

**EFFECTO DE LA QUEMA SOBRE ALGUNOS ASPECTOS POBLACIONALES DE
Espeletia pycnophylla Cuatrec. EN EL PÁRAMO EL INFIERNILLO
(MALLAMA-NARIÑO)**

SANDRA MILENA ARMERO ESTRADA

**UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICAS
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
Pasto, Diciembre de 2004**

**EFECTO DE LA QUEMA SOBRE ALGUNOS ASPECTOS POBLACIONALES DE
Espeletia pycnophylla Cuatrec. EN EL PÁRAMO EL INFIERNILLO
(MALLAMA-NARIÑO)**

SANDRA MILENA ARMERO ESTRADA

Trabajo de Grado realizado como requisito parcial para optar al
Título de Bióloga con énfasis en Ecología

Directora
MARIA ARGENIS BONILLA GOMEZ
Profesora Asistente del Departamento de Biología
Universidad Nacional de Colombia

Codirectora
MARIA ELENA SOLARTE
Profesora del Departamento de Biología
Universidad de Nariño

**UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICAS
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
Pasto, Diciembre de 2004**

A mi hijo David, la razón más fundamental de mi vida, por quien
asumo el trabajo en Páramos como un compromiso con la vida
misma, por su sueño de ver algún día al Oso de Anteojos
asomarse entre los frailejones.

A mis padres Esperanza y Bosco por todo su amor y
apoyo durante toda mi vida. A mi hermana Doris por
sus brazos siempre abiertos. A mi abuelo Florentino por
los bellos recuerdos de mi infancia.

AGRADECIMIENTOS

Quiero manifestar mis más sinceros agradecimientos a las siguientes personas que contribuyeron directa o indirectamente en la realización de mi trabajo de grado.

A mi directora Argenis Bonilla, por haber creído en mí, por haberme guiado en los momentos más importantes de mi investigación. Por abrirme las puertas de su casa y su biblioteca, por su apoyo moral y material. Por inducirme hacia una mejor comprensión de la ecología y por enseñarme que luchando es como se alcanzan los sueños, por todo eso y por su amistad y cariño mil gracias.

A la Universidad de Nariño, al departamento de Biología, por el apoyo económico y administrativo para la realización de la pasantía en la Universidad Nacional de Colombia que fue la base del desarrollo de mi trabajo de grado. De manera especial agradezco a la profesora Martha Sofía Gonzáles por su apoyo durante mi carrera y la profesora Luz Estela Lagos por su gestión, su apoyo y por haberme puesto en contacto con mi directora y con la Reserva Pueblo Viejo. A mis Jurados Ayda Patiño y Belisario Cepeda por el tiempo dedicado a leer el documento y por sus valiosas sugerencias, como también a mi codirectora Maria Elena Solarte.

Al señor Jorge Bedoya y su familia por haberme dado la oportunidad de trabajar en el bellissimo páramo que conservan, por su apoyo económico y logístico que hizo posible mi supervivencia en la fase de campo.

A Martha Romo y a Mario Suárez por ayudarme en algunas salidas de campo y a Don Edilberto Hidalgo por su valiosa compañía en el páramo. Igualmente a Edgar Insuasty y a Mario Leyton por las fotografías.

Al profesor Orlando Vargas por facilitarme literatura sobre ecología de *Espeletia* y quemas, por sus opiniones y su amistad. A Jasón Rauscher, Adriana Sánchez y a los profesores: Carlos Parra, Edgar Linares, Julio Betancur y Orlando Rangel por facilitarme bibliografía. A Eliana Martínez y Mónica Cuervo por su gran colaboración.

A Francis Chaves por prestarme sus libros, por revisar el documento preliminar, por abrirme las puertas de su casa y por todo su apoyo y amistad. A Francisco Mora y a su familia por recibirme en su casa y tratarme como a una integrante más de su familia. Igualmente a mis amigos (as): Maria Teresa Narváez, Oscar Burbano, Nathalia Bacca, Jackeline Ceballos, Gloria Pantoja, Aida Baca, Shirley Tibanta, Mauricio Goyes y William Cepeda por su amistad y por darme ánimo.

A mi hijo David por ser mi ángel guardián y por tolerar mi ausencia, a mis padres Bosco y Esperanza por su apoyo y comprensión durante todo el proceso, a mi hermana Doris por darme aliento para seguir, a mis hermanos Hilda, Edwin, Fabian y Marleny, a sus compañeros (as) y a mis sobrinos (as) por acompañar a mi hijo en tantos momentos.

Y finalmente a Juan Manuel Delgado por haber estado a mi lado en la última fase de la investigación, por darme el apoyo y la fuerza necesaria para culminar este sueño.

RESUMEN

En este trabajo se analizó el efecto de la quema sobre algunos aspectos poblacionales de *E. pycnophylla* en el páramo de pajonal El Infiernillo (Mallama-Nariño), mediante un análisis de cronosecuencias de quema (la comparación de la población a través de parches de diferente edad post-quema). Se determinó que la quema genera: homogenización de la estructura de tamaños a causa del truncamiento de la clase de altura 0-30 cm; reducción de la densidad de los individuos, especialmente de plántulas y juveniles quienes presentan la mayor mortalidad; y cambios en la distribución espacial de los adultos, de un patrón agregado a un patrón uniforme provocado por el espaciamiento que genera la muerte de individuos y probablemente por la competencia intraespecífica post-quema. La quema genera cambios en la floración, estimada por el número de capítulos y vástagos florales per capita, estas variables incrementaron en los adultos pequeños (31-60 cm) y disminuyeron en los adultos grandes (61-150 cm), este aspecto necesita más investigación.

ABSTRACT

Burning effects on some population characteristics of *Espeletia pycnophylla* was evaluated at “El Infiernillo” bunchgrass paramo (Nariño-Colombia) by fire-chronosequences analysis (population comparation using stands of different postburning ages). It was determinated burning causes: a size structure homogenization by truncation of 0-30 cm size class; a individuals density reduction specially of seedlings and juveniles in which a high mortality were observed; and adults spatial distribution changes, from a aggregated pattern to regular pattern by spacement as consequence of individuals death and likely by post-burning intraspecific competition. Burning causes flowering changes, estimated by *per capita* flower head-number and twigs-number, it increased at small adults (31-60 cm) and decreased at other adults (61-150 cm), aspect need more investigation.

INDICE GENERAL

INTRODUCCION	
1 OBJETIVOS	
1.1 OBJETIVO GENERAL	
1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	
2 MARCO CONCEPTUAL	
2.1 LA ECOLOGÍA DE LAS POBLACIONES VEGETALES.....	
2.1.1 La estructura poblacional.....	
2.1.2 Abundancia y Patrón de distribución espacial.....	
2.2 EL FUEGO UN AGENTE DE DISTURBIO.....	
2.3 SUPERVIVENCIA DE LAS PLANTAS AL FUEGO.....	
2.4 CAMBIOS POBLACIONALES EN AMBIENTES LIGADOS AL FUEGO	
2.5 EL GÉNERO <i>Espeletia</i>	
2.5.1 <i>Espeletia pycnophylla</i> Cuatrec.....	
3 MATERIALES Y METODOS	
3.1 SITIO DE ESTUDIO	
3.2 FASE DE CAMPO	
3.2.1 Estructura de tamaños	
3.2.2 Densidad	
3.2.3 Patrón de distribución espacial.....	
3.2.4 Floración.....	
3.2.5 Mortalidad	
3.3 ANALISIS ESTADÍSTICO	
3.3.1 Estructura de tamaños	
3.3.2 Densidad	
3.3.3 Patrón de distribución espacial.....	
3.3.4 Floración.....	
3.3.5 Mortalidad	
4 RESULTADOS	
4.1 ESTRUCTURA DE TAMAÑOS DE <i>Espeletia pycnophylla</i> EN PARCHES DE VEGETACIÓN CON DIFERENTE EDAD DE QUEMA.....	
4.1.1 Comparación de la estructura de tamaños de <i>E. pycnophylla</i> entre edades de quema.....	
4.2 DENSIDAD DE <i>Espeletia pycnophylla</i> EN PARCHES DE VEGETACIÓN CON DIFERENTE EDAD DE QUEMA.....	
4.2.1 Comparación de la densidad de <i>E. pycnophylla</i> entre edades de quema	
4.3 PATRON DE DISTRUBUCIÓN ESPACIAL DE <i>E. pycnophylla</i> EN PARCHES DE VEGETACIÓN CON DIFERENTE EDAD DE QUEMA.....	
4.4 FLORACION DE <i>E. pycnophylla</i> EN PARCHES DE VEGETACIÓN CON DIFERENTE EDAD DE QUEMA	
4.4.1 Comparación de la floración de <i>E. pycnophylla</i> entre edades de quema.....	
4.5 MORTALIDAD DE <i>E. pycnophylla</i> EN PARCHES DE VEGETACIÓN CON DIFERENTE EDAD DE QUEMA.....	
4.5.1 Comparación de la mortalidad de <i>E. pycnophylla</i> entre edades de quema.....	
5 DISCUSION	
5.1 EFECTO DE LA QUEMA SOBRE LA ESTRUCTURA DE TAMAÑOS DE <i>E. pycnophylla</i>	
5.2 EFECTO DE LA QUEMA SOBRE LA DENSIDAD DE <i>E. pycnophylla</i>	

5.3	EFFECTO DE LA QUEMA SOBRE EL PATRON DE DISTRIBUCION ESPACIAL DE <i>E. pycnophylla</i>
5.4	EFFECTO DE LA QUEMA SOBRE LA FLORACIÓN DE <i>E. pycnophylla</i>
5.5	MORTALIDAD DE <i>E. pycnophylla</i> PRODUCIDA POR EL FUEGO.....
6	CONCLUSIONES
7	PERSPECTIVAS DE LA INVESTIGACION
	LITERATURA CITADA

INDICE DE TABLAS

- Tabla 1.** Porcentajes de variación del número de individuos en las clases de altura entre las diferentes edades de quema, obtenidos mediante el coeficiente de variación.....
- Tabla 2.** Valores promedio de densidad de *E. pycnophylla* en las diferentes edades de quema, obtenida mediante los métodos Convencional y Hayne. La variación entre edades de quema se obtuvo mediante el coeficiente de variación.....
- Tabla 3.** Valores del índice de Agregación de Holgate (A_1) y patrón espacial estimado en diferentes edades de quema.
- Tabla 4.** Porcentaje de individuos reproductivos de *E. pycnophylla* y variación en el número de individuos entre edades de quema, obtenida mediante el coeficiente de variación.
- Tabla 5.** Porcentajes de variación de algunas variables reproductivas de *E. pycnophylla*, entre edades de quema 7 años y 2 años obtenida mediante el coeficiente de variación. PR= Plantas reproductivas, VF= Vástagos florales por clase de altura, C= Capítulos por clase de altura, VF-P= Vástagos florales por planta, C-VF= Capítulos por vástago floral, C-P= Capítulos por planta.
- Tabla 6.** Número promedio de individuos muertos en cada clase de altura para las diferentes edades de quema y coeficiente de variación entre edades de quema.....

INDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Localización aproximada del páramo El Infiernillo en el Departamento de Nariño (Modificado de Rangel 2000).....
- Figura 2.** Promedio mensual multianual de precipitación para 21 años de medición (1983-2003) en la estación El Paraíso (IDEAM 2004).
- Figura 3.** Diferencias en la longitud del tallo quemado y la columna de hojas marcescentes en *E. pycnophylla* en parches con diferente edad de quema. a) 7 años, b) 2 años, c) 0.035 años.....
- Figura 4.** Aspecto de los parches de vegetación con diferente edad de quema. a) 7 años (quema en agosto 1997), b) 2 años (quema en septiembre 2001), c) 0.035 años (quema en septiembre 2003).
- Figura 5.** Partes principales de *Espeletia* y algunas medidas morfométricas. AT = altura total, At = altura del tallo, An= altura de la necromasa, Aq= altura del tallo quemado, Dr= diámetro de la roseta (Modificado de Sánchez 2004).....
- Figura 6.** Estructura de tamaños de la población de *E. pycnophylla* para las edades de quema 7 años (N= 605), 2 años (N= 260) y 0.035 años (N= 168). Se usó la variable altura total para establecer las clases.
- Figura 7.** Distribución espacial de *E. pycnophylla* en el parche de vegetación quemado hace 2 años.
- Figura 8.** Distribución espacial de *E. pycnophylla*. a) en el parche de vegetación quemado hace 7 años, b) en el parche quemado hace 13 días (0.035 años).
- Figura 9.** Distribución de frecuencias de algunas variables reproductivas de *E. pycnophylla* en las clases de altura, para dos parches de vegetación con diferente edad de quema (7 años y 2 años). a) Plantas reproductivas, b) Vástagos florales por clases de altura, c) capítulos por clase de altura, d) vástagos por planta, e) Capítulos por vástago y f) Capítulos por planta.

INTRODUCCION

Los páramos son considerados ecosistemas estratégicos gracias a que poseen funciones primordiales para la sociedad y el ambiente (Márquez 1996); tienen importancia ecológica por su alto grado de endemismos, son el principal sistema regulador del recurso hídrico y por muchos años han brindado espacio para ejercer actividades agrícolas, este último aspecto se constituye el principal nexo de la gente con el ecosistema y es la principal causa de que el páramo esté siendo altamente intervenido (Hofstede 2001).

El fuego en los páramos es un evento muy común, porque estos ecosistemas presentan acumulación de necromasa seca y alta radiación solar, dos de los requisitos necesarios para que una quema se desarrolle. Aunque no existen datos cuantitativos sobre la frecuencia del fuego en estos ecosistemas (Smith & Young 1987), se considera que la frecuencia del fuego en el pasado estaba asociada con el tiempo que tarda el combustible en acumularse, pero a partir de la ocupación del páramo por campesinos y/o indígenas se ha incrementado la frecuencia de las quemas por razones básicamente agropecuarias (Hofstede 2001, 2003).

Espeletia presenta características morfológicas y fisiológicas que le han permitido adaptarse a las condiciones climáticas extremas y tolerar el fuego (Verweij & Kok 1995), tales como, la protección de la yema apical mediante el apiñamiento de las hojas jóvenes de la roseta y la protección de la médula por la retención de hojas muertas en el tallo o necromasa. Pero esto no significa que las poblaciones no se vean afectadas por el fuego. A la fecha, muchos autores han reportado cambios en diversas poblaciones de *Espeletia* a causa de las quemas (Smith 1981, Verweij & Kok 1992, Læggaard 1992, Premauer 1999, Santacruz *et al.* 2001), encontrando que el fuego genera, básicamente, una gran mortalidad de juveniles, dependiendo de la intensidad, frecuencia y estación del año en la cual se presenta la quema. Se considera que la tolerancia de las plantas a dicho disturbio depende de rasgos de las historias de vida como; los patrones de crecimiento, la reproducción y la asignación de recursos.

El propósito de este estudio fue investigar el impacto del fuego sobre algunas características de una población de *Espeletia pycnophylla*, considerada una de las especies más representativas de los páramos del sur de Colombia y del Ecuador, mediante un análisis de cronosecuencias de quema. Se presentan y discuten resultados sobre la estructura de tamaños, la densidad, la distribución espacial y la floración de esta especie.

1 OBJETIVOS

1.1 OBJETIVO GENERAL

Evaluar el efecto de la quema sobre la estructura poblacional, la densidad y el patrón de distribución espacial de *Espeletia pycnophylla* Cuatrec. en el Páramo El Infiernillo, Reserva Natural Puebloviejo.

1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Establecer y comparar la estructura de tamaños de una población de *E. pycnophylla* en parches con diferente edad de quema en el Páramo El Infiernillo.
- Determinar y comparar la densidad de una población de *E. pycnophylla* en parches con diferente edad de quema en el páramo El Infiernillo.
- Establecer y comparar el patrón de distribución espacial de una población de *E. pycnophylla* en parches con diferente edad de quema en el páramo El Infiernillo.

2 MARCO CONCEPTUAL

2.1 ECOLOGÍA DE LAS POBLACIONES VEGETALES

Una población, puede ser definida como un grupo de individuos de la misma especie que están geográficamente delimitados y pueden reproducirse entre sí. Los límites de una población dependen de la talla y forma de vida de la especie, su modo de reproducción, la forma de dispersión de semillas o propágulos, su especificidad de hábitat y de los patrones de distribución dentro de su rango geográfico. Sin embargo, en muchos estudios los límites están determinados por el propósito del investigador (Akçakaya *et al.* 1999).

La ecología de poblaciones vegetales busca entender el origen, influencias y dinámicas temporales y espaciales de las poblaciones en el ambiente en que se desarrollan (Gibson 2002). Se trata de determinar el número de individuos, su distribución espacial, los procesos demográficos (natalidad, mortalidad y migración) que influyen sobre ellos y los modos en que estos procesos demográficos son influidos a su vez por los factores ambientales (Begon *et al.* 1995).

2.1.1 Estructura poblacional

La estructura es el resultado de la acción de fuerzas bióticas y abióticas sobre los miembros actuales de una población y en algunos casos sobre sus antecesores. Refleja las oportunidades pasadas para el reclutamiento y los riesgos de mortalidad a los cuales cada individuo reclutado haya sido expuesto posteriormente (Hutchings 1997).

Debido a que en muchas plantas la supervivencia y reproducción dependen del tamaño del individuo, es aconsejable usar modelos de estructuras de estado, en los cuales los individuos son agrupados dentro de clases definidas por características morfológicas o fisiológicas u otras características que tengan un efecto importante sobre su probabilidad de supervivencia y reproducción (Akçakaya *et al.* 1999). Generalmente, se opta por el análisis de la estructura poblacional en términos del tamaño de sus individuos (Estrada & Monasterio 1988). El tamaño de los individuos en una población vegetal casi nunca es uniforme, muchos factores combinados producen una distribución de tamaños sesgada, por lo tanto la población desarrolla una marcada “jerarquía de tamaños” con un pequeño número de individuos grandes y muchos individuos pequeños (Wiener 1990 citado por Gurevitch *et al.* 2002, Begon *et al.* 1995., Hutchings 1997).

2.1.2 Abundancia y Patrón de distribución espacial de las plantas

La abundancia puede ser estimada de dos formas, la densidad absoluta que es el número de individuos por unidad de área o volumen y la densidad relativa que es la densidad de una población respecto a otra (Krebs 1989). En estudios de dinámica poblacional se requiere el conocimiento de las densidades absolutas para relacionarlas con tasas vitales como la tasa intrínseca de crecimiento de la población, la fecundidad, fertilidad, entre otras (Bonilla 2003). Como contar el número total de individuos puede resultar costoso y requiere de gran cantidad de tiempo y esfuerzo se han desarrollado estimadores de la densidad, algunos

basados en la medida de distancias entre los individuos (Krebs 1989). Al estimar la densidad de los individuos solo se tiene una idea superficial de que tan dispersos pueden estar en el espacio, por esto se hace necesario determinar de manera cuantitativa el patrón de distribución espacial de los individuos.

Un patrón espacial es el arreglo de puntos, de plantas u otros organismos, o de parches de organismos en el espacio (Dale 1999). La distribución espacial de las plantas maduras refleja el patrón espacial del reclutamiento y la modificación de este patrón por factores de mortalidad, los cuales difieren en intensidad de un lugar a otro (Hutchings 1997). Existen tres patrones básicos de distribución espacial: distribución aleatoria, distribución uniforme o regular y distribución agregada o contagiosa (Brower *et al.* 1998).

Se considera que los patrones resultan de muchos procesos afectados por diferentes fuerzas que pueden ser antagonistas o cooperativas, como por ejemplo la dispersión de semillas, la competencia intraespecífica y la heterogeneidad ambiental (Barot *et al.* 1999). Las poblaciones vegetales rara vez tienen patrones aleatorios, la mayoría muestran algún grado de agregación espacial (Hutchings 1997). Los patrones agregados pueden resultar de la heterogeneidad ambiental, de manera que los individuos se encuentran restringidos a áreas de condiciones favorables, como también pueden reflejar una corta distancia de dispersión de semillas (Hutchings 1997, Barot *et al.* 1999, Watkinson *et al.* 2000). Por otro lado, se ha encontrado que algunos procesos inhibitorios tales como la competencia pueden inducir a una distribución dispersa de los individuos (Bond & van Wilgen 1996, Barot *et al.* 1999, Dale 1999).

2.2 EL FUEGO UN AGENTE DE DISTURBIO

Un disturbio es un evento relativamente discreto en el tiempo que causa un cambio abrupto en un ecosistema, comunidad o en la estructura de una población y que cambia la disponibilidad de recursos, sustratos o el ambiente físico (Pickett & White 1985). Los disturbios afectan a las plantas directamente por la remoción de una parte o toda la biomasa e indirectamente por la modificación de su ambiente (Grime 1979, citado por Rydgren *et al.* 2001).

Los fuegos, muy comunes en la naturaleza, son un agente de disturbio que operan a diferentes escalas y son los responsables de la estructuración de muchos ecosistemas vegetales (Haydon *et al.* 2000), por la modificación de las estructuras poblacionales de plantas y animales y las estructuras verticales y horizontales de las comunidades vegetales (Vargas-Ríos 1996), como también de las condiciones ambientales. Los disturbios, como el fuego, tienen un efecto potencial sobre la organización espacial de las plantas (Dale 1999). Generalmente, producen una reducción del número de individuos de una población, y por lo tanto conocer la densidad de individuos antes y después de un disturbio nos permite dimensionar su efecto. Crawley (1997) plantea que una gran cantidad de patrones espaciales observados en comunidades vegetales reflejan la recuperación de disturbios que ocurrieron en diferentes momentos en el pasado.

Se ha reportado que los fuegos modifican las condiciones del suelo de un sistema predominantemente orgánico a un sistema predominantemente mineral (Landhausser & Wein 1993). Se considera que cuando los fuegos son frecuentes pueden causar una pérdida importante de nutrientes por humo, escorrentía y volatilización, especialmente de nitrógeno

y azufre (Hofstede 1995). Aunque se cree que a pesar de dicha pérdida se puede incrementar la disponibilidad de algunos nutrientes, sin embargo tal incremento es transitorio (Canham & Marks 1985).

El fuego es común en la mayoría de áreas alpinas tropicales del mundo. Sin embargo, no existen datos cuantitativos sobre la frecuencia del fuego en estos ecosistemas (Smith & Young, 1987). League & Horn (2000) sostienen que la antigüedad y ubicuidad del fuego indicada por los registros de carbón macroscópico permiten considerar al fuego como un elemento natural y esperado del paisaje paramuno en Costa Rica, y manifiestan la necesidad de realizar estudios en los demás páramos andinos para generalizar esta apreciación.

La vegetación de páramo andino se cree que refleja siglos o milenios de quema asociada con la ocupación humana, la agricultura y el pastoreo de ganado que puede haber comenzado hace 5000-6000 años en algunas áreas (Hansen & Rodbell 1995, citado por League & Horn 2000) y con el comienzo de la conquista española en otras (Verweij 1995, Luteyn 1999). Hay evidencias de que los indígenas preincaicos la utilizaban por razones religiosas, para la caza o para mantener hatos de camélidos de manera semisilvestre, aunque en esta época es probable que solo usaran la quema para extender el pajonal pues los camélidos se alimentan bien de paja seca (Lægaard 1992).

En la actualidad el páramo es quemado principalmente para quitar la paja muerta y provocar rebrotes tiernos para el ganado (aunque se ha comprobado que la quema no conduce a un incremento en la producción y/o digestibilidad del pasto) y en la preparación del terreno para cultivos. Con menor frecuencia la quema también es usada en la cacería de conejos, para el abrigo de los cuidadores del ganado y como señal de ubicación de los mismos, para hacer llover y por razones de creencias o míticas (Hofstede 1995, 2001, 2003). En el peor de los casos la causa de la quema son las colillas de cigarrillos o la piromanía de algún transeúnte. La quema se desarrolla bien en el páramo por el alto contenido de necromasa en pie, pues las dos terceras partes de la vegetación del páramo son materia muerta y seca muy combustible (Hofstede 1995, 2001, 2003).

Las quemas generan en algunos páramos un patrón de mosaico de parches con diferentes grados de alteración (Verweij 1995). Cuando un parche de pajonal ha acumulado suficiente necromasa es quemado y el fuego se detendrá al alcanzar el borde de otro parche que haya sido quemado más recientemente y tenga menos necromasa acumulada (Lægaard 1992), o en barreras como ríos, carreteras y caminos (Vargas-Ríos 1996).

Un método comúnmente usado en los estudios del efecto del fuego sobre las poblaciones es el análisis de cronosecuencias de quema, que permite la comparación de una misma población y/o comunidad vegetal con diferentes edades de quema dentro de un área determinada. En plantas longevas este método es una herramienta muy práctica para el análisis poblacional (Bond & Van Wilgen 1996).

2.3 SUPERVIVENCIA DE LAS PLANTAS AL FUEGO

Muchas plantas sobreviven vegetativamente a los fuegos por la protección brindada por una corteza gruesa, las bases de las hojas persistentes o de yemas bajo el piso aisladas por el suelo, es difícil atribuir los rasgos de supervivencia únicamente al fuego ya que la

mayoría tienen beneficios múltiples, incluyendo la protección contra la herbivoría, la sequía, las heladas y los patógenos (Bond & Van Wilgen 1996).

Se cree que las adaptaciones de las especies a las condiciones climáticas extremas del páramo las han hecho tolerantes a la quema. En los frailejones la forma de la roseta y las hojas muertas adheridas al tallo, cuyas bases están densamente apiñadas evolucionaron para proteger el tallo y los meristemas contra la congelación, y justamente estas características los hacen tolerar la quema (Verweij & Kok 1995).

A pesar de su tolerancia a la quema las especies de páramo se ven afectadas, aunque la paja y el frailejón muestran un nuevo crecimiento vigoroso, los rebrotes ya no encuentran la capa protectora de hojas muertas y son más vulnerables a las condiciones climáticas y a nuevas quemaduras. Existen mediciones que muestran que las hojas de puya y frailejón después de una quema crecen más lentamente que en su forma natural (Hofstede 2001, 2003).

2.4 CAMBIOS POBLACIONALES EN AMBIENTES LIGADOS AL FUEGO

Las poblaciones vegetales responden de diversas maneras al fuego. Los cambios poblacionales producidos por el fuego dependen de la frecuencia de las quemaduras, la intensidad del fuego y la estación en la que se presente el evento (Bond & van Wilgen 1996), como también de los rasgos de historias de vida de las plantas.

La estructura poblacional dentro de un parche creado por un disturbio cambia en la distribución de edades, tamaños y estados reproductivos (Thompson 1985). Los individuos más pequeños son quienes sufren mayor mortalidad de manera que la estructura de tamaños puede cambiar de una distribución altamente sesgada a una aproximadamente normal (Bond & van Wilgen 1996).

La distribución espacial de los individuos después de un disturbio puede cambiar de un patrón aleatorio o agregado a uno más regular, por la muerte de los individuos que genera espaciamiento y reducción en la densidad, o puede reflejar la competencia intraespecífica que se presenta una vez la población haya iniciado el proceso de regeneración (Bond & van Wilgen 1996). También, se considera que los disturbios pueden desincronizar el reclutamiento en las poblaciones de plantas longevas (Wiegand et al. 1998).

Las respuestas al fuego son altamente individualistas. La selección natural podría favorecer los patrones de asignación de recursos que maximicen el valor adaptativo de un individuo. En ambientes ligados al fuego, la asignación de recursos a la supervivencia es de mayor importancia que la asignación a la reproducción. Para sobrevivir al fuego las plantas que rebrotan pueden invertir en la protección de las yemas o en un almacenamiento de recursos para reemplazar los tejidos dañados (Bond & van Wilgen 1996).

2.5 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). En 1809 Humboldt y Bonpland dieron el nombre de *Espeletia* a los

Frailejones en honor al virrey del Nuevo Reino de Granada Don José de Espeletia quien promovió su exploración botánica a Bogotá (Standley 1915)

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 páramos 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 periglaciales, dando lugar a una gran variedad de formas de vida y patrones de reproducción (Monasterio & Sarmiento 1991) Este taxón ancestral, al parecer tuvo su origen en el inicio del periodo glacial del Pleistoceno temprano o en el Plioceno tardío en la Cordillera Occidental de Venezuela (Cuatrecasas 1986).

Según Rauscher (2000) a pesar de la importancia que reviste este grupo en evolución, ecología y ecofisiología, las relaciones filogenéticas dentro de la subtribu y entre esta y el resto de las Heliantheae aún no son claras. Este autor encontró que varios de los géneros propuestos por Cuatrecasas muestran ser polifiléticos y/o parafiléticos para el árbol genético basado en secuencias nrDNA ITS, incluyendo *Espeletia*.

La arquitectura básica de *Espeletia* se ajusta al modelo de Corner, con una estructura monocaula 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 es construido por una serie de yemas independientes. Las inflorescencias 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 muy 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 autoincompatible 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 pappus (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 tienen uso medicinal, especialmente para curar afecciones respiratorias y en general las hojas son usadas como material de envoltura (Baruch 1979, Smith 1981).

2.5.1 *Espeletia pycnophylla* Cuatrec.

E. pycnophylla es una roseta gigante que alcanza alturas de 4-5 m, y un diámetro de tronco de 6-8 cm (Lægaard 1992). En el páramo el Infiernillo a 3350 m esta especie difícilmente supera los 2 m de altura, aunque a mayor altitud se observan individuos de mayor tamaño. *E. pycnophylla* ssp. *angelensis* se distribuye desde el norte de Ecuador en el páramo El Angel, Provincia del Charchi, hasta el Suroccidente colombiano en los páramos de la región volcánica que comprende los Volcanes Cumbal, Chiles y Azufral en el Departamento de Nariño. Probablemente esta especie sea la más reciente del género (Cuatrecasas 1986).

3 MATERIALES Y METODOS

3.1 SITIO DE ESTUDIO

Se estudió una población de *Espeletia pycnophylla* en Páramo El Infiernillo, Reserva Natural Puebloviejo (01°03' 214" N, 77°46' 931" W), Municipio de Mallama, en el Departamento de Nariño. Este páramo se encuentra en una zona de alta influencia volcánica, se destacan los volcanes: Azufral, Cumbal, y Chiles (Fig. 1)

Clima. El páramo El Infiernillo es un páramo seco, con una precipitación media anual de 966 mm con un máximo de 1361 mm y un mínimo de 725.6 mm. Presenta un régimen de lluvias bimodal, siendo abril-mayo y octubre-noviembre los meses más lluviosos y los más secos junio, julio y agosto (Fig. 2). La temperatura media oscila entre 10.2 y 11.3° C (Ideam 2004).

Vegetación. Por encima de los 3200 m, este páramo se caracteriza por un patrón de vegetación de tipo pajonal-frailejunal, sobresalen las especies: *Calamagrostis sp.*, *Espeletia pycnophylla* Cuatrec. y *Cortaderia sp.* (obs. pers.)

Parches de vegetación con diferente edad de quema. Los muestreos se llevaron a cabo en un rango de altitud de 3300-3350 m en un área con similar pendiente y exposición al viento, con el fin de evitar que la variabilidad de dichos factores dificulte la interpretación del efecto de la quema. La población se estudió en tres parches de vegetación con diferente edad de quema (entiéndase edad de quema como el tiempo transcurrido después de una quema). Las diferencias en cuanto a la edad de quema son apreciables a simple vista por diferencias en la cobertura y altura de *Calamagrostis sp.*, como también en la longitud del tallo quemado y la columna de necromasa en *Espeletia pycnophylla* (Fig. 3). Según los habitantes de la zona y la administración de la reserva, las quemas ocurrieron en septiembre 2003 (edad 0.035 años), septiembre 2001 (edad 2 años) y Agosto 1997 (edad 7 años) (Fig. 4)

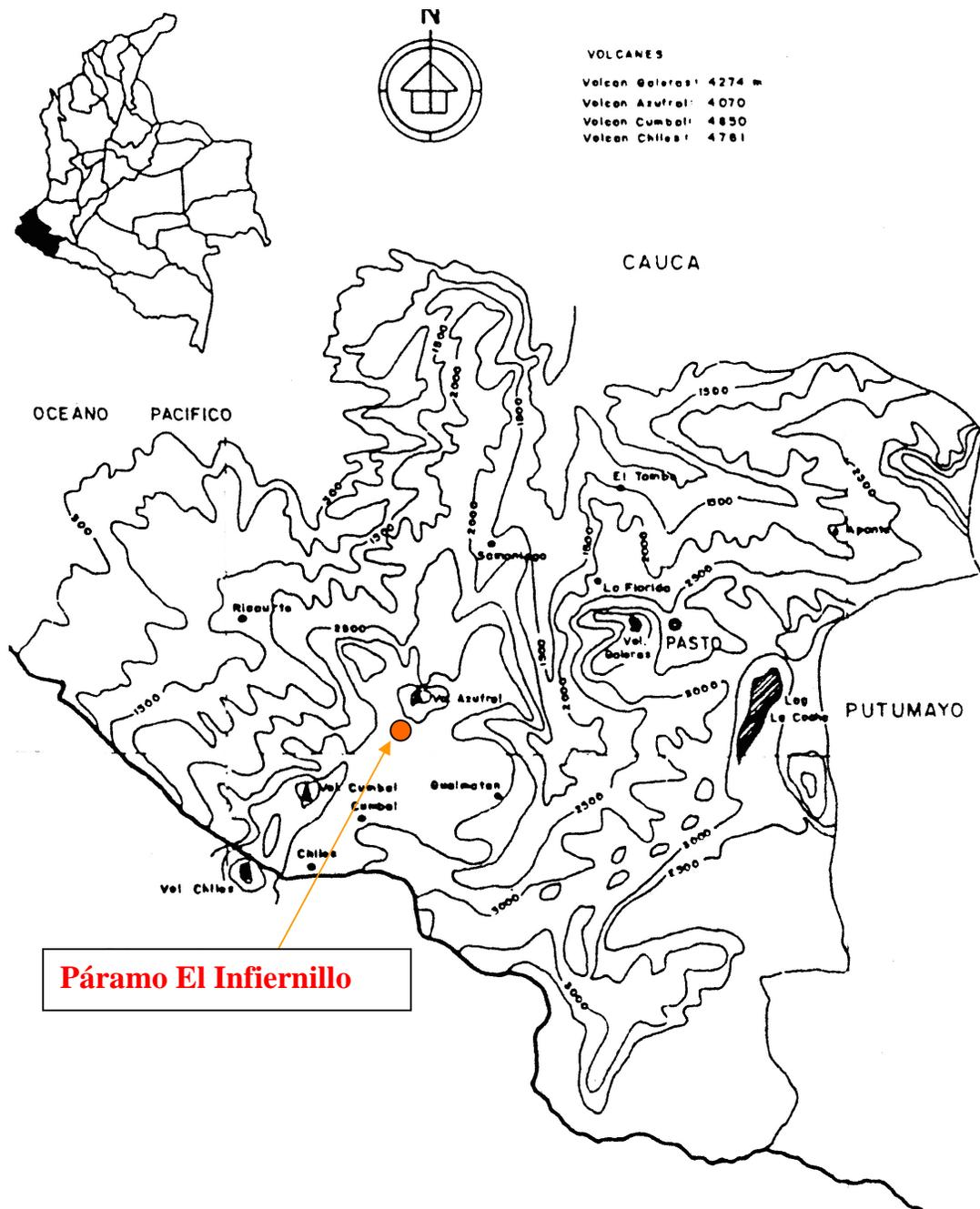


Figura 1. Localización aproximada del páramo El Infiernillo en el Departamento de Nariño (Modificado de Rangel 2000)

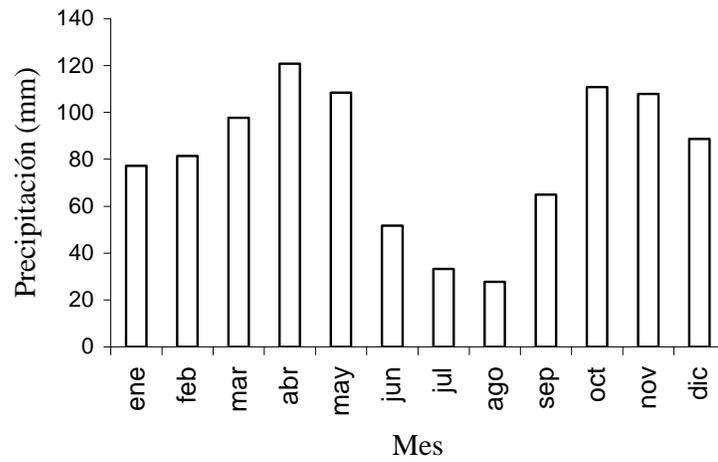


Figura 2. Promedio mensual multianual de precipitación para 21 años de medición (1983-2003) en la estación El Paraíso (IDEAM 2004).

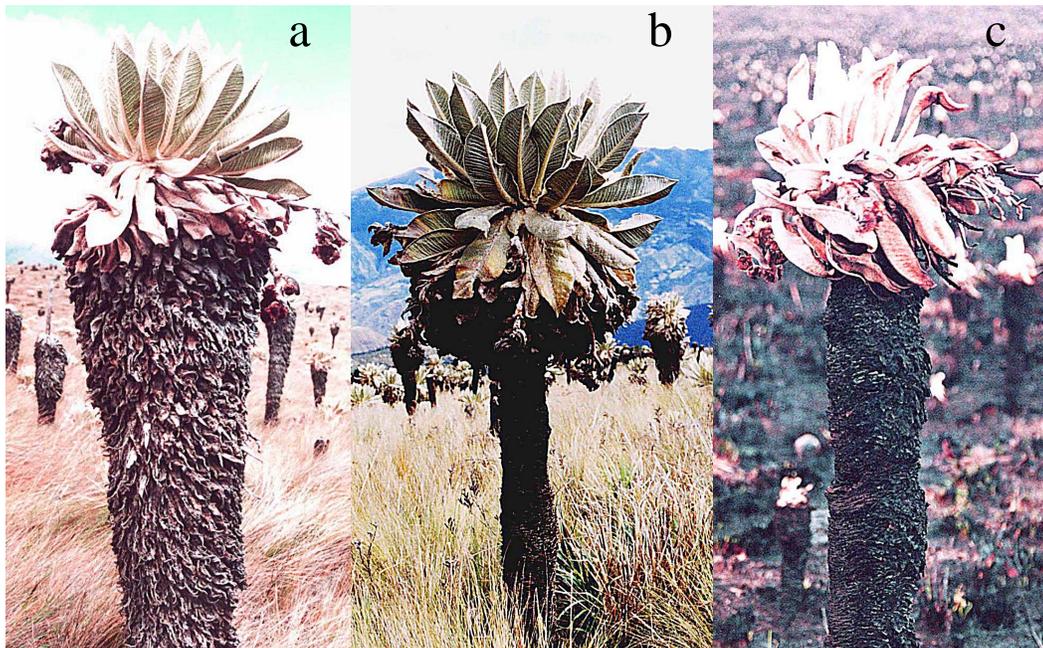


Figura 3. Diferencias en la longitud del tallo quemado y la columna de hojas marcescentes en *E. pycnophylla* en parches con diferente edad de quema. a) 7 años, b) 2 años, c) 0.035 años.



Figura 4. Aspecto de los parches de vegetación con diferente edad de quema. a) 7 años (quema en agosto 1997), b) 2 años (quema en septiembre 2001), c) 0.035 años (quema en septiembre 2003).

3.2 FASE DE CAMPO

En Agosto del 2003, se instalaron seis parcelas de 400 m² (20x20 m), cada una con una subparcela de 100 m² (10x10 m) marcada dentro de su área; tres parcelas se ubicaron en el parche quemado hace 7 años y tres en el parche quemado hace 2 años. Una vez muestreada la totalidad de parcelas y subparcelas, a principios de septiembre del 2003 ocurrió una última quema que alcanzó a afectar el parche que llevaba 7 años recuperándose, las parcelas y las subparcelas de este parche fueron nuevamente muestreadas, constituyéndose en la tercera edad de quema de 0.035 años (13 días).

3.2.1 Estructura de tamaños

Para determinar la estructura de la población con base en el tamaño de los individuos, se realizó un censo de todas las plantas dentro de las parcelas de 100 m², tomando en cada roseta las siguientes medidas morfométricas: altura total, altura del tallo, altura del tallo quemado, diámetro de la roseta y el estado; vivo o muerto (Fig. 5)

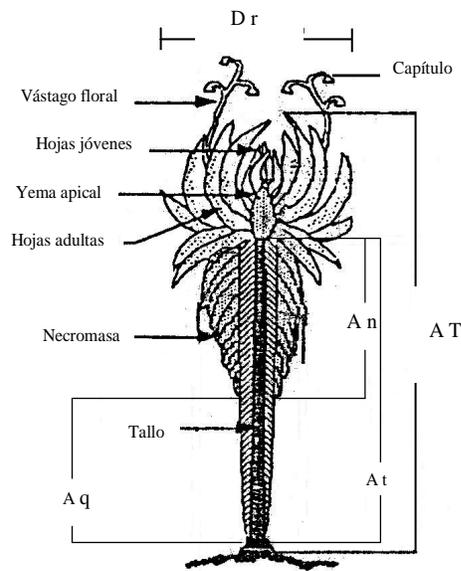


Figura 5. Partes principales de *Espeletia* y algunas medidas morfométricas. AT = altura total, At = altura del tallo, An= altura de la necromasa, Aq= altura del tallo quemado, Dr= diámetro de la roseta (Modificado de Sánchez 2004).

3.2.2 Densidad

Para estimar la densidad de las rosetas se utilizó el método de Hayne (Krebs 1989) basado en la medida de distancias desde los individuos a un transecto lineal. Se utilizó la diagonal de la parcela de 400 m² como transecto y se registró la distancia perpendicular al transecto (cm) de todos y cada una de los individuos existentes en una franja de 2 metros a cada lado de la línea, incluyendo los individuos que cayeron debajo de la misma cuya

distancia fue 0. Se registraron por separado los datos de los juveniles y los adultos (Bonilla 2003)

3.2.3 Patrón de distribución espacial

Para determinar el patrón de distribución espacial de las plantas se usó un método de medida de distancias a puntos aleatorios, se midió la distancia (cm) desde cada punto aleatorio a las dos plantas más cercanas a dicho punto, se tomaron 30 puntos aleatorios en cada parcela de 400 m² (Brower *et al.* 1998, Bonilla 2003).

3.2.4 Floración

Para determinar la floración de las plantas dentro de las parcelas de 100 m², en cada individuo florecido se contó el número de vástagos florales y el número de capítulos por vástago floral. Estos registros fueron tomados en conjunto con los datos de morfometría de las plantas para asociarlos a las clases de altura.

3.2.5 Mortalidad

Para determinar la mortalidad de los individuos dentro de las parcelas de 100 m² se contó el número de individuos muertos y se midió su longitud total, esto último con el fin de ubicarlos en las clases de altura usadas en la estructura de la población. Para el caso de las parcelas que se quemaron hace 7 años y se volvieron a quemar en septiembre de 2003, la mortalidad se determinó mediante el número de individuos que desaparecieron inmediatamente después de la quema (13 días).

3.3 ANALISIS ESTADÍSTICO

Para todos las comparaciones las muestras de las edades 7 años y 2 años se trataron como independientes y las de 7 años y 0.035 años como muestras pareadas. Los análisis se realizaron con los paquetes estadísticos STATISTICA versión 5.1 (StatSoft 1997) y STATGRAPHICS versión 2.1 (Microsoft corp. 1995). Para verificar la normalidad en la distribución de las variables se usó la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Como los datos tuvieron una distribución alejada de la normal, las pruebas estadísticas utilizadas en todos los casos fueron no paramétricas en las que valores de $P < 0.05$ fueron aceptados como significativos.

3.3.1 Estructura de tamaños

Para construir la estructura de tamaños de la población, se hizo una exploración de los datos de morfometría de las plantas y se tomó la decisión de usar la variable altura total para este fin. Los individuos se distribuyeron en cinco clases de altura con una amplitud de 30 cm entre clases, esta clasificación se realizó con un criterio primordialmente biológico, pues la altura 30 cm es un límite por debajo del cual ningún individuo presenta evidencias de floración, y porque las pruebas estadísticas requeridas exigen categorías de igual amplitud. Las clases determinadas fueron:

Juveniles: 0-30 cm

Adultos pequeños: 31-60 cm

Adultos medianos: 61-90 cm

Adultos grandes: 91-120 cm
Adultos más grandes: 121-150 cm

Para determinar si existían diferencias significativas en la distribución de frecuencias de individuos en las clases de altura entre las edades de quema se usó la prueba Kolmogorov-Smirnov (7y 2 años) y la prueba pareada de Wilcoxon (7y 0.035 años). Adicionalmente, se analizó la independencia entre el número de individuos en las clases de altura y la edad de quema con la prueba de independencia G y se determinó la variación del número de individuos entre edades de quema y entre clases de altura usando el coeficiente de variación (Sokal & Rohlf 1995).

3.3.2 Densidad

La densidad de la población se estimó con las medidas de distancia, aplicando la ecuación de Hayne, definida como:

$$D = \frac{\sum(1/d_i)}{2L}$$

Donde D es la densidad de la población, L la longitud total del transecto (m) y d_i es la distancia (m) desde el individuo al transecto (Krebs 1989, Bonilla 2003).

Con el objetivo de comparar este método (medida de distancias) con la manera convencional de obtener la densidad (número de individuos en un área determinada), se obtuvo el número de individuos por edad de quema para un área de 100 m². Se promediaron los valores de las tres parcelas para obtener las densidades. Para determinar si existían diferencias significativas en los datos de densidad poblacional entre las edades de quema, se usaron las pruebas de Mann-Whitney (7 y 2 años) y Wilcoxon (7 y 0.035 años).

3.3.3 Patrón de distribución espacial

El Patrón de distribución espacial de las plantas se obtuvo con los datos de las medidas de distancia a los 30 puntos aleatorios, aplicando el índice de agregación de Holgate definido como:

$$A_1 = \frac{\sum\left(\frac{d^2}{d'^2}\right)}{n} - 0.5$$

Donde d es la distancia desde el punto aleatorio al primer individuo más cercano, d' es la distancia desde el punto aleatorio al segundo individuo más cercano y n es el número de puntos muestreados aleatoriamente.

Si el patrón de distribución es aleatorio el valor será 0, si es agregado o contagioso el valor será mayor que 0 y si es uniforme el valor será menor que 0. para probar si el valor del índice es diferente de 0 se utilizó el estadístico t definido como:

$$t = \left(\frac{|A_1|}{\sqrt{n/12}} \right)$$

Se comparó el valor de t obtenido para los datos de campo contra el valor de t con infinitos grados de libertad en la tabla estadística de la distribución t . Si con un nivel de significación del 5% $t \geq 1.96$, entonces la distribución no es aleatoria (Brower *et al.* 1998, Bonilla 2003).

3.3.4 Floración

Se analizaron las siguientes variables reproductivas: porcentaje de individuos reproductivos, número de vástagos florales y capítulos por clase de altura, número de vástagos florales por planta, número de capítulos por vástago floral y número de capítulos por planta. Se promediaron los valores de las tres parcelas para las variables anteriormente mencionadas.

Para determinar si existían diferencias significativas entre edades de quema y entre clases de altura para las variables mencionadas se usaron las pruebas Mann-Whitney (7 y 2 años) y Wilcoxon (7 y 0.035 años). Adicionalmente, se analizó la independencia de los valores de cada una de las variables reproductivas con respecto a la edad de quema con la prueba de independencia G y se determinó la variación de los valores de dichas variables entre edades de quema y entre clases de altura usando el coeficiente de variación (Sokal & Rohlf 1995).

3.3.5 Mortalidad

Para estimar la mortalidad de las plantas se calculó el número promedio de individuos muertos en cada clase de altura. Para el caso específico del parche quemado hace 7 años y nuevamente quemado hace 0.035 años, la mortalidad se determinó restando los individuos que quedaron vivos después de la última quema de los censados inicialmente. Para determinar si existían diferencias significativas en la mortalidad de individuos con relación a la edad de quema se usaron las pruebas de Kolmogorov-Smirnov (7 y 2 años) y Wilcoxon (7 y 0.035 años). Adicionalmente, se analizó la independencia entre el número de individuos muertos en las clases de altura y la edad de quema con la prueba de independencia G y se determinó la variación en el número de individuos muertos entre edades de quema y entre clases de altura usando el coeficiente de variación (Sokal & Rohlf 1995).

4 RESULTADOS

4.1 ESTRUCTURA DE TAMAÑOS DE *Espeletia pycnophylla* EN PARCHES DE VEGETACIÓN CON DIFERENTE EDAD DE QUEMA

En el parche quemado hace 7 años, se encontró un total de 605 individuos en el censo realizado en Agosto del 2003, con un promedio por parcela de 202 ± 4.5 , de los cuales el 77.85% se ubicó en la primera clase de altura (0-30 cm) y fueron considerados juveniles por no presentar estructuras reproductivas vivas, ni restos de ellas. El restante 22.15% de las plantas se distribuyó de manera decreciente en las siguientes clases y fueron considerados adultos por presentar evidencia de por lo menos un evento reproductivo (Fig. 6).

Por otro lado, en el parche quemado hace 2 años, se encontró un total de 260 plantas, el promedio por parcela fue de 86.6 ± 40.9 , los juveniles correspondieron al 52.33% de la población, el 26.93% lo ocuparon los adultos pequeños (31-60 cm) y el restante 20.74% se distribuyó de manera decreciente en las clases de altura superiores (Fig. 6).

En el parche quemado hace 13 días (0.035 años), se encontró un total de 168 plantas, con un promedio por parcela de 56 ± 13 , de las cuales el 36.91% se ubicaron en la primera clase de altura (0-30 cm), el 24.43% en la segunda clase (31-60 cm), el 20.84% en la tercera clase (61-90 cm) y el restante 17.82% se ubicaron en las dos clases superiores (Fig. 6)

4.1.1 Comparación de la estructura de tamaños de *E. pycnophylla* entre edades de quema

7 años vs. 2 años

No se observaron diferencias estadísticamente significativas en la distribución de frecuencias de individuos en las clases de altura entre éstas edades de quema (Kolmogorov Smirnov $D= 0.4$; $p= 0.69$). Sin embargo, se encontró que el número de individuos en las clases de altura fue dependiente de la edad de quema ($G= 22.36$, $p<<0.001$), y que la variación fue más marcada para los juveniles y los adultos más grandes (Tabla 1).

7 años vs. 0.035 años

Al comparar la estructura de tamaños de la población de *E. pycnophylla* antes (edad 7 años) y después (edad 0.035 años) de la quema del 12 de septiembre del 2003, no se observaron diferencias estadísticamente significativas en la distribución de frecuencias de individuos en las clases de altura (Wilcoxon $T= 0$, $p= 0.067$). Sin embargo, se encontró que el número de individuos en las clases de altura fue dependiente de la edad de quema ($G= 22.36$, $p<<0.001$) y que la variación fue alta para los juveniles (Tabla 1).

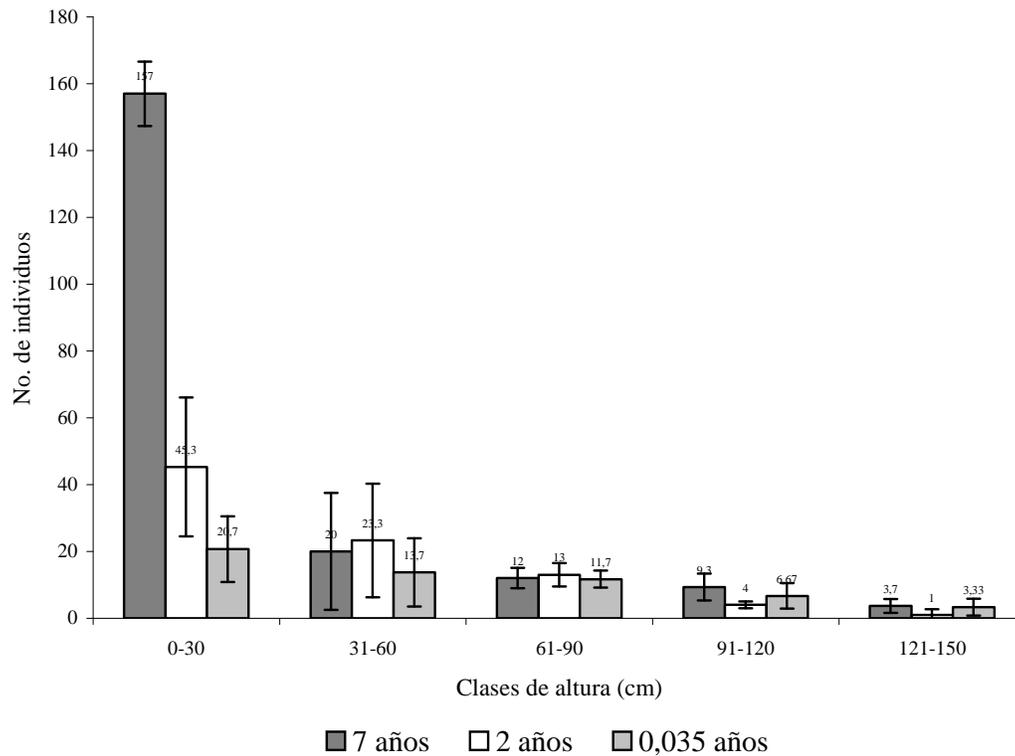


Figura 6. Estructura de tamaños de la población de *E. pycnophylla* para las edades de quema 7 años (N= 605), 2 años (N= 260) y 0.035 años (N= 168). Se usó la variable altura total para establecer las clases.

Tabla 1. Porcentajes de variación del número de individuos en las clases de altura entre las diferentes edades de quema, obtenidos mediante el coeficiente de variación.

Edad de quema	Clases de altura				
	0-30	31-60	61-90	91-120	121-150
7 vs. 2	78	10,9	7,64	56,6	80,8
7 vs. 0,035	109	26,6	0	23,57	6,73

4.2 DENSIDAD DE *Espeletia pycnophylla* EN PARCHES DE VEGETACIÓN CON DIFERENTE EDAD DE QUEMA

En el parche quemado hace 7 años, la densidad de los juveniles fue mucho mayor que la de los adultos para 100 m² obtenida mediante el método convencional, mientras que con el método de Hayne la densidad estimada de plántulas y adultos fue muy similar para 1 m² (Tabla 2).

Por otro lado, en el parche quemado hace 2 años, la densidad de juveniles y adultos fue muy similar usando el método convencional para 100 m², mientras que con el estimador de Hayne la densidad de adultos fue mayor que la de plántulas para 1 m² (Tabla 2).

En el parche quemado hace 13 días (0.035 años), la densidad de los juveniles fue menor que la de los adultos obtenida mediante el método convencional en 100 m², igualmente con el método de Hayne la densidad estimada de plántulas fue mucho menor que la de adultos en 1 m² (Tabla 2).

4.2.1 Comparación de la densidad entre edades de quema

7 años vs. 2 años

No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el valor de densidad estimada con el método de Hayne y con el método tradicional (Mann-Whitney U= 0, p=1). Sin embargo, usando el coeficiente de variación se encontró una variación considerable en la densidad de plántulas y juveniles (Tabla 2).

7 años vs. 0.035 años

No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el valor de densidad estimada con el método de Hayne y con el método tradicional (Wilcoxon T= 0, p= 0.11). Sin embargo, usando el coeficiente de variación se encontró una variación significativa en la densidad de plántulas y de juveniles (Tabla 2).

Tabla 2. Valores promedio de densidad de *E. pycnophylla* en las diferentes edades de quema, obtenida mediante los métodos Convencional y Hayne. La variación entre edades de quema se obtuvo mediante el coeficiente de variación.

Edad de quema	Densidad			
	Convencional n/100 m ²		Hayne n/1 m ²	
	<i>adul</i>	<i>Juv</i>	<i>adul</i>	<i>Plánt</i>
7 años	44,6 ± 14	157 ± 10	1,7 ± 0,5	1,8 ± 0,8
2 años	41,4 ± 20	45,3 ± 21	1,8 ± 1,3	0,9 ± 0,7
0,035 años	35,3 ± 7	20,6 ± 10	1,8 ± 0,6	0,26 ± 0,2
Variación (cv)				
7 vs. 2	5,30%	78%	1,60%	48,80%
7 vs. 0,035	16,50%	108,50%	3,80%	80%

4.3 PATRON DE DISTRUBUCIÓN ESPACIAL DE *E. pycnophylla* EN PARCHES DE VEGETACIÓN CON DIFERENTE EDAD DE QUEMA

En el parche de vegetación quemado hace 2 años *E. pycnophylla* presentó un patrón de distribución espacial uniforme con un índice de agregación menor de 0 (Tabla 3, Fig. 7). Mientras que en los parches de vegetación quemados hace 7 años y 0.035 años presentó un patrón agregado con índices de agregación mayores de 0 (Tabla 3, Fig. 8). Sin embargo, dado que $t \leq 1.96$ en todas las edades de quema, el valor del índice no es significativamente diferente de 0, por lo tanto está muy cerca de la aleatoriedad.

Tabla 3. Valores del índice de Agregación de Holgate (A_1) y patrón espacial estimado en diferentes edades de quema.

Edad de quema	A_1	Patrón espacial
7 años	0,02	Agregado
2 años	-0,05	Uniforme
0,035 años	0,08	Agregado



Figura 7. Distribución espacial de *E. pycnophylla* en el parche de vegetación quemado hace 2 años.



Figura 8. Distribución espacial de *E. pycnophylla*. a) en el parche de vegetación quemado hace 7 años, b) en el parche quemado hace 13 días (0.035 años).

4.4 FLORACION DE *E. pycnophylla* EN PARCHES DE VEGETACIÓN CON DIFERENTE EDAD DE QUEMA

Del total de individuos adultos en cada uno de los parches (7 años y 2 años), el porcentaje que florecieron en el 2003 fue mayor para las clases de altura superiores, de manera que el porcentaje de individuos reproductivos fue superior al 70% en todas las clases, excepto en la primera (31-60 cm). La distribución del porcentaje de individuos reproductivos en las clases de altura fue muy similar en las 2 edades de quema, aunque se presentó una variación en las clases de altura 91-120 cm y 61-90 cm. Sin embargo, dicha variación fue muy pequeña (Tabla 4).

Tabla 4. Porcentaje de individuos reproductivos de *E. pycnophylla* y variación en el número de individuos entre edades de quema, obtenida mediante el coeficiente de variación.

Clases de altura (cm)	%Floración 7 años	%Floración 2 años	Variación entre edades (%)
31-60	18,33	18,57	0,91
61-90	80	74,36	5,17
91-120	96,43	83,33	10,3
121-150	100	100	0

En el parche quemado hace 7 años, el 71.9% de los individuos reproductivos se ubicaron en las clases de altura intermedias (61-90 y 91-120 cm). El mayor aporte de vástagos florales y capítulos a la población (78.67%) fue realizado por las clases intermedias (61-90 y 91-120 cm). El número de vástagos florales por individuo y de capítulos por vástago floral fue muy similar en todas las clases excepto en la más inferior que presentó valores de 1.79 ± 1.62 y 3.8 ± 3.39 , respectivamente (Fig. 9).

Por otro lado, en el parche quemado hace 2 años, el 70.9% de las plantas reproductivas se ubicaron en las clases de altura intermedias (61-90 y 91-120 cm). La clase 61-90 cm aportó a la población el 50% de los vástagos florales y el 42% de los capítulos. El número de vástagos florales por individuo y capítulos por vástago floral fue muy similar en todas las clases, excepto en la clase 121-150 cm que presentó 2.3 ± 3.9 capítulos, esto se debe a la ausencia de plantas de esta altura en dos de las parcelas (Fig. 9).

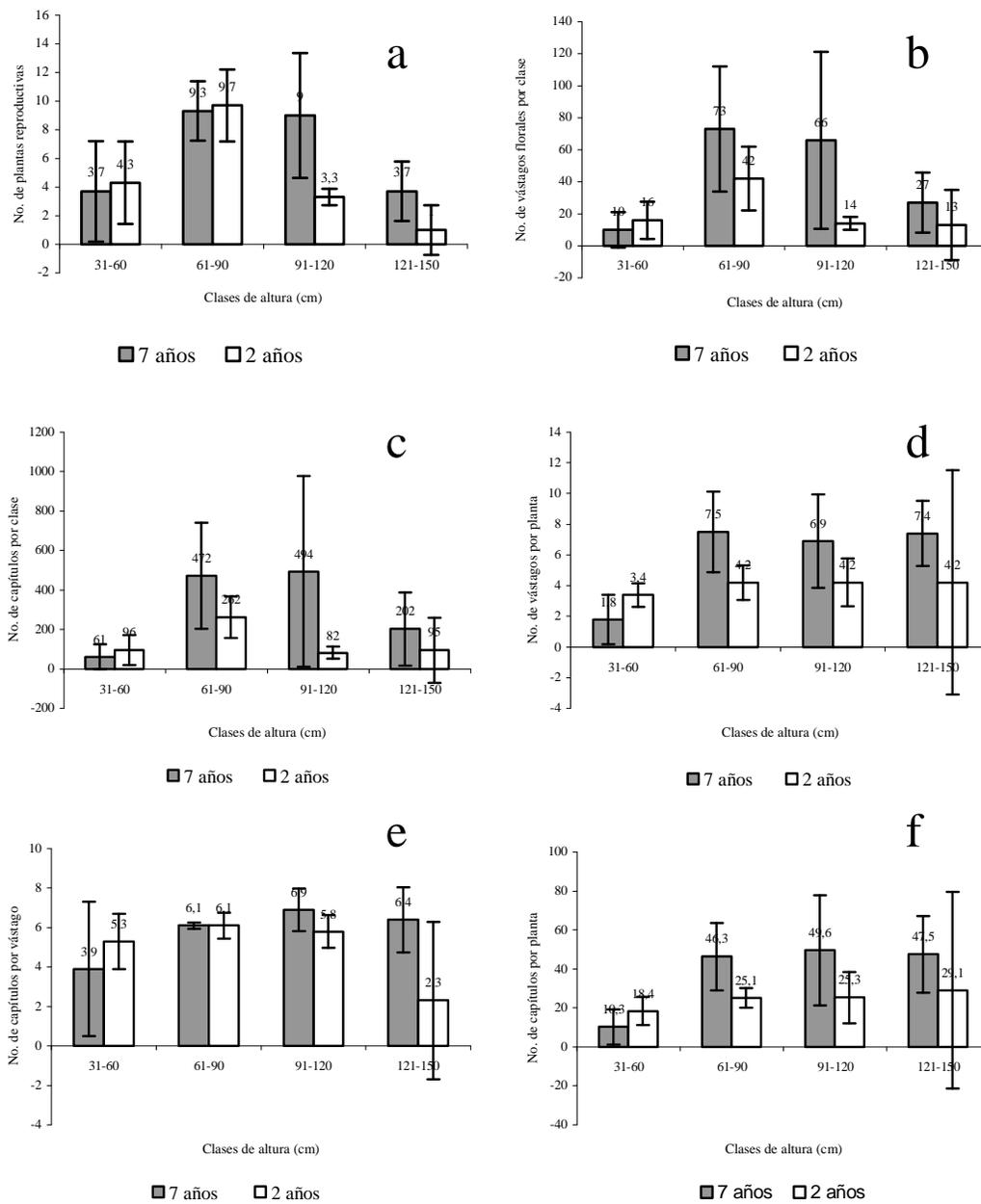


Figura 9. Distribución de frecuencias de algunas variables reproductivas de *E. pycnophylla* en las clases de altura, para dos parches de vegetación con diferente edad de quema (7 años y 2 años). a) Plantas reproductivas, b) Vástagos florales por clases de altura, c) capítulos por clase de altura, d) vástagos por planta, e) Capítulos por vástago y f) Capítulos por planta.

4.4.1 Comparación de la floración entre edades de quema

No se observaron diferencias estadísticamente significativas en los valores de ninguna variable reproductiva al comparar las edades de quema 7 años y 2 años (Mann-Whitney $U=0$, $p=1$). Sin embargo, con ayuda del coeficiente de variación se encontraron algunas diferencias en todas las variables y para todas las clases de altura con diferente grado de intensidad.

Número de Plantas reproductivas

El número de plantas reproductivas por clases de altura fue independiente de la edad de quema ($G=1.5$; $p=0,9 < p < 0,5$), las clases de altura 91-120 cm y 121-150 cm mostraron los porcentajes de variación más altos (Tabla 5, Fig. 9a).

Número de vástagos florales por clase de altura

El número de vástagos florales por clase de altura fue dependiente de la edad de quema ($G=9.23$; $0,025 < p < 0,05$). La clase 91-120 cm presentó la mayor diferencia entre las dos edades de quema, mientras en la edad 7 años el número de vástagos florales fue de 65.67 ± 55.3 , en la edad de quema 2 años fue de 13.67 ± 4 . Para la clase 121-150 cm se registró una variación considerable, sin embargo al igual que ocurre con otras variables dicho resultado se debe a la ausencia de plantas de esta altura en dos de las parcelas de la edad de quema 2 años (Tabla 5, Fig. 9b).

Número de capítulos por clase de altura

El número de capítulos por clase de altura fue dependiente de la edad de quema ($G=77.8$; $p < < 0.001$). Se registró una alta variación en el número de capítulos para la clase 91-120 cm, mientras en la edad de quema 7 años fue de 494 ± 482 capítulos, en la edad de quema 2 años fue de 81.7 ± 30 capítulos. Se presentó una variación considerable para la clase 121-150 cm debido a la ausencia de plantas en esta clase (Tabla 5, Fig. 9c).

Número de vástagos florales por planta

El número de vástagos florales por planta es independiente de la edad de quema ($G=0.75$; $0,5 < p < 0,9$). Sin embargo, se presentó una variación considerable y muy similar para todas las clases de altura, aunque se presentó una variación ligeramente superior en la clase 31-60 cm de manera que en la edad de quema 7 años, las plantas de esta clase tuvieron en promedio 1.8 ± 1.6 vástagos por planta, mientras que en la edad de quema 2 años el valor fue de 3.44 ± 0.7 vástagos por individuo. En la quema de hace 2 años se observó claramente un incremento del número de vástagos florales en los adultos pequeños (31-60 cm) y una disminución de este variable en el resto de los adultos (Tabla 5, Fig. 9d).

Número de capítulos por vástago floral

El número de capítulos por vástago floral es independiente de la edad de quema ($G=0.95$; $0,5 < p < 0,9$). Se presentó una alta variación en la clase 121-150 cm debido a la ausencia de plantas de esta altura en dos de las parcelas de la edad de quema 2 años. La clase 31-60 cm presentó una pequeña variación, mientras que en la edad de quema 7 años una planta de esta clase tubo en promedio 3.9 ± 3.4 capítulos por vástago floral, en la edad de quema 2 años el valor fue de 5.3 ± 1.4 . Se observó que en la quema reciente (2 años), los adultos pequeños (31-60 cm) presentaron un mayor número de capítulos por vástago floral, mientras que los adultos grandes (91-120 cm) y los adultos más grandes (121-150 cm)

tuvieron una disminución de esta variable. En las plantas de altura intermedia (61-90 cm) no hubo variación entre edades de quema (Tabla 5, Fig. 9e).

Número de capítulos por planta

El numero promedio de capítulos por planta fue independiente de la edad de quema ($G=4.2$; $0,1 < p < 0,5$). La variación fue apreciable y muy similar para todas las clases de altura, aunque fue ligeramente superior en la clase 91-120 cm, de tal manera que en la edad de quema 7 años las plantas de esta clase tuvieron en promedio 49.6 ± 28.3 capítulos por planta, mientras que en la edad de quema 2 años el valor fue de 25.3 ± 13.2 capítulos por planta. En la quema de hace 2 años se observó un incremento del número de capítulos por planta en los adultos pequeños (31-60 cm) y una disminución de esta variable en el resto de los adultos (Tabla 5, Fig. 9f).

Tabla 5. Porcentajes de variación de algunas variables reproductivas de *E. pycnophylla*, entre edades de quema 7 años y 2 años obtenida mediante el coeficiente de variación. PR= Plantas reproductivas, VF= Vástagos florales por clase de altura, C= Capítulos por clase de altura, VF-P= Vástagos florales por planta, C-VF= Capítulos por vástago floral, C-P= Capítulos por planta.

Clases (cm)	PR	VF	C	VF-P	C-VF	C-P
31-60	11,8	29	31,8	44,4	21,4	39.8
61-90	2,48	38,4	40,4	40,6	0,04	41.9
91-120	65	92,7	101	34,2	11,7	45.8
121-150	80,8	51,9	50,6	38,6	66,4	33.9

4.5 MORTALIDAD DE *E. pycnophylla* EN PARCHES DE VEGETACIÓN CON DIFERENTE EDAD DE QUEMA

En el parche quemado hace 7 años, se encontraron en total 28 plantas muertas, con un promedio por parcela de 9.3 ± 7.5 plantas. Las clases de altura que presentaron mayor mortalidad fueron las de 61-90 cm y 31-60 cm, con valores de 39.4% y 32% respectivamente (Tabla 6).

Por otro lado, en el parche quemado hace 2 años, se encontraron en total 143 plantas muertas, con un promedio por parcela de 47.7 ± 14.3 plantas. El 67% de las plantas muertas se ubicó en las dos primeras clases de altura (Tabla 6).

En el parche quemado hace 13 días (0.035 años), se contabilizó una pérdida total de 440 plantas después de 13 días de sucedida la quema, con un promedio por parcela de 146.7 ± 10 plantas. La mayor mortalidad la registraron los juveniles (93%). Mientras que la clase 61-90 no fue afectada por la quema (Tabla 6).

4.5.1 Comparación de la mortalidad de *E. pycnophylla* entre edades de quema

7 años vs. 2 años

Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el número de individuos muertos por clase de altura entre las dos edades de quema (Kolmogorov Smirnov $D= 1$, $p= 0.013$), como también se encontró que el número de individuos muertos en las clases de altura fue dependiente de la edad de quema ($G=44.2$, $p<<0.001$). El número de plantas muertas en la edad de quema 2 años fue 5 veces mayor que en 7 años. Exceptuando la clase 61-90, todas las demás clases presentan una alta variación entre edades de quema, aunque es mucho más marcada en las clases 0-30 y 91-120 cm (Tabla 6).

7 años vs. 0.035 años

No se encontraron diferencias significativas en el número de individuos muertos por clase de altura entre las dos edades de quema (Wilcoxon $T= 5$, $p= 0.58$). Sin embargo, se encontró que el número de individuos muertos por clase de altura fue dependiente de la edad de quema ($G=44.2$, $p<<0.001$), todas las clases presentaron una alta variación entre edades de quema, especialmente las clases 61-90 y 0-30 cm (Tabla 6).

Tabla 6. Número promedio de individuos muertos en cada clase de altura para las diferentes edades de quema y coeficiente de variación entre edades de quema.

Clases de altura (cm)	Edades de quema			Variación entre edades (%)	
	7 años	2 años	0,035 años	7 vs. 2	7 vs. 0,035
0-30	0,7 ± 1.15	18,7 ± 2.9	136,3 ± 17,5	132	140
31-60	3 ± 2	13,3 ± 8.5	6,3 ± 2,5	89,5	50,2
61-90	3,7 ± 3	7 ± 3.6	0	44,2	141
91-120	0,7 ± 0.6	4,7 ± 1.15	2,7 ± 0,5	106	83,2
121-150	1,3 ± 1.15	4 ± 4.4	0,3 ± 0,3	70,7	88,4

5 DISCUSION

5.1 EFECTO DE LA QUEMA SOBRE LA ESTRUCTURA DE TAMAÑOS DE *E. pycnophylla*

La población de *E. pycnophylla* en el parche de vegetación quemado hace 7 años presenta un estado avanzado de recuperación postquema, basándose en la cobertura de la paja y en cantidad de necromasa acumulada por cada individuo (obs. pers.), como también en los reportes para otros páramos, en los que se estima que 6 años después de una quema la vegetación ya ha recuperado gran parte de su cobertura (Verweij 1995). En este parche la población presenta una estructura de tamaños en forma de j invertida, caracterizada por la presencia de un alto número de plantas en las clases inferiores que va decreciendo hacia las clases de altura superiores. Esta estructura se ha atribuido a poblaciones que presentan una distribución de tamaños estable integrada por distintos grupos de edad (Silvertown 1982, citado por Estrada & Monasterio 1988). Esta distribución de tamaños es común en muchas poblaciones y es llamada “jerarquía de tamaños”, en la que pocos individuos dominan en un área disponible, mientras la mayoría permanecen muy pequeños. Se cree que tales jerarquías son causadas por la competencia intraespecífica, que afecta menos a los individuos más grandes en cuanto al crecimiento. (Begon *et al.* 1995, Hutchings 1997, Wiener 1990 citado por Gurevitch *et al.* 2002). Este mismo patrón ha sido registrado para muchas especies del género *Espeletia* en diversos páramos, en zonas sin disturbio (Smith 1981, Estrada & Monasterio 1988, Cavellier *et al.* 1992, Verweij & Kok 1992, Premauer 1999, Santacruz *et al.* 2001, Sánchez 2004). Por lo tanto podría considerarse que este es el patrón general de distribución de tamaños de las poblaciones de *Espeletia* en zonas poco alteradas.

La quema genera cambios en la estructura de una población, por el truncamiento de ciertas clases de altura (Verweij & Kok 1992). En el caso de *E. pycnophylla*, en condiciones de quema recientes (2 años y 0.035 años) se presenta un truncamiento marcado en la clase de altura inferior (0-30 cm). Este comportamiento también fue encontrado Lægaard (1992) para la misma especie en el Ecuador y por Pérez (1987) para *Coespeletia lutescens* y *Espeletia semiglobulata* en páramos venezolanos, este último autor sugiere que dicho comportamiento podría indicar una reproducción episódica asociada con algunos factores climáticos o puede estar relacionada con daños producidos por disturbios, lo cual respalda los resultados obtenidos en esta investigación.

La escasez de adultos grandes de *E. pycnophylla*, al igual que sucede con *Espeletia floccosa* en Venezuela (Smith 1981), puede haber generado una disminución de la competencia entre adultos y juveniles, lo que podría permitir un incremento de la probabilidad de que las plántulas nuevas reclutadas alcancen las clases de altura superiores, siempre y cuando la frecuencia de quemas se reduzca de manera que permita tal crecimiento.

Se observa que los juveniles (0-30 cm) de *E. pycnophylla* son la clase más susceptible al impacto por la quema; el efecto inmediato del fuego (observado 13 días después de la quema) es la desaparición de la mayoría de las plantas de esta clase de altura. Esto probablemente se deba a que el fuego en este páramo se desarrolla a poca distancia de la superficie del suelo, pues una gran parte del combustible lo constituye la necromasa de las

macollas (dominantes en la vegetación), entonces, las plantas pequeñas desaparecen por estar en medio del fuego y no poseer una cantidad de necromasa apropiada que le confiera protección al tallo, ni una roseta de hojas lo suficientemente vigorosa para proteger al meristemo apical. Estrada & Monasterio (1988) sostienen que las condiciones microclimáticas contrastantes a lo largo del gradiente vertical desde la superficie del suelo hasta unos metros por encima, imponen presiones ambientales diferenciales sobre plantas de distinto tamaño. Esta situación puede ser aún más grave después de una quema porque el suelo queda desprotegido al ser retirada casi la totalidad de la necromasa y biomasa, de manera que, los juveniles que sobreviven a la quema siguen siendo muy vulnerables a las condiciones ambientales postquema.

Por otro lado se observó que las plántulas de *E. pycnophylla* en el parche quemado hace 7 años se encontraban asociadas a microclaros presentes dentro de la matriz de *Calamagrostis sp.* (obs. pers.), al parecer los microclaros proporcionan el espacio necesario para que las plántulas se desarrollen, al aislarlas de competidores –competencia por luz- tal como ocurre con *Puya cryptantha* (Chaparro & Mora 2003). Otra posibilidad es que *Calamagrostis sp.* le brinde protección a las plántulas de *E. pycnophylla*. contra los factores climáticos extremos, esta última hipótesis se puede sostener en los resultados obtenidos en el parche quemado hace 2 años (que presenta poca cobertura de *Calamagrostis sp.*) en donde se encontró muy pocos juveniles, quizá debido a la gran cantidad de suelo desnudo que se presenta después de una quema.

La clase más estable frente al efecto de la quema es la de plantas de altura intermedia (61-90 cm). La tolerancia a la quema de las plantas de esta clase puede estar justificada por las adaptaciones que *Espeletia* posee frente a los factores ambientales del páramo, tales como la estructura de la yema apical, la pubescencia de las hojas, la geometría de la roseta, la altura del tallo y la retención de hojas muertas sobre el tallo (Smith 1981, Hofstede 2001).

Las plantas de altura intermedia (61-90 cm) toleran la quema al tener la roseta de hojas que protege el meristemo apical a una altura a salvo, donde las fluctuaciones de temperatura entre el día y la noche no son tan grandes como lo son a nivel del piso, por otro lado el almacenamiento de agua en los tejidos del centro del tallo está protegido por las bases de las hojas muertas densamente apiñadas (Baruch & Smith 1979, Verweij & Kok 1995). Læggaard (1992) menciona que los troncos de *E. pycnophylla* que han sido quemados parecen desnudos pero presentan una capa de hojas muertas y quemadas de 2-3 cm, esta capa es compacta y puede capturar agua de la lluvia o rocío para permanecer húmeda, de esta manera el tronco tiene una excelente protección contra fuegos posteriores. Smith (1974) sostiene que la forma aproximadamente parabólica de la roseta abierta en *Espeletia* le permite a las hojas apicales una mayor captación de energía que probablemente incremente la tasa metabólica y la velocidad de desarrollo de las hojas y yemas florales. Por estas características podría decirse que las plantas de altura intermedias toleran bien la quema y se recuperan con relativa facilidad.

De manera general, se observa para la población de *E. pycnophylla* estudiada una considerable homogenización de la estructura de la población a causa del fuego. Bond & Van Wilgen (1996) afirman que bajo condiciones de fuego la estructura de tamaños de una población puede cambiar de una distribución altamente sesgada a una aproximadamente normal. Este cambio puede ser un indicador de cierta inestabilidad en la población, ya que la cantidad de individuos reclutados después de la quema parece ser muy inferior a la necesaria para su sostenimiento a futuro, si se tiene en cuenta que la supervivencia de los

individuos pequeños es muy baja, y que la frecuencia de fuegos en este páramo es muy alta (3 quemas en menos de 10 años).

5.2 EFECTO DE LA QUEMA SOBRE LA DENSIDAD DE *E. pycnophylla*

La densidad de los adultos es poco afectada por la quema, pues permanece casi constante en las diferentes edades de quema. Por el contrario la densidad de plántulas y juveniles de *E. pycnophylla* varía mucho con la edad de quema, la mayor densidad de plantas juveniles (0-30 cm) se presentó en las parcelas con mayor tiempo de recuperación postquema (7 años), y el valor más bajo se registra inmediatamente después de la quema (13 días), cuando muere la mayoría de las plantas de esta clase.

El efecto de la quema sobre la densidad de las plantas es más drástico en los juveniles debido a las características propias de la quema en los páramos y a la susceptibilidad de las plantas pequeñas. Otro aspecto que puede explicar la baja densidad de los juveniles en situaciones de quema recientes tiene que ver con los posibles cambios en el banco de semillas y el reclutamiento, lo cual ya ha sido reportado para otras Espeletias. Guariguata y Azocar (1988) encontraron que *E. timotensis* tiene un banco de semillas persistente como una posible respuesta adaptativa a la tasa de reclutamiento limitada por las condiciones ambientales extremas del páramo, aunque se plantea que los disturbios pueden cambiar este comportamiento al ofrecer micrositios de implantación donde las plántulas pueden germinar y establecerse. Sin embargo Posada y Cárdenas (1999) comprobaron que el disturbio quema-pastoreo elimina totalmente el banco de semillas de *Espeletia sp.* en un estudio realizado en el páramo de Chingaza. En el caso particular de *E. pycnophylla* se desconocen las características y comportamiento del banco de semillas, sin embargo teniendo en cuenta que esta especie generalmente florece en la época seca y los fuegos también se presentan en esta temporada (obs. Pers.), podría esperarse que una gran cantidad de semillas sea destruida por la quema, acarreando una reducción de la fuente de plántulas que a su vez podría disminuir el reclutamiento.

Este patrón de densidad dependiente de la altura de las plantas ya ha sido registrado para la misma especie en el Ecuador por Kovář (2001) y Sánchez (2004) y para *Espeletia hartwegiana* en Colombia por Verweij y Kok (1992) quienes encontraron que las plantas de menos de 30 cm de altura presentan grandes fluctuaciones en la densidad debido a las variaciones en las tasas de reclutamiento, crecimiento y mortalidad, como también al efecto del microclima y el relieve local.

Smith (1981) considera que el control de una población es altamente dependiente de la densidad, por lo tanto la reducción de la densidad de alguna clase de tamaño generaría un incremento del crecimiento y/o reproducción entre las plantas restantes, de esta manera las poblaciones rápidamente se recuperarían de la mayoría de perturbaciones. Esto sería posible a intervalos largos de retorno del fuego, de manera que las plántulas de *Espeletia* puedan ser capaces de reclutarse en las clases de altura en las cuales la supervivencia a la quema sea mayor, como ocurre con otras especies (Cochrane & Schulze 1999). Sin embargo en los páramos nariñenses las quemas de origen antrópico ocurren a una frecuencia relativamente alta, de manera que las poblaciones de *E. pycnophylla* quizá no tengan las condiciones y el tiempo suficiente para recuperarse y eventualmente pueden ser susceptibles a extinción local.

Al comparar los resultados obtenidos mediante los dos métodos; el convencional basado en el conteo de individuos en un área determinada y el método de Hayne basado en la medida de distancias de los individuos a un transecto, se observan diferencias que tienen que ver con la escala. La densidad estimada por el método de Hayne, da una visión de la dispersión de las rosetas en el espacio, respetando el patrón espacial de la especie. Se encontró que la densidad de rosetas por m² permanece casi constante para los adultos en las tres edades de quema, mientras que la densidad de las plántulas varía mucho, es muy alta en la quema antigua y muy baja en la quema reciente. En cambio con el método convencional, aunque los datos de densidad son igualmente coherentes, solo son aceptables para la unidad de muestreo, no se puede ni se debe extrapolar los valores, pues no es lo mismo decir 44.6 individuos en 100 m² que 4.46 individuos por m², pues se estaría sobreestimando el valor, al no tener en cuenta que el patrón generalmente agregado de las rosetas hace que estén ausentes un muchos espacios del área muestreada.

5.3 EFECTO DE LA QUEMA SOBRE EL PATRON DE DISTRIBUCION ESPACIAL DE *E. pycnophylla*

Para las plantas adultas de *E. pycnophylla* (>30 cm) se encontró un patrón espacial agregado en el parche de quema antigua (7 años) y uniforme en el de quema reciente (2 años), el efecto inmediato de la quema (13 días) no se ve reflejado en los resultados, pues se encontró un patrón agregado, lo cual no es coherente y pudo deberse al tipo de metodología empleada. El índice de Holgate se basa en la medida de distancias entre individuos y en este caso pudo generar error al ser empleado en un muestreo pareado (realizado en las mismas parcelas antes y después de una quema) pues las plantas adultas al no morir inmediatamente, conservan las mismas distancias y por lo tanto generan el mismo patrón espacial. Se encontró que los valores del índice no son significativamente diferentes de 0, es decir el patrón está muy cerca de ser aleatorio, este resultado puede deberse al número de puntos utilizados (30), pues quizá sea necesario utilizar más puntos o un tamaño de parcela mayor.

Se ha planteado de manera general que la agregación en las plantas puede deberse a la corta distancia de dispersión de semillas (Hutchings 1997, Barot *et al.* 1999, Watkinson *et al.* 2000) y a la heterogeneidad ambiental (Dale 1999), como por ejemplo la concentración de nutrientes en el suelo, que tiende a ser considerablemente más variable después de una quema (Christensen 1985). Teniendo en cuenta que la dispersión de semillas en *E. pycnophylla* ocurre principalmente por gravedad (dispersión barocora), de manera que la mayor parte de las semillas al no tener pappus caen cerca del parental (como ocurre en muchas especies de otros géneros (Harper 1977) y en otras especies de *Espeletia* (Smith 1984)), la agregación de los adultos de *E. pycnophylla* en el parche de quema antigua (7 años) puede reflejar: el tipo de dispersión de sus semillas, la disponibilidad de nutrientes en el suelo y la protección que los adultos le confieren a los juveniles contra factores climáticos extremos.

El patrón de distribución uniforme o regular de los adultos de *E. pycnophylla* sometidos a quema recientemente (2 años) es una clara evidencia de la mortalidad producida por el fuego, que genera un mayor espaciamiento entre individuos. Como también puede reflejar competencia intraespecífica (Bond & Van Wilgen 1996, Barot *et al.* 1999, Dale 1999) que probablemente ocurre después de una quema. Este resultado concuerda con la hipótesis de

Barot *et al.* (1999) quien plantea que los eventos que ocurren a lo largo del ciclo de vida de las especies pueden modificar los patrones espaciales determinados por la dispersión.

Los resultados obtenidos en esta investigación son similares a los encontrados por Premauer (1999) para los adultos de *Espeletia killipii* en el Parque Natural Chingaza, para la cual reportan un patrón agrupado en sitios poco disturbados. Igualmente Perez (1989) y Smith (1981) reportan un patrón agrupado para Espeletias de paramos Venezolanos. Mientras que son distintos a los reportados por Llambi *et al.* (2004) quienes encontraron que *Espeletia schultzei* presenta un patrón no agregado en estados avanzados de sucesión en páramos Venezolanos. Por otro lado Verweij y Kok (1995) reportan para *E. hartwegiana*, un agrupamiento de juveniles alrededor de los adultos en situaciones de quema recientes en el Parque los Nevados, cabe aclarar que ésta población también se ve afectada por el pastoreo de ganado. Es probable que los resultados contrastantes se deban a las diferencias en los factores ambientales, en el régimen de disturbio, como también a diferencias en las características intrínsecas de las especies.

5.4 EFECTO DE LA QUEMA SOBRE LA FLORACIÓN DE *E. pycnophylla*

Los adultos más pequeños (31-60 cm) son la clase que menos estructuras reproductivas aporta a la población de *E. pycnophylla*. Teniendo en cuenta que estos individuos presentan una mayor densidad que el resto de plantas adultas (61-150), el comportamiento reproductivo de estas plantas se ajustaría a lo sostenido por Harper (1977) quien considera que el esfuerzo reproductivo de las plantas puede ser en parte regulado por la densidad de individuos. De manera que, si la densidad incrementa, el número de estructuras reproductivas disminuye; o a la competencia intraespecífica que conduce a una disminución de las tasas de toma de recursos por individuo, y probablemente a una disminución de las tasas de crecimiento y reproducción (Begon *et al.* 1995). Como también puede deberse a las condiciones propias del tamaño, ya que las rosetas requieren de un nivel mínimo de desarrollo vegetativo con suficientes recursos almacenados que permitan invertir en la reproducción (Estrada & Monasterio 1991).

El incremento en la floración de los adultos pequeños de la quema reciente con respecto a los de la quema antigua no parece tener una explicación sencilla y necesita ser más investigado. Podría pensarse que este comportamiento se deba a la alta frecuencia de quemas en este parche de vegetación (2 quemas en menos de 10 años) que haría que las plantas florezcan más temprano, o sean elásticas frente a los factores ambientales cambiantes (Bond & Van Wilgen 1996). Como también puede ser que el estrés fisiológico haya inducido la floración al igual que ocurre en muchas plantas (Gurevitch *et al.* 2002) esto último es válido si se considera que el estrés climático puede ser mayor después de una quema.

Las plantas de altura intermedia (61-120 cm) son las que más estructuras reproductivas aportan a la población de *E. pycnophylla* en la quema antigua, mientras que en la quema reciente el aporte es un tanto similar en todas las clases de altura. A su vez estas clases presentan una baja mortalidad por causa de la quema, este comportamiento puede ser explicado como una estrategia en la cual el número de descendientes puede ser maximizado retardando la reproducción hasta que la planta alcance un tamaño en el que la probabilidad de supervivencia sea mayor (Stearns 1992).

Este patrón, en el que la contribución reproductiva de la población está dada por los individuos de tamaño intermedio, que son además los que poseen las más altas tasas de supervivencia también ha sido encontrado en *Espeletia spicata* y *Espeletia timotensis* (Estrada & Monasterio 1991) en páramos Venezolanos, y para *Espeletia grandiflora* (Fagua 2002) y *Espeletia barclayana* (Cavelier et al. 1992) en páramos Colombianos. Por su parte Verweij & Kok (1992) encontraron que el patrón reproductivo de *E. hartwegiana* puede variar considerablemente entre diferentes sitios y dentro de una misma población.

En general, se encontró que los adultos grandes quemados recientemente presentan un número menor de vástagos florales y capítulos por planta, en comparación con los adultos quemados antiguamente. Si se tiene en cuenta que la vegetación de los páramos andinos ha estado asociada al fuego desde hace miles de años (Verweij 1995, Hansen & Rodbell 1995, citado por League & Horn 2000, Luteyn 1999), la disminución en las estructuras reproductivas de los adultos grandes de *E. pycnophylla* en condiciones de quema recientes, al igual que ocurre en ambientes ligados al fuego puede sugerir que el costo de la reproducción es menos significativo que el costo de la supervivencia, de manera que, la asignación de recursos a los tejidos de supervivencia conduce a reducir la reproducción (Bond & Van Wilgen 1996). Sin embargo, este resultado es solo un acercamiento a la realidad pues es necesario tener un tamaño de muestra mayor y evaluar otras variables reproductivas como por ejemplo, el número de flores y el número de semillas viables, lo cual no pudo ser medido en esta investigación porque la dispersión de semillas ya había comenzado cuando se realizó la fase de campo.

Kovář (2001) en un estudio realizado en el Volcán Chiles reporta para *E. pycnophylla* que todas las plantas adultas quemadas a 4100 m de altitud, tienen más estructuras reproductivas que las no quemadas, llegando a la conclusión de que el fuego podría estimular la floración. Estos resultados son contrastantes con los obtenidos en el presente estudio para los adultos grandes y equiparables para los adultos pequeños. Tales diferencias pueden deberse a que las dos investigaciones se realizaron en diferentes páramos, a diferente altitud y además a que en el páramo de Chiles la quema está asociada con el pastoreo de ganado.

5.5 MORTALIDAD DE *E. pycnophylla* PRODUCIDA POR EL FUEGO

El fuego produce una mortalidad muy alta en los juveniles (0-30 cm) de *E. pycnophylla*, y una mortalidad moderada para los adultos de 31-60 cm y 91-150 cm. Las plantas de altura intermedia (61-90 cm) no son afectadas, o por lo menos no mueren inmediatamente. Esto pone de manifiesto que las respuestas en la supervivencia de las plantas dependen de su tamaño.

La ubicación y el grado de protección de los meristemas parece ser el punto clave para la supervivencia (Bond & Van Wilgen 1996). De manera que la baja supervivencia de las plantas pequeñas como ya ha sido mencionado, puede deberse al pobre aislamiento de sus tejidos meristemáticos y al tipo de fuego. La reducción de la mortalidad a medida que se incrementa la altura de las plantas se justifica por la adquisición gradual de la capacidad protectora de las yemas y el tallo, como también al desarrollo de la medula. Estrada & Monasterio (1988) manifiestan que a lo largo del ciclo de vida, la intensidad de las presiones selectivas del ambiente alcanzan su máximo nivel sobre las plántulas y juveniles poco desarrollados, de tal manera que solo aquellos que sobreviven al intenso filtro

ambiental tienen alguna probabilidad de alcanzar la madurez reproductiva y suministrar descendencia a la siguiente generación.

Verweij & Kok (1992) encontraron que la mayoría de los juveniles *E. hartweiana* mueren inmediatamente después de la quema, aunque esta clase es rápidamente reemplazada por los individuos que se benefician de la cantidad extra de espacio, luz y nutrientes disponibles. Al parecer el fuego dispara el crecimiento y la germinación de nuevas plántulas en algunas espeletias (Vargas 2000). Lo sugerido por estos autores no se cumple para *E. pycnophylla* pues se observa que dos años después de la quema la densidad de los juveniles aún sigue siendo relativamente baja y la mortalidad sigue siendo mayor para estos individuos en comparación con las otras clases de altura. Esto quizá se deba a que los fuegos frecuentes causan una pérdida importante de nutrientes por volatilización, especialmente de nitrógeno y azufre (Hofstede 1995) y a la competencia por recursos que se puede presentar con *Calamagrostis sp.* que coloniza con gran rapidez los espacios abiertos por el fuego (obs. Pers.).

Smith (1981) encontró para los adultos de *Espeletia lutescens* y *E. schultzii*, que el daño ocasionado por el fuego, hace que aumente su mortalidad. Estos resultados son distintos de los encontrados en el presente estudio, quizá por tratarse de especies diferentes, y de diferencias en la intensidad, estación y frecuencia del disturbio, diferencias en la vegetación, la topografía y los factores climáticos de cada páramo.

De manera general, se plantea que los patrones de mortalidad pueden generar varios tipos de selección sobre las poblaciones; selección de los estados adultos para mantener la producción de un gran número de semillas y plántulas incrementando la probabilidad de que algunos sobrevivan a pesar de la mortalidad, y selección sobre los estados juveniles por tasas de crecimiento rápidas, reduciendo la duración de los estados más vulnerables del ciclo de vida (Smith 1981).

6 CONCLUSIONES

1. La quema genera homogenización de la estructura de la población de *E. pycnophylla*, manifestada principalmente por el truncamiento de la clase de tamaño inferior (0-30 cm). Este cambio puede ser un indicador de cierta inestabilidad en la población, puesto que la cantidad de individuos reclutados después de la quema podría ser muy inferior a la necesaria para su sostenimiento a futuro, si se tiene en cuenta que la supervivencia de los individuos pequeños es muy baja, y que la frecuencia de fuegos en páramo El Infiernillo es muy alta (3 quemados en menos de 10 años).
2. La quema disminuye la densidad de individuos de la población de *E. pycnophylla*, principalmente de las plántulas y juveniles, como consecuencia de la mortalidad causada por el fuego y de la baja capacidad de supervivencia a las condiciones climáticas posteriores a la quema.
3. La quema genera un cambio en la distribución espacial de *E. pycnophylla* de un patrón agregado a un patrón uniforme, como consecuencia de la muerte de individuos y de la competencia intraespecífica de los sobrevivientes.
4. La mayor contribución reproductiva a la población de *E. pycnophylla* en condiciones de quema antigua (estimada por la cantidad de vástagos florales y capítulos) es llevada a cabo por las plantas de altura intermedia, mientras que en condiciones de quema recientes este patrón es menos marcado, pues el aporte de estructuras reproductivas es muy similar en todas las clases.
5. Los adultos pequeños de *E. pycnophylla* recientemente quemados presentan un mayor número de estructuras reproductivas por planta que sus símiles no quemados desde hace 7 años. Este comportamiento parece manifestar una respuesta a la alta frecuencia de quemados que haría que las plantas florezcan más temprano o sean elásticas frente a los factores ambientales cambiantes, o puede ser el resultado del estrés producido por la quema. Este comportamiento es difícil de explicar y merece más investigación.
6. Los adultos más grandes de *E. pycnophylla* quemados recientemente presentan un menor número de estructuras reproductivas por planta que sus símiles no quemados desde hace 7 años. Este comportamiento permite pensar que la asignación de recursos destinados a la *supervivencia* es mayor que la asignación a la reproducción, siempre y cuando se asuma que el fuego en los páramos andinos es un elemento natural y antiguo. No obstante este aspecto merece ser estudiado a fondo, aumentando el tamaño de la muestra y evaluando otras variables reproductivas.
7. El fuego produce una mortalidad muy alta en los estadios juveniles de la población de *E. pycnophylla*, y casi nula en las plantas de altura intermedia. Al parecer las adaptaciones morfológicas a las condiciones climáticas extremas del páramo le confieren a los individuos una alta tolerancia al fuego, de esta manera la

supervivencia al fuego está determinada por la ubicación y protección del meristemo apical, lo cual a su vez depende del tamaño y condiciones de la planta.

8. El estimador de densidad de Hayne y el método convencional son metodologías complementarias, y cuyos resultados no son comparables por tener escalas de medida diferentes.
9. El índice de agregación de Holgate, es un método muy práctico y útil para la estimación del patrón espacial de las plantas, sin embargo puede generar confusión al ser usado en muestreos pareados.

7 PERSPECTIVAS DE LA INVESTIGACION

Este estudio demostró que la quema tiene un efecto importante sobre la estructura poblacional, la abundancia, la distribución espacial y la floración de *E. pycnophylla*. Considero que el siguiente paso debe ser evaluar el efecto de este disturbio en la dinámica poblacional de la especie, para ello, es necesario monitorear la población a largo plazo, determinando las tasas de crecimiento, reclutamiento, reproducción y mortalidad.

Es necesario determinar la relación entre: la altura de los individuos y las tasas de crecimiento, la dinámica de la roseta de hojas verdes y acumulación de necromasa por unidad de tiempo en varios años consecutivos, para estimar la edad de las plantas y de esta manera poder elaborar matrices de edades y estados (Leslie y Lefkovitch, respectivamente) que permitan hacer proyecciones de crecimiento poblacional, lo cual a su vez reflejaría el posible impacto de la quemadas frecuentes en el futuro de la población y aportaría elementos para la conservación de la especie.

Sería muy interesante entender el efecto de la quema sobre los rasgos de la historia de vida de *E. pycnophylla*, como la edad y/o tamaño de la primera reproducción, la cantidad de eventos reproductivos en un amplio rango de tiempo y el esfuerzo reproductivo, para poder comprobar si realmente el costo de la reproducción es menos significativo que el costo de la supervivencia, pues en este estudio se encontró resultados interesantes que muestran variación en el comportamiento reproductivo (vástagos florales y capítulos) de los adultos pequeños (31-60 cm) y el resto de adultos de la población (61-150 cm). Al poder aclarar este comportamiento, de manera que se establezcan patrones en la población, se podría entender si la quema realmente es una fuerza evolutiva en los páramos andinos.

Otro aspecto que sería interesante estudiar en *E. pycnophylla* es la estructura trófica de las comunidades de artrópodos, hongos y bacterias descomponedoras, asociados a la necromasa, para determinar si esta parte de la planta es un hábitat para las especies y medir el impacto del fuego sobre la diversidad y estructura de las comunidades mencionadas. Ya que se esperaría una disminución de dichos organismos por la drástica reducción de la necromasa a causa de las quemadas frecuentes.

También sería interesante medir la variación diaria de temperatura a diferentes alturas de la planta, por ejemplo, a nivel del suelo y a intervalos de 10 cm usando termocuplas. De esta manera se puede aclarar a que altura se presentan las mayores variaciones de temperatura, pues algunos autores (Estrada & Monasterio 1988) sugieren que estas se presentan a nivel del suelo, sin embargo existen razones para pensar que dicha variación puede comportarse distinto, dependiendo de la vegetación presente en el suelo, la estación de año y el estado de recuperación después de una quema.

Por la experiencia adquirida en esta investigación y en vista de que la mayoría de marcas en los individuos son susceptibles a desaparecer con la quema y que además, no es aconsejable el uso de marcas metálicas porque podrían dar origen a una quema, considero que es necesario mapear los individuos dentro de las parcelas y georeferenciarlas para que los análisis de dinámica poblacional no se vean entorpecidos por la confusión de datos.

LITERATURA CITADA

- Akçakaya, H.R, M.A. Burgman & L.R. Ginzburg.1999. Applied population ecology. Sinauer Associates . Sunderland, Massachusetts.
- Barot, S., J. Gignoux & J.C. Menaut. 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial patterns analyses. *Ecology* 80(6): 1987-2005.
- Baruch, Z. 1979. Elevational differentiation in *Espeletia schultzii* (compositae) a giant rosette plant of the Venezuelan paramos. *Ecology* 60(1): 85-98
- Baruch, Z. & A.P Smith. 1979. Morphological and physiological correlates of niche breadth in two species of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Oecologia*. 38: 71-82
- Begon M, J.L.Harper & R. Townsend. 1995. *Ecología. Individuos, Poblaciones y comunidades*. Omega. Barcelona.
- Berry, P. E. 1986. Los sistemas reproductivos y mecanismos de polinización del género *Espeletia* en los páramos venezolanos. *Anales del IV congreso latinoamericano de botánica*, Vol.2, pp. 25-32. Medellín. Colombia.
- Berry, P.E. & R.N. Calvo. 1994. An overview of the reproductive biology of *Espeletia* (Asteraceae) in the Venezuelan Andes. En: Rundel, P.W., A.P. Smith & F.C. Meinzer. *Tropical Alpine Environments*. Cambridge University Press, Great Britain.
- Bond, W.J. & B.W. van Wilgen. 1996. *Fire and plants*. Chapman & Hall. London
- Bonilla, M.A. 2003. Análisis de Poblaciones. En: Bonilla, MA. & G, Guillot (eds.). *Prácticas de ecología. Notas de clase*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia
- Brower, J.E., J.H. Zar & C.N. von Ende. 1998. *Field and laboratory methods for general ecology*. 4th edition. McGraw-Hill. Boston, USA.
- Canham, C.D. & P.L. Marks. 1985. The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. En: Pickett, S. T. A. & P. S. White (eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, California
- Cavelier, J., J.L. Machado, D. Valencia, J. Montoya, A. Laignelet, A. Hurtado, A. Varela, & C. Mejia. 1992. Leaf demography and growth rates of *Espeletia barclayana* Cuatrec. (Compositae), a caulescent rosette in a Colombian Paramo. *BIOTROPICA* 24(1): 52-63.
- Chaparro, H. & F. Mora. 2003. Aporte de la reproducción sexual y asexual en la dinámica de una población de rosetas de *Puya cryptantha* Cuatrec. en el Parque Natural Chingaza. Tesis de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.

- Christensen, N.L. 1985. Shrubland fire regimes and their evolutionary consequences. En: Pickett, S.T.A. & P.S. White (eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, California.
- Cochrane, M.A. & M.D. Schulze. 1999. Fire as a recurrent event in tropical forest of the eastern Amazon: effects on forest structure, biomass, and species composition. BIOTROPICA 31(1): 2-16
- Crawley, M.J. 1997. Life history and environment. En: Crawley, MJ. (ed.) Plant ecology 2da ed. Blackwell Science. USA.
- Cuatrecasas, J. 1986. Speciation and radiation of the Espeletiinae in the Andes. En: Vuilleumier, F & M Monasterio (eds.), High altitude tropical biogeography. Oxford University Press. New York, USA
- Dale, M.R. 1999. Spatial pattern analysis in plant ecology. Cambridge University Press, United Kingdom
- Estrada, C. & M. Monasterio. 1988. Ecología poblacional de una roseta gigante, *Espeletia spicata* Sch.Bip (Compositae) del páramo desértico. ECOTROPICOS, Vol 1(1): 25-39.
- Estrada, C. & M. Monasterio. 1991. Comportamiento reproductivo de una roseta gigante, *Espeletia spicata* Sch. Bip. (Compositae), del páramo desértico. ECOTROPICOS 4 (1):1-17
- Fagua, C. 2002. Estrategias de reproducción sexual de una población de *Espeletia grandiflora* H &B. en el Parque Nacional Natural Chingaza (Cundinamarca). Tesis de Biología, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- Gibson, D. 2002. Methods in comparative plant population ecology. Oxford University Press. Oxford.
- Guariguata, M.R. & A. Azocar. 1988. Seed bank dynamics and germination ecology in *Espeletia timotensis* (Compositae), an Andean giant rosette. BIOTROPICA 20(1): 54-59.
- Gurevitch, J., S.M. Scheiner & G.A. Fox. 2002. The ecology of plants. Sinauer Associates. USA.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London.
- Haydon, D.T., J.K. Friar & E.R. Pianka. 2000. Fire-driven dynamic mosaics in the Great Victoria desert, Australia. II. A spatial and temporal landscape model. Landscape Ecology 15: 407-423.
- Hofstede, R. 1995. Effects of burning and grazing on a Colombian páramo ecosystem. PhD. Dissertation. University of Amsterdam 199 p.

- Hofstede, R. 2001. El impacto de las actividades humanas sobre el páramo. En: Mena, V., G. Medina & R. Hofstede (Eds). Los páramos del Ecuador, particularidades, problemas y perspectivas. Abya yala / Proyecto Páramo. Quito.
- Hofstede, R. 2003. El páramo y sus habitantes: la gente como amenaza y como solución para la conservación de los páramos. Cátedra ambiental 20ª conferencia. Memorias. Corporación autónoma regional del Quindío.
- Hutchings, M.J. 1997. The structure of plant populations. En: Crawley, M.J. (ed.) Plant Ecology 2da ed. Blackwell Science. USA.
- IDEAM. 2003. Reporte de precipitación de 21 años de mediciones en la estación meteorológica El Paraiso, Ipiales, Nariño.
- Kovář, P. 2001. Effects of burning on *Espeletia pycnophylla* stands in the páramo of Volcán Chiles, Ecuador- a short- term case study. En: Ramsay, P. 2001. The ecology of Volcán Chiles, high-altitude ecosystems on the Ecuador-Colombia border. Pebble & Shell Publications. Plymouth.
- Krebs, C.J. 1989. Ecological methodology. Harper & Row, New York, USA.
- Lægaard, S. 1992. Influence of fire en the grass páramo vegetation of Ecuador. En: Páramo: An Andean Ecosystem under Human Influence. Balslev, H. & J. Luteyn. (eds.) Academic Press. London.
- Landhausser, S.M & R.W. Wein. 1993. Postfire vegetation recovery and tree establishment at the arctic treeline: climate-change-vegetation-response hypotheses. Journal of Ecology, 81, 665-672.
- League, B.L. & S.P. Horn. 2000. A 10.000 year record of páramo fires in Costa Rica. Journal of Tropical Ecology 16: 747-752
- Llambi, L.D., R. Law & A. Hodge. 2004. Temporal changes in local spatial structure of late – successional species: establishment of an andean caulescent rosette plant. Journal of Ecology 92: 122-131
- Luteyn, J. L. 1999. Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. New York Botanical Garden Press, N.Y
- Márquez, G. 1996. Ecosistemas estratégicos y otros estudios de Ecología ambiental. Fondo FEN Colombia, Bogotá, Colombia.
- Microsoft Corp. 1995. Statgraphics plus versión 2.1 for Windows.
- Monasterio, M & L. Sarmiento. 1991. Adaptive radiation of *Espeletia* in the cold Andean tropics. Trends in Ecology and Evolution 6: 387-391.
- Perez, F. 1987. Needle-ice activity and the distribution of stem-rosette species in a venezuelan páramo. Arctic and Alpine Research 19(2): 135-153.

- Perez, F. 1989. Some effects of giant Andean stem-rosettes on ground microclimate, and their ecological significance. *Int J Biometeorol* 33: 131-135
- Pickett, S.T.A. & P.S. White (eds.). 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, California
- Posada, C. & C. Cárdenas. 1999. Banco de semillas germinable de una comunidad vegetal de páramo sometida a quema y pastoreo (Parque Nacional Natural Chingaza). Tesis de Biología, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- Premauer, J. M. 1999. Efecto de diferentes regímenes de disturbio por quema y pastoreo sobre la estructura horizontal y vertical de la vegetación del páramo (Parque Nacional Natural Chingaza). Tesis de Biología, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- Rangel, O. 2000. Colombia biodiversidad biótica III, la región de vida paramuna. 1ra. edición, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 902 p
- Rauscher, J.T. 2000. Molecular systematics of the *Espeletia* complex: Evidence from NRITS sequence on the evolution of an andean adaptive radiation.. Ph.D. thesis, Washington University, Saint Louis, Missouri.
- Rydgren, K., H. De Kroon, R. H. Økland & J. Van Groenendael. 2001. Effects of fine-scale disturbances on the demography and population dynamics of the clonal moss *Hylocomium splendens*. *Journal of Ecology* 89, 395-405
- Sánchez, A.A. 2004. Análisis morfométrico y demográfico de *Espeletia pycnophylla* Cuatrec. en un gradiente altitudinal (provincia de Carchi, Ecuador). Tesis de Biología, Universidad de Los Andes, Bogotá, Colombia.
- Santacruz, D., N. Lamprea & J. Aldana. 2001. Estructura demográfica de tres poblaciones de *Espeletia grandiflora* sometidas a quema y pastoreo (Parque Nacional Natural Chingaza). Práctica de campo continental. Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- Smith, A.C. & M.F. Koch. 1935. The genus *Espeletia*: a study in phylogenetic taxonomy. *Brittonia*. 1: 479-532.
- Smith A.P. 1974. Bud temperature in relation to nyctinastic leaf movement in an Andean giant rosette plant. *BIOTROPICA* 6(4): 263-266
- Smith A.P. 1981. Growth and population dynamics of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Smithsonian Contributions to Botany*. 48: 1-45.
- Smith A.P. 1984. Postdispersal parent-offspring conflict in plants: antecedent and hypothesis from the Andes. *American Naturalist* 123(3): 354-370.
- Smith, A.P. & T.P. Young. 1987. Tropical alpine plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 137-158

- 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.
- Sokal, R.R & F.J. Rohlf. 1995. Biometry. 3th. edition. W.H. FREEMAN and COMPANY, New York, USA.
- Sokal, R.R & F.J. Rohlf. 1995. Statistical tables. 3th. edition. W.H. FREEMAN and COMPANY, New York, USA.
- Standley, P.C. 1915. The genus *Espeletia*. American Journal of Botany. **2**: 468-486.
- StatSoft, Inc. 1997. STATISTICA for Windows [Computer program manual]. Tulsa, OK: StatSoft, Inc., OK, USA.
- Stearns, S. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, New York, U.S.A
- Thompson, J.N. 1985. Within-patch dynamics of life histories, populations, and interactions: selections over time small spaces. En: Pickett, S.T.A. & P.S. White (eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, California.
- Vargas-R, O. 1996. Impacto del fuego y pastoreo sobre el medio ambiente páramo. En: El páramo ecosistema a proteger. Serie montañas tropoandinas, volumen II. Fundación ecosistemas andinos ACOAN. Ed. CODICE. Bogotá.
- Vargas-R, O. 2000. Sucesión regeneración del páramo después de disturbios por fuego. Tesis de maestría en biología-línea ecología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- Verweij, P.A. & K. Kok. 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.
- Verweij, P.A. 1995. Spatial and temporal modelling of vegetation patterns. Burning and grazing in the paramo of Los Nevados National Park, Colombia. Ph. D. Dissertation, University of Amsterdam
- Verweij, P.A. & K. Kok. 1995. Effects of fire and grazing on plant populations. En: Verweij, P.A. Spatial and temporal modelling of vegetation patterns. Burning and grazing in the páramo of Los Nevados National Park, Colombia. Ph. D. Dissertation, University of Amsterdam
- Watkinson, A.R., R.P. Freckleton & L. Forrester. 2000. Population dynamics of *Vulpia ciliata*: regional, patch and local dynamics. Journal of Ecology 88: 1012-1029
- Wiegand, T., K.A. Moloney & S.J. Milton. 1998. Population dynamics, disturbance, and pattern evolution: identifying the fundamental scales of organization in a model ecosystem Am Nat. Vol. 152, No.3, pp. 321-337