

EFECTO DEL PASTOREO SOBRE LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN EN UN PARAMO HUMEDO DE COLOMBIA

GRAZING EFFECT ON VEGETATION STRUCTURE IN A COLOMBIAN HUMID PARAMO

Orlando Vargas, Julia Premauer y Camilo de los Ángeles Cárdenas

Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.

Fax 571-3165310. E-mail: ovargas@ciencias.unal.edu.co

RESUMEN

En un páramo atmosféricamente húmedo se estableció de manera indirecta un gradiente de intensidad de disturbio por pastoreo de ganado vacuno. Se analizaron las variables: presencia/ausencia de musgo y boñiga, cambios en la altura de bambusoides de *Chusquea tessellata* (chusque), distancia entre chusques y número de frailejones vivos y muertos. Estas medidas se evaluaron en 5 sitios a lo largo de un mismo valle. Un ACP determinó que los sitios de la parte baja del valle se relacionan positivamente con variables de alto pastoreo y los de la parte alta con bajo pastoreo. Una vez definido el gradiente, se comparó la estructura vertical de la vegetación de cada sitio. El biovolumen total (un estimador de la biomasa y necromasa aérea) disminuye con el aumento del disturbio, así como la diversidad de los estratos verticales. La proporción de biovolumen asimilatorio/biovolumen de necromasa aumenta en los sitios más pastoreados. Con el aumento de pastoreo las formas de crecimiento en macolla y bambusoide disminuyen y tienden a desaparecer, las ciperáceas aumentan en disturbios intermedios y las hierbas estoloníferas rastreras se asocian con los sitios más intensamente pastoreados.

Palabras clave: gradiente de disturbio, ganadería extensiva, diversidad vertical, formas de vida, alta montaña tropical.

ABSTRACT

A gradient of disturbance intensity for livestock grazing was established in an atmospherically humid paramo. The following variables were analyzed: presence/absence of moss and dung, changes in the height of bambusoids of *Chusquea tessellata* (chusque), distance between chusques and number of stem rosettes. These data were evaluated in 5 sites along a single valley. The sites of the low part of the valley were positively related with the variables of high grazing and those of the high part with low grazing. Once the gradient had been defined, the vertical structure of the vegetation was compared in each site. The biovolume (an estimator of green biomass and necromass) diminishes with the increase in disturbance intensity, as well as diversity of the vertical strata. The proportion of green biomass / necromass increases in the intensively grazed sites. With the increase in grazing intensity tussock and bambusoid life forms decrease in abundance and they tend to disappear, the sedges increase at intermediate levels of disturbances, while creeping herbs and short grasses are associated with the intensively grazed sites.

Key words: disturbance gradient, extensive livestock, vertical diversity, life forms, high tropical mountain

INTRODUCCIÓN

En términos generales los disturbios alteran la estructura de ecosistemas, comunidades y poblaciones, cambiando los niveles de recursos y el ambiente físico (Pickett y White 1985). La respuesta de las comunidades ante un disturbio está

determinada parcialmente por los atributos de historias de vida de las especies presentes (Hobbs y Huenneke 1992). Varios estudios identifican atributos morfológicos y de historia de vida de especies de plantas propensas a aumentar o disminuir bajo pastoreo (Lavorel *et al.* 1997). El disturbio por pastoreo de ganado afecta

principalmente la composición de especies y la estructura de las comunidades a través de la alteración del balance competitivo y del éxito de reclutamiento entre especies pastoreadas y no pastoreadas (Leege *et al.* 1981, Molinillo 1992, Landsberg *et al.* 1999). Por otro lado, el pisoteo afecta y elimina plántulas y especies erectas de bajo porte. En síntesis, los efectos directos se relacionan con daños selectivos a plantas individuales por herbivoría y pisoteo. A mediano y largo plazo ocurren cambios en las comunidades de plantas y animales, perturbaciones en el suelo y en los procesos hídricos, lo cual tiene consecuencias sobre la disponibilidad de recursos y hábitats para la biota nativa (Landsberg *et al.* 1999).

La utilización del fuego para ganadería en el páramo se hace sobre grandes extensiones sin ningún control. Estas quemadas tienen lugar durante la época seca y son de tal magnitud que eliminan la cubierta vegetal, dejando al suelo totalmente desnudo, sujeto a resequeidad, erosión y pérdida de nutrientes (Vargas 1996, 1998). Cuando actúan juntos fuego y pastoreo se amplifica su potencial de ocasionar cambios directos en la diversidad de especies, la biomasa y la estructura espacial de las comunidades (Whelan 1995). Una compleja interacción entre herbívoros, fuego y vegetación determina el patrón de disturbios en un área dada; en pastizales el pastoreo mantiene baja la cantidad de biomasa aérea y por ende de material inflamable, reduciendo así la intensidad del próximo fuego o la probabilidad de ocurrencia de éste (Whelan 1995, Laegaard 1992). Para entender la dinámica de los sistemas de pastoreo en comunidades perennes y húmedas con relativamente baja variabilidad ambiental, y donde predominan relaciones de competencia, como puede ser el caso de la alta montaña tropical (>3000m), es útil pensar en estos sistemas en términos de complejidad y estabilidad; pues sistemas estables pueden tener baja resiliencia a disturbios en general; en especial el pastoreo ocasiona desviaciones del estado estable a otros estados en equilibrio, que no pueden cambiar sin la ayuda de una intervención importante (Tainton *et al.* 1996).

La ganadería extensiva y la agricultura con descanso son los principales sistemas de producción en los páramos andinos de Ecuador, Colombia y Venezuela. En los dos primeros países estas prácticas van ligadas a la utilización del fuego (Vargas y Rivera 1990, Laegaard 1992, Verweij 1995, Hofstede 1995, Ramsay y Oxley 1996,

Keating 1998), a diferencia de los páramos venezolanos donde no se usan las quemadas (Sarmiento *et al.* 1990, De Robert y Monasterio 1993, Molinillo y Monasterio 1997, Llambí y Sarmiento 1998). Ambos sistemas de producción se presentan en los páramos llamados pajonales, con predominio de gramíneas tipo macolla. Los páramos colombianos atmosféricamente húmedos (precipitaciones por encima de los 1500 - 2000mm anuales, según la clasificación de Cleef 1981, Rangel 2000) no son aptos para el desarrollo de la agricultura debido al alto contenido de agua de los suelos y a la nubosidad permanente. Por lo tanto, se utilizan para la ganadería extensiva, principalmente en valles de origen glacial con pendientes suaves y en donde predomina *Chusquea tessellata*, una gramínea tipo bambusoide típica de la vegetación zonal de estos páramos.

En páramos de pajonal se realizaron recientemente varios estudios sobre el efecto del fuego y del pastoreo en diferentes aspectos del ecosistema (Hofstede 1995, Verweij 1995). Para los páramos de chuscal no existen trabajos que caractericen el efecto del pastoreo como disturbio continuo sobre la vegetación, a pesar de tener gran importancia económica y de conservación por ser fuentes permanentes de agua para las ciudades vecinas. Los estudios en esta materia son una prioridad dada la fragilidad del páramo, debido a sus condiciones climáticas que dan lugar a una vegetación con baja biomasa, lenta descomposición, acumulación de necromasa en pie (Monasterio 1979) y baja productividad primaria (Hofstede 1995) y en páramos de chuscales suelos permanentemente húmedos. Estos factores hacen que la regeneración de un bambusoide como el chusque sea mucho más lenta después de disturbios por fuego (Janzen 1973, Horn 1990) y pastoreo.

Características como la abundante acumulación de necromasa en pie y de carbono y nitrógeno en la materia orgánica del suelo, hacen del ecosistema páramo un gran sumidero de nutrientes y energía. Cuando está sometido a fuego y pastoreo sufre transformaciones en los compartimientos funcionales de biomasa asimilatoria y necromasa. La proporción biomasa asimilatoria aérea / necromasa aumenta con consecuencias para la reserva de nutrientes y carbono (Hofstede 1995). Este efecto lo reportan también Milchunas y Lauenroth (1993), van der Maarel y Titlyanova (1989) para otros ecosistemas

pastoreados. La fragmentación y la eventual desaparición de la forma de crecimiento en macolla como efecto del pastoreo están reportadas por van der Maarel y Titlyanova (1989), Verweij (1995) y Posada y Cárdenas (1999). El cambio en la distribución espacial y proporción relativa de los compartimientos biomasa / necromasa en los ecosistemas, permite inferir que los procesos fisiológicos y los factores microambientales que regulan el crecimiento de las plantas también están cambiando (Sarmiento 1984).

En los estudios de vegetación sometida a pastoreo se presenta el problema de definir gradientes en sitios en los que éste existió por muchos años y actualmente no se presenta, o sólo existe ocasionalmente, porque los terrenos se encuentran en áreas de conservación. Normalmente los gradientes directos se establecen contando el número de cabezas de ganado (Landsberg *et al.* 1999) o relacionando la cantidad de boñiga con la cantidad de animales (Verweij 1995). En el caso de este trabajo se estableció un gradiente indirecto, para lo cual se evaluaron diferentes tipos de variables, con las cuales se buscó establecer el gradiente de intensidad, al tiempo que se evaluó su efectividad como indicadores indirectas. Posteriormente se evaluaron los cambios en la estructura vertical de las comunidades (biovolumen y formas de vida).

MATERIALES Y MÉTODOS

Area de estudio

El trabajo de campo se realizó durante los meses de octubre de 1998 a febrero de 1999 en el Parque Nacional Natural Chingaza, ubicado en la cordillera Oriental de los Andes colombianos. El clima es diurno, con variaciones diarias de temperatura entre 0 y 25°C en rangos absolutos. La precipitación anual promedio es de 1595mm (estación pluviométrica de El Angulo alt. 3500m, EAAB). El régimen de lluvias tiene distribución unimodal, con el máximo entre junio y julio. Los suelos que se ubican en sitios relativamente planos, son histosoles, de textura enteramente orgánica, con nivel freático alto, muy ácidos (pH:4,3-4,9) y con baja disponibilidad de P (IGAC 1988). La vegetación del área fue descrita por Cleef (1981), Sturm y Rangel (1985) y Franco *et al.* (1986), se caracteriza por una alta abundancia relativa de *Chusquea tessellata* Munro asociada con macollas

de *Calamagrostis* sp., *Festuca* cf. *dolichophylla*, o *Cortaderia sericantha*. El grado de humedad del suelo se refleja en las proporciones relativas de cobertura de *Chusquea* y *Calamagrostis*: en condiciones menos húmedas y bien drenadas *Calamagrostis effusa* predomina, de lo contrario *Chusquea tessellata* es dominante en la vegetación zonal (Cleef 1981). En las depresiones topográficas de los valles es común encontrar *Espeletia killipii* y colchones de varias especies de *Sphagnum*.

Los sitios de muestreo se localizaron en condiciones topográficas similares: (depresiones con pendientes 3-7 %) a lo largo de un mismo valle glaciar entre 3400-3600 m (4°45'03''N, 73°50'50''W), con un modelado glaciar heredado de morrenas sucesivas a manera de suaves terrazas. El valle estudiado (Valle del río Tunjo), de aproximadamente 100 ha se escogió por su larga historia de pastoreo de ganado vacuno y fuego, desde la década de los 40, cuando esos terrenos eran fincas ganaderas. Aunque actualmente es un área de conservación del Parque Nacional Natural Chingaza, su cercanía a la zona de amortiguamiento, da pie para que se presente pastoreo en la porción media y más baja del valle; sin embargo, establecer el régimen de disturbios es muy difícil, ya que no existen datos exactos de cuándo y cómo ocurrieron éstos. Lo que sí se puede decir, por información de los campesinos, es que en el pasado fueron mucho más frecuentes, y que la carga de ganado que soportaba el valle era grande. El último fuego ocurrió en 1991 (observación de los autores) y abarcó la parte media y baja del valle, en la parte alta llegó hasta una carretera que separa el sitio 5 de los demás sitios 1, 2, 3 y 4.

Variables

La vegetación zonal del área de estudio tiene dos especies dominantes: la gramínea bambusoide *Chusquea tessellata* y la roseta gigante *Espeletia killipii* sobre las cuales se pueden evaluar variables indicadoras de intensidad de disturbio. *Ch. tessellata* es la gramínea que más consume el ganado y sobre la cual existe un fuerte impacto combinado de fuego, herbivoría y pisoteo. En relación con esta planta se tomaron las siguientes variables: a) Presencia / ausencia (p/a) de ramoneo, b) altura del chusque y c) distancia entre chusques. Como actualmente el pastoreo es esporádico fue necesario evaluar los sitios en los cuales se está presentando actualmente el ramoneo. La altura del

chusque es también un buen indicador de áreas más consumidas que otras, porque la planta va perdiendo altura hasta desaparecer por efecto combinado de fuego, herbivoría y pisoteo del ganado. En la medida en que el impacto aumenta van desapareciendo los chusques y se incrementa la distancia entre unos y otros, de tal forma que en las áreas más alteradas se puede evaluar el aumento de la distancia entre plantas, hasta su desaparición total por pisoteo y fragmentación (Premauer y Vargas, en prep.). Verweij (1995) reporta en páramos de pajonal que el disturbio frecuente por fuego y pastoreo fragmenta las macollas de *Calamagrostis* sp. y las mantiene con bajos valores de altura, diámetro y biomasa aérea, presentándose un aumento de la distancia entre las mismas por la fragmentación. Junto con el ramoneo, un indicador directo de pastoreo, se presenta la presencia / ausencia de boñiga, lo cual permite evaluar sectores actualmente pastoreados.

En *Espeletia killipii* se evaluó el número de plantas adultas, juveniles y muertas. Como se reporta en la literatura para *Espeletia hartwegiana* (Verweij y Kok 1992), *Espeletia grandiflora* (Vargas 2000) y *Coespeletia timotensis* (Pérez 1992) existe un impacto diferencial de mortalidad por fuegos y pastoreo hasta que la especie son casi eliminadas localmente.

La apertura de espacios entre chusques se inicia con la eliminación de otras formas de crecimiento y la colonización de musgos, los cuales son un buen indicador sucesional en sitios húmedos y pisoteados por el ganado. Por consiguiente se consideró la variable presencia / ausencia de musgos.

Para establecer el gradiente, se ubicaron 4 sitios (2-5) con presencia de *Chusquea tessellata* a lo largo del valle (Figura 2): el sitio 2 en la parte baja y el sitio 5 en la parte superior de valle. En cada sitio se realizaron 5 transectos de 50 m subdivididos en 100 segmentos, paralelos, separados por 3 m y perpendiculares a la pendiente. En un muestreo sistemático existe la preocupación de que efectos periódicos influyan en los estimadores, pero lo que se pierde es poco con respecto al muestreo al azar (Krebs 1998). Con el método de línea intercepto se midieron la p/a de chusque y de musgo, para el musgo el transecto se subdividió en 200 segmentos. Todas las variables de p/a antes de incluirlas en un Análisis de Componentes Principales (ACP) se transformaron en medidas cuantitativas. En el caso de las alturas de chusque, el porcentaje a nivel de transecto

representa un indicador de la distribución de la población de chusque en esas alturas, por lo tanto son independientes. Para la distancia basal, se seleccionaron al azar 6 chusques que interceptaran cada transecto, cada chusque se dividió en 4 cuadrantes y en cada cuadrante se midió la distancia hasta el vecino más cercano, para un total de 24 medidas de distancia por transecto. En 5 bandas de 50m x 1m por sitio se contaron las boñigas y los frailejones. Se realizaron ANOVAS (previas pruebas de Shapiro-Wilks y Bartlett) o Kruskal Wallis con Statgraphics Plus 2 para establecer diferencias entre sitios con comparaciones múltiples de Duncan; este método es eficaz en detectar diferencias reales, compara los valores extremos y los ordena de mayor a menor (Montgomery 1991). El ACP se hizo sobre una matriz centrada y estandarizada, para detectar la estructura subyacente a las variables, para esto se utilizó el programa SAS.

Se analizó la estructura vertical de los 4 sitios anteriores más uno adicional (Sitio 1) (el cual no entró en el análisis del gradiente, por no tener chusque en su vegetación sino *Lachemilla orbiculata* como especie dominante, véase Figura 2 para nomenclatura). Para la estructura vertical se utilizó el método del punto intercepto. Por sitio se ubicaron al azar 3 cuadrados de 10 x 10 m y en su interior se hicieron 100 puntos de muestreo al azar con una varilla de 2 m de largo, 0,5 cm de diámetro y marcada a intervalos de 5 cm. En cada intervalo de altura se registró por especie el número de contactos de biomasa asimilatoria y necromasa. Con el número de contactos por estrato, se elaboraron los diagramas de distribución vertical del biovolumen para la comunidad total en cada sitio. El número total de interceptos de la varilla con los órganos aéreos da una medida del biovolumen total de la vegetación en la época que se realizó el muestreo. Aunque la correlación entre biovolumen y biomasa por especie es alta, la relación entre la abundancia de las diferentes especies es diferente si se analiza en términos de biovolumen o de biomasa, debido a que cada especie tiene distintos coeficientes de transformación de biovolumen en biomasa, dependiendo de la relación área/peso de los tejidos (Fontaine 2000).

Se calculó la diversidad de estratos de la estructura vertical con el índice de diversidad de la serie logarítmica (α) y el índice de Shannon (H') (Southwood *et al.* 1979, Magurran 1989). Se

Tabla 1. Coeficientes de correlación entre las 17 variables relacionadas con el pastoreo y los dos primeros ejes del ordenamiento utilizando un Análisis de Componentes Principales en el valle del Tunjo, Parque Nacional Chingaza, Colombia.

Variable	CP-1	CP-2
Boñiga	-0,2134	-0,0278
Distancia	-0,1662	-0,0234
Chusque-ramoneado	-0,2872	0,0040
Musgo	-0,1970	-0,0793
<i>Espeletia</i> adultos	0,2506	0,1409
<i>Espeletia</i> juveniles	0,2064	0,2087
<i>Espeletia</i> muertos	0,2068	-0,0563
Altura 0-10cm	-0,1433	-0,1549
Altura 10-20cm	-0,2742	-0,1344
Altura 20-30cm	-0,2989	-0,0689
Altura 30-40cm	-0,2757	0,1013
Altura 40-50cm	-0,0519	0,5992
Altura 50-60cm	0,2247	0,4055
Altura 60-70cm	0,2904	0,0324
Altura 70-80cm	0,2759	-0,1031
Altura 80-90cm	0,2298	-0,3973
Altura 90-100cm	0,2177	-0,4192
% de varianza	0,576	0,130
% de varianza acumulada	0,576	0,706

realizaron ANOVAS (previas pruebas de Shapiro-Wilks y Bartlett) o Kruskal-Wallis, para establecer diferencias entre sitios y comparaciones múltiples de Tukey y SKW. Se calcularon los cocientes de biovolumen asimilatorio / biovolumen de necromasa y se utilizó Kruskal-Wallis para establecer diferencias entre sitios con comparaciones múltiples de SKW. Estos cálculos se realizaron con Statgraphics Plus 2 y Biodiversity.

RESULTADOS

Gradiente de pastoreo

El ACP para las 17 variables analizadas mostró que las variables presencia de musgo, distancia basal entre chusques, chusque ramoneado y las alturas entre 0 y 40 cm están negativamente asociadas al Componente Principal-1 y contrastan contra las variables *Espeletia killipii* adultos, *E. killipii* muertos y las alturas entre 50 y 80 cm que están positivamente asociadas a este primer eje, mientras que el Componente Principal-2 contrasta a *E. killipii* juveniles y las alturas de 40-60cm contra las alturas 80-110 cm y 130-140 cm (Tabla 1). Cuando se grafican los transectos por sitio en el CP-1 y CP-2, los sitios 2 y 3 se traslapan y los sitios 4 y 5 forman dos grupos separados

(Figura 1). El CP-1 se asocia negativamente con las variables relacionadas con el pastoreo y con los sitios 2 y 3 en el fondo del valle y positivamente con los sitios 4 y 5 en la parte superior del valle. Este componente puede denominarse gradiente de pastoreo. El CP-2 se asocia con las alturas de los chusques que discriminan entre los dos sitios con frailejones por la cantidad de juveniles presentes y las mayores alturas del chusque presentes en el sitio 5 (sin disturbio antrópico).

El análisis de varianza para cada variable confirma la tendencia observada en el ACP y separa los sitios 2 y 3 con mayor grado de pastoreo de los sitios 4 y 5 (Figura 2 y Anexo1). El porcentaje de chusque ramoneado fue mayor (H(9N20):17,38, $p<0,001$) en el sitio 2 y totalmente ausente en el sitio 5, todos los sitios fueron significativamente diferentes con relación a esta variable. La distancia entre bambusoides fue mayor en el sitio 3 (H(3N20):10,12, $p<0,05$) mientras que entre los demás sitios no se detectaron diferencias significativas. Los sitios 4 y 5 con frailejones, presentaron menores porcentajes de musgo y fueron diferentes (F:5,56, 19 g.l, $p<0,01$) del sitio 3 con el mayor porcentaje, el sitio 2 no se separó de ninguno de los dos grupos encontrados. Se obtuvieron diferencias (H(3N20): 16,55, $p<0,001$)

EFECTO DEL PASTOREO SOBRE LA VEGETACIÓN DE PÁRAMO

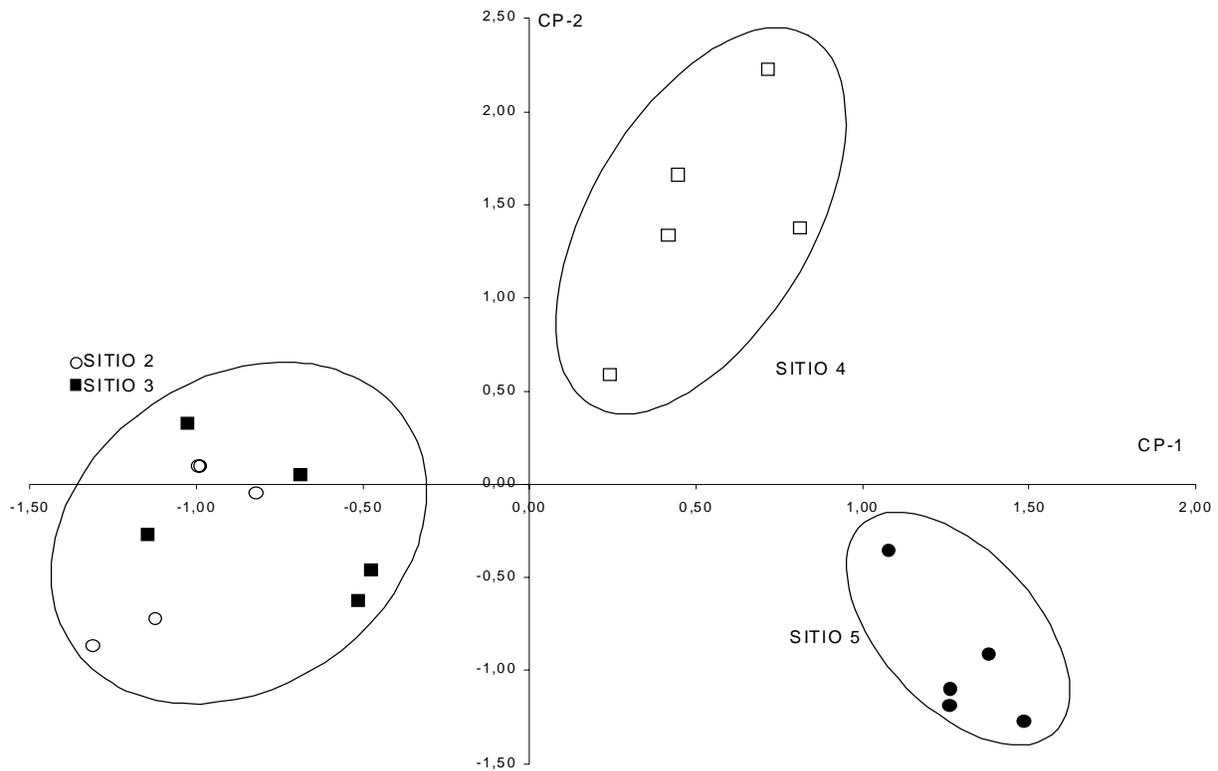


Figura 1. Gráfico de los dos primeros componentes principales derivados del ACP (datos centrados y estandarizados) sobre las variables indicadoras de intensidad de disturbio en los sitios del valle.

en la cantidad de boñiga entre los sitios ubicados en la parte baja del valle (sitios 2 y 3) y los sitios 4 y 5 de la parte alta. Las presencias de individuos adultos, juveniles y muertos de *Espeletia killipii* no mostraron diferencias significativas entre los dos sitios (4 y 5) donde estaba presente la especie.

Para las proporciones de chusque ubicados en cada intervalo de tamaño examinado, se detectaron diferencias entre sitios (Figura 3). El rango de altura de 10-30 cm tiene la mayor proporción de individuos en el sitio 2 ($p < 0,05$). En las alturas de 30 a 40 cm los sitios 2 y 3 formaron un grupo con los mayores promedios y se detectaron diferencias con los sitios 4 y 5. En el siguiente intervalo de alturas el sitio 4 fue el único significativamente diferente ($F: 10,56$ g.l. 19, $p < 0,001$). De la altura 50 a 80 cm se detectaron dos grupos: sitios 2 y 3 con menor, y sitios 4 y 5 con mayor promedio de chusques. El sitio 5 es el único que tiene individuos en el rango de tamaño de 80-100 cm.

Estructura vertical

Al aumentar la intensidad de disturbio las comunidades se vuelven menos estratificadas, más bajas y con menor biovolumen aéreo total (Figura 4). La proporción de biovolumen aéreo asimilatorio / biovolumen de necromasa se incrementa con el disturbio. Los cocientes de los contactos de biovolumen asimilatorio y biovolumen de necromasa entre los 5 sitios del gradiente presentan diferencias significativas ($H(4N15) = 12,1$, $p < 0,05$), el test SKW halló diferencias entre Tunjo 1 y los sitios Tunjo 2, 3 y 4 como grupo y el sitio Tunjo 5. El sitio Tunjo 1 (P-intenso) es el que más aporta esta diferencia, puesto que, se invierte la proporción de biovolumen asimilatorio / biovolumen de necromasa con respecto a los demás sitios (Tabla 2). La figura 4 proporciona una descripción más detallada del comportamiento del biovolumen total de las comunidades en el sentido de menor a mayor disturbio.

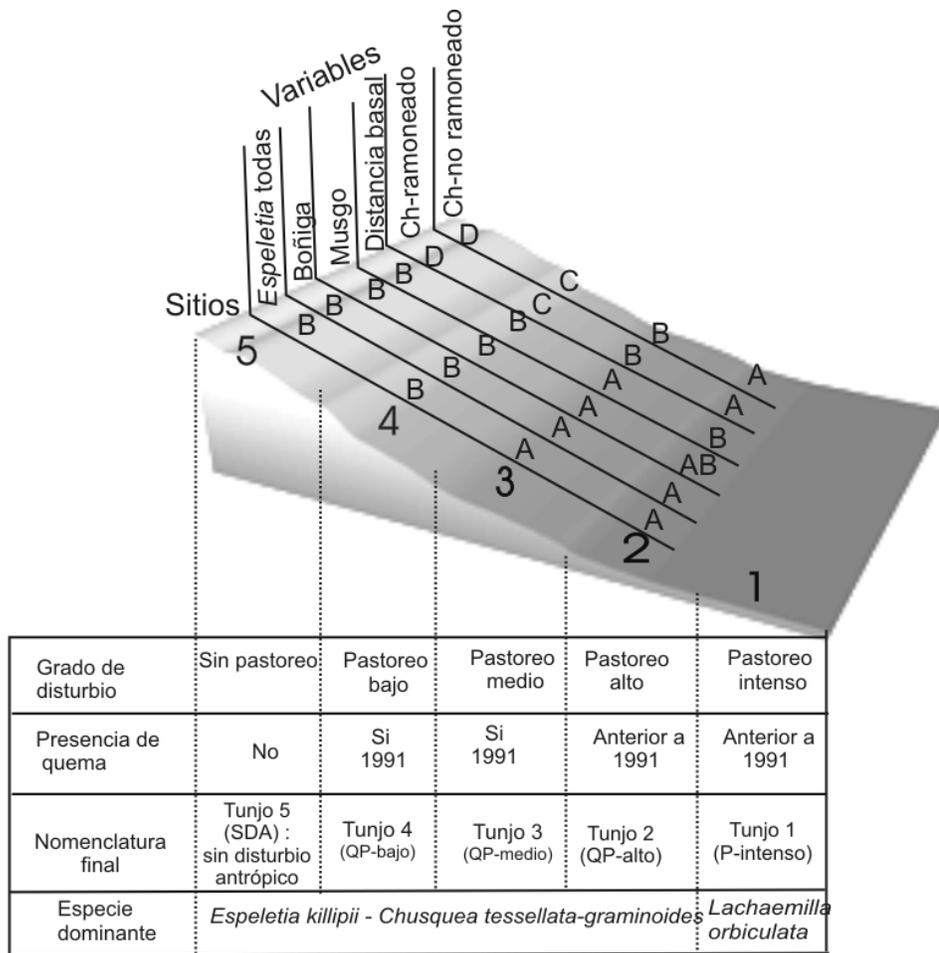


Figura 2. Esquema simplificado de la ubicación de los sitios de muestreo en el valle del Tunjo y comportamiento de las variables analizadas. Las letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los sitios (Duncan). Véase Kruskal-Wallis y ANOVAS en el Anexo 1.

Tabla 2. Varios aspectos del biovolumen asimilatorio y de necromasa en los 5 sitios del gradiente de disturbio. Cocientes de biovolumen asimilatorio/ de necromasa y rangos promedio. Letras diferentes indican diferencias significativas de los cocientes entre los sitios según las pruebas S-K-W. (B.a.: Biovolumen asimilatorio; B.n.: Biovolumen de necromasa.)

	Tunjo 5 SDA	Tunjo 4 QP-bajo	Tunjo 3 QP-medio	Tunjo 2 QP-alto	Tunjo 1 P-intenso
Mediana de la altura (cm)	85	57,5	40	40	27,5
Proporción biovolumen 0-5cm	27%	34%	49%	48%	86%
Cociente B.a./ B.n.	0,432	0,665	0,824	0,968	1,841
Rangos promedio					
Kruskal-Wallis	2,0 a	5,66 b	8,66 b	9,66 b	14,0 c
H (4,N15)= 12,1, $p < 0,05$					

EFECTO DEL PASTOREO SOBRE LA VEGETACIÓN DE PÁRAMO

Tabla 3. Valores promedio de la diversidad de estratos verticales de las comunidades en el gradiente de disturbio. Las letras minúsculas distintas en los promedios indican diferencias significativas entre los sitios según las pruebas de comparación de Tukey ($p < 0,05$).

Gradiente	Alfa Biovolumen asimilatorio	Alfa Biovolumen de necromasa	Alfa Biovolumen Total
SDA	5,764 b	3,803 d	4,683 b
QP-bajo	6,902 b	3,562 cd	5,223 b
QP-medio	1,995 a	2,379 bc	2,071 b
QP-alto	2,269 a	2,453 b	2,147 a
P-intenso	0,922 a	1,021 a	1,019 a
ANOVA	$F(5,14)=18,34$ $p < 0,001$	$F(5,14)=20,51$ $p < 0,001$	$F(5,14)=22,20$ $p < 0,001$

Diversidad de la estructura vertical

Existe una tendencia general a la disminución de la diversidad de estratos de biovolumen asimilatorio y biovolumen de necromasa a medida que aumenta el gradiente de disturbio (Tabla 3).

La diversidad vertical alfa de biovolumen de biomasa asimilatoria en los sitios Tunjo 5 (SDA) y Tunjo 4 (QP-bajo) es significativamente mayor ($F(5,14):18,34 p < 0,01$) que la diversidad alfa en el resto del gradiente. La diversidad alfa de estratos

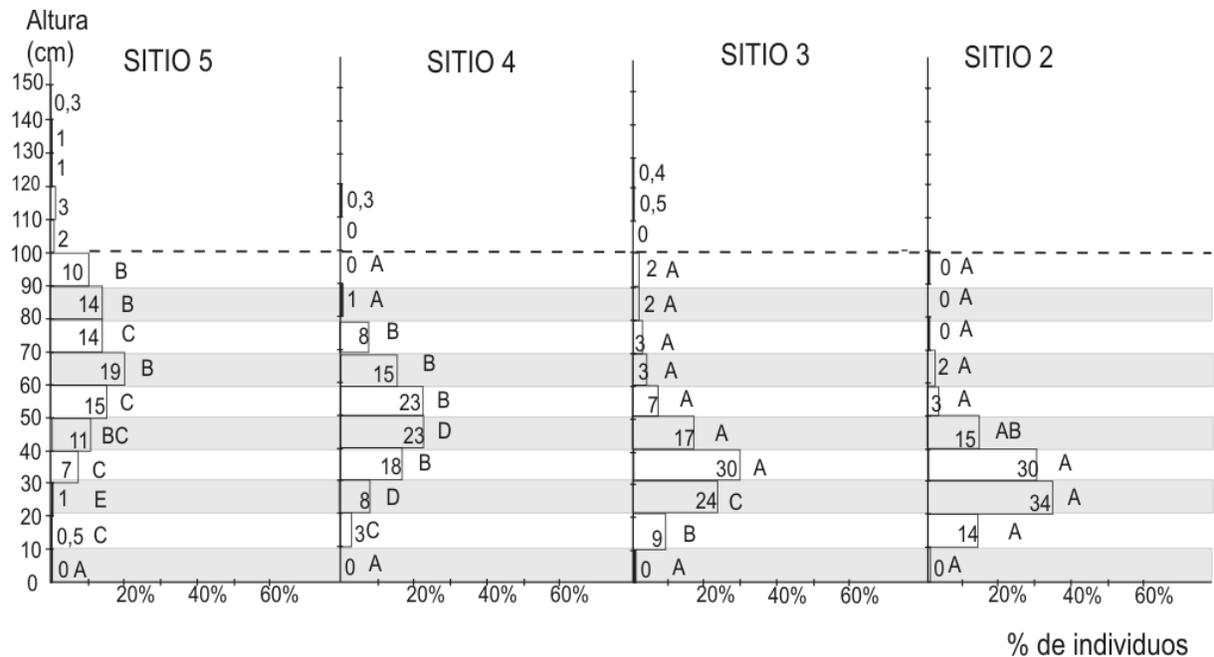


Figura 3. Distribución de las frecuencias de chusque en cada clase de altura. Las letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) de una misma altura entre los sitios (Duncan). Alturas mayores de la línea punteada no son significativamente diferentes entre sitios. Véase medias y desviaciones estándar en el Anexo 1.

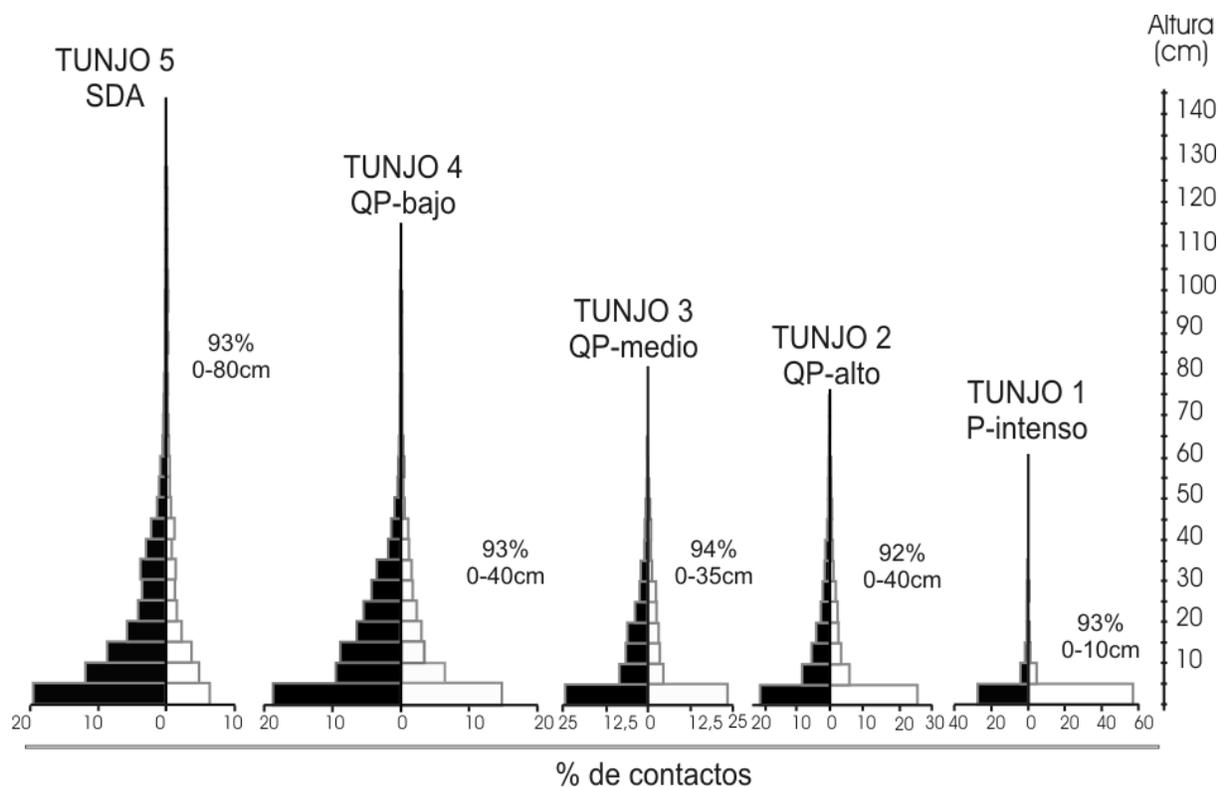


Figura 4. Distribución vertical de biovolumen aéreo de los 5 sitios a intervalos de altura de 5 cm. En negro biovolumen de necromasa, en blanco biovolumen de biomasa asimilatoria. Se indica la altura hasta donde se encuentra el mayor porcentaje de biovolumen.

Tabla 4. Valores promedio del índice de Shannon para los estratos verticales de las comunidades en el gradiente de disturbio. Las letras minúsculas distintas en los promedios indican diferencias significativas entre los sitios según las pruebas de comparación de Tukey ($p < 0,05$) y S-K-W.

Gradiente	Shannon (H') Biovolumen asimilatorio	Shannon (H') Biovolumen de necromasa Rango promedio	Shannon (H') Biovolumen Total
SDA	1,148 d	1,366 a	1,048 c
QP-bajo	0,942 cd	1,066 b	0,921 bc
QP-medio	0,641 bc	0,633 b	0,702 b
QP-alto	0,696 b	0,733 b	0,757 b
P-intenso	0,191 a	0,200 c	0,231 a
ANOVA	$F(5,14)=36,12$ $p < 0,000$		$F(5,14)=30,80$ $p < 0,001$
Kruskal Wallis		$H(5,14)=11,76$ $p < 0,05$	

EFECTO DEL PASTOREO SOBRE LA VEGETACIÓN DE PÁRAMO

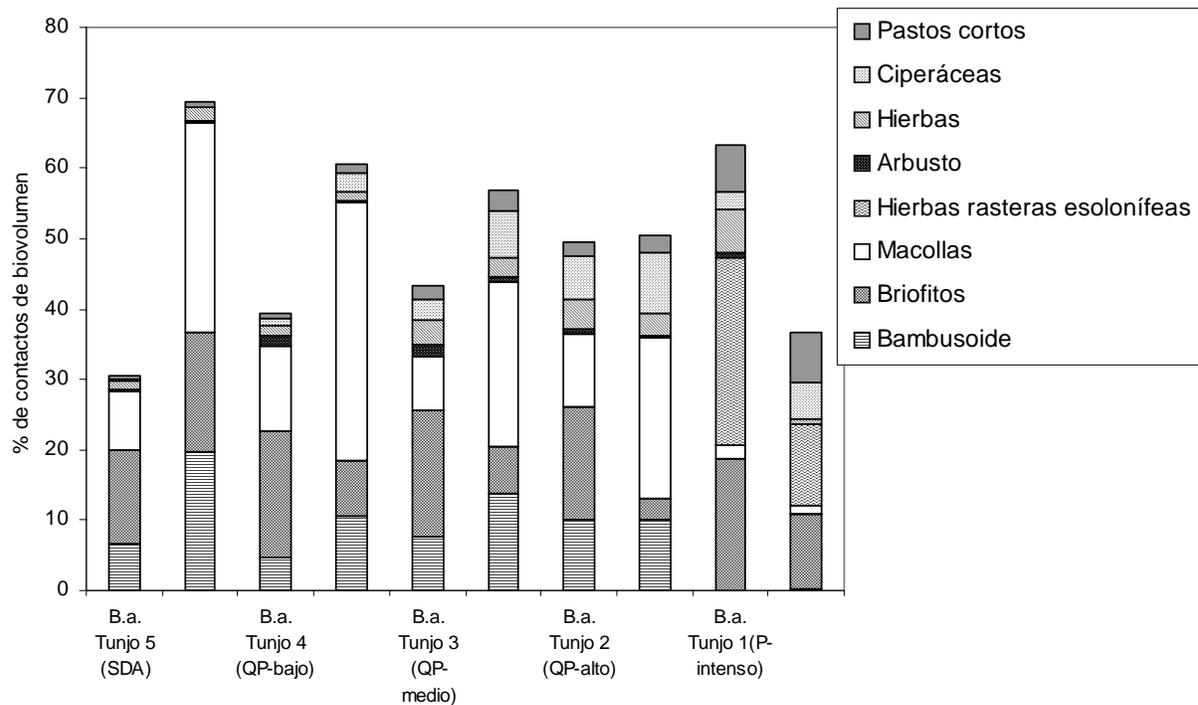


Figura 5. Comportamiento de la abundancia de contactos de diferentes formas de vida en el dosel de las comunidades del gradiente de disturbio. B.a.: Biovolumen asimilatorio; B.n.: Biovolumen de necromasa.

de biovolumen de necromasa forma tres grupos de similitud ($F(5,14):20,51, p<0,001$), el primer grupo lo conforman Tunjo 5 (SDA) y Tunjo 4 (QP-bajo) con la mayor diversidad, el segundo grupo Tunjo 3 y Tunjo 2, y el tercer grupo Tunjo 1 con la menor diversidad alfa de biovolumen de necromasa.

La diversidad H' de los estratos verticales en la repartición del biovolumen total tiende a disminuir con el aumento del grado de disturbio, aunque de manera menos notoria que la diversidad alfa de estratos (Tabla 4). El biovolumen asimilatorio es más diverso en el sitio Tunjo 5 (SDA) y menos diverso en el extremo Tunjo 1 (P-intenso). Los sitios de disturbio intermedio no se separan en grupos de similitud tan claramente, con lo cual se asume que H' detecta cambios más graduales que en el caso de la diversidad alfa de estratos. La diversidad H' de biovolumen de necromasa en los estratos de Tunjo1 (P-intenso) es significativamente diferente ($H(5,14):11,76, p < 0,05$) del resto del gradiente.

Formas de crecimiento

Las formas de crecimiento que componen la estructura vertical en cada comunidad (Figura 5) forman 5 grupos de diferente comportamiento frente al disturbio: 1. Formas de crecimiento con tendencia a aumentar su biovolumen a lo largo del gradiente, como los pastos cortos y las hierbas. 2. Formas de crecimiento que permanecen aproximadamente constantes como los briófitos. 3. Ciperáceas, las cuales tienen mayor biovolumen de necromasa a disturbios intermedios. 4. Macollas y bambusoides que disminuyen su biovolumen a medida que el pastoreo es más intenso. La biomasa asimilatoria de las macollas es más o menos constante en el gradiente para bajar luego, y su necromasa disminuye a todo lo largo del gradiente. Los bambusoides aumentan la biomasa asimilatoria levemente para desaparecer en Tunjo 1; sin embargo, la cantidad presente de esta forma de crecimiento se subestima con el método punto

intercepto, el cual se usa mucho en pastizales (Sarmiento 1984, Liira y Zobel 2000) 5. Hierbas estoloníferas rastreras que sólo aparecen en el sitio con disturbio por pastoreo intenso.

DISCUSIÓN

La presencia actual del tipo de vegetación estudiado se puede explicar teniendo en cuenta la gran heterogeneidad espacio – temporal en el páramo y su combinación con un régimen de disturbios que produce una compleja red de interacciones en las cuales el fuego, el pastoreo (herbivoría y pisoteo), los gradientes topográficos, hídricos y de nutrientes pueden explicar el proceso de cambio de las especies dominantes; es decir, los patrones en la relación rosetas – chusque – hierbas rasantes (*Espeletia killipii* – *Chusquea tessellata* – *Lachaemilla orbiculata*), las cuales conforman los patrones dominantes de la vegetación actual. Pero el factor determinante que dinamiza las transformaciones de la cobertura vegetal es el pastoreo al producir los mayores impactos sobre organismos, poblaciones y comunidades, procesos en el ecosistema y heterogeneidad en el paisaje.

Por ejemplo, el comportamiento de las variables ramoneo del chusque y p/a de boñigas las cuales se incrementan hacia la parte media Tunjo 3 (QP-medio) y baja del valle Tunjo 2 (QP-alto), se puede explicar por la topografía plana del mismo y la cercanía a las fincas. Verweij (1995) encontró, para páramos de la cordillera Central colombiana en el Parque Nacional Natural de los Nevados, que la variable distancia a las fincas se correlaciona con los sitios más pastoreados y frecuentados por los animales. En los páramos húmedos el pastoreo ocurre principalmente en los valles de origen glaciar los cuales generalmente tienen pequeños ríos que los atraviesan o fuentes de agua subterráneas que afloran en las áreas más planas; es el caso del sitio Tunjo 1 (P-intenso) el cual se localiza al lado de varias fuentes de agua, donde ya no hay chusque, sino una matriz de hierbas formadoras de tapete. Estas áreas son las que mayor grado de alteración presentan y se reportan para otros tipos de ecosistemas pastoreados (James *et al.* 1999, Navie *et al.* 1996). En la época seca el ganado se concentra en las fuentes de agua aumentando la densidad de pisadas y acelerando la compactación del suelo, posiblemente la oferta de forraje en estas áreas pudo ser mayor y existía una relación entre productividad y gradiente topográfico.

Por otro lado, existen sectores que dificultan el acceso del ganado a parches de vegetación por la presencia de barreras naturales como depresiones formadas por pequeños ríos, éste es el caso del sitio Tunjo 4 (QP-bajo), que presenta muy poco ramoneo. En montañas este factor contribuye en gran medida a la heterogeneidad espacial, pues disturbios como fuego y pastoreo cambian su régimen en comparación con los más alterados.

En páramos secos, el régimen de disturbio con fuegos frecuentes y fuerte pastoreo fragmenta y mantiene las macollas de *Calamagrostis* spp. con bajos valores de altura, diámetros y biomasa aérea (Verweij 1995). Este fenómeno se observa de forma parecida en páramos húmedos, donde *Chusquea tessellata* es dominante, los bambusoides pierden altura por la combinación de quema y herbivoría y con el pisoteo del ganado se fragmentan (Premauer y Vargas en prep.) y dejan espacios abiertos donde colonizan los musgos, y formas de crecimiento subordinadas en la vegetación natural. Por esto, se esperaba que alturas del chusque, mayores distancias entre chusques y cobertura de musgo se relacionaran con un mayor grado de pastoreo. Sin embargo, el sitio Tunjo 2, con alto pastoreo, no presentó diferencias claras con sitios poco pastoreados para estas variables. Es posible que en el caso del musgo se deba al alto grado de humedad del suelo del área de estudio, pero por observaciones en campo, se propone que podría utilizarse la abundancia de algunas especies de musgos como *Sphagnum magellanicum* y *Breutelia* sp. para determinar sitios más pastoreados que otros. En cuanto a la distancia basal es posible que ocurra una fragmentación leve como sucede con las macollas cuando los fuegos no son frecuentes y únicamente hay pastoreo (Verweij 1995).

La desaparición de las poblaciones de *Espeletia* spp. en áreas con alto grado de pastoreo se relaciona con el aumento de la mortalidad de juveniles por el pisoteo (Verweij 1995) y de adultos utilizados por las vacas para rascarse. Un ejemplo de esto es la población de *E. killipii* del sitio Tunjo 4 (QP-bajo) que perdió casi todos los individuos con alturas entre 30 y 120cm (Premauer 1999).

Si consideramos que el principal efecto del pastoreo es la selección de plantas por los animales, la cual altera la composición y estructura de la vegetación, podemos plantear 5 aspectos que llevan a este proceso y en los cuales operan mecanismos diferentes:

EFFECTO DEL PASTOREO SOBRE LA VEGETACIÓN DE PÁRAMO

1. Mortalidad selectiva de *Espeletia killipii*: La combinación de fuego y pastoreo cambia inicialmente y elimina posteriormente toda la estructura demográfica de las poblaciones de frailejón y el pisoteo elimina los mecanismos de regeneración reproductiva por mortalidad de plántulas y pérdida de los bancos de semillas (Posada y Cárdenas 1999, Cárdenas *et al.* 2002).

2. Cambios en la altura, fragmentación y aumento en las distancias entre bambusoides: Muchos eventos combinados de fuego y pastoreo van reduciendo las alturas de los bambusoides, el pisoteo fragmenta su base y se inician procesos microsucesionales con la colonización de musgos y pequeñas gramíneas y hierbas diferentes a las de las áreas aledañas más pisoteadas y húmedas.

3. Alteración de los procesos hídricos debido a pisoteo: El pisoteo de ganado desequilibra los procesos hídricos naturales del suelo, en estos sitios se inicia una colonización o establecimiento de musgos y ciperáceas.

4. Cambios en las abundancias relativas de las especies: Cambia la estructura vertical y horizontal de la comunidad y aumentan los valores de la relación biomasa asimilatoria / necromasa.

5. Compactación del suelo y selección de las especies más resistentes al pisoteo: En suelos compactados por pisoteo se seleccionan especies cuyos rasgos de historia de vida privilegian la regeneración vegetativa y en algunos casos la posesión de bancos de semillas abundantes (Posada y Cárdenas 1999), estos rasgos permiten a las especies resistir tanto el estrés natural como la presión constante de pisoteo y herbivoría.

El aumento del disturbio se relaciona con la disminución del biovolumen aéreo total de las comunidades, con un aumento relativo de biovolumen asimilatorio y con la disminución de biovolumen de necromasa. Nuestros resultados están de acuerdo con los de Hofstede (1995) quien, en páramos secos, reportó con el aumento de pastoreo, una disminución de la biomasa aérea e incremento en la relación biomasa asimilatoria / necromasa y los de Molinillo y Monasterio (1997) quienes reportan disminución de biomasa aérea en páramos venezolanos. En otros ecosistemas pastoreados también se presenta el mismo efecto de reducción de la biomasa total y necromasa en parches bajo pastoreo de ovejas (ter Heerdt *et al.* 1991) o de perros de las praderas (Coppock *et al.* 1983). Posiblemente este fenómeno está relacionado con la retroalimentación positiva que

hace el ganado al preferir los sitios que ya ha pastoreado y de esta forma no permiten la acumulación de biomasa muerta (Hofstede 1995, Hobbs y Huenecke 1992). La mayor cantidad de biomasa viva tiene implicaciones en la combustibilidad: si la acumulación del material combustible se reduce a través del tiempo, por encima de un nivel determinado de pastoreo se llega a inhibir la quema (Verweij 1995).

El régimen de manejo es frecuentemente el factor determinante más importante de la estructura vertical y horizontal de las comunidades vegetales incluyendo la composición de formas de crecimiento (Liira y Zobel 2000). Esto concuerda con los resultados presentados: la altura total, la diversidad de estratos y el biovolumen total (asimilatorio + necromasa) de las comunidades se relacionan entre sí y tienden a disminuir a medida que aumenta el disturbio. La proporción de biovolumen de necromasa y la diversidad H' de los estratos verticales disminuyen con el incremento del grado de disturbio, para predominar cada vez más el estrato rasante de 0-5 cm de altura. La pérdida de estratos verticales es un indicio de que la proporción de formas de crecimiento presentes en el dosel cambia con el disturbio. El disturbio por fuego y pastoreo le quita dominancia a los bambusoides (*Chusquea tessellata*) en el plano vertical y permite el incremento de otras formas de crecimiento en el dosel. Los grupos de respuesta similar al disturbio concuerdan con los grupos funcionales propuestos por Verweij (1995). La interacción entre disturbios continuos (pastoreo) y recurrentes (fuego) cambia los atributos vitales de las especies (Noble y Slatyer 1980); por ejemplo especies que pueden ser tolerantes al fuego pueden ser intolerantes a pastoreo. Especies de vegetación zonal pueden ser dominantes y competitivas bajo condiciones de mínimo pastoreo pero pueden convertirse en subdominantes o aún llegar a estar localmente extintas al incrementarse la intensidad de pastoreo (Landsberg *et al.* 1999, Archer 1996). En el caso de *Espeletia* con disturbios recurrentes por fuego (por ejemplo fuegos cada 5 – 10 años) la especie es tolerante, si la frecuencia de fuegos aumenta (fuegos cada dos años), la mortalidad de los individuos en las clases de tamaños entre 40 – 60 cm aumenta, la especie pasa de tolerante a intolerante, pero conserva todavía mecanismos de regeneración por semilla. Posteriormente si hay un disturbio continuo por pastoreo de ganado pierde

la capacidad de regenerar por semilla al perder sus bancos de semillas y al eliminar las plántulas por pisoteo; de esta forma puede quedar localmente extinta (Vargas 2000, 2002)

La estructura y función del dosel de las plantas depende en gran medida de la diversidad y abundancia relativa de las formas de crecimiento presentes (Liira y Zobel 2000). Esta pérdida de diversidad en la estructura, y en las formas de crecimiento puede tener grandes implicaciones en aspectos reportados por Crawley (1996) y Posse *et al.* (2000) como efectos en la riqueza total de especies, en el microclima, compactación del suelo y en la estructura de las comunidades animales; de hecho, Southwood *et al.* (1979) encontró que la riqueza de insectos y la complejidad vertical en pastizales se correlacionan positivamente. Este es un aspecto importante sobre las consecuencias del pastoreo en la disponibilidad de recursos y la disponibilidad de hábitats para la biota nativa. Los disturbios tienen efectos colaterales en el desequilibrio de las redes tróficas, parte de la mortalidad de *Espeletia killipii* se debe a una compleja interacción entre 2 especies de gorgojos curculionidos, uno herbívoro y otro detritívoro, que viven en *E. killipii* y el coatí de montaña (*Nasuella olivaceae*), que se alimenta de ellos (Trujillo 2002)

El análisis del efecto del fuego y del pastoreo sobre la vegetación de paramo es complejo y requiere tener en cuenta la intensidad de ambos tipos de disturbio, las diferentes dinámicas que tienen lugar en páramos secos y húmedos, el tipo de ganadería (vacas, caballos, ovejas, cabras), los tiempos de uso y la combinación con otros disturbios como agricultura y forestación. Dada la importancia de este ecosistema para las economías locales, en la regulación de los sistemas hídricos regionales y nacionales y como reservorio de una gran biodiversidad es importante profundizar en el impacto de diferentes tipos de manejo, para así poder predecir impactos y planificar manejos sostenibles.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a COLCIENCIAS y la Universidad Nacional de Colombia por la financiación de este trabajo dentro del proyecto “Sucesión –regeneración del páramo después de quemadas y pastoreo” (cód. 1101-13-607-96). A la Unidad Administrativa Especial de Parques Nacionales Naturales (UAEPNN) y al Parque

Nacional Natural Chingaza. Al profesor Santiago Grillo por la asesoría estadística. A los demás compañeros de proyecto Gladys Cárdenas, Zaba Suhé Espinosa, Ricardo Mora y Vladimir Páez por el trabajo en campo. A los evaluadores anónimos por sus sugerencias. A Lina Sarmiento y Maximina Monasterio por la invitación a participar en esta edición especial de Ecotrópicos.

LITERATURA CITADA

- ARCHER, S. 1996. Assessing and interpreting grass – woody plant dynamics. Pp. 101–134, *in* J. Hodgson y A. W. Illius (eds.): The ecology and management of grazing systems. CAB International. New York.
- CARDENAS, C., C. POSADA y O. VARGAS. 2002. Banco de semillas germinable de una comunidad vegetal de páramo húmedo sometida a quema y pastoreo (Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia). *Ecotropicos* 15 (1): 51-60.
- CLEEF, A. M. 1981. The vegetation of the paramos of the Colombian Cordillera Oriental, Tesis de Doctorado, Universidad de Utrecht.
- COPPOCK, D. L., J. K., DETLING, J. E., ELLIS y M. I. DYER. 1983. Plant –herbivore interactions in a North American mixed-grass prairie. *Oecologia* 56: 1-9.
- CRAWLEY, M. J. 1996. The structure of plant communities. Pp. 475-531, *in* Crawley (ed.): Plant Ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- DE ROBERT, B. y M. MONASTERIO. 1993. Prácticas agrícolas campesinas en el páramo de Apure, Sierra Nevada de Mérida, Venezuela, Pp. 37-55, *in* M. Rabey (ed.): El uso tradicional de los recursos naturales en montañas: tradición y transformación. Unesco. Montevideo.
- FRANCO, P., O. RANGEL y G. LOZANO. 1986. Estudios ecológicos en la cordillera Oriental. II. Comunidades vegetales de los alrededores de la laguna de Chingaza – Cundinamarca. *Caldasia* 15: 219 – 248.
- FONTAINE, M. 2000. Caractéristiques écophysologiques de quelques espèces d’une succession végétale dans les Andes vénézuéliennes. DEA d’Ecologie. Université de Paris XI.
- HOBBS, R. J. y L. F. HUENNECKE. 1992. Disturbance, Diversity and Invasion: Implications for conservation. *Conservation Biology* 6 : 324-337.
- HOFSTEDE, R. 1995. Effects of burning and grazing on a Colombian páramo ecosystem. Universidad de Amsterdam, I T C, Enschede.
- HORN, S. P. 1990. Vegetation recovery after the 1976 paramo fire in Chirripó National Park, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 38 (2): 267-275.
- IGAC. 1988. Estudio semidetallado de suelos de áreas representativas de los páramos de Sumapaz, Neusa y Chingaza. Departamento de Cundinamarca. Subdirección Agrológica. Bogotá.

EFECTO DEL PASTOREO SOBRE LA VEGETACIÓN DE PÁRAMO

- JANZEN, D.H. 1973. Rate of regeneration after a tropical high elevation fire. *Biotropica* 5 (2):117-122.
- JAMES, G.D., J. LANDSBERG y S. R. MORTON. 1999. Provision of watering points in the Australian arid zone: a review of effects on biota. *Journal of Arid Environments* 41: 87-121.
- KEATING, P.L. 1998. Effects of anthropogenic disturbances on paramo vegetation in Podocarpus National Park, Ecuador. *Physical Geography* 19: 221-238.
- KREBS, Ch. J. 1998. *Ecological Methodology*. 2nd. Ed. Benjamin/Cummings. Menlo Park.
- LAEGAARD, S. 1992. Influence of fire in the grass paramo vegetation of Ecuador. Pp. 151-170, in H. Balslev y Luteyn, J.L (eds): *Paramo an Andean Ecosystem under Human Influence*. Academic press. Londres.
- LAVOREL, S., S. MCINTYRE, J. LANDSBERG y D. A. FORBES T. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *TREE* 12(12): 474 – 478.
- LANDSBERG J., T. O'CONNOR, y D. FREUDENBERGER. 1999. The Impacts of Livestock Grazing on Biodiversity in Natural Ecosystems. Pp. 752-777, in H. J. Jung y G. C. Jr. Fahey (eds): *Nutritional Ecology of Herbivores*. Proceedings of the Vth International Symposium on the Nutrition of Herbivores. American Society of Animal Science, Savoy.
- LEEGE, T., J. DARYL y B. ZAMORA. 1981. Effects of cattle grazing on mountain meadows in Idaho. *Journal of Range Management* 34(4): 324-328.
- LIIRA, J. y K. ZOBEL. 2000. Vertical structure of a species rich grassland canopy, treated with additional illumination, fertilization and mowing. *Plant Ecology* 146 : 185-195.
- LLAMBI, L. D. y L. SARMIENTO. 1998. Biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria en los páramos venezolanos. *Ecotropicos* 11 (1):1-14.
- MAGURRAN, A. 1989. *Diversidad ecológica y su medición*. Ediciones Vedral. Barcelona.
- MILCHUNAS D. G. y W. K. LAUENROTH. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63: 327 – 366.
- MOLINILLO, M. F. 1992. Pastoreo en ecosistemas de páramo: estrategias culturales e impacto sobre la vegetación en la cordillera de Mérida, Venezuela. Tesis de Maestría en Ecología Tropical. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- MOLINILLO, M. F. y M. MONASTERIO. 1997. Pastoralism in paramo environments: practices forage and impact on vegetation in the Cordillera of Mérida. *Mountain Research and Development* 17: 197-211.
- MONASTERIO, M. 1979. El Páramo Desértico en el Altandino de Venezuela. Pp. 118-146, in M.L. Salgado Labouriau (ed.): *El Medio Ambiente Páramo*. Centro de Estudios Avanzados. Caracas. Venezuela.
- MONTGOMERY, D.C. 1991. Diseño y análisis de experimentos. Grupo Editorial Iberoamericana, S.A. de C.V. México D.F., México.
- NAVIE, S. C., R. A. COWLEY y R. W. ROGERS. 1996. The relationship between distance from water and the soil seed bank in a grazed semi-arid subtropical rangeland. *Australian Journal of Botany* 44: 421-431.
- NOBLE, I. R. y R. O. SLATYER. 1980. The use of vital attributes to predict successional change in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43: 5-21.
- PEREZ, F. L. 1992. The ecological impact of cattle on caulescent Andean rosettes in a high Venezuelan paramo. *Mountain Research and Development* 12(1): 29-46.
- PICKETT, S. T. A. y P. S. WHITE. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, INC. San Diego.
- POSADA, C. y C. de los A., CÁRDENAS. 1999. Banco de semillas germinable de una comunidad vegetal de páramo sometida a quema y pastoreo (Parque Nacional Natural Chingaza) Tesis de pregrado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.
- POSSE, G., J. ANCHORRENA y M. B. COLLANTES. 2000. Spatial micro patterns in the steppe of Tierra del Fuego induced by sheep grazing. *Journal of Vegetation Science* 11: 43-50.
- PREMAUER, J. M. 1999. Efecto de diferentes regímenes de disturbio por fuego y pastoreo sobre la estructura horizontal y vertical del páramo (Parque Nacional Natural Chingaza). Tesis de pregrado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.
- PREMAUER, J. M. y O. VARGAS (en prep.). El pastoreo de ganado: su impacto en los ecosistemas naturales. El caso del páramo. *Innovación y Ciencia*.
- RAMSAY, P. M. y E. R. B. OXLEY. 1996. Fire temperatures and post fire plant community dynamics in Ecuadorian grass paramo. *Vegetatio* 124: 129-144.
- RANGEL, O. 2000. *Clima*. Pp. 85 – 125, in O. Rangel (ed.): *Colombia. Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna*. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá. Colombia
- SARMIENTO, G. 1984. *The Ecology of Neotropical Savannas*. Harvard University Press. Cambridge.
- SARMIENTO, L. , M. MONASTERIO y M. MONTILLA. 1990. Succession, regeneration and stability in high Andean ecosystems and agroecosystems: The rest-fallow strategy in the “páramo Gavidia”. *Venezuela. Geographica Bernesia. African Studies Series A8*: 151-157.
- SOUTHWOOD, T.R.E., V. K. BROWN y P. M. READER. 1979. The relationships of plants and insect diversities in succession. *Biological Journal of the Linnaean Society* 12 : 327- 348.
- STURM, H y O. RANGEL. 1985. *Ecología de los páramos andinos: una visión preliminar integrada*. Instituto de

- Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Colombia.
- TAINTON, N.M., C.D. MORRIS y M. B. HARDI. 1996. Complexity and Stability in Grazing Systems. Pp. 275-299, in J. Hodgson y AW. Illus (eds): The Ecology and Management of Grazing Systems. CAB INTERNATIONAL, Oxon.
- TER HEERDT, G.N.J., J.P. BAKKER y J. DE LEEUW. 1991. Seasonal and spatial variation in living and dead plant material in grazed grassland as related to plant species diversity. *Journal of Applied Ecology* 28: 120-127.
- TRUJILLO, D. 2002. Interacciones entre el frailejón (*Espeletia killipii* Cuatrec), gorgojos (curculionidae) y el Coatí de montaña (*Nasuella olivaceae* Gray) en un gradiente de disturbio. Parque Nacional Natural Chingaza. Trabajo de Grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.
- VAN DER MAAREL, E. y A. TITLYANOVA. 1989. Above - ground and below - ground biomass in steppes under different grazing conditions. *Oikos* 56: 364 - 370.
- VARGAS, O y D. RIVERA. 1990. El páramo un ecosistema frágil. Cuadernos de Agroindustria y Economía Rural 145 - 163. Universidad Javeriana. Bogotá. Colombia.
- VARGAS, O. 1996. Impacto del fuego y pastoreo sobre el medio ambiente páramo: El páramo. Ecosistema a proteger. Serie Montañas Tropaandinas Vol. (II): 63 - 72. Fundación Ecosistemas Andinos. Bogotá. Colombia.
- VARGAS, O. 1998. Problemas para la conservación, protección y manejo de los páramos: Caracterización y manejo de las zonas de páramo. Memorias. Ministerio del Medio Ambiente y el ICFES. Bogotá. Colombia
- VARGAS, O. 2000. Sucesión regeneración del páramo después de disturbios por fuego. Tesis Magister en Biología-Línea Ecología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- VARGAS, O. 2002. Disturbios, patrones sucesionales y grupos funcionales de especies en la interpretación de matrices de paisaje en los páramos. *Perez - Arbelaezia* 13: 73 - 89.
- VERWEIJ, P. A. 1995. Spatial and temporal modelling of vegetation patterns. Burning and grazing in the paramo of Los Nevados National Park, Colombia. ITC. The Netherlands.
- VERWEIJ, P. y K. KOK. 1992. Effects of fire and grazing on *Espeletia hartwegiana* populations. Pp. 215-229, in H. Baslev y J. L. Luteyn (eds.): *Paramo an Andean Ecosystem under Human Influence*. Academic press. Londres.
- WHELAN, R. J. 1995. *The ecology of fire*. Cambridge University Press, New York. USA.

Recibido 15 de septiembre de 2001; revisado 28 de febrero de 2002; aceptado 10 de junio de 2002

EFEECTO DEL PASTOREO SOBRE LA VEGETACIÓN DE PÁRAMO

Anexo 1. Variables indicadoras de pastoreo. Valores promedio (desviación estándar en paréntesis) o rangos promedio. Las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los sitios Duncan y SKW.

Ubicación en el valle		parte baja	Gradiente supuesto	parte alta	
		+	—————>	—	
Variables \ Sitios	Kruskal Wallis /ANOVA	2	3	4	5
Chusque ramoneado	<i>H</i> :17,38 <i>p</i> =0,0005	18,0 a	12,6 b	8,4c	3,0 d
Distancia basal	<i>H</i> :10,12 <i>p</i> =0,017	10,0 b	17,2 a	9,2 b	5,6 b
Musgo	<i>F</i> :5,56gl19 <i>p</i> =0,008	0,62 (0,09)ab	0,75 (0,15)a	0,52 (0,12)b	0,47 (0,07)b
Boñiga	<i>H</i> :16,55 <i>p</i> =0,0008	16,2 a	14,8 a	5,5b	5,5b
Espeletia adultos	<i>H</i> :16,31 <i>p</i> =0,0009	5,5a	5,5a	15,4b	15,6b
Espeletia juveniles	<i>H</i> :14,22 <i>p</i> =0,0026	6,0a	6,0a	16,0b	14,0b
Espeletia muertos	<i>H</i> :16,31 <i>p</i> =0,0009	5,5a	5,5a	15,6b	15,4 b
Altura 0-10cm	<i>H</i> :2,831 <i>p</i> =0,418	12,1 n.s.	11,7 n.s.	7,5 n.s.	10,7 n.s.
Altura10-20cm	<i>H</i> :13,886 <i>p</i> =0,003	17,0 a	12,8 b	8,4c	3,8 c
Altura 20-30cm	<i>H</i> :17,102 <i>p</i> =0,0006	17,4 a	13,6 c	8,0 d	3,0 e
Altura 30-40cm	<i>F</i> :15,41 <i>p</i> =0,0001	0,30 (0,07)a	0,30 (0,07)a	0,18 (0,06)b	0,07 (0,03)c
Altura 40-50cm	<i>F</i> :10,56 gl.19 <i>p</i> =0,0004	0,15 (0,037)ab	0,17 (0,032)b	0,23 (0,048)c	0,11 (0,013)a
Altura 50-60cm	<i>H</i> :15,75 <i>p</i> =0,001	4,0 a	7,0 a	17,2 b	13,8 c
Altura 60-70cm	<i>H</i> :15,07 <i>p</i> =0,002	4,8a	6,2a	14,0b	17,0b
Altura 70-80cm	<i>H</i> :13,48 <i>p</i> =0,004	4,2 a	8,0 a	13,0 b	16,8 c
Altura 80-90cm	<i>H</i> :14,30 <i>p</i> =0,002	4,5a	10,2a	9,3a	18,0b
Altura 90-100cm	<i>H</i> :14,59 <i>p</i> =0,002	7,8a	9,7a	6,5a	18,0b