

PATRONES DE DIVERSIDAD EN VEGETACIÓN PASTOREADA Y QUEMADA EN UN PÁRAMO HÚMEDO (PARQUE NATURAL CHINGAZA, COLOMBIA)

DIVERSITY PATTERNS IN GRAZED AND BURNED VEGETATION IN A HUMID BAMBOO PARAMO (CHINGAZA NATURAL PARK, COLOMBIA)

Julia Premauer y Orlando Vargas

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia. E-mail: jpremauer@yahoo.com, jovargasr@unal.edu.co

RESUMEN

En el Parque Nacional Natural Chingaza, cordillera Oriental de Colombia, se estudiaron los patrones de diversidad de la vegetación de un páramo húmedo con relación a la intensidad de pastoreo actual y fuego ocasional. El muestreo se realizó con el método de línea intercepto en tres transectos de 50 m por cinco sitios del gradiente de disturbio. La mayor riqueza y equidad de especies se presentó en los sitios de disturbio intermedio, y la dominancia fue mayor en los sitios extremos del gradiente, cada uno con diferentes especies dominantes: *Chusquea tessellata* (chusque) en el sitio sin disturbio y *Lachemilla orbiculata* en el sitio con pastoreo intenso. Las distribuciones de abundancia de las especies tienden a ser logarítmicas hacia los dos extremos del gradiente y geométricas únicamente en los sitios sin disturbio y con bajo disturbio. El sitio con quema y pastoreo moderado fue el único que se ajustó al modelo "palo quebrado". Algunas especies como *Paspalum hirtum*, *Eleocharis acicularis* aumentan su abundancia con el incremento del disturbio, otras disminuyen como *Festuca* sp., *Espeletia killipii*, y otras son más abundantes en sitios de disturbio intermedio como *Rynchospora machrocaeta*, *Carex bonplandii*, *Halenia*.

Palabras clave: alta montaña tropical, disturbios, gradiente, modelos de abundancia

ABSTRACT

Plant species abundance, richness, diversity and dominance of a bamboo paramo were studied in relation to different grazing intensities and occasional occurrence of fire at the Chingaza National Park in the eastern cordillera of Colombia. Sampling was performed using line intercept method along three 50m transects, in five locations of a fire and grazing disturbance gradient. The highest richness and equitability was found in the sites with intermediate disturbance. Dominance was higher at the gradient extremes; however, dominant species in the two extremes were different: *Chusquea tessellata* in the site with no disturbance and *Lachemilla orbiculata* in the site with intensive grazing. The abundance distribution of species tended to be logarithmic towards the extremes of the gradient, in addition the sites with no disturbance and low disturbance adjusted to geometric distributions. The site with intermediate disturbance adjusted to the broken stick model. Species with different abundances in different sites of the gradient were identified: *Paspalum hirtum*, *Eleocharis acicularis* increase their abundances at higher disturbance; *Festuca* sp. and *Espeletia killipii* among other species decrease their abundances with increasing disturbance, while species like *Rynchospora machrocaeta*, *Carex bonplandii*, *Halenia* had higher abundances at an intermediate level of disturbance.

Keywords: Andean paramo, disturbance, gradient, tropical mountains, species abundance models.

INTRODUCCIÓN

Los páramos andinos del Norte de Suramérica se consideran como los ecosistemas de alta montaña tropical con mayor riqueza de especies vegetales sobre todo por el alto número de endemismos en géneros y especies (Cleef 1981, Luteyn 1999). Su insularidad, historia paleoecológica y características abióticas se reflejan también en

una gran diversidad de tipos de vegetación zonal y azonal (Monasterio 1980, Cleef 1981, Rangel *et al.* 1997, Rangel 2000) en los cuales sobresalen las formas de vida en rosetas, macollas, bambusoides, cojines, hierbas y arbustos (Rivera y Vargas 1990). Los páramos colombianos tienen unas 4640 especies de plantas vasculares y no vasculares por encima de los 3000 m de altitud

(Vargas y Pedraza 2004), sin tener en cuenta las subespecies y variedades incluidas en la compilación más reciente de la biota de páramo (Rangel 2000).

La vegetación de los páramos de Colombia y Ecuador está fuertemente intervenida por las prácticas de ganadería y el uso del fuego para mejorar la calidad del forraje (Laegaard 1992, Verweij y Bude 1992, Hofstede 1995, Ramsay y Oxley 1996, Molinillo y Monasterio 2002). En consecuencia, el régimen de disturbios antrópicos altera su composición biótica y diversidad (Molinillo 1992, Hofstede 1995, Verweij 1995), generando un paisaje paramuno altamente heterogéneo a manera de mosaico con trayectorias sucesionales en parches y con diferentes edades y frecuencias de quema, unos con pastoreo con diferentes intensidades y otros sin pastoreo (Verweij 1995, Vargas 2002). La diversidad de las comunidades de plantas es afectada por el pastoreo debido a impactos directos por herbivoría y pisoteo permanentes que alteran el balance competitivo entre las especies y cambian las oportunidades para el establecimiento de nuevas plantas (Molinillo 1992). En muchos ecosistemas el cambio en la composición y estructura de las comunidades puede favorecer el establecimiento de especies exóticas invasoras (Hobbs y Huenneke 1992). Indirectamente el pastoreo cambia los procesos del suelo y los procesos hídricos con consecuencias en la disponibilidad de recursos (Leege *et al.* 1981, Matus y Tóthmérész 1990, Molinillo 1992, Landsberg *et al.* 1999).

La Hipótesis del Disturbio Intermedio (HDI) (Connell 1978) y el modelo de pastoreo de Milchunas *et al.* (1988) buscan explicar y predecir el efecto de los disturbios sobre la diversidad. La HDI predice que a frecuencias o intensidades intermedias de disturbio la diversidad es máxima, porque disminuye la exclusión competitiva (Grime 1973, Connell 1978, Sousa 1984, Wilkinson 1999). Cuando el disturbio es muy frecuente, los espacios que abre en la comunidad por muerte o daño de organismos, no pasan de las primeras etapas de sucesión; y a frecuencias muy bajas, los competidores más eficaces desplazan a especies menos competitivas, reduciéndose así la diversidad (Connell 1978).

El modelo del efecto de pastoreo sobre la diversidad según la humedad relativa y la historia evolutiva de la interacción vegetación con pastoreo (Milchunas *et al.* 1988) es consistente con las

predicciones de la HDI. Milchunas y Lauenroth (1993), basados en datos de América del Norte, encuentran que la historia evolutiva no presenta una relación tan clara y concluyen que es más importante: dónde se pastorea, que cómo se hace. Datos posteriores para África y Australia indican que el cambio en composición de especies es mucho más severo que el predicho por el modelo para regiones semiáridas y subhúmedas (Landsberg *et al.* 1999). Molinillo y Monasterio (2002) al interpretar este modelo para los páramos señalan que el impacto pastoril en los páramos a la vez que se relaciona con la corta historia de la ganadería, también se relaciona con las condiciones ambientales que determinan el tipo de respuesta de la vegetación después del pastoreo. Estos autores proponen tener en cuenta en especial para los páramos el patrón de pastoreo, la oferta de forraje y su respuesta diferencial en los tipos de manejo en páramos húmedos y secos.

El manejo que se le da a un área pastoreada es un aspecto importante que afecta la biodiversidad (Landsberg *et al.* 1999). La ganadería en los páramos colombianos y ecuatorianos implica la quema de grandes extensiones de vegetación. El aumento de las frecuencias naturales de fuego de aproximadamente 20-30 años a cada 3-4 años en prácticas ganaderas (Vargas 2000), no permite la recuperación completa de la vegetación; con graves efectos en la composición, abundancia, estructura y función de las comunidades vegetales (Verweij 1995). La práctica ganadera extensiva promueve la concentración del ganado en aquellos sitios de su preferencia -con pendiente baja, cercanos a fuentes de agua, o a las casas de las fincas- sitios en los cuales se produce un sobrepastoreo (Molinillo y Monasterio 2002).

Los efectos de disturbios por fuego y/o pastoreo se han estudiado casi exclusivamente en páramos de pajonal en Colombia (Verweij y Bude 1992, Hofstede 1995, Verweij 1995, Vargas 2000) y en Ecuador (Laegaard 1992, Keating 1998, Ramsay y Oxley 1996). Hofstede (1995) y Verweij (1995) reportan que bajo pastoreo las formas de vida en macollas, tienen una mayor probabilidad de sufrir una disminución de la abundancia como especies dominantes. Los estudios concluyen que la composición de la vegetación y su estructura se ven fuertemente influenciados por el fuego y el pastoreo (Verweij 1995, Hofstede 1995). Los pajonales de gramíneas pueden tolerar fuegos esporádicos, pero si aumenta la frecuencia, la

cobertura tiende a decrecer especialmente si está combinado con pastoreo. El pastoreo no le permite a la vegetación recuperarse completamente y el pisoteo fragmenta las macollas. En sitios pendientes, disminuye la cobertura de las macollas, su diámetro, altura, y aumenta la proporción de suelo desnudo. En sitios planos, la vegetación que resulta después de fuegos repetidos y un pastoreo intensivo es un césped de pastos cortos y hierbas rastreras con alta cobertura total y alta proporción de biomasa viva (Cleef 1981, Verweij y Bude 1992, Vargas *et al.* 2002), sin embargo, si sólo ocurren fuegos esta transformación no se da (Hofstede 1995).

Existen varios trabajos sobre la flora y vegetación de páramos de chuscal o de bambú, donde la matriz de la vegetación la conforman las bambusoides de *Chusquea tessellata* como forma de vida predominante, (Cleef 1981, Franco *et al.* 1986, Rangel 2000). Recientemente se han empezado a realizar investigaciones enfocadas al impacto del fuego y pastoreo sobre la vegetación de estos páramos (Premauer 1999, Páez 2002), sus bancos de semillas (Posada y Cárdenas 1999, Cárdenas *et al.* 2002) y sobre la estructura vertical de la vegetación (Vargas *et al.* 2002). El presente estudio tuvo como objetivo describir los patrones de diversidad y abundancias de especies vegetales en un gradiente de disturbio por fuego y pastoreo en páramo húmedo de chuscal.

Las preguntas a responder fueron: ¿cómo se comporta la diversidad (riqueza, equidad, dominancia) con respecto al gradiente de disturbio?, ¿cómo son los ajustes a los modelos de abundancia?, ¿reflejan éstos el gradiente de disturbio y dejan inferir algo de las comunidades?, ¿existen patrones en el comportamiento de las abundancias de las especies a lo largo del gradiente de fuego y pastoreo? Se espera corroborar las predicciones de la HDI y el comportamiento de la diversidad - cambio drástico en las especies a intensidades bajas de pastoreo- que predice el modelo de pastoreo de Milchunas *et al.* (1988), y comparar el efecto de los disturbios de páramos húmedos y secos.

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio

El presente estudio se realizó, durante los meses de noviembre de 1998 a febrero de 1999, en un páramo húmedo o páramo de bambú (según Cleef 1981) en el valle del río Tunjo entre los 3400-

3600 m de altitud (4° 45' 03''N, 73° 50' 50''W), perteneciente al Parque Nacional Natural Chingaza, cordillera Oriental de Colombia. El clima presenta altas oscilaciones día-noche con rangos absolutos de temperatura entre 0-25°C, la temperatura media anual oscila entre 5.7 - 10°C; la precipitación media anual es de 1595 mm y presenta un régimen de lluvias monomodal con máximas precipitaciones en junio y julio (estación pluviométrica el Angulo, altura 3500 m, Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá). Los suelos de 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 fósforo (IGAC 1988). La vegetación se caracteriza por una alta presencia relativa de *C. tessellata*, asociada con macollas de *Calamagrostis* sp., *Festuca* cf. *dolichophylla*, o *Cortaderia sericantha* (Cleef 1981, Sturm y Rangel 1985, Franco *et al.* 1986, Rangel 2000, Páez 2002, Vargas y Pedraza 2004). El grado de humedad del suelo se refleja en cambios en las proporciones relativas de cobertura de *Chusquea* y *Calamagrostis*: en condiciones menos húmedas y bien drenadas *Calamagrostis effusa* predomina, de lo contrario *Ch. tessellata* es dominante en la vegetación zonal (Cleef 1981, Zuluaga 2002). En las depresiones topográficas del valle del río Tunjo también es común encontrar *Espeletia killipii* y colchones de varias especies de *Sphagnum* (Posada y Cárdenas 1999).

Se escogió un valle glaciar de aproximadamente 100ha, con una historia de pastoreo con ganado vacuno y quemadas asociadas desde la década de 1940 cuando era una finca ganadera. Actualmente es un área de conservación del Parque, pero debido a su cercanía a la zona de amortiguación se presenta pastoreo en la porción media y más baja del valle. El último fuego, presenciado por uno de los autores de este artículo, ocurrió en enero de 1991 y abarcó la parte baja y media del valle y en la parte alta llegó hasta una carretera que separa el sitio Tunjo 5 de los demás sitios. En el valle es posible determinar una direccionalidad del disturbio actual por pastoreo desde la parte alta y sin pastoreo hasta la parte baja, más cercana de las fincas actuales, y que presenta pastoreo intensivo (Vargas *et al.* 2002). Sin embargo, no se logró precisar el régimen histórico de disturbios por la falta de datos exactos de frecuencias de fuegos e intensidad de pastoreo. La topografía del valle consiste en morrenas sucesivas a manera de suaves terrazas. Se

seleccionaron condiciones topográficas similares (depressiones con pendientes 3-7%) y se tuvo en cuenta los resultados de Vargas *et al.* (2002) para establecer 5 sitios de muestreo entre 3400-3600m (Tabla 1).

Estimación de las abundancias

La abundancia se estimó como la presencia de las especies a lo largo de tres transectos de 50 m divididos en 100 segmentos continuos de 50 cm (total de segmentos por sitio =300), este método es una modificación del método de *línea intercepto* utilizado en la estimación de coberturas (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974, Matteucci y Colma 1982). En tipos de vegetación herbácea, como el páramo, la estimación de la abundancia como cobertura es muy complicada por la presencia de graminoides y plantas muy pequeñas entremezcladas y donde es difícil distinguir individuos (Bullock 1996). En cada segmento de 50 cm se consideró la presencia o ausencia de las especies que son interceptadas por una línea, o por su prolongación imaginaria hacia arriba y hacia abajo. La subdivisión de cuadrados o transectos es un método efectivo de medir abundancias utilizando frecuencias, esta frecuencia es llamada *frecuencia local* (Kent y Coker 1992). La longitud de los transectos (50 m) y las 300 repeticiones por sitio dan una alta probabilidad de aparición de todas las especies independientemente de sus patrones de distribución. En cada sitio de muestreo se realizaron tres transectos paralelos separados 3 m entre sí, distancia suficiente para garantizar que ningún individuo se repita. Las plantas vasculares y no

vasculares se determinaron hasta género o especie con ayuda de especialistas del Herbario Nacional Colombiano (COL).

Análisis de datos

Para cada sitio se calcularon los índices que cubren los dos aspectos de la diversidad α o irtraparches (Whittaker 1972, Magurran 1989). La riqueza de especies se calculó con el índice de Margalef $DMg = (S-1)/ \ln N$, donde S es número de especies y N es número total de individuos. La medida de dominancia de la primera o primeras especies en abundancia se calculó con el índice de Simpson $D = \sum \pi_i^2$. La equidad de las abundancias se calculó con el índice de Shannon-Wiener $H' = -\sum \pi_i \ln \pi_i$. La abundancia por especie se calculó como la suma de sus presencias en 300 segmentos por sitio, para las gráficas de especies-abundancia, las abundancias se transformaron con \log_{10} . Se graficaron las curvas de especies-abundancia para cada sitio y el ajuste a los modelos teóricos de las distribuciones geométrica, logarítmica, normal-logarítmica y palo-quebrado se calculó con Chi-cuadrado (χ^2) (Ludwig y Reynolds 1988, Magurran 1989).

Se realizaron dos ordenamientos de especies y sitios, con ayuda del paquete estadístico MINITAB, para visualizar la forma como varía la abundancia de las especies con relación a los sitios en el gradiente de disturbio. Para esto se utilizó Análisis de Correspondencias Simple. La primera matriz fue de las 43 especies más abundantes x 5 sitios, y en la segunda matriz se excluyó el sitio Tunjo 1.

Tabla 1. Gradiente de disturbio en las localidades estudiadas.

Sítios	Pastoreo	Fuego \leq 1991	Grado de disturbio	Abreviatura
Tunjo 5	No	No	Sin disturbio antrópico	(SDA)
Tunjo 4	Pastoreo leve	Sí	Quema y pastoreo bajo	(QP-bajo)
Tunjo 3	Pastoreo medio	Sí	Quema y pastoreo medio	(QP-medio)
Tunjo 2	Pastoreo alto	Sí	Quema y pastoreo alto	(QP-alto)
Tunjo 1	Pastoreo intenso	No	Pastoreo intenso	(P-intenso)

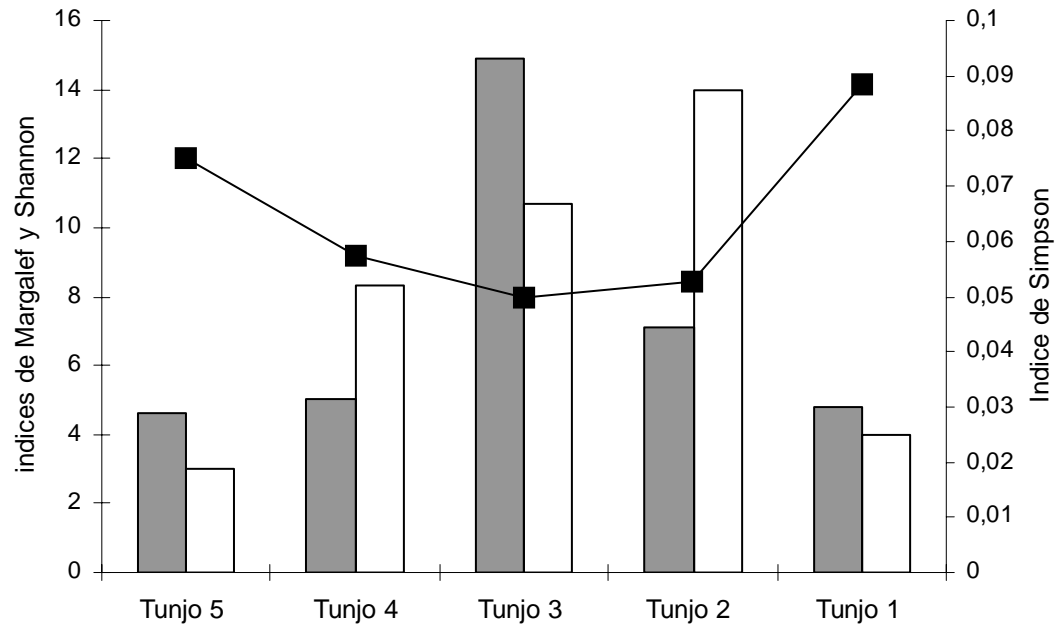


Figura 1. Valores promedio de los índices de diversidad en el gradiente de disturbio. Barras oscuras: índice de Margalef. Barras blancas: índice de Shannon. Puntos: índice de Simpson.

RESULTADOS

En total se registraron 104 especies de plantas vasculares y no vasculares en los cinco sitios de muestreo (Tabla 1, Anexo 1). Tunjo 5 (SDA) fue el sitio con menor número de especies: 35 agrupadas en 16 familias. En orden ascendente lo siguen Tunjo 3 (QP-medio) con 41 especies pertenecientes a 14 familias; Tunjo 1 (P-intenso) con 47 especies pertenecientes a 14 familias y Tunjo 4 (QP-bajo) con 50 especies y 18 familias. El sitio con mayor número de especies fue Tunjo 2 (QP-alto) con 63 especies agrupadas en 19 familias. Muchas especies fueron relativamente poco comunes. Los sitios Tunjo 2 (QP-alto) y Tunjo 1 (P-intenso) presentaron 13 y 10 especies con una frecuencia menor del 1% y registraron porcentajes de especies introducidas de 1,38% y 7,13% respectivamente. Las especies introducidas son: *Trifolium repens*, *Rumex acetocella*, *Anthoxantum odoratum*.

La diversidad de especies descrita por el índice de Margalef (Figura 1) muestra al sitio Tunjo 3 (QP-medio) con el valor más alto de riqueza de todo el gradiente. La diversidad de Margalef en Tunjo 1 (pastoreo intenso) fue baja y no fue muy

diferente de los valores para los sitios Tunjo 5 (SDA) y Tunjo 4 (QP-bajo) los cuales también fueron bajos, siendo Tunjo 5 el más bajo. Esto sugiere que la mayor riqueza se encuentra en los sitios de disturbio intermedio y la menor en los extremos del gradiente. El cálculo de la diversidad de Shannon-Wiener reveló distribuciones de la abundancia de especies con mayor equidad en los sitios intermedios del gradiente Tunjo 3 y Tunjo 2 con QP-bajo y -medio y menor equidad hacia los dos extremos (Figura 1). Los valores del índice de dominancia de Simpson siguen un patrón inverso a la diversidad de Shannon-Wiener: en los extremos del gradiente Tunjo 5 (SDA) y Tunjo 1 (P-intenso) la dominancia fue mayor comparada con los sitios intermedios (QP-bajo, -medio y -alto). Los extremos del gradiente el sitio Tunjo 5 (SDA) y Tunjo 1 (P-intenso), son semejantes en los valores de los índices, más no así en las especies presentes en ellos.

La distribución de abundancia de especies (Figura 2, Tabla 2) se ajusta a la serie logarítmica en todos los sitios menos en Tunjo 3 (QP-medio). El ajuste a la serie logarítmica sugiere que uno o pocos factores preponderantes determinan el número y abundancia de especies (Magurran 1989),

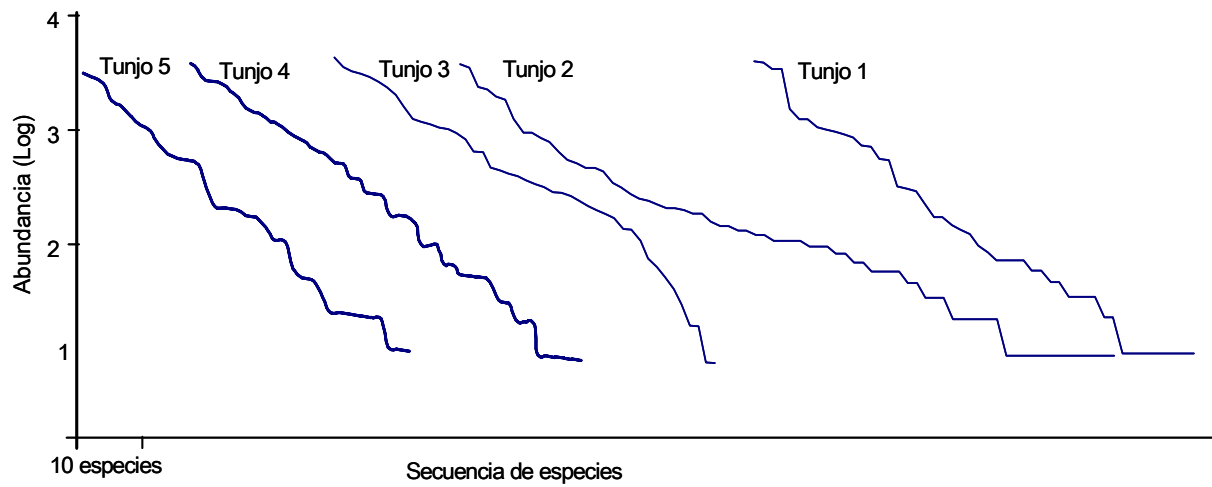


Figura 2. Diagramas de especies – abundancia para los cinco sitios del gradiente de disturbio.

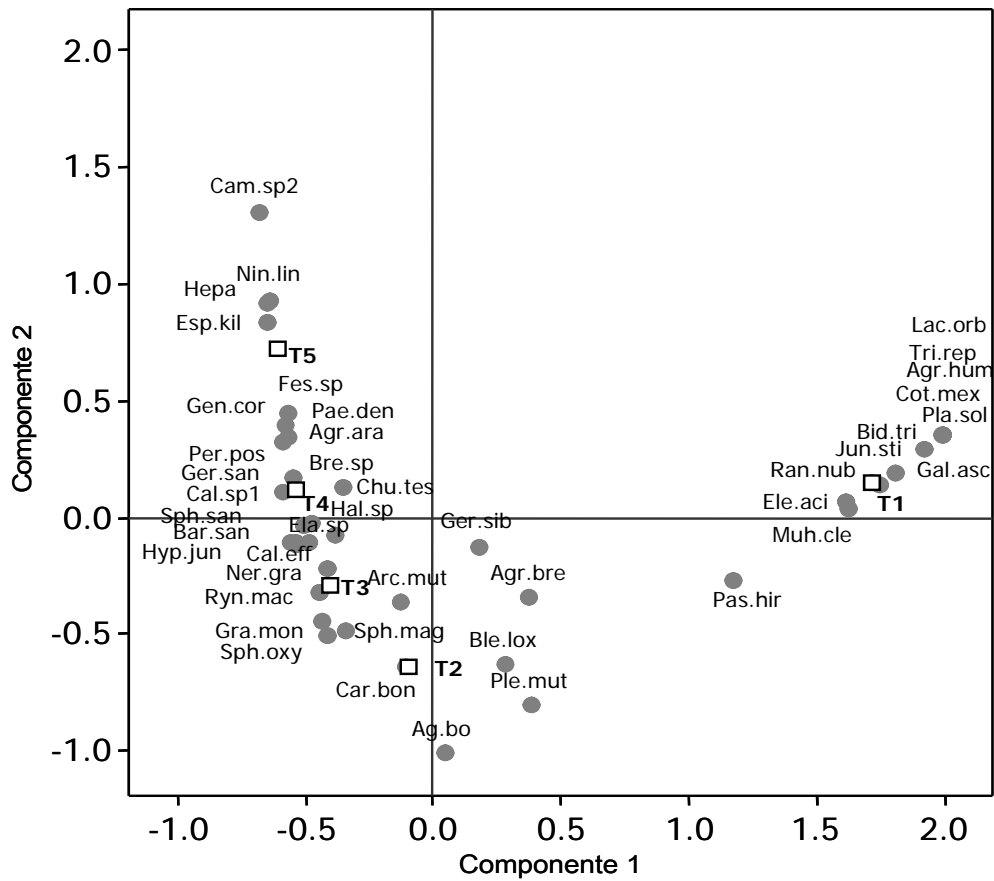


Figura 3. Ordenamiento de sitios y especies con análisis de correspondencias simple. Ver en el Anexo 1 los nombres completos y abreviados de las especies.

PATRONES DE DIVERSIDAD EN EL PÁRAMO DE CHINGAZA, COLOMBIA

Tabla 2. Ajuste a modelos de distribución de abundancias por medio de X^2 . Valores en negrita: significa un ajuste a la distribución con nivel de significancia ($\alpha=5\%$).

Sitios		Serie geométrica		Serie logarítmica		Normal logarítmica		Palo quebrado	
		X^2	gl	X^2	gl	X^2	gl	X^2	gl
Tunjo 5	SDA	24,89	34	4,20	8	7,04	6	58,32	6
Tunjo 4	QP-bajo	33,25	49	5,43	8	7,95	6	68,93	8
Tunjo 3	QP-medio	420,6	42	26,12	7	7,75	5	12,89	7
Tunjo 2	QP-alto	187,28	62	6,74	8	6,23	6	2229	8
Tunjo 1	P-intenso	151,36	47	8,49	8	8,26	6	80,39	8

aunque no quiere decir que sea el mismo factor en todos los sitios. A la serie geométrica sólo se ajustaron las distribuciones de las abundancias de los sitios Tunjo 5 (SDA) y Tunjo 4 (QP-bajo), lo cual denota una alta dominancia de una o varias especies. Aunque teniendo en cuenta sólo los índices de diversidad Simpson y Shannon-Wiener no se puede decir con certeza que el sitio Tunjo 3 (QP-medio) es diferente de Tunjo 4 (QP-bajo) y Tunjo 2 (QP-alto), Tunjo 3 es el único de los 3 sitios de disturbio intermedio que fue descrito adecuadamente por el modelo de palo-quebrado, lo cual muestra que tiene la dominancia más baja o la equidad más alta del gradiente (Tabla 2). Finalmente, todos los sitios del gradiente de disturbio se ajustaron al modelo normal-logarítmico.

El ordenamiento de los sitios de muestreo y las especies realizado con el Análisis de Correspondencias Simple se muestra en las Figuras 3 y 4. Los dos primeros ejes utilizados en el gráfico de la Figura 3 asimilaron el 86% de la variabilidad, el primer eje (68%) separó los sitios en dos grupos muy diferentes en términos de especies. Estos grupos fueron: Tunjo 1 (P-intenso) en el extremo derecho del eje (cuadrante III) y otro grupo con los restantes cuatro sitios desde Tunjo 2 hasta Tunjo 5 que se ubicaron en el extremo izquierdo (cuadrantes I y II). El segundo eje separó los sitios del grupo de la izquierda con Tunjo 5 y Tunjo 4 en el extremo superior izquierdo (cuadrante II) y Tunjo 3 y Tunjo 2 en el inferior (cuadrante I). Las

siguientes relaciones entre los sitios se evidenciaron teniendo en cuenta el ángulo de cada par de vectores: Tunjo 5 (SDA) está negativamente correlacionado con Tunjo 1 (P-intenso). Los sitios Tunjo 1 (P-intenso) y Tunjo 2 (QP-alto) son prácticamente independientes, al igual que los sitios Tunjo 5 (SDA) y Tunjo 3 (QP-medio) por presentar un ángulo de casi 90 grados; mientras que los sitios Tunjo 4 (QP-bajo) y Tunjo 3 (QP-medio) pueden estar muy relacionados por tener un ángulo menor de 90 grados entre sus vectores. Esta separación en dos grandes grupos reflejó lo diferente que es la comunidad de Tunjo 1 (P-intenso) en especies, comparada con el resto del gradiente.

Respecto a las especies en este ordenamiento también se separaron las que están presentes en Tunjo 1 de las especies presentes en el resto del gradiente, que por ser la mayoría comunes a los sitios Tunjo 2 a Tunjo 5, este ordenamiento no deja ver adecuadamente en cuáles sitios tienen éstas sus óptimos de abundancia. Las especies que presentaron óptimos de abundancia en Tunjo 1 (P-intenso) se ubicaron en el cuadrante III y algunas de ellas son: *L. orbiculata*, *T. repens*, *B. triplinervia* y *E. acicularis*. En el cuadrante IV están especies con mayores abundancias en los sitios con medio a alto grado de disturbio (Tunjo 1, 2 y 3) como *P. hirtum*, *Geranium siboldioides*, *Agrostis breviculmis*, *A. boyacensis*, *Pleurozium muticum* y *Blechnum loxense*. El otro gran grupo de especies en los cuadrantes I y II presentan sus

mayores abundancias en los sitios Tunjo 2 a Tunjo 5, como por ejemplo: *Ch. tessellata*, *Breutelia* sp., *Carex bonplandii*, y 3 especies de *Sphagnum*.

En la Figura 4 se dejó Tunjo 1 fuera del análisis, con el objeto de diferenciar mejor el comportamiento de las abundancias de las especies presentes en el resto del gradiente. Los dos primeros ejes recogieron el 85% de la variabilidad de la cual el primer eje asimiló el 60%. Cada sitio se ubicó en uno de los cuadrantes del gráfico, nuevamente se mostró la cercanía de los sitios Tunjo 4 y Tunjo 3. Se observa toda una gama de óptimos de abundancia de especies en los diferentes sitios del gradiente. Hay especies con altas abundancias desde Tunjo 5 hasta Tunjo 2 que se ubicaron cerca del eje vertical y del punto cero, estas son *Ch. tessellata*, prácticamente constante en el gradiente, *Calamagrostis* sp.1 y los musgos *S. magellanicum*

y *Breutelia* sp. con tendencia a aumentar y disminuir respectivamente, además hay otras especies que no tienen tendencias claras.

Las especies presentes en el cuadrante I de la Figura 4 tienen óptimos de abundancia en Tunjo 5 y 4 y tienden a disminuir en abundancia a mayor grado de disturbio, estas especies son *E. killipii*, *Festuca* sp., *Ninphogeton lingula*, *Agrostis araucana*, las hepáticas y el musgo *Campylopus* sp.2. Especies con mayor abundancia en los sitios de disturbio intermedio Tunjo 3 y alto Tunjo 2 (cuadrante III) fueron *C. bonplandii*, *S. magellanicum*, *S. sancto-josephense*, *Grammitis moniliformis*, *Nertera granadensis*, y *S. cf oxyphyllum*. Especies más abundantes en sitios con disturbio bajo (Tunjo 4) e intermedio (Tunjo 3) se ubicaron en el cuadrante II (*Halenia* sp., *Bartsia santolinaefolia*, *Hypericum juniperinum*,

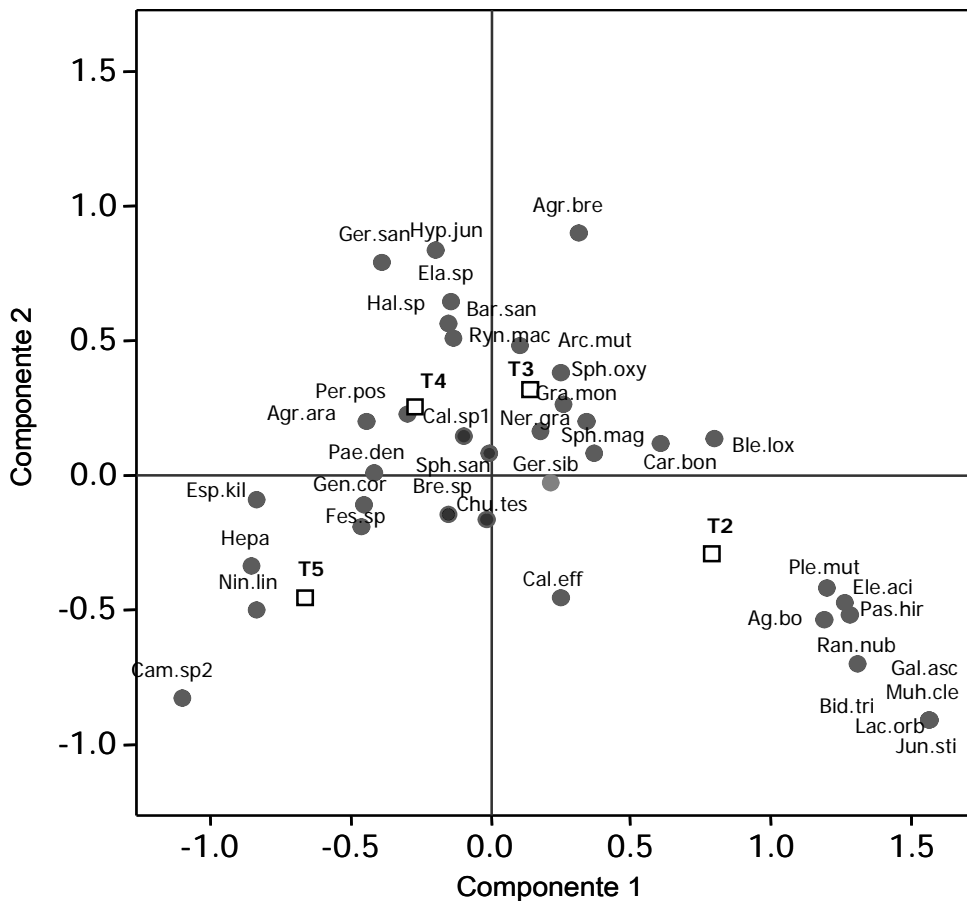


Figura 4. Ordenamiento de sitios y especies con el análisis de correspondencias simple (se excluyó el sitio Tunjo 1). Ver en el Anexo 1 los nombres completos y abreviados de las especies.

G. siboldioides y *Rynchospora machrocaeta*). Con el aumento del disturbio, de intermedio a alto, especies como *B. triplinervia*, *P. hirtum*, *E. acilucaris*, *A. boyacensis*, *B. loxense* y *Pleurozium muticum* aumentan sus abundancias. En el cuadrante IV se ubicaron las especies que Tunjo 2 comparte con Tunjo 1 y no están en el resto del gradiente o están presentes con muy poca abundancia.

DISCUSIÓN

Diversidad y modelos de abundancia

En los extremos del gradiente el patrón encontrado es de baja riqueza y equidad y aumenta hacia el sitio de disturbio intermedio, donde la dominancia de Simpson disminuye. Este patrón de riqueza encontrado en el gradiente, según Tilman y Pacala (1993), resulta de la relación entre competencia y colonización. Tunjo 5 (SDA) se caracteriza por baja riqueza y equidad, esto es un indicio de fuertes relaciones competitivas. Según Grime (2001) la dominancia ligada al tamaño y forma de vida son los factores que más controlan la composición en comunidades vegetales. *Ch. tessellata* es una especie dominante en todo el gradiente estudiado, pero en Tunjo 5 su estructura vertical alcanza alturas de 1.50 m y con el 93% del biovolumen aéreo hasta los 80 cm de altura (Vargas *et al.* 2002). Su forma de vida en bambusoide genera una fisonomía de matriz densa con espacios entre una planta y otra. Sumado a lo anterior, otro factor que puede estar contribuyendo a la baja riqueza, al impedir el establecimiento de propágulos, es su estrategia -poco común en los páramos- de producir y acumular hojarasca en el suelo con montones hasta de 30cm de altura (Tol y Cleef 1994, Vargas *et al.* 2002).

La riqueza en los sitios de disturbio intermedio Tunjo 4, Tunjo 3 es mayor que en Tunjo 5, y aumenta más en Tunjo 2. Al aumentar la intensidad de disturbio (fuego con pastoreo) los chusques disminuyen en altura y cobertura (Vargas *et al.* 2002), disminuyen su capacidad competitiva y permiten que otras especies se establezcan. Las sucesiones-regeneraciones que están ocurriendo allí tienen una mezcla de especies favorecidas por el disturbio y especies de estadios tardíos de sucesión (Verweij 1995, Premauer 1999) que hace que aumente la diversidad de Shannon y Margalef (Connell 1978, Verweij 1995). En Tunjo 1 (P-intenso) la riqueza y equidad vuelven a disminuir, reflejando la comunidad cespitosa dominada por *L.*

orbiculata, *T. repens* y *P. hirtum* con relaciones competitivas fuertes y en posible equilibrio con el disturbio por pastoreo (Molinillo y Monasterio 2002). La dominancia de *L. orbiculata* está asociada a su forma de vida y a que posee bancos de semillas en sitios con pastoreo intenso del orden de 7.482 semillas/m² (Cárdenas *et al.* 2002), estrategias que la hacen tolerante al disturbio y muy rápida colonizadora.

Los ajustes a los modelos de abundancia y los índices de diversidad se encuentran estrechamente relacionados. Magurran (1989) discute y sugiere utilizar a manera de exploración de datos empíricos de comunidades, cuatro modelos de organización de la comunidad, los cuales parecen representar una progresión que va desde la serie geométrica con pocas especies dominantes y la mayoría raras; pasando por la distribución logarítmica y normal-logarítmica donde las especies con abundancia intermedia llegan a ser más comunes y finalizando en el modelo palo-quebrado en el cual las especies son igualmente abundantes.

Las series geométrica y logarítmica se relacionan con ambientes pobres en especies, en condiciones de estrés, donde uno o pocos factores importantes determinan el arreglo de las abundancias de las especies (Whittaker 1972, Magurran 1989). En los sitios que se ajustaron a los modelos, una o pocas especies dominan con alta cobertura como resultado de causas diferentes. Por un lado, en Tunjo 5 (SDA) y en Tunjo 4 (QP-bajo) los factores podrían ser las condiciones naturales extremas del páramo y alta abundancia de *Ch. tessellata* por calificar como especie competidora tolerante al estrés (Grime 1979). El ajuste a la serie geométrica, sugiere la presencia de una fuerte exclusión competitiva presente en ambos sitios, pero más intensa en Tunjo 5 que en Tunjo 4, como lo mostró su menor riqueza de especies y mayor dominancia. Por otro lado, en Tunjo 2 (QP-alto) y Tunjo 1 (P-intenso), entre los factores determinantes también se incluirían el alto grado de pisoteo y la remoción de biomasa. Sin embargo, en estos últimos sitios se podría decir que la concentración de recursos no es tan drástica como en Tunjo 4 y Tunjo 5, ya que no se ajustaron a la serie geométrica, sino únicamente a la serie logarítmica. Los recursos siguen estando centralizados en las primeras especies en abundancia en Tunjo 2 (*Ch. tessellata*, *C. bonplandii*, *S. magellanicum*) y en Tunjo 1 (*L. orbiculata*, *P. hirtum* y *T. repens*).

En comunidades de la zona templada con frecuencia las sucesiones tempranas -hábitats con disturbio frecuente- se han ajustado a modelos logarítmicos (Magurran 1989, véanse referencias en Bazzaz 1998, Nummelin 1998). Además, existe evidencia de que comunidades en estadios de sucesión tardíos poseen distribuciones normal-logarítmicas (Hill y Hammer 1998), por esto, se han utilizado estos modelos para detectar disturbios del ecosistema. Los resultados de este estudio no concuerdan con lo anterior ya que todos los sitios del gradiente se ajustaron a la curva normal-logarítmica. Hill y Hammer (1998) señalan que la equivalencia entre muy poco disturbado o en equilibrio y la distribución normal-logarítmica no siempre se puede hacer. En el trópico hay comunidades muy poco disturbadas que no se ajustan a la serie normal-logarítmica, tanto como comunidades muy disturbadas que están en equilibrio con disturbios continuos y también se ajustan a la misma serie. Según lo anterior se podría pensar que por un lado, Tunjo 5 y Tunjo 4 podrían haberse ajustado por tener poco disturbio y Tunjo 1, 2 y 3 por presentar disturbio continuo por pastoreo. No quedan muy claras las causas subyacentes de los resultados obtenidos en este gradiente de disturbio. Los ajustes a los modelos obtenidos requieren de futura investigación experimental para llegar a un mayor entendimiento de los patrones de abundancia.

Las curvas de rango abundancia son el reflejo del conjunto de factores ecológicos y rasgos de las especies. Sin embargo, la comparación entre sitios y la explicación de los posibles procesos subyacentes se hacen bastante difíciles cuando la misma comunidad se ajusta a varios modelos, como sucedió en este estudio. Los autores recomiendan usar otro test de bondad de ajuste ya que X^2 , para estos modelos en particular, presenta varios inconvenientes que hacen difícil rechazar el ajuste a los modelos (Magurran 2004). Son modelos útiles para describir las comunidades, pero tienen la desventaja de ser deterministas; recientemente se han desarrollado otros modelos estocásticos que se recomienda usar en posteriores investigaciones (véanse referencias completas en Magurran 2004). Aún teniendo en cuenta las limitaciones del muestreo al no poder hacer un análisis de varianza, las tendencias mostradas con los índices de diversidad y los modelos de abundancia de especies nos permiten afirmar que: el patrón de diversidad encontrado en este trabajo concuerda con las

predicciones de la Hipótesis del Disturbio Intermedio (HDI) (Connell 1978, Grime 1979) de mayor diversidad a frecuencias o intensidades intermedias de disturbio (Milchunas *et al.* 1988, Hobbs y Huennecke 1992). Estudios en páramo de pajonal muestran un aumento en la diversidad con pastoreo moderado y fuego, mientras que con fuego y pastoreo intenso ocurre una pérdida de especies propias de la vegetación zonal (Verweij 1995). El número de especies aumenta levemente a intensidades moderadas de pastoreo (0.16 unidades animales/ha) y disminuye con alto pastoreo, pero el óptimo de diversidad con pastoreo moderado no queda muy claro (Verweij 1995, véase también Molinillo y Monasterio 2002). Los datos de diversidad de Sklenár y Ramsay (2001) en páramos de pajonal de Ecuador también mostraron una mayor riqueza de especies a intensidades/frecuencias intermedias de disturbio por fuego. Las frecuencias intermedias de disturbio pueden generar una mayor heterogeneidad espacial permitiendo la apertura de un amplio rango de fases de sucesión-regeneración, y la coexistencia de numerosas especies (Connell 1978, Petraitis *et al.* 1989).

En una sucesión secundaria de páramo después de cultivo y en presencia de pastoreo los resultados de Jaimes y Sarmiento (2002) no se ajustaron a la HDI. La diferencia entre sus resultados y los del presente estudio posiblemente se deba a las características espaciales de los disturbios como generadores de heterogeneidad y al tipo de sucesión que les sigue (Sousa 1984): el cultivo-pastoreo genera sucesión secundaria con baja heterogeneidad y baja relación área/perímetro de los sitios, y el fuego-pastoreo genera sucesión-regeneración con alta heterogeneidad y alta relación área/perímetro. A nivel experimental Keating (1998) encontró que el tratamiento -fuego con poda- produjo los mayores impactos en la composición y estructura de un páramo de pajonal por pérdida de especies raras y leñosas. Queda aún por trabajar experimentalmente los dos disturbios comprender mejor el comportamiento de la diversidad con relación a sus intensidades e interacciones. Molinillo y Monasterio (2002) en los modelos que elaboraron para páramos secos y húmedos la diversidad beta aumenta con la transformación de la vegetación en céspedes. La riqueza florística en los céspedes inducidos por el pastoreo puede ser alta cuando estos están en buen estado por una carga de pastoreo leve a moderada, si esta carga aumenta se pueden degradar con suelo descubierto

y elevada abundancia de especies exóticas. Por esto se puede decir que el césped del sitio Tunjo 1 es un ejemplo de un césped en buen estado ya que sólo presenta 3 especies exóticas, no tienen suelo desnudo y la riqueza es alta. Según Molinillo y Monasterio (2002) en los páramos de Colombia la frecuencia con que se realizan las quemadas y la intensidad de pastoreo son los factores que controlan en gran medida la composición y estructura de la vegetación (Vargas *et al.* 2002, Molinillo y Monasterio 2002). Falta investigación comparativa entre páramos de chuscal y de pajonal sobre la influencia de las formas de vida dominantes y características del suelo diferentes en sus frecuencias de fuegos y el impacto del pastoreo.

Patrones de abundancia de especies

Los patrones de abundancia de las especies en los parches de vegetación con diferente grado de disturbio indican tendencias actuales de cambio, dentro de procesos complejos de sucesión-regeneración. La dinámica de disturbios a diferentes escalas espaciales y temporales y la diversidad están íntimamente ligadas, al ser los disturbios las fuerzas que contrarrestan la exclusión competitiva de las poblaciones (Pickett 1980, Sousa 1984, Pickett y White 1985, Hobbs y Huennecke 1992, McIntyre *et al.* 1999).

Según la respuesta de las especies al pastoreo el comportamiento de las abundancias a lo largo del gradiente puede ser de: un aumento, disminución o un comportamiento unimodal (Huston 1979). Las especies que en este estudio aumentaron sus abundancias con mayor grado de pastoreo, también se reportan en otros trabajos como positivamente relacionadas con este disturbio. Leege *et al.* (1981), en praderas de regiones templadas, reportan entre otras especies a *Trifolium sp.* y *Agrostis alba*, al igual que un aumento en la cobertura de musgos y suelo desnudo. Verweij y Budde (1992) en páramos de la cordillera Central también reportaron entre otras a las especies: *L. orbiculata*, *L. mandoniana*, *R. acetosella*, *Agrostis tolucensis*, *Ranunculus sp.*, *B. triplinervia* y *Luzula racemosa*. Molinillo y Monasterio (2002) en páramos venezolanos reportaron a *Calamagrostis mulleri*, *Muehlenbergia ligularis*, *Carex albolutensis*, *Agrostis breviculmis*, *Geranium spp.* y *Rumex acetosella*. Jaimes y Sarmiento (2002) también reportaron en páramo algunas de estas especies como tempranas en la sucesión (*B. triplinervia* y *L. aphanoides*) como relacionadas

con las primeras etapas de sucesión secundaria y *Paspalum hirtum*, *Anthoxanthum odoratum* y *Agrostis trichoides* como las de mayor cobertura en las edades entre 6-8 y 8-12 años después de cultivo con presencia posterior de pastoreo.

La disminución en la abundancia de las macollas altas con el aumento de disturbio, en este caso *Calamagrostis spp.* y *Festuca sp.*, es un fenómeno reportado para varios ecosistemas con pastoreo. Las especies con forma de vida en macolla y las plantas perennes son las que tienen mayor probabilidad de disminuir su abundancia bajo pastoreo (Milchunas y Lauenroth 1993). A la misma conclusión llegaron van der Maarel y Titlyanova (1989) en estepas y praderas de pajonales, y Hofstede (1995), Verweij (1995), Posada y Cárdenas (1999), Molinillo y Monasterio (2002) en el páramo andino. La desaparición de las macollas en el páramo está relacionada además con el uso frecuente del fuego como herramienta de manejo de la vegetación y con su baja capacidad de recuperación debido a la baja productividad primaria (Hofstede 1995, Ramsay y Oxley 2001). La vegetación de gramíneas no tolera una frecuencia alta de fuegos junto con pastoreo, las macollas tienden a fragmentarse, a perder diámetro y altura hasta desaparecer (Verweij y Bude 1992).

Las bambusoides de chusque se comportan de manera similar a las macollas: también van perdiendo estratos verticales con el aumento en la intensidad del disturbio por fuego y pastoreo (Premauer 1999, Vargas *et al.* 2002). Sin embargo, queda por investigar si *Ch. tessellata* posee una mayor resistencia al disturbio fuego-pastoreo con respecto a las macollas, parece ser que *Ch. tessellata* puede tolerar mejor los disturbios mencionados ya que mantienen una altura promedio de 40cm en los sitios Tunjo 3 y Tunjo 2 (Vargas *et al.* 2002) para desaparecer abruptamente en el sitio de pastoreo intenso. En Tunjo 1 sólo quedaron unas protuberancias en el terreno totalmente cubiertas por la comunidad formadora de césped que tenían enterrados unos pocos restos de tallos de chusque (J. Premauer, observación de campo).

En el gradiente estudiado aumentó la diversidad con el disturbio por fuego y pastoreo en intensidades moderadas (aunque por ejemplo *Espeletia killipii*, es supremamente sensible al pastoreo) y se pierden las especies características de páramo húmedo con fuego y pastoreo intenso. Lo más conspicuo, es el reemplazo de especies dominantes como *Ch. tessellata*, *Festuca sp.* y

Calamagrostis spp. por *L. orbiculata*, *T. repens* y *P. hirtum* en sitios de alto pastoreo. Al existir una alta correlación entre la pérdida de especies dominantes del ecosistema y pérdida de las propiedades del sistema a corto plazo (Grime 1998), es importante continuar estudiando el impacto de la ganadería para poder proponer estrategias de manejo adecuadas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Colciencias por la financiación de este trabajo dentro del proyecto “Sucesión –regeneración del páramo después de quemadas y pastoreo” (cód.1101-13-607-96). Al Instituto de Ciencias Naturales y a Paola Pedraza por la determinación del material vegetal. A la Unidad Administrativa Especial de Parques Nacionales Naturales (UAEPNN), a todos los funcionarios del Parque Nacional Natural Chingaza. A la empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá, EEAB. A Susana Rodríguez y María Isabel Moreno por su ayuda en el trabajo de campo. Al revisor anónimo por todas sus sugerencias.

LITERATURA CITADA

- BAZZAZ, F. 1998. Plants in Changing Environments. Linking physiological, population and community ecology. Cambridge University Press. Cambridge.
- BULLOCK, J. 1996. Plants. Pp. 111–138, in W.J. Sutherland (ed.): Ecological Census Techniques. A handbook. Cambridge University Press. Cambridge.
- CARDENAS, C de los A., 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 páramos of the Colombian Cordillera Oriental, Tesis Doctorado, U. Utrecht.
- CONNELL, J. H. 1978. Diversity in tropical Rain Forests and coral Reefs. *Science* 199: 1302-1309.
- FRANCO-R, P., RANGEL- CH., O. y G. LOZANO-C. 1986. Estudios ecológicos en la cordillera Oriental II- Comunidades vegetales de los alrededores de la laguna de Chingaza- Cundinamarca. *Caldasia* 15: 219-248
- GRIME, J. P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344-347.
- GRIME, J. P. 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. John Wiley y Sons. Chichester.
- GRIME, J. P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902-910.
- GRIME, J. P. 2001. Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties. John Wiley y Sons. Nueva York
- HILL J. K. y K. C. HAMMER, 1998. Using species abundance models as indicators of habitat disturbance in tropical forests. *Journal of Ecology*. 35: 458-560.
- HOBBS R. y L. HUENNECKE 1992. Disturbance, Diversity and Invasion: Implications for conservation. *Conservation Biology* 6: 324-337
- HOFSTEDDE, G. M. 1995. Effects of grazing and burning on soil and plant nutrient concentrations. in R. Hofstede (ed.): Effects of burning and grazing on a Colombian paramo ecosystem, Universidad de Amsterdam, I C G, Amsterdam.
- HUSTON, A. M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113: 81-101
- IGAC. 1988. Estudio semidetallado de suelos de áreas representativas de los páramos de Sumapaz, Neusa y Chingaza. Departamento de Cundinamarca. Subdirección Agrológica. Bogotá.
- JAIMES, V y L. SARMIENTO 2002. Regeneración de la vegetación de páramo después de un disturbio agrícola en la cordillera Oriental de Colombia. *Ecotropicos* 15(1): 61-74.
- KEATING, P. L. 1998. Effects of anthropogenic disturbances on paramo vegetation in Podocarpus National Park, Ecuador. *Physical Geography* 19 : 221-238.
- KENT, M. y P. COKER. 1992. Vegetation description and analysis. A practical approach. CRC Press. Londres.
- LAEGAARD, S. 1992. Influence of fire in the grass paramo vegetation of Ecuador. Pp. 151-170, in Balslev, H. y Luteyn, J.L. (eds.): Paramo an Andean Ecosystem under Human Influence. Academic Press. Londres.
- LANDSBERG, J., O'CONNOR, T. 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., DARYL, J. y B. ZAMORA. 1981. Effects of Cattle Grazing on Mountain Meadows in Idaho. *Journal of Range Management* 34 (4): 324-328
- LUDWIG, J. y J. REYNOLDS. 1988. Statistical Ecology. John Wiley y Sons. Inc. Nueva York.
- LUTEYN, J. L. 1999. Páramos a checklist of plant diversity, geographical distribution and botanical literature. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 84. New York Botanical Garden Press. Nueva York.
- MAGURRAN, A. 1989. Diversidad ecológica y su medición. Ediciones Vedra. Barcelona.
- MAGURRAN, A. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Science Ltd. Oxford.
- MATUS, G. y B. TÓTHMÉRÉSZ. 1990. The effect of grazing on the structure of a sandy grassland. Pp.23-30,

PATRONES DE DIVERSIDAD EN EL PÁRAMO DE CHINGAZA, COLOMBIA

- in F. Kraulec, S. Agnew, y H.J. Willems (eds): Spatial processes in plant communities. Academia Prague, Praga.
- MATTEUCCI, S. D. y A. COLMA, 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington.
- McINTYRE, S., S. DIAZ, S. LAVOREL y W. CRAMER. 1999. Plant functional types and disturbance dynamics – Introduction. *Journal of Vegetation Science* 10: 604–608.
- MILCHUNAS, D. G., O. E. SALA. y W. K. AUENROTH. 1988. A Generalized Model of the Effects of Grazing by Large Herbivores on Grassland Community Structure. *The American Naturalist* 132 (1): 87-106
- 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(4): 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.
- MOLINILLO, M. F. y M. MONASTERIO. 2002. Patrones de vegetación y pastoreo en ambientes de páramo. *Ecotropicos* 15(1): 17 – 32.
- MONASTERIO, M (ed.). 1980. Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida – Venezuela.
- MUELLER-DOMBOIS, D. y H. ELLENBERG. 1974. Aims and Methods of Vegetation Ecology, John Wiley y Sons Inc. Nueva York
- NUMMELIN, M. 1998. Log-normal distribution of species abundances is not a universal indicator of rain forest disturbance. *Journal of Ecology* 35: 454-457.
- PÁEZ, V. 2002. Comunidades vegetales de páramo en un valle quemado y pastoreado (Parque Nacional Natural Chingaza) Tesis de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- PICKETT, S.T. 1980. Non-equilibrium coexistence of plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107(2) : 238-248.
- PICKETT, S.T. y P. S. WHITE. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Inc. San Diego California
- 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 Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- PREMAUER, J. 1999. Efecto de diferentes regímenes de disturbio por fuego y pastoreo sobre la estructura vertical y horizontal de la vegetación del valle del río Tunjo en el páramo de Palacio (Parque Nacional Natural Chingaza). Tesis de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- PETRAITIS, P.S., R. E. LATHAN y R.A. NIESENBAUM. 1989. The maintenance of species diversity by disturbance. *Quarterly Review of Biology* 64(4):393–418
- RAMSAY, P.M. y E.R.B. OXLEY. 1996. Fire temperature and post-fire plant community dynamics in Ecuadorian grass páramo. *Vegetatio* 124 : 129-144
- RAMSAY, P.M. y E.R.B. OXLEY. 2001 An assessment of aboveground net primary productivity in Andean grasslands of central Ecuador. *Mountain Research and Development* 21: 161-167.
- RANGEL, J.O., P. D. LOWY y M. AGUILAR. 1997. Colombia Diversidad Biótica II. Tipos de vegetación en Colombia. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá.
- RANGEL, J. O. 2000. La región paramuna y franja aledaña en Colombia. Pp. 1–23, in J.O. Rangel (ed.): Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá.
- RIVERA, D. y O. VARGAS 1990. Notas sobre las formas de vida de las plantas de los páramos del Parque Nacional Natural Chingaza. En: Memorias del Primer Congreso Javeriano de Investigación. pp: 382-387.
- SKLENÁR, P. y P. M. RAMSAY. 2001. Diversity of zonal páramo plant communities in Ecuador. *Diversity and Distributions* 7 : 113-124.
- SOUSA, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 113 (1): 81-101.
- STURM, H. y O. RANGEL 1985. Ecología de los páramos andinos. Una visión preliminar integrada. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales. Biblioteca José Jerónimo Triana No.9.
- TILMAN, D y S. PACALA. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. Pp. 13–25, in Ricklefs, R. E. y D. Schluter (eds.): Species diversity in ecological communities. The University of Chicago Press. Chicago.
- TOL, G. y A. M. CLEEF. 1994. Above-ground biomass structure of a *Chusquea tessellata* bamboo páramo, Chingaza National Park, Cordillera Oriental, Colombia. *Vegetatio* 115: 29-39
- VAN DER MAAREL, E. y A. TITLYANOVA. 1989. Above - ground and below - ground biomass relations in steppes under different grazing conditions. *OIKOS* 56: 364-370
- VARGAS, O. 2000. Sucesión regeneración del páramo después de disturbios por fuego. Tesis Magister en Biología-Línea Ecología. Universidad Nacional de Colombia.
- VARGAS, O. 2002. Disturbios, patrones sucesionales y grupos funcionales de especies en la interpretación de matrices de paisaje en los páramos. Pérez – Arbelaeza 13: 73–89.
- VARGAS, O., J. PREMAUER y C. DE LOS A. CÁRDENAS. 2002. Efecto del pastoreo sobre la estructura de la vegetación en un páramo húmedo de Colombia. *Ecotropicos* 15(1): 33–48.

PREMAUER Y VARGAS

- VARGAS, O. y P. PEDRAZA. 2004. Parque Nacional Natural Chingaza. Universidad Nacional de Colombia, Colciencias, Unidad de Parques Nacionales, Acueducto de Bogotá. Gente Nueva Editorial. Bogotá.
- VERWEIJ, P. 1995. Spatial and Temporal Modelling of Vegetation Patterns, PhD Dissertation, ITC, Publication 30. ITC, Enschede.
- VERWEIJ, P y P. E. BUDE. 1992. Burning and grazing gradients in paramo vegetation: Initial ordination analyses. Pp.177-195, in H. Balslev y J.L. Luteyn (ed.): Paramo an Andean Ecosystem under Human Influence, Academic Press. Londres
- WILKINSON, D. 1999. The disturbing history of intermediate disturbance. OIKOS 84(1): 145- 147.
- WHITTAKER, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21(2/3): 213- 251.
- ZULUAGA, S. 2002. Estructura de dos comunidades de frailejón *Espeletia killipii* y *Espeletia grandiflora* y su relación con factores edáficos en dos toposecuencias del valle del río Tunjo. Parque Nacional Natural Chingaza. Tesis de Maestría. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

Recibido 09 de octubre de 2003; revisado 01 de diciembre de 2004 ; aceptado 25 de abril de 2005

PATRONES DE DIVERSIDAD EN EL PÁRAMO DE CHINGAZA, COLOMBIA

Anexo 1. Abundancias totales por sitio de las 43 especies más abundantes del gradiente estudiado.

Especies	Abrev.	Tunjo 5	Tunjo 4	Tunjo 3	Tunjo 2	Tunjo 1	Total
<i>Chusquea tesellata</i>	Ch.tes	266	268	242	261	0	1037
<i>Carex bonplandii</i>	Car.bon	4	144	199	244	70	661
<i>Festuca</i> sp.	Fes.sp	248	185	143	59	0	635
<i>Breutelia</i> sp.	Bre.sp	226	236	174	161	54	851
<i>Calamagrostis</i> sp.1	Cal.sp1	111	193	185	91	0	580
<i>Sphagnum magellanicum</i>	Sph.mag	47	118	178	168	14	525
<i>Agrostis araucana</i>	Agr.ara	137	196	157	11	0	501
<i>Paspalum hirtum</i>	Pas.hir	0	3	33	133	278	447
<i>Rynchospora machrocaeta</i>	Ryn.mac	9	163	126	64	5	367
<i>Sphagnum sancto josephense</i>	Sph.san	63	107	101	70	0	341
<i>Eleocharis acicularis</i>	Ele.aci	0	0	12	39	243	294
<i>Lachemilla orbiculata</i>	Lac.orb	0	0	0	1	284	285
<i>Pleurozium muticum</i>	Ple.mut	0	6	46	143	72	267
<i>Paepalanthus dendroides</i>	Pae.den	84	91	70	19	0	264
<i>Trifolium repens</i>	Tri.rep	0	0	0	0	244	244
<i>Campylopus</i> sp.2	Cam.sp2	153	54	0	0	0	207
<i>Arcytophyllum muticum</i>	Arc.mut	5	59	67	40	25	196
Hepáticas	Hepa	92	90	0	5	0	187
<i>Calamagrostis effusa</i>	Cal.eff	44	32	24	70	0	170
<i>Blechnum loxense</i>	Ble.lox	0	6	63	53	43	165
<i>Sphagnum cf oxyphyllum</i>	Sph.oxi	15	32	75	36	0	158
<i>Halenia</i> sp.	Hal.sp	17	44	74	3	9	147
<i>Geranium cf santanderensis</i>	Ger.san	0	103	22	0	0	125
<i>Pernettya postrata</i>	Per.pos	17	79	7	17	0	120
<i>Espeletia killipii</i>	Esp.kill	47	72	0	0	0	119
<i>Nertera granadensis</i>	Ner.gra	9	51	25	34	0	119
<i>Bidens triplinervia</i>	Bid.tri	0	0	0	4	112	116
<i>Hypericum juniperinum</i>	Hyp.jun	0	67	46	0	0	113
<i>Agrostis humboltiana</i>	Agr.hum	0	0	0	0	92	92
<i>Cotula mexicana</i>	Cot.mex	0	0	0	0	92	92
<i>Juncus stipulatus</i>	Jun.sti	0	0	0	8	80	88
<i>Bartsia santolinaefolia</i>	Bar.san	15	14	57	0	0	86
<i>Galium ascendens</i>	Gal.asc	0	0	0	10	76	86
<i>Ninphogeton lingula</i>	Nin.lin	51	16	17	0	0	84
<i>Plagiocheilus solivaeformis</i>	Pla.sol	0	0	0	0	65	65
<i>Elaphoglossum</i> sp.	Ela.sp	0	43	15	6	0	64
<i>Ranunculus nubigenus</i>	Ran.nub	0	1	0	7	55	63
<i>Grammitis moniliformis</i>	Gra.mon	4	16	23	18	0	61
<i>Gentianella corymbosa</i>	Gen.cor	26	0	31	0	0	57
<i>Geranium sibbaldioides</i>	Ger.sib	3	23	0	16	14	56
<i>Agrostis breviculmis</i>	Agr.bre	0	0	34	1	18	53
<i>Agrostis boyacensis</i>	Agr.boy	0	9	6	56	9	52
<i>Muhlenbergia cleefii</i>	Muh.cle	0	0	0	9	42	51