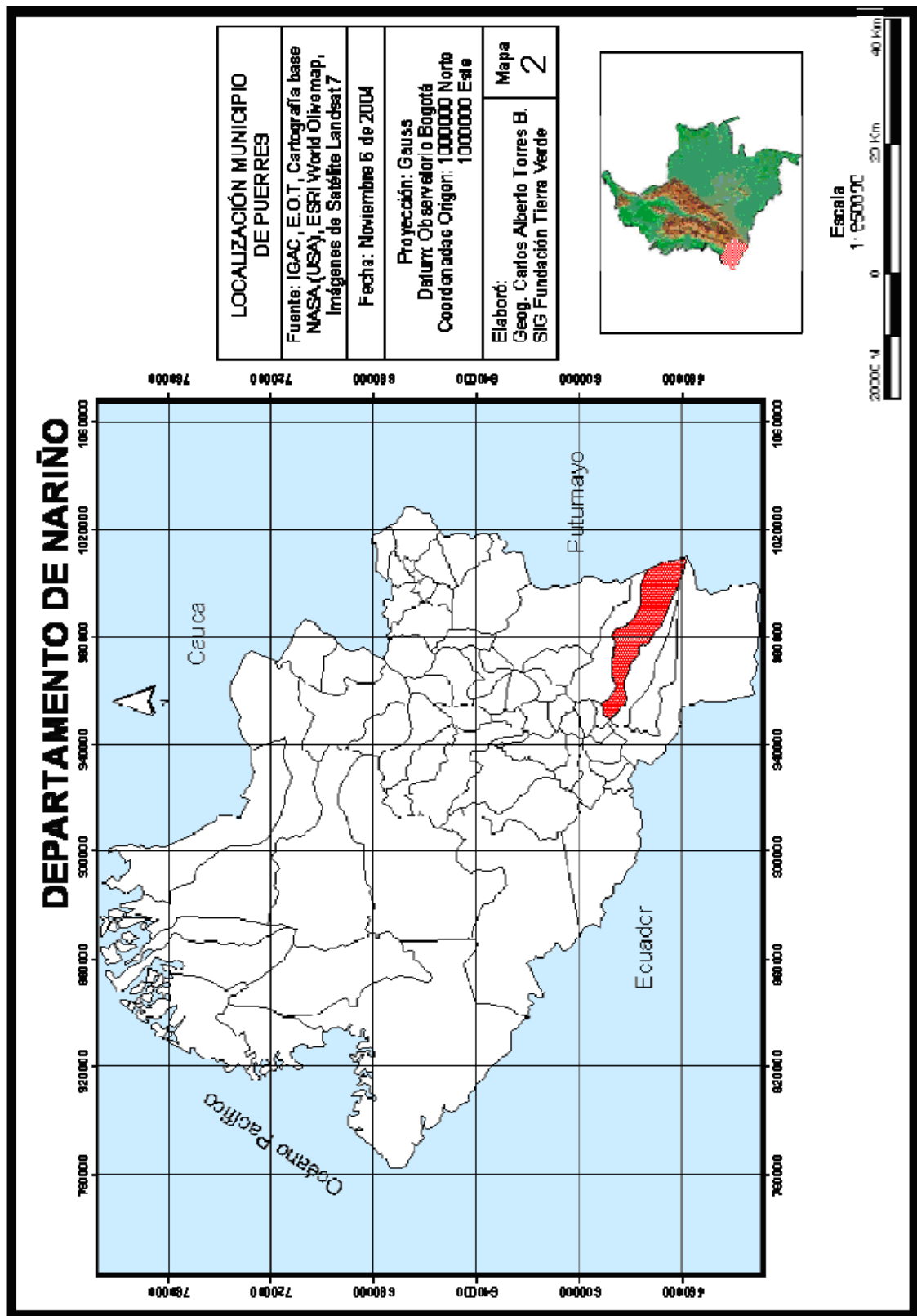


Figura 4. Localización municipio de Puerres. Fuente: Pasichaná, 2004

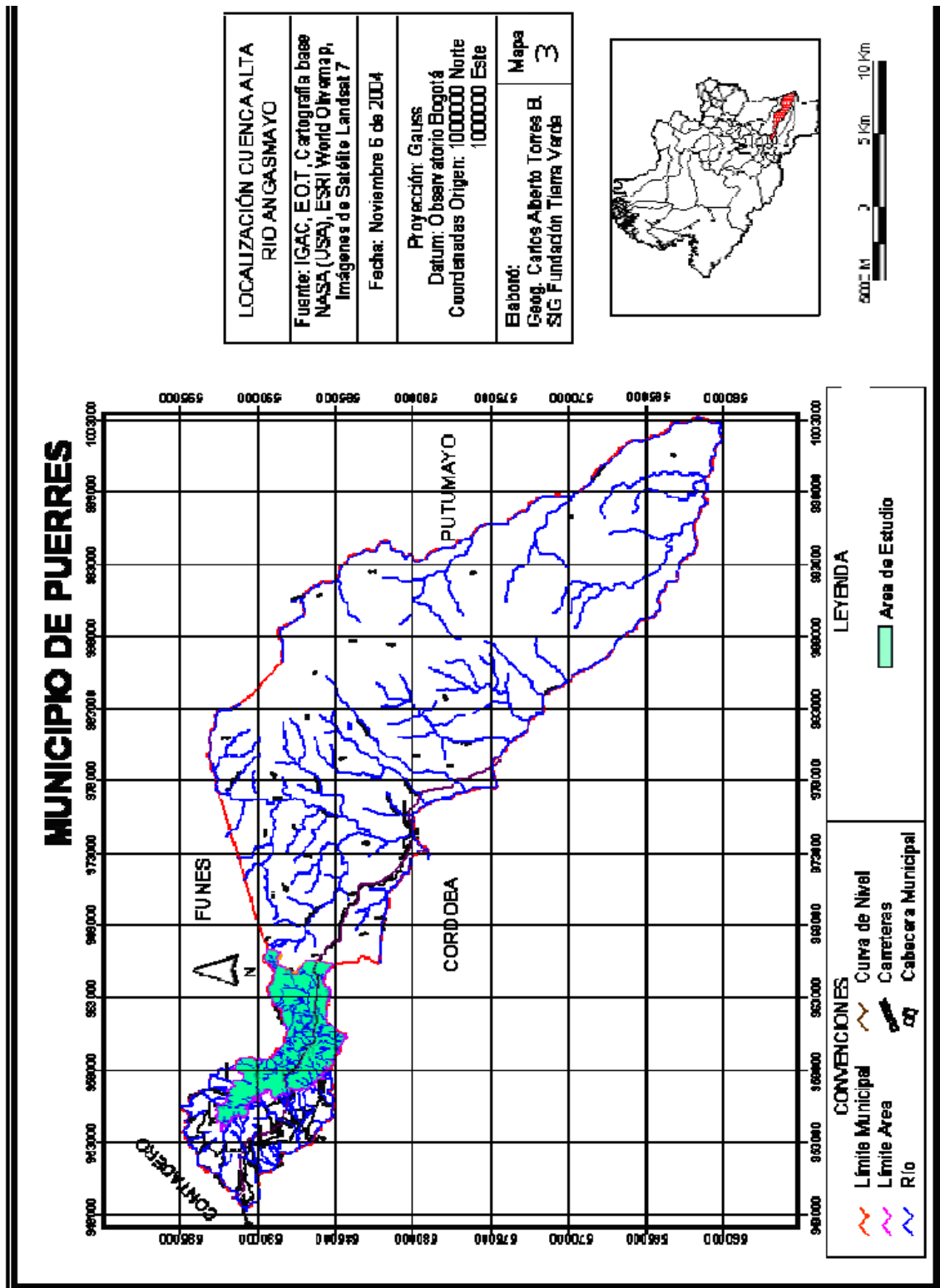


Figura 5. Localización del páramo de Cerro negro en la cuenca Alta del río Angasmayo.  
Fuente: Pasichaná, 2004

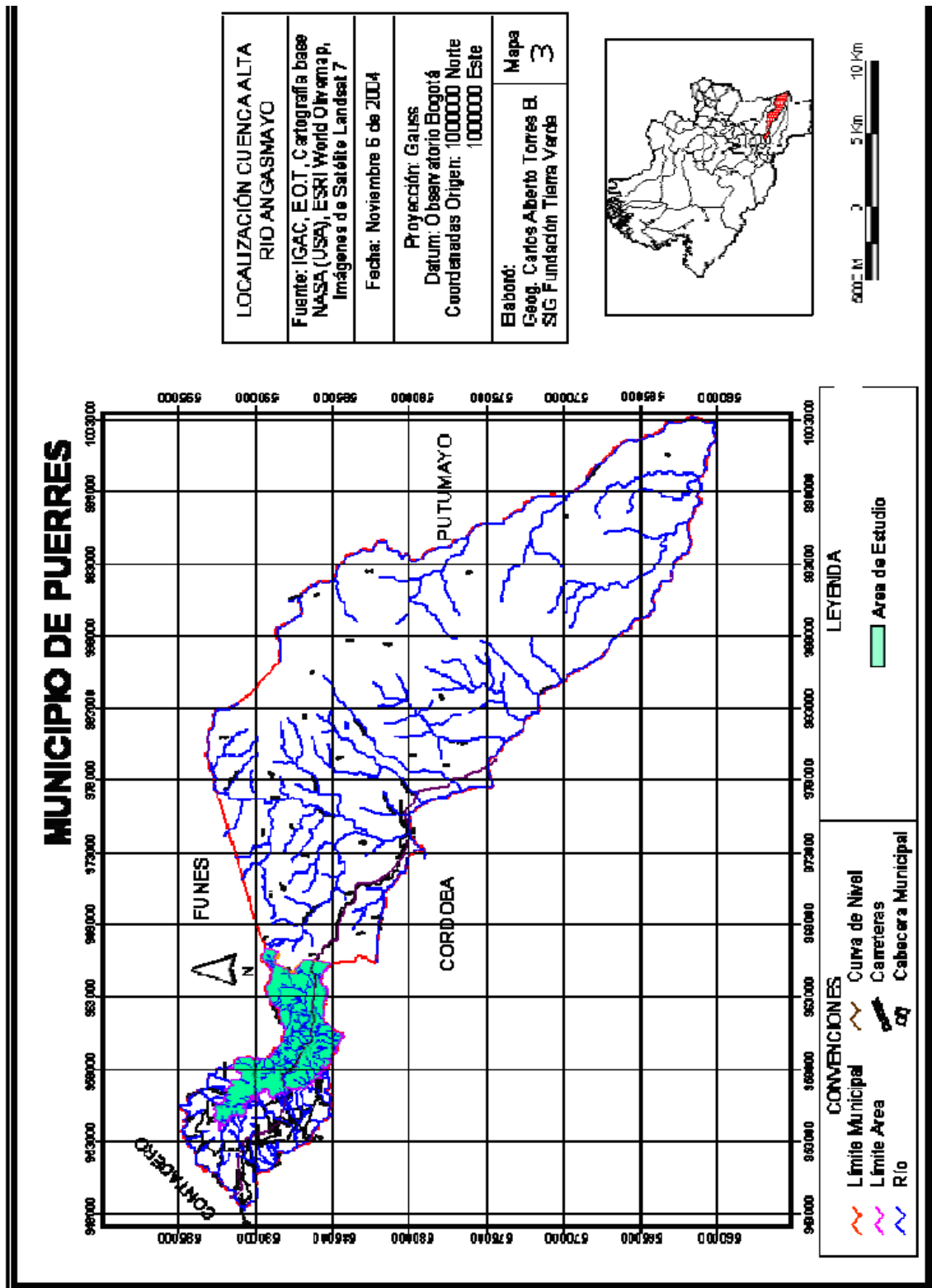


Figura 4. Localización municipio de Puerres. Fuente: Pasichaná, 2004



Fig. 6. Panorámica general del páramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio

## 5.2 Métodos

De acuerdo con el documento del Macroproyecto “Estrategias Adaptativas de *Espeletia pycnophylla* y *Puya* sp. en los Páramos de El Infiernillo Reserva Natural Pueblo viejo, Municipio de Mallama y Cerro Negro, Municipio de Puerres” para la evaluación fenológica de *Espeletia pycnophylla* se siguió la metodología propuesta por Bonilla y Zuloaga (1995) y Díaz y Bonilla (2002) modificada por Baca (2004). Para el Páramo de El Infiernillo se realizó la evaluación entre abril de 2006 y noviembre de 2007 (20 meses) en forma continua, mientras que en Cerro negro se analizó la evaluación de 12 meses en un periodo comprendido entre diciembre de 2006 y noviembre de 2007 debido a que por situaciones de orden público fue necesario cambiar el sitio inicial y desafortunadamente se perdió la información de ocho (8) meses de seguimiento.

Para cada páramo en el macroproyecto anteriormente citado, mediante un muestreo se eligió de forma aleatoria 10 parcelas de 16 m<sup>2</sup>. En cada una de ellas se midieron todos los individuos de *Espeletia pycnophylla* en estado de floración y fructificación lo que permitió determinar que las plantas inician su estado fértil a una altura mayor o igual de 50 cm. Posteriormente a partir de esta información se seleccionaron y marcaron 50 individuos reproductivos con alturas mayores o iguales a 50 centímetros, en cada uno de los sitios de muestreo.

En las plantas seleccionadas se realizaron evaluaciones fenológicas cada 30 días durante el periodo que anteriormente se menciona, de los eventos de floración y fructificación así:

- Preantesis: desde yemas florales hasta antes de la antesis
- Antesis: desde la apertura hasta el marchitamiento floral
- Fruto verde: desde un aumento del volumen del ovario hasta antes de la dispersión
- Fruto maduro: listo para dispersar.

Los individuos de *Espeletia pycnophylla* fueron marcadas con cintas de plástico, además se enumeró cada sinflorescencia y cada capitulo para su evaluación.

Los datos que se tomaron de cada planta de *Espeletia pycnophylla* fueron: la altura total de la planta en cm, así se tomaron clases determinadas por Armero 2004: Adultos pequeños: 31 – 60 cm, adultos medianos: 61 – 90 cm, adultos grandes: 91 – 120 cm y Adultos mas grandes: 121 – 150 cm. Se contó el número total de cada sinflorescencias por planta (Fig. 7 a, b), posteriormente de cada sinflorescencia ya enumerada se contó el número de capítulos presentes y se procedió a determinar y contar el estado reproductivo en que se encontraban los capítulos (botón, flor abierta, fruto); posteriormente si se encontraba en flor Abierta de cada capítulo se anotaba el número de flores en botón, abiertas y/o senescentes de lígula y de disco. Si el fruto estaba inmaduro se contaban el total de capítulos, si se encontraba en fruto maduro listo para dispersar se evaluó el número de frutos por cada capitulo en la planta (Baca 2004). Esta información se registró en tablas de recolección de información de datos para cada sitio de estudio, Páramos de El Infiernillo y Cerro Negro, (Ver Anexo 1). Posteriormente se digitaron los datos en el programa Microsoft Excel para realizar el análisis respectivo.



a. Páramo El Infiernillo. Fuente: Este estudio





b. Páramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio

Fig. 7. Sinflorescencias en *Espeletia pycnophylla*. Fuente: Este estudio

### 5.3 Descripción de los fenómenos observados

5.3.1 Floración. Según CONIF (1991 citado por Erazo y Domínguez 2004), la floración hace referencia al periodo correspondiente al lapso de tiempo durante el cual se desarrollan las flores en la planta y varía según la especie y los factores naturales del sitio. Es la primera etapa del proceso reproductivo de las plantas vasculares con semilla, requisito para la formación de semillas e indica la madurez de la planta.

Los eventos fenológicos que se evaluaron de floración son:

\* Botón: evento en el cual el capítulo se encuentra cerrado.

\*Flor Abierta: estado en el cual el capítulo se abre y se pueden observar:

-Flores de Lígula o femeninas: dentro de las cuales, se evaluaron: flores de lígula en botón, flores de lígula abierta, flores de lígula senescente

-Flores de Disco o masculinas: que a su vez se evaluaron: flores de disco en botón, flores de disco abiertas, flores de disco senescente (Fig. 8 a, b, c, d, e, f, g, h)

5.3.2 Fructificación. Al respecto CONIF (1991 citado por Erazo 2004) afirma: “inmediatamente después de concluir la floración y posterior a la polinización se da

paso a la iniciación de las flores con formación y madurez de los frutos y la producción de semilla”.

Los eventos fenológicos de fructificación que se presentan son:

- Fruto verde o inmaduro: desde un aumento del volumen del ovario hasta antes de la dispersión.
- Fruto maduro: listo para dispersar (Fig. 9 a, b, c, d)



a. Capítulos en botón en el páramo de El Infiernillo. Fuente Este estudio.



b. Capítulo en botón en el páramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio.



c. Capítulos en flor abierta en el páramo de El Infiernillo. Fuente: Este estudio.



d. Capítulos en flor abierta en el páramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio.





e. Capítulo con Flores de disco en botón y abiertas. Fuente: Baca, A. E. 2009.



f. Capítulo con Flores de lígula y de disco abiertas. Fuente: Baca, A. E. 2009.



g. Capítulos senescentes  
Fuente: Este estudio.



h. Capítulos con flores de lígula y disco senescentes. Fuente: Fuente: Baca, A. E. 2009.

Fig. 8. Eventos fenológicos de floración de *Espeletia pycnophylla*



a. Capítulos en fruto inmaduro. Fuente: Este estudio



b. Frutos inmaduros. Fuente: Baca, A. E. 2009



c. capítulos con frutos maduros en dispersión.  
Fuente: Este estudio



d. Frutos maduros Fuente: Este estudio.

Fig. 9. Eventos fenológicos de fructificación de *Espeletia pycnophylla*

## 6. Análisis fenológico

Se tuvo en cuenta los valores de flores abiertas y frutos maduros, ya que en estas fenofases se producen eventos importantes para el éxito reproductivo de las especies (Bonilla y Zuloaga, 1995).

De acuerdo con lo propuesto por Bonilla y Zuloaga (1995) respecto al comportamiento fenológico a lo largo de una población del año se pueden establecer grupos y patrones desde dos aspectos jerárquicos en el tiempo:

1. Continuidad: cuando el evento se presenta a lo largo del año y permiten separar dos comportamientos: uno de floración continua, cuando el mínimo de la floración no llega a cero; y otro de floración discontinua, cuando hay periodos del año sin floración.

2. Estacionalidad: tomando como referencia las épocas secas o húmedas. Es decir si la especie a estudiar tiene su pico de floración en época seca, su estacionalidad es seca, también puede ocurrir cuando su pico de floración es en época húmeda o se puede dar la combinación de ambos.

Giraldo (1991, citado por Baca 2002) clasifica la fenología de acuerdo con los ritmos de los sucesos: así; se puede hablar de continua cuando el evento (floración o fructificación) se presenta en forma ininterrumpida en el periodo de evaluación. Sincrónica: ocurre cuando el evento sucede en periodos específicos del año y en forma repetitiva. Asincrónica ocurre cuando no hay periodicidad en el tiempo de floración o fructificación, desconocida cuando el evento fenológico no se presenta durante el periodo de evaluación o solo se observa una vez.

## 7. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Respecto al análisis estadístico se tomaron los datos de un año para los objetivos de este estudio, en el periodo comprendido desde diciembre del 2006 hasta noviembre del 2007, para comparar el comportamiento fenológico de *Espeletia pycnophylla* Cuatrec., en los Páramos de El Infiernillo Reserva Natural Pueblo Viejo, Municipio de Mallama y Cerro Negro, Municipio de Puerres, en cuanto a la altura de las plantas, número de sinflorescencias, capítulos por sinflorescencia, capítulos en botón, flor abierta, flores de lígula en botón, flores de lígula abierta, flores de lígula senescente, flores de disco en botón, flores de disco abiertas, flores de disco senescente, fruto inmaduro y fruto maduro.

Se utilizó el software estadístico Statgraphics 5.1 con análisis de varianza con un factor (Anova Simple) para saber si hubo diferencias significativas entre los dos páramos. En estas pruebas se aceptaron como significativas los valores donde  $P < 0.05$  y altamente significativas cuando  $P < 0.01$ . De acuerdo al tamaño de la muestra 1200 datos se asume normalidad basados en el teorema de límites central de la estadística (<http://www.estadisticafacil.com/Main/TeoremaDelLimiteCentral>). Para determinar la relación que se establece entre los factores climáticos de temperatura, humedad relativa y precipitación con el comportamiento fenológico de la especie en estudio en los dos páramos; se hizo un análisis de regresión lineal múltiple aplicando la técnica step wise para depurar el modelo, estableciendo las variables que realmente fueron significativas con los valores donde  $P < 0.05$ .

## 8. RESULTADOS

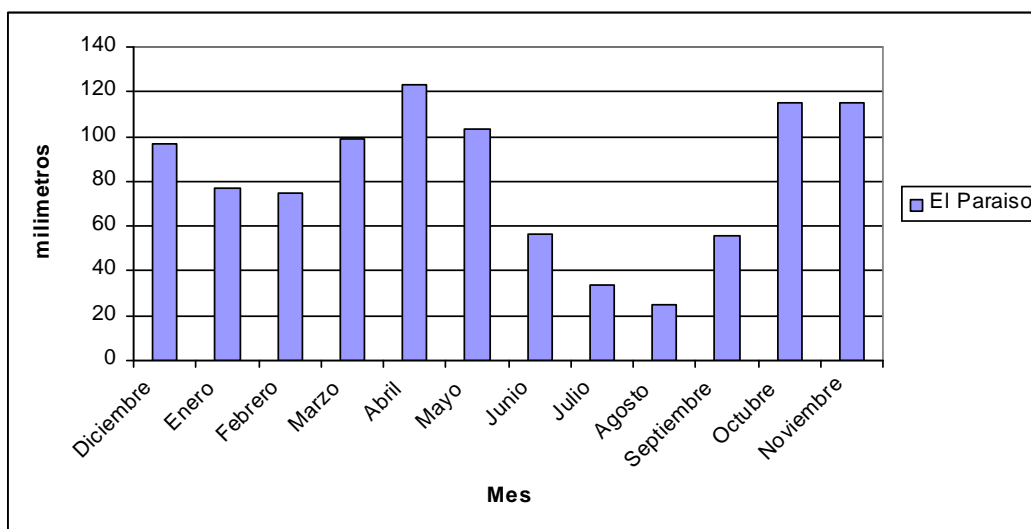
A continuación se presentan los resultados de climatología y la evaluación fenológica para cada zona y posteriormente la comparación entre sitios.

### 8.1. Climatología

Se analizó el comportamiento climático de la estación El Paraíso, en el periodo comprendido entre 1986 y 2007, según datos procesados del IDEAM en Julio de 2009, debido a que esta estación se encuentra localizada en un punto intermedio de las dos zonas de estudio.

#### 8.1.1 Pluviosidad

Los meses con mayor precipitación son abril y noviembre con 123 y 115.1 mm en promedio, La menor pluviosidad se reporta para los meses de junio a septiembre, siendo agosto el mes más seco con 24.7 mm. Gráfica 1.

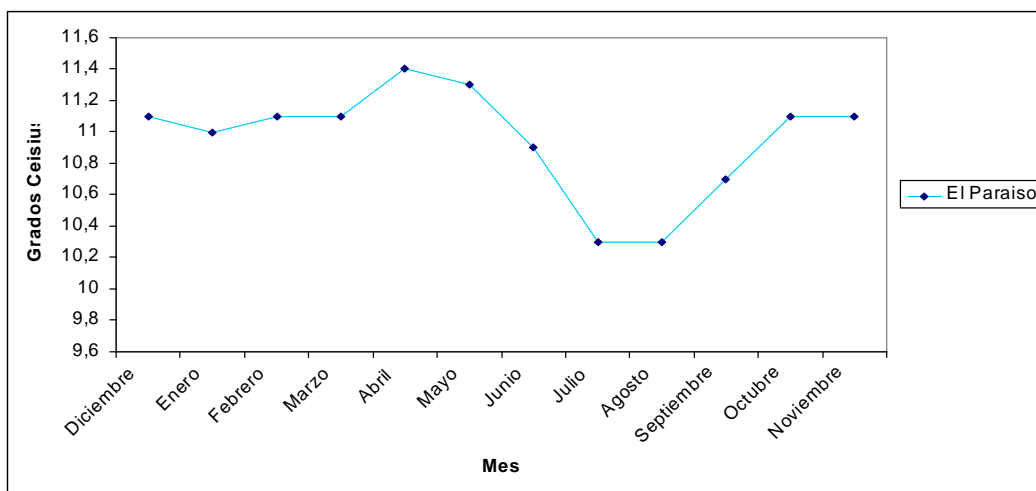


Gráfica 1. Precipitación Media Mensual los años comprendidos entre 1986 al 2007 Estación Climatológica El Paraíso (Fuente: IDEAM, 2009)

#### 8.1.2 Temperatura

La máxima temperatura se registra en los meses de abril y mayo con 11.4 y 11.3 °C y la mínima en julio y agosto con 10.3°C. Gráfica 2.

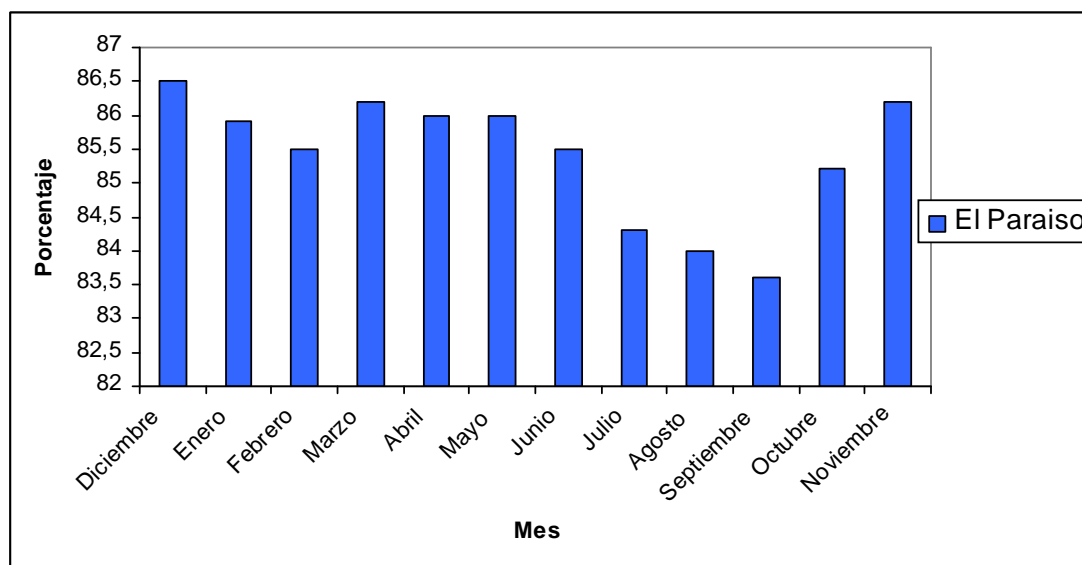




Gráfica 2. Temperatura media mensual de los años comprendidos entre 1986 al 2007 Estación Climatológica El Paraíso (Fuente: IDEAM, 2009)

### 8.1.3 Humedad relativa

Los meses de mayor humedad relativa son marzo, noviembre y diciembre, siendo diciembre el mes más húmedo con 86.5%, mientras que julio, agosto y septiembre son los meses más secos, siendo septiembre el que presenta el menor porcentaje con 83.6%. Gráfica 3.



Gráfica 3. Humedad Relativa Media Mensual de los años comprendidos entre 1986 al 2007 Estación Climatológica El Paraíso (Fuente: IDEAM, 2009)

Igualmente, el día de cada evaluación fenológica en las zonas de estudio se tomaron datos de temperatura y humedad relativa durante tres veces al día

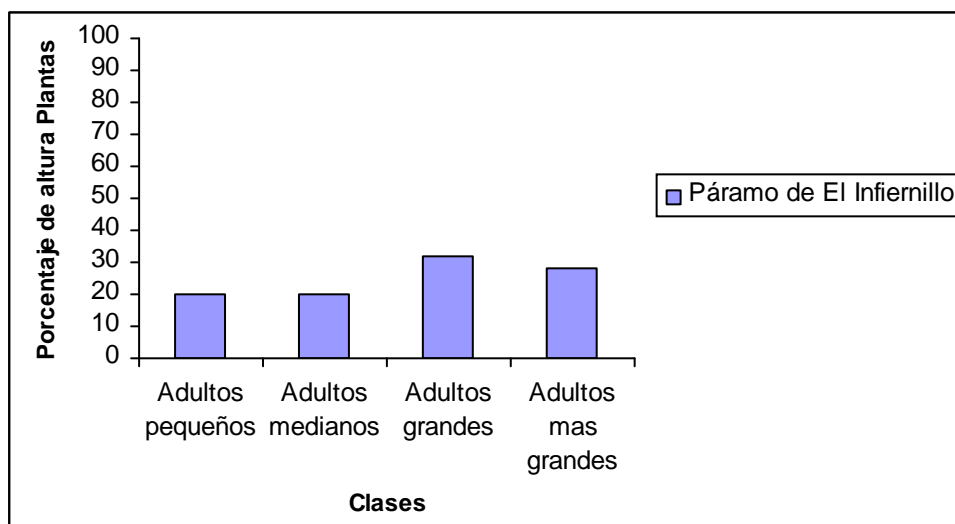
mediante un higrotermógrafo. Dicha información permitió determinar que el páramo de El Infiernillo es seco con una humedad mínima de 34.8% y una máxima de 80%, con promedios de 65%; la temperatura varía desde 5°C hasta 19°C. Mientras que el páramo de Cerro Negro es húmedo, con una humedad mínima de 46% y una máxima de 95% y un promedio de 74.8%; la temperatura osciló entre 7 y 15°C.

## 8.2 Páramo El Infiernillo

El trabajo de campo se llevó a cabo en un rango altitudinal entre 3.300 (sitio donde se encuentran ubicadas las antenas de telefonía celular de la región) y 3500 metros (hacia el sector de Lagunetas, área con topografía escarpada y alta velocidad del viento que no se encuentra habitada ni está sometida a intervención) (González et al. 2009).

### 8.2.1 Altura de las plantas

En el Páramo de El Infiernillo las alturas de los individuos reproductivos se encontraron entre un mínimo de 50 y un máximo de 180 cm, con una media de 99,19 cm. Se encontró diferentes clases en los individuos de la población muestreada: adultos pequeños y medianos con el 20% cada categoría, adultos más grandes con el 28%, predominando los adultos grandes con el 32 %. Gráfica 4.

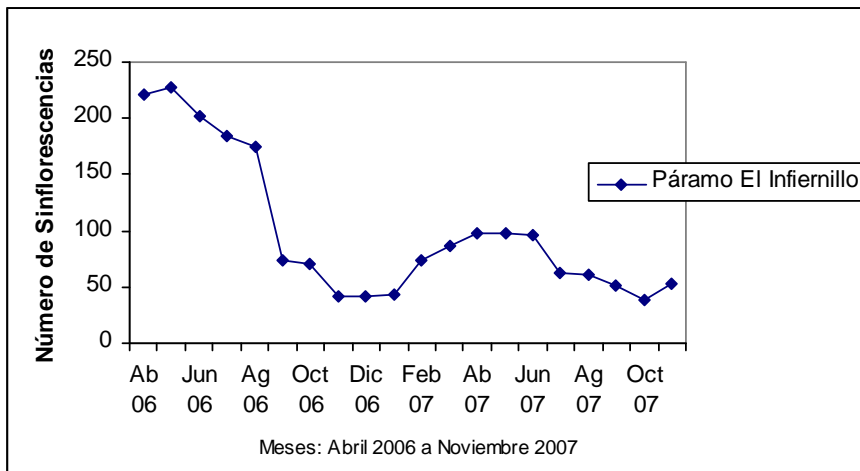


Gráfica 4. Porcentaje de altura plantas vs clases Páramo El Infiernillo. Fuente: Este estudio.

### 8.2.2 Número de Sinflorescencias y Capítulos por Sinflorescencia

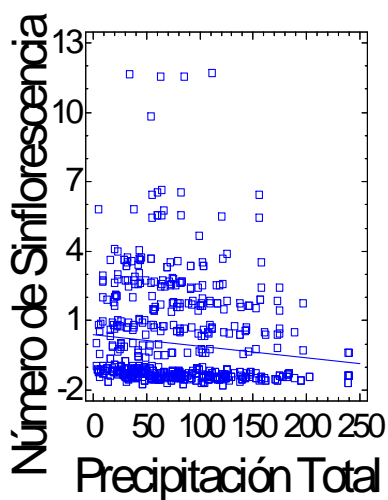
En la población del Páramo El Infiernillo en el mes de mayo de 2006, se produce el mayor de Número de Sinflorescencias con 227 y el menor en octubre del 2007

con 38 (Grafica 5); en cuanto al promedio del número de sinflorescencia en la población es de 99. El promedio por individuo fue de cuatro sinflorescencias, con un mínimo de cero y un máximo de 14.

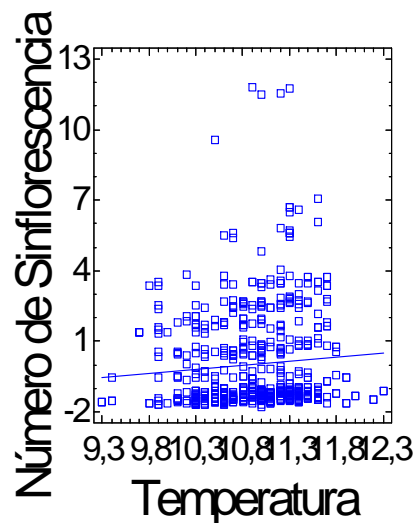


Grafica 5. Numero de Sinflorescencia de la población de *Espeletia pycnophylla* vs meses en el Paramo de El Infiernillo Fuente: Este estudio.

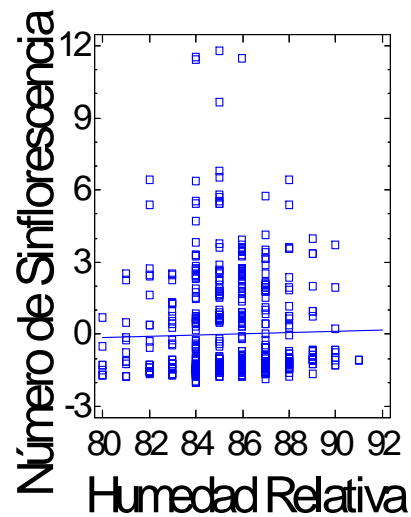
En el páramo El Infiernillo se encontró que el número de sinflorescencias presenta correlación significativa con el factor ambiental precipitación total ( $P = 0,0169$ ) y la temperatura ( $P = 0,0467$ ) y la humedad relativa ( $P = 0,5633$ ) se considera como un factor ambiental que no está significativamente correlacionado (Grafica 6. a, b, c)



a



b

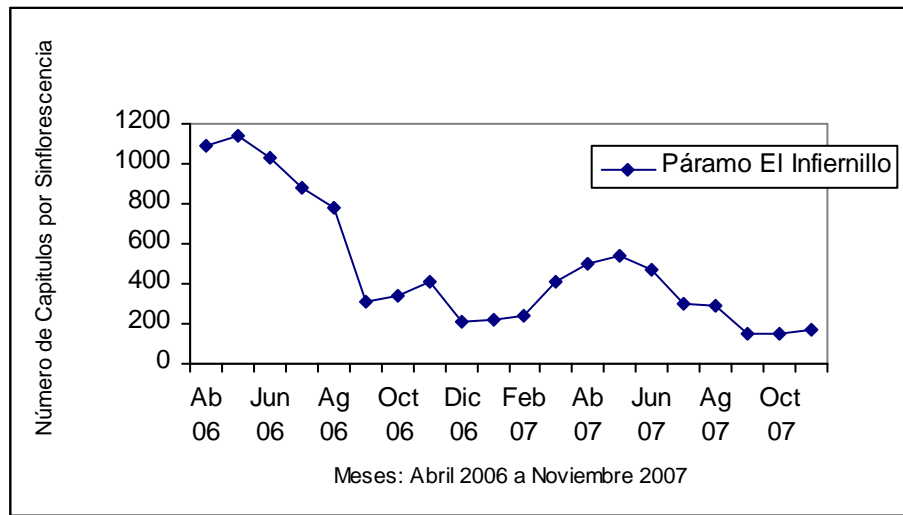


c

Grafica 6. Relación de precipitación total, temperatura, humedad relativa con el número de sinflorescencias en el Páramo El Infiernillo. Fuente: Este estudio.

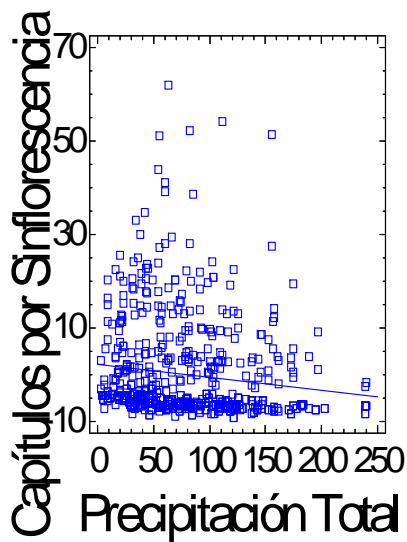
En lo que concierne a la mayor producción de capítulos por sinflorescencia en la población, se presentaron tres picos notables, el primero se presentó en el mes de mayo del 2006 con 1137, el segundo en noviembre del 2006 con 410 y mayo del 2007 con 537 y el mes con menor número de capítulos por sinflorescencia fue octubre 2007 con 149 capítulos (Grafica 7); en general el promedio de número de capítulos por sinflorescencia en la población fue de 481; referente al promedio de capítulos por cada sinflorescencia en individuo es de 9, con un mínimo de cero y un máximo de 12 y el total de capítulos por planta con un mínimo de cero y un máximo de 69.



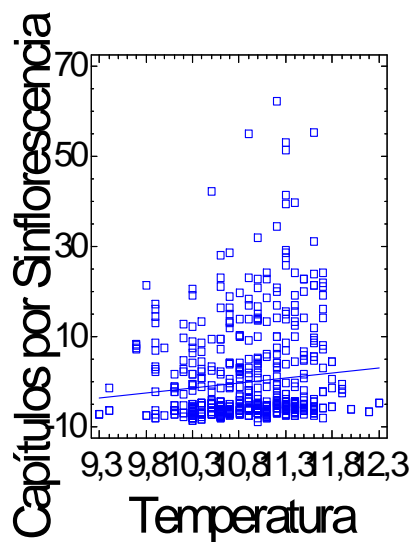


Grafica 7. Número de Capítulos por Sinflorescencia de la población de *Espeletia pycnophylla* vs meses en el Páramo de El Infiernillo. Fuente: Este estudio

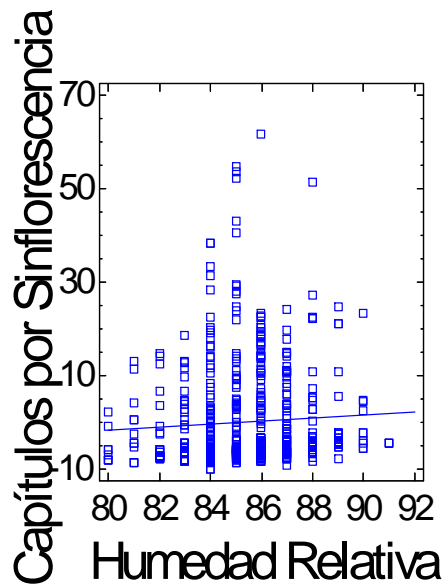
En el páramo El Infiernillo se encontró que existe una correlación significativa entre el número de capítulos por sinflorescencias y los factores ambientales precipitación total ( $P = 0,0063$ ) y Temperatura ( $P = 0,0119$ ). La humedad relativa ( $P = 0,1925$ ) se considera como un factor ambiental que no está significativamente correlacionado con el número de capítulos por sinflorescencias (Grafica 8. a, b, c)



a



b

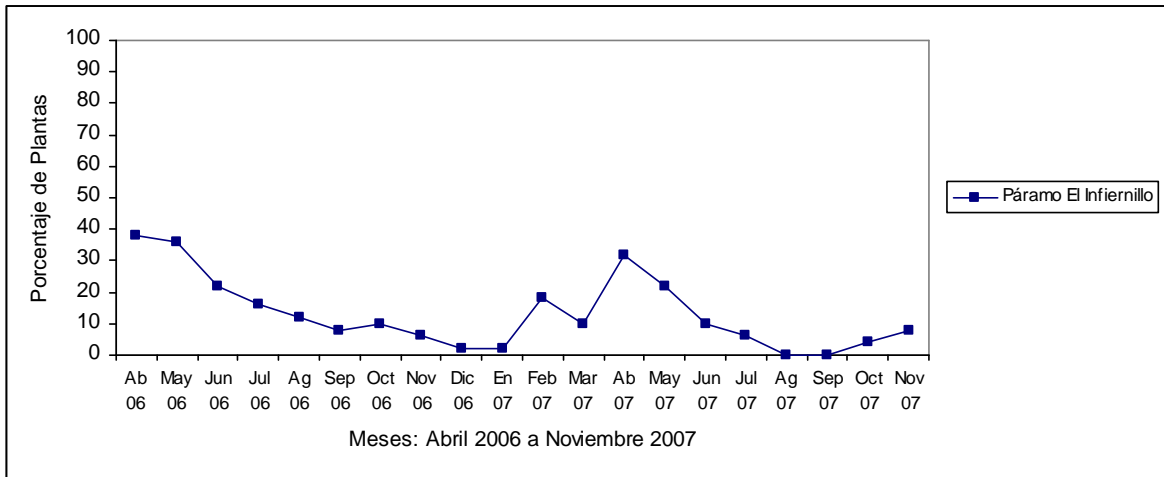


c

Grafica 8. Relación de precipitación total, temperatura, humedad relativa con capítulos por sinflorescencia en el Páramo El Infiernillo. Fuente: Este estudio

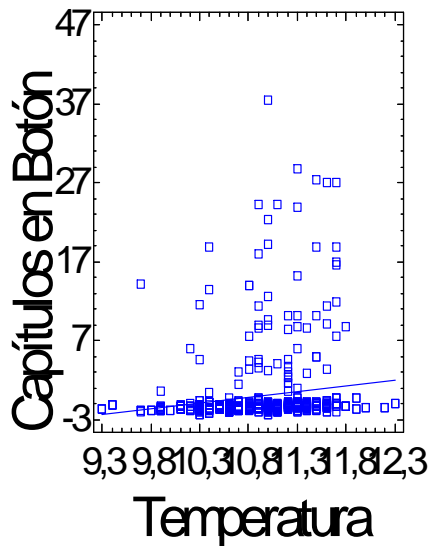
### 8.2.3 Floración

La mayor producción de capítulos en botón en la población del páramo de El Infiernillo ocurrió en el mes de Abril del 2006 con un 38% y presentó otros picos en los meses de febrero del 2007 con 18% y abril del 2007 con un 32%. La menor preantesis fue en diciembre, enero del 2006 con 2% y agosto y septiembre con 0% (Grafica 9)

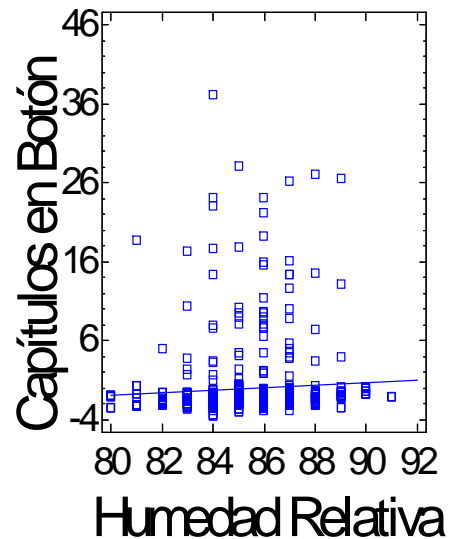


Grafica 9. Porcentaje de Plantas con capítulos en Botón de la población de *Espeletia pycnophylla* vs meses en el Páramo de El Infiernillo. Fuente: Este estudio.

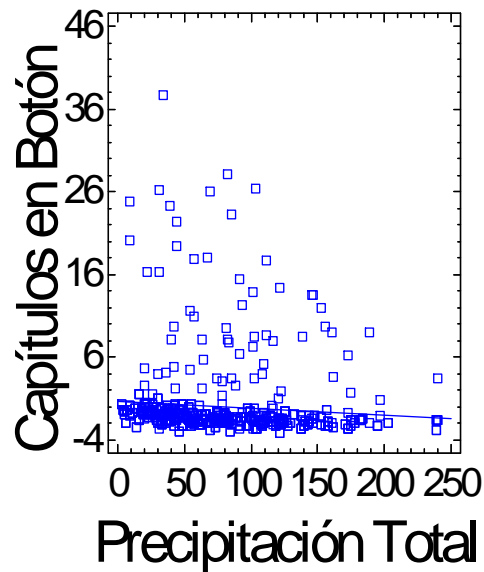
En el páramo El Infiernillo se encontró una correlación altamente significativa entre el factor ambiental temperatura y el capítulo en botón ( $P = 0,0014$ ). La humedad relativa ( $P = 0,1353$ ) y precipitación total ( $P = 0,0803$ ) se consideran como factores ambientales que no están significativamente correlacionados con la aparición del capítulo en botón (Grafica 10. a, b, c)



a



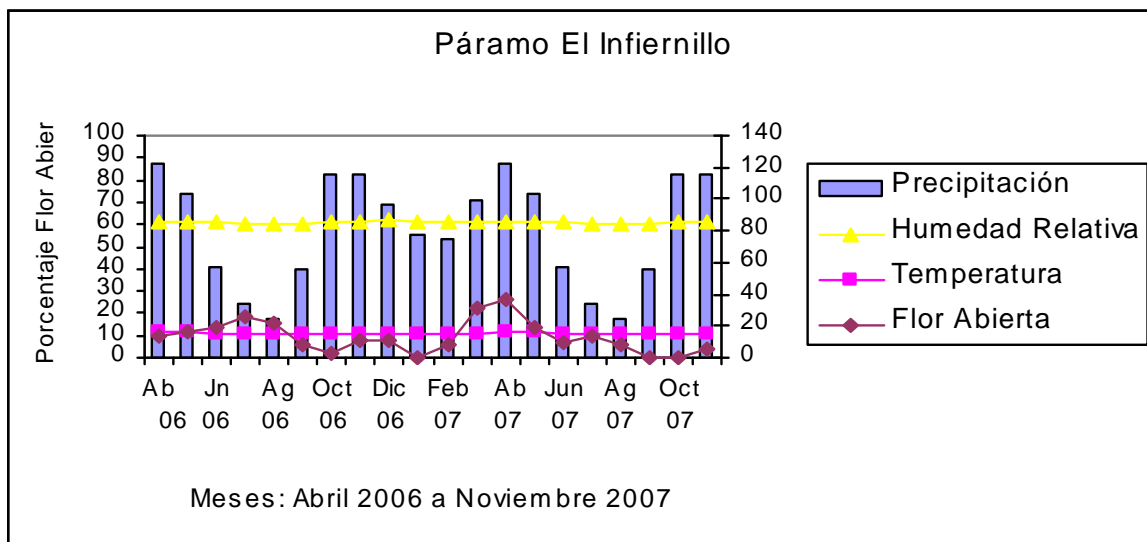
b



c

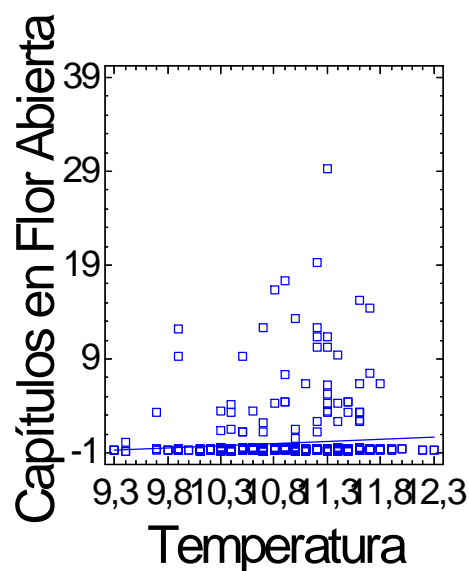
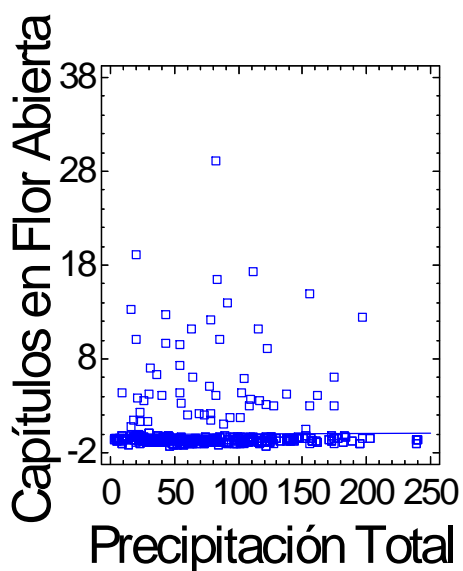
Grafica 10. Relación de temperatura, humedad relativa, y precipitación total, con capítulos en botón Páramo El Infiernillo. Fuente: Este estudio.

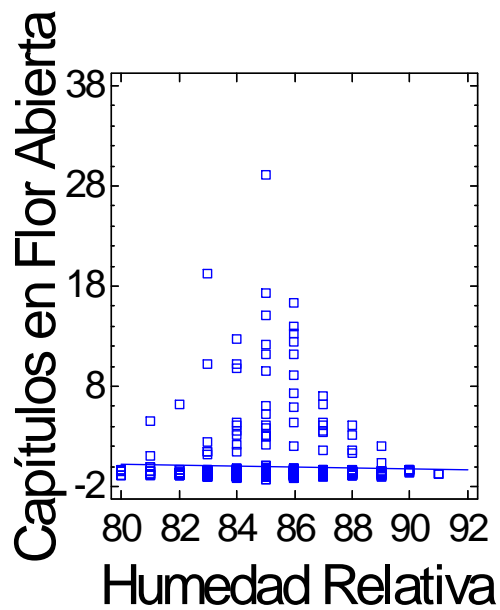
El porcentaje más alto con capítulos en Flor Abierta fue en el mes de abril del 2007 con un 26% (Grafica 11), época húmeda con mayor precipitación, temperatura y humedad relativa, seguido de junio del 2006 con 18% (Grafica 11), época seca de menor precipitación, temperatura y humedad relativa. Se presentaron 3 mínimos picos de floración en el 2007: en enero, septiembre y octubre con un porcentaje de 0. Según el análisis de la floración se puede determinar que presenta una floración discontinua y un ritmo asincrónico, y una estacionalidad combinada, entre húmeda y seca (Grafica 11).



Grafica 11. Porcentaje de Plantas de la población de *Espeletia pycnophylla* con capítulos en Flor abierta vs parámetros ambientales Estación “El Paraíso” vs meses en el Páramo de El Infiernillo. Fuente: Este estudio.

El estado fenológico de flor abierta de *Espeletia pycnophylla* del Páramo El Infiernillo presentó una correlación no significativa con los factores ambientales de Precipitación Total ( $P = 0,9877$ ), Temperatura ( $P = 0,0574$ ) y Humedad Relativa ( $P = 0,4379$ )(Grafica 12. a, b, c)



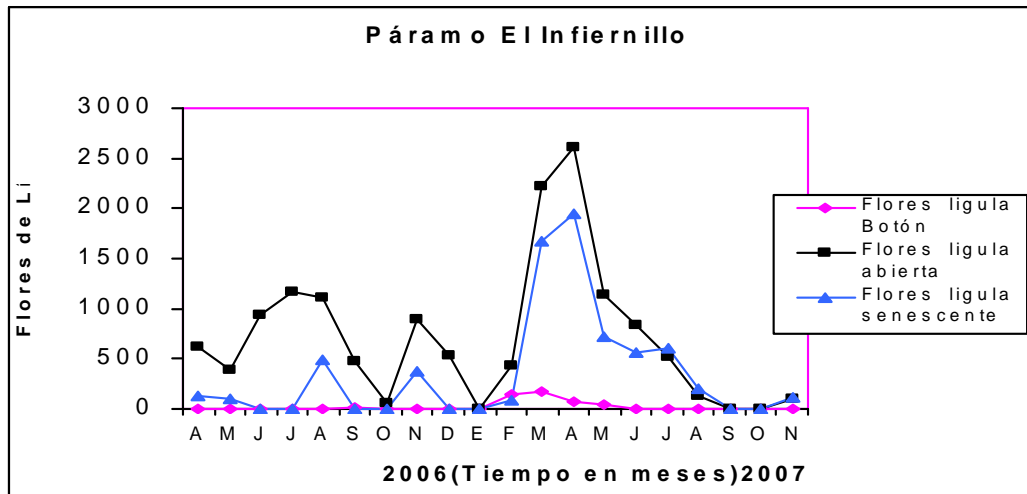


c

Grafica 12. Relación de precipitación total, temperatura y humedad relativa con capítulos en flor abierta Páramo El Infiernillo. Fuente: Este estudio.

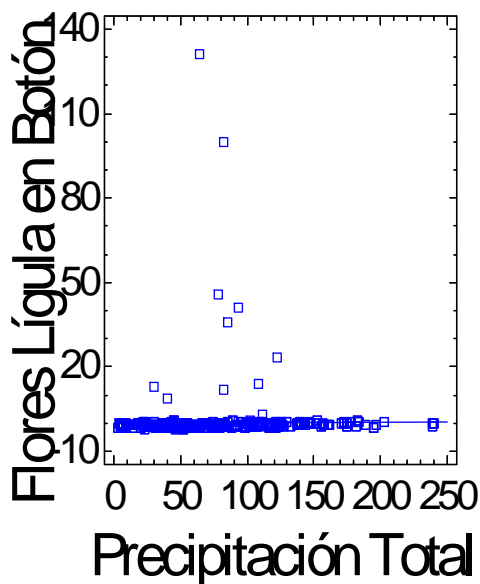
### 8.2.3.1 Fenofases de flores de lígula

Respecto a las flores de lígula en la población se presentó: que en los meses de febrero y marzo de 2007 muestran la más alta producción con flores de lígula en botón – 147 y 176 respectivamente-. La menor cantidad ocurre en el año 2006: los meses de Abril hasta julio seguido de octubre hasta enero del 2007 y finalmente junio hasta octubre del 2007 con valores de 0 (Grafica 13).

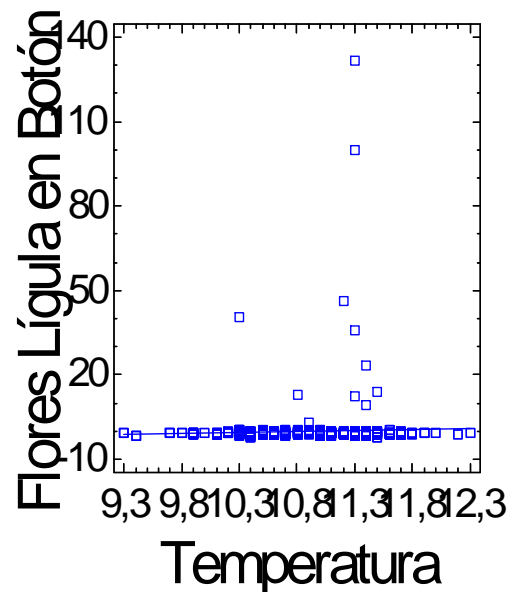


Grafica 13. Fenología de las flores de lígula de la población de *Espeletia pycnophylla* en el Páramo de El Infiernillo. Fuente: Este estudio.

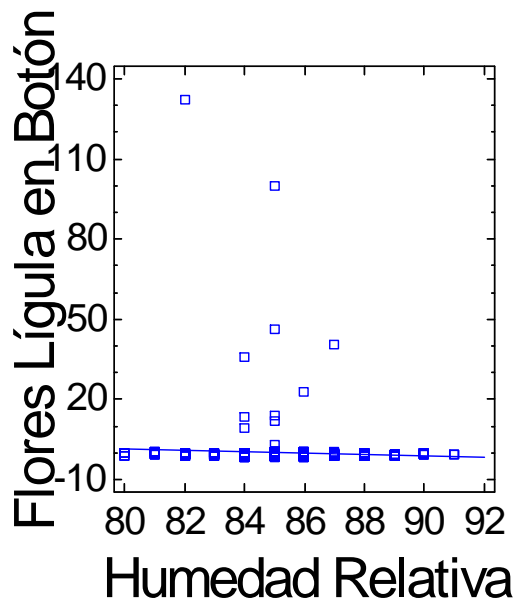
La fenofase de flores de lígula en botón de *Espeletia pycnophylla* presente en El Páramo El Infiernillo presentó una correlación no significativa con los factores ambientales de Precipitación Total ( $P = 0,7646$ ), Temperatura ( $P = 0,2451$ ) y Humedad Relativa ( $P = 0,1620$ )(Grafica 14. a, b, c)



a



b

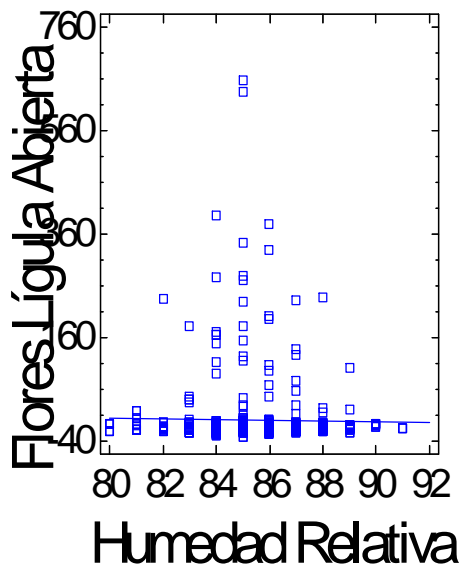


c

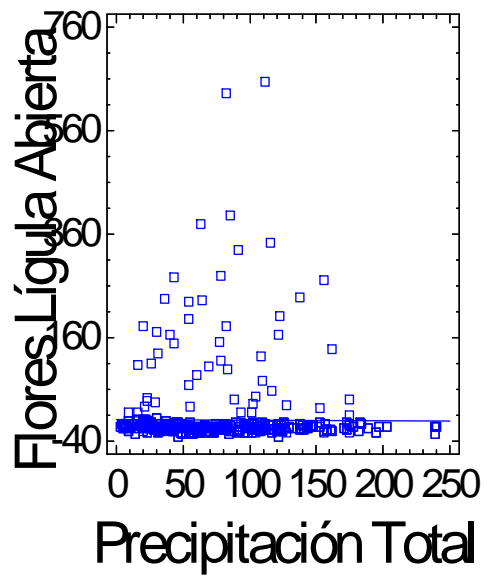
Grafica 14. Relación de precipitación total, temperatura y humedad relativa con flores de lígula en botón Páramo El Infiernillo. Fuente: Este estudio.

La población presentó la mayor producción de flores de lígula abierta en el mes de Abril del 2007 con 2604, aunque se destaca también el mes de julio del 2006 con 1167. La menor producción fue en enero del 2006, septiembre y octubre del 2007 con valores de 0 (Grafica 13). La fenofase de flores de lígula abierta de *Espeletia pycnophylla* en el Páramo El Infiernillo presentó una correlación no significativa con los factores ambientales de humedad relativa ( $P = 0,5749$ ) y precipitación total ( $P = 0,8965$ ). La temperatura ( $P = 0,0185$ ) y flores de lígula abierta si presentó una correlación significativa)(Grafica 15. a, b, c)

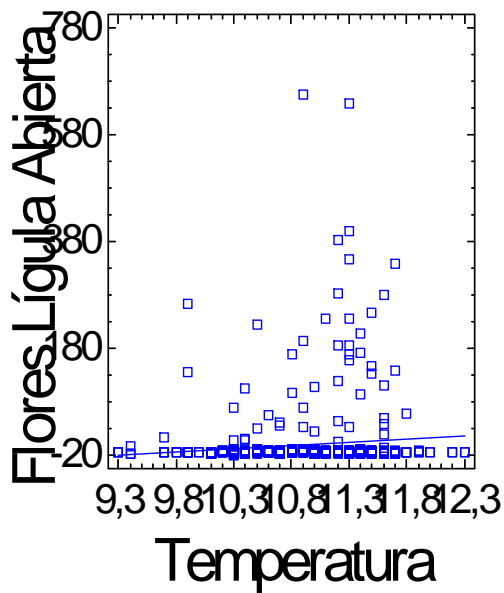




a



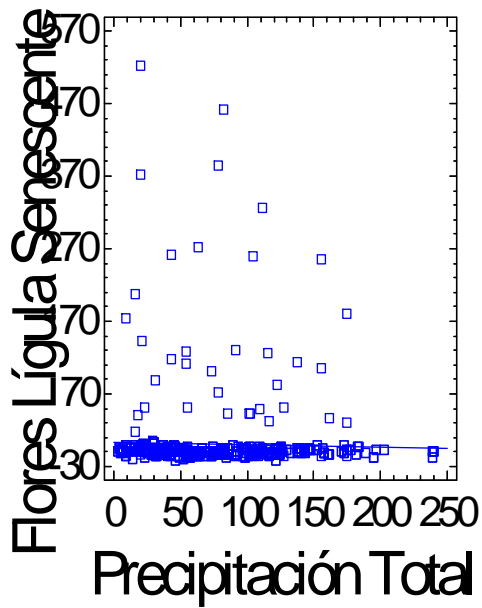
b



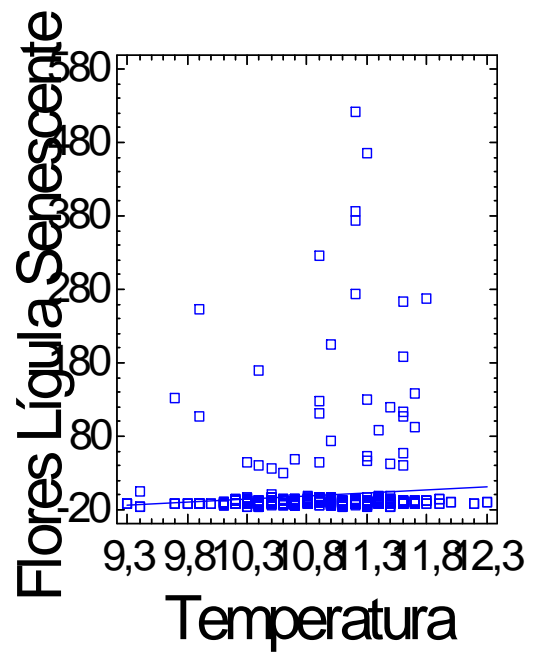
c

Grafica 15. Relación de humedad relativa, precipitación total y temperatura con flores de lígula abierta en el Páramo El Infiernillo. Fuente: Este estudio.

La mayor producción de flores de lígula senescentes ocurrió en el mes de abril del 2007 con 1945. La menor producción sucede en el año 2006 en: junio, julio, septiembre, octubre y diciembre. Posteriormente en el año 2007 en los meses de: enero, septiembre y octubre llegando a valores de cero (Grafica 13). La fenofase de flores de lígula senescente de *Espeletia pycnophylla* en el Páramo El Infiernillo presentó una correlación no significativa con los factores ambientales de Precipitación Total ( $P = 0,5672$ ), Temperatura ( $P = 0,0551$ ) y Humedad Relativa ( $P = 0,4724$ )(Grafica 16. a, b, c)

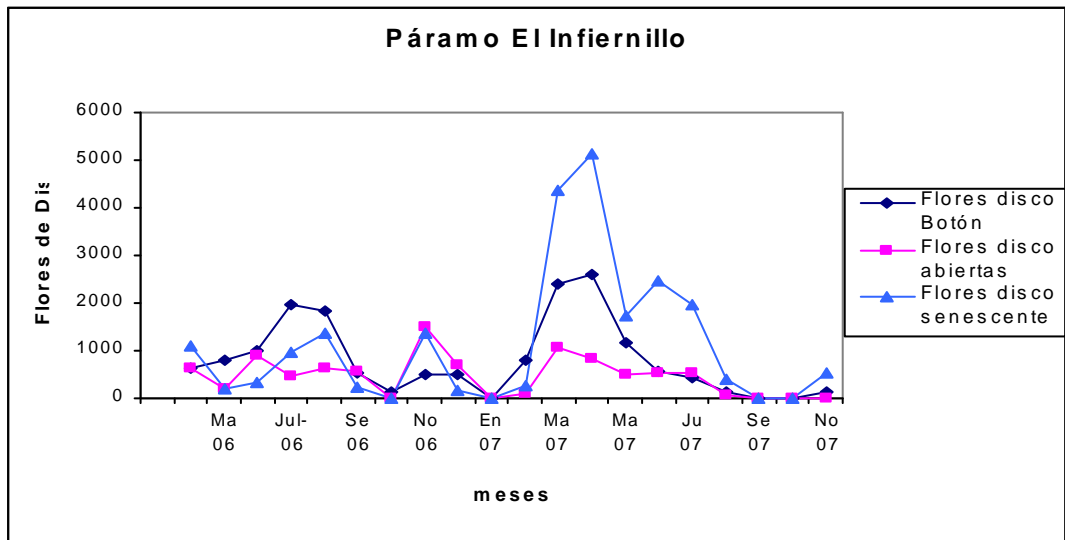


a



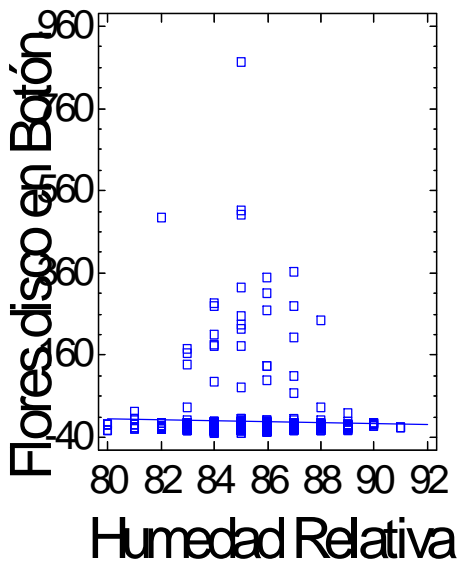
b



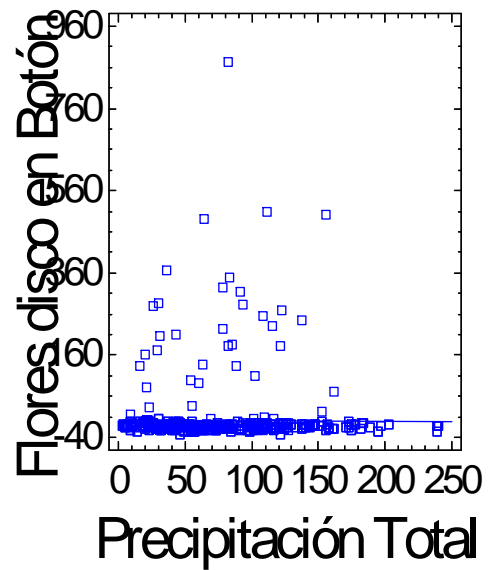


Grafica 17. Fenología de las flores de disco de la población de *Espeletia pycnophylla* en Páramo de El Infiernillo. Fuente: Este estudio.

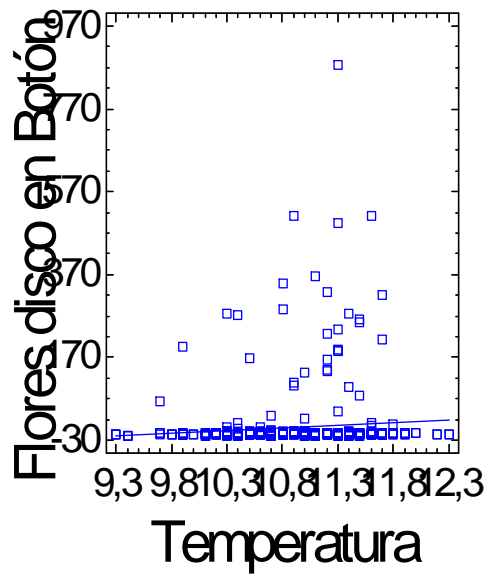
La fenofase de flores de disco en botón de *Espeletia pycnophylla* en el Páramo El Infiernillo presentó una correlación no significativa con los factores ambientales de humedad relativa ( $P = 0,4913$ ) y precipitación total ( $P = 0,9634$ ). La temperatura ( $P = 0,0349$ ) presenta correlación significativa con flores de disco en botón (Grafica 18. a, b, c)



a



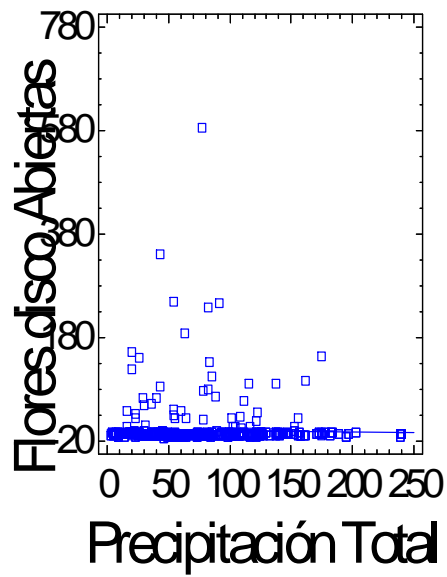
b



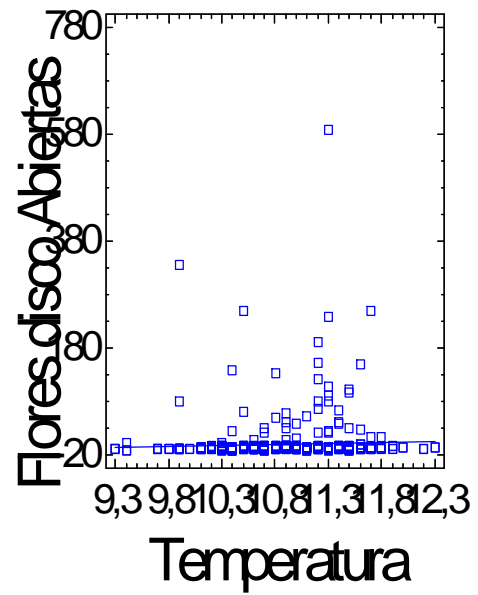
c

Grafica 18. Relación de humedad relativa, precipitación total y temperatura con flores de disco en botón en el Páramo El Infiernillo. Fuente: Este estudio

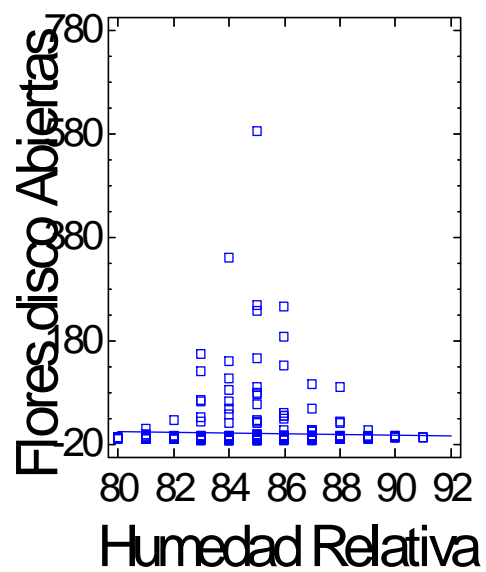
En el mes de noviembre del 2006 con 1510, se presentó la mayor producción de flores de disco abiertas, aunque se observaron otros picos considerables en los meses de junio del 2006 con 891 y en marzo del 2007 con 1062. En lo que se refiere a la menor producción sucedió en los meses de octubre del 2006, enero, septiembre y octubre del 2007 con valores de 0 (Grafica 17). La fenofase de flores de disco abierta de *Espeletia pycnophylla* de El Páramo El Infiernillo presentó una correlación no significativa con los factores ambientales de Precipitación total ( $P = 0,6515$ ), Temperatura ( $P = 0,2090$ ) y Humedad Relativa ( $P = 0,4663$ ) (Grafica 19. a, b, c)



a



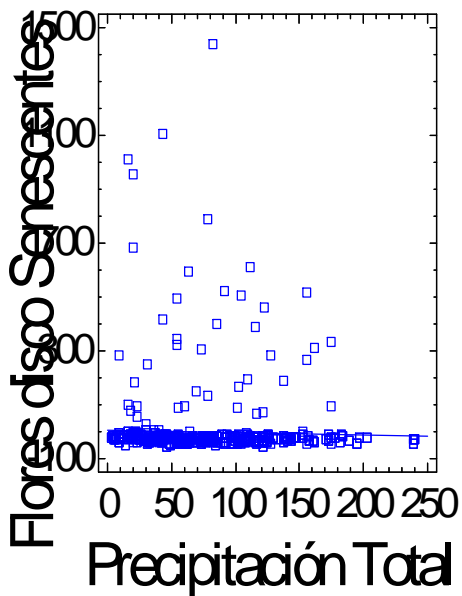
b



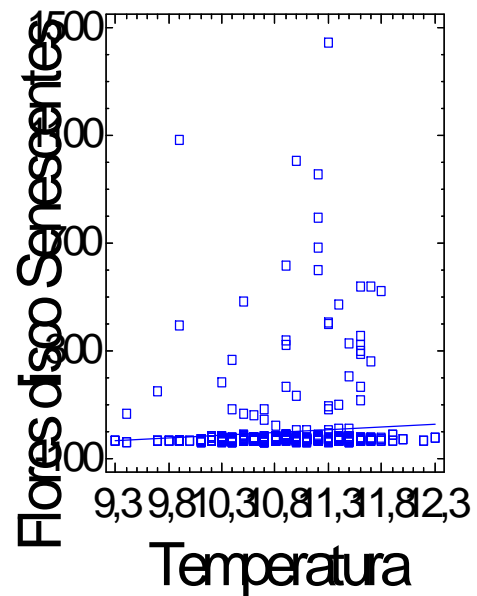
c

Grafica 19. Relación de precipitación total, temperatura y humedad relativa con flores de disco abiertas en el Páramo El Infiernillo. Fuente: Este estudio.

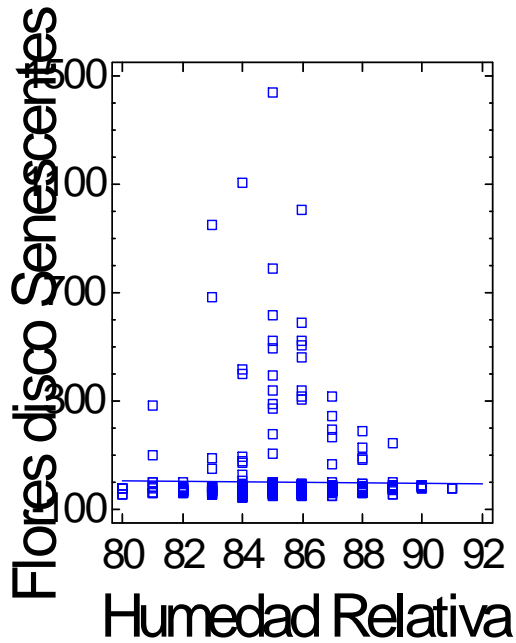
El pico de la mayor producción de flores de disco senescente ocurrió en abril del 2007 con 5120, seguido de otros picos en junio del 2007 con 2460, y en el año 2006 en los meses de: noviembre con 1369, agosto con 1365 y abril con 1115. Referente a la menor producción se observó octubre del 2006 y en enero, septiembre y octubre del 2007 con valores que llegan a 0 (Grafica 17). La fenofase de flores de disco senescente de *Espeletia pycnophylla* de El Páramo El Infiernillo presentó una correlación no significativa con los factores ambientales de Precipitación total ( $P = 0,5026$ ), Temperatura ( $P = 0,0651$ ) y Humedad Relativa ( $P = 0,6730$ )(Grafica 20. a, b, c)



a



b



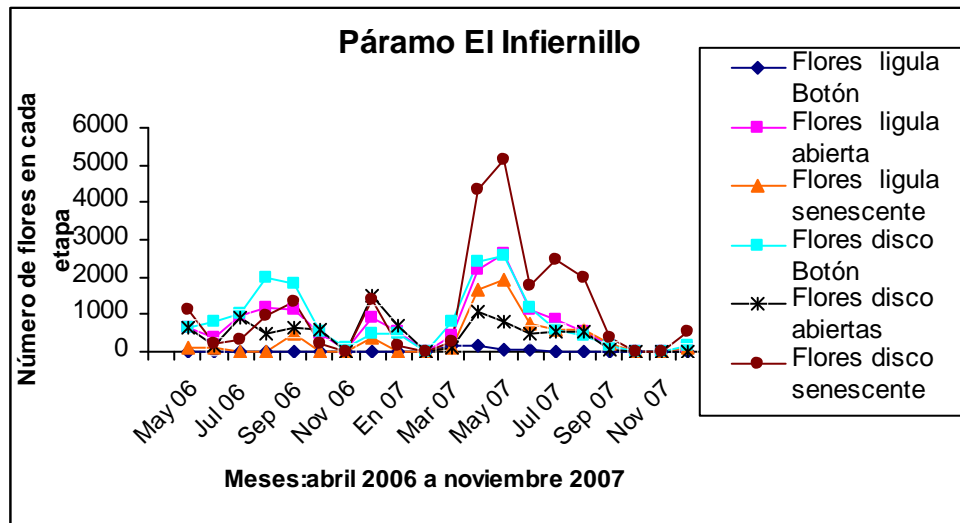
C

Grafica 20. Relación de precipitación total, temperatura y humedad relativa con flores de disco senescentes en el Páramo El Infiernillo. Fuente: Este estudio.

### 8.2.3.3 Relación Fenofases flores de lígula y de disco

Conforme a los resultados que se presentaron en los eventos de botón, flor abierta y senescente para las inflorescencias de lígula y disco en el páramo de El Infiernillo, se puede afirmar que primero ocurre la antesis de las flores de disco o masculinas y posteriormente las femeninas o de lígula (grafica 21)



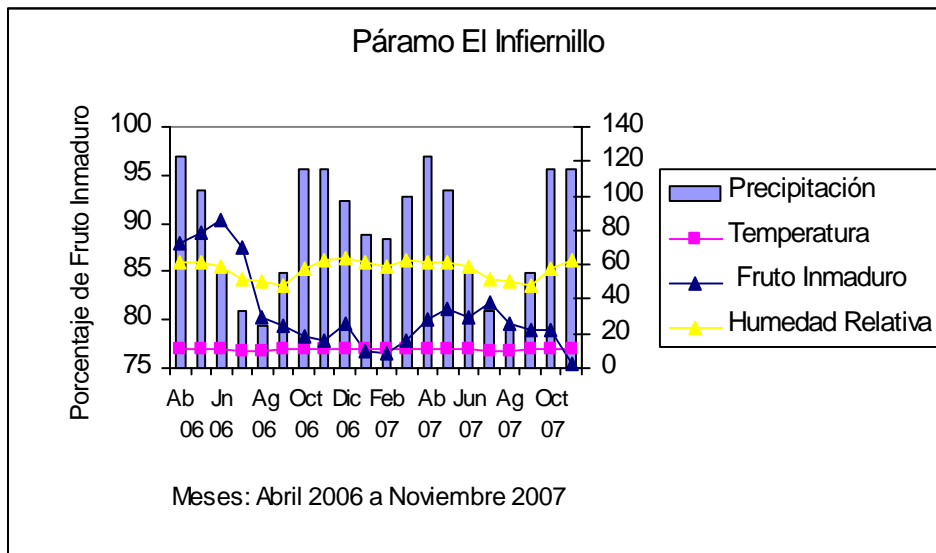


Grafica 21. Fenología de las flores de disco y de lígula de la población de *Espeletia pycnophylla* en Páramo de El Infiernillo Fuente: Este estudio.

## 8.2.4 Fructificación

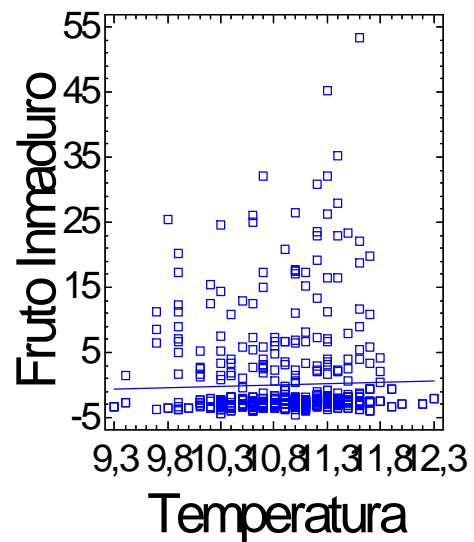
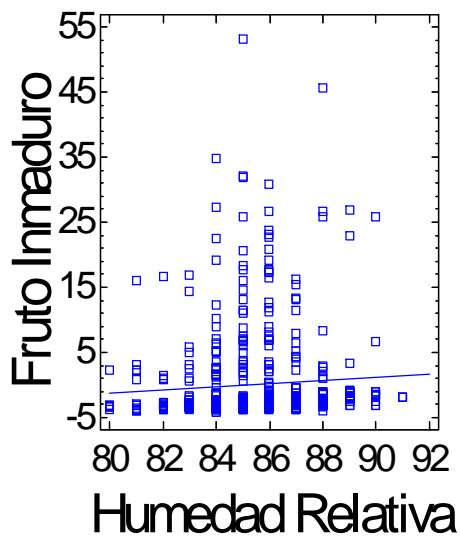
### 8.2.4.1 Frutos Inmaduros

La menor producción de frutos verdes por capítulo en la población se presenta en el mes de noviembre del 2007 con 2% época de pluviosidad, humedad relativa y temperatura altas, seguido de febrero de 2007 con 8% época tanto de precipitación como temperatura y humedad relativa con valores medios, mientras que en el mes de junio de 2006 ocurre la mayor cantidad con capítulos en fruto inmaduro con 86% época de transición entre húmeda a seca. Sin embargo para el 2007 es julio con 38% el que presenta la mayor producción de estos frutos en época seca con baja precipitación, menor temperatura y baja humedad relativa. (Grafica 22)

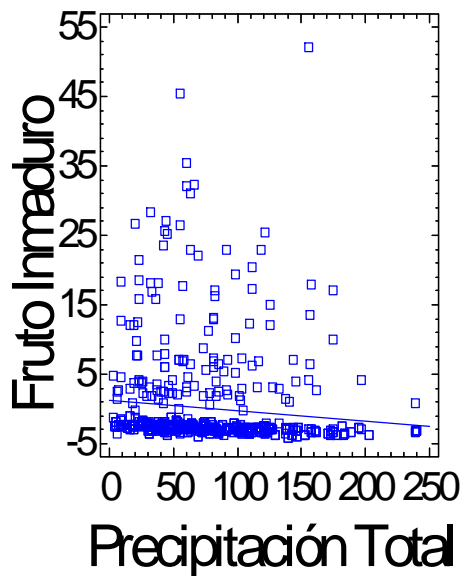


Grafica 22. Porcentaje de Plantas de la población de *Espeletia pycnophylla* con capítulos en Fruto Inmaduro vs parámetros ambientales Estación “El Paraíso” vs meses en el Páramo de El Infiernillo Fuente: Este estudio.

El estado fenológico de fruto inmaduro de *Espeletia pycnophylla* presente en El Páramo El Infiernillo presentó una correlación no significativa con los factores ambientales de humedad relativa ( $P = 0,1272$ ) y temperatura ( $P = 0,5334$ ). La precipitación total ( $P = 0,0303$ ) si presentó correlación significativa con fruto inmaduro) (Grafica 23. a, b, c)



a



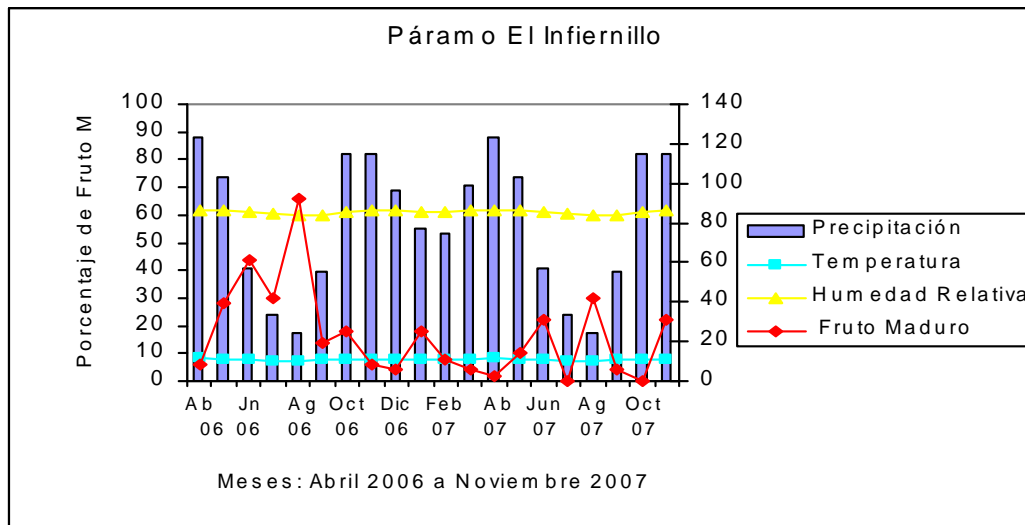
b

c

Grafica 23. Relación de humedad relativa, temperatura y precipitación total con Fruto Inmaduro en el Páramo El Infiernillo. Fuente: Este estudio.

#### 8.2.4.2 Frutos maduros

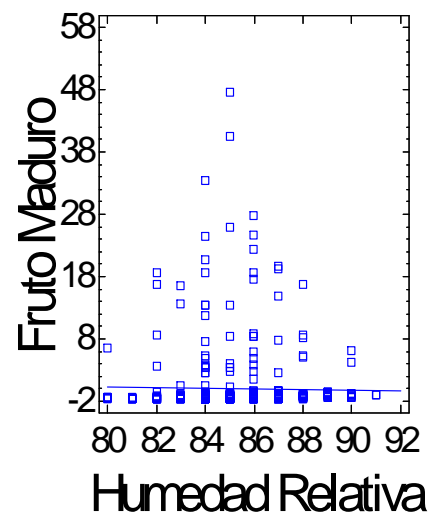
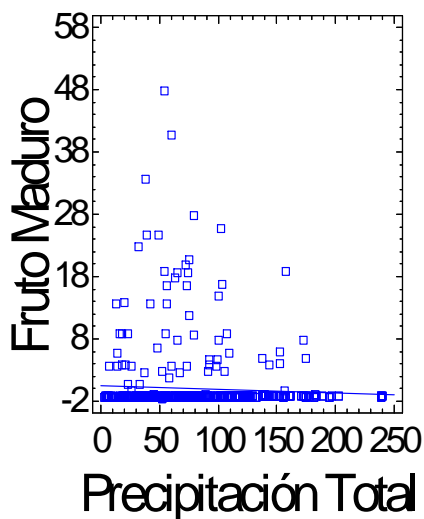
El pico más alto de capítulos con Frutos maduros en el páramo de El Infiernillo se presentó en agosto del 2006 con un 66%, mes de época seca, con la más baja precipitación en el año, menor temperatura y baja humedad relativa. Se destaca igualmente en el año 2006, junio con 44%, época de transición de húmeda a seca, Presentó dos picos bajos en el año 2007 en los meses de julio y octubre con valores de 0% (Grafica 24). Se encontró que un capítulo puede producir entre 0 y 66 frutos con un promedio de 26.

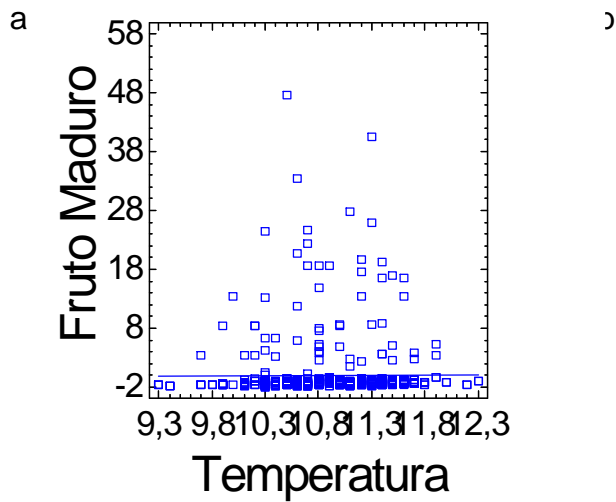


Grafica 24. Porcentaje de Plantas de la población de *Espeletia pycnophylla* con capítulos en Fruto Maduro vs parámetros ambientales Estación “El Paraíso” vs meses en el Páramo de El Infiernillo. Fuente: Este estudio.

De acuerdo con las gráficas 22 y 24, se define el comportamiento de fructificación como continuo, y teniendo en cuenta que la madurez de los frutos presenta dos picos altos en los meses de junio y agosto (2006 y 2007), se puede definir el ritmo del suceso como sincrónico.

Respecto a fruto maduro se encontró que no existe una correlación significativa con los factores ambientales de Precipitación total ( $P = 0,2372$ ), La humedad relativa ( $P = 0,7374$ ) y temperatura ( $P = 0,9072$ ) (Grafica 25. a, b, c).

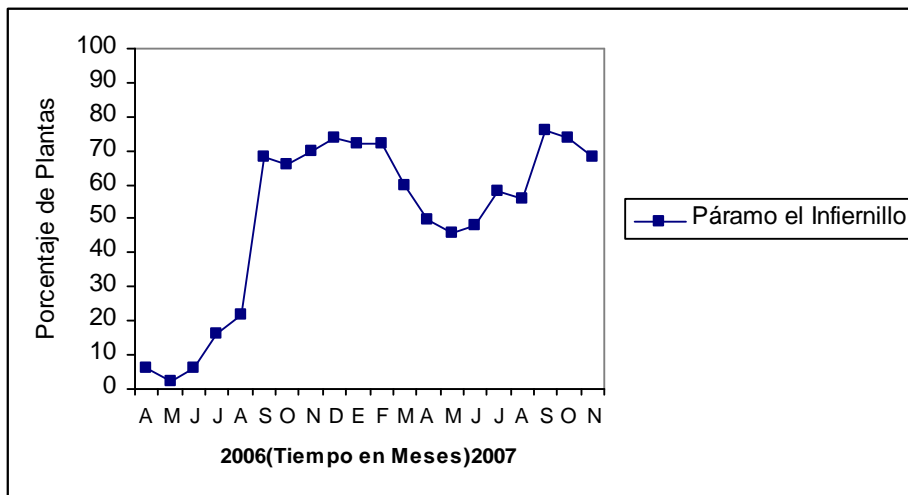




c  
 Grafica 25. Relación de precipitación total, humedad relativa y temperatura con Fruto maduro en el Páramo El Infiernillo. Fuente: Este estudio.

### 8.2.5 Plantas sin Evento Fenológico

En éste estudio se encontró que en el mes de de Septiembre del 2007 con 38 individuos y diciembre del 2006 con 37 individuos en porcentajes el 76 y 74% respectivamente de la población se encontró en un periodo de receso reproductivo (Grafica 12). Sin embargo no se presenta la ausencia total de fenofases, ya que algunas plantas dentro de la población presentaron alguna de éstas.



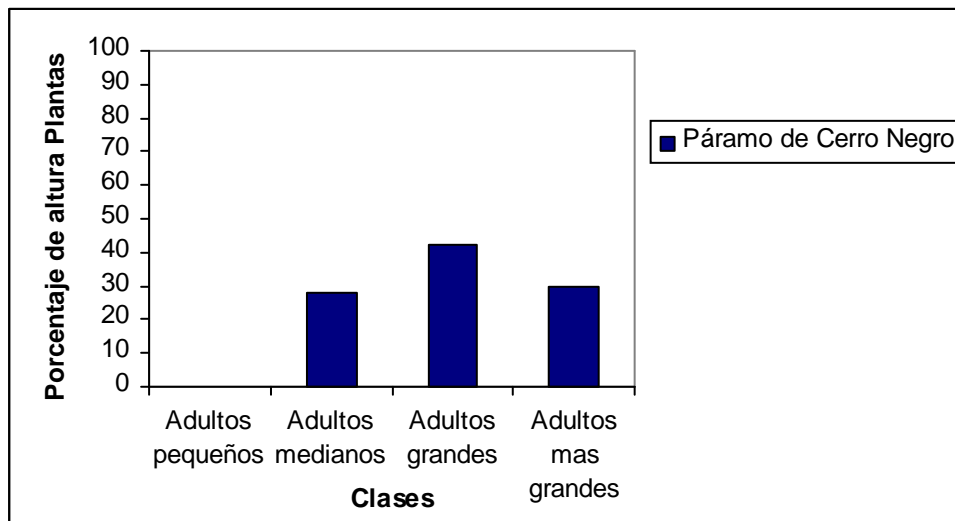
Grafica 26. Porcentaje de Plantas de la población de *Espeletia pycnophylla* sin evento fenológico en el Páramo de El Infiernillo. Fuente: Este estudio

### 8.3 Páramo de Cerro Negro

La zona específica de estudio en Cerro Negro se encuentra localizada en la vereda La Esperanza y el área de muestreo se ubica a 1 km. de la población, en una ondonada cerca de la fuente de agua que abastece al poblado y donde la velocidad del viento es baja. Debido a la cercanía con la vereda, este sector se utiliza para actividades de extracción de leña y para la piscicultura (González et al. 2009).

#### 8.3.1 Altura de las plantas

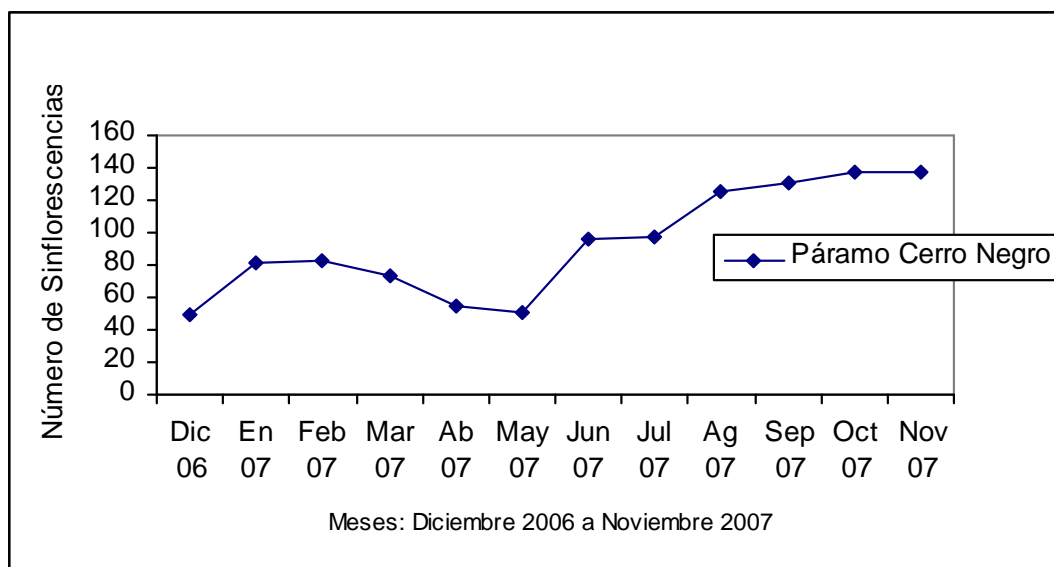
En el Páramo de Cerro Negro las alturas de los individuos reproductivos se encontraron entre un mínimo de 65 y un máximo de 170 cm, con una media de 111,903 cm. se encontró el 14% en adultos medianos, 30% con adultos más grandes, predominando los adultos grandes con el 42 %.(Grafica 27)



Gráfica 27. Porcentaje de altura plantas vs clases Páramo de Cerro negro. Fuente: Este estudio.

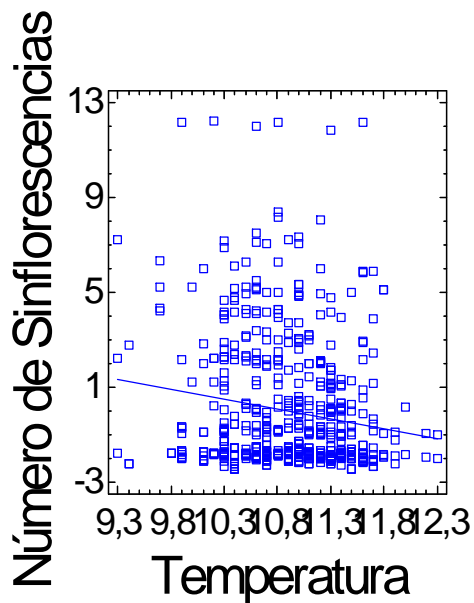
#### 8.3.2 Número de Sinflorescencias y Capítulos por sinflorescencia

En el Páramo de Cerro Negro el mayor número de Sinflorescencias en la población ocurre en noviembre del 2007 con 138, iniciando en agosto del 2007 con 126, seguido de septiembre del 2007 con 131 y en octubre del 2007 con 137 sinflorescencias (Grafica 28) y el mínimo número de sinflorescencias fue en diciembre del 2006 con ; en cuanto al promedio de número de sinflorescencia por individuo es de 5 con un mínimo de 0 y un máximo de 16.

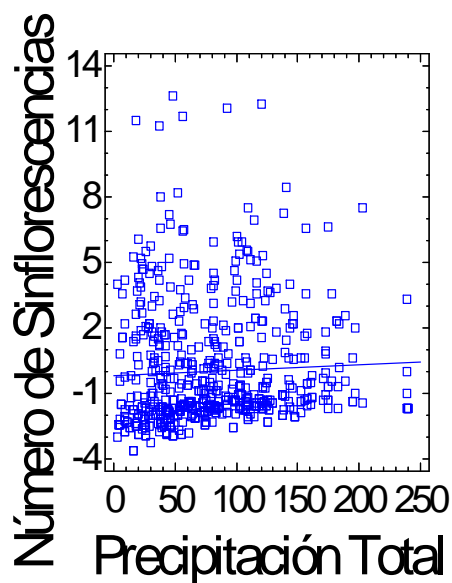


Grafica 28. Numero de sinflorescencias en la poblacion de *Espeletia pycnophylla* vs meses en el Páramo de Cerro. Fuente: Este estudio.

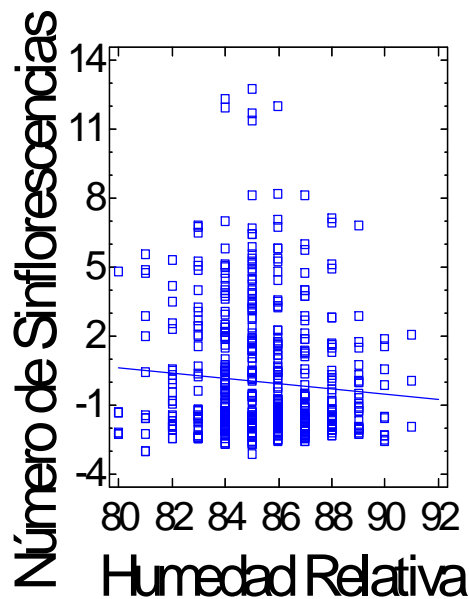
En el páramo de Cerro Negro se encontró que existe una correlación altamente significativa entre el número de sinflorescencias y La temperatura ( $P = 0,0003$ ). Los factores ambientales precipitación total ( $P = 0,3447$ ) y la humedad relativa ( $P = 0,0632$ ) no presentan correlación significativa con el número de sinflorescencias (Grafica 25. a, b, c).



a



b

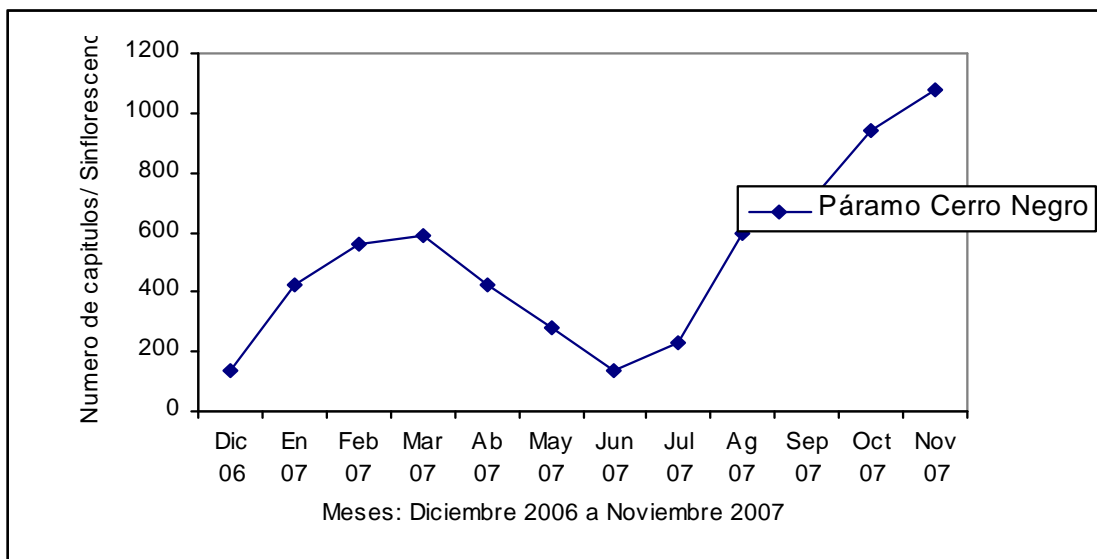


c

Grafica 29. Relación de temperatura, precipitación total y humedad relativa con el número de sinflorescencias en el Páramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

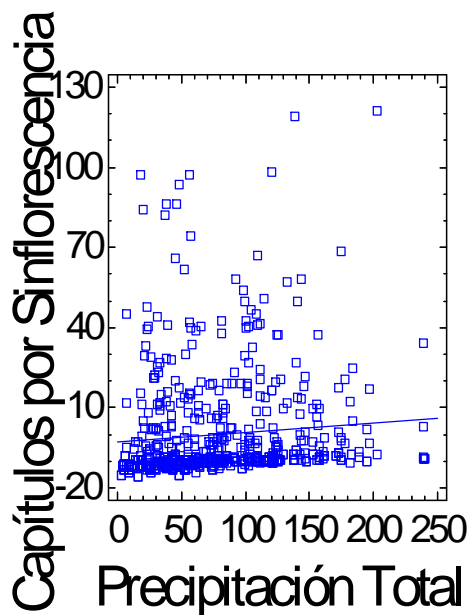
Respecto al mayor número de capítulos por sinflorescencia en la población se presentó en noviembre del 2007 con 1079, empezó en agosto del 2007 con 596, siguiendo con septiembre del 2007 con 687 y octubre del 2007 con 942 capítulos y el menor número de capítulos por sinflorescencia fue en Diciembre del 2007 con 137 capítulos; (Grafica 30). En cuanto al promedio de número de capítulos por cada sinflorescencia en un individuo es de 4.5 con un mínimo de 0 y un máximo de 19 y el total de capítulos por planta con un mínimo de cero y un máximo de 129



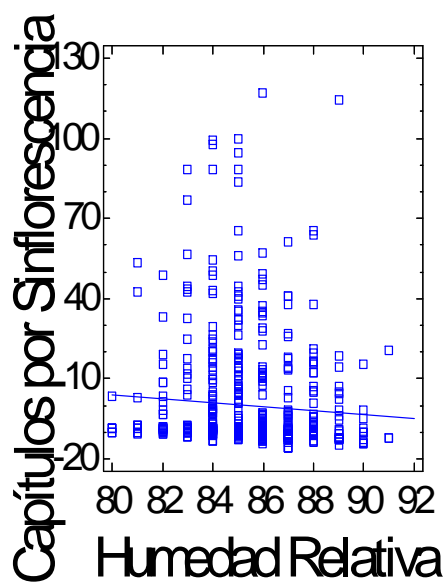


Grafica 30. Numero de Capitulos por sinflorescencia Paramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

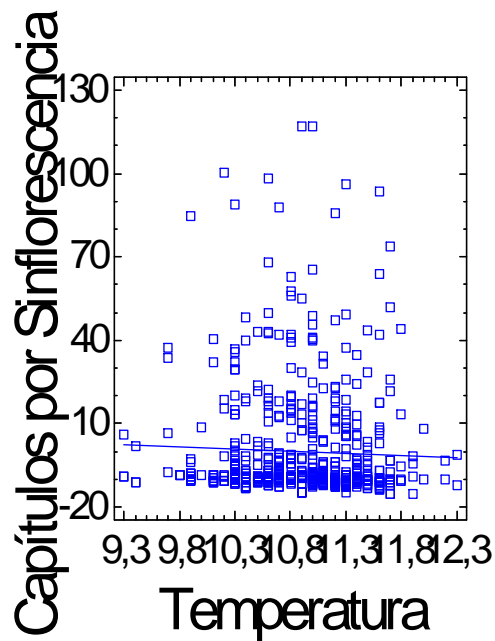
En el páramo de Cerro Negro se encontró que no existe una correlación significativa entre el número de capitulos por sinflorescencias y los factores ambientales de precipitación total ( $P = 0,0748$ ), la humedad relativa ( $P = 0,1080$ ) y la temperatura ( $P = 0,3782$ ) (Grafica 31. a, b, c)



a



b

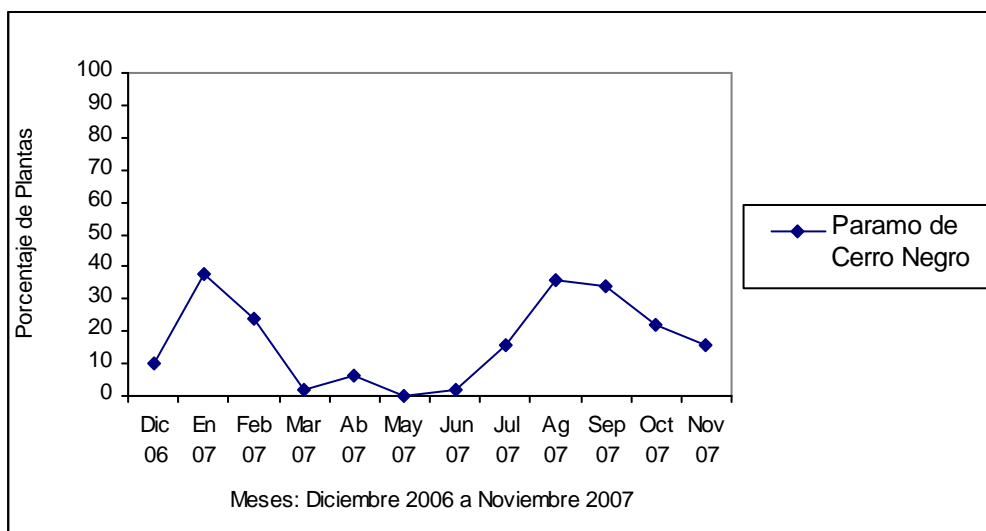


c

Grafica 31. Relación de precipitación total, humedad relativa y temperatura con capítulos por sinflorescencia en el Páramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

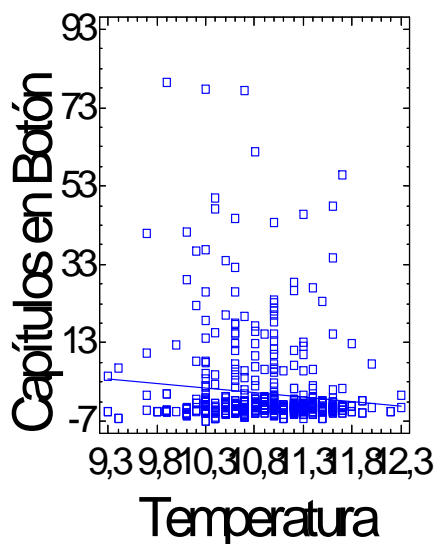
### 8.3.3 Floración

Los máximos porcentajes de capítulos en botón en la población de *E. pycnophylla* en el páramo de Cerro Negro se registraron en los meses de enero del 2007 con un 38 %, agosto del 2007 con 36% y septiembre del 2007 con 34 %. Los menores valores para la preantesis se presentaron en los meses de marzo con un 2% y mayo con 0% (Grafica 32).

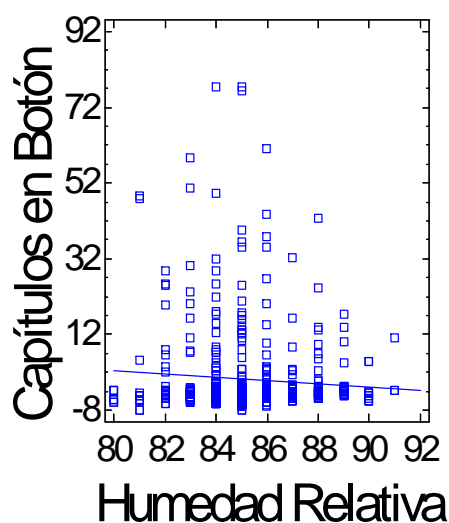


Grafica 32. Porcentaje de Plantas con capítulos en botón en Páramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

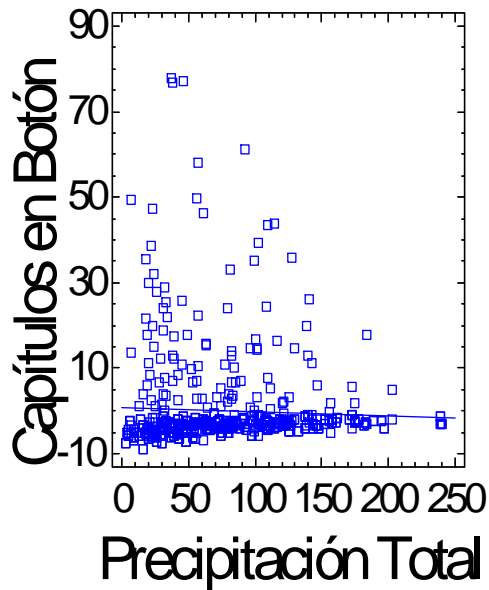
En el páramo de Cerro Negro se encontró que existe una correlación altamente significativa entre los capítulos en Botón y Los factores ambientales de la temperatura ( $P = 0,0028$ ), la humedad relativa ( $P = 0,0107$ ) y la precipitación total ( $P = 0,3103$ ) no presentó correlación significativa (Grafica 33. a, b, c).



a



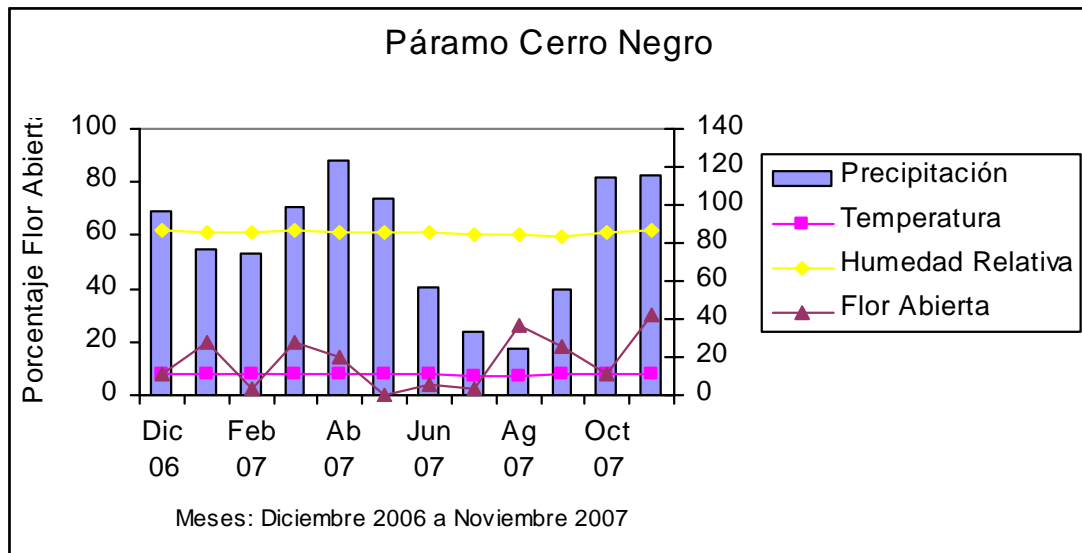
b



c

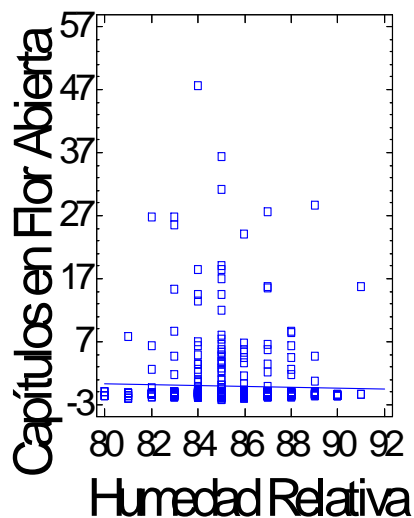
Grafica 33. Relación de temperatura, humedad relativa y precipitación total con capítulos en botón en el Páramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

Respecto al pico más alto de capítulos con Flor Abierta, éste ocurrió en el mes de noviembre del 2007 con un 30%, época húmeda con alta pluviosidad, mayor humedad relativa y temperatura; se destacaron otros picos en los meses de enero y marzo con un 20%, periodo de transición a época húmeda y agosto con 26% época seca con baja precipitación, menor temperatura y humedad relativa. Se presentó el mínimo pico de floración en mayo del 2007 con 0%, aunque en febrero y julio también fue baja, con solo 2% (Grafica 34). Según el seguimiento de la floración que se le hizo durante el año se puede afirmar que la floración es discontinua y posee un ritmo asincrónico. Presentó una estacionalidad de época húmeda y seca.

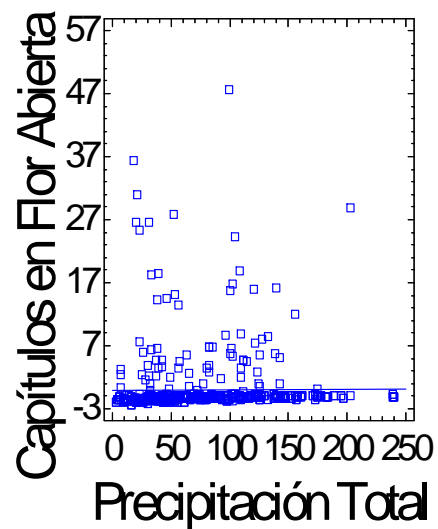


Grafica 34. Porcentaje de Plantas de la población de *Espeletia pycnophylla* con capítulos en Flor abierta vs parámetros ambientales Estación “El Paraíso” El Paraíso vs meses en el Páramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

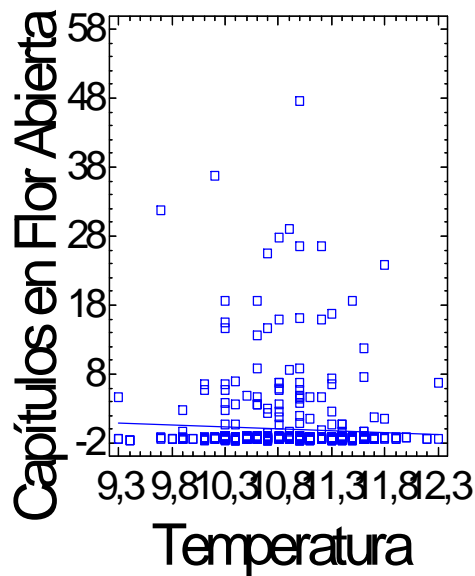
Se encontró que no existe una correlación significativa entre Flor abierta y los factores ambientales seleccionados. Humedad Relativa ( $P = 0,5053$ ), Precipitación total ( $P = 0,9744$ ) y Temperatura ( $P = 0,2135$ ) (Grafica 35. a, b, c)



a



b

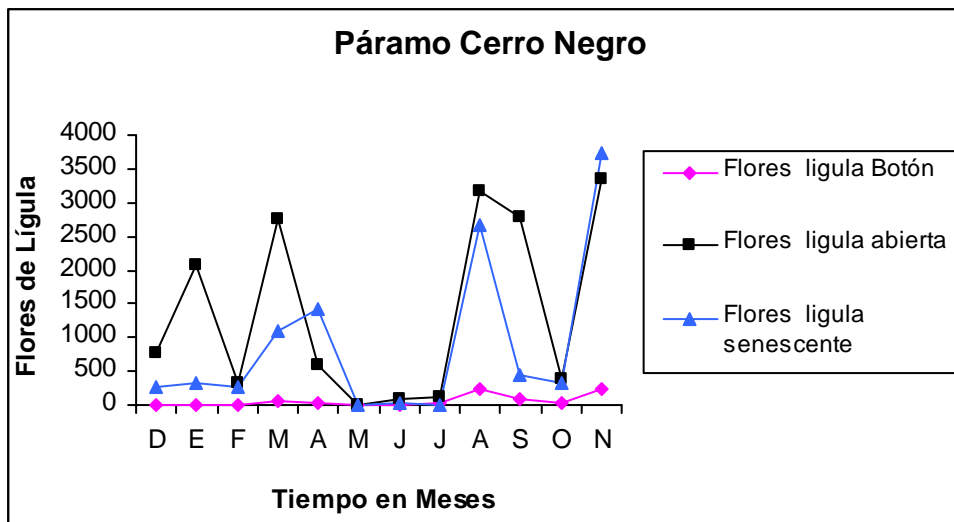


C

Grafica 35. Relación de humedad relativa y precipitación total y temperatura con capítulos en Flor abierta en el Páramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

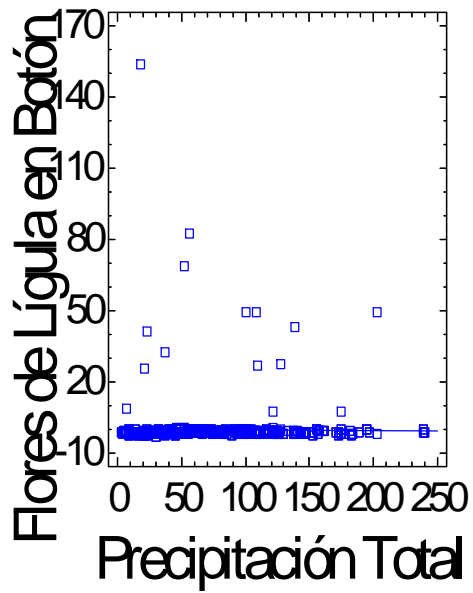
### 8.3.3.1 Fenofases de flores de lígula

En el páramo de Cerro Negro, la población de la especie objeto de estudio presentó un solo pico en la producción de flores de lígula en botón que fue en el mes de agosto con 238 (Grafica 36).

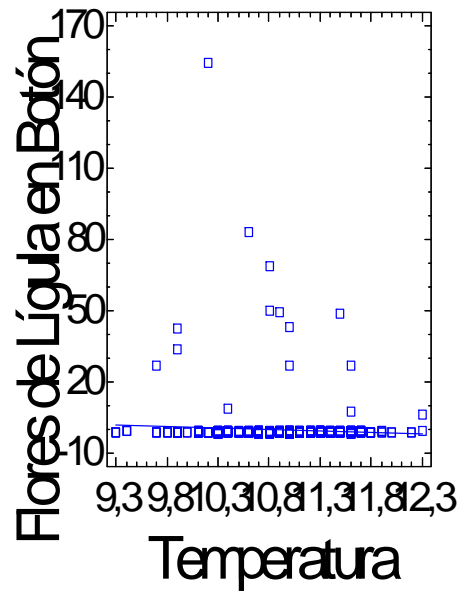


Grafica 36. Fenología de las flores de lígula de la población de *Espeletia pycnophylla* en el Páramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

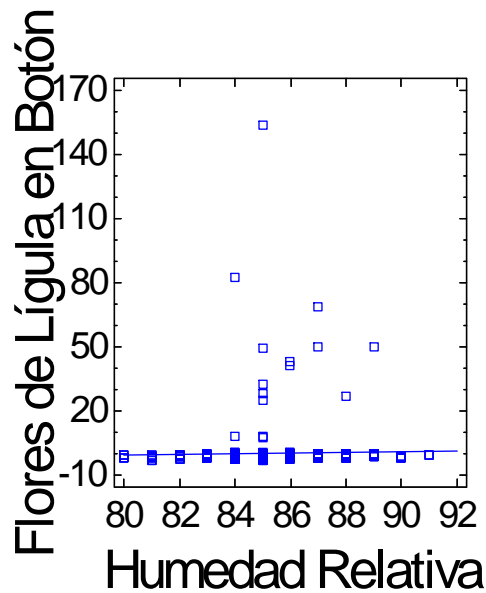
La fenofase de flores de lígula en botón de *Espeletia pycnophylla* en el Páramo de Cerro Negro presentó una correlación no significativa con los factores ambientales de precipitación total ( $P = 0,7719$ ), temperatura ( $P = 0,1183$ ) y humedad relativa ( $P = 0,5129$ ) (Grafica 37. a, b, c)



a



b

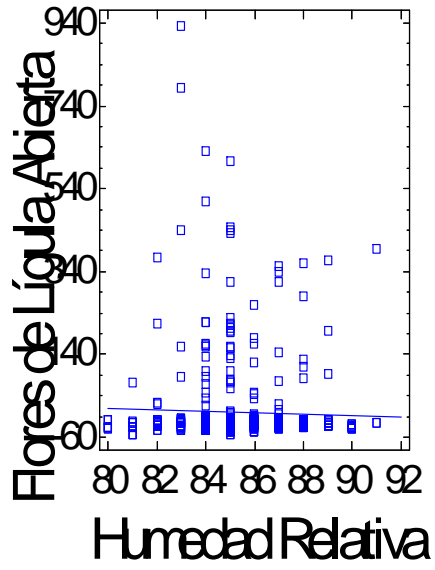


c

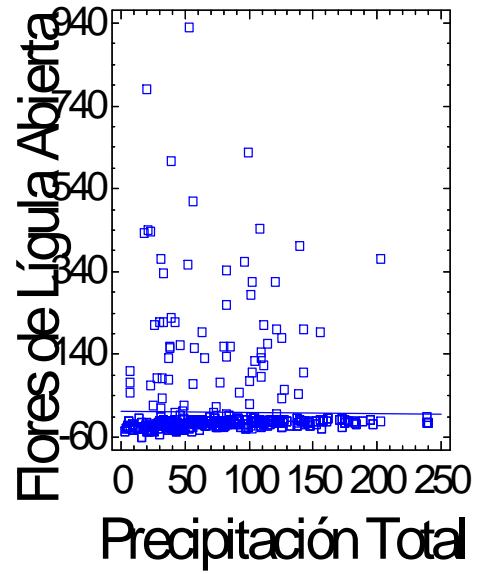
Grafica 37. Relación de precipitación total, temperatura y humedad relativa con Flores de lígula en botón en el Páramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

Respecto a la mayor producción de flores de lígula abiertas ocurrió en el mes de noviembre del 2007 con 3733. Se presentaron otros picos altos en los meses de agosto con 3165, marzo con 2750 y enero con 2077 y la menor producción fue en mayo con un valor de 0 y junio con 76 (Grafica 36). La fenofase de flores de lígula abierta de *Espeletia pycnophylla* del Páramo Cerro Negro presentó una correlación no significativa con los factores ambientales de La humedad relativa ( $P = 0,4802$ ) y precipitación total ( $P = 0,8082$ ). El factor ambiental temperatura ( $P = 0,0356$ ) presentó una correlación significativa con flores de lígula abierta (Grafica 38. a, b, c)

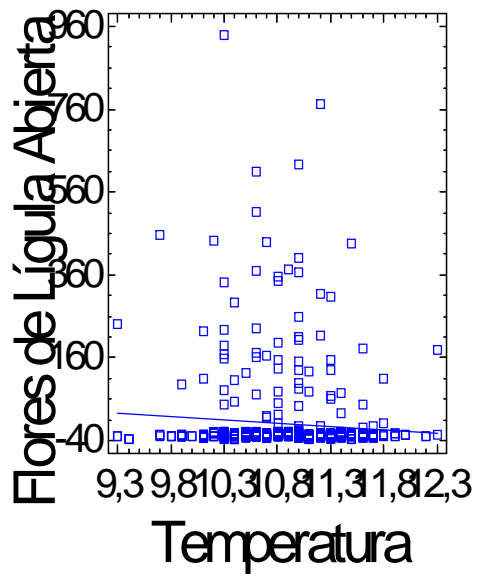




a



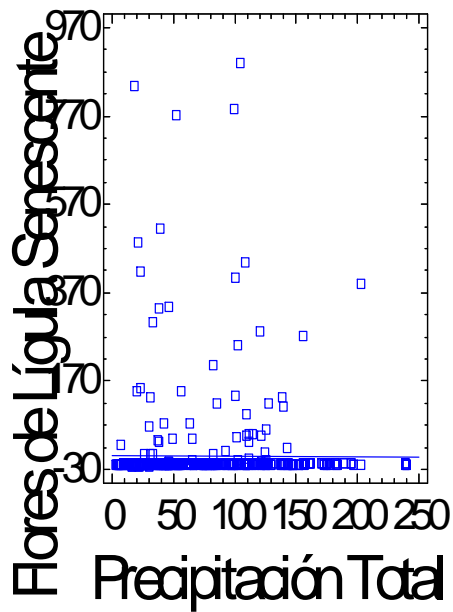
b



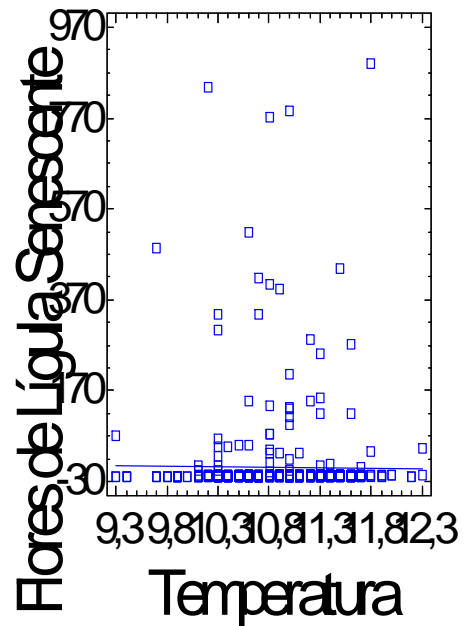
c

Grafica 38. Relación de humedad relativa, precipitación total y temperatura con Flores de lígula abierta en el Páramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

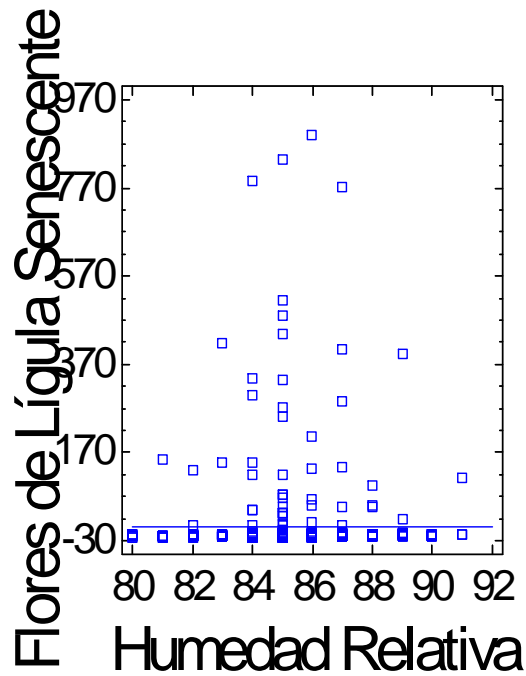
En cuanto a las flores de lígula senescentes, el pico más alto se presentó en el mes de noviembre con 3733, aunque se destacan también los meses de agosto con 2665, y abril con 1421. La menor producción sucedió en los meses de mayo, julio con 0 y junio con 29 (Grafica 36). La fenofase de flores de lígula senescente de *Espeletia pycnophylla* de El Páramo Cerro Negro presentó una correlación no significativa con los factores ambientales de precipitación total ( $P = 0,8005$ ), temperatura ( $P = 0,6900$ ) y humedad relativa ( $P = 0,9537$ ) (Grafica 39. a, b, c)



a



b

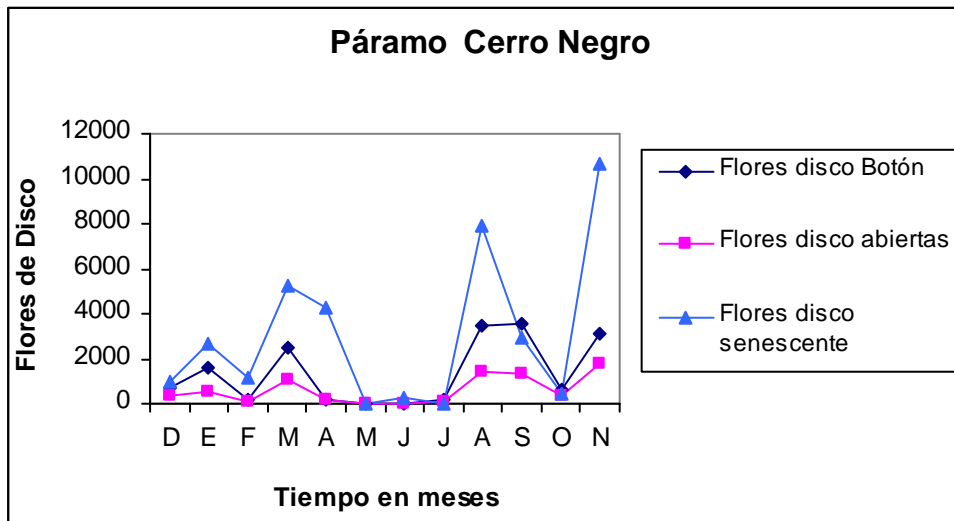


c

Grafica 39. Relación de precipitación total, temperatura y humedad relativa con Flores de lígula senescente en el Páramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

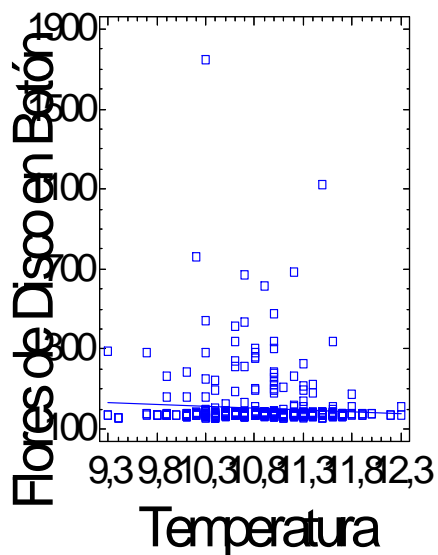
### 8.3.3.2 Fenofases de Flores de Disco

La mayor producción de flores de disco en botón de la población de *E. pycnophylla* en el Páramo de Cerro Negro sucedió en los meses de agosto y septiembre con 3424 y 3524 respectivamente, aunque se destacan otros picos en los meses noviembre con 3129, Enero con 1633 y marzo con 2481, presentó una menor producción en el mayo del 2007 con un valor de 0 (Grafica 40).

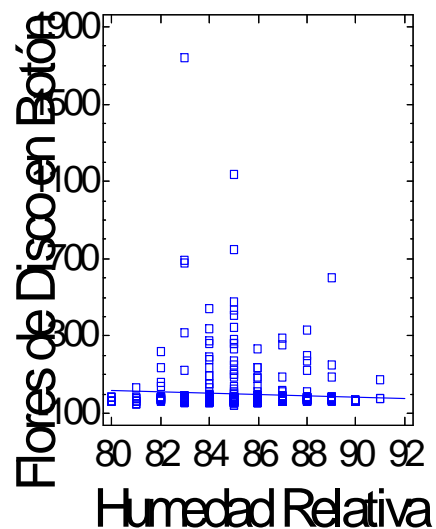


Grafica 40. Fenología de las flores de disco de la población de *Espeletia pycnophylla* en Páramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

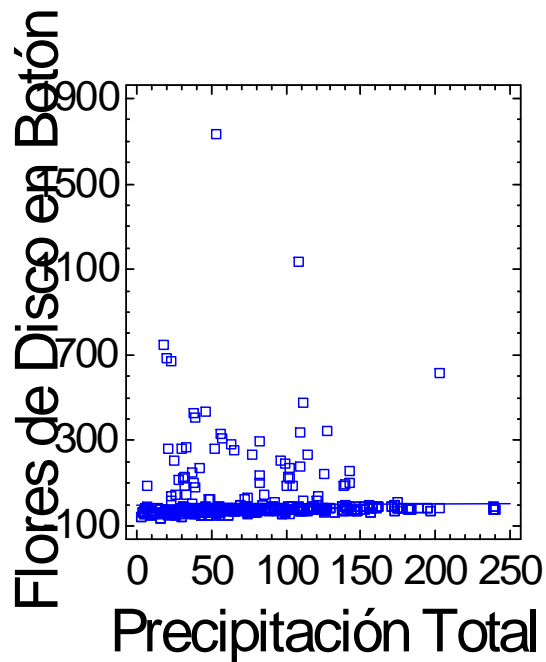
La fenofase de flores de disco en botón de *Espeletia pycnophylla* de El Páramo Cerro Negro presentó una correlación no significativa con los factores ambientales de temperatura ( $P = 0,0883$ ), La humedad relativa ( $P = 0,2207$ ) y precipitación total ( $P = 0,9684$ ) (Grafica 41. a, b, c)



a



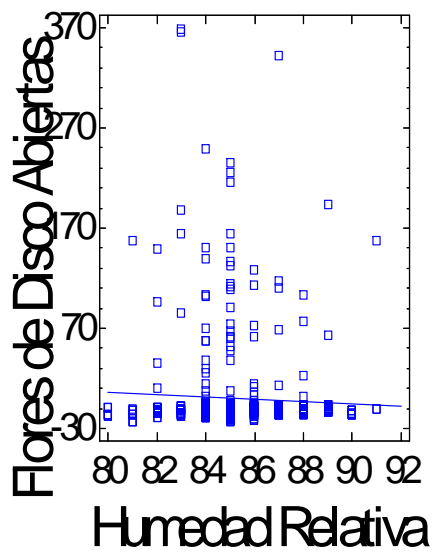
b



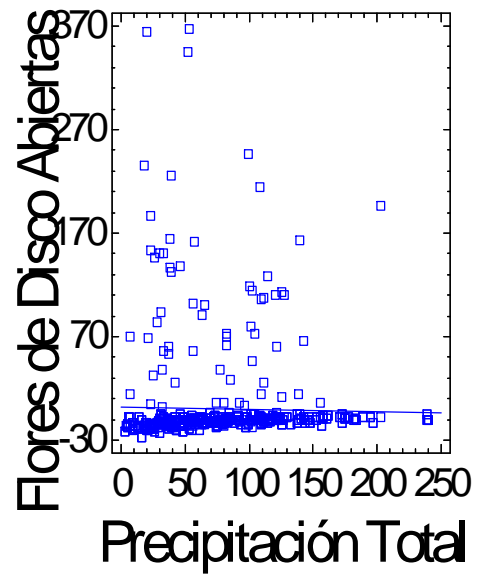
c

Grafica 41. Relación de temperatura, humedad relativa y precipitación total con Flores de disco en botón en el Páramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

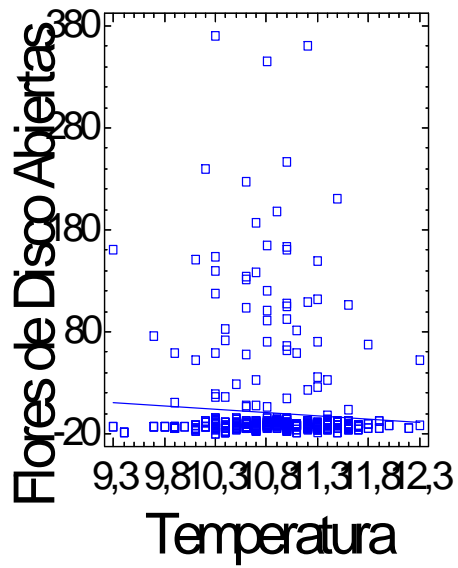
El pico de la mayor producción de flores de disco abiertas se presentó en el mes de noviembre con 1803, seguido por los meses de agosto 1456 y marzo con 1057 y presentó un pico bajo con un valor de 0 en el mes de mayo (Grafica 39). La fenofase de flores de disco abierta de *Espeletia pycnophylla* de El Páramo de Cerro Negro presentó una correlación no significativa con los factores ambientales de humedad relativa ( $P = 0,2708$ ) y la precipitación total ( $P = 0,6400$ ). La temperatura ( $P = 0,0433$ ) presentó una correlación significativa con flores de disco abierta (Grafica 42. a, b, c)



a



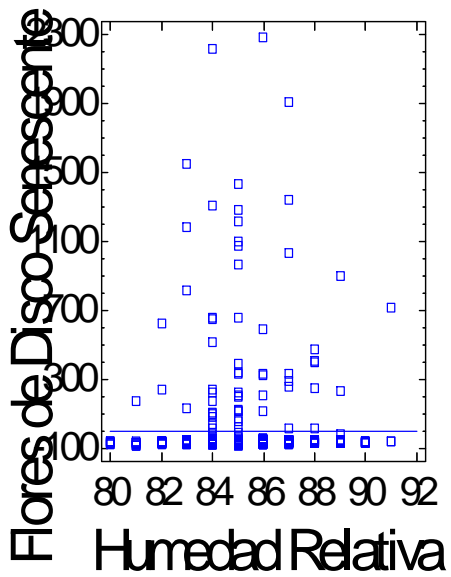
b



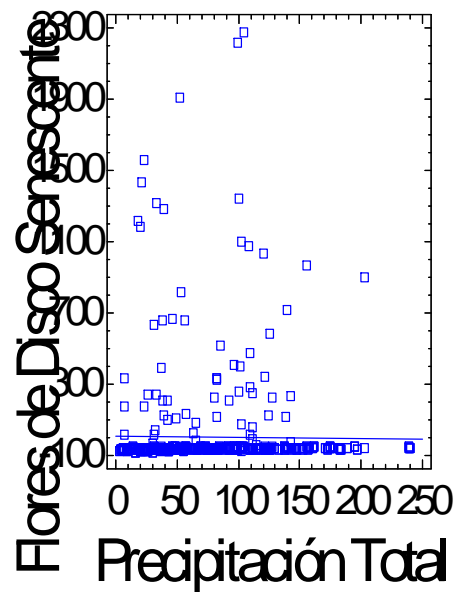
c

Grafica 42. Relación de humedad relativa y precipitación total y temperatura con Flores de disco abiertas en el Páramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

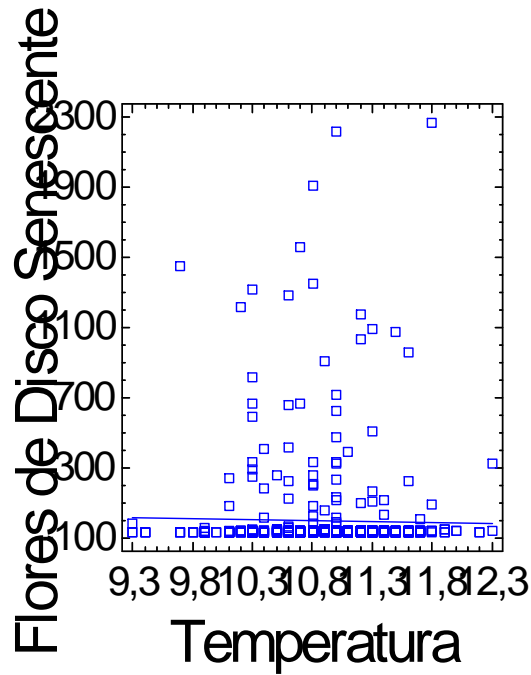
En el mes de noviembre del 2007 con 10663 ocurrió el pico más alto para flores de disco senescente; sobresalen igualmente los meses de agosto con 7954, marzo con 5279. El mes de mayo, tuvo valores de cero para flores de disco senescentes (Grafica 39). La fenofase de flores de disco senescente de *Espeletia pycnophylla* en el Páramo de Cerro Negro presentó una correlación no significativa con los factores ambientales de Humedad Relativa ( $P = 0,9380$ ), Precipitación total ( $P = 0,8110$ ) y Temperatura ( $P = 0,5950$ ) (Grafica 43. a, b, c)



a



b



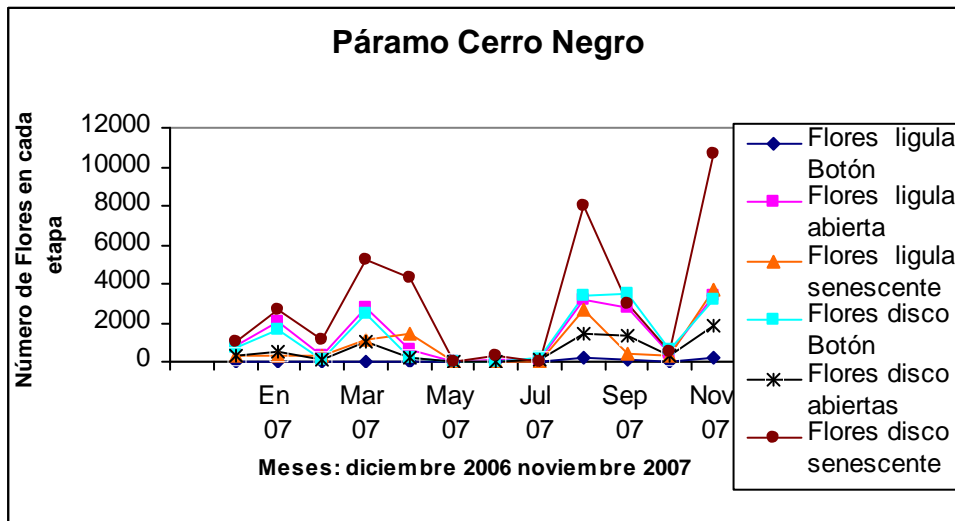
c

Grafica 43. Relación de humedad relativa, precipitación total y temperatura, con Flores de disco senescente en el Páramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

### 8.3.3.3 Relación Fenofases flores de lígula y de disco

Conforme a los resultados que se presentaron en los eventos de botón, flor abierta y senescente para las inflorescencias de lígula y disco para el páramo de Cerro Negro, se puede afirmar que primero ocurre la antesis de las flores de disco o masculinas y posteriormente las femeninas o de lígula (grafica 44)



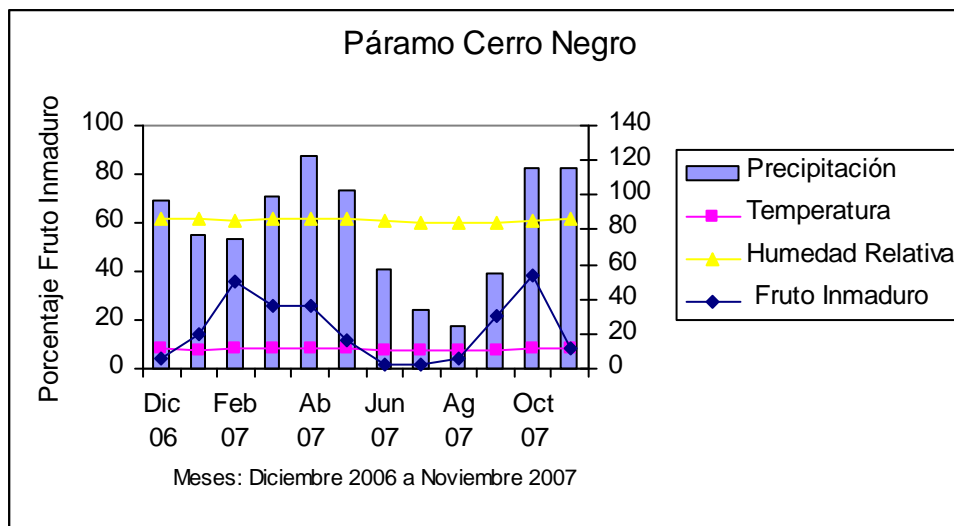


Grafica 44. Fenología de las flores de lígula y de disco de la población de *Espeletia pycnophylla* en Páramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

### 8.3.4 Fructificación

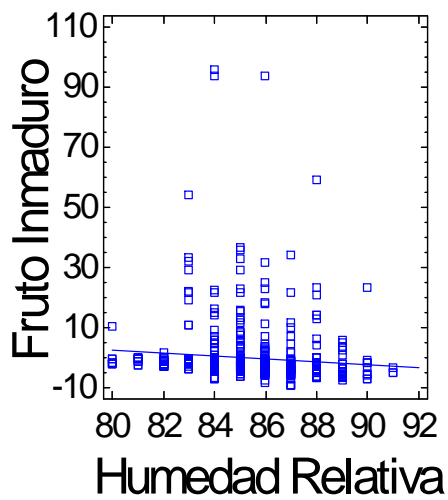
#### 8.3.4.1 Frutos inmaduros

La más alta producción de frutos inmaduros por capítulo en la población ocurrió en el mes de Octubre con 38%, época de alta pluviosidad, mayor humedad relativa y mayor temperatura, seguida por Febrero con 36 %, mientras que la más baja producción se presentó en los meses de junio y julio con 2%, época seca con menor precipitación, temperatura y humedad relativa baja (Grafica 45).

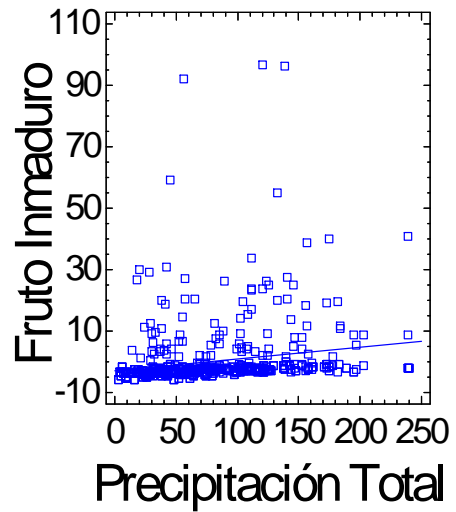


Grafica 45. Porcentaje de Plantas de la población de *Espeletia pycnophylla* con capítulos en Fruto Inmaduro vs parámetros ambientales Estación "El Paraíso" vs meses en el Páramo de Cerro Negro Fuente: Este estudio.

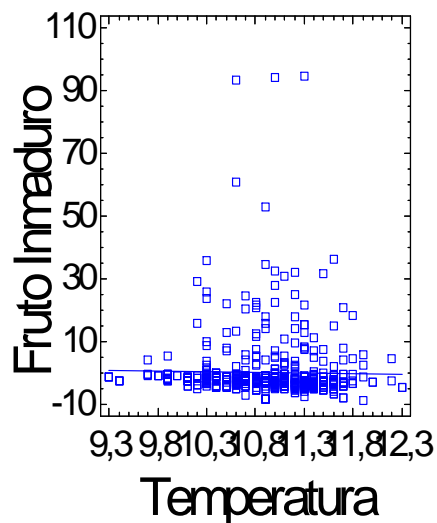
El estado fenológico de fruto inmaduro de *Espeletia pycnophylla* del Páramo de Cerro Negro presentó una correlación significativa con los factores ambientales de La humedad relativa ( $P = 0,0391$ ) y precipitación total ( $P = 0,0001$ ). La temperatura ( $P = 0,6073$ ) no presento correlación significativa con fruto inmaduro (Grafica 46. a, b, c)



a



b

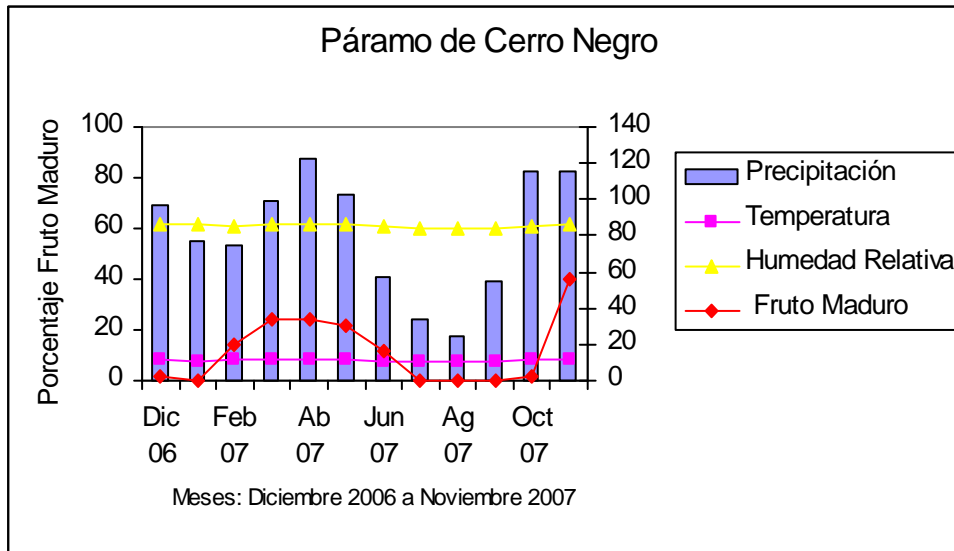


c

Grafica 46. Relación de humedad relativa y precipitación total, temperatura con fruto inmaduro en el Páramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

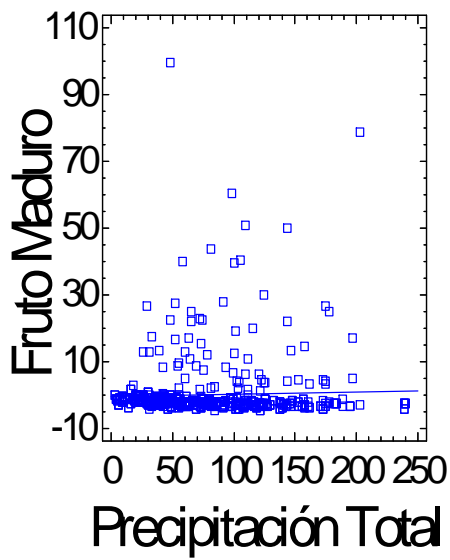
### 8.3.4.2 Frutos maduros

El pico más alto de capítulos con Frutos maduros en el páramo de Cerro Negro ocurrió en el mes de noviembre con un 40% época húmeda con alta precipitación, y alta humedad relativa, seguido de otros picos que de igual manera se presentaron en la otra época húmeda del año (marzo, abril, y mayo) con 14%, 13% y 11% y presentó 4 picos bajos con valores de 0 en los meses de enero, julio, agosto y septiembre (Grafica 47). Cada capítulo produce entre 4 y un máximo de 58 frutos maduros con un promedio de 34.

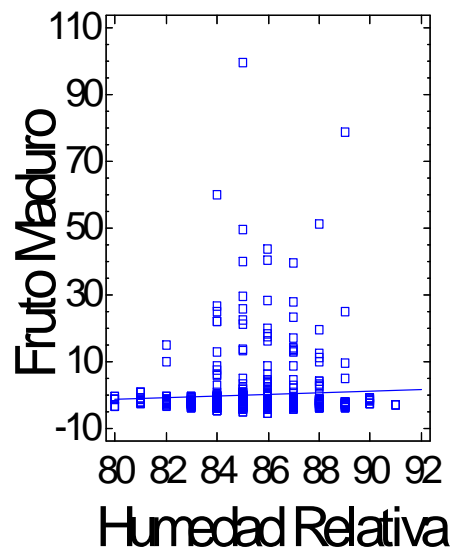


Grafica 47. Porcentaje de Plantas con capítulos en Fruto maduro vs parámetros ambientales Estación “El Paraíso” vs meses en el Páramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

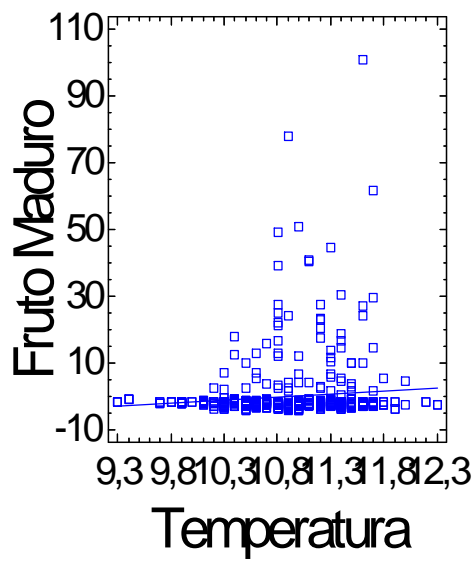
Con respecto a fruto maduro se encontró que no existe una correlación significativa con los factores ambientales de precipitación total ( $P = 0,3792$ ) y La humedad relativa ( $P = 0,2680$ ) presentaron correlación significativa con fruto maduro. Se encontró que existe una correlación significativa entre fruto maduro y la temperatura ( $P = 0,0038$ ) (Grafica 48. a, b, c).



a



b



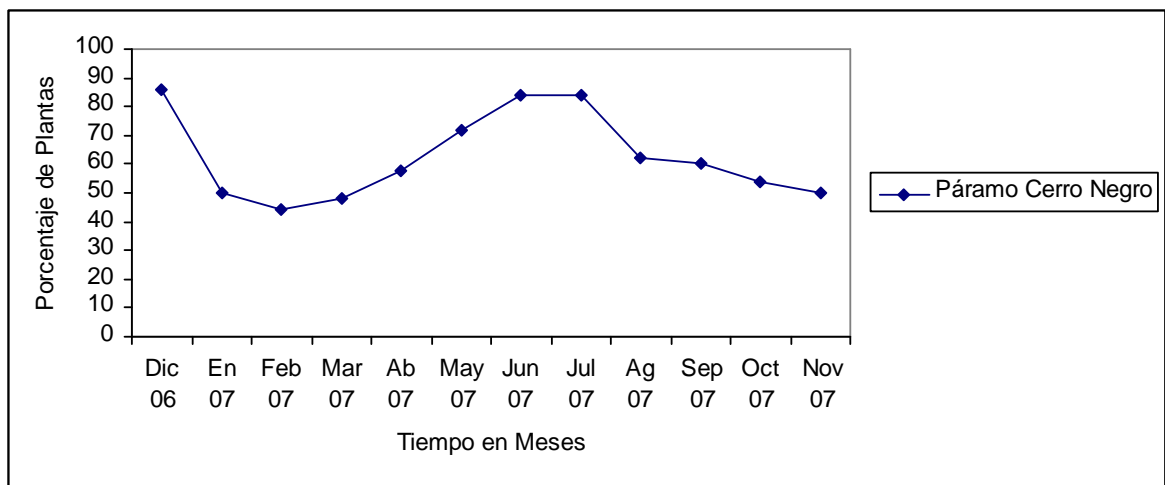
c

Grafica 48. Relación de precipitación total, humedad relativa y temperatura con fruto maduro en el Páramo de Cerro Negro Fuente: Este estudio.

Teniendo en cuenta todo el proceso de fructificación de la población (frutos verdes y maduros), se puede determinar que esta fenofase presenta un comportamiento continuo y un ritmo asincrónico (Gráficas 45 y 47).

### 8.3.5 Plantas sin Evento Fenológico

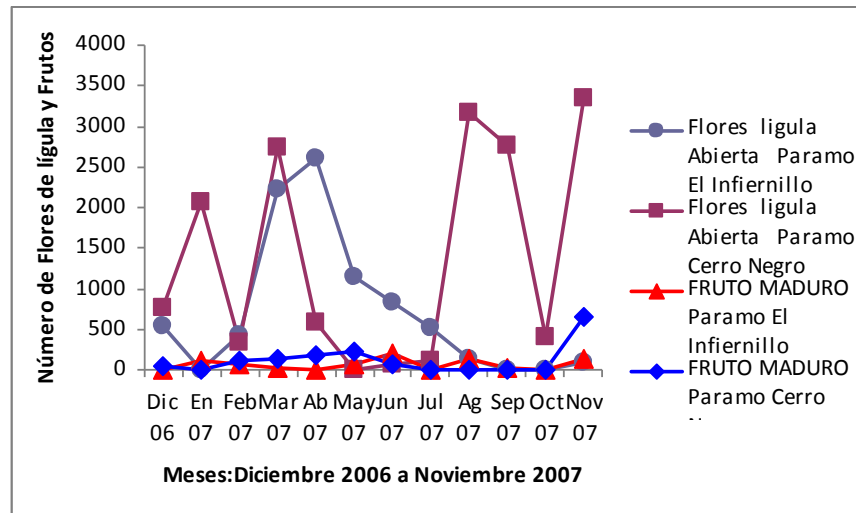
En éste estudio se encontró que en el mes de Diciembre de 2006, el 86% de la población con 43 individuos se encontró en un periodo de descanso o receso reproductivo, así como también en los meses de junio y julio del 2007, donde se registró un 84% con 42 individuos de ausencia de eventos fenológicos (Gráfica 49).



Grafica 49. Porcentaje de Plantas sin evento fenológico en el Páramo de Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

### 8.3.6. Comparación entre flores de lígula abierta vs frutos maduros de los páramos de El Infiernillo y Cerro Negro

Se pudo observar en esta investigación que la planta produce una gran cantidad de flores femeninas, sin embargo la cantidad de éstas que llega a desarrollar frutos es bajo. Estas situaciones, se debe probablemente a diferentes factores entre ellos: muchas flores no alcanzan a ser polinizadas o fertilizadas, mientras que otras son predadas por larvas de insectos. Por otra parte, gran cantidad de frutos inmaduros también son afectados por predadores, lo cual impide que lleguen a la madures (Gráfica 50).



Grafica 50. Relacion entre Flores de lígula abierta vs Frutos Maduros en los páramos de El Infiernillo y Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

#### 8.4 Análisis comparativo de las poblaciones de *Espeletia pycnophylla* en los dos sitios de estudio

##### 8.4.1 Altura de las plantas

Se observaron diferencias altamente significativas entre las medias de el número de altura de plantas presentes en la especie *Espeletia pycnophylla* en los páramos de El infiernillo y Cerro Negro (P-Valor=0,0000), siendo Cerro Negro con el mayor número de individuos con una altura de plantas entre 111 y 114 cm (Figura 10)

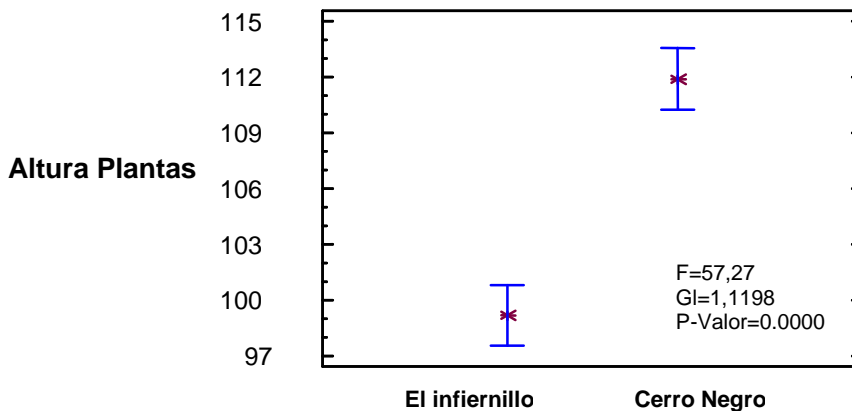


Figura 10. Relacion entre la altura de las plantas vs los paramos de El Infiernillo y Cerro Negro Fuente: Este estudio.

#### 8.4.2. Número de Sinflorescencias

Se observaron diferencias altamente significativas entre las medias de el número de sinflorescencias presentes en la especie *Espeletia pycnophylla* en los páramos de El Infiernillo y Cerro Negro (P-Valor=0,0001), siendo Cerro Negro con el mayor número de Sinflorescencias (Figura 11)

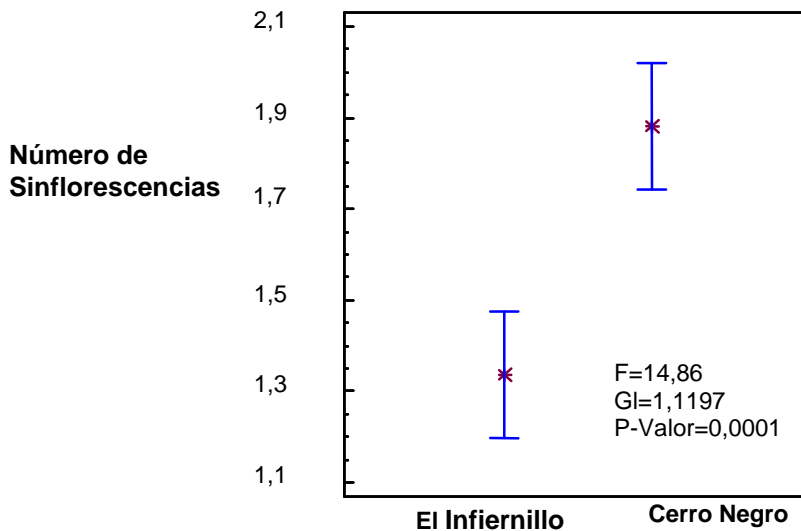


Figura 11. Relacion entre el número de Sinflorescencia vs los paramos de El Infiernillo y Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

#### 8.4.3. Número de Capítulos por Sinflorescencia

Se observaron diferencias altamente significativas entre las medias de el número de capítulos por sinflorescencia presentes en la especie *Espeletia pycnophylla* en los páramos de El Infiernillo y Cerro Negro ( P-Valor= 0.0000) ), presentó Cerro Negro el mayor número de capítulos por sinflorescencias (Figura 12)

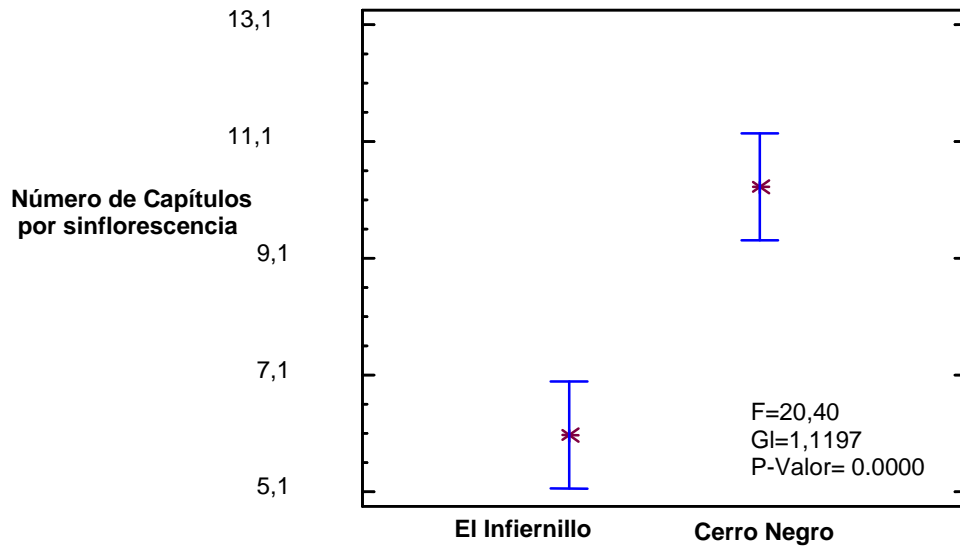


Figura 12. Relacion entre el número de Capítulos por Sinflorescencia vs los Páramos de El Infiernillo y Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

#### 8.4.4. Capítulos en Estado de Botón

Se observaron diferencias altamente significativas entre las medias de los capítulos en estado de botón presentes en la especie *Espeletia pycnophylla* en los páramos de El infiernillo y Cerro Negro (P-Valor= 0.0000). Es Cerro Negro donde se presentan la mayor cantidad de Capítulos en botón (Figura 13)

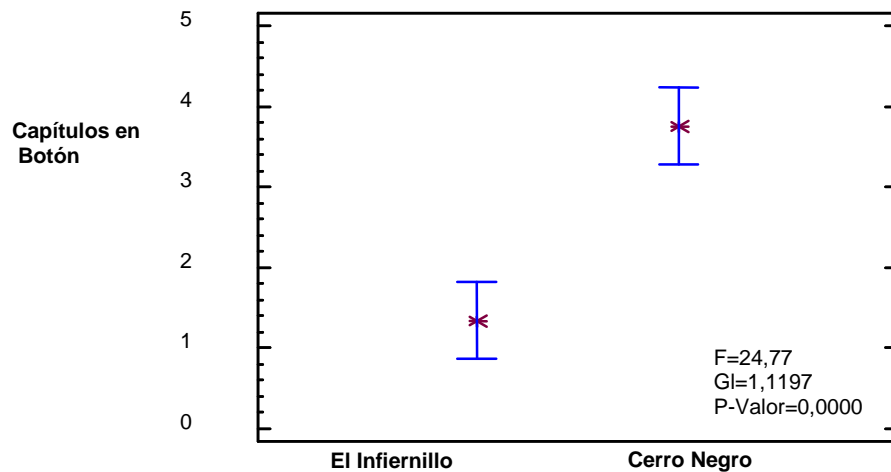


Figura 13. Relacion entre el número de Capítulos en estado de Boton vs los Páramos de El Infiernillo y Cerro Negro. Fuente: Este estudio.



#### 8.4.5 Capítulos en Estado de Flor Abierta

Se observaron diferencias altamente significativas entre las medias de los capítulos en estado de flor abierta presentes en la especie *Espeletia pycnophylla* en los páramos de El Infiernillo y Cerro Negro (P-Valor= 0.0054), se encontró que Cerro Negro tuvo mayor producción en capítulos de flor abierta (Figura 14)

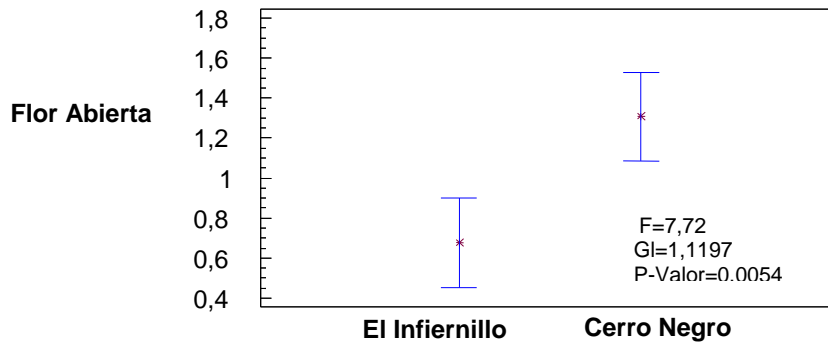


Figura 14. Relacion entre el numero de Capítulos en estado de Flor abierta vs los Páramos de El Infiernillo y Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

#### 8.4.6 Flores de Lígula en Botón

No se observaron diferencias significativas entre las medias de los capítulos en estado de flores de lígula en botón presentes en la especie *Espeletia pycnophylla* en los páramos de El Infiernillo y Cerro Negro (P-Valor= 0,3822) (Figura 14)

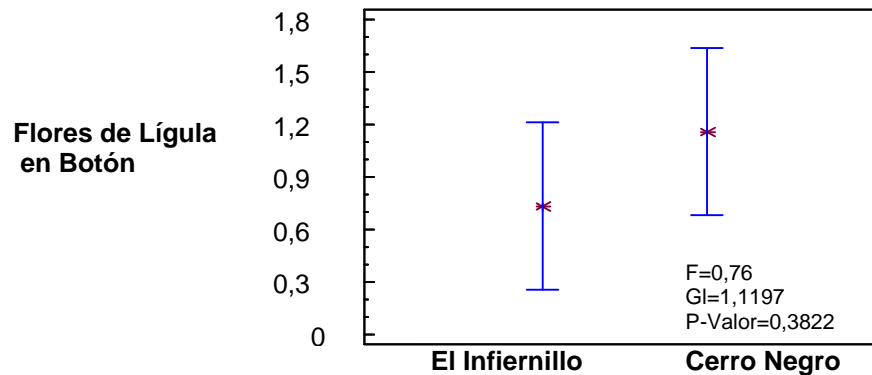


Figura 15. Relacion entre el numero de Capítulos en estado de flores de lígula en botón vs páramos de El Infiernillo y Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

#### 8.4.7. Flores de Lígula Abierta

Se observaron diferencias altamente significativas entre las medias de los capítulos en estado de flores de lígula abierta presentes en la especie *Espeletia pycnophylla* en los páramos de El infiernillo y Cerro Negro (P-Valor=0,0049), presentando Cerro mayor número de flores de lígula abierta (Figura15)

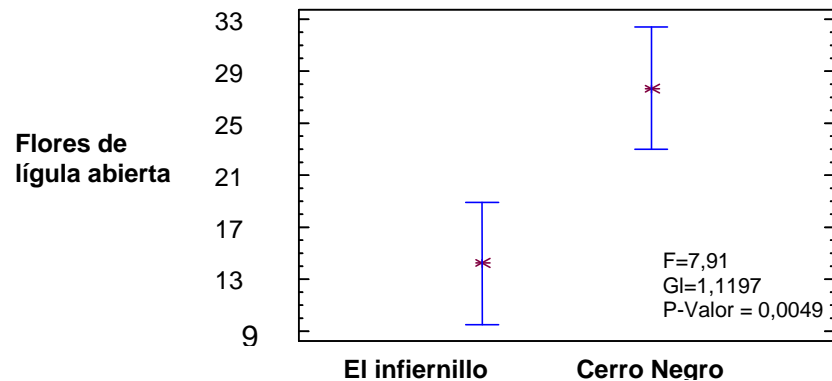


Figura 16. Relacion entre el numero de Capítulos en estado de flores de lígula abierta vs páramos de El Infiernillo y Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

#### 8.4.8 Flores de Lígula Senescente

Se observaron diferencias significativas entre las medias de los capítulos en estado de flores de lígula senescente presentes en la especie *Espeletia pycnophylla* en los páramos de El infiernillo y Cerro Negro (P-Valor= 0,0472). Se encontró que la mayor cantidad de flores de lígula senescente fue en Cerro Negro (Figura 16)

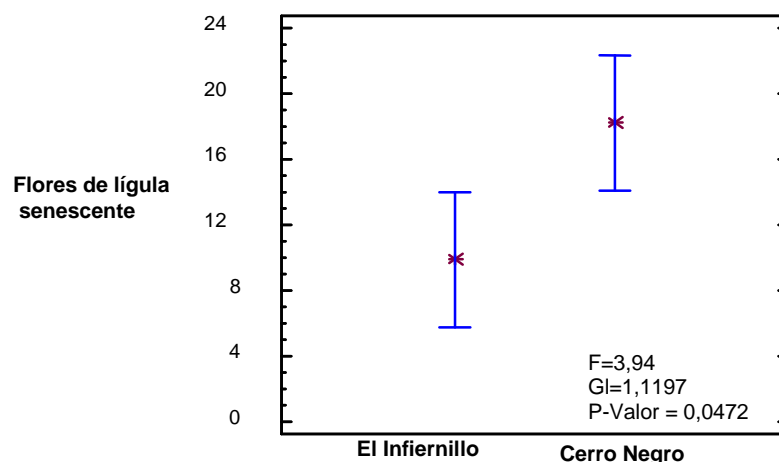


Figura 17. Relacion entre el número de Capítulos en estado de flores de lígula senescente vs páramos de El Infiernillo y Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

#### 8.4.9. Flores de Disco en Botón

Se observaron diferencias significativas entre las medias de los capítulos en estado de flores de disco en botón presentes en la especie *Espeletia pycnophylla* en los páramos de El Infiernillo y Cerro Negro (P-Valor= 0,0235). Cerro Negro presento mayor cantidad de flores de disco en botón que El Infiernillo (Figura 17)

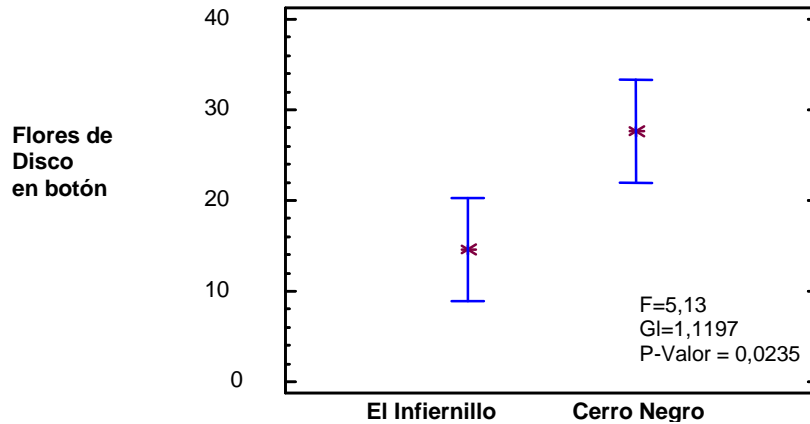


Figura 18. Relacion entre el número de Capítulos en estado de flores de disco en botón vs páramos de El Infiernillo y Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

#### 8.4.10 Flores de Disco abiertas

Se observaron diferencias significativas entre las medias de los capítulos en estado de flores de disco abierta presentes en la especie *Espeletia pycnophylla* en los páramos de El Infiernillo y Cerro Negro (P-Valor= 0,0427). Se encontró mayor número de flores de disco abierta fue en Cerro Negro (Figura 18)

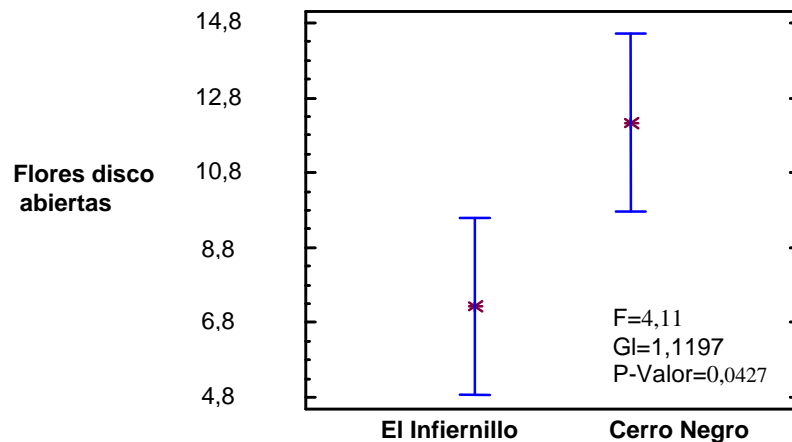


Figura 19. Relacion entre el numero de Capítulos en estado de flores de disco abiertas vs páramos de El Infiernillo y Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

#### 8.4.11 Flores de Disco Senescente

Se observaron diferencias altamente significativas entre las medias de los capítulos en estado de flores de disco senescente presentes en la especie *Espeletia pycnophylla* en los páramos de El Infiernillo y Cerro Negro (P-Valor= 0,0035). Es Cerro Negro donde se encontró gran producción de flores de disco senescente (Figura 19)

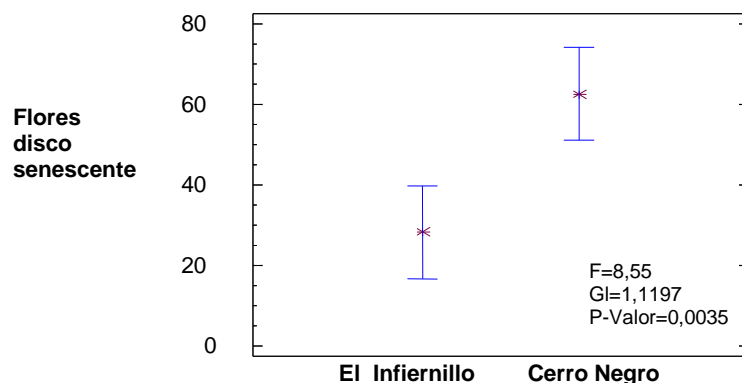


Figura 20. Relacion entre el numero de Capítulos en estado de flores de disco senescente vs páramos de El Infiernillo y Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

#### 8.4.12. Capítulos en Estado de Fruto Inmaduro

No se observaron diferencias significativas entre las medias de los capítulos en estado de fruto inmaduro presentes en la especie *Espeletia pycnophylla* en los páramos de El Infiernillo y Cerro Negro ( P-Valor= 0,7519) (Figura 20)

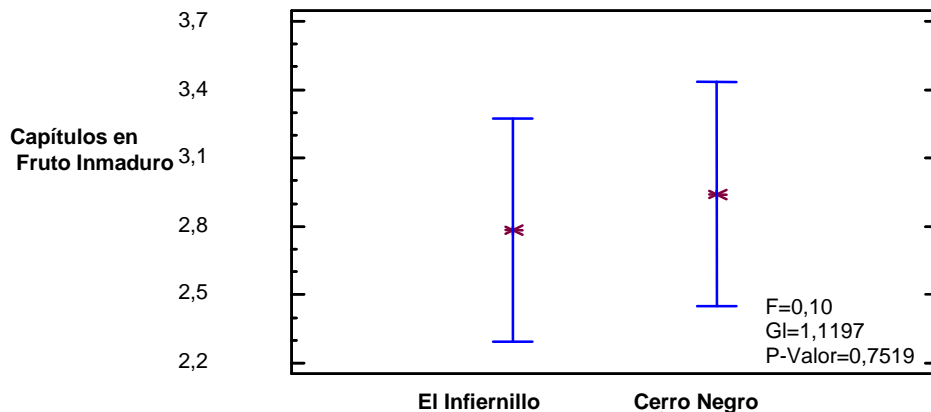


Figura 21. Relacion entre el numero de Capítulos en estado de Fruto inmaduro vs páramos El Infiernillo y Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

#### 8.4.13. Capítulos en Estado de Fruto Maduro

Se observaron diferencias altamente significativas entre las medias de los capítulos en estado de fruto maduro presentes en la especie *Espeletia pycnophylla* en los páramos de El Infiernillo y Cerro Negro (P-Valor= 0,0113). Es Cerro Negro donde se presentó mayor cantidad de frutos maduros (Figura 21)

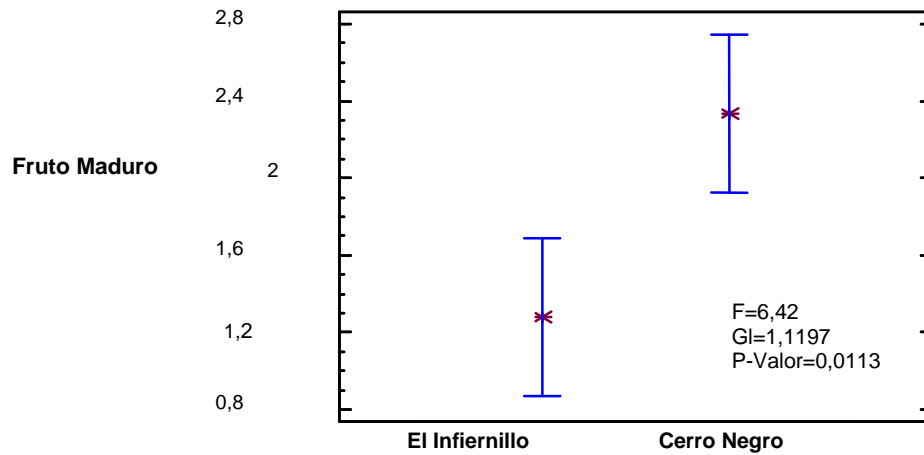


Figura 22. Relacion entre el numero de Capítulos en estado de Fruto maduro vs páramos de El Infiernillo y Cerro Negro. Fuente: Este estudio.

## 9 DISCUSIÓN

### 9.1 Altura de los individuos y actividad reproductiva

Respecto a la altura de los individuos evaluados en la especie *E. pycnophylla* en los dos páramos, existe mayor producción de sinflorescencias y capítulos por planta, en los individuos de altura comprendida entre 50 y 100 cm., contribuyendo así a la producción de un gran número de semillas, con un promedio por capítulo de 26 en el Infiernillo y 34 en Cerro negro. Lo anterior lo corrobora Cavelier *et al.* (1992) quienes reportan para los individuos de *E. barclayana* con alturas entre 61 y 90 cm la actividad reproductiva más alta en el número promedio de sinflorescencias por planta y el número de semillas por capítulo. Así mismo Monasterio (1986) y Estrada y Monasterio (1988) para *E. spicata* dicen que la mayor contribución reproductiva proviene de clases de edad de tamaño intermedias que están entre 41 y 100 cm, ya que éstas clases son las que poseen las tasas más altas de sobrevivencia.

Se encontraron también individuos reproductivos en alturas por debajo o mayores de las anteriormente nombradas, pero con un número menor en su producción. En las 2 poblaciones evaluadas la mayoría de los individuos estaban en la clase de adultos grandes (alturas de 91- 120 cm), siendo mayor el número de individuos en Cerro Negro que en El Infiernillo, así se podría decir que en estas alturas la reproducción en *Espeletia pycnophylla* es óptima, además la altura está directamente relacionada con la edad de la planta. Según Smith (1981), el mayor aporte reproductivo lo hacen los adultos, mientras que el mayor aporte al crecimiento lo hacen las plántulas.; ya que las altas tasas de crecimiento pueden explicarse como selección en las primeras etapas para reducir el tiempo de permanencia en los estados más vulnerables en los ciclos de vida y poder llegar a las etapas donde la supervivencia es mayor.

### 9.2 Número de Sinflorescencias y número de Capítulos por Sinflorescencia

Se observaron para los dos páramos en estudio, diferencias altamente significativas en las poblaciones de *E. pycnophylla* respecto a la producción de sinflorescencias y capítulos. Es en Cerro Negro donde se presenta la mayor producción de número de sinflorescencias y capítulos por sinflorescencia, la cual se deba probablemente a que éste es un páramo húmedo a diferencia de El Infiernillo considerado como un páramo seco, como se confirma con los datos de microclima tomados durante los días de la evaluación, pues Cerro Negro, registró en promedio una humedad relativa mayor del 80%, a diferencia del páramo de El Infiernillo que presentó un promedio de 65%.

El número de sinflorescencias y el número de capítulos en *Espeletia pycnophylla* obedecen a las condiciones ambientales propias de cada sitio. Así, en el páramo El Infiernillo se encontró que existe una correlación significativa con los factores ambientales de precipitación total y Temperatura. Sin embargo la humedad relativa se considera como un factor ambiental que no está significativamente correlacionado con el número de sinflorescencias y capítulos. A diferencia de Cerro Negro que presentó una correlación significativa con los factores ambientales de humedad relativa precipitación total y Temperatura con el número de Sinflorescencias. Sin embargo no presentaron ninguna correlación los factores ambientales anteriormente mencionados con el número de capítulos.

De acuerdo con Solarte et al., (2009), tanto el páramo de El Infiernillo como el de Cerro Negro tienen valores de precipitación cercanos a los 1000 mm, sin embargo Cerro Negro presenta una leve diferencia sobre Pueblo Viejo. En cuanto a la distribución mensual de las lluvias durante el año se observa que los valores de precipitación en Cerro Negro se mantienen relativamente constantes con 80 mm en promedio en la mayor parte de los meses del año, solo en septiembre se presenta un declive por debajo de 50mm. Este comportamiento probablemente explique la permanente humedad y por lo tanto la mayor complejidad de la vegetación de páramo y de los bosques alto andinos aledaños, además de la influencia climática de la vertiente amazónica en la región. En Pueblo Viejo se presentan dos picos de precipitación con meses que superan los 100 mm, no obstante existen meses extremadamente secos con valores menores a los 30 mm que corresponden a la época seca. Pueblo Viejo recibe influencia climática de la vertiente pacífica que tiene altos valores de precipitación en tierras bajas y en el piedemonte, sin embargo por el efecto de sombra de lluvia, las masas de agua no alcanzan a llegar a los páramos de modo permanente durante todo el año provocando condiciones de mayor sequía.

Se podría afirmar que el tamaño en las plantas es otro factor que influye en la mayor producción tanto de sinflorescencias como capítulos en Cerro Negro porque se presentó el mayor número de individuos en la clase de adultos grandes (Smith 1981, Estrada y Monasterio 1988, Cavelier et al. 1992, Armero 2004, Chaves 2006).

### 9.3 Floración

La floración en los dos páramos presentó diferencias significativas respecto a la producción de capítulos en flor abierta, flores de Lígula Abierta y Senescente, flores de Disco en botón, abiertas y senescentes, con resultados de mayor floración en Cerro Negro a diferencia de El Infiernillo. Lo anterior posiblemente se puede haber presentado por la mayor humedad que presenta Cerro Negro, el tamaño de las plantas, a diferencia de El Infiernillo como ya se explicó anteriormente.

En lo referente a los factores ambientales solo se presentó correlación significativa con las fenofases de botón, flor de lígula abierta, y flor de disco en botón con la temperatura en ambos sitios. La humedad relativa y precipitación presentó correlación significativa con botón. A pesar de que no existió en Cerro Negro una correlación significativa entre los factores ambientales de temperatura, humedad relativa y precipitación con flor abierta, flores de lígula en botón, flores de lígula senescente, flores de disco en botón, flores de disco senescente. Si se presentó correlación significativa de temperatura con botón, flores de lígula abierta y flores de disco abierta. También se presentó correlación significativa de humedad relativa y precipitación total con la fenofase de botón. De acuerdo con González et al., (2009) en los procesos de biología reproductiva de *Espeletia pycnophylla* intervienen factores como las condiciones de baja intervención antrópica y fuertes vientos en el páramo de El Infiernillo, mientras que bajo condiciones de alta intervención antrópica y humedad, en el páramo de Cerro la especie tiende a utilizar cualquier mecanismo para garantizar su supervivencia.

En los dos páramos los picos de floración se presentaron en diferentes meses, pero coincidieron en las épocas, presentándose el primer pico en época lluviosa y el segundo pico en época seca, otros factores que influyen también en la reproducción. Esta repartición de su floración en diferentes épocas posiblemente se pueda explicar porque *E. pycnophylla* ha desarrollado estrategias de adaptación a los cambios climáticos extremos que fluctúan en el páramo, para así obtener la repartición temporal del nicho asegurando la mayor producción de semillas. De acuerdo con Fagua y Bonilla (2005), en época seca se favorece el vuelo de los polinizadores, que son importantes para el éxito reproductivo de la población.

Igualmente en esta época se incrementa el viento, especialmente en el páramo de El Infiernillo, (según observaciones de campo) (Fig. 23) y de acuerdo con González et al., (2009), el viento permite la dispersión del polen, convirtiéndose en un factor mucho más eficiente que la acción de los insectos, ya que estos últimos en zonas altas y de baja intervención actúan principalmente como predadores antes que como polinizadores. Lara y Bonilla, (2006) también sostienen que la floración en época seca es el tiempo propicio para la dehiscencia de los frutos y la dispersión eólica de las semillas.

Sin embargo, es diferente lo reportado por Smith (1981) para cinco especies de *Espeletia* en Venezuela, ya que encontró diferencias en la floración de cada especie: *E. schultzii*, *E. lutescens* y *E. timotensis* florecieron en la estación húmeda o en el periodo de transición de ésta con la estación seca, mientras que para *E. floccosa* y *E. humbertii* la floración sucedió en la estación húmeda. De igual manera reporta Chaves (2006) para *E. barclayana*, *E. argentea*, y *Espeletopsis corymbosa* que su floración fue en época lluviosa. De acuerdo con Monasterio (1986), en el páramo, el principal factor desencadenante de la floración es la llegada de las lluvias que rompe con el estrés hídrico sufrido por las plantas



durante la época seca. En la temporada húmeda además del incremento del agua en el suelo, los rangos diarios de temperatura son menores y la mayor humedad relativa disminuye la pérdida del agua, permitiendo gran asignación de nutrientes que benefician el crecimiento y el desarrollo de estructuras reproductivas.

Por otro lado, Bonilla y Zuloaga (1995), Díaz et al (2002) reportan que *Espeletia grandiflora* en el páramo el Granizo, presenta su mayor floración durante la época seca del año. Sin embargo la misma especie en el Parque Nacional Natural Chingaza presenta un pico floral durante los dos meses previos a la temporada seca y las otras tres especies de *Espeletia* *E. killipii*, *E. argentea* y *E. uribei* florecen durante épocas distintas a los dos meses de estación seca (Fagua y Bonilla, 2005).

Respecto a la floración en época húmeda que se presentaron en ambos páramos, puede ser igualmente otra estrategia para garantizar la polinización, pues como lo afirman Lara y Bonilla (2006), la floración que se presenta en época húmeda ocurre para impedir la deshidratación de las flores y la evaporación del néctar.

De acuerdo con Fariñas y Monasterio (1998) citado por Solarte et al. (2009), en los ambientes de páramo se encuentran algunas plantas con habilidades para crecer a altitudes donde otras plantas vasculares no lo pueden hacer; lo cual sugiere la existencia de adaptaciones especiales, que les permiten sobrevivir en las condiciones rigurosas de la alta montaña tropical. Aunque en estos ecosistemas se presentan épocas secas y húmedas a través del año, es más notable la variación climática durante el ciclo diario, donde las oscilaciones térmicas diarias son más importantes y las heladas nocturnas son más frecuentes.

Entre las estructuras reproductivas, la única adaptación conocida son las brácteas involucreles de los capítulos, lo cual permite suponer que las estructuras florales son susceptibles a los cambios drásticos de temperatura que ocurren entre noche y día durante la estación seca, pues como sostienen Fagua y Bonilla (2005), el factor de la alta radiación solar en los páramos durante el día, y la temperatura en la noche por debajo del punto de congelación, podrían acrecentar el daño de los capítulos florales si estos florecieran en el momento de la estación seca.

En este estudio el hecho de que los mayores picos de floración ocurran en meses de alta pluviosidad, tanto en el Infiernillo como en Cerro Negro, le permite a *E. pycnophylla* guardar un equilibrio entre condiciones favorables para los polinizadores y no sufrir daños por la formación de escarcha y cambios fuertes de temperatura en las estructuras florales. Igualmente, para ambas poblaciones sucede un segundo pico de floración en época seca, como una forma de asegurar la reproducción durante gran parte del año, ya que de esta forma disminuye el efecto de los azares ambientales (heladas) y constituye una probabilidad de éxito para la polinización.

En lo referente a la ritmicidad del evento floral, en ninguno de los sitios, las poblaciones de *E. pycnophylla* presentan un evento continuo, aunque para El Infiernillo, se observan periodos con flor de más de seis meses, mientras que para Cerro Negro, los periodos en antesis floral máximo son de cuatro meses, resultados similares a los hallados por Bonilla y Zuloaga (1995) para el páramo de Monserrate. Esta característica se debe probablemente a que la especie produce gran cantidad de botones florales durante la mayor parte del año, pero que se desarrollan y realizan su antesis lentamente (graficas 9 y 32).

Según Arroyo et al., (1981), una de las causas de la continua floración de hábitats andinos, se debe a la baja temperatura, la cual puede ocasionar un atraso en la tasa de desarrollo floral, de tal manera que los botones requieren más tiempo para madurar y las flores pueden permanecer abiertas por más tiempo. Además, las floraciones largas en zonas como los páramos, donde la disponibilidad de recursos es baja, le permiten a los individuos almacenar nutrientes que requieren para desarrollar flores y madurar los frutos (Primack, 1985).

Respecto a los ritmos de la floración, igualmente para ambos sitios, se determinó un comportamiento asincrónico, esta característica reproductiva, según Berry y Calvo (1994, citado por Baca, 2009) puede permitir la ampliación de la diversidad de los apareamientos en el tiempo entre plantas. De acuerdo con González et al., (2009), las especies asincrónicas que están sometidas a altos grados de intervención en zonas de páramo, se ven favorecidas debido a la existencia de muchos polinizadores generalistas y a una mayor eficiencia de polinización cruzada y automática.

En los dos páramos se encontró que los picos tanto de flores de lígula o femeninas como las flores de disco o masculinas no ocurren en forma simultánea, ya que generalmente primero ocurre la antesis de las flores de disco o masculinas. Esta característica probablemente se presenta debido a que *Espeletia* es una especie monoica y no existe autopolinización como lo sostiene Proctor et al., (1996, citado por Fagua y Bonilla, 2005). La disposición espacial de las flores masculinas y femeninas en los capítulos de *Espeletia*, ha sido relacionada en las Asteráceas como un mecanismo para evitar autofecundación según lo afirma Fagua y Bonilla (2005). Para el caso de *Espeletia pycnophylla*, González et al., (2009), la reportan como una especie autoincompatible, probablemente a causa de la asincronía en la maduración, la presencia de barreras morfológicas y el tipo de dispersión.



Figura 23. *Espeletia pycnophylla* Cuatrec., en áreas con fuerte influencia del viento y baja intervención antrópica Páramo de El Infiernillo. Fuente: González *et al.*, (2009).

#### 9.4 Fructificación

En la fructificación de los dos páramos se presentaron diferencias significativas, teniendo el mayor número de frutos maduros la población de *E. pycnophylla* en el páramo de Cerro Negro; igualmente se presentaron en épocas diferentes. Independientemente para el páramo de El Infiernillo hubo una correlación significativa de fruto inmaduro con precipitación y para Cerro Negro humedad relativa y precipitación total con fruto inmaduro.

Para el páramo de El Infiernillo la etapa de fruto inmaduro comienza en época húmeda en los meses de mayo a junio y termina en fruto maduro en época seca en el mes de agosto, aprovechando así las altas y fuertes velocidades del viento que se presentan en esta época del año para favorecer la dispersión de las semillas, que aunque no tienen vilano, si presentan un tamaño pequeño y liviano que puede facilitar el movimiento por el viento. Lo anterior coincide con lo que afirma Braatne (1989): Incremento de la precipitación y disminución de la temperatura proporciona mejores condiciones para la maduración de frutos. Por otro parte una probable explicación es que las condiciones de la humedad del suelo favorecen la finalización de la maduración del fruto en época seca (Bishop & Schemske 1998).

De igual manera Smith (1981) reporta que la producción de frutos para *E. schultzei*, *E. lutescens*, *E. floccosa* y *E. humbertii* sucede durante la estación húmeda que continúa hasta la dispersión de las semillas, que se presenta en la época más seca del año. Caso parecido reportan Vanegas y Rivera (2000) para *E. argentea* quienes indican que la fructificación se produce en la época más seca del año.

Así mismo, Chaves (2006), reporta para *E. barclayana*, *E. argentea*, y *Espeletopsis corymbosa* que su fructificación sucedió en época seca. Afirmando que en esta estación los capítulos en fruto perdieron sus lígulas y las brácteas que protegían a las flores femeninas, comenzaron a secarse hasta dejar expuestos a los aquenios; en este periodo el viento es muy fuerte, sacudiendo los ejes florales provocando la caída de las semillas, que son dispersadas por gravedad, cayendo los aquenios al suelo para permanecer hasta la estación húmeda cuando hay de nuevo humedad suficiente en el suelo para que ocurra la germinación

De forma similar, Berry y Calvo (1994, citado por Baca 2009) registran cinco especies de *Espeletia* (*E. moritziana*, *E. timotensis*, *E. floccosa*, *E. batata* y *E. semiglobulata*) con picos de fructificación en época seca, mientras que Estrada (1983, citado por Baca, 2009) indica que *E. spicata* tiene la máxima maduración de frutos en época seca.

Monasterio (1986) considera que la dispersión en época seca es una estrategia que permite aprovechar a los vientos fuertes que ocurren en esta temporada para transportar las semillas a lugares más lejanos y preparar las semillas para germinar en la próxima temporada lluviosa.

Caso contrario sucede en el páramo de Cerro Negro, el pico de fruto inmaduro sucede en febrero y octubre 2007, época lluviosa. Igualmente, la maduración de los frutos sucede en abril y noviembre de 2007, meses lluviosos, lo cual se debe posiblemente a las condiciones de microclima que se presentan en el sitio ya que es un páramo húmedo. Además, la fase Fruto inmaduro presentó una correlación significativa con humedad relativa y precipitación; Esto favorecería a la germinación de las semillas y el establecimiento de plántulas (Fagua y Bonilla 2005). Berry y Calvo (1989), consideran que los procesos de floración y fructificación reflejan, de cierta manera las relaciones que presentan las especies con las características climáticas de su entorno, pero también son un reflejo de las relaciones que establecen con sus polinizadores o con sus dispersores.

Por otra parte, en ambos sitios la fructificación es continua, lo cual puede significar una estrategia de *Espeletia* para conformar un continuo banco de germoplasma y así minimizar el efecto de las condiciones ambientales drásticas, según Bonilla y Zuloaga (1995), de ésta manera se está garantizando que en épocas favorables de lluvia las semillas puedan germinar.

## 9.5 Análisis General

De acuerdo con Baca (2009), autores como Bradley et al., (1999), Battey (2000) y Bergant et al., (2001) consideran que los calendarios fenológicos ilustran la forma en que los cambios biológicos están sincronizados con los cambios climáticos estacionales y consideran que las observaciones fenológicas son una valiosa fuente de información para investigar las relaciones entre la variación climática y el desarrollo vegetal; siendo considerada la floración como una de las etapas fenológicas más sensibles a cambios climáticos. Sin embargo para los dos páramos en estudio no se presentaron correlaciones significativas entre flor abierta y los factores ambientales de temperatura, humedad relativa y precipitación. Pero si se presentó correlación con los 3 anteriores factores ambientales y botón. Además para el páramo de El Infiernillo se presenta correlación significativa de Temperatura con Flores de lígula abierta y flores de disco en botón. Para el páramo de Cerro Negro hay correlación significativa de temperatura con flor de lígula abierta y flor de disco abierta

En general, se puede afirmar que las estrategias reproductivas a nivel fenológico de *E. pycnophylla* en los dos sitios facilitan o garantizan el éxito reproductivo de la especie, representadas en la cantidad de producción de semillas; igualmente permiten maximizar el uso de los recursos limitantes como el agua en épocas secas del páramo. Además ayudan a la conformación continua de un banco de semillas y la dispersión, características comunes en la flora de las tierras altas andinas, según Simpson (1990, citado por Bonilla y Zuloaga, 1995).

Sin embargo, González et al., (2009) consideran que el comportamiento reproductivo de *Espeletia pycnophylla* está influenciado también por condiciones de baja intervención antrópica y fuertes vientos en el páramo de El Infiernillo, mientras que bajo condiciones de alta intervención antrópica y humedad, en el páramo de Cerro Negro la especie tiende a utilizar cualquier mecanismo para garantizar su supervivencia.

Respecto a la duración de las fenofases evaluadas, se puede determinar que es la preantesis y fruto verde o inmaduro, las de mayor duración, lo cual se debe probablemente a los cambios bruscos de temperatura diurna y nocturna que afectan el proceso de madurez. De acuerdo con Arroyo et al (1981, citado por Bonilla y Zuloaga, 1995), las bajas temperaturas de los páramos puede ocasionar un retardo en la tasa de desarrollo floral, y por ello, los botones requieren más tiempo para madurar.

El comportamiento fenológico de la especie en las dos zonas de estudio, está influenciado por los periodos secos o húmedos (relacionados con la alta y baja pluviosidad principalmente). La época lluviosa y fría estimula la iniciación de la floración, la formación de las inflorescencias y capítulos. La época seca y cálida influye en la finalización de la floración evidenciado en la dispersión de las

semillas, pues según Vanegas y Rivera (2000), ésta época favorece el secado y apertura de las brácteas del involucro.

Autores como Holway y Ward, (1965); Pedamasa y Novell, (1974) y Daubenmire, (1972); (citados por Vanegas y Rivera, 2000), afirman que el tiempo preciso de floración puede estar determinado por una interacción entre los regímenes de temperatura, precipitación, humedad y días de luz, complementado con factores bióticos como la disponibilidad de polinizadores y la predación (Piñero y Sarukham, 1982). Otros autores como Hilty (1980) y Stiles (1978) afirman que el comportamiento climático influye drásticamente en los picos de floración de las plantas, mientras que Guevara de Lampre. et al., (1992) consideran que es el balance hídrico y los nutrientes del suelo, y Bishop y Schemske, (1998) sostiene que es la humedad del suelo.

Los resultados de este estudio permiten afirmar que tanto las condiciones climáticas de temperatura, humedad relativa, precipitación y viento como la relación de la especie con los polinizadores y las actividades antrópicas, favorecen o afectan el proceso fenológico y el éxito reproductivo de *Espeletia pycnophylla*. En el páramo de El infiernillo es la temperatura y la precipitación los factores ambientales que más influyeron en las fenofases, así como probablemente el viento. Para Cerro negro fue la temperatura, precipitación y la humedad relativa los factores climáticos que intervinieron más en los eventos fenológicos, así como posiblemente la intervención antrópica.

Lo anterior coincide con Bishop y Schemske (1998) quienes aseguran que es la humedad del suelo quien interviene directamente en los procesos reproductivos de la planta. Igualmente, Monasterio (1980, citado por Baca, 2009), considera que los regímenes de lluvia están asociados con el fotoperiodo, lo cual puede ser importante para los ritmos fenológicos, para el crecimiento foliar, máximos de tasa fotosintética y algunas fases reproductivas. Contrario a lo propuesto por Montenegro y Ginocchio (1999, citado por Baca, 2009), quienes consideran que el principal factor climático que afecta la fenología de las plantas es la temperatura, de tal forma que incrementos en la temperatura del aire pueden ser detectados en los datos fenológicos.

## 10. CONCLUSIONES

1. La altura de los individuos de *E. pycnophylla* en los dos sitios definen la edad de la planta que se relaciona con los eventos reproductivos influyendo en la cantidad de sinflorescencias y número de capítulos por individuo. El mayor aporte reproductivo lo hacen los adultos de 91 – 120 cm, también se encontraron individuos reproductivos con diferentes clases de altura pero con menor producción.
2. En los páramos El Infiernillo y Cerro Negro la floración de *Espeletia pycnophylla* se presenta tanto en época seca como en época húmeda como una estrategia adaptativa para garantizar el éxito reproductivo de la especie.
3. La floración de la población de *Espeletia pycnophylla* de El Infiernillo es discontinua y asincrónica, mientras que la fructificación es continua y sincrónica.
4. La población de *Espeletia pycnophylla* de Cerro Negro presenta floración discontinua y asincrónica, y fructificación continua y asincrónica
5. En los dos páramos, los picos de antesis de las flores de lígula o femeninas y de las flores de disco o masculinas no ocurren en forma simultánea, generalmente primero ocurre la antesis de las flores masculinas.
6. Las fases fenológicas de mayor duración tanto en la población de Cerro Negro como de El Infiernillo son la preantesis y el fruto inmaduro.
7. El comportamiento fenológico de *E. pycnophylla* en los dos sitios de estudio está influenciado por la precipitación y la humedad relativa, que definen los periodos secos y húmedos de la zonas.
8. Los estados fenológicos en *E. pycnophylla* obedecen a las condiciones ambientales propias de cada sitio. Así, en el páramo seco de El Infiernillo es la temperatura y la precipitación los factores ambientales que más influyeron en las fenofases. Para el páramo húmedo de Cerro negro fue la temperatura, la precipitación y la humedad relativa los factores climáticos que intervinieron más en los eventos fenológicos.

## 11 RECOMENDACIONES

- Realizar la evaluación fenológica de *Espeletia pycnophylla* cada 15 días para obtener datos más precisos de cada una de las fenofases y por un periodo mínimo de 2 años.
- Hacer nuevos estudios fenológicos de *Espeletia pycnophylla* en otros páramos del Departamento de Nariño que permitan conocer y comparar el comportamiento de diferentes poblaciones para mirar el efecto del clima en otras zonas paramunas y así aportar a un conocimiento fenológico mas amplio que contribuya a las diferentes adaptaciones y a la conservación de la especie.



## BIBLIOGRAFÍA

AGUSTÍ, M. 2000. Crecimiento y maduración del fruto. En: J. Azcon-Bieto (ed.). Capítulo 26. *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. Impreso en España. Barcelona. 2000. 419-420 p.

ALENCAR, J.C.; R.A.ALMEIDA Y N. P. FERNANDEZ. 1979. Fenología de especies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazonia Central. *Acta amazónica*. Vol. 9. p. 163-198.

ALVARADO M., R., FOROUGHBAKHCH, E. JURADO, A. ROCHA, 2002. El Cambio climático y la fenología de las plantas. *Ciencia UANL*, Volumen V, No. 4. Facultad de Ciencias Biológicas y Facultad de Ciencias Forestales, Linares.

ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP (APG). 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. Jour. Linn. Soc.* 141: 399-436.

ARMERO, E. S. 2004. Efecto de la quema sobre algunos aspectos poblacionales de *Espeletia pycnophylla* Cuatrec. en el Páramo de El Infiernillo (Mallama Nariño). Pasto. Trabajo de grado. Universidad de Nariño. Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas. Programa de Biología. Pasto.

ARROYO, M., ROZZI, R., SQUEO, F., and BELMONTE E. 1989. Pollination in tropical and temperate high elevation ecosystems: Hypotheses and asteraceae as a test case. *Geographica Bernensia* Vol A 8, Berne.

AUGSPURGER, C. K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: Experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62: 775-787

\_\_\_\_\_.1983. Flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15: 257-267.

AZKUE, M. 2000. La Fenología como Herramienta en la Agroclimatología. [www.manualdelombricultura.com/glosario/pal/171.html](http://www.manualdelombricultura.com/glosario/pal/171.html) consultado el 27 de marzo de 2006

BACA, A. E. 2007. Comunicación Personal variedad florística. Docente Universidad de Nariño. Pasto.

- BACA, A. E. 2002. Aspectos morfológicos y ecológicos de la familia Araceae en el área del Jardín Botánico de Popayán. Trabajo de Investigación. Especialización en Ecología de la Conservación. Fundación Universitaria de Popayán. Popayán.
- BACA, A. E. 2009, Evaluación fenológica de *Espeletia pycnophylla* Cuatrec, *Puya clava-herculis* Mez & Sodiro y *Puya cryptantha* Cuatrec. en los paramos de Pueblo Viejo, Mallama y Cerro Negro Puerres. En: González I. M.S. Baca A. E., Lagos L.E., Solarte M.E., Ocaña D., Cepeda, B. Estrategias adaptativas de *Espeletia pycnophylla* , *Puya clava-herculis* y *Puya cryptantha* en los páramos de Cerro negro (municipio de Puerres) y el Infiernillo, reserva natural Pueblo viejo (municipio de Mallama) departamento de Nariño. Informe Final Proyecto de Investigación. Vicerectoría de Investigaciones, Universidad de Nariño. Pasto.
- BARUCH, Z. 1979. Elevational differentiation in *Espeletia schultzii* (compositae) a giant rosette plant of the Venezuelan páramos. Ecology 60(1):85-98.
- BERRY, P. E. los sistemas reproductivos y los mecanismos de polinización del genero *Espeletia* de los páramos venezolanos. Anales del IV Congreso Latinoamericano de botánica, Vol.2, pp. 25-32. Medellín. Colombia.
- BERRY, P., and R. CALVO. 1989. Wind pollination, self-incompatibility, and altitudinal shifts in pollination systems in the high andean genus *Espeletia* (Asteraceae). Amer. J. Bot. 76(11):1602-1614.
- \_\_\_\_\_. 1994. An overview of the reproductive biology of *Espeletia* (Asteraceae) in the Venezuelan Andes. Páginas 229-248, en: Tropical Alpine Enviroments. Cambridge University Press, Great Britain.
- BISHOP, H. & SCHEMSKE D. 1998. Variation in flowering and its consequences for lupines colonizing mount St. Helens. Ecology, 97(2): 534-546.
- BONILLA, M. A & ZULOAGA, G. 1995. Fenología de algunas especies de plantas del páramo "El Granizo", Monserrate (Cundinamarca-Colombia). Estudios Ecológicos del Páramo y del Bosque Altoandino Cordillera Oriental de Colombia Tomo II. Luis Eduardo Mora Osejo y Helmut Sturm. Academia Colombiana de Ciencias exactas, Físicas y Naturales. Segunda Edición. 485-501. p. Bogota.
- BONILLA, M. A. 2005. Estrategia adaptativas de plantas del páramo y del bosque altoandino en la cordillera oriental de Colombia. Editora. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. Bogotá.
- BORCHERT, R. 1996. Phenology and flowering periodicity of Neotropical dry forest species: Evidence from herbarium collections. Journal of Tropical Ecology. 12: 65-80.

BRAATNE, J. 1989. Comparative physiological and population ecology of ecology of *Lupinus lepidus* and *Lupinus latifolius* colonizing early sucesional habitats on Mount St. Helens. Dissertation. University of Washington, seattle, Washington.USA

BRADLEY, N.L.; A.C. LEOPOLD; J. ROSS and W. HUFFAKER. 1999. Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 96; p. 9701-9704.

BULLOCK, S.H., J. H. BEACH & K. BAWA. 1983. Episodic flowering and sexual dimorphism in *Guarea rhopalocarpa* Radlk. (Meliaceae) in a Costa Rican rain forest. Ecology 64: 851-862.

BUYTAERT, W. 2004. The properties of the soils of the south Ecuathorian páramo and the impact of land use changes of their hydrology. Phd. Thesis, Faculty agricultural and Applied Biological Sciences, katholieke Universiteit Leuven. Bélgica.

BUYTAERT, W., CELLERI, R., DE BIÉVRE, B., CISNEROS, F. 2004. Hidrología del páramo andino: propiedades, importancia y vulnerabilidad [www.paramo.org/portal/node/1103](http://www.paramo.org/portal/node/1103) consultado el 18 de Julio de 2009.

CARDOSO E. 2005. La fenología o las relaciones entre el clima y los seres vivos. [www.conmosca.com/modules.php?name=News&tile=article&sid=1093](http://www.conmosca.com/modules.php?name=News&tile=article&sid=1093) consultado el 18 de Julio de 2009

CAVELIER, J. MACHADO, J. L. VALENCIA, D. MONTOYA, J. LAIGNALET, A. HURTADO, A. VARELA, A. MEJIA, C. 1992. Leaf Demography and Growth Rates of *espeletia barclayana* Cuatrec. (compositae), a Caulescent Rosette in a Colombian Paramo. Biotropica, Volume 24, Issue 1 (Mar., 1992), 52-63.

CHAVEZ, F, A. 2006. Estrategias de historias de vida de las poblaciones de *Espeletia barclayana* Cuatrecasas, *Espeletia argentea* Bonpl. Y *Espeletopsis corymbosa* (Bonpl.) Cuatrecasas en condiciones contrastantes de disturbio en la Reserva Forestal del Municipio de Cogua, Cundinamarca. Trabajo de tesis. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. Maestria en Ciencias - Biología. Bogotá.

CAMACHO, M. y OROZCO, L. 1998. Patrones fenológicos de 12 especies arbóreas del bosque montano de la cordillera de Salamanca, Costa Rica. En: revista de Biología Tropical. Vol. 46, N° 3(1998); p 533-534.

CLEEF, A, M, 1980. La Vegetación del Páramo Neotropical y sus Lazos Australo-Antárticos. Colombia Geográfica 7(2):68-86. Instituto Geográfico Agustín Codazzi.

\_\_\_\_\_. 1981. The Vegetation of the páramos of the Colombian Cordillera Oriental. Dissertationes Botanicae, 61:320 pp. J. Cramer, Vaduz.

CUATRECASAS, J. 1934. Observaciones geobotánicas en Colombia. Serie botánica 27. p. 1-144.

\_\_\_\_\_. 1979. Growth forms of the Espeletiinae and their correlation to vegetation types of the high Andes. Pp. 397–410 en K. Larsen y L. B. Holm-Nielsen (eds.), Tropical botany. Academic Press, Londres.

\_\_\_\_\_. 1980. Miscellaneous notes on neotropical flora, XI. Phytologia 45: 17–29.

\_\_\_\_\_. 1986. Speciation and radiation of the Espeletiinae in the Andes. Pp. 267–303 en F. Vuilleumier y M. Monasterio (eds.), High altitude tropical biogeography. Oxford University Press, Nueva York

DE CARA, J. A. Y MESTRE, A. 2006. La observación fenológica en agrometeorología y climatología. Revista del aficionado a la Meteorología No 45. <http://www.meteored.com/ram/2764> (julio 18 de 2009)

DIAZ, A BONILLA, A. TRUJILLO, L. LARA, K. 2002. Fenología de una población de *Espeletia grandiflora* en el páramo el Granizo, (monserrate, Cundinamarca), Colombia. Grupo de Investigación Biología de Organismos Tropicales de Altamontaña. Pp. 181. in J. O. Rangel, J. Aguirre y M. G. Andrade (eds.): Libro de resúmenes Octavo Congreso Latinoamericano y Segundo Colombiano de Botánica. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Unibiblos. Bogotá.

DUGAND A. 1978. El paisaje vegetal y sus mudanzas en el tiempo. . En: Céspedesia, Boletín Científico de departamento del Valle del Cauca. Suplemento 2. vol. 7, N 25-26; p 9.

ERAZO, A & L. DOMINGUEZ. 2004. Evaluación de la Fenología, Reproducción y Contenido Nutricional de 2 Especies Nativas: Colla blanca *Verbesina arborea* y Munchiro *Boehmeria fallax*, en el Municipio de Pasto, Departamento de Nariño. Trabajo de grado. Universidad de Nariño. Facultad de Ciencias Agrícolas. Programa de Ingeniería Agroforestal. Pasto.

ESQUEMA DE ORDENAMIENTO TERRITORIAL DEL MUNICIPIO DE MALLAMA. EOT 2003. Consultores. Fundación Nariño. Republica de Colombia. Departamento de Nariño. Municipio de Mallama. p 1-33

ESQUEMA DE ORDENAMIENTO TERRITORIAL DEL MUNICIPIO DE PUERRES. EOT 2000. Consultores. Fundación Patia. Republica de Colombia. Departamento de Nariño. Municipio de Puerres. p 20-81

ESTRADA, C. 1983. Dinámica del crecimiento y reproducción de *Espeletia* en el páramo Desértico. Tesis de Maestría. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.

ESTRADA, C & MONASTERIO, M. 1988. Ecología Poblacional de una roseta gigante *Espeletia spicata*, sch.bip.(Compositae), del Páramo Desertico. ECOTROPICOS. Vol.1(1): 25-39. Sociedad Venezolana de Ecología

FAGUA, J.C & BONILLA, M. A. 2005. Ecología de la polinización de *Espeletia grandiflora* en el parque chingaza. Estrategias Adaptativas de Plantas del Páramo y del Bosque Altoandino en la cordillera Oriental de Colombia. Editora Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. p 247-271. Bogota.

FOURNIER, L.A.; SALAS, S. 1966. Algunas observaciones sobre la dinámica de la floración en el bosque tropical húmedo de Villa Colón. Rev. Biol. Trop. 14:75-85.

FOURNIER, L. A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. Turrialba 24: 422-423.

GARCIA, J. A. & MESTRE, A. 2006. La observación fenológica en agrometeorología y climatología. En: [www.mma.es/secciones/biblioteca\\_publicacion/publicacione/revista\\_ambiental/n53/pdf/64fenologia53206.pdf](http://www.mma.es/secciones/biblioteca_publicacion/publicacione/revista_ambiental/n53/pdf/64fenologia53206.pdf) consultado el 18 de Julio de 2009

GALEN, C., and M. L. STANTON. 1991. Consequence and emergence phenology for reproductive success *Ranunculus adoneus* (Ranunculaceae). American Journals of Botany 78: 978-988

GOMEZ, A., y DEL AMO, S. 1985. Investigaciones sobre las regiones de selvas altas de Veracruz, México: Alhambra Mexicana. p. 33. Veracruz.

GOMEZ, M.L. 2010. Fenología reproductiva de especies forestales nativas presentes en la jurisdicción de CORANTIOQUIA un paso hacia su conservación. Volumen I. p. 228. Medellín.

GONZALEZ, M. S. BACA, A. LAGOS, L. E. SOLARTE, M. E. SALTIKOVA, D. CEPEDA, B. 2009. Estrategias adaptativas de *Espeletia pycnophylla*, *Puya clava-herculis*, *Puya cryptantha*, en los páramos de Cerro Negro (municipio de Puerres) y El Infiernillo, reserva natural Pueblo Viejo (municipio de Mallama) departamento de Nariño. Universidad de Nariño. Sistema de investigaciones. San Juan de Pasto.

GROSS, R. S., and P. A. WERNER. 1983. Relationships among flowering phenology , insect visitors, and seed-set of individuals: Experimental studies on

four co-occurring species of goldenrod (solidago: Compositae). *Ecological Monographs* 53:95-117.

GUARIGUATA, M. R & A. AZOCAR. 1988. Seed Bank Dynamics and Germination Ecology in *Espeletia timotensis* (Compositae), An Andean Giant Rosette. *Biotropica*.20: 54-59

GUEVARA DE LAMPRE, M., BERGERON, MCNEIL R. and LEDUC, A. 1992. seasonal flowering and fruiting patterns in tropical semi-arid vegetation o northeastern Venezuela. *Biotropica*20(1): 54-59

GUHL, E. 1982. Los páramos circundantes de la sabana de Bogotá. Jardín Botánico "José Celestino Mutis", Bogotá.

HILTY, S. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontaje rain forest in pacific Colombian. *Biotropica* 12(4): 292-306.

HOFSTEDE, G.M. 1995. Effects of grazing ad burning on soil and plant nutrient concentrations. *In*: R. Hofstede, R.,(ed.) Effects of burning and grazing on a Colombian paramo ecosystem. Universidad de Amsterdam. ICG, Amsterdam.

HOFSTEDE, R. 1993. Biomass of grazed, and burning, on soil and plant nutrient concentrations. In Colombian Páramo grasslands. Tesis Doctoral. Universidad de Amsterdam. Holanda

HUXLEY, P. A. 1983. Phenology of tropical woody perennials and seasonal crop plants with reference to their management in agroforestry systems, p. 503-525. *In* P. A. Huxley (ed.). Plant research and agroforestry. International Center for Research in Agroforestry, Nairobi, Kenia.

IDEAM. 2009. Reporte de precipitación, humedad relativa y temperatura de 22 años de mediciones de la Estación metereológica El Paraíso, Ipiales, Nariño.

JARAMILLO P., J. 2006. La flor y otros órganos derivados. Primera Edición. Universidad de Caldas. p 20. Manizales.

KANNAN, R.; JAMES, D.A. 1999. Fruiting phenology and the conservation of the great pied hornbill (*Buceros bicornis*) in the Western Ghats of Southern India. *Biotropica*. Vol. 1, No 31; p 167-177.

KOLLMAN, J. 2000. Dispersal of fleshy-fruited species: a matter of spatial scale? Perspectives in plant Ecology, Evolution and Sistematics. Vol.3, No 1; p. 29-51.

KORNER, CH. 2003. Alpine Plant Life, segunda edición, Springer Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystem.

LARA, K, y BONILLA, M. A., 2006. Aspectos de la biología reproductiva de la población de *Puya trianae* Baker, en la reserva municipal de Cogua, Cundinamarca, Universidad Nacional de Colombia, Acta Biológica Colombiana. Vol.11 no.1 Bogotá,

LEON, J. & M. MIRANDA. 2000. Estudio Fenológico de 10 Especies forestales nativas en la micro cuenca las Tiendas. Municipio Pasto-Nariño. Trabajo de grado Universidad de Nariño. Facultad de Ciencias Agrícolas. Programa de Ingeniería Agroforestal. Pasto.

LUTEYN, JAMES L. 1992, Páramos: why study them? In Balslev, H. and Luteyn, J. L.(eds.), Páramo: an Andean ecosystem under human influence. Academic Press London, pp1 1-14.

\_\_\_\_\_.1999 Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. Memoirs of the New York Botanical Garden Volume 84. Published by The New York Botanical Garden Press.

MARQUIS, R.J. 1988. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. Ecology 69: 1552-1565

MEJIA, M.G. Fenología: Fundamentos y métodos. In Seminario Taller en Semillas Forestales Tropicales (2do Bogotá. CO). Memoria. Triviño. T. Ed. Bogotá, CO..p. 65-79.

MENTE NATURAL. Familia Asteraceae. <http://www.mmar.es/natural/archives/137>

MENZEL, A. 2000. TRENDS IN PHENOLOGICAL PHASES IN Europe between 1951 y 1996. Int. J. Biometeorol. 44(2): 76.81

MONASTERIO, M. 1986. Adaptative strategies of *Espeletia* in the Andean desert paramo. In F. Vuilleumier & M. Monasterio (Eds), High Altitude Tropical Biogeography. Oxford University, pp. 49-80.

MONASTERIO, M. Y SARMIENTO L. 1991. Adaptative Radiation of *Espeletia* in the Cold Andean Tropics. Reprinted from Trend in Ecology and Evolution. (6):12.

MOONEY, H. A., O. Bjorkman, A. E. Hall, E. Medina & P. B. Tomlinson. 1980. The study of physiological ecology of tropical plants -current status and needs. Bio-Science 30: 22-26.

MONTENEGRO G. Y R. GINOCCHIO. 1999. La fenomorfología y su expresión a través del crecimiento modular en las plantas leñosas perennes. En R. Orellana, J.A., Escamilla y A. Larqué – Saavedra (editores). Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos. CICY, Mérida, Yucatán, Mexico.

MORELLATO, L.P.C. 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no Sudeste do Brasil, campinas: Tese (Doutorado em Biología)- universidade Estadual de campinas.176 p.

MURFET, I. 1977. Environmental Interaction and the genetic of flowering. Ann. Rev. Plant. Phisiol. 28. 253-278.

OCHOA. K. K. 1994. Banco de semillas y aspectos ecofisiológicos de la germinación de *Espeletia grandiflora* H.B.K. en el páramo El Granizo. Trabajo de grado Facultad de Ciencias, carrera Biología, Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá.

PASICHANÁ, E., TORRES, C., MONTENEGRO, F., y M. NARVÁEZ. 2004. Diagnostico Ambiental Cuenca Alta del Río Angasmayo. Municipio de Puerres. Departamento de Nariño. Puerres.

PICKETT, S. T. A. Y P. S. WHITE (eds.). 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamycs*. Academic Press. E.E. U.U., 427 pp.

PIÑERO, D. and SARUKHAN J. 1982. Reproductive behavior and its individual variability in a tropical palm *Astrocarium mexicanum*. J. of Ecology 70, 461-472.

PRIMACK, R. 1985. VARIATION INTHE Phenology of Natural Populations of Mountains of Montane Shrubs in New Zealand. Journal of Ecology 68: 849-862.

RANGEL-CH., J.O. (ed) 1995. Colombia. Diversidad Biótica I. Clima. Centros de Concentración de Especies. Fauna. Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá.

RANGEL-CH., J.O. (ed) 2000. Colombia. Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá

RANGEL-CH. O. y ORJUELA A. 2002. Prioridades de Investigación en el Páramo. Memorias del Congreso Mundial de Páramos. Conservación Internacional, Universidad Nacional de Colombia e Instituto de Estudios Ambientales. Bogotá.

RAUSCHER, J. T. 2000. Molecular sistematics of the *Espeletia* complex: evidence from NRITS secuencia on the evolution of an Andean adaptative radiation. Ph.D. thesis, Washington University. Saint Louis.



REICH, P. B. 1995. Phenology of tropical forest: patterns, causes, and consequences. *Can. J. Bot.* 73:164-174

REICH, P. B. & R. BORCHERT. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology* 63: 294-299.

RIVAS, G., BACA, A., MUÑOZ, D., CALDERON, J., TORRES, C., FIGUEROA, V., RENGIFO, J., 2007. Documento Final Estado del Arte de la información Biofísica y Socioeconómica de los Páramos de Nariño. Tomo II. Universidad de Nariño. Grupo de Investigación en Biología de Páramos y Ecosistemas Andinos. Equipo Interdisciplinario Proyectos Paramos. Corporación Autónoma Regional de Nariño – CORPONARIÑO. San Juan de Pasto.

RIVERA, D. 2001. Páramos de Colombia. Banco de Occidente, Volumen: 958-967449-2-5. Bogotá.

RODRIGUEZ, N. X. 2007. Patrones Fenológicos de Especies Arbóreas en el Bosque de Niebla de la reserva Natural de la planada Municipio de Ricaurte Nariño. Trabajo de Grado. Universidad de Nariño. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Departamento de Biología. San Juan de Pasto.

ROLDAN, M. & J. M. MARTÍNEZ. 2000. Floración y su control ambiental En: J. Azcon-Bieto (ed.) *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. Capítulo 25. Impreso en España. 403- 417 p. Barcelona.

SAGARIN, R.D., J.P. BARRY, S.E. GILMAN and CH. H BAXTER. 1999. Climate-related change in a intertidal community over short an long time scales. *Ecological Monographs* 69 (4): 465-490.

SALAMANCA, S. 1988. Los Bosques alto andinos. En: Colombia, sus gentes y sus regiones. IGAG (Colombia) N° 9. p. 19-29.

SANCHEZ A. 2004. Análisis Morfométrico y Demográfico de *Espeletia pycnophylla* Cuatrecasas en un gradiente altitudinal Provincia del Carchi Ecuador. Trabajo de grado. Bogotá. Universidad de los Andes. Facultad de Ciencias. Departamento de Ciencias Biológicas. Bogotá.

SCHEMSKE, D. 1977. Flowering phenology and seed set in *Claytonia virginica* (Portulacaceae): *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 104: 254-263.

SCHMITT, J. 1983. Individual flowering phenology, plant size, and reproductive success in *Linanthus androsaceus*, a California annual. *Oecologia* (Berlin) 59: 135-140.

SKLENAR, P., LUTEYN, J., ULLOA, C., JORGENSEN, P., y M. DILLON. 2005.

Flora Genérica de los Páramos. Guía Ilustrada de las Plantas Vasculares. The New York Botanical Garden. New York.

SMITH, A.C & KOCH, M. F. 1935. the genus *Espeletia*: a study in phylogenetic taxonomy. *Brittonia*. 1: 479-532.

SMITH, A. 1981. Growth and Population Dynamics of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Smithsonian contributions to botany*; nº 48. Washington.  
<http://www.sil.si.edu/smithsoniancontributions/botany/pdf-hi/sctb-0048.pdf>

SOBREVILA, C. 1986. Variación altitudinal en el sistema reproductivo de *Espeletia schultzei* en los páramos venezolanos. *Anales del IV Congreso latinoamericano de botánica*. Vol. 2, pp. 35 – 54. Medellín. Colombia.

SOLARTE, M. E., BACA, A., CEPEDA, B., y L. LAGOS. 2004. Estrategias Adaptativas de *Espeletia pycnophylla* y *Puya sp.* en los Páramos de El Infiernillo Reserva Natural Pueblo viejo, Municipio de Mallama y Cerro Negro, Municipio de Puerres. Departamento de Biología. Proyecto presentado a la Vicerrectoría de Postgrados e Investigaciones (VIPRI). Universidad de Nariño. Programa de Biología. Pasto.

SOLARTE, M.E. y CABRERA, E.A. 2004. Dinámica anual de transpiración y relaciones hídricas de la vegetación de páramo en el santuario de flora y fauna Galeras. Nariño. Documento final. Proyecto de Investigación. Sistema de Investigaciones. Universidad de Nariño. 53 pp.

SOLARTE, M. E., LAGOS, L. E., OCAÑA, D., CEPEDA, B., BURBANO, J. 2009. Efecto de periodos secos y lluviosos sobre el estado hídrico de *Espeletia pycnophylla* y *Puya sp* en los páramos de El Infiernillo-pueblo viejo y Cerro Negro – Puerres - Nariño Colombia. En: González I. M. S. Baca A. E., Lagos L. E., Solarte M. E., Ocaña D., Cepeda, B. Estrategias adaptativas de *Espeletia pycnophylla*, *Puya clava-herculis* y *Puya cryptantha* en los páramos de Cerro negro (municipio de Puerres) y El Infiernillo, Reserva Natural Pueblo viejo (municipio de Mallama) departamento de Nariño. Informe Final Proyecto de Investigación. Vicerrectoría de Investigaciones, Universidad de Nariño. Pasto.

SQUEO, F.A., RADA, F., AZOCAR, A., Y GOLDSTEIN, G. 1991. Freezing tolerance and avoidance in high tropical Andean plants: it is equally represented in species with different plant height? *Oecologia*. 86: 378-382.

STANDLEY, P.C. 1915. The genus *Espeletia*. *American Journal of Botanic*. 2:468-486.

STILES, G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10(3): 194-210

VAN DER HAMMEN, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Jour. Biogeogr.* 1:3-26.

\_\_\_\_\_. 1997. Páramos En: M. E. Chavez & N. Arango (eds). *Diversidad biológica. Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad de Colombia.* 1:10-37. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá.

VANEGAS M. & RIVERA D. 2000. Estructura Poblacional y Fenología de *Espeletia agentea* H. & B. en campos cultivados en el Páramo de Cruz Verde(Cundinamarca, Colombia). IV Simposio Internacional de Desarrollo Sustentable. Los Páramos andinos: Los desafíos en el siglo XXI.

VERWEIJ, P. A. & KOK, k. 1992. Effects of fire and grazing on *Espeletia hartwegiana* populations, pp. 215 -229. En: Páramo: *An andean ecosystem under human influence.* Balslev H. & L. Luteyn (eds.). Academic Press, London. Londres.

VILLASANA R. Y SUAREZ, A. Estudio Fenológico de diez especies forestales presentes en la reserva forestal IMATACA, Edo. Bolivar, Venezuela. En: *Revista Forestal Venezolana.* Vol. 31, No. 41(1) (1997); p 14-15

WALKER, M. D., R. C. INGERSOLL, and P.J. WEBBER. 1995. Effects of interannual climate variation on phenology and growth of two alpine forbs. *Ecology* 76:1067-1083.

WILLIAMS L, G. & J, MEAVE. 2002. Capitulo 17: Patrones Fenológicos. En: Guaniguata, M. & G, Kattan. *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales.* Primera edición. Impreso en Costa Rica. 408 – 431 p. 2002.

## ANEXOS

