

Bases ecológicas y sociales para la restauración de los páramos

ORLANDO VARGAS-RÍOS (EDITOR ACADÉMICO)



Grupo de Restauración Ecológica
Departamento de Biología
Facultad de Ciencias
Sede Bogotá



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Bases ecológicas y sociales para la restauración de los páramos

Fotografía: PNN Sumapaz. Orlando Vargas-Ríos



Bases ecológicas y sociales para la restauración de los páramos

ORLANDO VARGAS RÍOS (EDITOR ACDÉMICO)



Grupo de Restauración Ecológica
Departamento de Biología
Facultad de Ciencias
Sede Bogotá



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA



Fotografía: *Lupinus alopecuroides*. PNN Chingaza.
Orlando Vargas-Ríos

© Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias,
Departamento de Biología
© Orlando Vargas-Ríos
Luz Marina Melgarejo
Óscar Rojas-Zamora
Liz Alejandra Ávila-Rodríguez
Laura Victoria Pérez-Martínez
Jennyfer Insuasty-Torres
Felipe Castiblanco-Álvarez
Natalia Alejandra Rodríguez-Castillo
Milena Armero-Estrada

Primera edición, noviembre de 2021
ISBN: 978-958-794-880-6

Diseño y diagramación:

Julián Hernández - Taller de diseño

Corrección de estilo:

Ingri Gisela Camacho Triana
igcamachot@unal.edu.co

Fotografías y figuras

Grupo de Restauración Ecológica (GREUNAL)

Ilustraciones del capítulo 2

Lilian Carolina Meléndez

Citación sugerida

Vargas-Ríos O. (Ed.). (2021). *Bases ecológicas y sociales para la restauración de los páramos*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.

Prohibida la reproducción total o parcial por cualquier medio sin la autorización escrita del titular de los derechos patrimoniales.

Hecho en Bogotá D. C., Colombia

*Este libro está dedicado a la memoria
de todas las personas que han perdido la vida
en la defensa de los páramos.*



GREUNAL

GRUPO DE
**RESTAURACIÓN
ECOLÓGICA**

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

AUTORES

Orlando Vargas-Ríos

Biólogo, MSc.
Profesor asociado
Departamento de Biología
Universidad Nacional de Colombia
jovargasr@unal.edu.co

Luz Marina Melgarejo

Bióloga, PhD.
Profesora titular
Departamento de Biología
Universidad Nacional de Colombia
lmelgarejom@unal.edu.co

Óscar Rojas-Zamora

Biólogo, MSc.
Universidad Nacional de Colombia
oarojasz@unal.edu.co

Liz Alejandra Ávila-Rodríguez

Bióloga, MSc.
Universidad Nacional de Colombia
laavilar@unal.edu.co

Laura Victoria Pérez-Martínez

Bióloga, MSc. PhD (c).
Universidad Nacional de Colombia
lvperez@unal.edu.co

Jennyfer Insuasty-Torres

Bióloga, MSc.
Universidad Nacional de Colombia
jinsuastyt@unal.edu.co

Felipe Castiblanco-Álvarez

Biólogo, estudiante de Maestría
Universidad Nacional de Colombia
fcastiblancoa@unal.edu.co

Natalia Alejandra Rodríguez-Castillo

Bióloga, MSc.
Universidad Nacional de Colombia
narodriguezc@unal.edu.co

Milena Armero-Estrada

Bióloga
Docente catedrática
Universidad de Nariño
milearmero@gmail.com

CONTENIDO

Capítulo 1. Introducción a la ecología de los páramos	15
ORLANDO VARGAS-RÍOS; JENNYFER INSUASTY-TORRES	
Capítulo 2. Plantas de páramo: Formas de vida y adaptación	39
FELIPE CASTIBLANCO-ÁLVAREZ; LAURA VICTORIA PÉREZ-MARTÍNEZ; LIZ ALEJANDRA ÁVILA-RODRÍGUEZ; ORLANDO VARGAS-RÍOS	
Capítulo 3. Dinámica de la vegetación de los páramos	87
ORLANDO VARGAS-RÍOS, LIZ ALEJANDRA ÁVILA-RODRÍGUEZ	
Capítulo 4. Estrategias y lineamientos para la restauración ecológica de los páramos	143
ORLANDO VARGAS-RÍOS; OSCAR ROJAS-ZAMORA; JENNYFER INSUASTY-TORRES; LIZ ALEJANDRA ÁVILA-RODRÍGUEZ; FELIPE CASTIBLANCO-ÁLVAREZ; LAURA PÉREZ-MARTÍNEZ; NATALIA RODRÍGUEZ-CASTILLO	
Capítulo 5. Restauración ecológica en el marco de la gobernanza adaptativa de sistemas socioecológicos: Conceptos clave e ideas para la práctica	219
MILENA ARMERO-ESTRADA; ORLANDO VARGAS-RÍOS	
Capítulo 6. Las Semillas y la restauración ecológica de los páramos: Métodos de colecta, almacenamiento y germinación	241
LAURA VICTORIA PÉREZ-MARTÍNEZ; NATALIA RODRÍGUEZ-CASTILLO; LUZ MARINA MELGAREJO	
Capítulo 7. Modelo de estados y transiciones para la restauración ecológica en los páramos	275
ORLANDO VARGAS-RÍOS; JENNYFER INSUASTY-TORRES; OSCAR ROJAS-ZAMORA	



Agradecimientos

El Grupo de Restauración Ecológica de la Universidad Nacional de Colombia (GREUNAL) agradece al Departamento Administrativo de Ciencia, Tecnología e Innovación – Colciencias (hoy Minciencias) la cofinanciación del proyecto “Selección, manejo y propagación de especies para la consolidación de estrategias de restauración ecológica de los páramos andinos” (código: 1101-521-28629, contrato No. RC 391- 2011). Así mismo, la oportunidad de desarrollar y conocer acerca de la recuperación del páramo no habría sido posible sin la financiación, apoyo y confianza constante de Colciencias en este proyecto y otros financiados anteriormente.

Igualmente agradecemos la colaboración permanente de la Unidad de Parque Nacionales Naturales de Colombia, y en especial al Parque Nacional Natural

Chingaza donde se realizó la fase de campo de varios proyectos de investigación.

A la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional de Colombia y su Unidad Administrativa por la colaboración y respaldo para la ejecución y administración de los recursos otorgados por Colciencias para el desarrollo del proyecto; especialmente a Gloria Álzate por su apoyo permanente y su diligencia en todos los procesos requeridos.

Agradecemos al Departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia por la constante colaboración en la ejecución de los proyectos de investigación que ha desarrollado el grupo GREUNAL. Igualmente, a nuestros compañeros de GREUNAL por su apoyo incondicional, fortalecimiento conceptual y experiencia de investigación que hemos adquirido en conjunto.

Grupo de Restauración Ecológica
Universidad Nacional de Colombia
Departamento de Biología

Presentación

El Grupo de Restauración Ecológica de la Universidad Nacional de Colombia ha desarrollado varios proyectos de investigación con apoyo de Colciencias (hoy Minciencias), dirigidos a entender las dinámicas ecológicas generadas principalmente por actividades humanas en el páramo, con el fin de proponer, probar y analizar las estrategias de restauración más convenientes.

Las necesidades cada vez mayores de las poblaciones humanas han llevado a extender y hacer más intensivas sus actividades productivas, lo cual ha causado deterioro y alteración por variados tipos de disturbios en los páramos. La agricultura y ganadería son las principales actividades económicas ejercidas por las personas que viven en los municipios y pueblos ubicados en la alta montaña de Colombia, aunque en realidad es la principal actividad de los pueblos paramunos en todos los países con páramos. La minería es una actividad muy lucrativa, especialmente para las grandes empresas del sector, razón por la que los páramos como fuente de minerales, gravas y otros materiales han cobrado gran interés para la explotación, poniendo en riesgo servicios ecosistémicos como el agua.

Teniendo en cuenta el anterior panorama, y la urgencia de conocer más sobre las dinámicas ecológicas aplicadas a la recuperación de la composición, estructura y función del páramo, surge el interés del Grupo de Restauración Ecológica de la Universidad Nacional de Colombia por desarrollar proyectos de investigación que contribuyan a la conservación y restauración de los ecosistemas de alta montaña.

El objetivo principal de este libro es plantear y revisar los temas más relevantes a la hora de pensar en la restauración ecológica del páramo, así como proyectar desde la experiencia adquirida las estrategias más exitosas que se pueden seguir para comenzar y alcanzar niveles cada vez más altos de recuperación después de diferentes tipos de disturbios y diferentes tipos de hábitats en el páramo. El propósito de este libro es dar una guía de los pasos a seguir para emprender el proceso de restauración en páramos e incentivar que los planes de manejo y de acción incorporen este tipo de estrategias en las áreas con alguna figura de protección.

El libro está dividido en siete capítulos que incluyen principales aspectos ecológicos y sociales como: sus determinantes ecológicos, su dinámica vegetal natural, el régimen de disturbios natural y antrópico; los socioecosistemas y su gobernanza, y aspectos prácticos como la determinación de los escenarios de restauración; las estrategias necesarias para superar las barreras y el tipo de alcances, y resultados que pueden tener las acciones implementadas.

El primer capítulo es una introducción al ecosistema páramo, que trata sobre las diferentes definiciones, los determinantes ecológicos y los componentes bióticos y abióticos que se interrelacionan para dar lugar a la funcionalidad del ecosistema. Se discute sobre la influencia humana, por medio de sus actividades productivas, cada vez más demandantes, que generan riesgos y hacen más vulnerable su funcionalidad, en

especial del suelo y la regulación hídrica. Se desarrolla brevemente el tema del cambio climático y cómo este factor refuerza las alteraciones de origen antrópico.

En el segundo capítulo, se exponen las diferentes formas de vida y crecimiento presentes en los páramos, se hace una revisión de las primeras propuestas y tipologías, así como la descripción y clasificación de los biotipos dominantes a lo largo de los gradientes altitudinales. Al final se presenta un caso de estudio, en el que el conocimiento de las formas de vida y otros atributos de las especies vegetales permiten la adecuada selección de plantas según el tipo de disturbio, las barreras a la restauración y las estrategias que se puedan desarrollar tales como: la reubicación, propagación y enriquecimiento del componente vegetal.

El tercer capítulo desarrolla el tema de la dinámica de la vegetación en el páramo, teniendo en cuenta que el factor que moldea las comunidades vegetales y sus cambios son las dinámicas naturales y antrópicas de los disturbios. Además, se hace principal énfasis en las dinámicas ocasionadas por disturbios antrópicos, y las consecuencias que estos tienen sobre los componentes del ecosistema y sus implicaciones para su restauración ecológica

El capítulo cuarto presenta una síntesis de los diferentes conjuntos de estrategias de restauración identificadas, haciendo énfasis en las técnicas y la aplicabilidad para la recuperación de algunos componentes en el ecosistema. Posteriormente desarrolla los diferentes escenarios de restauración que pueden encontrarse en los páramos, a partir de la identificación del ecosistema, comunidad o población de referencia, el disturbio que ha generado la degradación, el proceso de degradación y las barreras a la restauración derivadas de cada disturbio; a manera de síntesis, para cada escenario se presenta un cuadro que relaciona los diferentes conjuntos de estrategias con cada una de las barreras que pueden ser identificadas.

El capítulo quinto desarrolla en síntesis el concepto de socioecosistema haciendo énfasis en sus componentes, con ejemplos prácticos y la forma como se puede insertar la restauración ecológica dentro de los socioecosistemas de páramo, a través de las diferentes formas de gobernanza.

El sexto capítulo trata de la investigación alrededor de la ecología y la fisiología de la germinación de semillas como un aporte fundamental para la aplicación y consolidación de los procesos de restauración ecológica y conservación de plantas nativas. El capítulo inicia con una revisión de los aspectos más relevantes para la selección de las especies y de las fuentes semilleras; realiza una síntesis con las recomendaciones más importantes para adelantar la recolecta de semillas para la investigación y para los procesos de restauración; finaliza la descripción y análisis de los factores más relevantes tanto para la generación de conocimiento, como para la germinación de semillas de especies nativas de páramo.

El capítulo séptimo plantea un modelo conceptual de la restauración ecológica en páramos que han sido transformados por actividades productivas como la ganadería y agricultura. Este modelo permite ordenar los resultados de la investigación y las estrategias de restauración que pueden ser llevadas a cabo en este tipo de ecosistemas, al comprender mejor los estados no deseados, dirigidos por los disturbios y las barreras asociadas; y los estados deseados, dirigidos por las estrategias de restauración y de manejo para estas áreas. De esta forma, el modelo conceptual ordena, prioriza y plantea una ruta de las estrategias que pueden llevar a que un páramo se recupere y de esta manera apoyar la toma de decisiones de manejo sobre estas áreas.

Este libro puede ser una herramienta de gran utilidad para las personas e instituciones que planean, desarrollan e implementan procesos de restauración ecológica en los páramos y que están interesados en su manejo, conservación y restauración.

Grupo de Restauración Ecológica
Universidad Nacional de Colombia
Departamento de Biología





Capítulo I. Introducción a la ecología de los páramos

ORLANDO VARGAS-RÍOS;
JENNYFER INSUASTY-TORRES

Fotografía: PNN Nevados. Orlando Vargas-Ríos

Introducción

Para poder restaurar un ecosistema es necesario tener un conocimiento básico de su ecología, es decir, de su biodiversidad, estructura y función (integralidad ecológica), sus dinámicas naturales y el estado actual bajo influencia humana. En el caso de los páramos también es importante tener en cuenta: su condición de isla biogeográfica, su geomorfología de herencia glaciar (que produce una gran heterogeneidad ambiental en gradientes hídricos en el suelo), la asimetría hipsométrica en las vertientes húmedas y secas, la gran riqueza de formas de vida de las plantas, su evolución bajo diferentes tipos de estrés y de manera más actual, la interrelación entre los regímenes de estrés y disturbios naturales y antrópicos en un escenario de cambio climático.

El conocimiento de los páramos ha aumentado en los últimos años (Hofstede *et al.*, 2014) y el interés en el tema es cada vez mayor gracias a que la sociedad valora más su importancia, principalmente por su capacidad de regulación hídrica, de la cual dependen grandes ciudades y pueblos de la región andina de Perú, Ecuador, Colombia y Venezuela.

Los páramos, de acuerdo con su extensión, localización, clima, geología, geomorfología, suelo, biota y uso de la tierra, son muy diferentes unos de otros. Por tal motivo, es necesario estudiar las particularidades de cada uno de ellos para poder estructurar planes y dar recomendaciones precisas para su manejo, conservación y restauración.

¿Qué conocimientos son necesarios para hacer una restauración apropiada de los páramos? Sabemos que la gran heterogeneidad ambiental y sus gradientes hídricos en el suelo producen muchos tipos de comunidades zonales y azonales (Cleef, 1981) las cuales son muy ricas en especies y en capacidad de almacenamiento hídrico. Tenemos muchos escenarios de restauración ecológica en diferentes escalas, que junto con el tipo de disturbios de origen antrópico han cambiado el régimen hidrológico y homogenizado la vegetación. La restauración de los páramos es un reto grande y es necesario acumular experiencias para saber cómo restaurarlos. La vegetación zonal como el frailejónal-pajonal puede ser relativamente más fácil de restaurar, pero para la vegetación azonal es más difícil por su dependencia de diferentes gradientes hídricos de pequeña escala. Los páramos húmedos son verdaderos humedales con una interacción hídrica compleja entre suelos, turberas, cubetas, ríos y lagunas que es necesario estudiar para poder recuperar el régimen hidrológico.

El problema que tenemos actualmente para el manejo, conservación y restauración de los páramos en escenarios sociales complejos, de uso de la tierra y de cambio climático, es la pérdida de servicios ecosistémicos y, en consecuencia, el efecto sobre todas las relaciones socioeconómicas directas e indirectas (Hofstede *et al.*, 2014). Los principales efectos tienen que ver con cambios en la temperatura y en el régimen de precipitaciones. El aumento de la temperatura y la

disminución o aumento de las precipitaciones destruyen cultivos, causan pérdida de variedades de plantas de cultivo, invasión de plantas introducidas, aumento de las plagas de cultivos, disminución de la calidad de los productos agrícolas; además, la pérdida de glaciares puede afectar el suministro permanente de agua en algunas regiones. Todo esto tiene consecuencias socioeconómicas que pueden afectar no solo a los agroecosistemas, sino las áreas aún no transformadas de los páramos por presión en la demanda de tierra para el sostenimiento de poblaciones afectadas.

Definiciones de páramo

El páramo tiene múltiples definiciones al concebirse o interpretarse como una región climática, una eco-región, una zona de vida, un ecosistema, un paisaje, un área geográfica, un territorio y hasta un sistema de producción (Sturm y Rangel 1985, Hofstede, 2003, Hofstede *et al.*, 2014). Todos estos términos reflejan tres problemas centrales: la definición, la delimitación y los usos históricos. Los páramos han sido transformados en socioecosistemas, primero, por los pueblos indígenas, y, posteriormente, por una colonización más reciente dedicada a la ganadería extensiva y al cultivo intensivo de la papa.

Cuatrecasas (1934) caracterizó un piso de vegetación al que denominó “prado y rosulicaulon de páramo andino” (pajonal y frailejonal de páramo), presente desde el límite del bosque hasta la nieve perpetua. En trabajos posteriores (Cuatrecasas, 1958) incluye el páramo dentro de las principales formaciones vegetales de Colombia y lo subdivide, según criterios fisonómico-florísticos, en: subpáramo, páramo propiamente dicho y superpáramo, y lo considera como un piso altitudinal con tres subpisos. La definición que dio en este trabajo es la siguiente:

páramos son las extensas regiones desarboladas que coronan las sumidades de las cordilleras por encima del bosque andino, desde 3.800 m de altitud (localmente desde 3.200) hasta el nivel de la nieve permanente (4.700 m de altitud). Son fríos y húmedos sufriendo cambios meteorológicos bruscos; están casi siempre cubiertos

por la niebla, reciben frecuentes precipitaciones y son a menudo azotados por los vientos”.

En esta definición, Cuatrecasas hace énfasis en su ubicación altitudinal y los caracteriza principalmente en cuanto a temperatura, nubosidad, precipitaciones y vientos.

El geógrafo alemán Carl Troll (1968) da la siguiente definición:

Páramo es un término que se puede utilizar para clima, vegetación, tipo de suelo y paisaje, bajo una condición ecológica completamente igual y en formas de vida y vegetación sumamente parecidas y que se puede transmitir también a la región alpina de las montañas africanas y austral-asiáticas.

En esta conceptualización de Troll se pueden apreciar nuevas ideas sobre el suelo y paisaje y se extiende el concepto a otras regiones tropicales. Sturm (1978) comprende el páramo en conformidad parcial con Troll (1968), en la siguiente forma:

Una región alpina (subalpina hasta nival), situada entre el límite superior del bosque y límite de la nieve perpetua, con por lo menos 10 meses húmedos dentro de un año, con un clima diurno marcado y con una vegetación en la que predominan el arreglo de la hojas vivas o de todas las partes por encima del suelo en rosetas, penachos o almohadillas.

Esta definición ya menciona un número de meses húmedos al año, es decir, hace énfasis en el carácter húmedo de los páramos y su clima diurno (altas temperaturas de día y bajas de noche).

Es de resaltar que el término *ecosistemas alpinos* es usado en las regiones montañosas de las zonas templadas y difiere de los ecosistemas alpinos tropicales (tropandinos), principalmente por los patrones de temperatura dados por las diferencias diarias y estacionales de la precipitación (Rundel, 1994). El término alpino hace referencia a una vegetación abierta por encima del límite superior del bosque (Cleef, 2013). Es así como se han utilizado palabras como afroalpino (Hedberg, 1964) para la vegetación de alta montaña

de África y en general tropalpino para la vegetación tropical abierta de alta montaña.

En consecuencia, la definición precisa de páramo es un asunto problemático ya que los atributos de los ecosistemas que se establecen en la alta montaña, por encima de la vegetación cerrada y arbórea, dependen estrechamente de una variedad de características y factores geográficos, geológicos, climáticos, fisonómicos y florísticos inherentes a cada localidad. Son las generalizaciones sobre la fauna, flora, vegetación, tipo de suelos, clima, y en especial de los límites altitudinales los que han ocupado a numerosos estudiosos (Luteyn, 1999; Rangel-Ch, 2000a; Vargas-Ríos y Pedraza, 2003; Sklenář *et al.*, 2005; Cleef 2013; Hofstede *et al.*, 2014).

A pesar de la complejidad del concepto, se puede decir de una forma sencilla que el páramo “es un ecosistema natural entre el límite superior del bosque y la nieve perpetua en los trópicos húmedos” (Castaño, 2002; Hofstede, 2003; Cleef, 2013). O que son ecosistemas (o biomas para algunos autores) exclusivos de

las montañas neotropicales, localizados entre el límite superior de la vegetación boscosa (3200-3800 m de altitud) y el límite inferior de las nieves perpetuas (4400-4700 m de altitud) en los sistemas andinos de Venezuela, Colombia, Ecuador y Perú, con extensiones en Costa Rica y Panamá (Figura 1) (Cleef, 1978; Molano Barrero, 1989; Luteyn, 1992; Rangel-Ch, 2000a).

En los páramos la vegetación es abierta y está dominada por el estrato herbáceo, aunque se encuentran con cierta regularidad matorrales y, excepcionalmente, algunos arbolitos achaparrados (Cuatrecasas, 1958, 1989). Se distinguen por poseer suelos con una capa gruesa de materia orgánica (a veces mayor a 1 m de profundidad), periodos climáticos contrastantes diarios (días soleados con radiación solar intensa y noches muy frías y húmedas), temperatura media anual entre 4°C y 10°C (8-10°C en el subpáramo y 0°C en el superpáramo) y presentan uno o máximo dos meses poco lluviosos (secos) sin deficiencias de agua en su balance hídrico (Aguilar y Rangel-Ch, 1996; Rangel-Ch, 2000a, Cleef 2013).

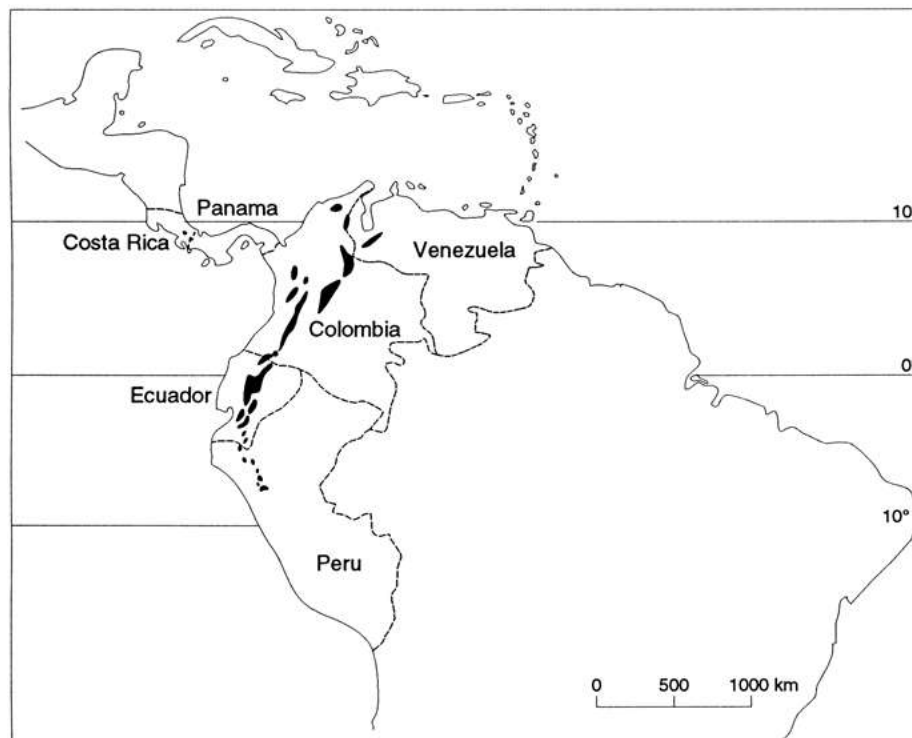


Figura 1. Distribución general de los páramos en el neotrópico.

Fuente: Luteyn (1992).

Varios autores coinciden en una definición amplia que hace énfasis en su posición tropical, la fisonomía de la vegetación y su ubicación por encima del límite de los árboles de la siguiente manera: un ecosistema húmedo tropical zonal, caracterizado por una vegetación dominada por vegetación herbácea y arbustiva, y ubicada predominantemente a partir del límite superior del bosque (Cuatrecasas, 1958; Monasterio *et al.*, 2003; Rangel, 2000; Hofstede *et al.*, 2014).

Para este libro, y desde el punto de vista ecosistémico y de la fisonomía de la vegetación, definimos el páramo de la siguiente manera: *el páramo es una región de las altas montañas tropicales húmedas con un mosaico de ecosistemas ubicados por encima del límite del bosque, determinado principalmente por gradientes altitudinales e hídricos cuya fisonomía cambia desde una cobertura continua de arbustos (subpáramo) que posteriormente cambia a una cobertura continua de gramíneas (páramo propiamente dicho) y más arriba a una cobertura discontinua de plantas en cojín o sin cobertura de plantas (superpáramo).*

Características de los páramos

Factores geográficos y ecológicos determinantes

Para entender cómo funcionan los páramos es muy importante enumerar primero sus factores determinantes. Dentro de estos, los más importantes son los siguientes:

1. Los páramos son islas biogeográficas ubicados por encima de la línea de los árboles en los trópicos húmedos (Hedberg, 1964; Vuilleumier, 1970). Todos los ecosistemas del mundo que han evolucionado en condiciones de aislamiento son ecosistemas frágiles, pues no fueron sometidos a un régimen natural de disturbios continuo y no desarrollaron adaptaciones especiales para resistir diferentes tipos de disturbios. Muchos ecosistemas en el mundo que tienen grandes extensiones como, por ejemplo, las sabanas y praderas evolucionaron bajo disturbios por fuego y pastoreo de

grandes animales. Los páramos no se desarrollaron bajo presiones de fuego ni pastoreo de manadas de herbívoros. Sus plantas no están adaptadas a resistir fuegos constantes y sus suelos y vegetación no están adaptados para resistir pisoteo ni pastoreo permanente de animales. Esta es una de las principales características que hay que para comprender por qué es tan fácil destruir un ecosistema como el páramo. El páramo estaba rodeado de una muralla de bosques y la destrucción por parte del hombre de esa barrera lo dejó sin su principal defensa, por lo que ahora está expuesto a todo tipo de disturbios.

2. Los páramos se ubican en las altas montañas tropicales en gradientes de precipitación y temperatura. La posición orográfica junto con la intensidad y distribución de las precipitaciones condiciona la presencia de páramos atmosféricamente húmedos y atmosféricamente secos (Lauer, 1979; Cleef, 1981, 2013; Sturm y Rangel-Ch, 1985; Rangel-Ch, 2000b).
3. En varias regiones montañosas del mundo, tanto tropicales como templadas, el gradiente de temperatura con relación al incremento en altura es similar entre ellas. Aproximadamente cada 100 m de altura representa una disminución de 0,6 °C en la media de la temperatura. En los meses más fríos, estos gradientes de temperatura, en especial los ciclos de congelamiento y descongelamiento, tienen una importante influencia en la zonificación de la vegetación (Rundel, 1994).
4. Durante el año se presentan diferencias de 3°C entre las medias de la temperatura máxima, mientras que en un día la temperatura fluctúa entre 6 a 10°C (Troll, 1968). Esto describe uno de los aspectos más importantes del clima de alta montaña tropical: la alternancia térmica diaria, o lo que algunos autores europeos llamaron: “*verano de día e invierno de noche*”. La frecuencia de heladas es uno de los elementos de estrés medioambiental más contundentes, convirtiéndose en una fuerza selectiva clave para las especies vegetales y en un determinante ecológico (Hedberg, 1964; Rundel, 1994).
5. Los páramos se caracterizan por tener alta radiación solar en presencia de una baja energía térmica. Esta circunstancia hace que las plantas tengan una estrategia fisiológica especial para mantener la regulación térmica en las hojas (Meinzer, Goldstein y Rada, 1994). Un

ejemplo muy estudiado son los rasgos y adaptaciones que presentan las plantas arrosietadas (ej. *Espeletia* spp., *Puya* spp., *Paepalanthus* spp.) para mejorar el balance térmico en sus hojas (Monasterio y Sarmiento, 1991).

6. Al aumentar la altura disminuyen la temperatura, la presión atmosférica, la densidad del aire y por consiguiente hay menores presiones parciales de CO₂, O₂ y menor presión de vapor de agua y, en consecuencia, disminuye drásticamente la capacidad del aire para mantener la humedad (Azócar y Rada, 2006).
7. Las bajas temperaturas del suelo, la ocurrencia de vientos fuertes con un efecto desecante en la vegetación, una baja presión atmosférica y, en consecuencia, alta radiación ultravioleta, así como bajas concentraciones de oxígeno y CO₂ constituyen limitantes ecológicas para las plantas y animales.
8. Los suelos son húmiferos, entre los que predominan inceptisoles y entisoles, con gran capacidad de almacenamiento de agua y pH ácidos (3.7-5.5), los cuales producen sequía fisiológica en las plantas. La estructura es de bloques finos y medianos, con porcentajes altos a muy altos de carbono orgánico, altos valores de CIC (Capacidad de Intercambio Catiónico), baja cantidad de bases de cambio, altos contenidos de aluminio, escasos contenidos de fósforo disponible (Malagón y Pulido, 2000). Los suelos bien drenados y mal drenados son una característica importante en la distribución de tipos de vegetación zonal y azonal.
9. Los anteriores factores han dado lugar a comunidades dominadas por formas de crecimiento características, como rosetas caulescentes y acaulescentes, bambusoides y macollas, cojines y arbustos, entre las más importantes (Hedberg, 1964; Vareschi, 1970; Hedberg y Hedberg, 1979; Rivera y Vargas-Ríos, 1992; Ramsay y Oxley, 1997; Vargas-Ríos *et al.*, 2004).
10. La evolución bajo estrés generó dos grandes patrones en la fitomasa (biomasa + necromasa): la relación fitomasa epígea e hipógea en la cual la fitomasa epígea es mucho mayor a la fitomasa de raíces y la relación biomasa necromasa, en la cual la necromasa es mucho mayor que la biomasa.
11. La vegetación presenta una baja biomasa, crecimiento lento, productividad primaria baja, descomposición lenta de la materia orgánica, acumulación de necromasa tanto en pie como en el suelo y bancos de semillas superficiales

y fácilmente degradables. Todos estos aspectos hacen que los procesos de sucesión y regeneración sean lentos y por consiguiente que los páramos sean ecosistemas muy frágiles, es decir, muy susceptibles a perder su integridad ecológica (composición de especies, estructura y función) y salud ecológica (capacidad de recuperarse por sí solos) (Vargas-Ríos y Rivera, 1990).

Evolución bajo estrés en los páramos.

Los factores determinantes ya expuestos, condicionan las estrategias de crecimiento, supervivencia y reproducción de los organismos del páramo. Es decir, se convierten en un factor de selección y a su vez en una fuerza que permite la evolución de los ecotipos (Körner, 2003).

Una de las formas como las plantas de páramo hacen frente a estas limitaciones es a través de la tolerancia al estrés ya sea de manera física o fisiológica. En general, los tipos de estrés más importantes en muchos ecosistemas son: térmico, hídrico, mecánico, por nutrientes, energético, por herbivoría y contaminación. Estos tipos de estrés producen diferentes tipos de adaptaciones morfológicas, anatómicas y fisiológicas en las plantas. Si los límites de tolerancia al estrés se exceden y se sobrepasa la capacidad adaptativa, se produce un daño permanente o la muerte.

Los principales factores de estrés en los páramos están relacionados con las bajas y altas temperaturas, producto de la alternancia térmica diaria. El estrés térmico se produce principalmente por las bajas temperaturas en las primeras horas del día y afecta diferencialmente las tasas de los procesos metabólicos. Cuando la temperatura está por debajo de 0°C se producen heladas, las cuales son más frecuentes en la época seca. La frecuencia de heladas es una fuerza selectiva clave en la adaptación de los organismos; por consiguiente, la resistencia al frío es un factor importante para la supervivencia en los páramos (Azócar y Rada, 2006).

El congelamiento del agua en el suelo produce estrés hídrico durante la noche y en la madrugada. Las bajas temperaturas del suelo son también un factor muy limitante para el movimiento del agua a través de las raíces (sequía fisiológica) y para el crecimiento de las plantas. La alta radiación diurna en la época seca produce una alta demanda evaporativa y por ello se presenta una

baja disponibilidad de agua, lo cual produce también estrés hídrico estacional (Azócar y Rada, 2006).

Los suelos de los páramos son pobres en nutrientes (suelos oligotróficos) lo que produce estrés nutricional al no estar disponibles los principales nutrientes para las plantas. Los vientos y los ciclos de congelamiento y descongelamiento del suelo producen movilidad del suelo (solifluxión), lo cual genera estrés mecánico e impide el enraizamiento de las plantas. Los vientos fuertes en algunas épocas del año también producen estrés mecánico. La alta nubosidad en la época húmeda y en algunos días nublados no permite la entrada de radiación fotosintéticamente activa, lo que produce un estrés energético (Monasterio y Sarmiento, 1991).

Los páramos en la actualidad: sus dinámicas naturales, disturbios antrópicos y cambio climático.

Además de las características y determinantes ecológicos dados por el origen y funcionamiento natural

del ecosistema, los páramos presentan en la actualidad unas dinámicas particulares debido a su relación con el uso por parte de las poblaciones humanas. Alteraciones a escala regional, como la minería, o global, como el cambio climático, han llevado a los ecosistemas de alta montaña a enfrentar nuevas problemáticas con el riesgo de llegar a un elevado nivel de deterioro.

Es necesario comprender estas dinámicas y los componentes ecosistémicos del páramo con el fin de establecer las estrategias y procesos para su restauración ecológica. Del mismo modo, es imperante estudiar el contexto de las relaciones producidas por los elementos de su naturaleza (suelo, agua, biota), que dan lugar a las funciones y servicios ecosistémicos, y las actividades humanas que ocasionan los principales disturbios. Adicionalmente el cambio climático que actúa a varias escalas y de diversas formas afectando los componentes y funciones en el páramo (Figura 2).

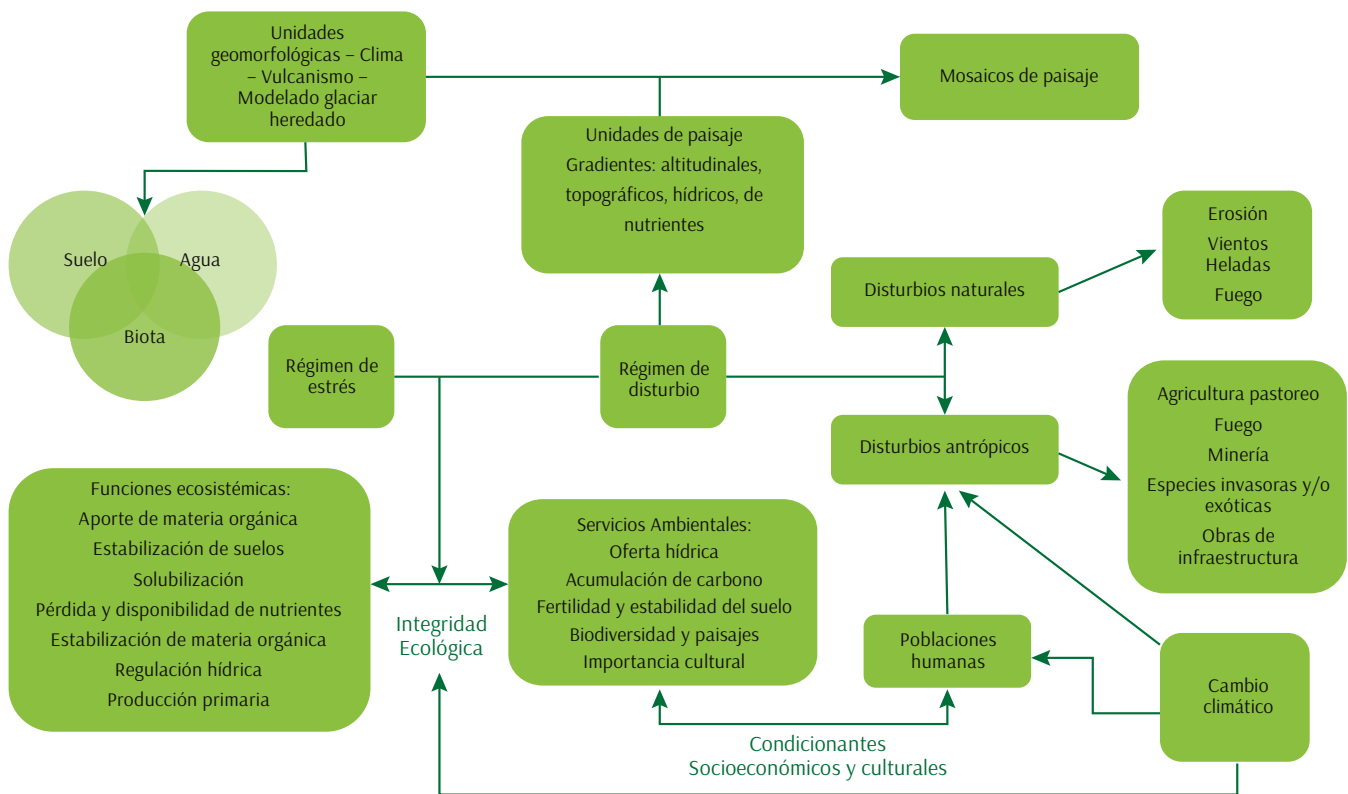


Figura 2. Esquema conceptual de componentes, funciones ecosistémicas y servicios ecosistémicos del páramo.

Fuente: modificado de Vargas-Ríos *et al.* (2004).

Dinámicas naturales

La historia geológica del levantamiento de las cordilleras y, posteriormente, la geomorfología de herencia glacial y el vulcanismo plio-pleistocénico generaron y modelaron los ambientes paramunos (Van der Hammen, 1988; Van der Hammen, 1992). Las variaciones en altura producen gradientes altitudinales con cambios fisonómico florísticos, climáticos y de suelos (Cuatrecasas, 1958; Lauer, 1979; Monasterio, 1980; Rangel-Ch, 1991; Malagón y Pulido, 2000).

Las unidades geomorfológicas son el principal factor de heterogeneidad ambiental, ya que en áreas relativamente pequeñas se pueden encontrar diferentes unidades de paisaje como: morrenas, cubetas, lagos, turberas y valles en U (Flórez, 2000). Dentro de estas unidades se presentan pequeñas variaciones que producen gradientes topográficos y altitudinales con cambios en los contenidos de agua y nutrientes en el suelo (Páez, 2002; Zuluaga, 2002), que generan a su vez gradientes hídricos y de nutrientes. Estos gradientes son el determinante principal de la vegetación azonal del páramo.

Los elementos geológicos, geomorfológicos y topográficos son determinantes en la estructuración de cada uno de los componentes más importantes del ecosistema: *biodiversidad, agua y suelo*. La relación entre estos tres componentes se manifiesta en funciones ecosistémicas importantes como: aportes de materia orgánica, estabilización de los suelos, solubilización de la materia orgánica, pérdida y disponibilidad de nutrientes, ciclos biogeoquímicos, productividad y regulación hídrica, entre otros.

La integridad ecológica (composición de especies, estructura y función) del páramo depende principalmente de la conservación de la biodiversidad, agua y suelo; así como también del buen mantenimiento de las funciones ecosistémicas, de las cuales, a su vez, se derivan los bienes y servicios ambientales que garantizan el bienestar de las poblaciones humanas de manera directa e indirecta. Sin embargo, se debe tener en cuenta que esta relación es bilateral, ya que la integridad de los ecosistemas depende buena parte de las acciones humanas; de ahí que sea tan importante considerar la influencia humana en la dinámica

actual del páramo. Los disturbios naturales (erosión, vientos, heladas, fuego), pero principalmente antrópicos (agricultura, pastoreo, fuego, minería, especies invasoras, plantaciones, obras de infraestructura, turismo), conforman el régimen actual de disturbios que junto con el régimen natural de estrés influyen sobre todos los gradientes (altitudinales, topográficos, hídricos, nutrientes) conformando los mosaicos actuales de uso y vegetación que vemos actualmente. El cambio climático lo podemos considerar como un disturbio que influye sobre la dinámica de todos los demás disturbios naturales y antrópicos (Vargas-Ríos, 2013) (Figura 2).

Biodiversidad

Los gradientes altitudinales, topográficos, hídricos y los determinantes medioambientales como la temperatura, precipitación y vientos, dieron lugar a un sinnúmero de hábitats que, junto con las migraciones, son los responsables de la gran riqueza biótica de los Andes del norte, especialmente los páramos. Los Andes tropicales en su conjunto son reconocidos como una de las áreas con mayor biodiversidad del planeta (Myers, *et al.*, 2000), pues se dice que aproximadamente la sexta parte de la biodiversidad del planeta se encuentra en esta región. Para el páramo se reconocen aproximadamente 3600 especies de plantas vasculares, distribuidas en 127 familias y 540 géneros, 14 de estos son endémicos de los Andes del norte debido a la radiación y especiación que tuvo lugar durante las glaciaciones y después de ellas (Van der Hammen y Cleef, 1986; Vargas-Ríos y Pedraza, 2003; Sklenář *et al.*, 2005; Buytaert, Sevink y Cuesta, 2013; Cleef, 2013).

Como se ha dicho, gracias a las condiciones físicas y del clima en el páramo, no solo existe una alta diversidad de plantas vasculares, sino también hay una maravillosa diversidad de combinaciones de biotipos que conforman muchos tipos fisonómicos de la vegetación (véase capítulo 2).

Aunque hacen falta realizar más estudios con relación a otros organismos, se estima que la diversidad de líquenes, musgos, hepáticas, helechos, hongos y bacterias presentes en el páramo debe ser muy alta

(algunos de los estudios relacionados con esto son: Montilla, Herrera y Monasterio, 1992; Churchill, Griffin y Muñoz, 2000; Sipman, 2002; Gonzáles, 2004).

De igual manera, con respecto a la fauna, son pocos los estudios que se han realizado en cuanto a su diversidad y ecología. Los grupos más estudiados: los anfibios, las aves y los grandes mamíferos. Se ha encontrado que los valores absolutos de riqueza de especies de fauna son inferiores a los encontrados en los ecosistemas de bosque, pero con la particularidad de que muchas de ellas son especies endémicas y altamente especializadas para sobrevivir a los ambientes de páramo (Llambí y Cuesta, 2013).

El establecimiento de la herpetofauna en el páramo se debe a la presencia de nichos ecológicos con condiciones ambientales únicas que permiten alto grado de especialización y localidades típicas específicas para el mantenimiento de los anfibios y reptiles. Estas características hacen que sean organismos altamente vulnerables a los cambios de las condiciones medioambientales y, en la actualidad, los anfibios tropicales son uno de los grupos con mayor número de especies amenazadas (ej. *Atelopus* spp.) (Rueda-Almonacid, 1999; Rueda-Almonacid, Lynch y Amézquita, 2004). Dentro de este grupo se pueden encontrar ranas, sapos y salamandras (Duellman, 1988).

BirdLife International seleccionó una serie de áreas alrededor del mundo que tienen importancia para la conservación de las aves. Los páramos son una de estas gracias a la cantidad de aves con distribución restringida a las zonas (Fjeldsa y Krabbe, 1990). Uno de los grupos más representativos son los colibrís como, por ejemplo, los géneros *Eriocnemis* y *Metallura* de los cuales es factible reconstruir los procesos de colonización y diversificación dado a que estas han sido dinámicas recientes (García-Moreno, Arctander y Fjeldsá, 1999; Schuchmann, Weller y Heynen, 2001).

Con respecto a los mamíferos, los órdenes Rodentia (roedores) y Carnívora (felinos y afines) son los más representativos. Los pequeños mamíferos también tienen alto grado de endemismo y distribuciones restringidas al páramo; por ejemplo, especies de las familias Caenolestidae (ratones marsupiales) y Cricetidae (ratones del género *Thomasomys*) son grupos que

se diversificaron en el páramo y bosques altoandinos y poseen muchas especies endémicas (Tirira, 2007). Los grandes mamíferos también presentan características de singularidad, pues son una de las especies más amenazadas por las presiones antrópicas (cacería, expansión de la frontera agrícola) de estos ecosistemas, entre ellos se encuentran la danta (*Tapirus pinchaque*) el oso de anteojos (*Tremarctos ornatus*) y el puma (*Felis concolor*).

Los invertebrados son un grupo menos conspicuo y se encuentran sobre todo en el subpáramo. Las especies de lepidópteros son uno de los grupos más importantes, pero están también abejas, saltamontes, moscas, arañas y algunos caracoles y babosas.

Biodiversidad, funcionamiento y servicios ecosistémicos

El páramo es uno de los ecosistemas en el que se puede demostrar fácilmente la relación estrecha entre biodiversidad y funcionamiento. La gran cantidad de tipos de comunidades vegetales zonales y azonales en gradientes hídricos y con diferentes estructuras relacionadas con las formas de adaptación de las plantas proporcionan las condiciones para los procesos. Aunque la investigación entre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas es relativamente reciente (Balvanera *et al.*, 2006), en los páramos la relación entre comunidades vegetales, tipos de suelos y contenido de agua en el suelo es la base de su funcionamiento. En el páramo, como ecosistema regulador del régimen hidrológico, la relación agua-vegetación-suelos en las diferentes unidades geomorfológicas y topográficas es la base para el entendimiento de su gran función reguladora.

La Evaluación de Ecosistemas del Milenio (MEA, 2005) plantea la necesidad práctica de comprender la contribución de la biodiversidad a la calidad de vida y el bienestar de las sociedades humanas, para lo cual es importante entender la relación entre biodiversidad-funcionamiento y servicios ecosistémicos. Los cambios en biodiversidad, como la conversión del páramo en pasturas, afectan el régimen hidrológico y por consiguiente los servicios del páramo: el agua, coberturas vegetales y acumulación de carbono.

Las comunidades de la vegetación zonal como el pajonal-frailejonal o chuscal-frailejonal se desarrollaron bajo suelos porosos que mantienen agua permanente en el suelo, la cual regulan hacia la vegetación azonal como las turberas y áreas terrizadas. Esta relación es la que produce el gran flujo de agua que después drena hacia las lagunas, quebradas y ríos. Existen otros tipos de comunidades como los bosques de páramo de *Polylepis quadrijuga* y *Escallonia myrtilloides* que juegan un papel muy importante en la conformación de los bosques de ribera; desafortunadamente, muchos de estos bosques fueron deforestados y se perdió un servicio ecosistémico muy importante para la protección de los ríos y la calidad del agua.

Díaz *et al.* (2007) definen la diversidad funcional como el rango, valor y abundancia relativa de los caracteres funcionales presentes en una comunidad dada, en los que los caracteres son los rasgos morfológicos, fisiológicos, fenológicos o de comportamiento de un organismo relacionados con su papel funcional en el ecosistema. Por ejemplo, en el páramo la relación entre fenología y la cantidad de biomasa reproductiva que producen los frailejones anualmente, la acumulación de necromasa en pie de las hojas y la producción de necromasa reproductiva de las gramíneas son rasgos funcionales de gran importancia de estas especies que dominan la fisionomía de los páramos. La diversidad funcional en el páramo está dada principalmente por la combinación de rasgos y formas de vida de las plantas, las cuales se combinaban en pajonales, chuscales, frailejonales, arbustales, cojines y hierbas principalmente (véase el capítulo 2). Como el páramo es uno de los ecosistemas de gran riqueza de formas de vida, es muy importante estudiar su diversidad relacionada con el funcionamiento y con la dominancia de los biotipos dominantes, más que con la riqueza específica.

La capacidad de las especies dominantes de la vegetación zonal como, por ejemplo, el frailejonal pajonal, de recuperar su estructura básica después de disturbios por fuego poco frecuentes o baja intensidad de pastoreo, se basa en la capacidad adaptativa de resistir estrés. Pero esta capacidad se pierde cuando se cambia la frecuencia de disturbios o se combinan disturbios como fuego y pastoreo (Vargas-Ríos, 2013).

Los servicios ecosistémicos del páramo

La Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (MEA, 2005) clasifica los servicios ecosistémicos en cuatro grupos: provisión, regulación, cultural y de soporte.

Los servicios de provisión o abastecimiento (también llamados servicios de suministro o de uso directo) son los productos (naturales o transformados) tomados de forma directa de la estructura biótica o abiótica de los ecosistemas, como agua potable, alimentos, fibra, medicamentos, leña, madera, caza, pesca y recursos genéticos. Para el caso del páramo, muchos de estos productos no tienen un valor económico pues son utilizados para autoconsumo por las comunidades campesinas o indígenas.

El principal servicio de provisión del páramo es sin duda el agua potable de muy alta calidad y del cual dependen muchas poblaciones andinas y de grandes ciudades. La transformación del páramo en pasturas para ganadería hace que se esté perdiendo este servicio al transformarse el suelo y la vegetación.

Los servicios de provisión perdidos en el páramo son principalmente las maderas y leña que aportaban los bosques enanos de páramo, principalmente de *Polylepis quadrijuga* y de *Escallonia myrtilloides*, los cuales conformaban grandes extensiones de los bosques de ribera.

Los servicios de regulación son los beneficios obtenidos de manera indirecta de los ecosistemas como resultado del funcionamiento de los flujos de materia y energía. Se pueden encontrar, por ejemplo, la purificación y saneamiento del agua, el control de la erosión del suelo, el control climático y mantenimiento de un clima favorable, la resistencia a invasiones, la polinización de cultivos, dispersión de semillas, el control de plagas, el mantenimiento de la fertilidad de los suelos y la calidad del aire.

El páramo es ante todo un ecosistema que regula la hidrología y logra la producción de agua de altísima calidad que no necesita ser tratada o cuyos costos de tratamiento son muy bajos. Las coberturas vegetales en pendiente controlan la erosión y en general el clima regula la producción de carbono; del mismo modo, la relación con los agroecosistemas presta servicios de polinización y control de plagas.

La pérdida de las coberturas vegetales originales del páramo ha hecho que se incremente la erosión del suelo; entre las razones de esto, se encuentra que la utilización de agroquímicos afecta los polinizadores y controladores de plagas. En la actualidad, el páramo está expuesto a la invasión de especies por pérdida de la barrera de bosques que lo protegían y está siendo invadido por especies de arbustos y gramíneas europeas y africanas.

Los servicios culturales son los beneficios no materiales que se logran u obtienen a través de valores estéticos, recreativos, de reflexión, de enriquecimiento espiritual, moral o ético, conocimiento y educación, sentimiento de pertenencia, ecoturismo o herencia cultural. Este servicio es uno de los de más proyección dado el interés que se tiene en la actualidad sobre los páramos como ecosistema único en Colombia de gran importancia científica y cultural; y desde el punto de vista turístico será uno de los ecosistemas de mayor proyección económica por su belleza paisajística. Sin embargo, debe manejarse con mucho cuidado pues el turismo incontrolado y no planificado contribuye con la transformación y los conflictos sociales y ambientales, como está pasando actualmente en el Parque Nacional Natural (PNN) el Cocuy.

Los servicios de soporte o de mantenimiento son los procesos ecológicos que subyacen en el mantenimiento del resto de los servicios como conservar los distintos elementos de la biodiversidad. Por consiguiente, ayudan a sostener la producción de todos los demás servicios de los ecosistemas como, por ejemplo, la producción primaria, generación de oxígeno atmosférico, la formación y retención de suelo, el reciclaje de nutrientes y agua, así como la provisión de hábitat para las especies.

En los páramos de Colombia viven en el presente poblaciones humanas de escasos recursos a las cuales hay que ayudar para que tengan una calidad de vida digna y puedan contribuir a la conservación y restauración del páramo. Dado a que sus agroecosistemas ya no son sostenibles y se han perdido servicios como la productividad agrícola, la calidad de las aguas por contaminación, erosión y pérdida de la fertilidad del suelo.

Agua

Los estudios del papel de la biodiversidad en el páramo deben ser extendidos a la comprensión de la estructura y funcionamiento de las comunidades acuáticas; y no solo de las terrestres, ya que de todo el conjunto depende la integridad ecológica del páramo. Es por esto por lo que el componente biótico debe ser abordado a la par con algunos aspectos relacionados con el componente hidrológico.

Los ecosistemas acuáticos tienen un origen reciente y están asociados con la última glaciación, por lo que se considera que aproximadamente tienen una edad entre 10 000 y 12 000 años (Donato-Rondón, 2001). Pueden ser concebidos como conjuntos de subsistemas del páramo, al interior de los cuales se desarrollan procesos biológicos y relaciones ecológicas que, integrados entre sí y con el medio externo, determinan el comportamiento total del ecosistema (Donato-Rondón, González y Rodríguez, 1996). En los ecosistemas de páramo el agua es determinante para el mantenimiento de la integridad ecológica y el manejo que se le da al ecosistema por parte de la sociedad repercute en su capacidad para proveer servicios ambientales. Esta importancia hidrológica radica en el potencial de captación, almacenamiento y regulación hídrica por lo que se ha considerado como un ecosistema estratégico (Guhl, 1982) (Figura 3).

La dinámica del agua dentro de los ecosistemas de páramo es bastante compleja pues se relacionan aspectos de la estructura de la vegetación, características climáticas, el relieve y las condiciones del suelo, las cuales que modifican a través del tiempo, la intensidad o la duración de los eventos determinantes del balance hídrico. Los elementos de la vegetación y del suelo que conforman la matriz del paisaje han desarrollado gran potencialidad para interceptar y almacenar agua, determinando su valor estratégico. En los páramos, el agua se filtra hasta cierta profundidad en los acuíferos de las turberas; esto es lo que se denomina agua freática y constituye un recurso valioso.

Teniendo en cuenta lo anterior, es necesario cuantificar las entradas y salidas de agua en los páramos húmedos y secos. Las entradas de agua pueden ser

expresadas a partir de la precipitación directa y de la precipitación horizontal o neblina típica de los sistemas de alta montaña tropical. El agua se pone en funcionamiento a partir de rutas y compartimientos diferentes, antes de su disposición final en los ríos y depósitos subterráneos. Estas rutas incluyen la interceptación, que es el proceso de retención parcial por parte de la vegetación antes de ser evapotranspirada. El agua en el suelo puede ser retenida temporal y parcialmente en el horizonte superficial orgánico, antes de evaporarse o de ser incorporada dentro de otros procesos y compartimientos (agua subsuperficial), por lo que las mediciones de escorrentía y de infiltración se hacen necesarias (Sarmiento, 2000). En el páramo, el agua se puede almacenar en diferentes compartimientos, dependiendo de escalas espaciales y temporales, en ecosistemas propios como son las lagunas de origen glaciar y fluvio-glaciar, las turberas que constituyen humedales de gran interés, los acuíferos y en el suelo mismo.

Los ecosistemas lénticos, compuestos por lagos y lagunas, suelen presentar en sus aguas bajas concentraciones de nutrientes (especialmente de nitrógeno), bajos valores de conductividad (bajo grado de mineralización), alcalinidad y dureza (aguas blandas) y las comunidades fitoplanctónicas que los habitan presentan

una predominancia de organismos de estrategia *K* (Donato-Rondón *et al.*, 1996)

Las zonas de turba, estrechamente relacionadas con la hidrología de los pantanos e innumerables lagunas localizadas entre los 3000 y 3500 m, son capas de gran espesor de suelo orgánico saturado que constituyen la esponja del páramo en la cual el agua fuertemente adherida se filtra y libera hasta formar ríos. Las turbas desempeñan diversas funciones como el control de inundaciones, ya que actúan como esponjas almacenando y liberando lentamente el agua de lluvia; y la recarga y descarga de acuíferos, controlando la erosión y reteniendo sedimentos (Castaño, 2002).

Por otro lado, los ecosistemas lóticos, compuestos por ríos o cuerpos de agua en movimiento, son considerados como uno de los principales factores de modelamiento geomorfológico, ya que contienen el agua indispensable para el desarrollo de organismos, comunidades bióticas y humanas y son un componente vital del ciclo hidrológico (Castellanos, 2004). Así mismo, representan sistemas dinámicos de transporte horizontal de agua, nutrientes, gases y otros materiales que, a su vez, están influidos por el sustrato, la topografía, el caudal, la velocidad de la corriente, la conductividad, la incidencia lumínica, la turbidez, el oxígeno, el pH, la temperatura, entre otros.

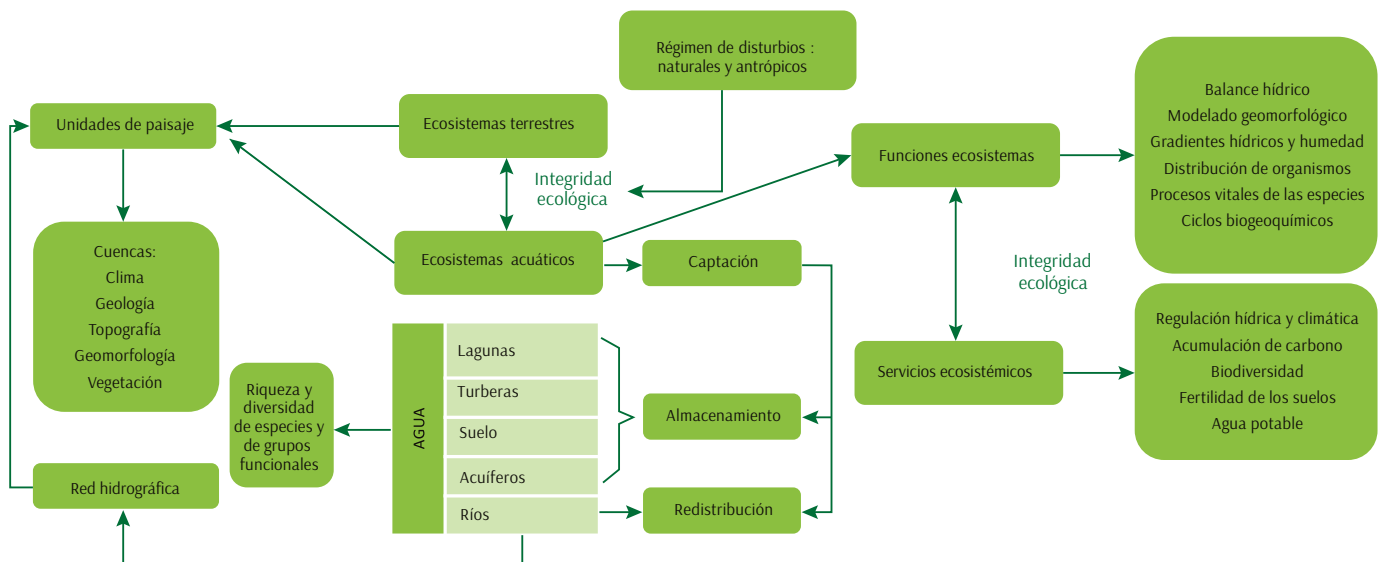


Figura 3. Esquema del componente *agua* en los ecosistemas de páramo.

Fuente: modificado de Vargas-Ríos, *et al.* (2004).

Los ríos en la alta montaña reflejan de forma directa y rápida el estado de la cuenca hidrológica, respecto a la conservación o degradación del suelo, de los recursos hídricos y de las comunidades biológicas (Richter, Saplaco y Nowak, 1985). Cualquier disturbio ocurrido a nivel del sistema terrestre repercutirá en la dinámica hidrológica y la calidad del agua de los sistemas lóticos.

Además de regular la hidrología regional (Hofstede, 1995), los diferentes ecosistemas acuáticos existentes en los páramos albergan comunidades de organismos que aumentan su diversidad y complejidad, que además cumplen funciones determinantes en su dinámica. El conocimiento de las comunidades biológicas que habitan los ecosistemas acuáticos de los páramos puede permitir la comprensión de las condiciones y los cambios ecológicos al interior de los sistemas. Por esto, es común el uso de estas comunidades como indicadoras, aunque no siempre la aplicación ha sido correcta (Donato-Rondón, 2001).

A nivel de microalgas, se ha encontrado que los lagos de origen glaciario presentan mayor riqueza de especies que los lagos de origen tectónico o volcánico y, en general, su microflora está bien representada por especies de Dinoflagelados y Desmidiáceas, típicos de ambientes oligotróficos; también están presentes grupos de condiciones mesotróficas como Clorococcales y Euglenales.

Por otro lado, los ambientes lóticos están mejor representados por diatomeas, con preponderancia de estrategias *r* (Donato-Rondón *et al.*, 1996; 2001). Para las comunidades de algas en ríos de montaña de los Andes colombianos, se ha encontrado que su desarrollo está afectado por una jerarquía de variables, de las cuales las relacionadas con el clima y la hidrología son las determinantes. También se ha planteado que la variación temporal es más importante que la diaria en la dinámica de un río, lo cual influye en los patrones de abundancia y diversidad de la comunidad de algas perifíticas (Martínez y Donato, 2003; Castellanos, 2004).

Las macrófitas que crecen en las orillas de los ambientes acuáticos del páramo constituyen un elemento importante en la dinámica de nutrientes y en el soporte de las comunidades acuáticas

(Schmidt-Mumm, 1988, 1998; Donato-Rondón, González y Rodríguez, 1996).

En cuanto al ciclo hidrológico en el páramo, de acuerdo con su variabilidad, es preciso aumentar los sistemas de registro del control hidrológico y de agua subterránea, así como la respectiva verificación de la recarga de acuíferos en diferentes períodos del registro. Esto con miras a proyectar un monitoreo adecuado de la precipitación y de los caudales fluviales, ya que son el punto de partida para cualquier tipo de interpretación, manejo y gestión (Richter, Saplaco y Nowak, 1985).

Suelo

Los procesos claves que regulan la sostenibilidad de las funciones ecosistémicas en el componente del suelo son: la hidrología en la superficie del suelo, la dinámica de la materia orgánica y la sincronización entre los procesos físico-químicos del suelo y la demanda de nutrientes por las plantas.

En cuanto a la hidrología en la superficie del suelo, su alta capacidad de retención hídrica está relacionada con el alto contenido de materia orgánica y la baja densidad aparente. Algunos de los principales factores que afectan la tasa de descomposición de la materia orgánica del suelo son la temperatura, la humedad y el pH, ya que influyen de manera directa la actividad enzimática y el crecimiento microbiano. La dinámica de la materia orgánica y de los nutrientes necesarios para las plantas están relacionados con los microorganismos del suelo. A pesar de que estos no representan la mayor proporción del conjunto de nutrientes en el ecosistema, pueden ser considerados como el principal agente transformador en el movimiento de los nutrientes a través del suelo y como una fuente importante de nutrientes para las plantas durante sus ciclos de renovación (Duxbury *et al.*, 1989). La materia orgánica del suelo es heterogénea con respecto a la actividad biológica y la biomasa microbiana por sí misma representa una fuente significativa de nutrientes. Así, son importantes los grupos de bacterias nitrificantes, los hongos y las bacterias solubilizadoras de fósforo y las interacciones micorrizas vesículo-arbusculares que permiten al ecosistema aumentar la eficiencia de

la captación de algunos de los nutrientes necesarios para el crecimiento de las plantas.

Existe una relación entre la biodiversidad de hongos, bacterias y micorrizas con las especies vegetales de estados muy avanzados de la sucesión y propias del páramo natural. Por ejemplo, se ha encontrado que las rizobacterias ayudan en el desarrollo y nutrición vegetal, no solo por la producción de reguladores del crecimiento, sino también por sus potenciales de acción biológica ampliamente registrados. Por lo cual, se puede esperar que estén directamente relacionados con la adaptación de las especies a las condiciones edáficas y ambientales del páramo (Becerra *et al.*, 2004). Esto muestra la posibilidad de encontrar microorganismos útiles en procesos de aceleración del crecimiento de especies herbáceas y arbóreas de interés comercial y de interés para la restauración ecológica, así como para la búsqueda de combinaciones apropiadas de hongos, bacterias y micorrizas que sirvan en el restablecimiento de la diversidad y fertilidad de suelos degradados y para el control biológico de fitopatógenos.

Por otro lado, los suelos del páramo se caracterizan por su capacidad de almacenar importantes cantidades de carbono, debido a que las bajas temperaturas y algunas limitaciones edáficas implican bajas tasas de mineralización y reciclaje de nutrientes, favoreciendo una lenta pero continua absorción neta de CO₂ atmosférico (Rondón *et al.*, 2002). La mayor parte del carbono orgánico presente en el suelo de páramo se encuentra en las capas superficiales del suelo.

Influencia humana

El uso de los páramos andinos en actividades productivas intensivas y no sostenibles genera diferentes regímenes de disturbio (con intensidades, magnitudes y frecuencias diferentes) sobre este ecosistema. No solo tiene efectos puntuales en la composición, estructura y diversidad de la biota y del suelo (integridad ecológica), sino que puede alterar la dinámica hídrica, los flujos de nutrientes y la capacidad regenerativa natural de este ecosistema, lo cual repercute en una disminución de la calidad y cantidad de dichos servicios ecosistémicos para las comunidades.

Como se explicó anteriormente, la biota de los ambientes de alta montaña evolucionó bajo diferentes tipos de estrés: térmico, hídrico, mecánico, por nutrientes y energético (Monasterio y Sarmiento, 1991) y un régimen natural de disturbios: fuegos naturales, heladas, vientos, disturbios por animales y procesos geomorfológicos propios del modelado glaciar heredado, como deslizamientos, solifluxión, erosión hídrica y reptación (Vargas-Ríos, 2002). Sin embargo, el páramo es actualmente un ecosistema sometido a una fuerte influencia humana con un régimen de disturbios que incluye tanto disturbios naturales como antrópicos. Estos regímenes actúan sobre los diferentes tipos de gradientes: altitudinales, topográficos, hídricos y de nutrientes, así como a diferentes escalas.

En los páramos colombianos, venezolanos y ecuatorianos las principales prácticas agropecuarias son la ganadería extensiva y la agricultura extensiva e intensiva (Vargas-Ríos, Premauery y Cárdenas, 2002). En Colombia y Ecuador, principalmente, estas prácticas están relacionadas con el uso del fuego (Vargas-Ríos y Rivera, 1990; Laegaard, 1992; Verweij y Kok, 1995; Hofstede, 1995; Ramsay y Oxley, 1996; Keating, 1998).

De la ganadería se producen carne, leche y sus derivados, y la agricultura provee de papa, zanahoria, cebolla, chochos, habas, ajo a los mercados locales y nacionales. Estas constituyen las actividades económicas principales de los habitantes de estas regiones. Desafortunadamente, las malas prácticas en estas actividades generan un deterioro progresivo al suelo (Hofstede, 1995; Hofstede, 2003; Monasterio *et al.*, 2003; Romero, 2003).

Los disturbios pueden afectar la capacidad productiva de un ecosistema a través de cualquiera de las siguientes vías: cambiando los patrones espacio-temporales de disponibilidad y reciclaje de nutrientes, adicionando o removiendo biomasa, alterando la tasa de sucesión vegetal y la razón materia viva/materia muerta del sistema (Pickett y White, 1985; Hobbs y Huenneke, 1992).

Respecto al suelo del páramo y los riesgos ambientales asociados a su inadecuado manejo, es necesario entender cómo los cambios en el uso del suelo afectan no solo sus características, sino también,

y principalmente, los procesos relacionados con la capacidad del suelo del páramo para proveer servicios ecosistémicos críticos como la acumulación de carbono, la capacidad hidráulica y de retención, la fertilidad y la estabilidad del suelo.

La transformación de un ecosistema natural a un sistema agrícola u otras prácticas que transforman el suelo aumentan la descomposición de la materia orgánica al romper los agregados del suelo, eliminando la protección física y exponiendo nuevas superficies al ataque microbiano, lo que hace que una fracción de esta materia orgánica sea susceptible a la mineralización. Las poblaciones microbianas del suelo son altamente susceptibles a estos cambios ambientales, la densidad de las poblaciones y de los grupos funcionales disminuyen rápidamente cuando la vegetación natural es alterada y se utiliza intensivamente. Además, se rompe el ciclado interno de los nutrientes y se incrementa el potencial de pérdidas de nitrato y de otros nutrientes del sistema. La remoción de las plantas también conduce a un mayor flujo de agua a través del suelo, haciendo que aumente así la pérdida de nutrientes por lavado y por desnitrificación (Vitousek, 1985; Anderson *et al.*, 1989; Duxbury *et al.*, 1989). Adicionalmente, los suelos alterados se caracterizan por tener menor contenido de materia orgánica y menor CIC (Vargas-Ríos *et al.*, 2003).

Las actividades agropecuarias, en general, producen un proceso de colmatación de las lagunas, con la consecuente disminución de la capacidad de regulación y almacenamiento del sistema hídrico. El drenado de pantanos y lagunas para el establecimiento de cultivos aumenta la desecación. Igualmente, la destrucción de los bosques achaparrados, instalados sobre las morrenas laterales, genera derrumbes, lo cual desestabiliza las laderas medias de los valles glaciares.

Es interesante que variables asociadas con la capacidad productiva de los suelos como el carbono y nitrógeno contenido en la materia orgánica, el nitrógeno de la biomasa microbiana, y el nitrógeno mineral, entre otras; no muestran una tendencia clara al aumento durante la fase de descanso-sucesión (Llambí y Sarmiento, 1998). Sin embargo, en cuanto al efecto de la agricultura con descansos sobre los suelos del

páramo, la comparación entre zonas que han sido incorporadas a los ciclos cultivo-descanso y zonas de páramo natural, muestra que estas últimas tienen niveles significativamente mayores de microorganismos del suelo (nitrógeno de la biomasa microbiana) y tienden a mostrar niveles más altos de materia orgánica, pH y Magnesio (Llambí y Sarmiento, 1998; Abadín, González-Prieto, Sarmiento, Villary y Carballa, 2002).

Los disturbios pueden llevar a comunidades vegetales propias de sucesiones detenidas (páramos secundarios) o incluso desviadas (páramos degradados), a que sea muy difícil recuperar la comunidad inicial y su funcionalidad, pues esto implica procesos a muy largo plazo, como la recolonización de especies clave que no poseen —o que pierden fácilmente— bancos de semilla y la formación de humus en el suelo, así como la recuperación de la textura y estructura inicial del mismo. A lo anterior se suma el hecho de que la vegetación de páramo presenta una baja productividad primaria y un crecimiento muy lento, por lo que, en general, es un ecosistema que tarda mucho tiempo en recuperarse después de un disturbio.

La degradación de las cuencas de los páramos por el pastoreo y las quemadas excesivas, la disminución de los recursos de agua durante la estación seca y la acelerada erosión del suelo por actividades agrícolas, entre otros, son algunos de los problemas que deben ser abordados en la comprensión y solución de los problemas ambientales de las zonas de alta montaña (van Velzen, 1991; Hofstede, 1995). De acuerdo con las características de los dos grupos de ecosistemas presentes en el páramo, es necesario ampliar el conocimiento de los problemas generados en los sistemas acuáticos por el uso actual de la tierra, para atender a su manejo y solución a partir de las propuestas ya existentes.

Desde el punto de vista de la conservación, el pastoreo intensivo tiene efectos negativos porque causa bajos contenidos de humedad en el suelo que llevan a un deterioro en la hidrología: la principal función ecológica y económica de los páramos. Hofstede (1995) estudió el efecto del pastoreo de ganado vacuno en un páramo de la Cordillera Central en Colombia y encontró que la densidad del suelo aumentó debido

al pisoteo del ganado, además de un bajo contenido de carbono después de la comprensión del suelo debido al bajo contenido de humedad. Durante la época húmeda, los suelos son tan secos como en la estación seca; esto indica que durante los periodos húmedos no hay agua extra que pueda ser retenida. En las zonas intensamente pastoreadas y quemadas, durante la época seca, el suelo es más seco y retiene menos agua que en las zonas sin perturbación.

La agricultura, especialmente de papa, encuentra en el páramo beneficios climáticos para su desarrollo, pero la tecnología utilizada deja los suelos inestables y propensos a procesos de: reptación, solifluxión, deslizamientos y derrumbes. El drenaje de los suelos hidromórficos y las quemas afectan la función reguladora. Adicionalmente, el arrastre y lavado de aguas residuales de productos químicos (pesticidas, herbicidas y fertilizantes) provenientes de las fincas o lotes regados afectan las condiciones físicas, químicas y biológicas de los cuerpos de agua.

La eutroficación de los cuerpos de agua y la desecación de turberas por drenado artificial, entre los 3000 y 3800 m para el establecimiento de cultivos (Donato-Rondón *et al.*, 1996), sumado a la pérdida de cobertura vegetal como resultado de diferentes prácticas agrícolas, ocasionan el deterioro de las masas de agua y la pérdida de la regulación hídrica de los cuerpos de agua lénticos de páramo (Flórez, 2003).

La ganadería es otro agente transformador de los páramos. A pesar de que se considera que no es posible una actividad ganadera económicamente rentable en este ecosistema, el pastoreo de ganado vacuno, equino, lanar y caprino es amplio en los páramos ubicados por encima del límite de los cultivos (3500 a 4000 m s. n. m.). Estos animales se alimentan de los pastos naturales que se encuentran en los pajonales-frailejonales del páramo y en un pequeño porcentaje de especies mejoradas como *Poa*, *Gordura*, *Ray-grass*, *Carretón* y *Puntero*. Los rebaños de ganado se desplazan libremente y aprovechan los valles glaciales, los sitios bien drenados, las turberas e incluso los lugares más accesibles de los superpáramos ubicados por encima de los 4200 m s.n.m. El pisoteo permanente del ganado sobre el suelo genera erosión laminar, a la vez que fragmenta y desintegra las macollas de gramíneas. De

igual forma, se producen huecos en la superficie y se forman grandes charcos que perturban totalmente la micro-topografía del suelo y producen líneas de terracedo. Por la producción ganadera que conlleva la siembra de pastos y la compactación del suelo, se impide la sucesión natural de la vegetación y se afectan los procesos de descomposición de la materia orgánica y la respiración del suelo. Así mismo, se pierden los poros por los que transita el agua y el aire, por lo tanto se genera un desequilibrio de la capacidad de almacenamiento, retención y regulación de agua en el suelo (Rivera, 2001).

La actividad ganadera en el páramo también puede tener efectos sobre el ciclo hidrológico a través de la modificación de las propiedades del suelo. La compactación y el desgarramiento de las microterrazas afectan las características hidráulicas del suelo (Vargas-Ríos y Rivera, 1990), generando a su vez desviaciones de los cursos naturales de agua (Vargas-Ríos *et al.*, 2003) y aumento de la escorrentía o de la evaporación al aumentar la impermeabilidad. El uso del suelo de páramo en sistemas ganaderos puede generar pérdidas en la capacidad de retención hídrica entre el 9-47 % y de contenidos de agua del 60-90 % menos, con respecto al páramo no intervenido (Torres, Florez y Triana, 2014).

Adicionalmente, la ganadería causa efectos indirectos sobre el ciclo hidrológico mediante la transformación de la vegetación de páramo. Los sitios con quemas y pastoreo intensivos no solo presentan menos capacidad de almacenamiento de agua en la vegetación sino en el suelo, especialmente durante la época seca, lo que puede ser resultado de la modificación de la cobertura vegetal dada la pérdida de una cobertura húmeda continua sobre el suelo (Hofstede, 1995). Asumiendo que la vegetación de pajonal confiere la mejor protección al sistema hídrico, la densidad de vacas debería ser máximo 0.16 animal/Ha, que constituye el límite a partir del cual las macollas de *C. effusa* desaparecen de la vegetación. Sin embargo, si el objetivo es netamente la conservación de las funciones hidrológicas, el pastoreo debe ser eliminado (Verweij y Kok, 1995).

Debido a la ampliación de la frontera agrícola y ganadera, la calidad del agua en los sistemas del modelado glaciar heredado presenta diferentes grado de deterioro.

Evidencia de esto es que su localización en áreas de depositación glaciaria acelera la colmatación y la eutrofización, consecuencias del proceso de colonización social. De otro lado, en los sistemas acuáticos ubicados en el piso periglaciario (Flórez, 1993) la colmatación es acelerada por los procesos de remoción de turberas y pisoteo del ganado (Donato-Rondón, 2001). Esto trae consecuencias negativas sobre la capacidad de regulación hídrica que posee el sistema (Vargas-Ríos *et al.*, 2003; Flórez, 2003).

Algunas prácticas o manejos tradicionales de las actividades productivas pueden garantizar que el páramo permanezca en umbrales en los que puede ser posible su recuperación. Pero bajo grandes disturbios como ganadería extensiva, agricultura intensiva y minería se pierden muchos componentes y procesos que mantienen la integridad del ecosistema; por lo cual, es prácticamente imposible la recuperación natural y la restauración ecológica puede ser compleja y demorada.

Cambio climático global

Los registros históricos que se tienen del clima de los Andes no habían documentado una variabilidad como la que se presenta hoy en día. A su vez, es desconcertante la tendencia global del calentamiento y los efectos que tiene sobre la integridad de los ecosistemas andinos y los servicios que se derivan de ella (Anderson *et al.*, 2012).

Los modelos regionales muestran que el cambio climático en los Andes aumenta con la altitud y va a ser más pronunciado por encima de los 4000 m s. n. m. tanto en la vertiente oriental como occidental (Solman, Nuñez y Cabré, 2008; Marengo, Jones, Alves y Valverde, 2009; Urrutia y Vuille, 2009) sin embargo, estos modelos tienen todavía una gran incertidumbre. A pesar de ello, se pueden describir algunos de los factores que afectarán de manera contundente a estos ecosistemas. En primer lugar, el calentamiento en la región es más evidente en las series de temperaturas mínimas que en las máximas, así como un incremento en la temperatura del aire (Vuille y Bradley, 2000; Vuille *et al.*, 2008; Marengo *et al.*, 2009). En segundo lugar, los patrones de precipitación tenderán a cambiar de manera diferencial tanto en la vertiente oriental como

occidental de la cordillera y los valles interandinos. Un tercer punto son las evidencias que existen de que los patrones de nubosidad van a disminuir, exponiendo a los organismos a mayores cantidades de radiación solar (Ruiz, Moreno, Gutiérrez y Zapata, 2008).

También se advierten efectos directos sobre los ecosistemas de páramo como cambios en los patrones del clima y efectos indirectos como respuestas del ecosistema, a la vez que se ponen en riesgo los servicios ecosistémicos que se relacionan con la integridad ecológica afectada. El superpáramo aumentará su temperatura, tendrá cambios en su balance hídrico y aumento de los niveles de insolación, esto lleva a un desplazamiento hacia arriba de especies y llegada de otras nuevas por la desaparición o desplazamiento de sus hábitats; igualmente, se predice la desaparición de los glaciares.

En el páramo el aumento de la temperatura y del límite inferior de las precipitaciones afectarán los niveles de agua en los suelos, llevándolos a la saturación de agua; se producirá lixiviación de nutrientes y erosión, esto producirá pérdida de hábitats y, por lo tanto, extinción de especies (Anderson *et al.*, 2012).

Adicionalmente, el cambio climático tiene efectos interactivos y sinérgicos con otros eventos que causan alteración de los páramos como: los cambios en el hábitat por disturbios, la introducción de especies exóticas y la contaminación del agua y el suelo. Estos aumentan el potencial de daño de estos disturbios.

Por ejemplo, se ha reportado que el suelo aumenta su temperatura entre 1 y 4°C debido a la intervención antrópica (Flórez, 1993). Por lo que es de esperarse que con el aumento de la temperatura global los suelos de las regiones de páramo alcancen temperaturas aún mayores, causando alteraciones y daños imposibles de prever y manejar. Igualmente, el cambio climático puede favorecer las actividades que generan disturbios o amenazas; por ejemplo, es probable que el aumento de temperatura incremente la tasa, intensidad y la frontera de los cultivos (Buytaert *et al.*, 2013).

El cambio climático adquiere otro sentido si se reconoce que no solo modificará los ecosistemas sino también la relación que tienen las poblaciones humanas con los recursos ofrecidos por estos ecosistemas; y más aún, puede reforzar las amenazas y alteraciones

produciendo escenarios de mayor afectación en estos ecosistemas (Buytaert *et al.*, 2013). Una de las consecuencias más importantes es la que tendrá el cambio climático sobre el agua, servicio fundamental relacionado con el funcionamiento de los páramos. Se conoce que el suministro de agua, la regulación del caudal de los ríos, la energía y la asimilación de los desechos hacen parte de estos servicios de aprovisionamiento ofrecidos por los páramos (Bradley, Vuille, Diaz y Vergara, 2006; Buytaert *et al.*, 2006; Vuille *et al.*, 2008). El calentamiento y descongelamiento de los glaciares y la degradación de la cobertura vegetal es una situación preocupante ya que los glaciares de montaña, los humedales (turberas) y los musgos del páramo actúan como amortiguadores de las precipitaciones, almacenando agua en las estaciones más lluviosas y liberándola en las secas para mantener el suministro de agua.

Teniendo en cuenta que los cambios a escalas globales continuarán teniendo tanta incertidumbre en cuanto a su efecto a escalas locales, se deben desarrollar métodos y estrategias compatibles con esas incertidumbres. Básicamente son dos aspectos los que se deben tener en cuenta para el desarrollo de estas medidas: el contexto y caracterización de estas amenazas y el manejo adaptativo de las estrategias que pueden cambiar a partir de las nuevas necesidades y nuevas rutas de la afectación no previstas (Buytaert *et al.*, 2013).

Referencias

- Abadín, J., González-Prieto, S. J., Sarmiento, L., Villar, M. C. y Carballas, T. (2002). Successional dynamics of soil characteristics in a long fallow agricultural system of the high tropical Andes. *Soil Biology and Biochemistry*, 34(11), 1739-1748. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00161-X](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00161-X)
- Aguilar, M. y Rangel-Ch, J. O. (1996). Clima de alta montaña en Colombia. En Fundación Ecosistemas Andinos (ed.), *El Páramo, ecosistema a proteger* (pp. 73-130). Bogotá: Códice.
- Anderson, E. P., Marengo, J. A., Villalba, R., Halloy, S. R., Young, B. E., Cordero, D., Carrascal, D. R. (2012). Consecuencias del cambio climático en los ecosistemas y servicios ecosistémicos de los Andes tropicales. En S. K. Herzog, R. Martinez, P. M. Jørgensen y H. Tiessen (eds.), *Cambio climático y biodiversidad en los Andes tropicales* (pp. 1-22). París: Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global (IAI) y Comité Científico Sobre Problemas del Medio Ambiente (Scope).
- Anderson, J. M., Flanagan, P., Caswell, E., Coleman, D. C., Cuevas, E., Freckman, D., Vitousek, P. (1989). Biological processes regulating organic matter dynamics in tropical soils. En D. C. Coleman, J. M. Oades y G. Uehara (eds.), *Dynamics of soil organic matter in tropical ecosystems* (pp. 97-125). Hawaii: NifTAL Project.
- Azócar, A. y Rada, F. (2006). *Ecofisiología de plantas de páramo*. Mérida: Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (Icae).
- Balvanera, P., Pfisterer, A., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D. y Schmid, B. (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9, 1146-1156. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00963.x>
- Bradley, R. S., Vuille, M., Diaz, H. F. y Vergara, W. (2006). Threats to water supplies in the tropical Andes. *Science*, 2006, 1755. <https://doi.org/10.1126/science.1128087>
- Buytaert, W., Célleri, R., De Bièvre, B., Cisneros, F., Wyseure, G., Deckers, J. y Hofstede, R. (2006). Human impact on the hydrology of the Andean páramos. *Earth-Science Reviews*, 79(1-2), 53-72.
- Buytaert, W., Sevink, J. y Cuesta, F. (2013). Cambio climático: la nueva amenaza para los páramos. En F. Cuesta, J. Sevink, L. D. Llambí, B. De Brieve y J. Posner (eds.), *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos* (pp. 505-525). Lima: Condesan. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2006.06.002>
- Castaño, C. (2002). *Páramos y ecosistemas alto andinos de Colombia en condición hotspot & global climatic tensor*. Bogotá: Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales.
- Castellanos, S. L. (2004). *Disturbios naturales y sucesión de diatomeas Bénticas en un río de montaña andino (Tota, Boyacá)* (tesis inédita de maestría).

- Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Churchill, S. P., Griffin, D. y Muñoz, J. (2000). *A Checklist of the Mosses of the Tropical Andean Countries*. Madrid: Editorial CSIC–CSIC Press.
- Cleef, A. M. (1978). Characteristics of neotropical paramo vegetation and its subantarctic relations. *Erdwissenschaftliche Forschung*, 11, 365-390.
- Cleef, A. M. (1981). *The Vegetation of the Páramos of the Colombian Cordillera Oriental*. Utrecht, Alemania: J. Cramer.
- Cleef, A. M. (2013). Origen, evolución, estructura y diversidad biológica de la alta montaña colombiana. En J. Cortés-Duque y C. Sarmiento (eds.), *Visión socioecosistémica de los páramos y la alta montaña colombiana: memorias del proceso de definición de criterios para la delimitación de páramos*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Cuatrecasas, J. (1934). *Observaciones geobotánicas en Colombia*. Madrid: Junta para Ampliación de Estudios e Investigaciones Científicas.
- Cuatrecasas, J. (1958). Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales*, 10(40), 225-264.
- Cuatrecasas, J. (1989). Aspectos de la vegetación natural en Colombia. *Perez-Arbelaezia*, 2(8), 155-283.
- Díaz, S., Lavorel, S., Chapin III, F.S., Tecco, P.A., Gurchich, D.E. y Grigulis, K. (2007). Functional Diversity at the Crossroads between Ecosystem Functioning and Environmental Filters. En J. G. Canadell, D. Pataki y L. Pitelka (eds.), *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Berlin: Springer-Verlag, The IGBP Series. https://doi.org/10.1007/978-3-540-32730-1_7
- Donato-Rondón, J. C. (2001). *Fitoplancton de los lagos andinos del norte de Sudamérica (Colombia): composición y factores de distribución*. Bogotá: Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.
- Donato-Rondón, J. C., González, L. y Rodríguez, C. (1996). *Ecología de dos sistemas acuáticos de páramo*. Bogotá: Académica Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales.
- Duellman, W. E. (1988). Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American tropics. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75(1), 79-104. <https://doi.org/10.2307/2399467>
- Duxbury, J. M., Smith, M. S., Doran, J. W., Jordan, C., Szott, L. y Vance, E. (1989). Soil organic matter as a source and a sink of plant nutrients. En D. C. Coleman, J. M. Oades y G. Uehara (eds.), *Dynamics of soil organic matter in tropical ecosystems* (pp. 33-67). Hawaii: NifTAL Project.
- Fjeldsa, J. y Krabbe, N. (1990). *Birds of the high Andes*. Copenhagen: Universidad de Copenhagen.
- Flórez, A. (1993). *Evidencias de inestabilidad en los sistemas morfodinámicos de alta montaña en Colombia sus gentes y sus regiones*. Bogotá: Instituto Geográfico Agustín Codazzi.
- Flórez, A. (2000). Geomorfología de los páramos. En O. Rangel-Ch (ed.), *Colombia diversidad biótica III: La región de vida paramuna de Colombia* (pp. 24-36). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Flórez, A. (2003). *Colombia: evolución de sus relieves y modelados*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- García-Moreno, J., Arctander, P. y Fjeldsá, J. (1999). Strong diversification at the treeline among Metallura hummingbirds. *The Auk*, 116(3), 702-711. <https://doi.org/10.2307/4089331>
- González, S. (2004). *Microbiota edáfica de los Andes Tropicales* (tesis de doctorado). Universidad de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela, España.
- Guhl, E. (1982). *Los páramos circundantes de la Sabana de Bogotá*. Bogotá: Jardín Botánico José Celestino Mutis.
- Hedberg, I. y Hedberg, O. (1979). Tropical alpine life forms of vascular plants. *Oikos*, 33, 297-307. <https://doi.org/10.2307/3544006>
- Hedberg, O. (1964). *Features of afroalpine plant ecology*. Uppsala: Sv. växtgeografiska sällsk.
- Hobbs, R. J. y Huenneke, L. F. (1992). Disturbance, Diversity and Invasion: Implications for Conservation. *Conservation Biology*, 6(3), 324-337. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.06030324.x>
- Hofstede, R., Calles, J. López, V., Polanco, R., Torres, F., Ulloa, J., Vasquez, A. y Cerra, M. (2014). *Los páramos Andinos. ¿Qué sabemos? Estado del*

- conocimiento sobre el impacto del cambio climático en el ecosistema páramo. Quito: UICN.
- Hofstede, R. (2003). Los páramos en el mundo: su diversidad y sus habitantes. En R. Hofstede, P. Segarra y P. Mena (eds.), *Los páramos del mundo*. Quito: Global Peatland Initiative, NC-UICN, EcoCiencia.
- Hofstede, R. (1995). The effects of grazing and burning on soil and plant nutrient concentrations in Colombian páramo grasslands. *Plant and Soil*, 173(1), 111-132. <https://doi.org/10.1007/BF00155524>
- Keating, P. L. (1998). Effects of Anthropogenic Disturbances on Paramo Vegetation in Podocarpus National Park, Ecuador. *Physical Geography*, 19(3), 221-238. <https://doi.org/10.1080/02723646.1998.10642648>
- Körner, C. (2003). *Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Berlín: Springer-Verlag. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-18970-8>
- Lauer, W. (1979). La posición de los páramos en la estructura del paisaje de los Andes tropicales. En M. L. Salgado-Labouriau (ed.), *El Medio Ambiente Páramo—Actas del Seminario de Mérida, Venezuela* (pp. 29-45). Mérida.
- Llambí, L. D. y Cuesta, F. (2013). Diversidad de los páramos andinos en el tiempo y en el espacio. En F. Cuesta, J. Sevink, L. D. Llambí, B. De Brieve y J. Posner (eds.), *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos* (pp. 7-38). Lima: Condesan.
- Llambí, L. D. y Sarmiento, L. (1998). Biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria de los páramos venezolanos. *Ecotrópicos*, 11(1), 1-14.
- Luteyn, J. L. (1992). *Páramo: an Andean ecosystem under human influence*. Londres: Academic Press.
- Luteyn, J. L. (1999). *Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature*. Nueva York: New York Botanical Garden Press.
- Malagón, D. y Pulido, C. (2000). Suelos del páramo Colombiano. En O. Rangel-Ch (ed.), *Colombia diversidad biótica III: la región de vida paramuna de Colombia* (pp. 37-84). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Marengo, J. A., Jones, R., Alves, L. M. y Valverde, M. C. (2009). Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climate modeling system. *International Journal of Climatology*, 29(15), 2241-2255. <https://doi.org/10.1002/joc.1863>
- Martínez, L. y Donato, J. (2003). Efectos del caudal sobre la colonización de algas en un río de alta montaña tropical (Boyacá, Colombia). *Caldasia*, 25(2), 337-354.
- Meinzer, F. C., Goldstein, G. y Rada, F. (1994). Páramo microclimate and leaf thermal balance of andean giant rosette plants. En P. W. Rundel, A. P. Smith y F. C. Meinzer (eds.), *Tropical alpine environments: plant, form and function* (pp. 45-59). Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511551475.004>
- MEA—Millennium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystems and human wellbeing: synthesis*. Washington, D.C.: Island Press.
- Molano Barrero, J. (1989). Suelos ecuatoriales. *Biogeografía de los páramos de Colombia*, 19, 5-10.
- Monasterio, M. (1980). *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Mérida, Venezuela: Universidad de los Andes.
- Monasterio, M., Molinillo, M., Romero, L. y Llambí, L. D. (2003). Los páramos de Mérida como Reserva de la Biosfera. *Ambiente*, 25(62), 44-47.
- Monasterio, M. y Sarmiento, L. (1991). Adaptive radiation of Espeletia in the cold andean tropics. *Trends in Ecology & Evolution*, 6(12), 387-391. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(91\)90159-U](https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90159-U)
- Montilla, M., Herrera, R. y Monasterio, M. (1992). Micorrizas vesículo-arbusculares en parcelas que se encuentran en sucesión-regeneración en los Andes Tropicales. *Suelo y Planta*, 2, 59-70.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. y Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Páez, V. (2002). *Comunidades vegetales de páramo en un valle quemado y pastoreado (Parque Nacional Natural Chingaza)* (tesis de pregrado). Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Pickett, S. T. y White, P. S. (eds.). (1985). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Londres: Academic Press.

- Ramsay, P. M. y Oxley, E. R. B. (1996). Fire temperatures and postfire plant community dynamics in Ecuadorian grass páramo. *Vegetatio*, 124(2), 129-144.
- Ramsay, P. M. y Oxley, E. R. B. (1997). The growth form composition of plant communities in the ecuadorian páramos. *Plant Ecology*, 131(2), 173-192. <https://doi.org/10.1023/A:1009796224479>
- Rangel-Ch, O. (1991). *Vegetación y ambiente en tres gradientes montañosos de Colombia* (tesis de doctorado). Universidad de Amsterdam, Amsterdam, Alemania.
- Rangel-Ch, J. O. (2000a). Clima de la región paramuna en Colombia. En O. Rangel-Ch (ed.), *Colombia diversidad biótica III: la región de vida paramuna de Colombia* (pp. 129-378). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Rangel-Ch, J. O. (2000b). La diversidad beta: tipos de vegetación. En O. Rangel-Ch (ed.), *Colombia diversidad biótica III: la región de vida paramuna de Colombia* (pp. 563-599). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Richter, D., Saplaco, S. y Nowak, P. (1985). Problemas de gestión de las cuencas en las tierras altas tropicales húmedas. *La Naturaleza y sus Recursos*, 21(4), 10-21.
- Rivera, D. (2001). *Páramos de Colombia*. Bogotá: Banco de Occidente, Credencial.
- Rivera, D. y Vargas-Ríos, O. (1992). *Notas sobre las formas de vida de las plantas del páramo del Parque Nacional Natural Chingaza: Sector I río La Playa-río Guatiquía*. Santafé de Bogotá: Pontificia Universidad Javeriana, Facultad de Ciencias.
- Romero, L. (2003). Hacia una nueva racionalidad socioambiental en los Andes Paperos de Mérida. *Revista Venezolana de Sociología y Antropología*, 13(36), 55-72.
- Rondón, M., Amézquita, E., Díaz, E., Chávez, L. F., Paz, L. y Chávez, J. (2002). Efecto de cambios en el uso del suelo sobre los almacenamientos de carbono y flujos de gases de efecto invernadero en áreas del páramo de las ánimas, Cauca, Colombia. En *Memorias Congreso Mundial de Páramos*. Tomo I (pp. 154-159). Paipa, Colombia.
- Rueda-Almonacid, J. V. (1999). Anfibios y reptiles amenazados de extinción en Colombia. *Colombia Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 23, 475-497.
- Rueda-Almonacid, J. V., Lynch, J. D. y Amézquita, A. (2004). *Libro rojo de anfibios de Colombia. Serie libros rojos de especies amenazadas de Colombia*. Bogotá: Conservación Internacional Colombia, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente.
- Ruiz, D., Moreno, H. A., Gutiérrez, M. E. y Zapata, P. A. (2008). Changing climate and endangered high mountain ecosystems in Colombia. *Science of The Total Environment*, 398(1-3), 122-132. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2008.02.038>
- Rundel, P. W. (1994). Tropical alpine climates. En P. W. Rundel, A. P. Smith y F. C. Meinzer (eds.), *Tropical alpine environments: plant, form and function* (pp. 21-44). Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511551475.003>
- Sarmiento, L. (2000). Water Balance and Soil Loss Under Long Fallow Agriculture in the Venezuelan Andes. *Mountain Research and Development*, 20(3), 246-253. [https://doi.org/10.1659/0276-4741\(2000\)020\[0246:WBASLU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1659/0276-4741(2000)020[0246:WBASLU]2.0.CO;2)
- Schmidt-Mumm, U. (1988). Vegetación acuática y palustre de la parte alta de la hoya del río Namay (Albán, Cundinamarca). *Pérez-Arbelaezia*, 2(6-7).
- Schmidt-Mumm, U. (1998). *Vegetación acuática y palustre de la Sabana de Bogotá y plano del río Ubaté: ecología y taxonomía de la flora acuática y semiacuática* (tesis de maestría). Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Schuchmann, K. L., Weller, A. A. y Heynen, I. (2001). Systematics and biogeography of the Andean genus *Eriocnemis* (Aves: Trochilidae). *Journal Für Ornithologie*, 142(4), 433-481. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0361.2001.01025.x>
- Sipman, H. (2002). The significance of the Northern Andes for lichens. *The Botanical Review*, 68(1), 88-99. [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2002\)068\[0088:TSOTNA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2002)068[0088:TSOTNA]2.0.CO;2)
- Sklenář, P., Luteyn, J. L., Ulloa, C., Jorgensen, P. M. y Dillon, M. O. (eds.). (2005). *Flora genérica de*

- los páramos: guía ilustrada de las plantas vasculares (vol. 92). Nueva York: The New York Botanical Garden Press.
- Solman, S. A., Nuñez, M. N. y Cabré, M. F. (2008). Regional climate change experiments over southern South America. I: present climate. *Climate Dynamics*, 30(5), 533-552. <https://doi.org/10.1007/s00382-007-0304-3>
- Sturm, H. (1978). *Biogeographica. Zur Ökologie Der Andinen Paramoregion*, 14, 1-115. https://doi.org/10.1007/978-94-009-9970-1_1
- Sturm, H. y Rangel-Ch, O. (1985). *Ecología de los páramos andinos: una visión preliminar integrada*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Tirira, D. (2007). *Guía de campo de los mamíferos del Ecuador (publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador N°6)*. Quito: Ediciones Murciélago Blanco.
- Torres, M. C. D., Florez, F. H. y Triana, F. A. (2014). Efecto del uso del suelo en la capacidad de almacenamiento hídrico en el páramo de Sumapaz-Colombia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 67(1), 7189-7200. <https://doi.org/10.15446/rfnam.v67n1.42642>
- Troll, C. (1968). The cordilleras of the tropical Americas, aspects of climatic, phytogeographical and agrarian ecology. En C. Troll (ed.), *Geo-ecology of the mountainous regions of the tropical Americas* (pp. 15-56). Bonn: Colloquium Geographicum.
- Urrutia, R. y Vuille, M. (2009). Climate change projections for the tropical Andes using a regional climate model: Temperature and precipitation simulations for the end of the 21st century. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 114(D2). <https://doi.org/10.1029/2008JD011021>
- Van der Hammen, T. (1988). South America. En B. Hutley y T. Webb III (eds.), *Vegetation History* (pp. 307-337). Berlín: Kluwer Academic Publisher. https://doi.org/10.1007/978-94-009-3081-0_9
- Van der Hammen, T. (1992). *Historia, ecología y vegetación*. Bogotá: Fondo FEN Colombia, Fondo de Promoción de la Cultura del Banco Popular, Corporación Colombiana para la Amazonia Araracuara.
- Van der Hammen, T. y Cleef, A. M. (1986). Development of the high Andean páramo flora and vegetation. En F. Vuilleumier y M. Monasterio (eds.), *High Altitude Tropical Biogeography* (pp. 153-201). Oxford: Oxford University Press.
- Van Velzen, H. (1991). Prioridades para la conservación de la biodiversidad en los Andes colombianos. *Memorias Seminario Internacional de Alta Montaña Tropical*. Popayán, Colombia: Seminario Internacional de Alta Montaña Tropical.
- Vareschi, V. (1970). *Flora de los páramos de Venezuela*. Mérida, Venezuela: Universidad de los Andes.
- Vargas-Ríos, J. O., Premauer, J., Zalamea, M. y Cárdenas, C. (2003). El pastoreo de ganado y su impacto en los ecosistemas naturales: el caso de los páramos Andinos. *Perez-Arbelaezia*, 14, 149-180.
- Vargas-Ríos, O. y Pedraza, P. (2003). *El Parque Nacional Natural Chingaza*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, Colciencias, Parques Nacionales Naturales, Empresa de Acueducto de Bogotá.
- Vargas-Ríos, O., Premauer, J. y Cárdenas, C. (2002). Efecto del pastoreo sobre la estructura de la vegetación en un páramo húmedo de Colombia. *Eco-tropicos*, 15(1), 35-50.
- Vargas-Ríos, O. y Rivera, D. (1990). *El páramo un ecosistema frágil*. Bogotá: Pontificia Universidad Javeriana.
- Vargas-Ríos, O. (2002). Disturbios, patrones sucesionales y grupos funcionales de especie en la interpretación de matrices de paisaje en los páramos. *Perez-Arbelaezia*, 13, 73-89.
- Vargas-Ríos, O., Jaimés, V. I., Castellanos, L. y Mora, J. (2004). *Propuesta de actividades de investigación para los páramos de Colombia*. Bogotá, Colombia: Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Vargas-Ríos, O. (2013). Disturbios en los páramos andinos. En Cortés-Duque, J. y C. Sarmiento (eds.), *Visión socioecosistémica de los páramos y la alta montaña colombiana: memorias del proceso de definición de criterios para la delimitación de páramos*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Verweij, P. A. y Kok, K. (1995). *Effects of fire and grazing on plant populations. A chapter in "Spatial and temporal modeling of vegetation patterns: Burning and grazing in the páramo of Los Nevados National*

- Park, Colombia* (tesis de doctorado). Universidad de Amsterdam, Holanda.
- Vitousek, P. M. (1985). Community turnover and ecosystem nutrient dynamics. En S. T. Pickett y P. S. White (eds.), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (pp. 325-332). Londres: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-554520-4.50023-X>
- Vuille, M. y Bradley, R. S. (2000). Mean annual temperature trends and their vertical structure in the tropical Andes. *Geophysical Research Letters*, 27(23), 3885-3888. <https://doi.org/10.1029/2000GL011871>
- Vuille, M., Francou, B., Wagnon, P., Juen, I., Kaser, G., Mark, B. G. y Bradley, R. S. (2008). Climate change and tropical Andean glaciers: Past, present and future. *Earth-Science Reviews*, 89(3-4), 79-96. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2008.04.002>
- Vuilleumier, F. (1970). Insular biogeography in continental regions. I. The northern Andes of South America. *American Naturalist*, 104(938), 373-388. <https://doi.org/10.1086/282671>
- 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.

Fotografía: Lagunas de Siecha. PNN Chingaza. Orlando Vargas-Ríos.







Capítulo 2. Plantas de páramo: formas de vida y adaptación

FELIPE CASTIBLANCO-ÁLVAREZ;
LAURA VICTORIA PÉREZ-MARTÍNEZ;
LIZ ALEJANDRA ÁVILA-RODRÍGUEZ;
ORLANDO VARGAS-RÍOS

Fotografía: *Rumex tolimensis*. PNN Sumapaz.
Orlando Vargas-Ríos

Introducción

La selección de especies y su ensamble para la restauración ecológica requiere del conocimiento de las formas de vida de las plantas o biotipos, su ubicación en gradientes hídricos y altitudinales y la capacidad de tolerancia a estreses diversos propios del páramo. A nivel global, los páramos del norte de Suramérica son los ecosistemas de alta montaña de mayor riqueza en especies, con estimaciones que indican que la flora vascular y no vascular puede alcanzar las 4696 especies (Luteyn, 1999; Rangel-Ch., 2000; Vargas-Ríos y Pedraza, 2003). Esta riqueza está asociada a la heterogeneidad ambiental del páramo producto de su geomorfología de herencia glaciaria, topografía, clima, suelos e hidrología. En respuesta a esta heterogeneidad, la flora y vegetación evolucionaron en una extraordinaria diversidad de formas de vida y su combinación en diferentes tipos fisonómicos de vegetación, así como comunidades en diferentes tipos de gradientes de los cuales los más importantes son los altitudinales e hídricos.

Cuando la barrera a la restauración está asociada a la ausencia de propágulos de especies nativas es necesario rehabilitar la fisonomía dada por una o dos formas de vida dominantes y, posteriormente, incluir especies codominantes o de baja abundancia. En el subpáramo, o páramo bajo, las formas de vida dominantes son los arbustos; en el páramo propiamente dicho una combinación de macollas y rosetas; mientras que en el superpáramo el biotipo dominante son los cojines.

En el páramo también eran abundantes las coberturas de arbolitos que conformaron grandes extensiones de bosques enanos, principalmente en las riberas de los ríos; sin embargo, las actividades humanas han hecho que estos bosques se restrinjan a parches.

La determinación de las comunidades de referencia, las trayectorias sucesionales y la selección de especies vegetales para la restauración ecológica de los páramos debe hacerse tomando en cuenta los rasgos de historia de vida o atributos vitales de las especies (Vargas-Ríos, 1997; Cárdenas-Arévalo y Vargas-Ríos, 2008), de los cuales el más importante es la forma de vida o biotipo y sus variaciones en formas de crecimiento.

Todos los organismos tienen un plan o proyecto que desarrollan en su ciclo de vida. La forma de crecimiento es el plan y la forma de vida es el resultado de la interacción entre el plan y el ambiente (Rauh, 1978, citado en Körner, 2003). Los conceptos de forma de vida y forma de crecimiento implican adaptación al ambiente. Para otros autores las formas de crecimiento son “el complejo de síntomas que determina el hábito de una planta y así mismo la incorporación espacial y temporal en su hábitat” (Schneidt *et al.*, 1996; Weberling y Furchheim-Weberling, 2005).

La forma de vida puede diferir de la forma de crecimiento ya que, por ejemplo, el ambiente puede modelar la forma de crecimiento *árbol* dentro de la forma de vida *arbusto* (Körner, 2003). Este es el caso de *Escallonia myrtilloides*, que en algunas áreas de páramo es un arbusto y en otras cercanas al bosque

altoandino, o en páramos resguardados es un arbolito. En otros casos, cuando la vegetación alpina no está alterada, convergen la forma de vida y la forma de crecimiento (Körner, 2003).

Al estudiar la evolución de una planta durante su ciclo de vida se observan cambios inherentes a su desarrollo y modificaciones según las características del hábitat. Los tipos de disturbio seleccionan especies con determinados rasgos de historia de vida. Es muy conocido el caso del efecto del pastoreo en el páramo como seleccionador de especies con determinados rasgos de historia de vida (Verweij, 1995; Vargas-Ríos, Premauer y Cárdenas, 2002) y, en general, para muchos de los ecosistemas pastoreados en el mundo. Estos rasgos son vitales para la selección de especies a partir del disturbio.

De acuerdo con Körner (2003), en la zona de vida alpina en el mundo la vegetación se compone de 10 grupos principales de formas de vida: ocho de plantas superiores (fanerógamas) y dos de criptógamas, independiente de si los individuos desarrollan crecimiento clonal. Los biotipos más importantes en todas las montañas del mundo son:

1. Arbustos leñosos postrados o de baja estatura.
2. Graminoides, tales como pastos o juncos, muchos de los cuales forman macollas.
3. Herbáceas perennes, a menudo formando rosetas.
4. Plantas en cojín de varios tipos.

Los biotipos menos comunes, o de importancia local o regional, son:

5. Rosetas gigantes, principalmente en montañas tropicales.
6. Geófitas, sobre todo en montañas estacionales.
7. Suculentas, con el tallo y las hojas suculentas.
8. Anuales (a veces bianuales), las cuales son raras en grandes altitudes.

Y, por último, biotipos de las criptógamas (tolerantes a la desecación):

9. Briofitas, hepáticas, helechos y licopodios.
10. Líquenes.

Todas estas formas de crecimiento sean clonales o no, se mezclan, cambian sus abundancias y conforman la vegetación de las altas montañas del mundo que se encuentra por encima de las franjas de árboles (conocida en inglés como *treeline*). La terminología mundial para esta vegetación es *alpina* en las zonas templadas y *tropical alpina* (*tropalpina*) en la zona tropical; un tipo de esta vegetación es el páramo en los Andes tropicales del norte de Suramérica (Cleef, 1981).

Páramos, condiciones ambientales y representación florística

El páramo es un ecosistema de alta montaña tropical localizado en Colombia, Venezuela, Ecuador y en zonas del norte de Perú, con pequeñas áreas en Costa Rica y Panamá. Está ubicado en el gradiente altitudinal entre el bosque andino y las nieves perpetuas. Aunque la presencia de páramos en determinada altitud, varía dependiendo la cantidad de lluvias, la forma del relieve, el viento y la influencia de las actividades humanas, normalmente los páramos se ubican entre los 2800 y 4800 metros (Cabrera y Ramírez, 2014; Monasterio, 1980). Aunque para Venezuela se reportan límites inferiores de 2500 m, lo más común es que se encuentre a partir de los 3000 m en la vertiente seca y 3400 m en la vertiente húmeda (Azócar y Rada, 2006), con variaciones locales.

Los páramos se caracterizan por ser ambientes que poseen niveles de estrés y características climáticas muy particulares y a la vez variables: alta humedad, bajas temperaturas, fuertes vientos y radiación solar intensa (Cuatrecasas, 1968; Sturm y Rangel-Ch., 1985; Luteyn y Churchill, 1999). La temperatura y la precipitación son primordiales y dan forma a la diversidad del páramo (Kessler *et al.*, 2001) y sus patrones están altamente influenciados por la topografía y el viento. Permanecen húmedos la mayor parte del año, a lo cual contribuye tanto la precipitación vertical como la horizontal (nubes y niebla). El páramo se divide en subpáramo, páramo propiamente dicho y súperpáramo (Cuatrecasas, 1958). En la zona de subpáramo se da usualmente la transición entre bosque altoandino y páramo; esta zona también se la conoce como el

cordón de ericáceas. En Colombia, la presencia de superpáramo está limitada por la baja altitud de los sistemas montañosos y solo se presenta en Cocuy y Sumapaz (Vargas-Ríos y Pedraza, 2003).

Los páramos también se pueden clasificar según su precipitación anual como pluviales (>4000 mm), perhúmedos (3000-4000 mm), húmedos (1800-3000 mm), semihúmedos (1200-1800 mm) y secos (<1800 mm) (Rangel-Ch., 2000). A lo largo de los Andes se dan gradientes de precipitación y temperatura amplios (Fjeldsa y Krabbe, 1990) que van desde los Andes húmedos ecuatoriales a los Andes centrales xéricos en Perú (Josse *et al.*, 2011). Los páramos en Colombia son típicamente más húmedos que los de Ecuador y Venezuela (Peyre, 2015). Dependiendo de su ubicación, pueden tener características especiales; por ejemplo, los páramos de la serranía del Perijá-Santa Marta son secos por la influencia de los vientos del Caribe (Lauer, 1979) y las pendientes que dan al Amazonas o al Chocó son más húmedas que los valles interandinos del Cauca y el Magdalena (Rangel-Ch., 2000). En las posiciones de valle se alcanzan las mínimas temperaturas durante todo el año por el fenómeno de inversión de temperatura; durante la noche, las capas de aire más frío, y por ende más denso, se depositan en los valles desplazando las capas de aire más caliente hacia las laderas que rodean el valle (Azócar y Rada, 2006).

La estacionalidad anual de las precipitaciones varía dependiendo de la vertiente, los vientos y el clima. Por su parte, la variación diaria de la temperatura es muy amplia y se asocia con el efecto de convección que causa la advección durante el día y el enfriamiento y secado durante la noche (Hedberg y Hedberg, 1979; Ruiz *et al.*, 2009). Las mayores variaciones de temperatura se dan durante la estación seca (Sklenar, 2000); el cielo despejado actúa como un sumidero de calor durante la noche, lo que favorece el rápido enfriamiento del aire y, en la mañana, la ausencia de nubes promueve el rápido incremento de la temperatura por lo que puede haber oscilaciones entre 22 y 30 °C. En la época lluviosa las nubes disminuyen el rango diario a solamente 12-18 °C (Azócar y Rada, 2006). Dichas condiciones de nubosidad, niebla y

precipitación determinan condiciones favorables de agua en el suelo y baja demanda evaporativa durante la estación húmeda que contrasta drásticamente con la estación seca. El estrés hídrico estacional sería un factor clave en las adaptaciones de las plantas en climas alpinos tropicales (Rada, 2016). En la época seca puede haber valores de humedad relativa de 20 %, aunque por pocas horas del día. Por su parte, los flujos de radiación solar aumentan con la altitud y la frecuencia relativa de las nubes se intensifica (Azócar y Rada, 2006), al tiempo que la fracción de rayos UV aumenta. Las adaptaciones para resistir las oscilaciones de temperatura alrededor del punto de congelación son primordiales para las plantas de páramo y su frecuencia ayuda a dar forma a la composición y distribución de especies a alta elevación (Sklenar y Balslev, 2005).

En el gradiente altitudinal del páramo, a medida que aumenta la altitud, hay una menor presión parcial de oxígeno y dióxido de carbono, menor precipitación, disminuye la temperatura en un promedio de 0.6 °C por cada ascenso de 100 m de altitud y aumenta la frecuencia de eventos de congelamiento y la radiación ultravioleta. También hay mayores cambios en nubosidad, frecuencia de granizadas y aumenta el fenómeno conocido como sequía fisiológica, la cual dificulta la toma de agua por las raíces debido a la suma de condiciones de bajas temperaturas, alta transpiración en periodos soleados, efecto desecador del viento, acidez del suelo y alta presión osmótica del agua del suelo (Luteyn y Churchill, 1999). A estas condiciones estresantes responden las plantas adaptándose tanto en su fisionomía como fisiología.

Respecto al suelo del páramo, abundan las cenizas volcánicas (andolización) y la saturación de agua (hidromorfismo) que origina respectivamente los andisoles e histosoles (Malagón y Pulido, 2000). Los suelos son moderadamente productivos ya que las bajas temperaturas limitan la actividad microbiana (Ramsay, 1992). En algunas zonas son saturados por los altos contenidos de materia orgánica. Hay bajo porcentaje de saturación de bases, ácidos, contenido de calcio, magnesio, fósforo, alto contenido de carbono orgánico y nitrógeno total y alta capacidad

de intercambio catiónico (Azócar y Rada, 2006). La parte baja del páramo tiene sustratos más orgánicos con capacidad de intercambio catiónico más elevada y mayor pH (Sarmiento, 1986). A mayor altitud, los suelos tienden a ser menos fértiles y pobremente desarrollados, rocosos y arenosos, sin horizonte orgánico y con poca capacidad de retención de agua y se presenta soliflucción, especialmente en zonas en las que hay procesos de congelamiento y descongelamiento (Azócar y Rada, 2006).

Factores como el aislamiento geográfico, el desplazamiento tectónico, cambios climáticos, glaciaciones, diferenciación microambiental y una historia variada de migración o evaluación producen un alto nivel de riqueza taxonómica en el páramo (Körner, 2003). Los registros de valores taxonómicos de plantas de páramo varían, lo que da cuenta del camino por recorrer para completar el conocimiento básico y específico de plantas de páramo que incluye taxonomía, ecología y fisiología. Luteyn y Churchill (1999) documentaron en total 254 familias, 865 géneros y 4697 especies incluyendo líquenes, briófitos y plantas vasculares. Respecto a las plantas vasculares, reconocieron 124 familias con 500 géneros y 3199 especies, de las cuales 21 % son monocotiledóneas y 79 % dicotiledóneas. Por su parte, Rangel-Ch. (2000) indica que hay 118 familias, 567 géneros y 3380 especies y subespecies de plantas vasculares. Sipman, Aguirre y Rangel-Ch. (2000) registraron 47 familias, 98 géneros y 361 especies de líquenes; y Luteyn y Churchill (1999) referencian 51 familias, 163 géneros y 544 especies de briófitos. Las hepáticas de páramo estarían constituidas por 34 familias con 99 géneros y 423 especies (Uribe y Rangel, 2000). Luteyn y Churchill (1999) y Rangel-Ch (2000) señalan que las familias con mayor abundancia son Asteraceae (100 géneros/711 especies), Poaceae (40/148), Orchidaceae (57/580), Melastomataceae (12/112) y Bromeliaceae (7/98) (Rangel-Ch, 2010). Los géneros con mayor número de especies son *Miconia*, *Diplostephium*, *Espeletia*, *Monticalia*, *Hypericum* y *Senecio* (Rangel-Ch., 2010).

Además de lo anterior, se ha encontrado más riqueza en páramos húmedos, lo que apoya la teoría de la

humedad relativa como motor de riqueza. Sin embargo, la riqueza no necesariamente indica la calidad del ecosistema; se cree que los motores se evidencian más a nivel microclimático y menos por tendencias climáticas regionales (Peyre, 2015).

El endemismo de las plantas vasculares en páramo se estima en un 60 % (Luteyn y Churchill, 1999). La gran cantidad de especies endémicas se debe a un proceso evolutivo mediante el cual se incrementaron las tasas de diversificación de los organismos en el páramo debido a la necesidad de adaptarse a las condiciones locales extremas (Madriñán, Cortés y Richardson, 2013). A su vez, la insularidad de los páramos propiciaría las diferencias entre páramos, que a su vez son distantes geográficamente, fenómeno que es más común en el norte de los Andes (Anthelme, Buendía, Mazoyer y Dangles, 2014).

La flora del páramo tiene múltiples orígenes debido a la orogenia compleja del norte de los Andes; la proporción de taxa de la zona templada y tropical varía en los gradientes latitudinales y altitudinales (van der Hammen y Cleef, 1986; Peyre, 2015). En el páramo, según el área de origen de las especies vegetales, se han podido reconocer grupos como (Figura 1): géneros del componente templado: elemento holártico, elemento austral-antártico, elemento ampliamente templado; géneros del componente tropical: elemento endémico del páramo, elemento neotropical de alta montaña, elemento neotropical montano, elemento ampliamente tropical en dos o tres continentes; y géneros del componente (sub)cosmopolita: elemento cosmopolita (Cleef y Cabrera, 2014). Las especies que ocurren a mayores altitudes corresponden a elementos de origen templado, mientras que las de menor altitud son elementos tropicales y subtropicales (Márquez, Fariñas, Briceño y Rada, 2004). A lo largo del gradiente altitudinal la proporción de la flora de origen templado aumenta. Por ejemplo, las familias tropicales como las melastomatáceas, bromeliáceas y orquidáceas son más diversas en el subpáramo; y familias de origen templado como Brassicaceae, Apiaceae y Caryophyllaceae están mejor representadas en el superpáramo (Jorgensen y Ulloa-Ulloa, 1994).



Figura 1. A y B) *Bartsia* sp. y *Halenia* sp., elementos holárticos. C) *Calceolaria*, elemento austral-antártico. D) *Miconia* sp., elemento neotropical montano. E) *Espeletia* sp., F) *Aragoa* sp., elementos endémicos del páramo. G) *Puya* sp., elemento neotropical de alta montaña. H) *Carex* sp., elemento ampliamente templado. I) *Clethra* sp., elemento ampliamente tropical en dos o tres continentes.

Fuente: www.plantasdecolombia.com

Las clasificaciones de formas de vida y formas de crecimiento

Ramsay (1992) y Ramsay y Oxley (1997) hicieron un recuento histórico de las contribuciones realizadas con respecto a las formas de vida y formas de crecimiento con énfasis en los trabajos en los páramos andinos. Los primeros aportes datan de los viajes de los primeros naturalistas y exploradores europeos o criollos que llevaron a cabo exploraciones y travesías por países tropicales. Entre estos se encuentran Alexander von Humboldt, quien hizo la primera clasificación ampliamente reconocida de tipos de similitudes fisionómicas *Hauptformen*, en vez de las comparaciones taxonómicas convencionales. En su clasificación Humboldt distinguió 90 formas de plantas, nombradas y caracterizadas por un género o familia en la que la forma estaba representada (por ejemplo, palmas, bananas, lianas, lirios, helechos, pastos) (Ramsay, 1992). A continuación, se nombran las clasificaciones de formas de

vida, primero a nivel general y, luego de alta montaña o páramo desde sus inicios.

Clasificación general de formas de vida de Raunkiær (1907)

El primer sistema de clasificación de la forma de crecimiento lo hizo Raunkiær para las zonas templadas. Él dividió la forma de crecimiento basado en la posición de las yemas o de los órganos en el desarrollo de nuevos brotes u hojas luego del invierno. El sistema de Raunkiær (Figura 2) incluye las siguientes categorías:

Fanerófitos: plantas cuyas yemas vegetativas se encuentran en la parte aérea por encima de los 25 cm de altura (arbustos y árboles).

- Caméfitos: plantas cuyas yemas vegetativas se encuentran en la parte aérea por debajo de los 25 cm de altura (pequeños arbustos y sufrútices).

- Hemicriptófitos: plantas cuyas yemas se encuentran a nivel de la superficie (por ejemplo, pastos).
- Criptófitos: las yemas se encuentran por debajo del nivel del suelo.
- Terófitos: plantas anuales que pasan el período adverso en estado de semilla.
- Helófitos: plantas semiterrestres vivaces enraizadas cuyos órganos asimiladores, al menos en parte, no se hallan sumergidos.
- Geófitos: plantas con órganos de renuevo debajo de la superficie del suelo.
- Hidrófitas: plantas acuáticas, consideradas por varios autores como equivalentes de las geófitas ya que la protección dada por el agua es análoga a la del suelo.

Sin embargo, ya que los ecosistemas de alta montaña tropicales no tienen estaciones anuales sino una estacionalidad diurna (grandes diferencias de temperatura entre el día y la noche), hay relativamente pocas convergencias morfológicas entre la vegetación de las zonas templadas y las tropicales (Billings y Mooney,

1968, citado en Ramsay, 1992). Por esta razón, la clasificación de Raunkiær no es efectiva para todos los tipos morfológicos presentes en los ecosistemas de alta montaña ecuatoriales.

Clasificación de Cuatrecasas (1934)

En el mismo año en que Raunkiær dio a conocer la última versión de su clasificación, Cuatrecasas (1934) publicó su trabajo “Observaciones geobotánicas en Colombia”, en el cual presenta las primeras clasificaciones y esquemas sobre las adaptaciones de las plantas de los páramos a través de la diferenciación ecológica de las sinecias (comunidades vegetales altamente relacionadas) (Figura 3). En su clasificación, que no solo incluyó al páramo, describió varios tipos de frailejónal como *Espeletietum hartwegianae-Calamagrostiosum*, *Hypericetosum* y *Sphagnosum* (cordillera Central) y *Espeletietum argenteae-Calamagrostiosum* (cordillera Oriental).

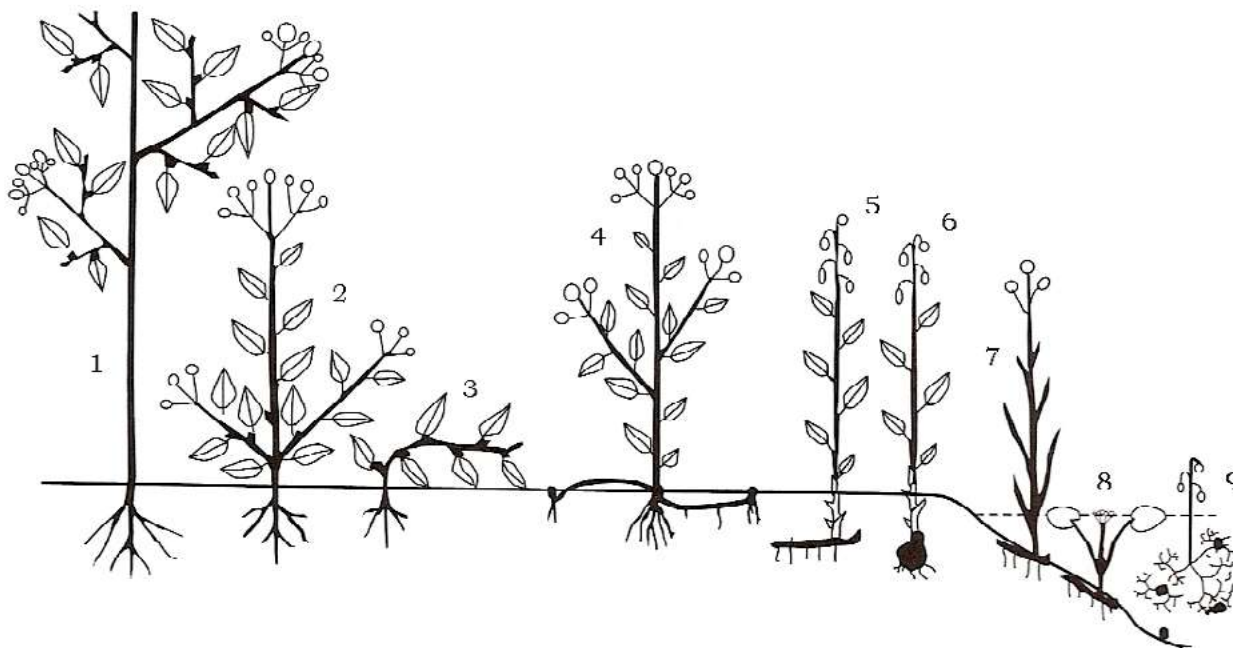


Figura 2. Algunas formas de vida del sistema de clasificación de Raunkiær: 1) fanerófito; 2-3) caméfito; 4) hemicriptófito; 5-9) criptófito; 5-6) geófito; 7) helófito; 8-9) hidrófito. Terófito, aerófito y epífito no se muestran.

Fuente: Raunkiær (1907), modificado por Porse (2008).

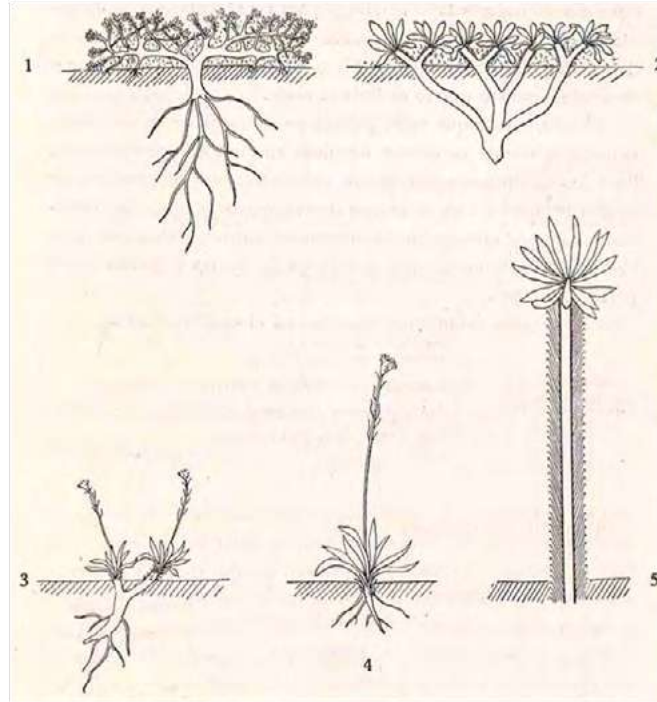


Figura 3. Formas de *Cryptolignetum*: 1) el fruticeto se achaparra y las ramas leñosas entrelazadas quedan protegidas por vainas y residuos foliares entre su trama; 2) las ramas se entierran parcialmente, siendo la parte aérea más reducida, también cubierta, terminando en penachos o en rosetas de hojas; 3) exageración del caso anterior que conduce al número 4) planta típicamente arrosetada; 5) desarrollo aéreo excepcional del tallo en la planta arrosetada que origina el *Caulirossuletum*.

Fuente: Cuatrecasas (1934).

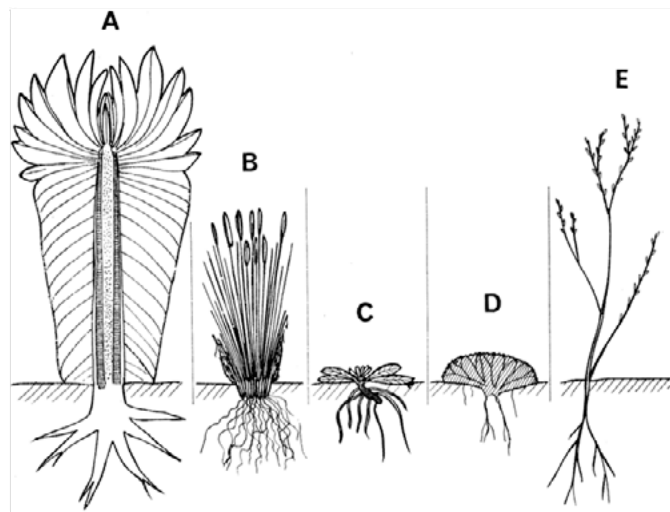


Figura 4. Diagrama de las cinco formas de vida de plantas vasculares propuestas para ecosistemas afroalpinos y páramos andinos. A) rosetas gigantes; B) macollas; C) rosetas acaulescentes; D) cojines; E) arbustos esclerófilos.

Fuente: traducido de Hedberg (1964), citado en Hedberg y Hedberg (1979).

Cuatrecasas (1934), siguiendo a Huguet del Villar (1929), desarrolló un concepto de formas de crecimiento (simorfias) para el páramo el cual llamó cryptolignetum, agrupando diferentes formas de vida (Cleef, 2008). Cada una de estas formas de crecimiento hace parte de un tipo de vegetación en el cryptolignetum en el que predominan arbustos achaparrados y rastreros, y en el caulirosetetum el predominio es de rosetas con caule (principalmente frailejones).

Clasificación de Hedberg (1964)

Posteriormente, Hedberg (1964) propuso su propio sistema para agrupar las formas vegetales de la alta montaña tropical (afroalpinas y páramo) (Figura 4), el cual consiste en cinco tipos: rosetas gigantes, macollas, rosetas acaules, cojines y arbustos esclerófilos. Aunque este sistema de clasificación incluye solo el 45 % de la flora afroalpina, logra incluir la mayoría de las especies dominantes y es la única clasificación que evalúa su aplicación en dos zonas de alta montaña tropicales de distintos continentes: África y América (Hedberg y Hedberg, 1979; Hedberg, 1992).

Clasificación de Vareschi (1970)

Otra clasificación para los páramos la propuso Vareschi (1970) con las siguientes nueve categorías: caulirrósulas (Figura 5-1 a 5-3), plantas en cojín (Figura 5-4), plantas en macollas densas (Figura 5-5), plantas de espaldera (Figura 5-6), plantas en ramilletes de florones (Figura 5-7), arbustos enanos (Figura 5-8), plantas arrosetadas (Figura. 5-9), geófitas (Figura 5-10) y terófitas (Figura 5-11).

Clasificación de Troll (1975)

Troll (1975 citado en Ramsay y Oxley, 1997) asoció nueve formas de vida a la franja de vida en el páramo: 1) pastos de páramo, 2) rosetas con tallo, 3) rosetas basales, 4) arbustos siempre verdes con hojas en escala densa o involutas, 5) arbustos siempre

verdes macrófilos, 6) arbustos con hojas pubescentes, 7) cojines, 8) rosetas enanas y 9) arbustos semileñosos enanos formando cojines.

Clasificación de Lauer (1979)

Lauer (1979) hizo una síntesis de las clasificaciones de Troll (1975) y Cuatrecasas (1968) de la siguiente manera:

1. Pastizales de tipo macollas, conocidos como pajonales (tipo *Calamagrostis* spp., *Festuca* spp.).
2. Plantas arrosetadas lanudas del tipo *Espeletia* spp. (frailejones).
3. Plantas arrosetadas enanas con densas raíces (como *Werneria* spp.).

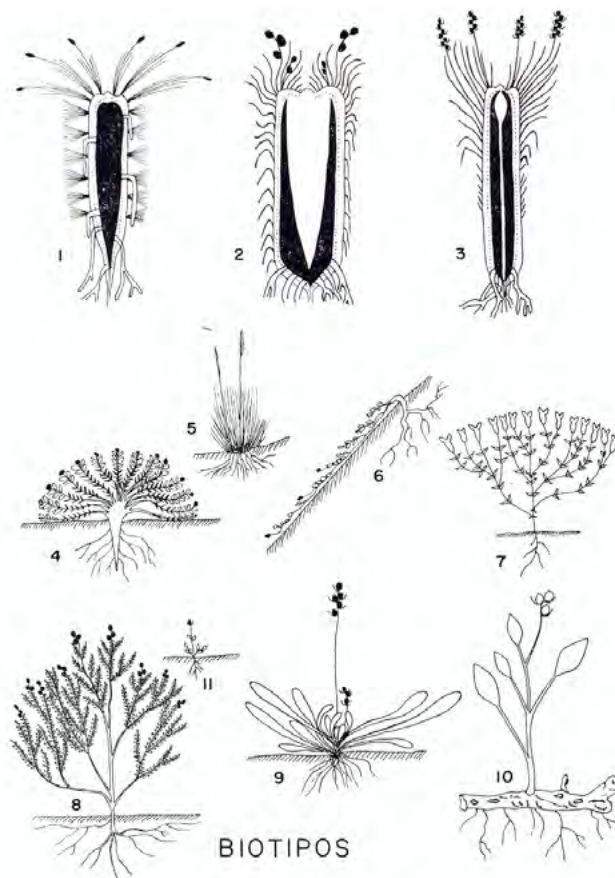


Figura 5. Clasificación de biotipos para los páramos de Venezuela.

Fuente: Vareschi (1970).

4. Plantas como almohadilladas duras (como *Azorella* spp.).
5. Vegetación de turberas (como *Distichia muscoides*).
6. Arbustos siempre verdes con densas escamas u hojas involutas (como *Loricaria* spp.).
7. Arbustos siempre verdes de hojas macrófilas (como *Bejaria* spp.).
8. Arbustos de hojas lanudas (como *Helichrysum* spp.).
9. Arbustos enanos semileñosos que forman alfombras (como *Acaena* spp.).

Clasificación de Vareschi (1992)

Vareschi (1992) hace algunos aportes y compara las plantas características de las zonas de alta montaña en diferentes partes del mundo: Andes venezolanos, montañas de África, Bolivia, Ecuador y Tenerife. Lo interesante de esta comparación son las convergencias evolutivas de las formas de las altas montañas tropicales y subtropicales (Figura 6).

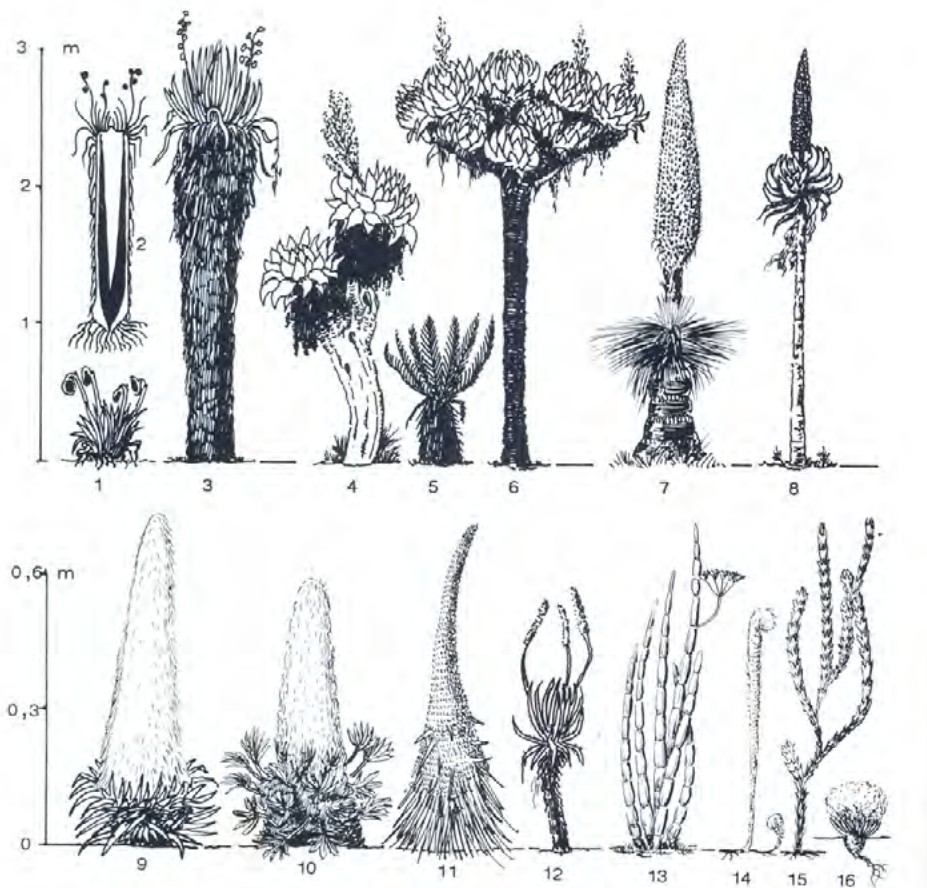


Figura 6. Convergencia de biotipos en montañas de América y África. 1) *Espeletia moritziana* (*Coespeletia moritziana* según *The Plant List*, 2013) (Venezuela); 2) *Espeletia* sp. con corte longitudinal; 3) *Espeletia semiglobulata* (Venezuela); 4) *Senecio keniodendron* (*Dendrosenecio keniodendron* según *The Plant List*, 2013) (África, Kenia); 5) *Lomaria arborescens* (*Blechnum cordatum* según *The Plant List*, 2013) (Venezuela); 6) *Senecio gardneri* (África); 7) *Puya raimondii* (Bolivia); 8) *Lobelia rhynchopetalum* (África); 9) *Lobelia telekii* (África); 10) *Lupinus alopecuroides* (Ecuador); 11) *Echium wildpretii* (Tenerife); 12) *Plantago perreymondii* (*Plantago sericea* subsp. *perreymondii* según *The Plant List*, 2013) (Venezuela); 13) *Ottoa oenantoides* (Venezuela); 14) *Jamesonia canescens* (Venezuela); 15) *Alchemilla* (*Lachemilla*) *equisetiformis* (Andes); 16) *Draba chionophila* (Venezuela).

Fuente: Vareschi (1992).

Clasificación de Ramsay y Oxley (1997)

Ramsay y Oxley (1997) proponen un sistema de clasificación basado en las plantas de páramo del Ecuador y diez categorías: rosetas con tallo, rosetas basales, macollas, rosetas sin caule, cojines, arbustos erectos, arbustos postrados, hierbas erectas, hierbas erectas reptantes y postradas, hierbas trepadoras; incluyendo más del 50 % de las coberturas vegetales presentes en páramos del Ecuador (Figura 7). Los autores señalan que la distribución de las formas de vida depende de la altitud, cobertura de roca, suelo desnudo y disturbios.

Clasificaciones de Rivera y Vargas-Ríos (1992) y Vargas-Ríos y Pedraza (2003)

Finalmente, en el contexto local, Rivera y Vargas-Ríos (1992) y Vargas-Ríos y Pedraza (2003) clasifican los biotipos de los páramos del Parque Nacional Natural Chingaza en: arbolitos, arbustos, rosetas caulescentes, rosetas acaulescentes, macollas, bambusoides, cojines, radicantes o estoloníferas, trepadoras o plantad decumbentes. En esta clasificación se tienen en cuenta los bambusoides (tipo *Chusquea tessellata*), las trepadoras (tipo *Bomarea* spp.) y se mencionan las radicantes y

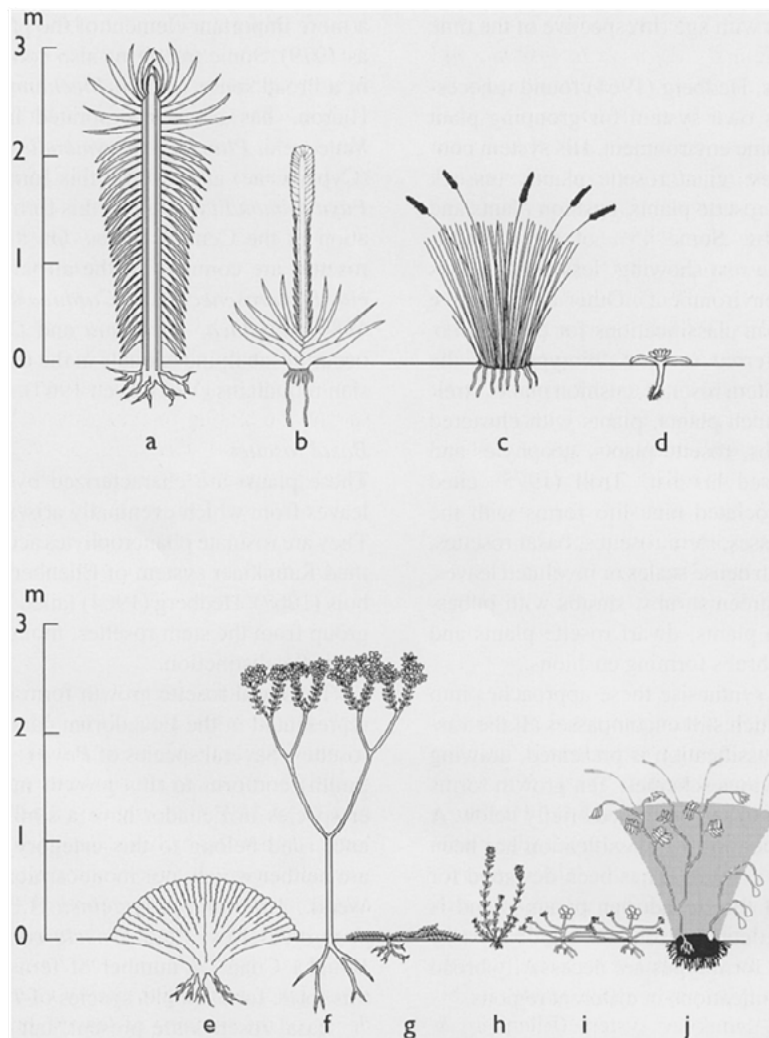


Figura 7. Formas de vida de las plantas vasculares en los páramos del Ecuador. A) roseta con tallo; B) roseta basal; C) macolla; D) roseta sin tallo; E) cojín; F) arbusto erecto; G) arbusto postrado; H) hierba erecta; I) hierbas erectas reptantes y postradas; J) hierba trepadora.

Fuente: Ramsay y Oxley (1997).

estoloníferas como una categoría, dada la importancia de la reproducción clonal (Figura 8). Vargas-Ríos y Pedraza (2013) señalan que la asociación entre biotipos dominantes generan tipos fisonómicos como pajonal, arbustal, bosque, frailejonal, chuscal y vegetación azonal como prados, matorrales, pantanos, turberas y cortaderas (Vargas-Ríos y Pedraza, 2014), las cuales se describirán más adelante.

Clasificación de Arzac *et al.* (2011)

Arzac, Chacón-Moreno, Llambí, y Dulhoste (2011) definieron 14 formas de vida para el límite superior del ecotono bosque-páramo en la Sierra Nevada de

Mérida (Venezuela): roseta caulescente glabra, roseta caulescente pubescente, roseta acaule, hierba, arbusto micrófilo, arbusto nanófilo, arbusto leptófilo, árbol, helecho micrófilo, helecho mesófilo, gramínea en macolla, gramínea arbustiva, briófito y líquen. Estas formas tienen patrones claros de cambio en las coberturas de las formas de vida en función de la altitud y la exposición.

Como puede deducirse de las diferentes clasificaciones presentadas, las formas de vida aún requieren estudios más precisos y una unificación de la terminología. Es importante combinar clasificaciones con rasgos de historia de vida. De estas, una de las más importantes son las estrategias de reproducción clonal en ecosistemas como el páramo que evolucionaron bajo diferentes tipos de estrés y con diferentes orígenes de su flora.

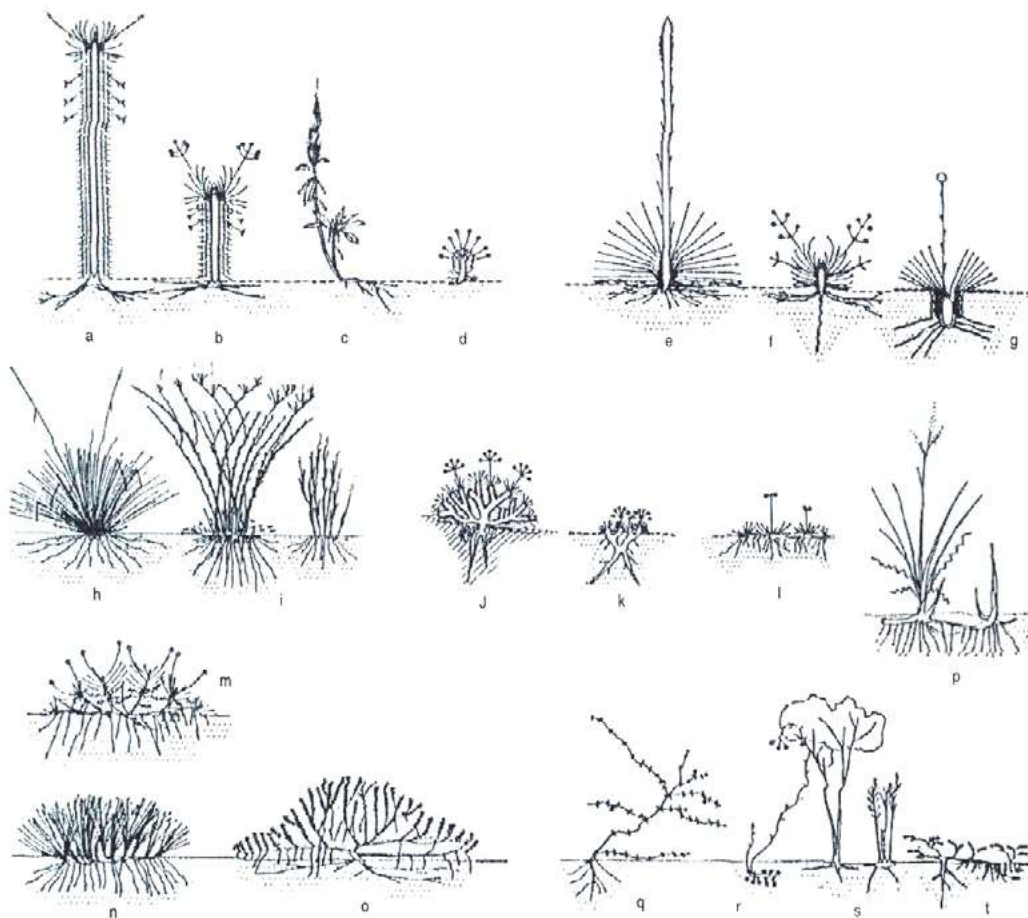


Figura 8. Esquema de las principales formas de crecimiento de las plantas de los páramos de Chingaza. A-D) rosetas caulescentes; E-G), J-L) rosetas acaulescentes; H) macollas; I) bambusoides; M-O) cojines; P) radicantes o estoloníferas; Q-R) trepadoras; S-T) arbustos.

Fuente: Rivera y Vargas-Ríos (1992) y Vargas-Ríos y Pedraza (2003).

Tipología de la propagación clonal

Las plantas clonales son aquellas que se reproducen y extienden vegetativamente engendrando un número de unidades funcionales similares que tienen el potencial de vivir por sí mismas si se separan físicamente de la planta parental. Cada unidad vegetativa se conoce como *ramet*, mientras que la planta entera o conjunto de *ramets* se conoce como *genet* (Scrosati, 2002). Aunque antes se describía al *genet* como uniforme genéticamente, puede haber mutaciones genéticas que generan mosaicos genéticos dentro del *genet*. El *ramet* se puede originar de un cigoto, de gametos femeninos o en el caso de briófitos de esporas (Scrosati, 2002).

De acuerdo con Körner (2003) las plantas son organismos modulares en los que cada módulo o segmento que contiene una yema puede dar origen a una nueva planta. Incluso, en otros casos no es necesaria la yema y pueden generarse nuevos meristemas apicales, incluyendo raíces. Si bien todas las plantas tienen ese potencial de clonación, no todas las especies lo presentan. En ese sentido, el término *clon* se refiere a situaciones en que módulos o grupos de módulos ganan una cierta independencia del *ramet-madre* y, por lo tanto, pueden convertirse en centros producción de nuevos *ramets*.

Del *ramet-madre* pueden o no permanecer conectados los *ramet-hijos*. La independencia no necesariamente es desconexión del tejido físico; en cambio, la independencia funcional significa que el *ramet* puede autosostenerse por raíces y ser completamente autótrofo. Las conexiones pueden ser funcionales en caso de un disturbio (como consumo por herbívoros); una de las razones por la que las plantas clonales resisten las perturbaciones y tienen efectos estabilizadores en los ecosistemas. En la zona alpina, las formas de propagación clonal varían desde frentes de macollas que migran lentamente, hasta bulbos vegetativos que son dispersados como semillas (Körner, 2003).

El crecimiento clonal no sustituye a la reproducción sexual, pero sí es una ventaja. La propagación clonal avanza en paralelo con la floración o producción de frutos y asegura la persistencia de las especies en una

comunidad, sin importar el éxito reproductivo sexual (Körner, 2003).

A continuación, se menciona la clasificación de la propagación clonal según Körner (2003) con ejemplos de zonas alpinas y algunos que se pueden aplicar para los páramos andinos:

- Graminoides en macollas como *Carex*, *Danthonia*, *Deschampsia*, *Festuca*, *Juncus*, *Poa*, *Stipa* (Figura 9: A, B y C).
- Graminoides estoloníferas como *Agrostis*, *Carex*, *Festuca*, *Luzula* (Figura 9: D, E, L, N y W).
- Hierbas formadoras de tapetes en hábitats sucesionales y ruderales como *Antennaria*, *Gentiana*, *Plantago*, *Werneria*, *Veronica* (Figura 9: F, G, H, I, M, O, R y S).
- Hierbas estoloníferas o rizomatosas como *Gentiana* en comunidades de sucesión tardía y tanto este género como *Geum*, *Senecio*, *Rumex*, entre otros, pueden encontrarse en sustratos menos compactos y más inorgánicos. Otros casos con las separaciones del *ramet* inducidas por deslizamientos o fuerzas en la tierra como se pueden dar en *Ourisia*, *Sibthorpia* (Scrophulariaceae) (Figura 9: J, K, L, N y W).
- Arbustos enanos que se arrastran con ejemplos en ericáceas como *Pernettya*.
- Arbustos enanos postrados como algunas especies de *Gaultheria*, *Hypericum* y *Vaccinium*.
- Plantas vivíparas que se producen por propágulos vegetativos en las inflorescencias, de manera que estos propágulos no son resultado de reproducción sexual y se desarrollan del tejido materno en vez de cigotos. Dentro de este tipo se encuentran fuera de los páramos andinos *Poa alpina* subsp. *vivipara* y *Polygonum viviparum* (*Persicaria vivipara*, según *The Plant List*, 2013) (Figura 9: V).
- Plantas clonales “accidentales” que sufren clonación bajo ciertas circunstancias que no ocurren con normalidad. Por ejemplo, *Ranunculus glacialis* (*Beckwithia glacialis*, según *The Plant List*, 2013) en la cual el segmento basal de los escapos tiende hacia el suelo y en caso de quedar enterradas en sustrato suelto puede producir raíces adventicias y volverse autónomo.

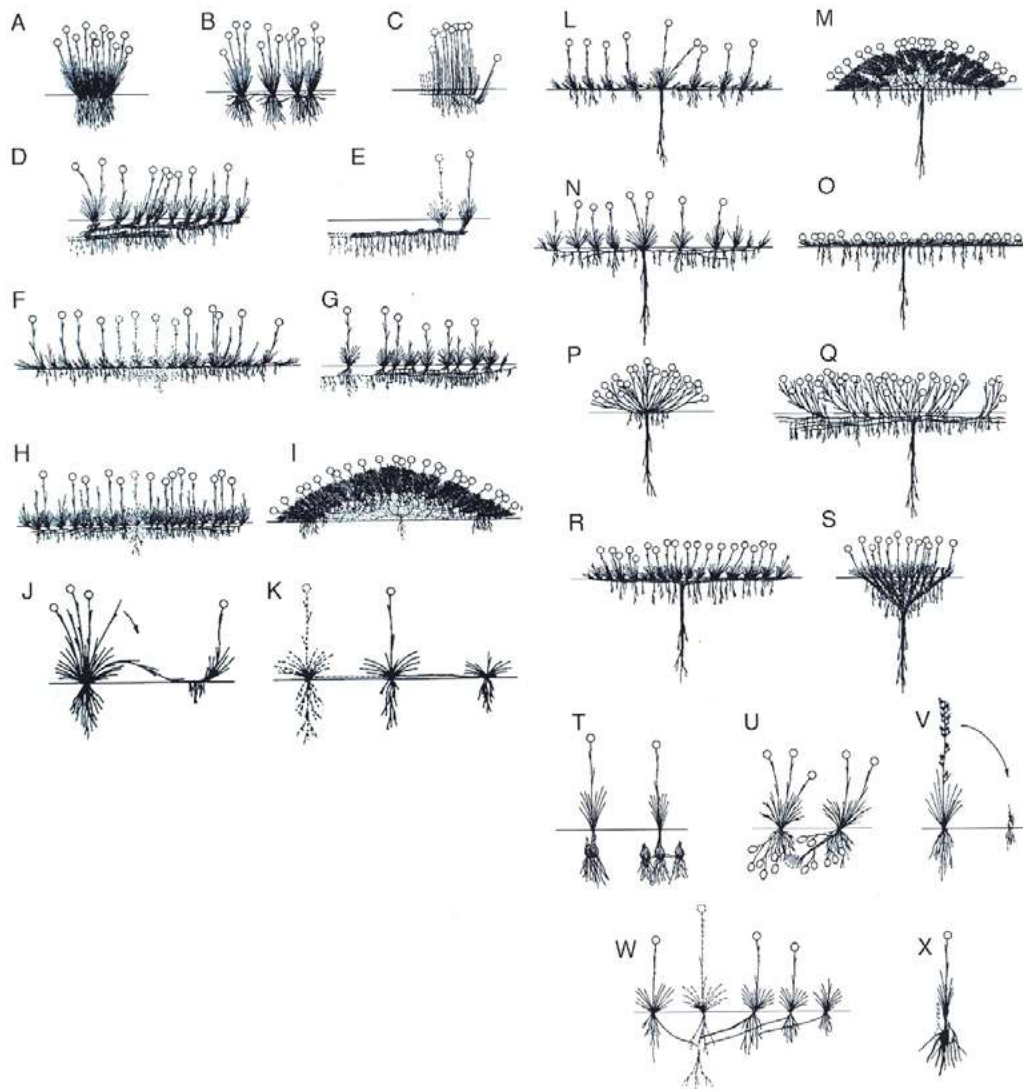


Figura 9. Ejemplos de propagación clonal. A-K) especies que nunca pierden la raíz principal del *ramet* madre (graminoides); L-X) especies que Hartmann (1957, citado en Körner, 2003) considera clonales parcialmente, ya que permanecen en gran medida en torno a la raíz principal. El diseño de la hoja es esquemático y no distingue necesariamente gramíneas de dicotiledóneas. Las referencias a estos ejemplos por letras en el texto ignoran las características de la raíz.

Fuente: Körner (2003).

Distribución altitudinal de formas de crecimiento

Cleef (1981) presenta un esquema con los géneros sobresalientes de los páramos de la cordillera Oriental de Colombia en sus dos vertientes a través del gradiente altitudinal (Figura 10). Se observa, por ejemplo, que en la vertiente seca no hay presencia de bambusoides,

o que las rosetas caulescentes pueden alcanzar el superpáramo en la vertiente húmeda más no en la seca.

Los cinturones de condensación se encuentran en ambos lados de la cordillera cerca de la línea superior límite del bosque y a lo largo del borde inferior del súperparamo. Sin embargo, estos cinturones son más amplios del lado más húmedo de la cordillera y, en consecuencia, la vegetación se distribuye de forma

diferencial entre la vertiente húmeda y la seca. Las condiciones de humedad alta causan amplitudes estrechas de temperatura y valores bajos en la radiación nocturna. En el cinturón superior de la vertiente húmeda, una temperatura menos fluctuante permite la presencia de vegetación leñosa como especies de los géneros *Loricaria*, *Senecio* y *Diplostephium* si bien la vegetación adyacente es herbácea; mientras que en el cinturón inferior de la misma vertiente predominan las especies bambusoides. La predominancia de bambusoides o gramíneas causa que la franja de páramo entre subpáramo y súper-páramo sea considerada con nombres distintos de acuerdo con la humedad de la vertiente de la cordillera. Del lado más seco se considera páramo de pajonal o de macollas, mientras que del lado más húmedo se menciona como páramo de bambusoides o de bambúes (Cleef, 1981).

Las turberas son comunes en los páramos y consisten principalmente de musgos (*Sphagnum* spp.) en los páramos bajos y de cojines de plantas vasculares en los páramos altos (Cleef, 1981).

Formas de vida del páramo y sus adaptaciones

Las plantas se pueden clasificar por su morfología de acuerdo con su forma de crecimiento (rosetas, macollas, árboles, arbustos) o su hábito (erecto, rastrero,

trepador). A nivel general, hay rasgos propios de las plantas de páramo; la mayoría de las especies presentan áreas foliares reducidas, algunas de tipo coriáceo y con pubescencia densa (Baruch, 1982; Körner, Neumeyer, Peláez y Smeets, 1989). Las hojas tienden a achicarse debido a que las más grandes son difíciles de enfriar en días cálidos y pierden más agua por transpiración. Las dimensiones pequeñas de las hojas, así como su desarrollo en tercera dimensión puede ser una ventaja por el endurecimiento mecánico, protección de los estomas y variación de la temperatura a corto plazo y un mejor uso de la radiación difusa. Las tasas de crecimiento son bajas por una reducción en la división celular o expansión, cese temporal de la producción celular, producción de células más pequeñas o combinación de los anteriores (Körner y Larcher, 1988 citado en Azócar y Rada, 2006).

A nivel reproductivo, la mayoría de las especies del páramo se dispersan por viento, otras utilizan vectores como aves y mamíferos y otros lo realizan por expulsión de semillas o autocoria (Frantzen y Bouman, 1989). Como se vio anteriormente, algunas especies también tienen la capacidad de dispersarse vegetativamente por *ramets* estructurales laterales, lo que les permite colonizar más fácilmente nuevos espacios.

Las especies que comparten formas de crecimiento tienen atributos morfológicos similares que conducen a respuestas funcionales análogas a presiones de selección equivalentes (Arzac *et al.*, 2011). La clasificación en

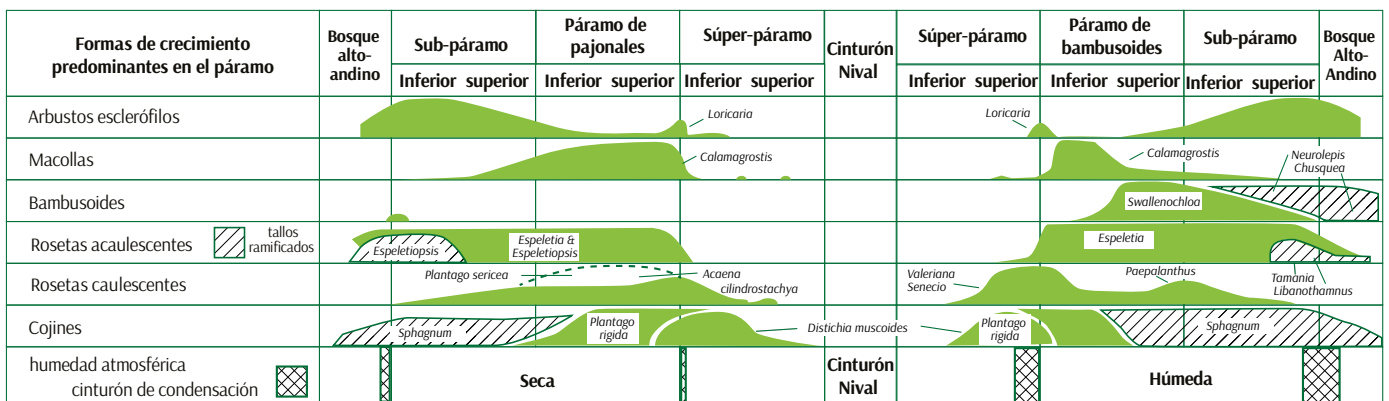


Figura 10. Formas de crecimiento predominantes en la vegetación del páramo en relación con zonas altitudinales y clima, teniendo en cuenta las vertientes seca y húmeda de la cordillera Oriental de Colombia.

Fuente: Cleef, 1981; Géneros *Swallenochloa* y *Neurolepis* actualizados a *Chusquea* (*The Plant List*, 2013).

formas de vida permite abordar aspectos funcionales de la vegetación, hacer comparaciones entre ambientes similares e identificar convergencias a presiones ambientales que producen respuestas funcionales. Los rasgos funcionales (también denominados rasgos de historia de vida o atributos vitales) se definen como atributos morfológicos, fisiológicos o anatómicos que son importantes en el crecimiento, la sobrevivencia y la reproducción de los individuos (Violle *et al.*, 2007).

A pesar de que, como se vio, no existe un único sistema de clasificación de formas de vida que pueda abarcar todos los biotipos presentes en la vegetación, estas aproximaciones permiten identificar las coberturas dominantes y ayudan entender el funcionamiento del ecosistema. A continuación, se presentan las características de las principales formas de vida de los páramos:

- **Plantas en roseta:** pueden ser caulirrésulas (rosetas gigantes) y acaules (acaulirrosulas). Las primeras producen un tallo erecto, típicamente no ramificado y por lo general cubierto por los remanentes de hojas viejas o marcescentes. La parte vegetativa termina en una roseta grande densamente poblada de hojas y en el centro se encuentran las hojas jóvenes y el

primordio foliar (meristema apical). La temperatura suele ser mayor en el centro de la roseta foliar que en el aire exterior (Hedberg y Hedberg, 1979). Las inflorescencias suelen ser laterales. Las hojas y ejes florales están cubiertos por pelos que se asocian con la termorregulación, reducción de la evapotranspiración y protección contra la luz UV (Miller, 1994). Las caulirrésulas han sido interpretadas como un mecanismo de defensa contra la herbivoría y como una forma de reducción al daño producido por el fuego (Smith, 1980). También, la disposición de las hojas en roseta se asocia con el uso eficiente de la radiación durante el día (Goldstein, Meinzer y Monasterio, 1985a) y como una forma de redirigir el agua proveniente de la precipitación hacia la base del tronco (Monasterio y Sarmiento, 1991). El tallo tiene una médula central compuesta de tejido parenquimatoso que almacena agua y ayuda a mantener el balance hídrico de la planta (Goldstein, Meinzer y Monasterio, 1984; Rada, 2016). En esta forma de vida la mayor parte de materia vegetal, 73 %, se encuentra como necromasa y solamente el 26 % de la biomasa se encuentra en las hojas (Monasterio, 1986 citado en Azócar y Rada, 2006). A esta forma de vida pertenece el género *Espeletia* (Figura 11).

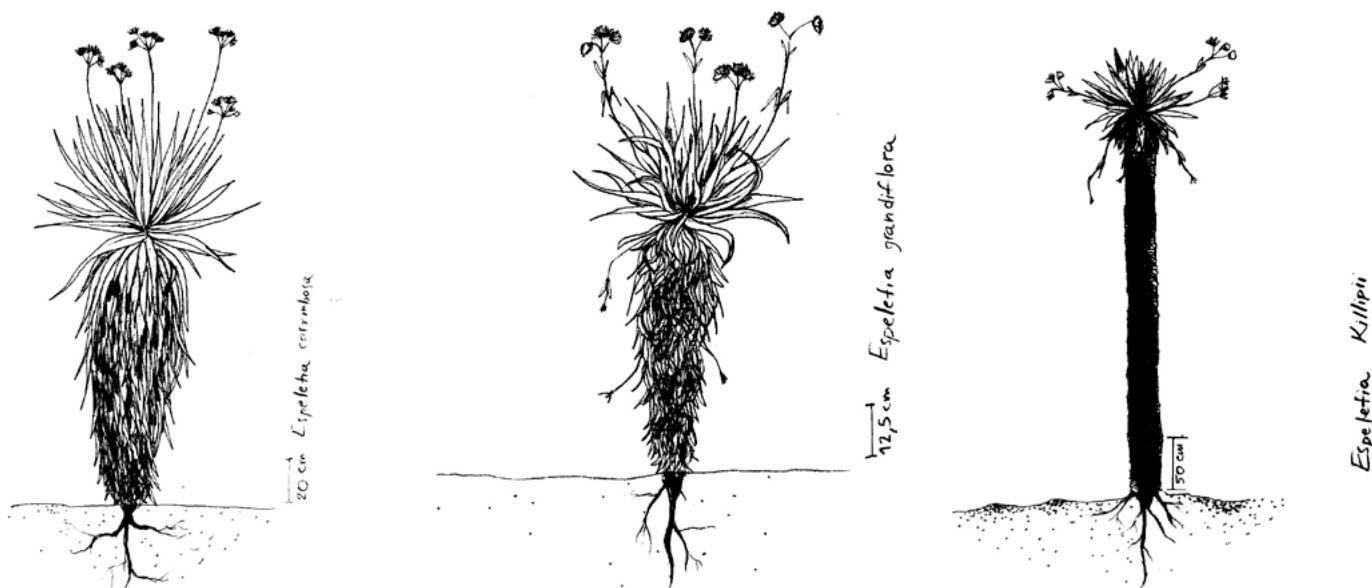


Figura 11. Algunos ejemplos de rosetas caulescentes: *Espeletia corymbosa*, *E. grandiflora* y *E. killipii*.

Fuente: elaboración propia.

Las rosetas acaules se caracterizan por la ausencia de tallo, por lo que las hojas emergen casi a nivel del suelo. Representa la tendencia evolutiva de acortar los entrenudos a mayores elevaciones en las cuales el clima nocturno es más severo. La parte subterránea de la roseta tiene raíces principales gruesas que ayudan a resistir el estrés mecánico por soliflucción, fenómeno común en zonas en las que hay congelamiento y descongelamiento edáfico (Azócar y Rada, 2016; Luteyn y Churchill, 1999). Las yemas florales se forman en las axilas de las hojas de la roseta; las inflorescencias pueden ser muy cortas con las flores resguardadas en la base de las hojas o muy largas elevando las flores por encima del suelo. En su parte subterránea suelen almacenar carbohidratos que son reasignados en la etapa de crecimiento (Calero y Baruch, 1986). En la **Figura 12** se presentan los ejemplos más comunes de este biotipo.

- **Plantas que crecen en forma de cojín o tapete:** estas plantas forman un colchón plano, convexo o hemi-esférico como resultado de la ramificación densa y radialmente orientada. Se caracterizan por un tallo profusamente ramificado con entrenudos muy cortos (Hedberg y Hedberg, 1979). Cada rama tiene una roseta de hojas pequeñas y rígidas en el extremo

y, en tiempo de floración, una flor o inflorescencia. Únicamente las hojas exteriores y superiores están verdes y vivas y el interior del colchón se compone de materia orgánica, hojas remanentes muertas y humus acumulado. Esta forma de vida permite el almacenamiento de agua y nutrientes en áreas en las que los suelos están poco desarrollados (Azócar y Rada, 2006). El hábito permite la protección de las yemas y los tallos del viento, la desecación y la depredación; además provee un reservorio de agua y nutrientes. Anthelme *et al.* (2012) encontraron que a mayor altitud esta forma de vida registra una mayor exposición al congelamiento y desecación por viento. Cada cojín está confinado y separado por suelo desnudo y son más comunes en sitios húmedos, pero también se pueden encontrar en zonas secas (Azócar y Rada, 2006). Este tipo de formas se encuentran usualmente esparcidas, pero pueden ser localmente dominantes en valles húmedos a gran altitud (Hedberg, 1964). La combinación de follaje flexible con follaje denso entrelazado puede beneficiarse de los vientos cargados de neblina por acumulación de humedad entre las hojas durante la estación lluviosa. De acuerdo con Körner (2003), estos grupos de rosetas herbáceas se pueden desintegrar en fragmentos separados del

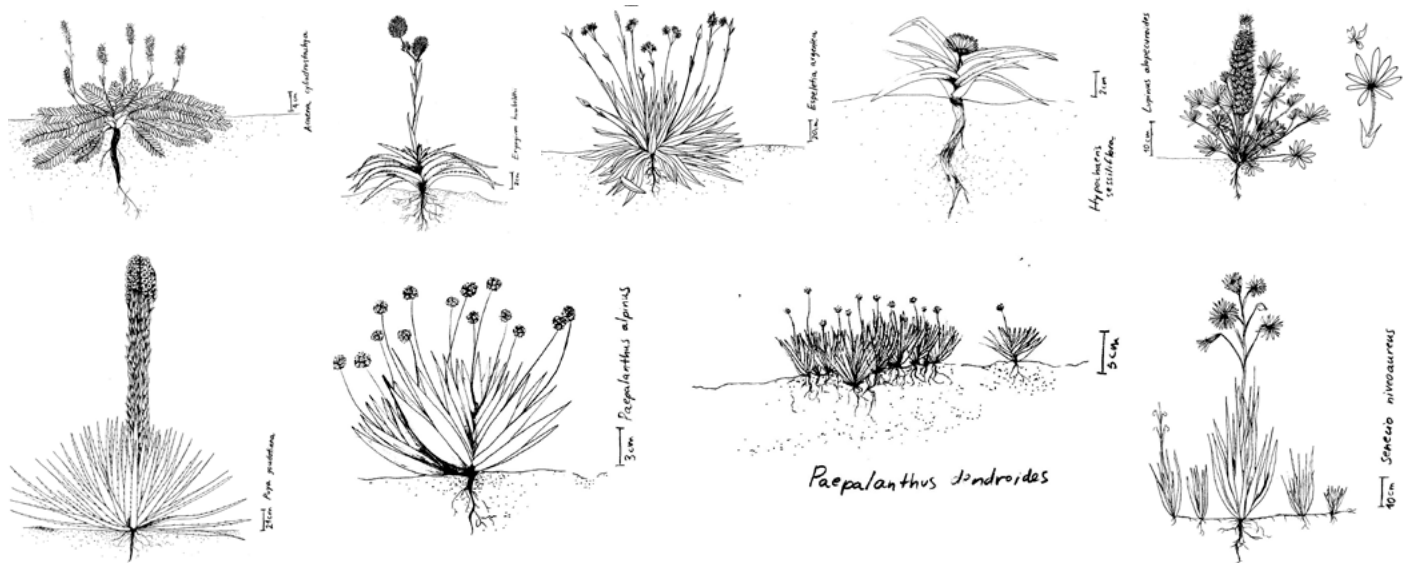


Figura 12. Algunos ejemplos de rosetas acaules. *Acaena cylindristachya*, *Eryngium humboldtii*, *Espeletia argentea*, *Hypochaeris sessiliflora*, *Lupinus alopecuroides*, *Paepalanthus alpinus*, *Puya goudotiana* y *Senecio niveoaurus*.

Fuente: elaboración propia.

genet (Figura 13). Ejemplos de esta forma de vida en los páramos andinos son: *Aciachne flagellifera*, *Azorella crenata*, *A. diapiensoides*, *A. pedunculata*, *Calandrinia acaulis*, *Distichia muscoides*, *Nototriche jamesonii*, *Paepalanthus karstenii*, *Phyllactis rigida*, *Plantago rigida*, *Xenophyllum humile* y especies de los géneros *Oreobolus* y *Viola* (Hedberg y Hedberg, 1979; Ramsay y Oxley, 1997).

- **Macollas de gramíneas:** es la forma de vida con distribución más amplia en el páramo. Forman penachos o grupos densos de tallos (conocidos como culmos) con hojas rígidas, puntiagudas o enrolladas con apariencia filiforme. Los densos penachos de hojas vivas y muertas proveen aislamiento y protección a las yemas y las hojas jóvenes para las condiciones de baja temperatura, radiación elevada, evaporación y calor por fuego que alcanza temperaturas hasta de 500 °C (Ramsay, 1992). La mayor parte de la regeneración se da vegetativamente a través de yemas cerca del suelo, en la parte central de la macolla. Esta forma de crecimiento también previene el congelamiento del suelo debajo de la macolla, lo que protege las raíces y permite la absorción de agua. Además, las hojas muertas moderan los efectos del viento, lo cual provoca el calentamiento de la parte inferior de la hoja y del suelo (Mora-Osejo, 2002). Las hojas son usualmente xeromórficas (Hedberg, 1964). Esta forma de vida ocurre en las zonas más o menos expuestas o en las montañas de condiciones más secas (Hedberg, 1964; Cleef, 1981). Las especies más comunes son *Calamagrostis effusa*, pero a este grupo pertenecen

la mayoría de las gramíneas del páramo (*Poa*, *Agrostis*), ciperáceas (*Carex*) e iridáceas (*Sysyinchium*) (Azócar y Rada, 2016) (Figura 14).

- **Arbustos esclerófilos:** Marín y Parra (2015) describen los arbustos como individuos leñosos con una altura inferior a los 5 m. Son arbustos pequeños y ramificados de tallos delgados y hojas xeromórficas o coriáceas. Sus hojas, tallos y yemas están totalmente expuestos a las bajas temperaturas nocturnas. Sus ramas son variablemente leñosas y su corteza delgada. Las hojas son rígidas y más o menos coriáceas, usualmente pequeñas (nanófilas o leptófilas) y frecuentemente plegadas o revolutas; su superficie tiene pelos en ambas caras de la hoja o en solo una y pelos glandulares (Ramsay y Oxley, 1997). Al parecer, pueden reducir drásticamente la transpiración cuando lo requieren (Hedberg, 1964). Muchas de estas especies crecen en grupos, lo que mejora las condiciones microclimáticas (Cuatrecasas, 1958). Dentro de estos se encuentra *Hypericum*, *Vaccinium*, *Hesperomeles*, *Aragoa* y *Baccaris* (Figura 15).
- **Arbustos postrados:** pequeñas plantas leñosas que raramente producen ramas por encima de los 0.75 m. Se diferencian de los arbustos esclerófilos porque tienen parte de su sistema ramificado protegido debajo o cerca de la superficie del suelo y, por ende, crecen postrados a lo largo del suelo. Algunos autores clasifican los arbustos postrados y esclerófilos en un solo grupo de arbustos. Körner (2003) en su tipología clonal incluye dos tipos de arbustos: enanos que se arrastran y enanos postrados. Los arbustos enanos que se arrastran son descritos como especies leñosas que

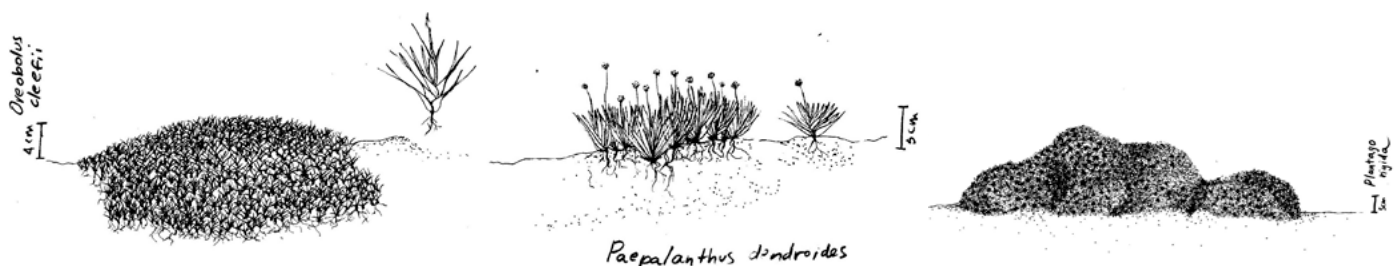


Figura 13. Ejemplos de plantas que crecen en forma de tapete: *Oreobolus cleefii*, *Paepalanthus dendroides* y *Plantago rigida*.

Fuente: elaboración propia.

se arrastran dentro de la capa de humus más superficial del suelo con yemas justo encima o al nivel de la superficie. No todas las especies de este tipo tienen propagación clonal. Muchas pueden depender de un tallo principal y una reserva radicular. Los fragmentos clonales pueden ser autosuficientes de los tallos más adultos por raíces adventicias. Sin embargo, la cantidad de raíces puede ser proporcional a la humedad del

sustrato. Por otra parte, los arbustos enanos postrados tienen tallos ramificados aéreos y yemas a 5-50 cm de la superficie del suelo que tienden hacia el suelo y quedan enterrados entre humus y materia orgánica. Los nuevos brotes emergen de yemas enterradas. Las raíces adventicias se desarrollan tarde (según la humedad) y la fragmentación del *genet*, en caso de que llegue a ocurrir, puede tomar mucho tiempo (Körner, 2003).

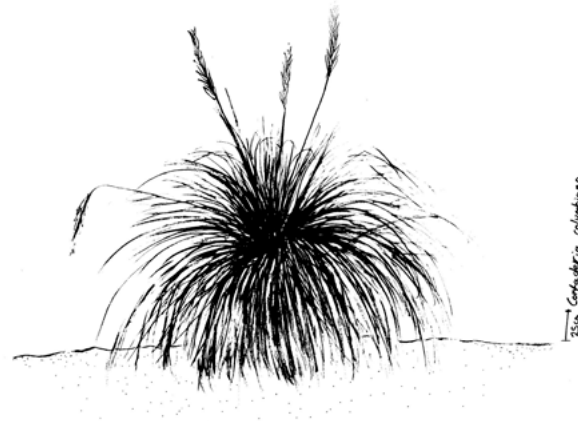


Figura 14. Ejemplo de macolla, *Cortaderia columbiana*.

Fuente: elaboración propia.

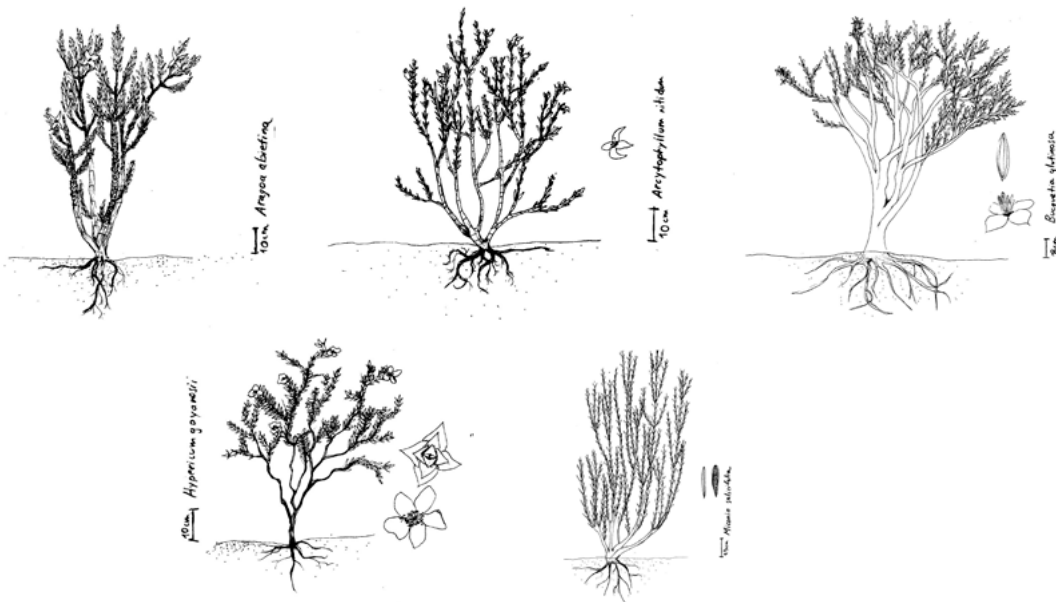


Figura 15. Ejemplos de arbustos esclerófilos: *Argoia abietina*, *Arcytophyllum nitidum*, *Bucquetia glutinosa*, *Hypericum goyanesii*, *H. strictum* y *Miconia salicifolia*.

Fuente: elaboración propia.

- **Radicantes y estoloníferas:** son hierbas que sobreviven disturbios como el fuego por medio de estructuras subterráneas como raíces suculentas, rizomas, estolones, tubérculos o bulbos (Luteyn y Churchill, 1999).
- **Bambusoides:** gramíneas tipo bambúes con culmos perennes, lignificados, erectos, arqueados o trepadores; lámina de las hojas del culmo reducida, la lámina de las hojas de las ramas bien desarrolladas; los nudos inferiores sin ramas, así como de una a varias ramas en los nudos distales del culmo (Lægaard, 2005). Teniendo en cuenta a los bambúes como pertenecientes a la tribu Bambuseae de la familia Poaceae, en los páramos se encuentran tres géneros: *Arthrostylidium*, *Aulonemia* y *Chusquea* (incluye *Neurolepis* según *The Plant List*, 2013) (Lægaard, 2005) (Figura 16). *Chusquea* (antes *Swallenochloa* según *The Plant List*, 2013) *tessellata* es la especie más representativa en los páramos húmedos de la cordillera Oriental de Colombia. En las zonas per-húmedas de páramos bajos puede incluso llegar a cubrir las partes elevadas más secas, pero a medida que la humedad disminuye, tanto las partes elevadas como otras zonas más secas, son ocupadas por macollas (Cleef, 1981). Esta especie se considera monocárpica, con muchos vástagos que llegan a florecer y formar espigas, pero no frutos (Cárdenas-Arévalo y Vargas-Ríos, 2008).

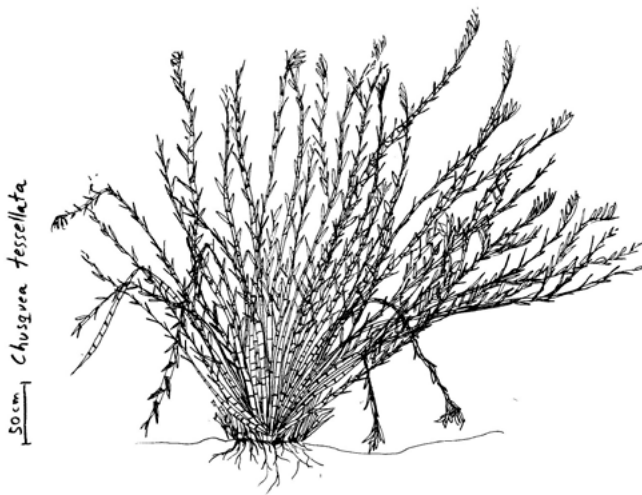


Figura 16. Ejemplo de Bambusoide: *Chusquea tessellata*.

Fuente: elaboración propia.

- **Hierbas:** individuos no leñosos con una altitud menor al metro. Algunos autores separan las hierbas en erectas, postradas y rastreras y trepadoras (Ramsay y Oxley, 1997), y separan las vasculares epífitas en un grupo aparte.
- **Hierbas erectas:** con variación entre aquellas que tienen tallos herbáceos y las que presentan pequeños arbustos con distinto grado de fibrosidad. Es difícil de distinguir los miembros más grandes de este grupo con los representantes más pequeños del grupo de arbustos esclerófilos, representados por especies de los géneros *Bartsia*, *Bomarea*, *Castilleja*, *Draba*, *Jamesonia*, *Gentianella*, *Lobelia*, *Lupinus* y *Lycopodium*, así como por Gramineae (Ramsay y Oxley, 1997) (Figura 17).

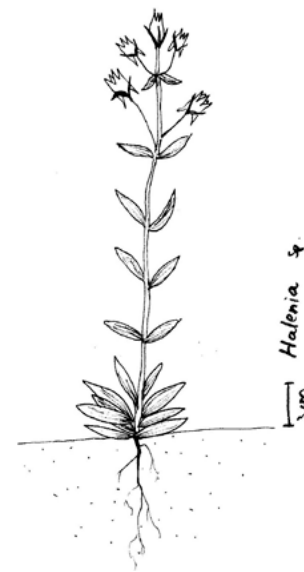


Figura 17. Ejemplo de hierba erecta: *Halenia* sp.

Fuente: elaboración propia.

- **Hierbas rasantes o postradas:** estas plantas no tienen tallos erectos y poseen estolones u otras formas para extenderse vegetativamente. Las hierbas estoloníferas presentan *ramets* aislados o grupos de *ramets* conectados, al menos inicialmente, por estolones subterráneos o aéreos que se pueden esparcir ampliamente de un solo *genet*. Pueden presentarse en comunidades de sucesión tardía o en sustratos menos

compactos y más inorgánicos. Un grupo especial de plantas en este grupo son las de ladera con brotes subterráneos largos y elásticos, así como entrenudos largos y flexibles que pueden soportar cualquier sustrato móvil. En estos casos las separaciones del *ramet* son inducidas por deslizamientos o fuerzas en la tierra (Körner, 2003). Ejemplos de estas plantas son especies de los géneros *Arcytophyllum*, *Bidens*, *Gentiana*, *Gentianella*, *Geranium*, *Lachemilla*, *Nertera*

granadensis, *Ranunculus* y *Satureja* (Ramsay y Oxley, 1997) (Figura 18).

- **Hierbas trepadoras:** presentan tallos ascendentes débiles que en algunos casos cuentan con zarcillos o dientes diminutos para poder reposar sobre otras plantas. El páramo de pajonal es una comunidad ideal para plantas de los géneros *Galium*, *Vicia setifolia*, *Oxalis*, *Stellari* y *Bomarea* (Ramsay y Oxley, 1997) (Figura 19).

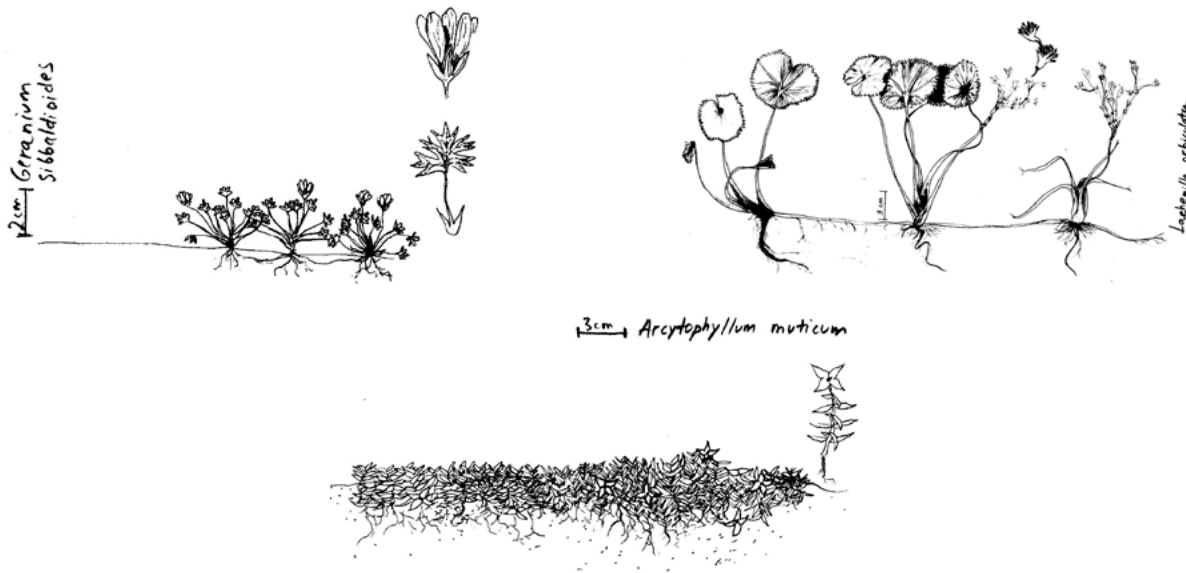


Figura 18. Ejemplos de hierbas rasantes o postradas: *Geranium sibbaldioides*, *Arcytophyllum muticum* y *Lachemilla orbiculata*.

Fuente: elaboración propia.

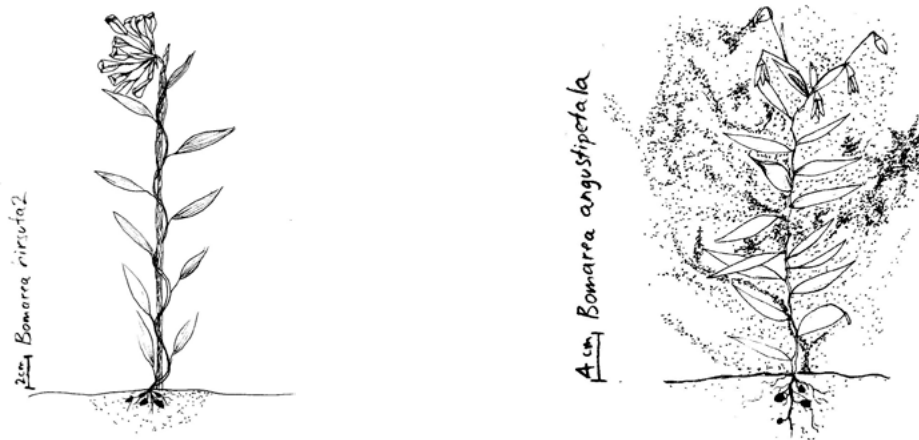


Figura 19. Ejemplos de hierbas trepadoras: *Bomarea hirsuta* y *B. angustipetala*.

Fuente: elaboración propia.

- **Arbolitos:** su porte se encuentra entre los árboles y los arbustos, pero algunos autores lo incluyen dentro de una de las dos formas de vida. Los arbolitos fueron muy importantes en la fisonomía original de los páramos, principalmente los que conformaban la vegetación de ribera de los ríos y de áreas con suelos húmedos y algunos colonizadores de turberas en proceso de terrización (Figura 20). Ejemplos para los páramos andinos aparecen en especies de los géneros *Diplosteghium*, *Escallonia*, *Gynoxys* y *Polylepis*.
- **Musgos:** en las zonas de páramo y subpáramo los briófitos forman parte de la vegetación que crece sobre el suelo, las rocas y la corteza de árboles, tanto en sitios abiertos como dentro del bosque. Su naturaleza poiquilohídrica les permite absorber agua permanentemente de la lluvia horizontal y vertical (Montenegro, Chaparro y Barón, 2005), de tal manera que los tejidos experimentan cambios volumétricos en función de la tasa de evapotranspiración y la disponibilidad de agua. Por esto, los musgos cumplen un rol importante en la economía y ciclo del agua. Son especialmente dominantes en zonas de turbera en las que son vitales para la función hidrológica y en otras ayudan a la estabilización del suelo (Merchán, Álvarez y Delgado, 2011). Glime (2013) clasificó 11 formas de vida para musgos: anuales, tepes bajos, tepes altos, cojines, esteras o tapetes, tramas, formas

péndulas, colas, abanicos, dendroides y serpentinadas (Figura 21).

Los tepes (Figura 21G) son sistemas con brotes rectos paralelos como los pelos de una alfombra (Gimingham y Birse, 1957). Aunque el tamaño es relativo, algunos autores (Gimingham y Birse, 1957; Griffin, 1979) clasifican los tepes altos si tienen más de 2 cm de altura y los tepes bajos si su altura es menor a 2 cm. Además de la altura, los tepes pueden ser clasificados dependiendo si son compactos o ralos; aunque, según Gimingham y Birse (1957), los tepes ralos son una clasificación aparte de tepes altos (ramas erectas y ramas verticiladas) y bajos. Los cojines (Figura 21A-C) son colonias más o menos compactas en forma de cúpula o domos con tallos extendidos desde un punto central (Griffin, 1979), con un crecimiento hacia arriba y lateral (Glime, 2013). Las esteras o tapetes (Figura 21D-F) forman una densa y entrelazada red que se extiende horizontalmente sobre el sustrato (Gimingham y Birse, 1957). Las tramas son formas desarrolladas como resultado del suelto entrelazamiento de los dispersos tallos y ramas, frecuentemente ascendente y exuberante (Gimingham y Birse, 1957). Las formas péndulas (Figura 21 I) son generalmente epífitas con un talo principal largo con ramas cortas a los lados. Las colas habitan en los árboles o rocas, con hojas

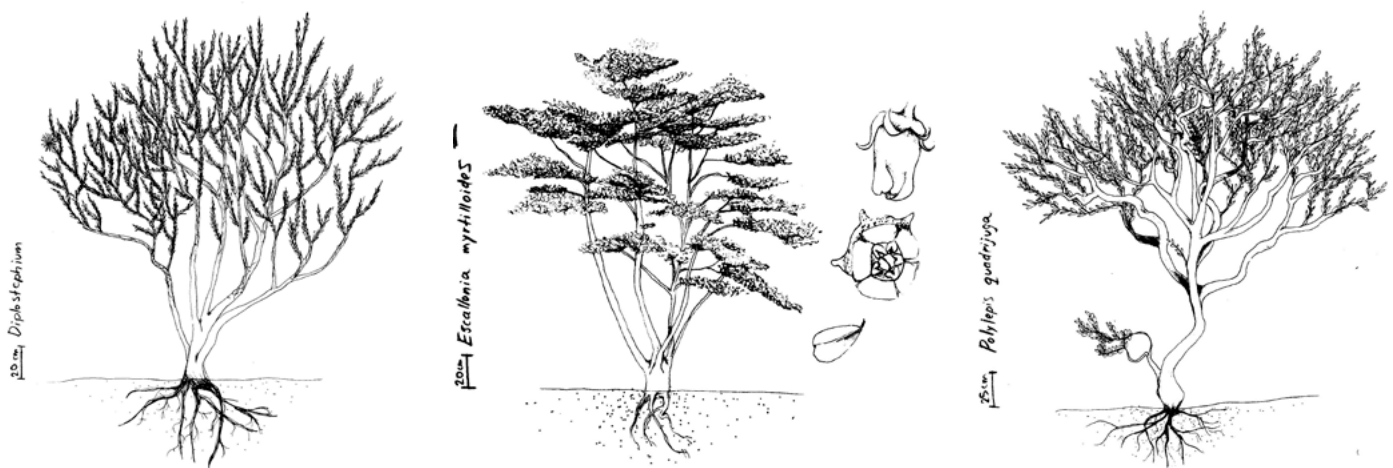


Figura 20. Ejemplos de arbolitos: *Diplosteghium* sp., *Escallonia myrtilloides* y *Polylepis quadrijuga*.

Fuente: elaboración propia.

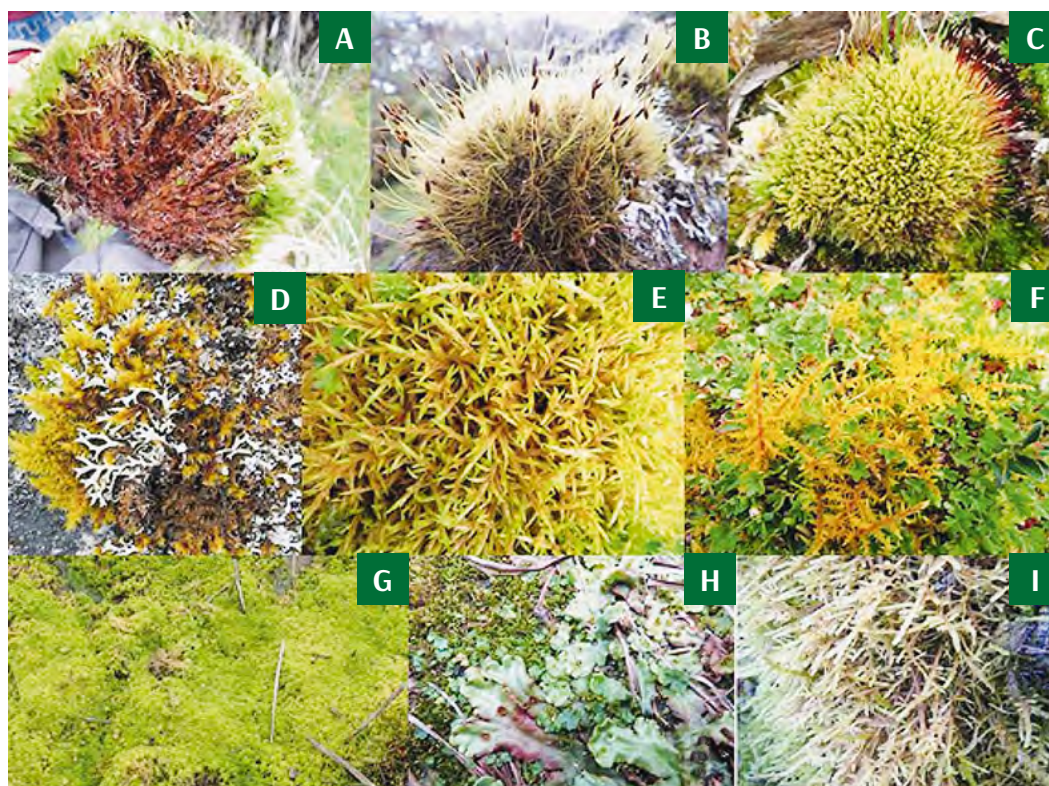


Figura 21. Formas de vida de musgos en el páramo de Sumapaz. En Cojines: A y B) *Campylopus* spp, C) *Daltonia* sp. En esteras o tapetes: D) *Leptodontium* sp., E) *Pleurozium screberi*, F) *Thuidium* sp. (puede ser un abanico también). H) *Marchantia polymorpha*. En tepe: G) *Sphagnum* sp. y péndulos: I) *Hypnum amabile*.

Fuente: Orlando Vargas-Ríos.

radialmente, rastrero, con tallos lejos del sustrato. Los abanicos (Figura 21f) habitan en un sustrato vertical, por lo general donde hay mucha lluvia, con hojas en un solo plano usualmente planas. Las formas dendroides con tallo principal tienen un dosel elevado y folioso en la parte superior y formas de corriente que son largos tallos que flotan en corrientes y lagos (Glime, 2013).

Dentro de las formas de vida de los musgos en los páramos, los tepes sobresalen debido a las grandes turberas de *Sphagnum* spp. cerca de los cuerpos de agua y pantanales. En los tepes altos (Figura 22a) se encuentran dos géneros representativos, *Campylopus* y *Sphagnum*, que coinciden en ser de hábito terrestre; aunque algunos se adaptan muy bien a lugares más húmedos, incluso semiacuáticos, como *Sphagnum*. Los tepes bajos son más diversos tanto en formas de vida como en hábitos. Dentro de la familia Pottiaceae la mayoría son tepes bajos que habitan rocas o en troncos

en descomposición. También se encuentran tepes bajos terrestres (*Polytrichum juniperinum*) (Figura 22b) y epífitos (*Brium* sp.). Estas diferencias de hábitos entre los diferentes tamaños de los tepes se deben a las condiciones particulares de clima, ya que en el suelo necesitan mayor densidad para retener más agua. Los tepes ralos a veces son menos abundantes (*Campylopus* sp. y *Racomitrium purpurascens*) (Figura 22c) y la mayoría son de hábitos terrestres y epilíticos.

Los cojines (Figura 22d) son otra adaptación de formas de vida encontradas en el páramo y están altamente adaptados para conservar agua. Su superficie irregular reduce la evaporación ya que el grosor de la capa límite determina la velocidad de la pérdida de agua (Glime, 2013). La mayoría son de hábito terrestre (*Campylopus* spp. y Pottiaceae), pero también hay epífitos (*Daltonia* sp. y Pottiaceae), epilíticos (*Racomitrium* sp.) y saprófitos (*Zigodon* sp.). Las esteras, tapetes o felpas (Figura 22e)

son otra forma de vida en el páramo, habitan principalmente en el suelo, como *Pleurozium screberi*, *Sphagnum* sp., *Breutelia* sp., *Dydymodon* sp. y *Marchantia polymorpha*; y algunos epilíticos como *Racomitrium* sp. y *Platyhypnidium aquaticum*, de hábito acuático. Este último puede ser clasificado, también, como forma serpentina, pues tiene tallos largos por los que corre el agua.

Las formas péndulas o colgantes, aunque más presentes en bosques de niebla, en el páramo se han adaptado y colonizado hábitats epífitos para captar y retener agua. Algunos musgos con forma pendular encontrados en el páramo también se pueden encontrar terrestres con forma de vida abanico o en tapetes como *Thuidium* sp. y *Pleurozium screberi*, respectivamente. Aunque puede que explore otros hábitats, *Hypnum amabile* (Figura 22f) se evidenció en el páramo de Sumapaz con hábitos epifíticos.

- **Helechos:** los helechos influyen en el establecimiento del suelo y controlan el potencial de regeneración (Russell y Vitousek, 1997; George y Bazzaz, 1999). Los helechos tropicales se caracterizan por una alta diversidad de formas de vida; sin embargo, hay pocos estudios a gran escala de la ecología funcional de estas

diferentes formas (Watkins, Mack y Mulkey, 2007) y hay diferentes clasificaciones en la literatura. Por ejemplo, la clasificación según Raunkiær que se basa en la posición del brote, en la cual las especies con brotes perennes expuestos libremente se clasifican como fanerófitos y las que tienen brotes perennes bien protegidos (epífitas y árboles helechos) se clasifican como hemicriptófitos y geófitos (Kornás, 1993). De otra parte, Watkins *et al.* (2007) mencionan que todas las especies, por lo general, pueden estar dentro de uno de los siguientes tres grupos de hábitats o formas de vida: epífitas, hemiepífitas o terrestres (Figura 23). Esta clasificación no es clara, ya que confunde el hábitat y las formas de vida por lo cual debe ser evaluada o aclarar mejor sus conceptos. Además, dentro de cada una de estas *formas de vida* existen variaciones; por ejemplo, se encuentran especies xéricas a méxicas terrestres, primaria y secundariamente hemiepífitos, epífitos en troncos, ramas y epipétricos (Watkins *et al.*, 2007).

Kessler *et al.* (2011) sugieren una clasificación más amplia, en comparación con la que mencionan Watkins *et al.* (2007). Las formas de vida terrestres son hierbas terrestres; helechos arborescentes son especies

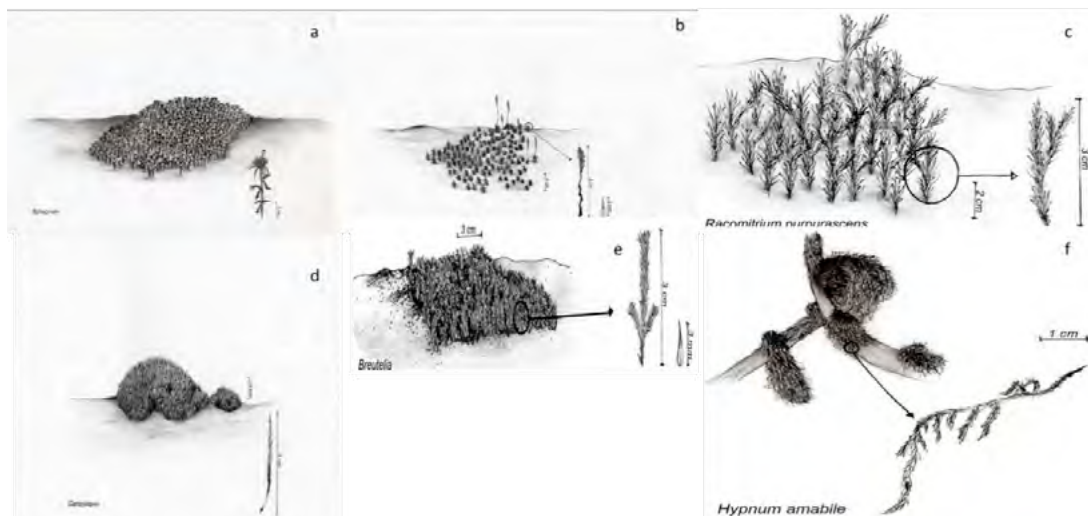


Figura 22. Ejemplos de formas de vida de los musgos. A) *Sphagnum* sp., formando tepes altos de grandes extensiones, B) *Polytrichum juniperinum* en tepes bajos terrestres, C) *Racomitrium purpurascens* en tepes ralos terrestres, D) *Campylopus* sp., formando cojines terrestres, E) *Breutelia* sp., en estera, F) *Hypnum amabile* en forma pendular.

Fuente: elaboración propia.

terrestres con un tronco bien desarrollado con al menos 0.5 m de tallo maduro; formas litofíticas son especies que crecen en las rocas con poco o sin suelo, incluyendo taxa reofítico; hemiepífitas son especies escaladoras enraizadas en el suelo; epífitas con rizoma fasciculado, con la distancia entre los internodos en promedio más corto que el diámetro del rizoma; epífitas con rizoma largo rastrero, con la distancia entre los internodos excediendo el diámetro del rizoma; epífitas atrapa-escombros tienen hojas con forma de embudo usadas para recolectar hojarasca.

Los musgos y helechos pueden ocupar hábitats epífitos, se pueden encontrar en la necromasa de los frailejones (*Espeletia* spp.) y en las ramas de arbolitos. Las rocas también pueden albergar varios nichos: en la parte más alta, en los lados, en las grietas, y pueden depender del nivel de humedad a la que esté expuesta (Griffin, 1979). Por ejemplo, para helechos en el hábitat reofítico, crecen en rocas o a la orilla de un arroyo

o de cualquier laguna en las que están expuestos a períodos de inundación, mientras que en los hábitats litofitos no están expuestos necesariamente a inundaciones (Mehltreter, 2008), como puede suceder también en musgos. Los hábitats terrestres también dependen de la humedad; de manera que, por ejemplo, en zonas despejadas o zonas pantanosas algunos prefieren sustratos de materia en descomposición (hojarasca, troncos en descomposición), en cuanto otros prefieren hábitos acuáticos o semiacuáticos en lagunas, ríos o en las orillas de estos.

A nivel de páramo, son pocos los estudios específicos de musgos (Cabrera y Cleef, 2014). Aun así, sobresalen los géneros *Elaphoglossum*, *Phlegmariurus*, *Hymenophyllum*, *Isoetes*, *Jamesonia* y *Lycopodium* (Luteyn, 1999; Rangel-Ch., 2000).

- **Líquenes:** en la región de páramo son frecuentes las especies foliosas (en forma de hoja) y fruticasas (en forma de arbusto) de las familias Parmeliaceae

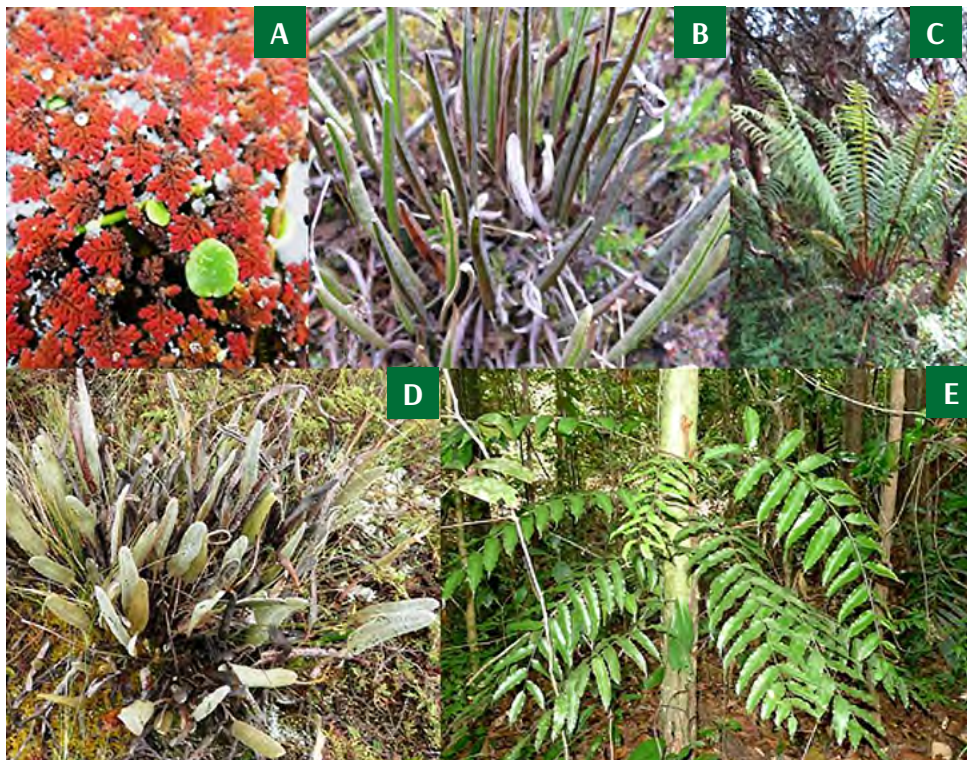


Figura 23. Formas de vida y hábitos de helechos. En el páramo de Sumapaz. A) helecho de hábito acuático *Azolla* sp. B, C, D) helechos terrestres. En Bahía, Brasil. E) helecho con forma de vida hemiepífita *Lomariopsis marginata*.

Fuente: Alex Popovkin.

(incluyendo Usneaceae), Cladoniaceae, Stereocaulaceae, Lobariaceae, Physciaceae y Collemataceae, las cuales a su vez están bien representadas en las zonas templadas del mundo (Sipman, 2002). Según Moncada y Lücking (2011), los géneros más destacados de macro líquenes de la región de vida paramuna de Colombia pertenecen a las formas de crecimiento

foliosas: *Sticta*, *Lobariella*, *Leptogium*, *Erioderma*, *Dictyonema*, *Hypotrachyna* y *Peltigera* (Figura 24); y fruticosas o erectos-dimórficos como *Cladonia*, *Stereocaulos*, *Thamnolia*, *Dibaeis* y *Phyllobaeis* (Figura 25). Dentro de las formas de crecimiento costrosas se destacan *Diploschistes*, *Placopsis*, *Porpidia* y *Rhizocarpon* (Moncada y Lücking, 2011) (Figura 26).



Figura 24. Formas de vida foliosa más frecuentes en el páramo. A) *Sticta gyalocarpa*, B) *Lobariella sipmanii*, C) *Erioderma barbellatum*, D) *Leptogium phyllocarpum*, E) *Dictyonema hirsutum* y F) *Peltigera dolichorrhiza*

Fuente: Moncada y Lücking (2011).



Figura 25. Formas de vida fruticosa frecuentes en el páramo. A) *Thamnolia vermicularis*, B) *Cladonia rangiferina*, C) *Stereocaulon strictum*, D) *Dibaeis columbiana* y E) *Phyllobaeis imbricata*.

Fuente: Moncada y Lücking (2011).

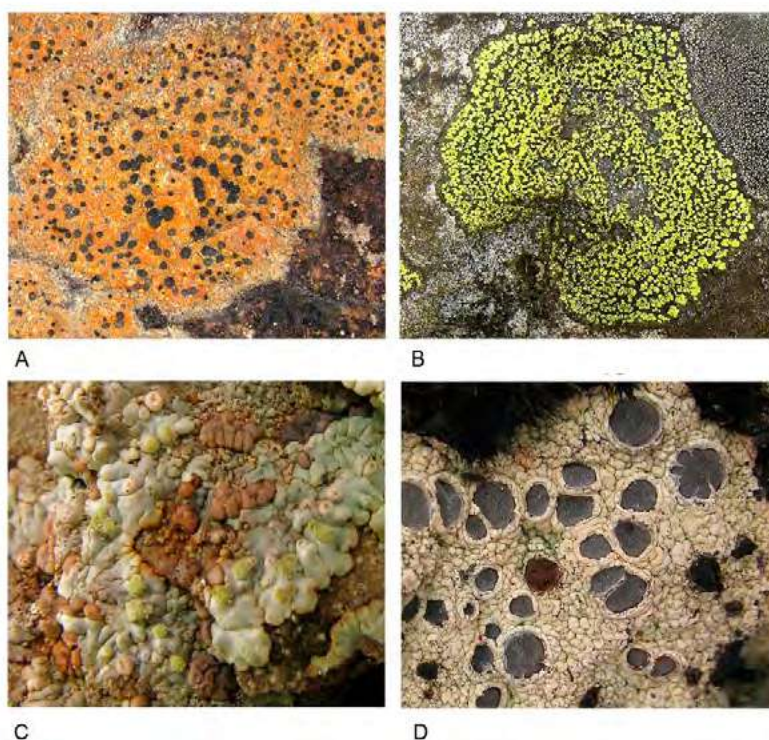


Figura 26. Formas de vida costrosa frecuentes en el páramo. A) *Porpidia flavocaerulescens*, B) *Rhizocarpon geographicum*, C) *Placopsis rhodocarpa* y D) *Diploschistes cinereocaesius*.

Fuente: Moncada y Lücking (2011).

Tipos de vegetación

Las clases de vegetación se definen por su fisonomía, pero están asociadas con las condiciones climáticas y edáficas de cada sitio. En el páramo se encuentran al menos siete tipos de vegetación de acuerdo con la vegetación dominante; por lo que puede haber varios tipos de vegetación en una misma localidad (Rangel-Ch., 1995; Rangel-Ch, Lowy y Aguilar, 1997).

Existen varias clasificaciones de la vegetación de los páramos en Venezuela, Ecuador y Colombia; la mayoría usa el método fitosociológico y han dado lugar a más de 500 tipos de vegetación o comunidades descritas (Peyre, 2015).

Dentro de las clases de vegetación se encuentran los pajonales, vegetación herbácea dominada por macollas de gramíneas y especialmente por el género *Calamagrostis*; frailejonales, vegetación con estrato arbustivo emergente conformado por las caulirrósulas

de *Espeletia*; matorrales, vegetación arbustiva presente tanto en el páramo como en el subpáramo donde destacan géneros como *Castilleja*, *Diplostephium*, *Hypericum* y *Pentacalia*; prados, vegetación con predominio del estrato rasante y generalmente presente en turberas o bordes de lagunas en los que se destacan los cojines de *Plantago rigida*, *Xenophyllum humile* y *Distichia muscoides*; chuscales, completamente dominados por *Chusquea tessellata* conocida como el bambú de páramo que se desarrollan en suelos especialmente húmedos y encharcados; bosques achaparrados, incluye bosquecitos mixtos con especies como *Escallonia myrtilloides*, *Hesperomeles obtusifolia* y diferentes especies de Asteraceae y Ericaceae. Pueden encontrarse también bosques de mayor altura, hasta 8 m, de *Polylepis*, vegetación de pantanos y turberas que se desarrolla en suelos con el nivel freático superficial con abundancia de musgos como *Sphagnum* y plantas que crecen como cojines o tapetes (Figura 28).

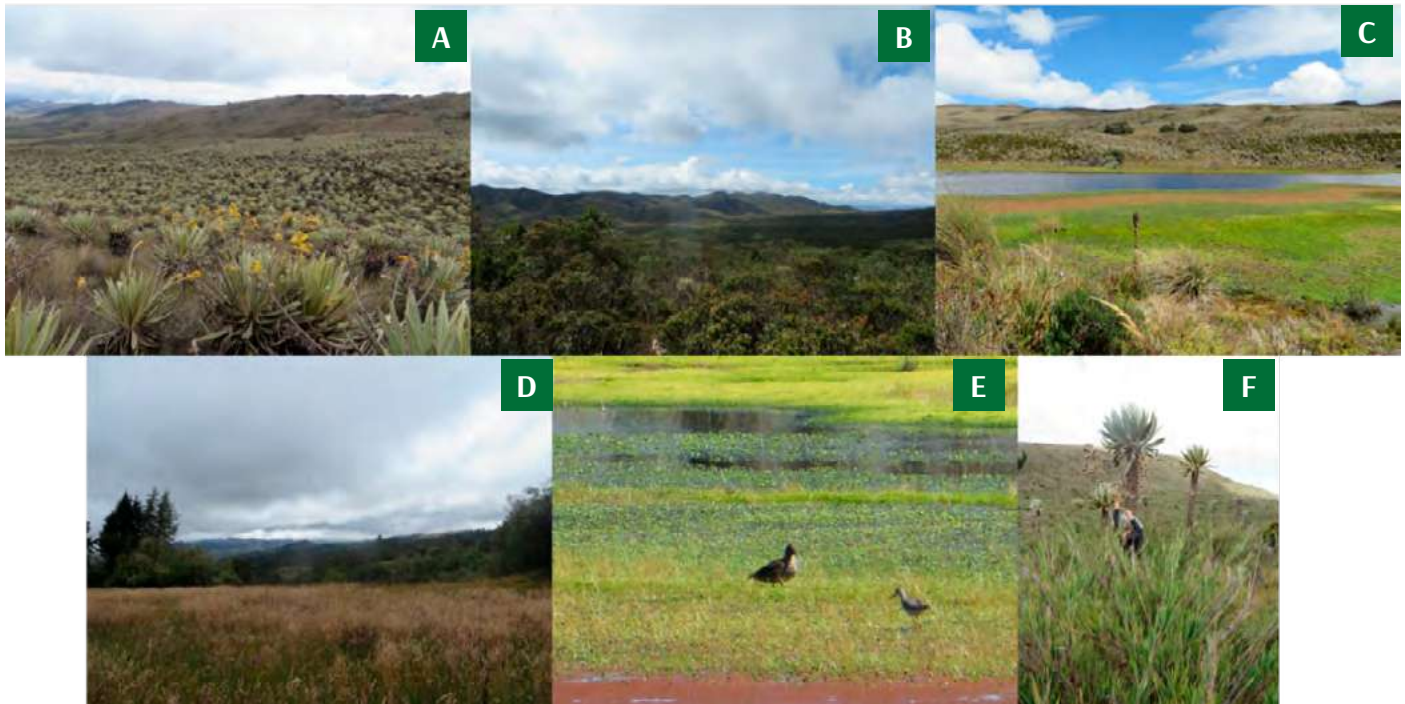


Figura 28. A) Frailejonal acompañado de *Calamagrostis* en el páramo de Sumapaz; B) Arbustal del páramo de Pasquilla (Bogotá, Región Capital); C) paisaje con prados, vegetación de turbera y, al fondo, frailejonal del páramo de Sumapaz; D) pajonal en el páramo de Pasquilla; E) vegetación de pantanos o turberas del páramo de Sumapaz; y F) Chuscal con frailejones de *Espeletia aff. Killipii* del páramo de Chingaza (Cundinamarca).

Fuente: Laura Victoria Pérez.

Entre todos los tipos descritos, los más frecuentes en el páramo son los matorrales (96 tipos), seguidos de la vegetación acuática o de pantano y los pajonales (42), prados (40) y frailejonales (32) (Rangel-Ch., 2000). La **Figura 29** muestra la frecuencia de los diferentes tipos de vegetación en cada franja de páramo.

Fisiología de plantas tropicales altoandinas

Como se ha dicho, las plantas de páramo presentan atributos que no solamente les permiten adaptarse a las condiciones, sino que pueden cambiar a través de los gradientes para favorecer la adaptación a las condiciones extremas. Uno de los atributos comunes en el páramo es la pubescencia que regula la radiación incidente, la economía hídrica y la difusión de gases en la hoja (Meinzer y Goldstein, 1985). En los frailejones

la pubescencia aumenta con el gradiente altitudinal actuando como regulador térmico para mantener la temperatura óptima para la fotosíntesis. La pubescencia en *Espeletia schultzii* aumenta a mayor elevación para que la temperatura foliar se mantenga alta; además, la capa pubescente aumenta la resistencia al flujo de vapor de agua ligado al aumento de resistencia estomática lo que reduce la transpiración (Meinzer y Goldstein, 1985). La pubescencia puede reflejar más del 20 % de la radiación incidente, aumenta la capa límite (capa entre la hoja y el aire), disminuye la pérdida de calor por convección durante la transpiración y retiene la humedad al reducir el efecto abrasivo y la desecación por el viento (Castrillo, 2006). También reflejaría el exceso de fotones que no pueden ser usados en procesos fotosintéticos, evitando la fotooxidación (Azócar y Rada, 2006), hecho importante en las condiciones de alta radiación del páramo.

Baruch (1979) comparó dos especies de *Espeletia*, una pubescente y la otra no, a una misma altitud.

Tipo de vegetación	Subpáramo (3000-3500m)	Páramo medio (3499-4000 m)	Superpáramo (>4000)	Formas de vida dominantes
Vegetación boscosa				
	0.066	0.025	0.009	Arbolitos y arbustos esclerófilos
Matorrales				
Matorral típico	0.180	0.175	0.170	Arbustos esclerófilos, bambusoides, macollas, hierbas erectas, radicantes y estoloníferas graminoides
Matorral rosetofilo (Arbustal rosetal)	0.022	0.013	0.009	Arbustos esclerófilos, rosetas acaules, hierbas erectas, radicantes y estoloníferas graminoides, cojines
Matorral pajonal	0.011	0.004	0.000	Macollas, hierbas erectas, radicantes y estoloníferas graminoides
Frailejonales				
Frailejonal	0.049	0.046	0.019	Rosetas caulescentes, rosetas acaules, arbustos esclerófilos, bambusoides
Frailejonal pajonal	0.033	0.021	0.019	Rosetas caulescentes, rosetas acaules, macollas, hierbas erectas, radicantes y esclerófilos, graminoides
Pajonales				
Pajonal	0.044	0.067	0.085	Macollas, rosetas acaules, hierbas erectas, radicantes y estoloníferas graminoides
Pajonal arbustal	0.005	0.021	0.028	Macollas, rosetas acaules, arbustos esclerófilos
Pajonal rosetal	0.000	0.004	0.019	Macollas, rosetas acaules
Rosetal				
	0.022	0.004	0.009	Rosetal acaules, hierbas erectas, radicantes y estoloníferas, graminoides, hierbas rasantes, reptantes o postradas
Prados				
	0.038	0.075	0.179	Hierbas erectas, radicantes y estoloníferas graminoides, hierbas rasantes, reptantes o postradas, rosetas acaules
Chuscales				
Chuscal	0.044	0.038	0.000	Bambusoides, arbustos esclerófilos, arbolitos, rosetas acaules, musgos y helechos
Chuscal frailejonal	0.000	0.004	0.000	Bambusoides, arbustos esclerófilos, rosetas acaules, rosetas caulescentes, musgos y helechos
Pastizales				
	0.005	0.008	0.009	Macollas, musgos, hierbas rasantes, reptantes o postradas
Vegetación de turbera				
	0.016	0.000	0.009	Musgos, hierbas rasantes, reptantes o postradas, hierbas erectas, radicantes y estoloníferas graminoides
Vegetación de cojines				
	0.000	0.004	0.009	Musgos, hierbas rasantes, reptantes o postradas, hierbas erectas, radicantes y estoloníferas graminoides rosetas acaules
Vegetación acuática o de pantano				
	0.077	0.100	0.075	Hierbas erectas, radicantes y estoloníferas graminoides

Figura 29. Tipos de vegetación en cada franja de páramo. Las barras indican la frecuencia de cada tipo de vegetación para cada franja de páramo.

Fuente: elaboración a partir de Rangel-Ch. (2000b).

Encontró que las hojas pubescentes tienen una mayor fotosíntesis debido a un mejor manejo de la radiación, además que sus valores cambian menos durante el año. Por su parte, la especie de hojas glabras registró mayores cambios en la fotosíntesis y una mayor disminución de esta en la estación seca.

En el páramo hay aumentos instantáneos de la radiación que puede alcanzar hasta 3000 μmol de fotones/ m^2s y que van ligados a aumentos de temperatura de la hoja hasta de 4-5 $^{\circ}\text{C}$ en intervalos de minutos tanto en formas de roseta caulescente (*Espeletia grandiflora*) como en bambusoides (*Chusquea tessellata*) (Sánchez, Posada y Smith, 2014). La inclinación de las hojas en el páramo reduce la incidencia de luz en 50-60 % respecto a hojas horizontales. En casos como *Espeletia*, respecto a *Ch. tessellata*, aunque sus hojas se encuentran más expuestas a la luz, la presencia de hojas más gruesas y una mayor pubescencia puede dar lugar a la disminución de la variabilidad de la temperatura foliar asociada al aumento de radiación. A su vez, especies más cerca del suelo están expuestas a menores temperaturas en la noche, pero evita el calentamiento en horas de mayor radiación (Sánchez *et al.*, 2014).

Con relación al balance de energía, los árboles y los arbustos presentan las menores diferencias entre la temperatura del aire y la hoja, mientras que las rosetas acaules y hierbas presentan diferencias cercanas a 15 $^{\circ}\text{C}$ y los cojines a 27 $^{\circ}\text{C}$; a mayor compactación de la copa de hojas respecto al suelo (*e.g.* cojines) hay mayores diferencias con la temperatura del aire durante el día y la noche debido al efecto de la velocidad del viento y la disminución del intercambio convectivo de calor (Kleier y Rundel, 2009). Además, su cercanía a la superficie del suelo permite una reducción de pérdida de calor sensible (Azócar y Rada, 2006).

Cabrera, Rada y Cavieres (1998) evaluaron el efecto de la temperatura en la fotosíntesis de dos formas de vida a lo largo de un gradiente: una roseta basal, *Acaena cylindrostachia*, y una hierba 20-50 cm por encima del suelo, *Senecio formosus*. Se encontró una disminución de la fotosíntesis con el aumento de la altitud, que se ha hallado también para árboles y frailejones (Cavieres, Rada, Azócar, García-Núñez y Cabrera, 2000; Rada, Azócar, González y Briceño, 1998). No se encontraron grandes diferencias en la fotosíntesis entre formas

de vida indicando la adaptación de cada una frente a aspectos como la temperatura y la humedad.

Una de las condiciones a las cuales las plantas de páramo presentan adaptaciones son las temperaturas congelantes, principalmente en la madrugada. Las plantas pueden tolerar la formación de hielo en espacios intercelulares, evadirla soportando temperaturas bajo cero sin formación de hielo en los tejidos o realizando super-enfriamiento, un mecanismo que permite la disminución de la temperatura del tejido por debajo del punto de congelamiento de equilibrio sin la ocurrencia de congelamiento de agua extracelular (Körner, 2003). La evasión también se da por aislamiento de órganos de temperaturas bajas (Rada, 2016). El primer caso tiende a suceder en lugares en los que las temperaturas bajo cero se mantienen por largos periodos mientras que el segundo es más frecuente en sitios en los cuales la duración de las temperaturas congelantes es corta (Larcher, 2003). La tolerancia se da gracias a proteínas y presencia de mucílagos que promueve la formación de hielo y hace que la deshidratación sea gradual (Goldstein y Nobel 1993 citado en Azócar y Rada, 2006).

La evasión se puede dar por aislamiento para la protección de órganos de las temperaturas bajo cero o mediante un aislante térmico para la prevención de la formación de hielo por evasión de la nucleación del suelo. Hay cuatro mecanismos principales de evasión: 1) mantenimiento de la temperatura por encima de cero o evasión de bajas temperaturas; 2) el ya nombrado super-enfriamiento que está soportado por dimensiones celulares y espacios intercelulares reducidos, contenido hídrico bajo, ausencia de nucleadores internos y barrera contra nucleadores externos; 3) disminución del punto de congelamiento del agua; y 4) ausencia de agua libre.

La evasión es el mecanismo más común en especies leñosas de los Andes tropicales (Squeo *et al.*, 1991; Azócar y Rada, 2006; Rada, Goldstein, Azócar y Meinzer, 1985; Rada, García-Núñez y Rangel, 2009). El super-enfriamiento se ha detectado en rosetas (*Espeletia*) y arbustos enanos asociados a rasgos anatómicos como mesófilo compacto con bajo contenido de agua apoplástica (Azócar y Rada, 2006; Cavieres *et al.*, 2000; Rada *et al.*, 1985) y sin necesidad de ajuste osmótico.

La capacidad de súperenfriamiento en las rosetas gigantes se explica por: hojas sésiles que reducen el efecto de los vientos y amortiguan la nucleación de hielo, presencia de una capa hidrofóbica pubescente que evita los nucleadores externos, tamaños celulares e intercelulares pequeños que reducen la opción de la formación de cristales en los espacios apoplásticos (Goldstein, Rada y Azocar, 1985b; Rada, Goldstein, Azócar y Torres, 1987; Rada, 2016). La capacidad de super-enfriamiento y temperatura de daño están relacionadas con la elevación; las especies a menores elevaciones registran daño entre -5 y -8 °C y a mayores altitudes por debajo de -10 °C (Goldstein *et al.*, 1985b; Rada *et al.*, 1987) lo cual está asociado con menores contenidos apoplásticos de agua (Rada, 2016).

En otras especies arbóreas como *Polylepis sericea* la evasión se da por la acumulación de solutos osmóticamente activos y carbohidratos (Rada *et al.*, 1985) que ayudan al mantenimiento del estado hídrico. Mientras que en hierbas, incluyendo pastos, se ha registrado la tolerancia a la formación de hielo, congelamiento con nucleación a temperaturas entre -6.3 y -3 °C y 50 % de daño ocurriendo entre -19 y -7 °C (Márquez, Rada y Fariñas, 2006). En árboles (*Podocarpus oleifolius*) se registró una capacidad de super-enfriamiento de -3 °C, menor que en otras formas de vida (Cavieres *et al.*, 2000) y se ha reportado también la capacidad de super-enfriamiento en arbustos pequeños (*Hinterhubera lanuginosa*) y en arbustos como *Hypericum laricifolium* (Squeo *et al.*, 1991). Los árboles y las rosetas gigantes tienden exclusivamente a los mecanismos de evasión (Rada *et al.*, 1985b; Goldstein *et al.*, 1985a), principalmente a través del súperenfriamiento; mientras los pastos (Márquez *et al.*, 2006), las rosetas acaulescentes y los cojines (Azocar *et al.*, 1988; Squeo *et al.*, 1991) toleran la formación de hielo y así la deshidratación en sus tejidos foliares. Los arbustos y las hierbas poseen tanto la evasión como la tolerancia (Squeo *et al.*, 1991; Azócar y Rada, 2006).

Ely, Rada y Gutiérrez (2011) compararon la resistencia al congelamiento de tres especies de diferentes formas de vida (trepadoras, arbustos) del género *Chusquea* a lo largo de un gradiente bosque-páramo entre 2550 y 4010 m s. n. m. No se encontraron diferencias en su estrategia que consiste en evadir la formación de

hielo a través de súper-enfriamiento. La uniformidad en la respuesta fisiológica en las diferentes altitudes y formas de vida se debe a que crecen en condiciones de elevada humedad y nubosidad, además de que *Chusquea* es un grupo relativamente nuevo y su diversificación morfológica no refleja un nivel fisiológico.

Otra estrategia común en el páramo es la protección de las zonas meristemáticas; en las rosetas gigantes se están formando continuamente nuevas hojas pubescentes desde la yema apical interior. En la noche, las hojas adultas se doblan por medio de movimientos nictinásticos para formar una capa compacta y densa que protege la yema apical impidiendo el congelamiento del agua interna. Se cree que habría una disminución del potencial de turgencia del mesófilo superior mientras que el interior permanecería turgente (Beck, 1994 citado en Azócar y Rada, 2006). Rada *et al.* (1985) encontraron diferencias hasta de 6 °C entre la temperatura de la yema apical y la temperatura del aire en *Coespeletia timotensis* y *C. spicata*. Esta estrategia también se ha descrito en rosetas de la montaña alpina africana (Hedberg, 1964). En la Figura 30 se observan los mecanismos de resistencia o supervivencia al congelamiento de las plantas de páramo obtenido de Azócar y Rada (2006).

Respecto a la conservación del estado hídrico, los arbustos no almacenan agua y por ello tendrían mayores reducciones en la conductancia en la estación seca y húmeda, así como mayores cambios en el estado hídrico respecto a otras especies como *Espeletia*. Los frailejones mantienen su potencial hídrico ligado a la presencia de una médula que almacena agua (Llambí, Fontaine, Rada, Saugier y Sarmiento, 2003) y tiene contacto con el xilema (Rada, 2016), lo cual ayuda a mantener el balance de carbono en las horas de la mañana (Monasterio y Sarmiento, 1991). Se ha visto que hay una relación entre la capacidad de almacenamiento del agua y el control estomático (Rada, 2016). La necromasa en el tallo también favorece el estado hídrico porque evita la formación de burbujas o embolismo en la columna de agua por medio del aislamiento térmico; además, es una estrategia para la translocación de nutrientes hacia las hojas jóvenes (Rada, 2016). Se ha evidenciado que, si se elimina la capa de hojas alrededor de la médula, hay mortalidad

debido a las bajas temperaturas y a la disminución de la disponibilidad de agua para la planta por congelamiento de esta (Goldstein y Meinzer, 1983). Los efectos letales estarían causados por la inhibición de la recarga de la médula en periodos de temperaturas congelantes y bajo potencial hídrico del suelo, embolismo en el xilema inducidos por congelamiento y menor capacidad de almacenamiento de la médula (Azócar y Rada, 2006). Rada (2016) realizó una gráfica en la que integra los resultados obtenidos en potencial hídrico foliar promedio y mínimo y pérdida de turgencia de las diferentes formas de vida del páramo junto con la temperatura de daño, tal como se observa en la **Figura 31**.

Quintero-Linares *et al.* (2005) evaluaron la fluctuación del potencial hídrico y el ajuste osmótico de *Espeletia grandiflora*. Encontraron un menor potencial hídrico en plántulas que en adultos con una tendencia más marcada hacia la época seca, lo cual se ha encontrado en otras especies de frailejón (Rada *et al.*, 1985). No se halló una relación de la concentración de prolina y azúcares que pudiesen aumentar el estado

hídrico y el potencial hídrico en estado adulto, pero sí en las plántulas en época seca. La prolina disminuye la deshidratación celular y el punto de congelamiento del citoplasma, crioprotege las membranas celulares de los organelos celulares y las enzimas. En *E. grandiflora* el potencial hídrico foliar está dirigido por el potencial hídrico del aire y la temperatura. Se ha registrado una menor producción de hojas durante la estación seca debido a la poca disponibilidad de agua (Cavelier *et al.*, 1992) lo cual concuerda con Smith y Young (1987), quienes evidenciaron que el crecimiento de las plantas es típicamente estacional, con altas tasas en la temporada de lluvias.

En rosetas gigantes en estado de plántula y juvenil se daría menor acumulación de agua en la médula, lo que significaría mayor vulnerabilidad a las condiciones extremas a nivel del suelo (Guariguata y Azocar, 1988; Rada, 2016), principalmente el estrés hídrico. Especies de *Espeletia* con mayor elasticidad de las paredes celulares pueden ocupar sitios más secos en su etapa juvenil ya que menos elasticidad significa que pierden turgencia más rápidamente (Azocar y Rada, 2006).

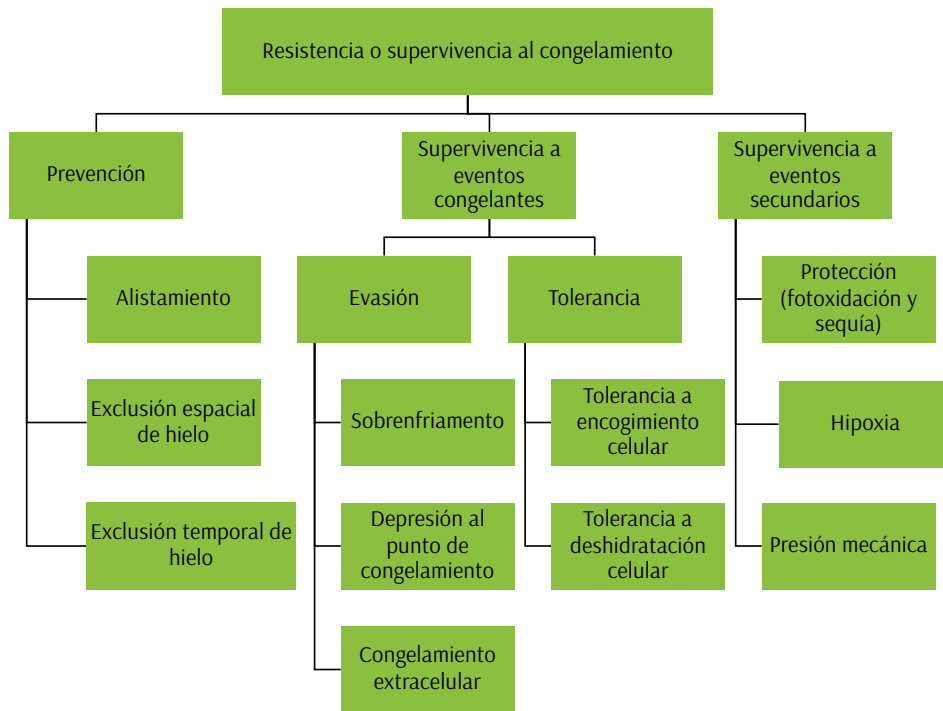


Figura 30. Estrategias de resistencia y supervivencia al congelamiento de plantas de páramo.

Fuente: Azócar y Rada (2006).

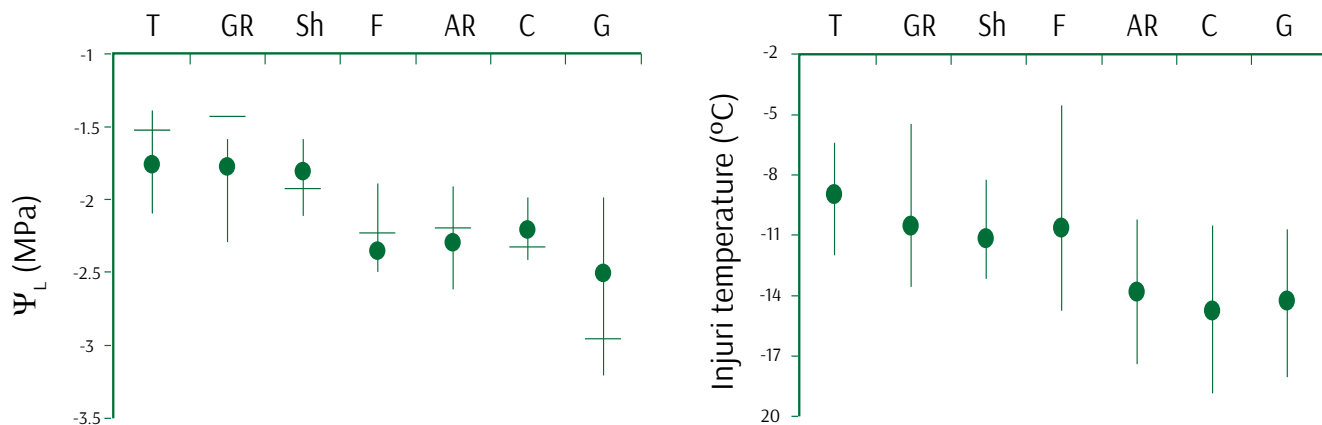


Figura 31. Arriba. Potencial hídrico foliar (ψ_L) en el punto de pérdida de turgencia (●) y valor mínimo de potencial hídrico foliar (–) en diferentes formas de vida del páramo. Las barras verticales se extienden hacia arriba y abajo para registrar los potenciales hídricos máximos y mínimos a pérdida de turgencia para cada forma de vida. Abajo. Temperatura media de daño (●) en diferentes formas de vida del páramo. Las barras verticales se extienden para mostrar los valores máximos y mínimos de cada forma de vida. Árboles (T), rosetas gigantes (GR), hierbas (F), rosetas acaulescentes (AR), cojines (C), pastos (G).

Fuente: Rada (2016).

El control hídrico se da también a través de un incremento en los azúcares solubles, como se ha encontrado en *Draba chinophilla*, una planta del super-páramo de Venezuela. Los azúcares dan lugar a un descenso en el potencial osmótico nocturno en respuesta a una disminución de temperatura por debajo de cero (Azócar, Rada y Goldstein, 1988). Esta planta arroseada que crece hasta los 4800 m s. n. m. puede mantener su tejido congelado a $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ y solo se produce daño a $-14\text{ }^{\circ}\text{C}$. Esta planta tiene también una médula constituida por espacios aeríferos conectados con las hojas y las raíces que podría concentrar el dióxido de carbono de la respiración para ser utilizado en el proceso fotosintético sin necesidad de abrir mucho los estomas y conservando el agua, lo que le ayuda a crecer a elevadas altitudes (Azócar y Rada, 2006). En árboles como *Polylepis sericea* la fluctuación de azúcares en época seca y húmeda evidencia los cambios en el potencial hídrico (Rada *et al.*, 1985).

Actualmente, la deforestación ha llevado a la fragmentación, el cual es un fenómeno que afecta la fisiología y la adaptación de las especies. Ramos *et al.* (2012) estudiaron la fisiología de *Polylepis quadrijuga* en matriz de pastos, borde de fragmentos e interior. Se encontró

que en la matriz de pastos las temperaturas pueden ser de hasta $14\text{ }^{\circ}\text{C}$ por encima respecto a un bosque conservado. En el borde y la matriz hay adaptaciones para el ajuste de los individuos a bajas temperaturas nocturnas, viento y alta irradiación: aumento del tejido fotosintético como área foliar, biomasa y clorofila para el máximo aprovechamiento de la luz, paredes suberizadas y epidermis biestratificadas con sustancias antioxidantes para la reducción de la pérdida de agua y el daño de los tejidos por foto-oxidación (Larcher, 2003).

Los musgos pueden sobrevivir a pérdidas de agua por encima del 90 % de su contenido de humedad durante dos semanas. Montenegro (2011) evaluó aspectos fisiológicos y bioquímicos en *Pleurozium schreberi* asociado a la tolerancia a la deshidratación. Encontró que bajo condiciones de déficit hídrico se detiene la fotosíntesis y disminuye la respiración a valores cercanos a cero, mientras que aumenta el contenido de proteínas solubles totales asociado a la protección del aparato fotosintético del daño oxidativo y la actividad específica de la catalasa. También aumenta la concentración de la hormona ácido absísico y el contenido de azúcares solubles totales y sacarosa que podrían ser osmolitos para el ajuste osmótico,

la osmoprotección y servir también como fuente de energía. Cuando el musgo se rehidrata se restaura la fotosíntesis y la respiración inmediatamente, luego se activan procesos asociados con la actividad peroxidasa (daño foto-oxidativo) y el contenido de prolina (relacionado con el estado hídrico de la planta).

Debido a la escasez de árboles en el páramo, su fisiología se ha estudiado considerablemente a través de los bosques de *Polylepis* que crecen por encima de la línea de árboles. Vélez, Cavellier y Devia (1998) evaluaron los rasgos ecológicos de los árboles del ecotono de *Polylepis quadrijuga* y encontraron que una alta producción sería clave para la ocurrencia de esta especie de árbol en el ecosistema. Esta alta producción estaría dada por altas concentraciones de nitrógeno, alta re-translocación de nitrógeno foliar y baja longevidad de la hoja; lo que le permitiría competir exitosamente con otras formas de vida como pastos, en los cuales la mayor parte de la biomasa es fotosintéticamente activa. Otros rasgos como alta concentración de flavonoides podrían jugar un papel en la adaptación de las especies a condiciones como herbivoría y alta radiación (radiaciones UV-B), así como la sincronización de etapas fenológicas con una estacionalidad marcada.

El ecotono o línea de árboles

Entender la distribución de las plantas en el gradiente incluye la caracterización de las condiciones que regulan el ecotono. Este se describe como una zona compleja de transición entre los bosques alto andinos y los páramos propiamente dichos (Ramírez *et al.*, 2009; Llambí, Ramírez y Schwarzkopf, 2014).

Llambí *et al.* (2014) han evaluado los aspectos que gobiernan el ecotono bosque-páramo y han llegado a la conclusión de que el grado de exposición puede ser un factor importante en la dinámica del límite de los bosques tropicales; los altos niveles de radiación podrían regular patrones y procesos de establecimiento de plantas leñosas en el límite del bosque junto con la temperatura, los cuales controlarían los procesos de fotoinhibición de la fotosíntesis (Dulhoste, 2010). Otro factor limitante en el crecimiento de dosel por

encima del ecotono sería las bajas temperaturas del suelo que inhibiría la expansión celular y el crecimiento radicular en las especies leñosas (Körner, 2003). La altitud y conformación del ecotono bosque-páramo en los Andes tropicales puede ser muy variable y responder de forma compleja a la heterogeneidad espacio temporal, incluso en áreas sin intervención antrópica en función de factores como el grado de aislamiento y altitud máxima del macizo montañoso, la estacionalidad de las precipitaciones, la exposición, topografía y las características de los suelos (Bader, van Geloof y Rietkerk, 2007). La tendencia es que el ecotono se ubique a menores elevaciones en montañas más bajas o aisladas (Grubb, 1971), en vertientes más secas y con mayor estacionalidad hídrica (Ataroff, 2003) y en áreas sujetas a intervención antrópica, proceso conocido como paramización (Cortés, van der Hammen y Rangel-Ch, 1999). Cavieres *et al.* (2000) señalan que la ausencia de *Podocarpus oleifolius* en elevaciones altas se debe a la falta de mecanismos de resistencia al congelamiento.

La existencia de especies pioneras (nodriza) en el límite del bosque podría favorecer el establecimiento de otras especies menos resistentes a las condiciones de páramo abierto. Entre los tipos fisonómicos de páramo más comunes en la zona de transición se encuentran los arbustales parameros, rosetales arbustales y diferentes tipos de pajonales. Los páramos bajos de la transición se caracterizan por la presencia de gramíneas en macolla, rosetas caulescentes, arbustos esclerófilos enanos y hierbas no gramínoideas. Sin embargo, puede observarse en muchos casos como elementos dispersos arbolitos y arbustos altos de varias especies de bosque como *Diplostegium* y *Gynoxis* (Luteyn, 1999). Por encima de la zona de transición, entre el bosque continuo y el páramo, alcanzando altitudes que pueden variar entre los 3500 y los 4200 m s. n. m., se encuentran en algunos casos pequeños bosques aislados de *Polylepis* que por lo general están inmersos en la matriz del páramo andino, siendo posible encontrarlos también en zonas a mayor elevación en el páramo altoandino (Monasteiro, 1980) o superpáramo (Cuatrecasas, 1958). Los bosques de *Polylepis* están frecuentemente asociados a refugios postglaciales con condiciones ambientales muy particulares; sobre laderas y escarpes

con bloques de rocas (Monasterio, 1980). Vélez *et al.* (1998) descubrieron que la temperatura y el agua determinan las tasas de expansión foliar en *P. quadrijuga*. En *Polylepis sericea* se encontraron altas tasas fotosintéticas ($7\text{-}8 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$) que se acoplaría con una alta tasa respiratoria, lo cual parece ser un prerrequisito para la supervivencia de árboles por encima del límite de árboles (Goldstein *et al.*, 1994).

Gradientes de páramo y adaptaciones de las plantas

En el páramo hay una menor riqueza a mayor elevación (Sklenar y Ramsay, 2001). No obstante, en zonas húmedas la riqueza tiende a ser mayor (Sklenar, Bendix y Balsev, 2008), al igual que en las zonas de transición (Peyre, 2015). Ávila-Rodríguez (2014) encontró en el gradiente altitudinal del Parque Nacional Natural Chingaza que el área más diversa es la zona intermedia que se caracteriza por una gran homogeneidad, equitatividad y poca dominancia mientras que la zona baja es típicamente arbustiva. En la zona media se registran también arbustos y rosetas acaules como *P. santosii*, mientras que la zona alta tiene mayores registros de plantas arbustivas bajas y dominan las rosetas acaules, su vegetación es mucho más abierta y está dominada por gramíneas.

A mayor altitud hay un mayor grado de estrés, pero al mismo tiempo menos competencia (Baruch, 1982). En zonas por debajo de 3500 m s. n. m. el ambiente es menos severo, pero aumentan las interacciones competitivas. Uno de los procesos más difíciles para las plantas es el establecimiento a mayor altitud que se ayudaría por medio de la facilitación y la reproducción asexual (Ávila-Rodríguez, 2014). Anthelme *et al.* (2012) encontraron en *Azorella aretioides*, una planta cojín, que a menor altitud (4400-4550 m s. n. m.) se dan procesos de competencia o neutralidad mientras que a mayor altitud (4700 m s. n. m.) hay facilitación a otras plantas asociada a una mayor humedad de suelo y contenido de nutrientes debajo de los cojines.

Castrillo (1995 y 2006) evaluó la respuesta fotosintética de *Espeletia schultzii* a tres altitudes diferentes (3100, 3550 y 4200 m s. n. m.). Previamente, Rada *et al.* (1998) habían encontrado la disminución de la

fotosíntesis en la época seca debido a una disminución en la conductancia estomática para evitar la pérdida de agua. Se halló una mayor temperatura óptima de fotosíntesis, mayor actividad de la rubisco (enzima que fija el carboxilasa/oxigenasa en la fotosíntesis) y superior contenido de azúcares a mayor altitud; esto último asociado a una función crioprotectora y ajuste osmótico para mantenimiento de un buen estado hídrico, y una menor área foliar específica. No se encontraron diferencias en el contenido de clorofila, se cree que asociado con la protección que ejerce la pubescencia en el aumento de la radiación con la altitud. Por su parte, el área foliar específica disminuye a mayor altitud por valores altos de radiación que reducen el área foliar, pero aumentan el peso seco.

En general, en *Espeletia* se ha registrado gran plasticidad morfoanatómica relacionada con modificaciones del área foliar y dimensiones celulares, ajustes en la fotosíntesis, puntos de compensación, temperaturas óptimas de fotosíntesis, potenciales hídricos y osmóticos foliares y contenido de macronutrientes como nitrógeno (Goldstein *et al.*, 1985a; Rada *et al.*, 1998). Su regulación estomática está dada por el déficit de presión de vapor y el potencial hídrico de la hoja, lo cual es más evidente en plantas juveniles ya que en estado adulto se ayuda con el almacenamiento de agua en la médula (Azócar y Rada, 2006). Esto contrasta con estudios de otras formas de vida como *Hypericum laricifolium*, la cual cierra estomas en respuesta a la disminución de potencial hídrico, pero no al déficit de presión de vapor (Llambí *et al.*, 2003).

Macek, Macková y de Bello (2009) evaluaron tres especies de *Polylepis* a lo largo de un gradiente. Encontraron que a mayor altitud disminuye la altura de la planta, el tamaño de la hoja, la transpiración y la concentración de nutrientes. Se encontró que en dos especies, *P. tarapacana* y *P. tomentella* (que llegan a los 5000 m s. n. m.), su límite altitudinal estaría dado por la baja temperatura; mientras que en *P. rugulosa* (que alcanza los 4300 m s. n. m.) estaría además limitado por el agua.

Rada *et al.* (2008) evaluaron la respuesta de especies de *Lupinus* a la temperatura a lo largo de un gradiente altitudinal. Encontraron que *L. meridanus*, con una mayor distribución altitudinal, evade el congelamiento

mientras que *L. eromonomos* lo tolera. El límite superior de *L. meridanus* parece estar restringido por mecanismos de resistencia a la temperatura; mientras que *L. eromonomos* por una combinación de resistencia al frío y respuesta de asimilación de CO₂ a mayores altitudes.

Sucesiones ecológicas y disturbios en páramo

Las dos fuerzas principales que modelan los paisajes y que generan diferentes escalas de heterogeneidad son los disturbios y la sucesión (Vargas-Ríos, 2002). Para conocer la respuesta de las especies a los disturbios es importante conocer sus rasgos de historia de vida. En el páramo hay disturbios por erosión, lluvia (granizo) y vientos que producen deslizamientos a pequeña escala. También hay disturbios por heladas, más comunes en el superpáramo, disturbios por animales relacionados con escarbamiento, herbivoría y depredación masiva. En tanto que en los disturbios antrópicos los más comunes son el fuego, la agricultura y la ganadería (Vargas-Ríos, 2002).

Las sucesiones pueden primero favorecer una especie y luego otra. Por ejemplo, una especie tolerante al disturbio como *Rhynchospora macrochaeta* domina en cobertura porque se elimina la competencia,

principalmente epigea. No obstante, al aumentar el dominio de las gramíneas disminuye su ocurrencia (Vargas-Ríos, 2002). En especies como *Espeletia*, debido a la mortalidad de individuos entre los 40 y 60 cm y al pisoteo, se pierden los bancos de semillas germinables y los propágulos (Vargas-Ríos, 2002). En la **Figura 32** se observa la diversidad de grupos funcionales en relación con gradientes de disturbio (Vargas-Ríos, 2002).

Vargas-Ríos, Premauer y Cárdenas (2002) plantean cinco procesos asociados al disturbio por pastoreo: 1) mortalidad selectiva de *Espeletia killipii*: la combinación de fuego y pastoreo cambia inicialmente y luego elimina toda la estructura demográfica de las poblaciones de frailejón y el pisoteo excluye los mecanismos de regeneración reproductiva por mortalidad de plántulas y pérdida de bancos de semillas (Posada y Cárdenas, 1999; Cárdenas, Posada y Vargas-Ríos, 2002). 2) cambios en altura, fragmentación y aumento de la distancia entre los bambusoides: el pisoteo fragmenta su base y se inician procesos micro-sucesionales con la colonización de musgos, pequeñas gramíneas y hierbas diferentes a las de las áreas aledañas más pisoteadas y húmedas. 3) alteración de procesos hídricos por pisoteo que genera colonización o establecimiento de musgos y ciperáceas. 4) cambios en las abundancias relativas y

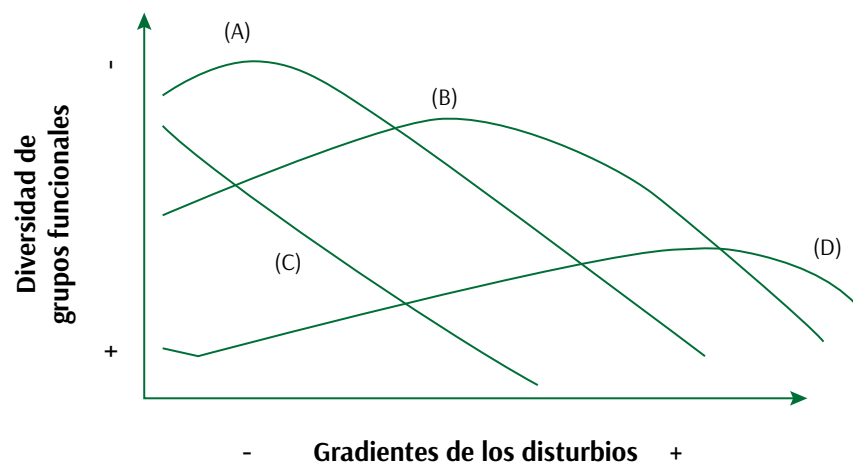


Figura 32. Diversidad de grupos funcionales en relación con gradientes de disturbio. A) rosetas policárpicas tipo *Espeletia*; B) macollas tipo *Calamagrostis*; C) arbustos tipo *Hypericum*; D) rosetas sésiles tipo *Hypochaeris*, macollas pequeñas tipo *Agrostis* y hierbas ruderales competitivas tipo *Lachaemilla orbiculata*.

Fuente: Vargas-Ríos (2002).

de las especies: aumenta la relación biomasa asimilatoria/necromasa. 5) compactación de 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 presencia de bancos de semillas abundantes (Posada y Cárdenas, 1999) que permiten resistir el estrés natural y la presión constante de pisoteo y herbivoría; a su vez, predomina cada vez más el estrato rasante (0-5 cm de altura) y se disminuye la dominancia de *Chusquea tessellata* en el plano vertical.

Cárdenas-Arévalo y Vargas-Ríos (2002) evaluaron 11 rasgos de historia de vida en cuatro sitios con diferente grado de alteración entre 3400 y 3600 m s. n. m. Por medio de agrupamiento lograron identificar tres grupos de especies: gramínoideas, erectas y en macolla; con alturas mayores a 5 cm que no se favorecen al aumentar el grado de alteración y que presentan mayor abundancia en sitios con alteración leve y sin alteración. El segundo grupo se conformó por hierbas rastreras o postradas que forman cojines con alturas menores a 5 cm; se presentó en zonas con mayor alteración. El grupo tres se conformó por hierbas en roseta que no forman cojines o tapetes y que no se encuentran en sitios con alteración. En este grupo las especies sin propagación vegetativa tendrían mayor dificultad de establecimiento.

Jaimes y Sarmiento (2002) evaluaron la regeneración de la vegetación de páramo después de un disturbio agrícola en Colombia. Los resultados indicaron que la riqueza de especies aumenta linealmente a lo largo de la sucesión y su punto máximo es cuando el páramo es regenerado. Se identificaron claramente especies pioneras (*Rumex acetosella* y *Agrostis humboldtiana*), especies intermedias (*Paspalum hirtum* y *Espeletia argentea*) y tardías (*Calamagrostis effusa* y *Espeletia grandiflora*). Hacia el principio de la sucesión dominan las hierbas radicales y las macollas, principalmente introducidas, pero estas desaparecen después de 12 años. Posteriormente, codominan las rosetas, las macollas y los arbustos. El tiempo aproximado para recuperar la mayor parte de la vegetación original sería de 12 a 15 años, tiempo en el cual se presenta más del 90 % de recuperación de la riqueza de especies nativas de páramo. Especies de rosetas acaules y caulescentes, macollas y

arbustos tienen las más altas especializaciones para la captura de nutrientes y mecanismos de protección de meristemas, la acumulación de necromasa en pie y la liberación lenta de nutrientes (Meinzer, Goldstein y Rundel, 1994), además son las especies que dominan al final de la sucesión. Sin embargo, esto tiene un *trade off* asociado rasgos como bajas tasas de crecimiento y métodos de dispersión menos exitosos, lo cual evita que dominen en las etapas tempranas de la sucesión (Jaimes y Sarmiento, 2002).

Llambí *et al.* (2003) evaluaron la ecofisiología de especies de plantas durante una fase tardía de una sucesión y encontró que las especies pioneras como *Rumex acetosella* e intermedias como *Lupinus meridanus* tuvieron atributos como mayores fotosíntesis máximas, mayor conductancia estomática (apertura de estomas) y área foliar específica pero un menor uso eficiente del agua intrínseco (medido como fotosíntesis/conductancia estomática). Por su parte, especies de fases maduras como *Espeletia schultzii* tuvieron atributos como el mantenimiento del potencial hídrico y la fotosíntesis durante la estación seca. Los resultados indican que rasgos asociados a rápido crecimiento están relacionados con dominancia en la sucesión temprana; mientras que rasgos incorporados al mantenimiento de la fisiología en la estación seca (resistencia a la sequía) se coligan con especies de la sucesión tardía. Por ejemplo, la xeromorfía que incluye paredes de las epidermis engrosadas, presencia de cutícula y almacenamiento de agua en células epidérmicas. La xeromorfía en hojas de arbustos paramunos tiene como objetivo la evasión de la transpiración excesiva y la protección contra los rayos UV-B. El alto uso eficiente intrínseco del agua y la presencia de hojas gruesas xeromórficas de especies sucesionales tardías están relacionadas con la habilidad de arbustos y rosetas gigantes de retener sus hojas durante la estación seca. Lo anterior las hace más efectivas en la acumulación de nutrientes y el mantenimiento del balance de carbono durante el año en contraste con *L. meridanus*, que registra mayor mortalidad en estación seca e individuos de *Rumex acetosella* que mueren o sobreviven como pequeñas rosetas (Briceño, Azócar, Fariñas y Rada, 2000), pero que tienen la capacidad de explotar los recursos disponibles rápidamente.

Selección de especies para restauración

Uno de los factores que más puede afectar el éxito de un programa de restauración es la selección de especies. Se aconseja que se realice teniendo en cuenta el contexto en el que se desarrolla la investigación, los objetivos del estudio y que las especies seleccionadas tengan un rango de atributos funcionales útiles para el sitio que se va a intervenir (Vargas-Ríos, 2011). Dentro de estos se encuentran características morfológicas (*e.g.* forma de vida, altura final y atributos foliares) y características reproductivas (*e.g.* rasgos de la semilla y la capacidad de reproducción asexual) (Vargas-Ríos, 2011; Gómez-Ruiz y Vargas-Ríos, 2011).

En los proyectos de restauración ecológica de los páramos es importante primero restaurar la fisonomía dada por una o dos formas de vida dominantes, para luego incluir especies codominantes y de baja abundancia como las especies raras. Esto, claro está, verificando factores como condiciones de suelo, topografía y condiciones hidrológicas que de estar alteradas deben ser recuperadas previamente. La selección de plantas se realiza a través de sus rasgos de historia de vida que permiten entender aspectos fundamentales en la función de la planta dentro de la comunidad, su distribución y su posición sucesional además de la interacción con otras especies (Pywell *et al.*, 2003). Rasgos como la forma de vida, altura y tasa de crecimiento, atributos foliares (competencia), atributos reproductivos asociados a la semilla, clonalidad, producción de rebrotes y atributos fisiológicos como resistencia al congelamiento son vitales para la selección (Vargas-Ríos, 2011). En la escogencia de las especies se debe focalizar el éxito posterior en el establecimiento, la persistencia y, con esto, la compleción del ciclo de vida a través de la dispersión o propagación. Además, la selección debe incluir aspectos asociados con el lugar a restaurar; si son turberas rasgos como tolerancia al anegamiento deben ser incluidos; mientras que si son zonas expuestas en áreas bien drenadas la tolerancia a la sequía puede garantizar más el éxito en el establecimiento. Desafortunadamente, en muchos casos se debe acudir a la observación empírica de las poblaciones para predecir dichos rasgos ya que, como

se vio, los estudios de rasgos funcionales y ecofisiológicos en páramo son escasos.

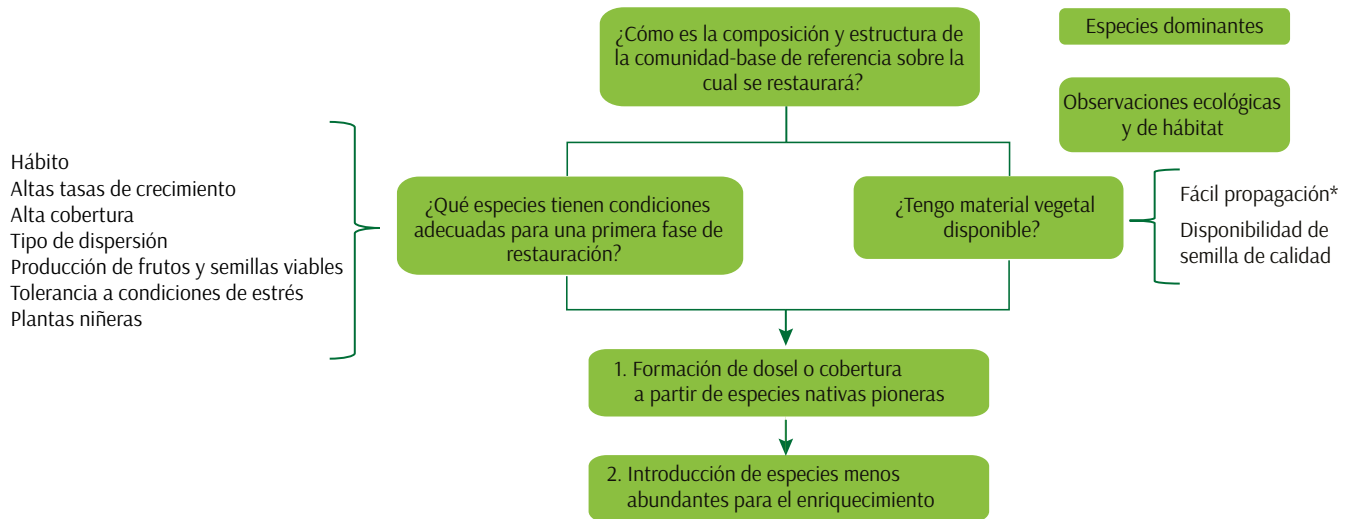
Por esta razón, el uso de rasgos fácilmente medibles y observables, ligado a un conocimiento y análisis del lugar a restaurar, puede dar luces e información que ayude a garantizar el éxito en el establecimiento. La germinación rápida, ciclos de vida cortos, floración temprana y mayor disposición de recursos para la reproducción son típicos de especies con alta capacidad de colonización y que pueden ser aptas para una primera fase de restauración. La habilidad competitiva puede variar a lo largo de gradientes ambientales pero los rasgos que más inciden son la tasa de crecimiento relativa, el peso de la semilla, la altura final de la planta y la capacidad para rebrotar (Noble y Slatyer, 1980; Díaz y Cabido, 1997). Las especies pioneras de bosque altoandino producen abundante semilla de fácil dispersión, alta tasa de crecimiento representada en un área foliar específica alta (Weiher *et al.*, 1999) y alta capacidad de regeneración (Gómez-Ruiz y Vargas-Ríos, 2011), que se traducen también en habilidad competitiva y de colonización. No obstante, como se vio en Jaimes y Sarmiento (2002), la especialización de plantas de páramo a sus condiciones permite que la sucesión integre plantas nativas de páramo en fases siguientes.

Ávila-Rodríguez (2014) realizó un proceso de selección de plantas que puede dar luces del proceso general para la selección de especies. El estudio fue realizado en el Parque Natural Nacional Chingaza en el sector de Lagunas de Siecha en cuya zona baja hay dominancia de gramíneas exóticas producto de cultivos agrícolas sembrados previamente a la declaración de la zona como parque natural. Como primer paso se realizó un estudio de las especies que se encuentran en cada zona del gradiente; bajo, medio y alto. Esto permitió definir las especies dominantes en cada una: baja (*Espeletia argentea*, *Hypericum goyanesii*, *Pentacalia ledifolia* y *Arcytophyllum nitidum*), media (*Hypericum juniperinum* y *Espeletia grandiflora*) y alta (*Puya trianae*, *E. grandiflora*, *Aragoa abietina* y *A. nitidum*). Se encontró que, de acuerdo con lo esperado, aumenta el estrato arbustivo bajo y las rosetas acaules a mayor altitud, lo cual concuerda con un mayor grado de estrés. Como

segundo paso, a partir de las presentes, se realiza la selección de especies a partir de preguntas como: ¿se cuenta con material propagado? Si la respuesta es no, se debe tener en cuenta la existencia de poblaciones cercanas con abundancia de plantas juveniles que compitan entre sí que permita realizar trasplantes sin afectar la cohorte o iniciar el proceso de propagación de especies que hará que la siembra tarde de dos a tres años, a excepción de especies de rápido crecimiento como *Lupinus rasantis*. Ávila-Rodríguez (2014) eligió especies de diferentes hábitos: roseta acaule (*Paepallanthus alpinus* y *P. trianae*), arbusto erecto (*A. nitidum* y *P. ledifolia*) y arbusto postrado (*Lupinus monserratensis*). A estos se les hizo un seguimiento de rasgos como tasa de crecimiento, tasa de producción de ramas y hojas, crecimiento basal, número de inflorescencias, frutos por inflorescencia y semillas por fruto, dispersión y presencia de propagación vegetativo durante un año. Esto permitió planear mejor el ensamble de especies y poder asociar los resultados futuros a los rasgos funcionales de las especies. Dentro de la selección se tuvo en cuenta especies pioneras como *P. ledifolia*, la cual cuenta con altas tasas de crecimiento y producción

foliar así como alta producción de frutos y semillas. Es de tener en cuenta que en el páramo la competitividad puede estar ligada a crecimiento de cobertura más que de altura; así, especies como *A. nitidum* registran una alta producción de ramas y tasa de cobertura que la señalan como una posible especie exitosa para la restauración. También *L. monserratensis*, que además por su hábito rastrero puede ser una especie control para las gramíneas exóticas. Finalmente, aunque hay especies con la misma forma de vida como *P. trianae* y *P. alpinum*, su ecología puede ser diferente siendo la primera dominante en áreas abiertas mientras la segunda se caracteriza por su producción de hojas.

El siguiente paso es la evaluación de parcelas con ensamble de especies que permitan evaluar el desempeño en campo como especies niñeras y especies con requerimientos especiales. Una vez se logra tener un establecimiento y crecimiento de las especies nativas se puede iniciar con la introducción de especies más raras que tendrán condiciones de supervivencia más específicas. En la **Figura 33** se encuentra un esquema general para la selección de especies para la restauración o recuperación ecológica.



*Se recomienda la propagación por semilla, sobre todo de especies con reproducción sexual para garantizar la diversidad genética de la población.

Figura 33. Pasos para la selección de especies para un proceso de recuperación o restauración ecológica.

Fuente: elaboración propia.

Referencias

- Anthelme, F., Buendía, B., Mazoyer, C. y Dangles, O. (2012). Unexpected mechanisms sustain the stress gradient hypothesis in a tropical alpine environment. *Journal of Vegetation Science*, 23(1), 62-72. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01333.x>
- Ataroff, M. (2003). Selvas y bosques de montaña. En M. Aguilera, M. Azócar, A. González y E. Jiménez (eds.), *Biodiversidad en Venezuela* (tomo II, pp. 762-810). Caracas, Venezuela: Fundación Polar, Ministerio de Ciencia y Tecnología, Fonacit.
- Ávila-Rodríguez, L. A. (2014). *Control de gramíneas exóticas en zonas de páramo alterado a través de matrices de leguminosas arbustivas y herbáceas para la conformación de núcleos de regeneración* (tesis de maestría). Maestría en Ciencias Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Arzac, A., Chacón-Moreno, E., Llambí, L. D. y Dulhoste, R. (2011). Distribución de formas de vida de plantas en el límite superior del ecotono bosque-páramo en los Andes Tropicales. *Ecotrópicos*, 24(1), 26-46.
- Azócar, A., Rada, F. y Goldstein, G. (1988). Freezing tolerance in *Draba chionophila*, a “miniature” caulescent rosette species. *Oecologia*, 75(1), 156-160. <https://doi.org/10.1007/BF00378830>
- Azócar, A. y Rada, F. (2006). *Ecofisiología de plantas de páramo*. Mérida, Venezuela: Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (Icae), Universidad de Los Andes, Litorama.
- Bader, M., van Geloof, I. y Rietkerk, M. (2007). High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant Ecology*, 191(1), 33-45. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9212-6>
- Baruch, Z. (1979). Elevation Differentiation in *Espeletia schultzii* (Compositae), A Giant Rosette Plant of the Venezuelan Paramos. *Ecology*, 60(1), 85-98. <https://doi.org/10.2307/1936471>
- Baruch, Z. (1982). Patterns of Energy Content in Plants from the Venezuelan Paramos. *Oecologia*, 55(1), 47-52. <https://doi.org/10.1007/BF00386717>
- Briceño, B., Azócar, A., Fariñas, M. y Rada, F. (2000). Características anatómicas de dos especies de *Lupinus* L. de los Andes venezolanos. *Pittieria*, 1(29-30), 21-35.
- Cabrera, M. y Ramírez, W. (eds.) (2014). Restauración ecológica de los páramos de Colombia. Transformación y herramientas para su conservación. Bogotá, Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). <https://doi.org/10.1007/s004420050430>
- Cabrera, H. M., Rada, F., y Cavieres, L. (1998). Effects of temperature on photosynthesis of two morphologically contrasting plant species along an altitudinal gradient in the tropical high Andes. *Oecologia*, 114(2), 145-152.
- Calero, A. y Baruch, Z. (1986). Patterns in Altitudinal and Seasonal Biomass Allocation in Two Contrasting Plant Life Forms from a Tropical Mountain Biome. *Biotropica*, 18(3), 189-194. <https://doi.org/10.2307/2388483>
- Cárdenas, C. A., Posada, C. y Vargas-Ríos, O. (2002). Germinable seed bank of a humid páramo plant community subject to fire and grazing (Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia). *Ecotropicos*, 15(1), 49-58.
- Cárdenas-Arévalo, G. y Vargas-Ríos, O. (2008). Rasgos de historia de vida de especies en una comunidad vegetal alterada en un páramo húmedo (Parque Nacional Natural Chingaza). *Caldasia*, 30(2), 245-264.
- Castrillo, M. (1995). Ribulose-1, 5-bis-phosphate carboxylase activity in altitudinal populations of *Espeletia schultzii* Wedd. *Oecologia*, 101(2), 193-196. <https://doi.org/10.1007/BF00317283>
- Castrillo, M. (2006). Fotosíntesis en tres poblaciones altitudinales de la planta andina *Espeletia schultzii* (Compositae). *Revista de Biología Tropical*, 54(4), 1143-1149. <https://doi.org/10.15517/rbt.v54i4.14089>
- Cavelier, J., Machado, J. L., Valencia, D., Montoya, J., Laignelet, A., Hurtado, A., Varela, A. y Mejía, C. (1992). Leaf demography and growth rates of *Espeletia barclayana* Cuatrec. (Compositae), a caulescent rosette in a Colombian paramo. *Biotropica*, 24(1), 52-63. <https://doi.org/10.2307/2388473>
- Cavieres, L. A., Rada, F., Azócar, A., García-Nuñez, C. y Cabrera, H. M. (2000). Gas Exchange and low temperature resistance in two tropical high mountain

- tree species from the Venezuelan Andes. *Acta Oecologica*, 21(3), 203-211. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(00\)01077-8](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(00)01077-8)
- Cleef, A. M. (1981). The vegetation of the paramos of the Colombian Cordillera Oriental. *Dissertationes Botanicae*, 61.
- Cleef, A. M. (2008). Humid cloud superparamo probably acts as a plant diversity centre and as a cool refuge: the case of Nevado de Sumapaz, Colombia. En T. van der Hammen (ed.), *La Cordillera Oriental Colombiana, transecto Sumapaz. Studies on Tropical Andean Ecosystems* 7 (pp. 565-593). Berlín, Alemania: Cramer.
- Cleef, A. M. y Cabrera, M. (2014). La flora de los páramos. En M. Cabrera y W. Ramírez (eds.), *Restauración ecológica de los páramos de Colombia. Transformación y herramientas para su conservación* (pp. 21-31). Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).
- Cortés, S. P., van der Hammen, T. y Rangel-Ch, J. O. (1999). Comunidades vegetales y patrones de degradación y sucesión en la vegetación de los cerros occidentales de Chía Cundinamarca-Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 23(89), 529-554.
- Cuatrecasas, J. (1934). Observaciones geobotánicas en Colombia. *Trabajos Museo Nacional de Ciencias Naturales, Serie Botánica*, 27, 1-144.
- Cuatrecasas, J. (1958). Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 10(40), 221-268.
- Cuatrecasas, J. (1968). Paramo vegetation and its life forms. En C. Troll (ed.), *Geo-ecology of the mountainous regions of the tropical Americas* (pp. 163-186). Bonn, Dümmler: Coll. Geogr.
- Del Villa, H. (1929). *Geobotánica*. Barcelona: Editorial Labor.
- Díaz, S. y Cabido, M. (2001). Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(11), 646-655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Dulhoste, R. (2010). *Respuestas ecofisiológica de plantas del límite arbóreo (Selva nublada-páramo) al estrés térmico, hídrico, y lumínico en los Andes venezolanos* (tesis doctoral). Postgrado en Ecología Tropical, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- Ely, F., Rada, F., y Gutiérrez, N. (2011). Análisis morfofuncional de tres bambúes leñosos del ecotono selva nublada-páramo en los Andes venezolanos. *Ecotropicos*, 24(1), 92-112.
- Fjeldså, J. y Krabbe, N. (1990). *Birds of the high Andes: a manual to the birds of the temperate zone of the Andes and Patagonia, South America*. Copenhagen: Zoological Museum, University Of Copenhagen.
- Frantzen, N. M. y Bouman, F. 1989. Dispersal and growthform patterns of some zonal páramo vegetation types. *Acta Botanica Neerlandesa*, 38(4), 449-465. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1989.tb01376.x>
- George, L. O. y Bazzaz, F. A. (1999). The fern understory as an ecological filter: growth and survival of canopy-tree seedlings. *Ecology*, 80(3), 846-856. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[0846:T-FUAAE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[0846:T-FUAAE]2.0.CO;2)
- Gimingham, C. H. y Birse, E. M. (1957). Ecological studies on growth-form in bryophytes. I. Correlations between growth-form and habitat. *Journal of Ecology*, 45, 533-545. <https://doi.org/10.2307/2256934>
- Glime, J. M. (2013). *Bryophyte Ecology*, vol. I. *Physiological Ecology*. Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>
- Goldstein, G. y Meinzer, F. (1983). Influence of insulating dead leaves and low temperatures on water balance in an Andean giant rosette plant. *Plant Cell Environ*, 6(8), 649-656.
- Goldstein, G., Meinzer, F. C. y Monasterio, M. (1984). The role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species. *Plant Cell Environment*, 7(3), 179-186.
- Goldstein, G., Meinzer, F. C. y Monasterio, M. (1985a). Physiological and mechanical factors in relation to size-dependent mortality in Andean giant rosette species. *Acta Oecol Plant*, 6(3), 263-275. <https://doi.org/10.1007/BF00379487>
- Goldstein, G., Rada, F. y Azocar, A. (1985b). Cold hardiness and supercooling along an altitudinal

- gradien in andean giant rosette species. *Oecologia*, 68(1), 147-152.
- Goldstein, G., Meinzer, F. C. y Rada, F. (1994). Environmental biology of a tropical treeline species, *Polylepis sericea*. En P. Rundel, A. P. Smith y F. C. Meinzer (eds.), *Tropical alpine environments: Plant form and function* (pp 129-149). Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511551475.008>
- Gómez-Ruíz P. y Vargas-Ríos, O. (2011). Grupos funcionales de especies promisorias para la restauración ecológica con base en sus rasgos de historia de vida en la Reserva Natural Ibanasca (Ibagué, Tolima, Colombia). En O. Vargas-Ríos y S. P. Reyes (eds.), *La restauración ecológica en la práctica: Memorias del I Congreso Colombiano de Restauración Ecológica y II Simposio Nacional de Experiencias en Restauración Ecológica*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Griffin, D. I. I. I. (1979). Guia preliminar para as briófitas frequentes em Manaus e adjacências. *Acta Amazonica*, 9(3), 1-67. <https://doi.org/10.1590/1809-439219790938005>
- Grubb, P. J. (1971). Interpretation of the 'Massenerhebung' effect on tropical mountains. *Nature*, 229, 44-45. <https://doi.org/10.1038/229044a0>
- Guariguata, M. y Azocar, A. (1988). Seed Bank Dynamics and Germination Ecology in *Espeletia timotensis* (Compositae), an Andean Giant Rosette. *Biotropica*, 1(20), 54-59. <https://doi.org/10.2307/2388426>
- Hedberg, O. (1964). Features of afroalpine Plant Ecology. *Acta Phytogeographica Suecica*, 49, 1-144.
- Hedberg, I. y Hedberg, O. (1979). Tropical-alpine life-forms of vascular plants. *Oikos*, 33, 297-307. <https://doi.org/10.2307/3544006>
- Hedberg, O. (1992). Afroalpine vegetation compared to páramo: convergent adaptations and divergent differentiation. En H. Balslev y J.L. Luteyn (ed.s), *Páramo: an Andean ecosystem under human influence* (pp. 15-30). Londres: Academic Press.
- Jaimés, V. y Sarmiento, L. (2002). Regeneración de la vegetación de páramo después de un disturbio agrícola en la cordillera oriental de Colombia. *Ecotrópicos*, 15(1), 61-74.
- Jorgensen, P. y Ulloa-Ulloa, M. (1994). Seed plants of the high Andes of Ecuador: A checklist. *AAU Reports*, 34. Aarhus, Dinamarca.
- Josse, C., Cuesta, F., Navarro, G., Barrera, V., Becerra, T., Cabrera, E., Chacón-Moreno, E., Ferreira, W., Peralvo, M., Saito, J., Tovar, A. y Naranjo, L. G. (2011). Physical geography and ecosystems in the tropical Andes. En S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jorgensen y H. Tiessen (eds), *Climate change and biodiversity in the tropical Andes* (pp. 152-69). Inter-American Institute for Global Change Research (IAI), Scientific Committee on Problems of the Environment (Scope).
- Kessler, M., Grytnes, J. A., Halloy, S. R. P., Kluge, J., Krömer, T., León, B., Macía, M. J. y Young, K. R. (2011). Gradients of plant diversity: local patterns and processes. En S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jorgensen y H. Tiessen (eds.), *Climate change and biodiversity in the Tropical Andes* (pp. 204-219). Inter-American Institute for Global Change Research (IAI), Scientific Committee on Problems of the Environment (Scope).
- Kleier, C. y Rundel, P. (2009). Energy balance and temperature relations of *Azorella compacta*, a high-elevation cushion plant of the Central Andes. *Plant Biology*, 11(3), 351-358. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2008.00115.x>
- Kornás, J. (1993). The significance of historical factors and ecological preference in the distribution of African pteridophytes. *Journal of Biogeography*, 20(3), 281-286. <https://doi.org/10.2307/2845636>
- Körner, C. (2003). *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Berlín: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-18970-8>
- Körner, C., Neumeyer, M., Peláez, S. y Smeets, A. (1989). Functional morphology of mountain plants. *Flora*, 182(5-6), 353-383. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30426-7](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30426-7)
- Laegaard, S. (2005). Poaceae (Gramineae). En P. Sklenaf, J. L. Luteyn, C. Ulloa Ulloa, P. M. Jorgensen y M. O. Dillon (eds.), *Flora genérica de los páramos* (pp. 358-391). Nueva York: New York Botanical Garden Press.

- Larcher, W. (2003). *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Berlín: Springer-Verlag. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-05214-3>
- Lauer, W. (1979). La posición de los páramos en la estructura del paisaje de los Andes Tropicales. En M. L. Salgado-Lavouriad (ed.), *El medio ambiente páramo* (pp. 29-43). Caracas: Ediciones CEA-IVIC.
- Llambí, L. D., Fontaine, M., Rada, F., Saugier, B. y Sarmiento, L. (2003). Ecophysiology of dominant plant species during old-field succession in a high tropical Andean ecosystem. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 35(4), 447-453. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2003\)035\[0447:EODPSD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2003)035[0447:EODPSD]2.0.CO;2)
- Llambí, L. D., Ramírez, L. y Schwarzkopf, T. (2014). Patrones de distribución de plantas leñosas en el ecotono bosque-páramo de la Sierra Nevada de Mérida: ¿Qué nos sugieren sobre la dinámica del límite del bosque? En F. Cuesta, J. Sevink, L. D. Llambí, B. De Bièvre y J. Posner (eds.), *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos* (pp. 487-501). Lima, Perú: Condesan.
- Llambí, L. D. (2015). Estructura, diversidad y dinámica de la vegetación en el ecotono bosque-páramo: revisión de la evidencia en la Cordillera de Mérida. *Acta biológica Colombiana*, 20(3), 5-19. <https://doi.org/10.15446/abc.v20n3.46721>
- Luteyn J. L. y Churchill, S. P. (1999). *Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature*. Nueva York: New York Botanical Garden Press.
- Macek, P., Macková, J. y de Bello, F. (2009). Morphological and ecophysiological traits shaping altitudinal distribution of three *Polylepis* treeline species in the dry tropical Andes. *Acta Oecologica*, 35(6), 778-785. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2009.08.013>
- Madriñán, S., Cortés, A. J. y Richardson, J. E. (2013). Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in Genetics*, 4, 1-7.
- Malagón, D. y Pulido, C. (2000). Suelos del páramo colombiano. En J. O. Rangel-Ch. (ed.), *Colombia diversidad biótica III. La región de vida paramuna* (pp. 37-84). Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Marín, C. y Parra, S. (2015). *Bitácora de flora: Guía visual de plantas de páramos en Colombia*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Márquez, E. J., Fariñas, M. R., Briceño, B. y Rada, F. J. (2004). Distribution of grasses along an altitudinal gradient in a Venezuelan páramo. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77, 649-660. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2004000400008>
- Márquez, E., Rada, F. y Fariñas, M. (2006). Freezing tolerance in grasses along an altitudinal gradient in the Venezuelan Andes. *Oecologia*, 150(3), 393-397. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0556-3>
- Mehlreter, K. (2008). Helechos. En R. Manson, V. Hernández-Ortiz, S. Gallina y K. Mehlreter (eds.), *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación* (pp. 83-93). Xalapa, México: Instituto de Ecología, Instituto Nacional de Ecología.
- Merchán, J., Álvarez, J. G. y Delgado, M. V. (2011). Retención de agua en musgos de páramo de los municipios de Siachoque, Toca y Pesca (Boyacá). *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 5(2), 295-302.
- Meinzer, F. y Goldstein, G. (1985). Some Consequences of leaf pubescence in the Andean Giant rosette plant *Espeletia timotensis*. *Ecology*, 66(2), 512-520. <https://doi.org/10.2307/1940399>
- Meinzer, F. C., Goldstein, G. y Rundel, P. W. (1994). Comparative water relations of tropical alpine plants. En P. Rundel, A. P. Smith F. C. y Meinzer (eds.), *Tropical alpine environments: Plant form and function* (pp. 61-76). Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511551475.005>
- Miller, G. A. (1994). Functional significance of inflorescence pubescence in tropical alpine species of *Puya*. En P. W. Rundel, A. P. Smith F. C. y Meinzer (eds.), *Tropical alpine environments: plant form and function* (pp. 195-213). Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511551475.011>
- Monasterio M. (1980). Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. En M. Monasterio (ed.),

- Estudios ecológicos en los páramos andinos* (pp. 93-158). Mérida: Universidad de los Andes.
- Monasterio, M. y Sarmiento, L. (1991). Adaptive radiation of *Espeletia* in the cold Andean tropics. *Trends in Ecology & Evolution*, 6(12), 387-391. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(91\)90159-U](https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90159-U)
- Moncada, B. y Lücking, R. (2011). *Lichens of the Colombian Paramo. Rapid Field Guides #344* Chicago, EE. UU.: The Field Museum. <http://fieldguides.fieldmuseum.org/guides/guide/344>
- Montenegro, L.C., Chaparro, M. y Barón, A. (2005). Regulación hídrica en cinco musgos del páramo de Chingaza. En M. A. Bonilla-Gómez (ed.), *Estrategias adaptativas de plantas del páramo y del bosque altoandino en la cordillera Oriental de Colombia* (pp. 3-24). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Montenegro, L. C. (2011). *Caracterización de algunos aspectos fisiológicos y bioquímicos del musgo Pleurozium schreberi relacionados con su capacidad de tolerancia a la deshidratación* (tesis de doctorado). Doctorado en Ciencias Agropecuarias., Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Mora-Osejo, L. E. (2002). El ciclo climático circadiano, los cambios intempestivos del clima durante el fotoperíodo y las respuestas adaptativas de las plantas de páramo. En C. Jaramillo, C. Castaño-Uribe, F. Arjona-Hincapié, J. V. Rodríguez y C. L. Durán (eds.), *Memorias Congreso Mundial de Páramos* (pp. 132-143). Paipa, Boyacá, Colombia.
- Noble I. R. y Slatyer, R. O. (1980). The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*, 43(1-2), 5-21. <https://doi.org/10.1007/BF00121013>
- Peyre, G. (2015). *Plant diversity and vegetation of the andean paramo* (tesis de doctorado). Doctorado en Biodiversidad y Biociencias, Facultad de Biología, Universidad de Barcelona, Instituto de Biociencias, Universidad de Aarhus, Barcelona.
- Porse, S. (2008). Sistema Raunkiær. En *Wikipedia*. http://it.wikipedia.org/w/index.php?title=Sistema_Raunki%C3%A6r&oldid=65705085
- Posada, C. y Cárdenas, C. (1999). *Banco de semillas germinable de una comunidad vegetal de páramo sometida a quema y pastoreo (Parque Nacional Natural Chingaza)* (tesis de grado). Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Pywell R. F., Bullock, J. M., Roy, D. B., Warman, L., Walker, K. J. y Rothery, P. (2003). Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology*, 40(1), 65-77. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00762.x>
- Quintero-Linares, L. A., Cogua-Romero, P., Melgarejo, L. M., Marquínez, X. y Grajales, L. F. (2005). Estudio de la fluctuación del potencial hídrico y del ajuste osmótico de *Espeletia grandiflora*. En M. A. Bonilla (ed.), *Estrategias adaptativas de plantas del páramo y del bosque altoandino en la cordillera Oriental de Colombia* (pp. 37-50). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Rada, F., Goldstein, G., Azócar, A. y Meinzer, F. (1985). Daily and seasonal osmotic changes in tropical treeline species. *Journal of Experimental Botany*, 31(6), 989-1000. <https://doi.org/10.1093/jxb/36.6.989>
- Rada, F., Goldstein, G., Azócar, A. y Torres, F. (1987). Supercooling along an altitudinal gradient in *Espeletia schultzii* caulescent giant rosette species. *Journal of Experimental Botany*, 38(188), 491-497. <https://doi.org/10.1093/jxb/38.3.491>
- Rada F., Azócar A., González J. y Briceño, B. (1998). Leaf gas exchange in *Espeletia schultzii* Wedd, a giant caulescent rosette species, along an altitudinal gradient in the Venezuelan Andes. *Acta Oecologica*, 19(1), 73-79. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(98\)80010-6](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(98)80010-6)
- Rada, F., Briceño, B. y Azocar, A. (2008). How do two *Lupinus* species respond to temperature along an altitudinal gradient in the Venezuelan Andes? *Revista Chilena de Historia Natural*, 81(3), 335-343. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2008000300003>
- Rada, F., García-Núñez, C. y Rangel, S. (2009). Low temperature resistance in saplings and ramets of *Polylepis sericea* in the Venezuelan Andes. *Acta Oecologica*, 35(5), 610-613. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2009.05.009>

- Rada, F. (2016). Functional diversity in tropical high elevation giant rosettes. En G. Goldstein y L. S. Santiago (eds.), *Tropical tree physiology: Adaptations and responses in a changing environment* (pp. 181-202). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-27422-5_8
- Ramírez, L., Llambí, L. D., Schwarzkopf, T., Gámez, L. E. y Márquez, N. J. (2009). Vegetation structure along the forest-páramo transition belt in the Sierra Nevada de Mérida: implications for understanding treeline dynamics. *Ecotrópicos*, 22(2), 83-98.
- Ramos, S., Buitrago, S. P., Pulido, K. y Vanegas, L. (2013). Variabilidad ambiental y respuestas fisiológicas de *Polylepis cuadrijuga* (Roseaceae) en un ambiente fragmentado en el Páramo de la Rusia (Colombia). *Revista de Biología Tropical*, 61(1), 351-361. <https://doi.org/10.15517/rbt.v61i1.11134>
- Ramsay, P. M. (1992). *The páramo vegetation of Ecuador: the community ecology, dynamics and productivity of tropical grasslands in the Andes* (tesis de posdoctorado). School of Biological Sciences, University of Wales, Bangor.
- Ramsay, P. M. y Oxley, E. R. B. (1997). The growth form composition of plant communities in the Ecuadorian páramos. *Plant Ecology*, 131(2), 173-192. <https://doi.org/10.1023/A:1009796224479>
- Rangel-Ch., J. O. (1995). Consideraciones sobre la diversidad y la vegetación de alta montaña en Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, Colección Memorias, 3, 33-60.
- Rangel-Ch., J. O., Lowy, P. y Aguilar, M. (1997). *Colombia diversidad biótica II. Tipos de vegetación en Colombia*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, Editorial Guadalupe.
- Rangel-Ch., J. O. (2000). *Colombia diversidad biótica III: la región de vida paramuna* (pp. 720-753). Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia e Instituto Alexander von Humboldt.
- Raunkiær, C. C. (1907). *Planterigetets livsformer og deres betydning for geografien*. I kommission hos Gyldendalske boghandel, Nordisk forlag. https://static1.squarespace.com/static/5657eb54e4b022a250fc2de4/t/566f9d430e4c117c7c652b3c/1450155331534/1907_Raunkiær_Planterigetets+Livsformer.pdf
- Rivera, D. y O. Vargas-Ríos. (1992). Notas sobre las formas de vida de las plantas del páramo del Parque Nacional Natural Chingaza: sector I río La Playa-Río Guatiquía. *Cuadernos divulgativos*, 24, 1-13.
- Russell, A. E. y Vitousek, P. M. (1997). Decomposition and potential nitrogen fixation in *Dicranopteris linearis* litter on Mauna Loa, Hawaii. *Journal of Tropical Ecology*, 13(4), 579-594. <https://doi.org/10.1017/S0266467400010737>
- Ruiz, D., Arroyave, M. P., Molina, A. M., Barros, J. F., Gutiérrez, M. E. y Zapata, P. A. (2009). *Signals of climate variability change in Surface water supply of high mountain watersheds-case study: Claro River shigh mountain basin, Los Nevados Natural Park, Andean Central Mountain Range, Colombia*. Medellín, Colombia: World Bank Group.
- Sánchez, A., Posada, J. M. y Smith, W. K. (2014). Dynamic cloud regimes, incident sunlight, and leaf temperatures in *Espeletia grandiflora* and *Chusquea tessellata*, two representative species of the Andean Páramo, Colombia. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 48(2), 371-378. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-46.2.371>
- Sarmiento, G. (1986). Los principales gradientes ecoclimáticos en los Andes tropicales. Simposio de ecología de tierras altas. *Anales del IV congreso Latinoamericano de Botánica* (vol. I, pp. 47-64). Bogotá, Colombia.
- Schneidt, J., Stein, U., Furchheim-Weberling, B., Wiedmann, S. y Weberling, F. (1996). Estudios sobre formas de crecimiento de algunas especies típicas del páramo de Costa Rica. *Brenesia*, 45-46, 51-112.
- Scrosati, R. (2002). An updated definition of genet applicable to clonal seaweeds, bryophytes, and vascular plants. *Basic and Applied Ecology*, 3(2), 97-99. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00106>
- Sipman, H. J. M., Aguirre J. y Rangel-Ch., O. (2000). Líquenes. En J. O. Rangel-Ch (ed.), *Colombia. Diversidad biótica, III* (pp. 379-434). Bogotá: Unibiblos.

- Sipman, H. J. M. (2002). The significance of the northern Andes for lichens. *Botanical Review*, 68(1), 88-99. [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2002\)068\[0088:TSOT-NA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2002)068[0088:TSOT-NA]2.0.CO;2)
- Sklenar, P. (2000). Vegetation ecology and phytogeography of ecuadorian super paramos (tesis de doctorado). Departamento de Botánica, Charles University, Praga, República Checa.
- Sklenar, P. y Balslev, H. (2005). Super páramo plant species diversity and phytogeography in Ecuador. Flora-morphology. *Distribution, Functional Ecology of Plants*, 200(5), 416-433. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2004.12.006>
- Sklenář, P., Bendix, J. y Balsev, H. (2008). Cloud frequency correlates to plant species composition in the high Andes of Ecuador. *Basic and Applied Ecology*, 9(5), 504-513. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.09.007>
- Sklenář, P. y Ramsay, P. M. (2001). Diversity of zonal Páramo plant communities in Ecuador. *Diversity and Distribution*, 7(3), 113-124. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2001.00101.x>
- Smith, A. (1980). The paradox of the plant height in an Andean giant rosette species. *Journal of Ecology*, 68, 63-73. <https://doi.org/10.2307/2259244>
- Smith, A. P. y Young, T. P. (1987). Tropical alpine plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 137-158. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.001033>
- Squeo, F., Rada, F., García, C., Ponce, P., Rojas, A. y Azócar, A. (1991). Freezing tolerance and avoidance in high tropical Andean plants, is it equally represented in species with different plant height? *Oecología*, 86(3), 378-382. <https://doi.org/10.1007/BF00317604>
- Sturm, H. y Rangel-Ch., O. (1985). *Ecología de los páramos andinos: una visión preliminar integrada*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- The Plant List* (2013). Version 1.1. <http://www.theplantlist.org/>
- Uribe, J. y Rangel, J. O. (2000). Hepáticas. En J. O. Rangel (ed.), *Colombia diversidad biótica III: la región de vida paramuna de Colombia* (pp. 435-472). Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- van der Hammen, T. y Cleef, A. (1986). Development of the high Andean paramo flora and vegetation. En Vuilleumier, F y M. Monasterio (eds.), *High altitude tropical biogeography* (pp. 153-201). Oxford: Oxford University Press.
- Vareschi, V. (1970). *Flora de los páramos de Venezuela*. Mérida, Venezuela: Ediciones del Rectorado, Universidad de los Andes.
- Vareschi, V. (1992). *Ecología de la vegetación tropical con especial atención a investigaciones en Venezuela*. Caracas: Edición Especial de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales.
- Vargas-Ríos, O. (1997). Un modelo de sucesión-regeneración de los páramos después de quemadas. *Caldasia*, 19(1-2), 331-345.
- Vargas-Ríos, O., Premauer, J. y Cárdenas, C. A. (2002). Efecto del pastoreo sobre la estructura de la vegetación en un páramo húmedo de Colombia. *Eco-tropicos*, 15(1), 35-50.
- Vargas-Ríos, 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.
- Vargas-Ríos, O. y Pedraza, P. (2003). *El Parque Nacional Natural Chingaza*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, Colciencias, Parques Nacionales Naturales, Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá.
- Vargas-Ríos, O. (2011). Restauración ecológica: Biodiversidad y conservación. *Acta biológica Colombiana*, 16(2), 221-246.
- Vélez, V., Cavellier, J. y Devia, B. (1998). Ecological traits of the tropical treeline species *Polylepis quadrijuga* (Rosaceae) in the Andes of Colombia. *Journal of Tropical Ecology*, 14(6), 771-787. <https://doi.org/10.1017/S026646749800056X>
- Verweij, P. A. (1995). *Spatial and temporal modelling of vegetation patterns. Burning and grazing in the páramo of Los Nevados National Park, Colombia* (tesis de posdoctorado). University of Amsterdam y ITC, Enschede.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel I. y Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional. *Oikos*. 116(5), 882-892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>

- Watkins, J. E., Mack, M. K. y Mulkey, S. S. (2007). Gametophyte ecology and demography of epiphytic and terrestrial tropical ferns. *American Journal of Botany*, 94(4), 701-708. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.4.701>
- Weberling, F. y Furchheim-Weberling, B. (2005). The mosaic of growth forms in the páramos of Costa Rica. En M. Kappelle y S. P. Horn (eds.), *Páramos of Costa Rica* (pp. 437-473). Santo Domingo de Heredia: INBio Press.
- Weiher, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E. y Eriksson, O. (1999). Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, 10(5), 609-620. <https://doi.org/10.2307/3237076>

Fotografía: *Plantago rígida*. PNN Nevados. Orlando Vargas-Ríos.







Capítulo 3. Dinámica de la vegetación de los páramos

ORLANDO VARGAS-RÍOS,
LIZ ALEJANDRA ÁVILA-RODRÍGUEZ;

Fotografía: Sucesión después de cultivos de papa.
PNN Sumapaz. Orlando Vargas-Ríos.

Introducción

Los disturbios son un componente de todos los sistemas ecológicos. Afecta a los ecosistemas terrestres, acuáticos y marinos en un amplio rango de escalas (Turner, 2010). A su vez, son los principales generadores de dinámica en la naturaleza en todos los niveles de la organización ecológica: desde individuos, poblaciones, comunidades, ecosistemas y paisajes (Pickett y White, 1985; Vargas-Ríos, 2000 y 2002). Inclusive, los disturbios interactúan y pueden afectar las características de disturbios futuros (Reice, 1994; Collins, 1987; Veblen *et al.*, 1994). En los ecosistemas terrestres son la principal causa de dinámica de la vegetación al alterar los estados y trayectorias sucesionales, produciendo heterogeneidad a diferentes escalas espaciales y temporales.

Un problema que merece mucha atención en la actualidad es el cambio en los regímenes de disturbios, principalmente por el incremento de las actividades humanas y el cambio climático. La acción de un disturbio es directa si afecta la supervivencia de los individuos e indirecta si altera los niveles de recursos, influyendo en la supervivencia de los individuos (Hobbs y Huennecke, 1992).

Los efectos concretos de los disturbios, a nivel de comunidades, se relacionan con cambios en la composición, diversidad y estructura (vertical y horizontal) (Fox, 1981; Pickett y White, 1985), que implican para

las comunidades un retroceso a estados sucesionales previos (Van der Maarel, 1988).

Los patrones espacio-temporales, así como la magnitud de un disturbio o de un conjunto de disturbios que ocurren en un sistema biológico dado, se conocen como el régimen de disturbio (Pickett y White, 1985; Collins, 1987; Vargas-Ríos, 1997; Posada y Cárdenas, 1999).

Casi siempre el disturbio es el agente promotor de la sucesión y determina, además, las condiciones iniciales del proceso. En general, los disturbios y la sucesión son los principales modeladores del paisaje (Huston, 1994; Turner, 2010). El paisaje es un sistema abierto compuesto por un mosaico de parches que varían en características como tamaño, composición florística y estado sucesional (Armenteras y Vargas-Ríos, 2016). Estas variaciones se deben a la heterogeneidad espacial y temporal generada por los disturbios naturales o antrópicos, que al producir la fragmentación de los ecosistemas pueden conducir a la extinción local de especies en algunos parches. Sin embargo, la extinción no alcanza a ser total, porque al ser un sistema abierto en equilibrio dinámico ocurre migración de especies entre parches (Huston, 1994).

El conocimiento del régimen histórico de disturbios que degradó a un ecosistema, así como el régimen actual que opera en diferentes escalas, es muy importante para la restauración ecológica, pues sin este conocimiento es muy difícil que un proyecto tenga éxito. Lo más importante es saber la escala del

disturbio, pues pequeños y grandes disturbios pueden afectar las áreas de restauración.

Disturbios en los páramos

Aunque las actividades humanas han alterado la dinámica natural en gran parte de las áreas de páramo andino, es importante aclarar que esta franja de vida tiene dinámicas propias que obedecen a una historia natural de más de dos millones de años (van der Hammen y Cleef, 1986).

Los páramos tuvieron poco uso por los pobladores de la época prehispánica, pues los consideraban lugares sagrados (Morales *et al.*, 2007). La transformación antropogénica importante comenzó después de la llegada de los conquistadores europeos, en la Colonia (siglo XVIII) (Sarmiento y Llambí, 2011; Luteyn y Churchill, 1999).

Dentro de los disturbios naturales, en una megaescala, se han presentado eventos catastróficos que alteran el sustrato y trastornan los mecanismos de persistencia y recuperación de la biota. Entre estos se encuentran grandes fenómenos geológicos de deriva continental, tectónica de placas (levantamiento de las cordilleras, conexión con el Istmo de Panamá y actividad volcánica), así como los ciclos glaciales e interglaciales y el consecuente aislamiento de los páramos en islas biogeográficas (van der Hammen, 1988 y 1992; van der Hammen y Cleef, 1986). Otros disturbios naturales presentes en los páramos son: erosión, lluvias y vientos, heladas y disturbios producidos por animales y fuegos naturales (Vargas-Ríos, 2002 y 2013).

Los principales disturbios antrópicos o factores de transformación en el páramo son: fuego; ganadería (vacas, caballos, ovejas, llamas, cabras); agricultura (principalmente papa); minería a cielo abierto y de socavón (gravillas, calizas, carbón, oro, canteras arenas); plantaciones de especies exóticas (pinos, eucaliptos, acacias), especies invasoras (retamo espinoso *Ulex europaeus*), pasto kikuyo (*Panicum clandestinum*), pasto dorado (*Anthoxanthum odoratum*), falsa poa (*Holcus lanatus*); construcción de obras civiles (embalses, oleoductos y carreteras); actividades de extracción como corte de matorrales para leña; defaunación

por cacería (eliminación de herbívoros y carnívoros nativos); alteración de las redes tróficas; y recolección de plantas medicinales (Vargas-Ríos y Rivera-Ospina, 1991; Vargas-Ríos, 2013; Sarmiento y Llambí, 2011; Hofstede *et al.*, 2014).

El cambio climático lo podemos considerar como un disturbio antrópico que consigue cambiar la extensión e intensidad de todos los disturbios naturales y antrópicos, y producir la aparición de nuevos disturbios que antes no se conocían en un ecosistema (como la llegada de especies invasoras y mayor frecuencia de fuegos o grandes inundaciones). Recientemente, se ha reportado la mortalidad masiva de frailejones por predación del punto vegetativo por la larva de la polilla *Pterophoridae Oidaematophorus espeletiae* y una interacción compleja entre insectos y hongos (Varela, 2014; Varela, Fuentes, Martínez, Medina y Jácome, 2017; Salinas *et al.*, 2013).

Según Young *et al.* (2011), los páramos son sensibles a los disturbios por varias razones: 1) su distribución en parches (islas) relativamente pequeños los hace especialmente vulnerables a los efectos de borde; 2) debido al alto número de endemismo a nivel de especie, el riesgo de extinción se vuelve más alto a medida que los parches individuales de páramo desaparecen y la migración entre fragmentos se hace más difícil; y 3) son muy sensibles a los fuegos frecuentes. Los ecosistemas que han evolucionado en condiciones de aislamiento son ecosistemas frágiles porque no fueron sometidos a un régimen natural de disturbios con altas frecuencias y no desarrollaron adaptaciones especiales para resistir diferentes tipos de disturbios. Los páramos no se desarrollaron bajo presiones de fuego ni pastoreo de grandes manadas de herbívoros. Sus plantas no están adaptadas a resistir fuegos continuos y sus suelos y vegetación no resisten pisoteo ni pastoreo permanente de animales (Vargas-Ríos, 2013).

Disturbios y sucesión ecológica

La sucesión ecológica es uno de los conceptos más importantes de la ecología y la base científica para la comprensión, manejo y restauración de los sistemas ecológicos. Huston (1994) la define como un cambio

en las abundancias relativas de las especies; en otras palabras, es la investigación de las variaciones de los patrones de abundancia de las especies en diferentes escalas espacio-temporales. Algunos autores definen la sucesión como los cambios en estructura y composición de la vegetación. Se presentan cambios secuenciales en la abundancia relativa de las especies o grupo de especies dominantes cuando ocurre un disturbio o variación ambiental (Van der Maarel, 1988; Huston y Smith, 1987). Por consiguiente, el objetivo central de la sucesión ecológica es describir las similitudes y diferencias en los patrones y procesos de la vegetación, extraer generalizaciones e identificar las causas y mecanismos que diferencian los procesos (McCook, 1994).

Un concepto más amplio que el de *sucesión* es el de *dinámica de la vegetación*, el cual incluye cualquier tipo de dinámica a cualquier escala. Glenn-Lewin, Peet y Veblen (1992) la definen como el estudio de la sucesión vegetal y la dinámica de la regeneración.

Tipos de dinámica en el páramo

Las principales dinámicas de la vegetación presentes actualmente en los páramos están relacionadas con el régimen natural y antrópico de disturbios (Vargas-Ríos, 2013). Estos modelan los diferentes tipos de dinámica de la vegetación propuestos por Van der Maarel (1988), como son: fluctuaciones, claros (microclaros en el páramo), parches, sucesiones primarias, sucesiones secundarias, sucesiones-regeneraciones, sucesiones cíclicas y sucesiones seculares y, actualmente, los efectos directos del cambio climático y los cambios de vegetación a largo plazo en respuesta a variaciones en el clima (van der Maarel, 2005).

La moderna visión del cambio de la vegetación enfatiza la importancia de repetidos y relativamente frecuentes disturbios y acepta continuos cambios en la vegetación como la norma (Pickett y White, 1985).

Fluctuaciones

Las fluctuaciones son alteraciones de corta duración que reflejan el influjo de los cambios anuales del

clima o eventos biológicos sobre la productividad de una especie determinada (van der Maarel, 2005). Las fluctuaciones de la fitomasa (biomasa + necromasa) son el primer tipo de dinámica de la vegetación en los páramos.

Los cambios en la vegetación se consideran a nivel de plantas o retoños individuales y pueden ser tanto ontogenéticos como debidos a factores externos tales como depredación, competencia, etc. (Van der Maarel, 1988). Estos cambios de los individuos se manifiestan en poblaciones y comunidades y se conocen como ritmos fenológicos con diferentes fenofases (vegetativa y reproductiva —floración, dispersión—). Lo más importante en el páramo son las fluctuaciones en la biomasa asimilatoria y la biomasa reproductiva. Otro aspecto importante son las condiciones de estrés y su relación con las fluctuaciones de la biomasa. Los diferentes tipos de estrés: por bajas temperaturas, hídrico, por nutrientes, mecánico y energético (Monasterio y Sarmiento, 1991) pueden ser estocásticos con efectos sobre los individuos y procesos fenológicos.

Las fluctuaciones climáticas y los niveles de estrés hídrico y térmico son algunas de las principales causas de cambio. Un ejemplo de fluctuaciones en el páramo son los cambios en las relaciones entre biomasa asimilatoria, reproductiva y necromasa. Las fluctuaciones de la biomasa son debidas principalmente a las fenofases reproductivas en las que se produce gran cantidad de biomasa de las especies dominantes, principalmente de macollas de gramíneas y de frailejones (Figura 1). Posteriormente, esta biomasa se convierte en necromasa reproductiva, que junto con la necromasa foliar producen las principales fluctuaciones anuales en la vegetación del frailejónal-pajónal; la mayoría de esta necromasa permanece en pie.

En el caso comunidades de bambusoides (*Chusquea tessellata* y frailejónales de *Espeletia killipii*) la dinámica de las fluctuaciones es diferente, pues ambas especies botan sus hojas de modo que se crea una acumulación de necromasa, ya no en pie, sino en el suelo. En comunidades de páramo con dominio de arbustos, estos también botan permanentemente pequeñas hojas que se van acumulando en la base del tronco. Sin duda, los cambios en biomasa tanto en pie como en el suelo producen un cambio cuantitativo en la dominancia



Figura 1. Fenofase de floración en un frailejonal de *Espeletia grandiflora* en el Parque Nacional Natural (PNN) Chingaza. Este es un ejemplo típico de fluctuaciones en la dinámica de la vegetación en la fenofase reproductiva de floración; posteriormente, esta biomasa se vuelve necromasa.

Fuente: Orlando Vargas-Ríos.

relativa de las especies; aunque puede ser imperceptible y solo afectar a las especies con menores abundancias, o manifestarse en otras escalas espaciales y temporales sin ser clara la trayectoria sucesional (van der Maarel, 1988). Las fluctuaciones biomasa-necromasa en los páramos afectan la disponibilidad de micrositios y, en algunos casos, se pueden convertir en una barrera para el establecimiento y en otros puede favorecer el establecimiento de otras especies (Figura 2).

Dada la condición global de cambio climático, un aspecto muy importante a considerar son los cambios en los ritmos fenológicos que pueden alterar los procesos de germinación de semillas, establecimiento y mortalidad de plántulas, por lo que algunas especies no se podrán adaptar a nuevos umbrales de estrés (véase capítulo 5).

Actualmente, la mayor afectación que puede tener la dinámica de fluctuaciones en el páramo (Figura 3) tiene que ver con la variación anual de los ritmos fenológicos por efecto del cambio climático: variaciones en



Figura 2. Micrositios de germinación y establecimiento de plántulas asociados y formados por necromasa reproductiva en un frailejonal del PNN Chingaza. En la foto se aprecian plántulas de *Espeletia grandiflora* y *Paepallanthus* sp.

Fuente: Orlando Vargas-Ríos.

la producción y acumulación de la fitomasa en forma de necromasa, biomasa asimilatoria y biomasa reproductiva. La acumulación de necromasa y la presencia de años muy secos (fenómeno de El Niño) hacen que el páramo sea más susceptible a incendios de origen natural o antrópico. Los cambios fenológicos en la producción de la biomasa reproductiva, principalmente en las fenofases de floración, fructificación y dispersión, pueden tener efecto sobre las estrategias reproductivas de las plantas haciendo variar los mecanismos de regeneración por semillas o por rebrotes. La oferta de micrositios para la germinación y establecimiento favorece o perjudica a algunas especies.

Las dinámicas asociadas a fluctuaciones pueden ser imperceptibles, pero al estudiar la formación de micrositios aparecen muy evidentes estas relaciones. La relación entre fluctuaciones y el siguiente tipo de dinámica (microclaros) tiene una estrecha relación en los páramos pues los aportes de necromasa reproductiva producto de las fluctuaciones generan microclaros

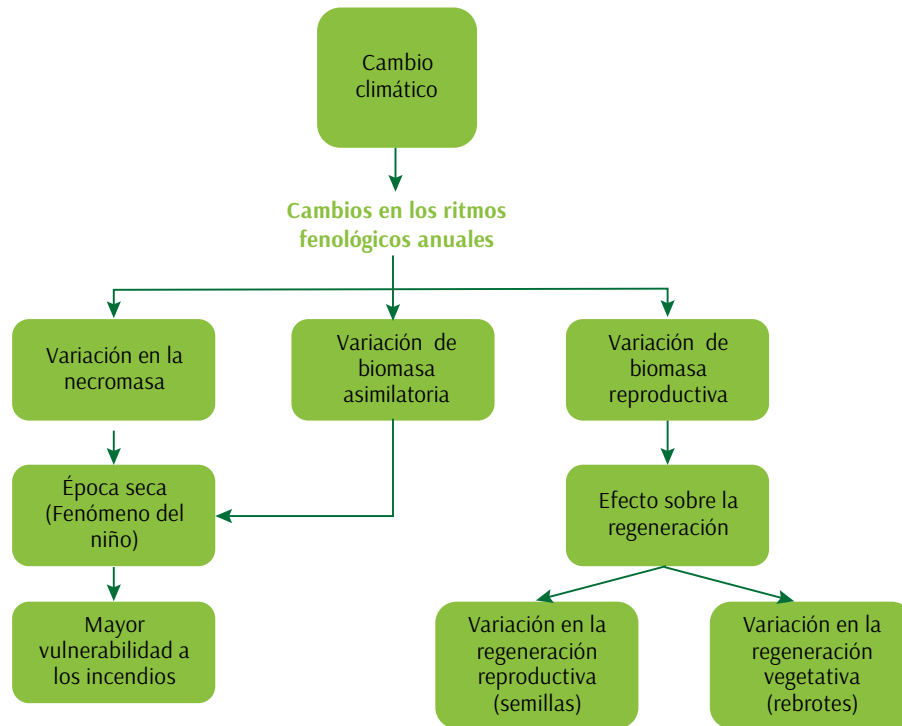


Figura 3. Efecto del cambio climático en el páramo sobre las principales fenofases.

Fuente: elaboración propia.

Microclaros

Los patrones de distribución de plantas y la forma como interactúan con otras se determinan en gran medida por la disponibilidad de ciertos tipos de claros o micrositios para la germinación y el establecimiento (Grubb, 1977; Noy-Meir y van der Maarel, 1987). Cada claro o microclaro se puede considerar como una isla con un grado mínimo de aislamiento que tiene la posibilidad de ser colonizado por semillas provenientes de un banco de semillas, lluvia de semillas o por crecimiento o expansión vegetativa de las plantas de los alrededores (van der Maarel, 1988).

En muchos tipos de vegetación del mundo los claros en el dosel son esenciales para el ingreso de nuevos genotipos y especies para las comunidades y son una de las claves del entendimiento de la dinámica de la vegetación (Silvertown y Smith, 1988). La idea básica es que dentro de una comunidad que se encuentra en un estado estable, los cambios pueden ocurrir en forma de parche como resultado de disturbios

locales (factores exógenos) o senescencia de la planta (factores endógenos) y se producirán regeneraciones en los claros que conducirán a la formación de un parche de vegetación que es diferente de su entorno (van der Maarel 2005). Estos claros pueden surgir en todas partes por la muerte o destrucción parcial de unidades vegetales o a través de la muerte natural de especies y todo tipo de actividades con animales. De igual forma, el espacio abierto puede ser ocupado por plántulas provenientes de un banco de semillas, por lluvia de semillas o por un parche de una planta clonal (regeneración vegetativa).

El concepto fue encontrado especialmente útil en pastizales en los que muchos claros son pequeños. En praderas con pastoreo la eliminación local de partes de plantas, pisoteo y deposición de estiércol son causas adicionales de claros, a menudo más grandes (van der Maarel, 2005).

Tanto en la dinámica de bosques (ecosistemas con una cubierta continua de árboles) y pastizales (ecosistemas con una cubierta continua de gramíneas),

el término *claro* o *microclaro* se utiliza para designar cualquier apertura resultante por la desaparición de plantas o partes de grandes plantas. El término dinámica de claros se usa en la literatura de bosques para indicar este segundo nivel de dinámica de la vegetación. La muerte natural, o por otros factores, de plantas individuales implica cambios cualitativos en la vegetación, opuestos a los solos cambios cuantitativos por fluctuaciones (van der Maarel, 1988). En los bosques tropicales húmedos la forma más común de disturbio natural es la mortalidad de árboles y formación de claros.

En ecosistemas abiertos como el páramo, los microclaros juegan un papel muy importante en la dinámica de la vegetación en la que el estrato herbáceo es una matriz continua de gramíneas. En los páramos, por ejemplo, la matriz continua de macollas de *Calamagrostis* spp. y otras gramínoideas, es una barrera física para la germinación y establecimiento de otras especies como *Espeletia* spp. Por consiguiente, para el reclutamiento de nuevos individuos y la renovación de estas poblaciones es necesaria la formación de microclaros. Para *Espeletia uribei*, Gallego y Bonilla (2016) encontraron que las variables que determinan

el establecimiento exitoso de plántulas en micrositios de establecimiento son: la zona de luz abierta, el tipo de vegetación asociada herbácea y la distancia al adulto más cercano. *Espeletia uribei* presentó requerimientos particulares para establecerse, lo que mostró que el patrón de reclutamiento de las plántulas de esta especie está determinado por las condiciones del micrositio. Entre las condiciones que debe reunir un micrositio para el establecimiento de *E. uribei* se encontraron principalmente la vegetación herbácea asociada y la disponibilidad marcada de luz (Gallego y Bonilla, 2016).

Un ejemplo de microclaros frecuentes en los páramos húmedos es en escarbamientos y formación de osaderos (Figura 4a) realizados por el mamífero *Nasua olivacea* (cusumbo). Estos escarbamientos conforman un tipo de dinámica de la vegetación que puede servir de micrositios de establecimiento para la regeneración por semilla o espacios para la colonización por plantas con regeneración vegetativa como *Arcytophyllum muticum*. Una dinámica muy común en los páramos es la presencia de *Acaena cylindrostachia* como especie dominante en áreas de escarbamiento, dada la adaptación de su semilla para ser dispersada por animales (exozoocoria) (Figura 4b).



Figura 4. A) microclaros formados por escarbamientos de *Nasua olivacea*; y B) colonización posterior de *Acaena cylindrostachia*, planta dispersada por animales (exozoocoria).

Micloclos de mayor tamaño se forman por la mortalidad de plantas causada por animales; por ejemplo, mortalidad de frailejones de diferentes tamaños por la depredación de la médula por el mamífero *Agouti takcsanowsky*, el cual desgarrar los tallos de los frailejones en busca de la médula y los insectos

que viven en ella, tumbando la planta, generando la muerte y, por consiguiente, la apertura de un claro en el frailejonal-pajonal o frailejonal-chuscal (Figura 5). Otro ejemplo es la mortalidad de plantas de *Puya* spp. por depredación del oso andino (Figura 6).



Figura 5. Mortalidad por depredación de la médula de frailejones por el borugo (*Agouti takcsanowsky*). A) frailejón recién tumbado cuya médula aún no ha sido comida, B) frailejón de menor tamaño con la médula comida.

Fuente: Orlando Vargas-Ríos.



Figura 6. Mortalidad de *Puya* sp. por depredación del oso de anteojos (*Tremarctos ornatus*) en el PNN Chingaza.

Fuente: Orlando Vargas-Ríos.

La acumulación de la biomasa muerta crea una dinámica especial de espacios abiertos y formación de micrositios de establecimiento para otras plantas con diferentes estrategias reproductivas. El tipo de especies que colonizan los microclaros y su abundancia depende del tamaño del microclaro, la magnitud del escarbamiento y la vegetación de los alrededores. En un inicio, la riqueza de especies después del disturbio es baja y solamente las especies más próximas al microclaro con reproducción vegetativa colonizan eficazmente el sitio; es el caso de *Arcytophyllum muticum*, una de las especies de páramo más importantes en la dinámica de microclaros (Figura 7).

La formación de microclaros puede tener múltiples causas. En algunos sitios la actividad de mamíferos como el cusumbo, o la actividad permanente del curí (*Cavia porcellus*), cuando las poblaciones son grandes y forman una red de caminos que junto con la herbivoría generan microclaros de diferentes tamaños; en otros casos, se dan por la caída de frailejones muertos. Actualmente, en los páramos se está presentando una mortalidad masiva de frailejones por depredación del punto vegetativo por parte larvas de insectos, lo que forma claros de diferentes tamaños (Figura 8).



Figura 7. Microclaros colonizados por *Arcytophyllum muticum*, hierba rastrera con muy buena capacidad de reproducción vegetativa.

Fuente: Orlando Vargas-Ríos.

Como consecuencia de los claros y microclaros, las especies regeneran para poder mantenerse en la comunidad, mientras que se presentan nuevas posibilidades para el reestablecimiento. Este aspecto de la dinámica ha llegado a ser cada vez más importante, especialmente desde que Grubb (1977) enfatizó el crucial papel del nicho de regeneración en la dinámica de las comunidades. De manera general, en los microclaros se espera que el número de especies aumente a medida que crece el área (Bazzaz, 1998). Microclaros pequeños son generalmente colonizados por plantas adyacentes, mientras que microclaros de mayor tamaño son colonizados por semillas dispersadas por animales, el viento o provenientes del banco de semillas (Coffin y Lauenroth, 1988).

Hoy día, la mayor afectación de la dinámica natural de microclaros tiene que ver con la desestructuración de las redes tróficas (Figura 9), lo cual produce un aumento de mamíferos nativos que no tiene depredadores como el cusumbo (*Nasuella olivaceae*), curí (*Cavia porcellus*) y el borugo (*Agouti tacksanowsky*). La actividad de estos animales incrementa la densidad, frecuencia y tamaño de escarbamientos y la mortalidad de plantas, lo que cambia la dinámica natural de oferta



Figura 8. Mortalidad masiva de frailejones por depredación del punto vegetativo por larvas de insectos.

Fuente: Orlando Vargas-Ríos.

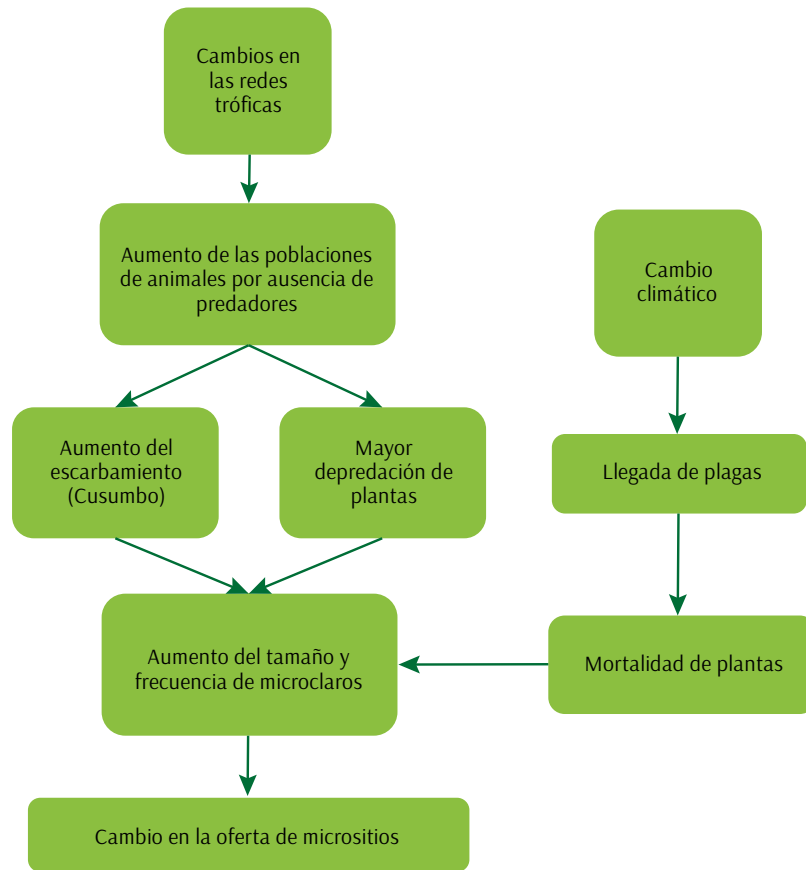


Figura 9. Causas que afectan la dinámica de microclaros en el páramo.

Fuente: elaboración propia.

de micrositios. Por otra parte, la llegada de plagas nuevas de insectos cuyas larvas (lepidópteros, dípteros y coleópteros) producen mortalidad de frailejones y otras plantas, generalmente en roseta, es un factor cada vez más preocupante que posiblemente tiene que ver con el cambio global de uso de la tierra y su manifestación en el cambio climático.

Dinámica de parches

Un tercer nivel de dinámica corresponde a la desaparición progresiva de comunidades o poblaciones locales, lo que genera cambios por un largo período de tiempo. Tales pueden ser cíclicos en el sentido que la estructura de un parche puede reaparecer en el curso del tiempo. El periodo de tiempo involucrado puede ser mayor que en el caso de dinámica de claros; pero

la principal diferencia (aunque gradual) es el tamaño del parche en relación al tamaño de la comunidad (van der Maarel, 1988).

En el páramo podemos encontrar parches de diferente origen dependiendo del tipo de disturbio que lo originó:

1. Parches producto de la dinámica de actividades de animales. Cuando un área es altamente intervenida por la formación de microclaros continuos aumenta el tamaño de los microclaros y se forman parches de vegetación. Un ejemplo es el de los escarbamientos del cusumbo que por mucho tiempo ha escarbado el suelo de un mismo sitio en diferentes épocas, direccionando la sucesión a parches dentro de la matriz de la vegetación zonal. Un caso presente en el PNN Chingaza es el cambio de un frailejonal-pajonal de *Calamagrostis efussa* y *Espeletia grandiflora* a un



Figura 10. Parches formados por disturbios naturales de actividad de animales por escarbamiento del suelo. El pajonal-frailejónal de *Calamagrostis efussa* y *Espeletia grandiflora* se transforma en un arbustal frailejónal de *Gaultheria myrsinoides* y *Espeletia grandiflora*.

Fuente: Orlando Vargas-Ríos.

arbustal pajonal de *Gaultheria myrsinoides* y *Espeletia argentea* (Figura 10).

2. Parches formados por actividades humanas. Estos parches conforman mosaicos de vegetación en diferentes etapas sucesionales, originados principalmente por agricultura, quemas y ganadería.

La dinámica de la vegetación de casi todos los ecosistemas del planeta se da actualmente por un complejo régimen de disturbios, tanto naturales como antrópicos, en diferentes escalas espacio-temporales que producen mosaicos de parches en diferentes tipos de regeneración. En el páramo es posible encontrar parches formados por quemas en diferentes etapas de regeneración, parches quemados y pastoreados con una dinámica espacio-temporal antigua y reciente, parches por la transformación del páramo en prados para el ganado y parches formados por abandono de áreas agrícolas (barbechos) (Figura 11). El pastoreo de ganado, ya sea de vacas, caballos, ovejas o cabras, conforman diferentes tipos de parches, los cuales son una combinación de especies nativas y especies invasoras.



Figura 11. Ejemplo de mosaico de parches en el páramo. A) parches formados por áreas que fueron cultivadas y abandonadas, cuya trayectoria sucesional va a arbustales de *Hypericum* spp. B) mosaicos de arbustales, pajonales y bosques de páramo en el PNN Sumapaz.

Fuente: Orlando Vargas-Ríos.

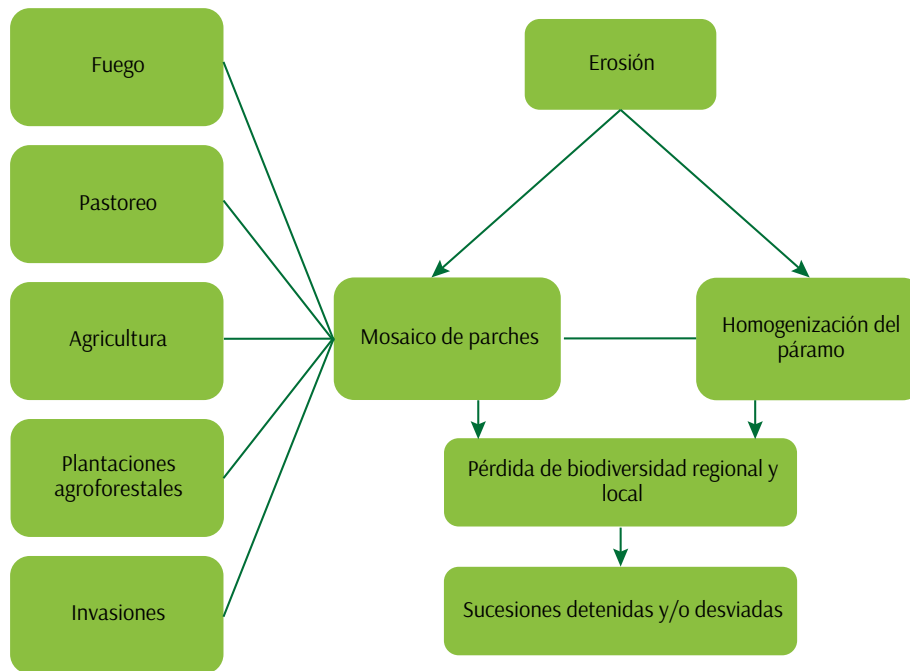


Figura 12. Factores de disturbio que influyen en la formación de parches en el páramo, lo cual conduce a la presencia de sucesiones detenidas o desviadas.

Fuente: elaboración propia.

A una escala de paisaje, la dinámica de parches es el principal factor de cambio de la vegetación; y a una escala local, es el principal factor de dinámica de las comunidades y poblaciones. En la figura 12 se presenta un esquema de relaciones y causas en la formación cada vez más frecuente de parches en diferentes estados de regeneración, lo cual conduce cada vez más a la homogeneización del páramo y a la presencia de sucesiones detenidas o desviadas con una combinación de especies nativas e introducidas.

Sucesiones cíclicas

El cuarto nivel de dinámica de la vegetación difiere gradualmente del tercero solo en relación con el reemplazo cíclico de la mayor parte de la comunidad. Este es el caso particular que se da cuando desaparecen poblaciones dominantes. La sucesión cíclica puede estar ligada a la muerte masiva del dosel dominante, tanto por procesos endógenos como por ataque de

insectos y, actualmente, por polución del aire (van der Maarel, 1988).

Un ejemplo de sucesiones cíclicas en los páramos húmedos la produce la mortalidad masiva de *Chusquea tessellata*, una gramínea bambusoide monocárpica que muere masivamente una vez florece, produce gran cantidad de semillas y las dispersa. Es formadora de grandes parches pues se reproduce durante su vida de forma vegetativa; una vez muere deja grandes cantidades de necromasa en la que puede ocurrir una dinámica sucesional de hierbas de páramo que posteriormente es reemplazada por individuos de *C. tessellata* provenientes de semilla. De esta manera, la misma especie vuelve a cubrir el espacio y a formar el parche anterior y nuevos parches (Figura 13). Muy poca investigación se ha realizado en este tipo de sucesiones cíclicas, posiblemente debido a la lentitud de los procesos. En los bosques andinos, *Chusquea scandens* es una fuerte colonizadora después de disturbios llegando a dominar grandes extensiones del bosque.



Figura 13. Mortalidad masiva de *Chusquea tessellata* en el PNN Chingaza. En la foto se aprecia de color café el Chusque muerto, el cual vuelve a ocupar el sitio gracias a la regeneración por semillas.

Fuente: Orlando Vargas-Ríos.

Estas sucesiones cíclicas han sido afectadas por la combinación de quemados y pastoreo, y es muy posible que el ciclo de vida natural de la especie esté siendo afectado de muchas formas, tanto ambientales como endógenas de la especie.

Sucesiones-regeneraciones

Las sucesiones-regeneraciones son un tipo de sucesiones secundarias producidas por disturbios naturales por fuego, tormentas, ataque de insectos, o por intervención humana por quemados, tala de árboles y corte de la vegetación. En las sucesiones-regeneraciones no existe remoción del suelo (como sí ocurre en las sucesiones secundarias). La vegetación después del disturbio se recupera a partir de una importante fuente de recursos bióticos que logran persistir, principalmente por bancos de retoños y en menor proporción por bancos de semillas superficiales. Cuenta además con la posibilidad de expansión de las especies del

área de la comunidad que no alcanzó a afectarse y se encuentra en contacto a través de lluvia de semillas por el viento o por aves.

El caso más estudiado de sucesiones-regeneraciones en el páramo son los disturbios por fuegos tanto naturales como antrópicos, ligados a la práctica de la ganadería extensiva. En la actualidad, el fuego es uno de los principales determinantes de la dinámica de la vegetación de los páramos. La susceptibilidad de los páramos a la ocurrencia de fuegos (Figura 14) se relaciona con los siguientes aspectos (Vargas-Ríos, 2013):

- Suficiente combustible acumulado: el páramo es un ecosistema en el cual se acumula necromasa en pie principalmente en las macollas y las hojas muertas de las rosetas. En páramos que no han sido quemados se forma una matriz continua de necromasa en el frailejónal-pajónal. La principal fuente de combustible son las hojas muertas, sobre todo de *Calamagrostis effusa*, las cuales forman una



Figura 14. Áreas recién quemadas en el PNN Los Nevados.

Fuente: Orlando Vargas-Ríos.

matriz continua que se quema fácilmente y en la que el fuego se propaga rápidamente.

- Cerca del 80 % de la fitomasa epigea de las macollas puede consistir de material muerto (Cardoso y Schnetter, 1976; Hofstede y Witte, 1993; Hofstede *et al.*, 1995).
- Bajo contenido de humedad: los fuegos en el páramo ocurren en la época seca cuando el contenido de humedad en la vegetación y el suelo es bajo.
- Arreglo de las plantas en el espacio: el desarrollo de una matriz continua de macollas es el factor más importante para el desarrollo de fuegos en el páramo; además, densidades altas de frailejones con su necromasa en pie en áreas poco quemadas contribuyen grandemente en el desarrollo de fuegos de superficie.
- Bajas tasa de descomposición: las bajas tasas de descomposición de la materia orgánica hacen que la necromasa epigea se acumule y sea la principal fuente de combustible para el fuego.
- Bajos niveles de herbivoría de animales nativos: en el páramo, la herbivoría es baja y esto contribuye a la acumulación de materia orgánica. A diferencia de la puna, en los Andes centrales, en el páramo no evolucionaron grandes mamíferos, sino que la mayoría del consumo lo hacen insectos.
- Las quemadas que ocurren en el páramo destruyen casi totalmente la fitomasa epigea (biomasa + necromasa), solamente pequeñas plantas rasantes no son quemadas dependiendo de la severidad e intensidad del fuego (Vargas-Ríos, 2000; Vargas-Ríos *et al.*, 2002).

La dinámica de la vegetación después de fuegos ha sido estudiada para los páramos de Ecuador (Ramsay, 1999 y 2014; Ramsay y Oxley, 1996), Costa Rica (Horn, 1989 y 2005), Colombia (Vargas-Ríos, 1997 y 2000; Verweij, 1995; Rodríguez y Vargas-Ríos, 2002), una síntesis de estudios para los páramos de Centro y Suramérica se encuentra en Horn y Kappelle (2009).

Efectos de las quemas

Ramsay (1992) y Vargas-Ríos (2002) afirman que después de una quema se necesitan entre 8 y 15 años para recuperar la estructura de la vegetación (altura, biomasa y necromasa). Sin embargo, el tiempo necesario para la recuperación de la composición (número de especies, formas de vida y diversidad de hábitats para la fauna) es más difícil de determinar.

Algunas estimaciones indican que aún después de 20 años sin perturbación, la vegetación aún no es igual a la original (Keating, 1998; Verweij, 1995). Las especies presentes dependerán de la frecuencia de las quemas y la intensidad del pastoreo, siendo las leñosas las que más rápido tienden a desaparecer (Hofstede, 1995a; Vargas-Ríos, 2002; Verweij, 1995). Todo depende de la capacidad de regeneración y reproducción de las especies; algunas pueden regenerar pronto desde la base dado que el fuego no supera los primeros centímetros del suelo, mientras que otras deben colonizar nuevamente a través de semillas (Cárdenas-Arévalo y Vargas-Ríos, 2012; Hofstede *et al.*, 2014).

Adicionalmente, contrario a lo que sucede en otros ecosistemas, las cenizas originadas por las quemas no tienen un efecto fertilizador. De ahí que la vegetación de páramo no crezca más rápido después de un evento de fuego sino que, por el contrario, la productividad tiende a reducirse debido a que las yemas de crecimiento quedan expuestas a las condiciones climáticas extremas de la alta montaña (Vargas-Ríos, 2002; Hofstede, 1995b).

La desaparición de la vegetación le quita al suelo su capa aislante, por lo que queda más expuesto a las fluctuaciones de temperatura y humedad (Hofstede *et al.*, 2014). Las temperaturas altas en el día provocan un aumento de la evapotranspiración y la descomposición de la materia orgánica, ocasionando la desaparición

del mantillo, razón por la que el suelo tiende a secarse (Hofstede, 1995b; Ramsay y Oxley, 1996).

En el PNN Chingaza, Vargas-Ríos *et al.* (2002) encontraron que el fuego disminuye drásticamente la saturación de bases en suelos inceptisoles (orgánicos). El contenido de P total tanto en inceptisoles como en histosoles aumenta significativamente en el primer mes después de la quema, comparando con áreas no quemadas, para luego fluctuar durante la recuperación. El pH solamente varía en los inceptisoles disminuyendo en el primer mes después de la quema para aumentar un poco en el tercer mes. En la vegetación, los niveles de Ca y Mg aumentan y el K disminuye en el primer mes después de fuego para alcanzar los niveles de nutrientes de vegetación no quemada un año después o un poco más de ocurrida la quema. La tasa C/N en la vegetación cae drásticamente después de un fuego y aún después de un año de recuperación no alcanza los niveles de sitios no quemados.

Los disturbios por fuego también promueven la colonización rápida de especies invasoras. Por ejemplo, un caso que se está presentando actualmente en los páramos secos es la invasión de retamo espinoso (*Ulex europeus*).

Sucesiones regeneración con fuego y pastoreo

Los efectos del pastoreo de ganado, a partir de los trabajos de Molinillo (1992), Verweij y Kok (1992) y Premauer (1999), en el páramo son:

- Movilización de nutrientes como resultado de la defoliación y la deposición de orina y heces.
- Retardo del crecimiento de las plantas por efecto de la defoliación.
- Pisoteo de plántulas, lo cual impide el establecimiento o permanencia de ciertas especies.
- Muerte selectiva de clases de tamaños, ocasiona cambios en la estructura demográfica de las poblaciones.
- Compactación del suelo, por pisoteo continuo, especialmente en suelos húmedos, ricos en materia orgánica.
- Alteración de abundancias relativas y del balance competitivo entre especies, debido a la selección que

hacen los animales entre las especies apetecibles y las no consumidas.

- Especialmente en zonas con pendiente pronunciadas, el pisoteo del ganado causa erosión, cuya severidad depende en gran medida del régimen de precipitación.

El pastoreo es un disturbio continuo altamente complejo, que tiene impactos directos e indirectos en las comunidades de plantas y animales. Los efectos directos del pastoreo incluyen: daño selectivo a plantas individuales por herbivoría (defoliación) y pisoteo; y alteraciones en la movilización de nutrientes (remoción

por defoliación y retorno a través de excrementos y orina). La defoliación y el pisoteo alteran el balance competitivo entre las especies pastoreadas con respecto a las otras especies y cambian las oportunidades para el establecimiento de nuevas plantas. En la [figura 15](#) se presenta el proceso de degradación por pastoreo en un páramo húmedo. El aspecto indirecto más importante del pastoreo y el más ampliamente reportado es su poderoso efecto para cambiar la composición y estructura de las comunidades, además de causar perturbación de los procesos del suelo y del agua que tienen consecuencias en la disponibilidad de recursos (Molinillo, 1992).



Figura 15. Proceso de transformación del páramo por pastoreo. A) ganadería extensiva en páramo, B) transformación en praderas de *Lachemilla orbiculata*, C) detalle de pradera de *L. orbiculata*.

El mayor efecto del ganado sobre los individuos de las especies no se debe tanto a que se coman las plantas hasta su extinción, sino más bien a la modificación de las habilidades competitivas o del éxito de reclutamiento de propágulos de una especie con respecto a otra. Al causar los disturbios de tipo pérdida del dosel de la vegetación, mortalidad diferencial de especies y de clases de edades en algunas poblaciones, se generan dinámicas en la vegetación que se evidencian en cambios estructurales de la comunidad, tanto en su estructura vertical como en la horizontal (Pickett y White 1985; Premauer, 1999).

Impacto sobre la vegetación

En general, se ha encontrado que la biomasa aérea total de las comunidades vegetales disminuye en un 60-66 % con alta presión de pastoreo. De igual forma, la necromasa en pie, que en condiciones naturales constituye el 70-80 % de la biomasa aérea total, pasa a representar un porcentaje muy bajo. Para páramos secos (Hofstede, 1995) y húmedos (Premauer, 1999) se reporta la disminución de la biomasa aérea y el incremento en la relación biomasa asimilatoria/necromasa. En páramos venezolanos, Molinillo (1992) reporta disminución de biomasa aérea. Posiblemente este fenómeno esté relacionado con la retroalimentación positiva del ganado al preferir sitios ya pastoreados y de esta forma no permitir la acumulación de necromasa (Hofstede *et al.*, 1995; Hobbs y Huenecke, 1992). En consecuencia, al aumentar el pastoreo disminuye la altura total, la diversidad de estratos y el biovolumen total (asimilatorio + necromasa). La proporción de biovolumen de necromasa y diversidad (H') de los estratos verticales disminuyen con el incremento en el grado de disturbio, con lo cual se presenta un predominio cada vez mayor del estrato rasante (0-5 cm de altura) (Premauer, 1999).

La vegetación que resulta después de fuegos repetidos y pastoreo intensivo es una alfombra de hierbas rasantes y pastos cortos con alta cobertura total y alta proporción de biomasa viva. Esto ocurre principalmente en los valles de origen glaciar, los cuales casi siempre tienen pequeños ríos que los atraviesan

o corrientes de agua subterránea que afloran en las áreas planas. Estas áreas son las que presentan un mayor grado de transformación. En la época seca el ganado se concentra en las fuentes de agua, lo que aumenta el pisoteo y acelera así la compactación del suelo. Además, es posible que la oferta de forraje sea mayor en estas áreas y que exista una relación entre productividad ganadera y gradiente topográfico.

Verweij y Budde (1992) reportan algunas de las especies que se ven favorecidas por el pastoreo en el páramo de pajonal de la cordillera Central: *Agrostis toluencis*, *Bidens triplinervia*, *Calamagrostis coarctata*, *Lachemilla mandoniana*, *L. orbiculata*, *Luzula racemosa*, *Poa annua*, *P. subspicata*, *Ranunculus* sp., *Rumex acetosella*, *Taraxacum campylodes*, *Veronica serpyllifolia*, entre otras.

En el páramo la riqueza de especies de plantas se ve favorecida por intensidades intermedias de pastoreo porque en áreas no pastoreadas las especies dominantes como las macollas de *Calamagrostis* spp. o los “chusques” *Chusquea tessellata* desplazan competitivamente a muchas especies. Por el contrario, en sitios muy pastoreados aumenta la dominancia de unas pocas especies, entre ellas la “plegadera” *Lachemilla orbiculata*; por lo que disminuye la diversidad (Verweij, 1995; Premauer, 1999). Especies vegetales que se relacionan de manera positiva con este disturbio son generalmente herbáceas, de hábito rastrero, que presentan estolones o rizomas, pastos de porte pequeño y especies introducidas. En los PNN Los Nevados y Chingaza se encontraron especies introducidas como: *Rumex acetosella*, “pasto oloroso” *Anthoxanthum odoratum* y “diente de león” *Taraxacum campylodes*. En Chingaza, se encontró la especie introducida “trébol blanco” *Trifolium repens*. La “plegadera” y otras herbáceas y pastos pequeños están entre las especies nativas que se presentan en ambos páramos, en las zonas en las que hay alto grado de disturbio (Premauer, 1999; Verweij y Budde, 1992).

Retomando la consideración general acerca del efecto del pastoreo en los ecosistemas, podemos mencionar, para los páramos colombianos —al menos aquellos que han sido estudiado hasta ahora— cinco aspectos responsables del proceso de transformación de las comunidades naturales en pastizales de páramo:

1. Mortalidad selectiva de especies del género *Espeletia*.
2. Cambios en la altura, fragmentación y aumento en las distancias de macollas y/o bambusoides.
3. Alteración de los procesos hídricos por efecto del pisoteo.
4. Cambios en las abundancias relativas de las especies.
5. Compactación del suelo y selección de las especies con rasgos de historia de vida que las hacen resistentes a pisoteo y herbivoría.

Las prácticas de pastoreo desencadenan trayectorias sucesionales que inevitablemente conducen a la formación de céspedes con tendencia a la degradación (Molinillo y Monasterio, 2002). Se reporta que el pastoreo en los páramos secos de Venezuela produce una reducción leve pero consistente en la diversidad, las formas de vida y la biomasa del suelo (Sarmiento, 2006). Sarmiento y Llambí (2011) indican que las cargas animales medias afectan poco la composición de la comunidad vegetal, pero sí propiedades ecosistémicas como la biomasa total y la cobertura. El desarrollo de prácticas para aumentar la accesibilidad al forraje natural (como las quemadas frecuentes) y la implantación de forrajes exóticos para suplir las deficiencias alimentarias que sufre el ganado en zonas andinas, ocasionaron una mayor presión para en el ecosistema (Molinillo y Monasterio, 2002).

En páramos de Colombia en los que los periodos de descanso son muy cortos o inexistentes, las actividades agropecuarias se consideran altamente destructivas e insostenibles (Rangel-Ch, 2000). Vargas-Ríos y Rivera-Ospina (1991) consideran que los páramos, en especial los húmedos, son ecosistemas fácilmente perturbables, pero difícilmente recuperables. En el macizo de Chingaza, por ejemplo, grandes extensiones de tierra fueron sometidas a repetidos ciclos de quema-cultivo y pastoreo para eliminar las coberturas nativas, aprovechar los retoños jóvenes e incrementar la cobertura de gramíneas exóticas introducidas para alimentar el ganado (Vargas-Ríos y Rivera-Ospina, 1991). Las quemadas ocasionaron la degradación y pérdida del banco de semillas nativas, mientras que el pisoteo del ganado favoreció algunas especies herbáceas, aumentando su banco de semillas y alterando permanentemente la composición de la vegetación (Vargas-Ríos y

Rivera-Ospina, 1991; Vargas-Ríos *et al.*, 2003; Cárdenas, Posada y Vargas-Ríos, 2002; Vargas-Ríos *et al.*, 2002). Como consecuencia, estas áreas perdieron sus estratos arbustivos y la fisionomía quedó reducida a un prado en el que especies ruderales (generalmente de origen templado) dominan la sucesión: *Rumex acetosella*, *Digitalis purpurea*, *Anthoxanthum odoratum* y *Trifolium pratense* (Vargas-Ríos y Rivera-Ospina, 1991). Adicionalmente, las quemadas alteran los ciclos de nutrientes y acelera los procesos de terrización y colmatación de las lagunas, provocando la desaparición de muchas especies capaces de retener agua. Además, la pérdida de la cobertura vegetal aumenta la escorrentía superficial y disminuye la percolación, lo que termina afectando el caudal de los ríos y las quebradas (Vargas-Ríos y Rivera-Ospina, 1991).

Este proceso se presentó en sectores del páramo de Chingaza que solían estar dominados por *Espeletia killipii* y *Chusquea tessellata* (Cárdenas *et al.*, 2002; Vargas-Ríos *et al.*, 2002). Debido a los frecuentes disturbios agropecuarios, la comunidad de *E. killipii-Ch. tessellata* perdió sus mecanismos de regeneración y la sucesión se desvió irreversiblemente hacia una comunidad tolerante al nuevo régimen de disturbio establecido (Cárdenas *et al.*, 2002). Como consecuencia, una comunidad de frailefonal-chuscal altamente diversa fue reemplazada por un prado dominado por *Lachemilla* spp. y otras pocas especies rastreras que soportan el pisoteo del ganado (Cárdenas *et al.*, 2002). Adicionalmente, la reducción de la cobertura vegetal y el pisoteo de ganado provocaron procesos de erosión que terminaron degradando las tierras, lo que dificulta aún más el establecimiento de plántulas y el enraizamiento de nuevos rebrotes vegetativos (Vargas-Ríos *et al.*, 2002).

Cuando las actividades agropecuarias se realizan sin periodos de descanso, los frecuentes ciclos de ganadería y agricultura alteran el suelo rápidamente, de tal forma que este se vuelve seco, arenoso y sin partes orgánicas (Hofstede, 1997). En este escenario, las pasturas exóticas introducidas para alimentar el ganado pueden dominar la sucesión por largos periodos, como se observa en algunos sectores del páramo de Chingaza (Vargas-Ríos *et al.*, 2002; Cárdenas *et al.*, 2002; Vargas-Ríos *et al.*, 2003). Esta es la situación en

un sector de páramo bajo en las Lagunas de Siecha (PNN Chingaza), ubicado aproximadamente entre los 3200-3400 m. En esta zona no se realizan actividades agropecuarias desde hace más de 20 años, pero aún se observan prados dominados por gramíneas exóticas (*Anthoxantum odoratum* y *Holcus lanatum*) en los que se realizaron investigaciones en restauración ecológica que buscaron la reconstrucción de la fisonomía de arbustal, chuscal-frailejónal y matorral (Rojas-Zamora *et al.*, 2013; Castiblanco-Álvarez, 2013; Ávila-R. y Vargas-Ríos, 2015).

Las actividades pecuarias en zonas de páramo pueden causar alteraciones permanentes en los patrones de distribución de la vegetación. En las regiones de páramo sometidas a ganadería se pueden encontrar fragmentos de bosque que antiguamente formaron parte de un continuo. Sin embargo, la ubicación de esos fragmentos no obedece a factores microclimáticos, sino a la imposibilidad de que las actividades ganaderas se realicen en zonas escarpadas o en cañones profundos y estrechos (Young y León, 2007). Los fragmentos que se encuentran naturalmente por encima del límite natural del bosque debido a factores naturales (*e.g.* menor exposición, mayor humedad o cercanía a cuerpos de agua), muestran una composición de especies muy diferente a la de los fragmentos remanentes de actividades agropecuarias, los cuales, dependiendo de su tamaño y su aislamiento, pueden ser poco diversos y estar empobrecidos estructuralmente (Llambí, Ramírez y Schwarzkopf, 2014).

Las prácticas ganaderas están íntimamente ligadas con el uso del fuego en las mismas zonas, por lo que muchos ecosistemas en el mundo presentan regímenes de disturbio que involucran las dos prácticas. El efecto de dichos regímenes difiere del que tienen cada uno de los disturbios por separado (Cleef, 1981; Premauer, 1999).

En el páramo, el uso del fuego ligado a los sistemas de producción es una práctica reciente. Las quemaduras se realizan con el fin de obtener rebrotes tiernos para el ganado y preparar el terreno para cultivos de arveja, papa y haba. Los efectos de este régimen de disturbio se evidencian en diferentes escalas, desde la poblacional hasta el nivel de paisaje (Guhl, 1968; Laegaard, 1992; Hofstede y Rossenaar, 1995).

El fuego tiene un fuerte impacto a nivel poblacional sobre la mortalidad de individuos en determinadas clases de tamaños (Verweij y Kok, 1992; Premauer, 1999). Posteriormente, el pisoteo del ganado afecta las plántulas y juveniles de muchas especies. La combinación de pastoreo intensivo más quemaduras produce una vegetación abierta con mucho suelo expuesto, bajo contenido de materia orgánica y una baja capacidad de retención de agua. Por lo que es más sensible al pisoteo y no es apto para recolonización por elementos de la vegetación natural que están adaptados para germinar en presencia de una vegetación más alta (Hofstede, 1995a; Hofstede *et al.*, 1995). Esto ocasiona la desviación o detención de la sucesión-regeneración de la vegetación según la intensidad y frecuencia del disturbio (Vargas-Ríos, 2000).

El uso indiscriminado del fuego ha conformado tipos de vegetación en parches con diferentes grados de alteración, modificando las estructuras poblacionales de plantas y animales y cambiando las estructuras verticales y horizontales de las comunidades vegetales (Premauer, 1999). En zonas relativamente no tan extensas se pueden encontrar áreas no quemadas hace varios años, áreas quemadas con relativa frecuencia, áreas recientemente quemadas y áreas con fuerte impacto de quemaduras y pastoreo. Todas estas zonas reflejan el patrón de quemaduras y pastoreo conformando así un mosaico de parches con diferentes intensidades de disturbio (Verweij, 1995). Cuando un parche acumula suficiente necromasa en su matriz de gramíneas vuelve a ser quemado y el fuego se detiene en otro parche que no ha acumulado suficiente necromasa (Laegaard, 1992) o en barreras como ríos, carreteras o caminos (Vargas-Ríos, 2000).

En lugares muy disturbados por quemaduras recurrentes y pastoreo intensivo son eliminados los estratos arbustivo y herbáceo con consecuencias directas sobre las especies componentes.

En la **Figura 16** se presenta el proceso de transformación de los páramos de pajonal hasta la conversión del páramo en un prado. Ocurre una reducción en la cobertura de formas de vida como las macollas que pueden desaparecer completamente al ser fragmentadas por el pisoteo, quedando los meristemas expuestos a la intensa luz UV-B y a temperaturas inferiores a

los 0°C. Así mismo, ocurre la disminución de las especies perennes más que de las anuales, lo cual ha sido reportado por Hofstede (1995a) y Verweij (1995) en el páramo. En el páramo de Chingaza Posada y Cárdenas (1999) encontraron que el disturbio por quema y pastoreo elimina los estratos arbustivo y

herbáceo, lo que afecta principalmente a las especies dominantes que los conforman como *Chusquea tessellata* (Figura 17); reduce también la cobertura de formas de crecimiento como las macollas; y queda la vegetación reducida a una alfombra de pastos cortos y hierbas rasantes (especialmente dicotiledóneas)

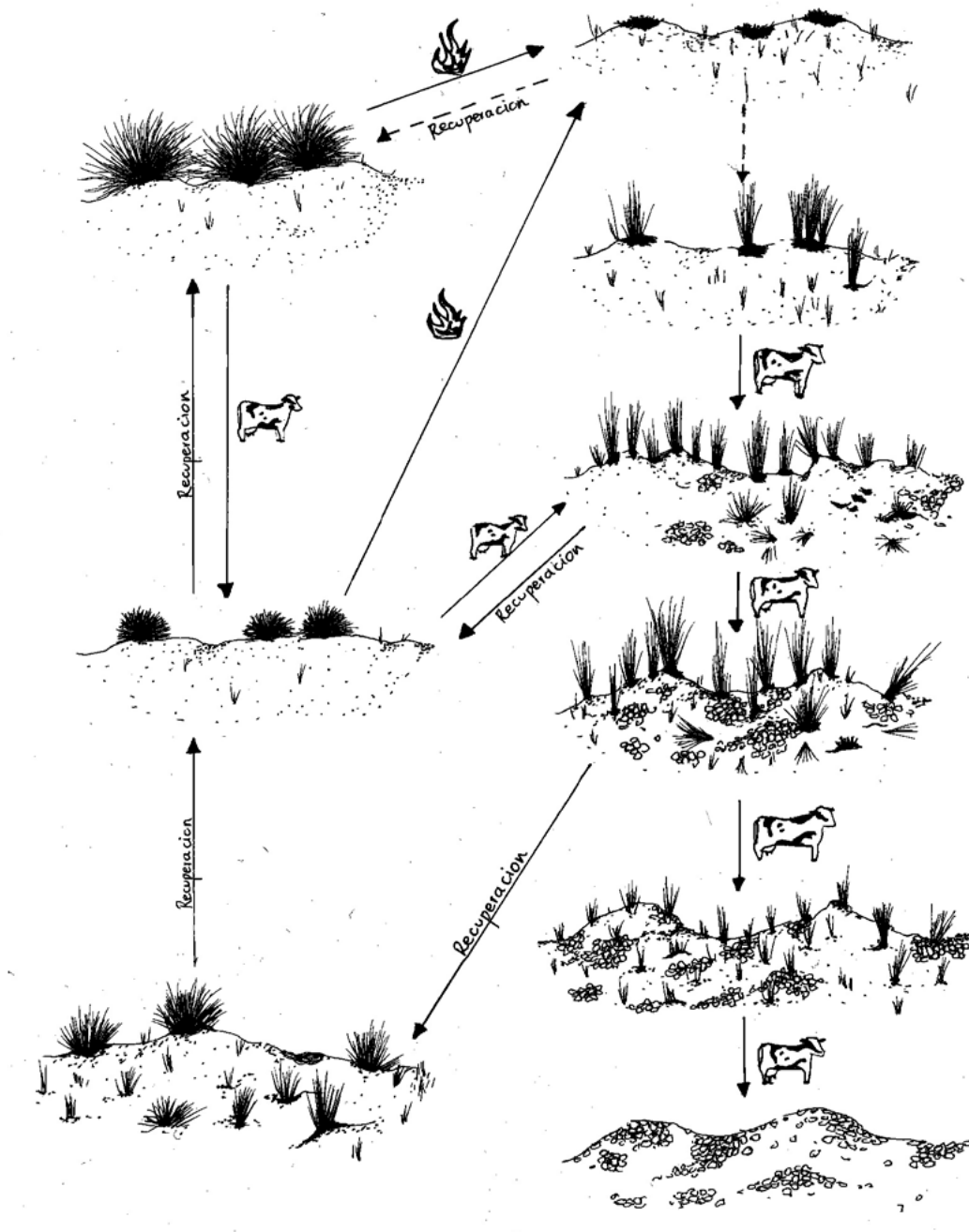


Figura 16. Proceso de transformación del páramo por fuego y pastoreo.

Fuente: modificado de Verweij (1995).

capaces de tolerar el pisoteo continuo y el ramoneo, con alta cobertura total y alta proporción de biomasa viva (follaje especialmente). Estos resultados son similares a los reportados por Hofstede *et al.* (1995) y Hofstede y Rossenaar (1995). Por otro lado, se ha encontrado que en regímenes moderados de estos disturbios la productividad total de la vegetación puede ser mayor que en vegetación no disturbada (Hofstede *et al.*, 1995; Hofstede y Rossenaar, 1995).

El pastoreo en los bordes de quebradas y ríos, así como la eliminación y pérdida de los bosques de ribera que antes dominaban grandes extensiones del páramo (principalmente de *Polylepis quadrijuga* y *Escallonia myrtilloides*) a lo largo de ríos y quebradas, ha sido uno de los problemas más graves para la conservación de las fuentes hídricas. La pérdida de estos bosques aumenta la sedimentación y contaminación de los cuerpos de agua (Figura 18).

La Figura 19 presenta las principales causas y consecuencias de fuego, pastoreo y leñateo sobre el régimen hidrológico en el páramo.

Sucesiones secundarias

Es el tipo de sucesión que se presenta en campos de cultivo o pastizales de ganadería en uso o que han sido abandonados. Corresponde al proceso de sucesión natural en el cual un disturbio elimina la cobertura vegetal y altera la estructura del suelo. El concepto clementsiano original toma como criterio el desarrollo *in situ* de un suelo con materia orgánica, disponible después de un disturbio de cualquier vegetación madura. En estos tipos de sucesiones la presencia de un banco de semillas persistente es el factor más importante en el desarrollo de la vegetación en sus primeras etapas. Algunos organismos que logran persistir al disturbio se constituyen

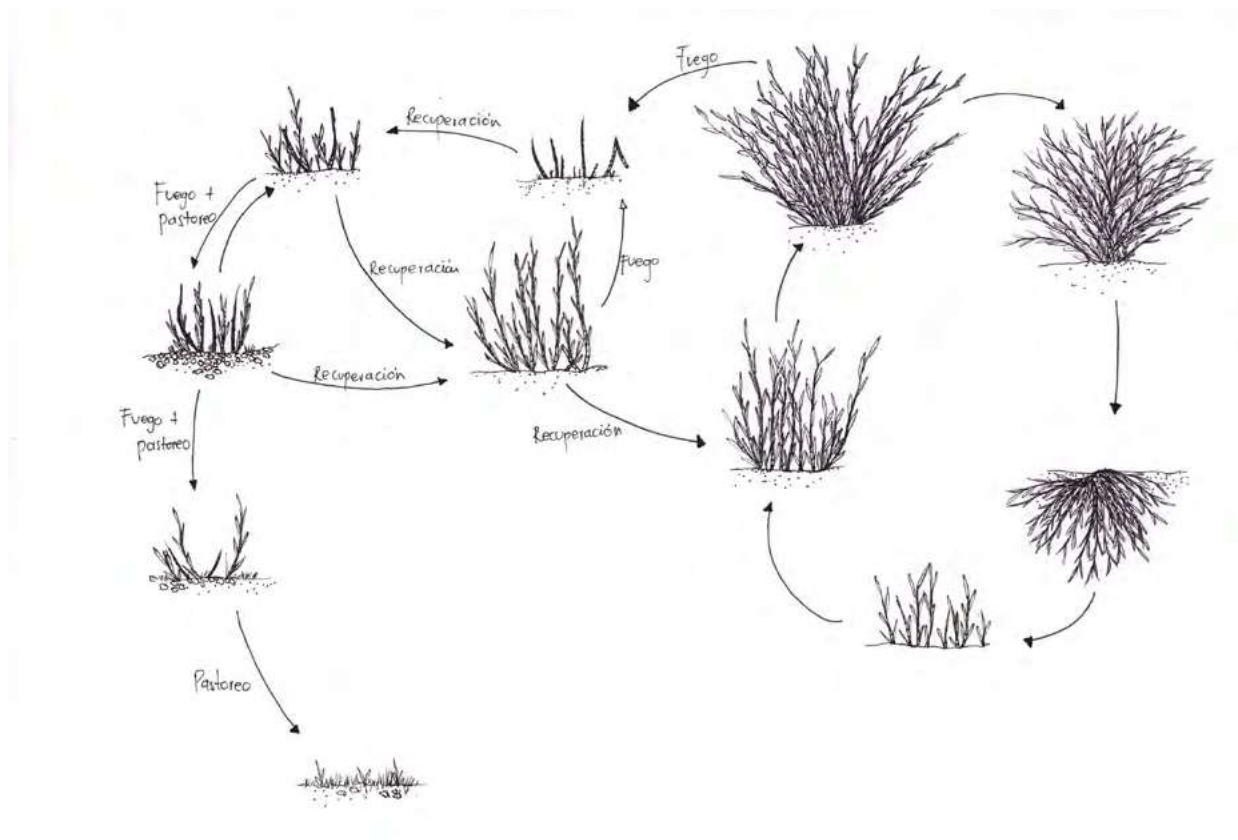


Figura 17. Proceso de transformación de los páramos con chuscales.

Fuente: Premauer (1999).



Figura 18. Transformación de las riveras de los ríos en áreas de pastoreo.

Fuente: Orlando Vargas-Ríos.

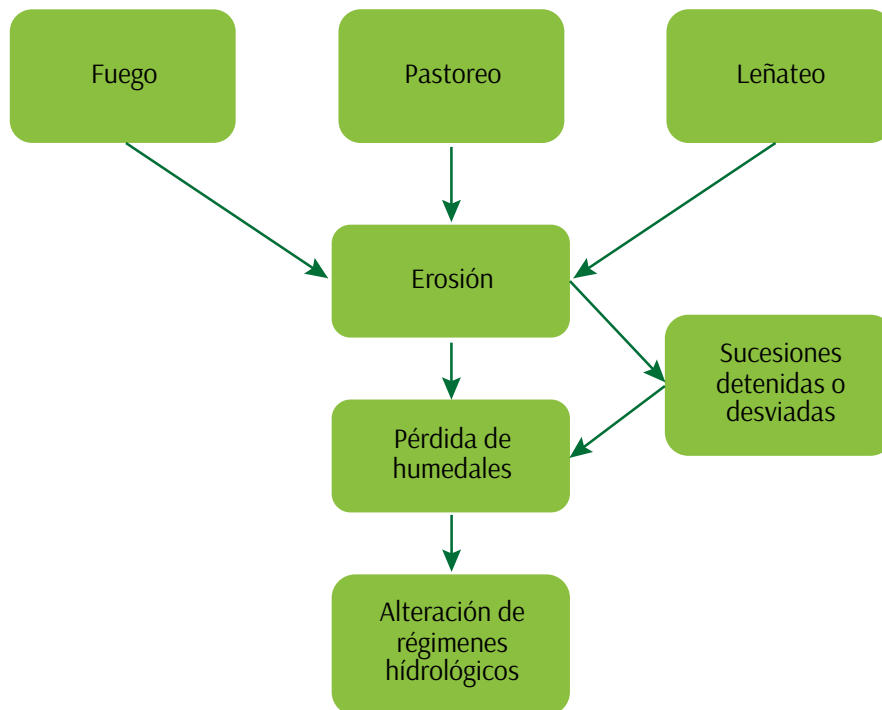


Figura 19. Los principales disturbios antrópicos que producen sucesiones-regeneraciones son los principales factores de erosión que a gran escala que afectan los humedales y los cambios en el régimen hidrológico.

Fuente: elaboración propia.

como los primeros colonizadores. Si el suelo es muy pobre en nutrientes, el proceso sucesional puede ser muy lento o quedar detenido en las primeras etapas.

En resumen, las sucesiones secundarias se presentan sobre sustratos ya formados, es decir, donde ya existió una comunidad, y su principal característica es la disponibilidad de diásporas (semillas y rebrotes). Las sucesiones secundarias más estudiadas son las generadas después de agricultura en las que pueden emerger muchas especies del banco de semillas del suelo y se presentan en un inicio como plantas de ciclo corto.

Estudios de sucesiones secundarias se han realizado principalmente en los páramos de Venezuela y Colombia, en agroecosistemas de papa caracterizados por largos periodos de descanso entre cosechas (Sarmiento y Llambí 2011, Llambí, 2015; Jaimes y Sarmiento 2003). A continuación, se resumen los resultados de varias investigaciones sobre uso de las tierras de páramo para actividades agropecuarias.

Alteraciones del suelo

Los suelos de páramo se caracterizan por tener una elevada concentración de materia orgánica y por ser muy profundos, razón por la cual una hectárea de páramo puede almacenar una cantidad total de carbono superior a la misma área de una selva tropical (Hofstede, 2001a; Hofstede *et al.*, 2014). Estas características, sumadas a la compleja estructura de la cubierta vegetal que contribuye a la protección del suelo y a la captura de neblina, le permite almacenar una gran cantidad de agua (Hofstede, 1995). Los ciclos de pastoreo y agricultura ocasionan la desaparición de la cobertura vegetal protectora y causa compactación del suelo por el pisoteo; esto deja menos espacio para el almacenamiento de agua y reduce su capacidad de infiltración, lo que altera las propiedades hidrológicas del páramo. Se reduce la capacidad de retención de agua y aumenta la escorrentía superficial en la época de lluvias, causando erosión (Hofstede, 1995b; Buytaert *et al.*, 2006).

El cultivo de papa es el que genera el principal impacto de la agricultura en el páramo. En la actualidad se presenta un progresivo avance de la frontera

agrícola que transforma extensas áreas de páramo; su intensificación implica la utilización de maquinaria agrícola, así como insumos químicos para fertilización y pesticidas para el control de plagas. La utilización de maquinaria para estos cultivos trae consigo una alteración profunda del suelo, mientras que su extensión y demanda de insumos requiere de enormes cantidades de agua para riego y genera grandes cantidades de contaminantes al suelo y agua. Adicionalmente, el carácter intensivo de este tipo de agricultura determina que las parcelas utilizadas sean excluidas de los ciclos de regeneración natural por períodos de tiempo mucho más largos, seguramente comprometiendo la potencial recuperación de esas tierras.

El cultivo de la papa consume grandes cantidades de fertilizantes compuestos (30-40 % del total del consumo nacional) y es el de mayor demanda de insecticidas y de fungicidas, y en cuanto a uso de fertilizantes es el segundo, después del café. La fertilización incluye prácticas de abonado orgánico, gallinaza, urea, abonos químicos y también cal como medida para contrarrestar la acidez del suelo. Se presenta una sobredosis de nutrientes, desbalance catiónico, pérdidas por lavado, modificación de la composición microbiana del suelo y contaminación de los recursos de agua.

La aptitud de uso de los suelos de páramo está limitada por las mismas características del suelo: una fertilidad natural media a baja, acidez marcada, alta retención de humedad (especialmente en páramos húmedos), alta susceptibilidad al deterioro y baja temperatura edáfica, lo que implica una actividad biológica lenta (Malagón y Pulido, 2000). Las actividades agrícolas en las zonas de páramo son costosas, pues requieren la inversión de grandes cantidades de dinero en la corrección de la acidez y en la adición de fertilizantes ricos en N, P, K y elementos menores (Malagón y Pulido, 2000). Las principales consecuencias son la erosión, contaminación y la alteración del régimen hidrológico (Figura 21).

Según Jaimes y Sarmiento (2003), los descansos largos después de los ciclos de cultivo permiten la recuperación de la fertilidad del suelo y crean un paisaje caracterizado por un mosaico de parches de vegetación en diferentes estados sucesionales que favorecen la regeneración y mantienen la diversidad del

páramo. Tras sintetizar dos décadas de investigaciones en sistemas agrícolas con descanso en la Cordillera de Mérida, Sarmiento y Llambí (2011) resumen los cambios en el suelo de la siguiente manera:

- La materia orgánica del suelo no aumenta durante los primeros años de sucesión, manteniéndose por debajo de los valores del páramo sin disturbio.
- Los ciclos de nutrientes tienden a hacerse más cerrados a medida que avanza la sucesión, lo cual se relaciona con un aumento en la fitomasa, una mayor retención de nutrientes en la vegetación, un aumento en la colonización micorrízica en las especies de sucesión tardía y una menor tasa de nitrificación.

A pesar de que la heterogeneidad espacial hace difícil encontrar patrones consistentes, varias investigaciones demuestran que las actividades agrícolas causan cambios notables en la estructura y los nutrientes del suelo. Durante los ciclos de cultivo, se presenta un fuerte proceso de acidificación, posiblemente asociado con una rápida mineralización y nitrificación, pérdida de nutrientes o cambios en las tasas de absorción de las plantas (Abreu *et al.*, 2009). En localidades de páramo en Venezuela, se reporta que en los periodos de descanso se aprecia un aumento significativo del pH y el Mg, lo que explicaría el aumento en la fertilidad (Abreu, Llambí y Sarmiento, 2009). Por otro lado, en una localidad de páramo de Colombia sometido a disturbio agrícola, Jaimes y Sarmiento (2003) no observan una recuperación significativa en el nivel de nutrientes a lo largo de la sucesión, exceptuando un incremento en el fósforo.

Tendencias similares fueron encontradas por Montilla, Herrera-Peraza y Monasterio (2002a), quienes hallaron que en sucesiones de hasta 12 años después de ciclos de cultivo de papa no se producen cambios significativos en la textura, el pH, el C, el N, el P, ni las bases cambiables, aunque sí se produce un aumento casi lineal en la fitomasa total y sus nutrientes. Montilla, Monasterio y Sarmiento (2002b) encontraron que se produce un aumento de la colonización micorrízica con la edad del barbecho, lo que indica que las plantas recuperan la eficiencia en la captación de nutrientes a medida que avanza la sucesión. Abadín *et al.* (2002)

también observaron que el ciclaje de N se vuelve más cerrado a medida que transcurre la sucesión. Estos resultados sugieren que la recuperación de la fertilidad del suelo está mediada por la actividad microbiana y que esta es un factor importante en la dinámica de la vegetación del páramo.

La biomasa microbiana también se reduce con las actividades agropecuarias (Sarmiento y Bottner, 2002; Jaimes y Sarmiento, 2003; Abreu *et al.*, 2009). Según Sarmiento y Bottner (2002), la biomasa microbiana empieza a incrementarse desde el primer año de descanso. Jaimes y Sarmiento (2003) sugieren que este incremento solo es significativo después de 12 años de descanso. Abreu *et al.* (2009) advierten que los periodos de descanso en páramos de Venezuela (que raramente van más allá de nueve años) no son suficientes para recuperar la biomasa microbiana. Llambí y Sarmiento (1997) tampoco observaron un aumento del N en la biomasa microbiana ni de otras formas evaluadas de N en estos sistemas tradicionales de cultivo.

Al comparar parcelas de páramo no cultivadas con parcelas cultivadas se encuentra una disminución notable de la biomasa microbiana, el pH, el C, el N total y la saturación, lo que indica que la actividad agrícola tiene un impacto negativo en la conservación de la fertilidad del suelo y se cuestiona la sostenibilidad de esta actividad largo plazo (Llambí y Sarmiento, 1997 y 1998).

Sarmiento y Llambí (2011) encontraron los siguientes patrones relacionados con la regeneración de la vegetación:

- El comienzo de la sucesión es dominado por hierbas introducidas.
- En las etapas avanzadas dominan rosetas caulescentes y arbustos esclerófilos.
- La fisonomía de la comunidad tiende a recuperarse en la primera década de sucesión, pero la riqueza de especies y la biomasa permanecen por debajo de los niveles de los páramos sin disturbio.
- Al examinar las estrategias adaptativas se observa que las especies dominantes en sucesiones tempranas tienen altas tasas de crecimiento y poca resistencia al estrés; mientras que las dominantes en las sucesiones



Figura 20. Sucesiones secundarias después de agricultura de papa en el páramo. A) explosión masiva del banco de semillas de *Rumex acetosella* (color rojo en la foto). B) los arbustos del género *Hypericum* colonizan, se vuelven dominantes y posteriormente van entrando los frailejones.

Fuente: Orlando Vargas-Ríos.

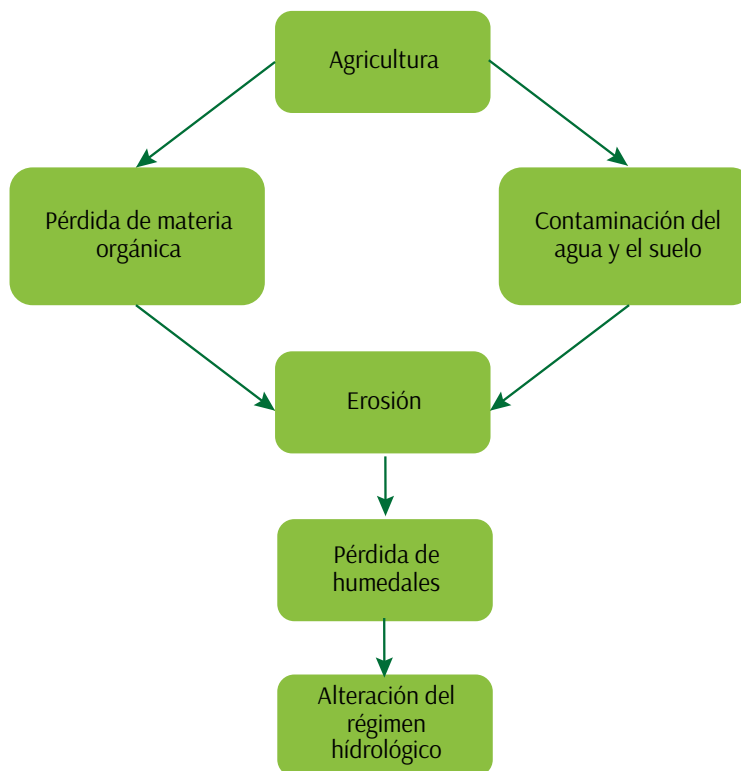


Figura 21. Principales procesos de degradación de los páramos por agricultura.

Fuente: elaboración propia.

tardías tienen crecimiento lento, una mayor capacidad para acumular carbono y nutrientes y una mayor resistencia a la desecación.

Después de la extracción de la papa se dispara el banco de semillas de *Rumex acetocella* (una hierba europea), posteriormente colonizan pastos y luego arbustos pequeños del género *Hypericum* (Figura 20). Estos arbustos permanecen por años y luego se inicia la colonización de frailejones. Este proceso se vuelve muy complejo cuando se combina agricultura con pastoreo de ganado posterior al cultivo de la papa.

Sarmiento, Llambí, Escalona y Marquez (2003) afirman que la sucesión secundaria en el páramo, al igual que en otros ambientes extremos, se puede interpretar como una autosucesión en la que ocurren cambios en la abundancia relativa de las especies y poco relevo florístico, es decir, poco recambio de especies. Sin embargo, los resultados de Jaimes y Sarmiento (2002) indican que al menos dentro de los primeros 12 años de sucesión sí puede existir un alto recambio de especies.

No solo la diversidad florística se incrementa a medida que avanza la sucesión, también aumenta el número de formas de vida (Jaimes y Sarmiento, 2002; Sarmiento *et al.* 2003). En la investigación de Jaimes y Sarmiento (2002), inicialmente las formas dominantes son hierbas radicales y macollas, pero con el paso del tiempo se presenta una codominancia con rosetas, macollas y arbustos. De igual forma, Sarmiento *et al.* (2003) reporta que en comunidades de frailejonal-arbustal la abundancia de formas de vida se incrementa a medida que avanza la sucesión.

En el páramo de Cruz Verde (Colombia), Jaimes y Sarmiento (2002) compararon parcelas con diferentes edades de descanso y áreas sin perturbación agrícola. En esta investigación los autores encontraron que la riqueza de especies aumenta linealmente a lo largo de la sucesión, e indican que después de 12 a 15 años de descanso se recupera gran parte de la fisonomía de la vegetación y parte la composición de especies (41 %). Durante la sucesión se presentan tasas altas y constantes de reemplazo florístico y una disminución progresiva de la distancia florística entre las parcelas perturbadas y el páramo sin disturbio (Jaimes y Sarmiento, 2002). Aunque al inicio de la sucesión dominan

especies introducidas¹, estas desaparecen totalmente del sistema después de 12 años de descanso (Jaimes y Sarmiento, 2002). En esta investigación fue posible identificar una secuencia ordenada a lo largo de la sucesión con especies pioneras (*e.g.* *R. acetosella* y *Agrostis humboldtiana*), intermedias (*e.g.* *Paspalum hirtum* y *Espeletia argentea*) y tardías (*e.g.* *Calamagrostis effusa* y *Espeletia grandiflora*).

En parcelas en descanso en una localidad de páramo de la Sierra Nevada de Mérida (Venezuela), *R. acetosella* también fue reportada como especie dominante en la sucesión temprana, mientras que *Lupinus meridanus* domina en estados intermedios, los arbustos *Acaena elongata* y *Baccharis prunifolia* en la sucesión tardía y la roseta *Espeletia schultzei* y el arbusto *Hypericum laricifolium* dominan en estados maduros (Llambí *et al.*, 2003). Las especies dominantes en la sucesión temprana tienen en común atributos fisiológicos que les permiten un rápido crecimiento mientras que las de la sucesión tardía tienen rasgos asociados a resistencia a la desecación (Llambí *et al.*, 2003). Llambí, Law y Hodge (2004) encontraron que, en la sucesión temprana, las plántulas de *E. schultzei* eran levemente segregadas de la especie dominante en esta etapa de la sucesión *R. acetosella*. Sin embargo, después de ocho años de sucesión, eran los adultos de *E. schultzei* los que notablemente excluían a *R. acetocella* pero no a las plántulas de su propia especie (Llambí *et al.*, 2004). Los autores explican este resultado sugiriendo que la exclusión competitiva causada por la competencia asimétrica contribuye a la disminución de las poblaciones de especies de sucesión temprana.

En el páramo de Gavidia (Venezuela), después de estudiar un conjunto de parcelas de edades entre 1 y 12 años de descanso, Sarmiento *et al.* (2003) reportan resultados similares a los de Jaimes y Sarmiento (2003). La comunidad de referencia en este caso era un rosetal-arbustal en páramo alto, en el que se registró una recuperación relativamente rápida en la

¹ Principalmente *Rumex acetocella*, una especie considerada maleza en los cultivos, y *Anthoxanthum odoratum*, una graminéa de zonas templadas del viejo mundo introducida en las montañas tropicales para alimentar el ganado.

estructura de la vegetación y la abundancia de formas de vida (fisonomía), y un menor avance en la riqueza de especies, la cual solo alcanza alrededor del 60 % de las especies presentes en una localidad sin disturbio. Sin embargo, el bosque paramero (bosque altoandino) no presenta la misma capacidad de recuperación, en este escenario las parcelas en descanso son colonizadas por especies propias del páramo alto como la roseta *Espeletia schultzii* y los arbustos esclerófilos *Baccharis prunifolia* e *Hypericum laricifolium* (Sarmiento *et al.*, 2003). La trayectoria sucesional en este caso se desvía hasta alcanzar la fisonomía de una comunidad de rosetal-arbustal que no corresponde a la comunidad de referencia (bosque paramero). González, Llambí, Smith y Gámez (2011) encontraron un patrón similar en el ecotono páramo-bosque, en el que las parcelas en descanso estaban dominadas por especies de páramo alto como los arbustos *Acaena elongata* y *H. laricifolium* y la roseta *E. schultzii*. Esto indica que el páramo tiene una mayor resiliencia que el bosque y esto está relacionado con la capacidad limitada de colonización de áreas abiertas de las leñosas características del bosque (*e.g. Myrsianthes myrsinoides*), que no logran penetrar en las parcelas en descanso aún después de cinco décadas (González *et al.*, 2011).

En resumen, aunque algunos autores, principalmente en páramos de Venezuela, observaron que sistemas de baja intensidad y con largos periodos de descanso logran mantener la estabilidad del suelo y la biodiversidad (Sarmiento y Llambí, 2011), está demostrado que, incluso con descansos de más de 15 años, la regeneración de la biodiversidad nunca es completa (Jaimes y Sarmiento, 2002; Sarmiento *et al.*, 2003; Llambí *et al.*, 2004) y algunas propiedades del suelo se pierden después de cada ciclo productivo (Llambí y Sarmiento, 1997 y 1998; Abadín *et al.*, 2002; Montilla *et al.*, 2002a y 2002b; Jaimes y Sarmiento, 2003; Abreu *et al.*, 2009).

Un ejemplo de degradación irreversible asociada a actividades agrícolas se encuentra en el sistema productivo de trigo que se realizó desde el periodo colonial hasta mediados del siglo XX (es decir, durante 400 años) en páramos de Venezuela (Sarmiento y Smith, 2011). En este caso se sobrepasó el umbral de degradación y la recuperación del ecosistema fue

imposible debido a la pérdida de la fracción fina del suelo por erosión y la disminución de la materia orgánica, lo que dio como resultado la pérdida de la capacidad de regulación hídrica y de retención de nutrientes (Sarmiento y Smith, 2011).

Las actividades agrícolas con ciclos de descanso generan un paisaje de páramo formado por un mosaico de fragmentos en diferentes estados sucesionales, cuya composición y estructura dependen del grado de perturbación y su frecuencia (Hofstede *et al.*, 2002). Aunque se considera que esta situación puede darle diversidad al paisaje (Jaimes y Sarmiento, 2002), también puede representar una amenaza para la integridad de las coberturas vegetales debido a la simplificación de la composición y la estructura, lo cual puede derivar en una pérdida de funcionalidad (Hofstede, 2001b; Molinillo y Monasterio, 2002).

Sucesiones primarias

Corresponde a la sucesión que se desarrolla sobre roca desnuda, depósitos volcánicos o canteras abandonadas, entre otros. En este tipo de dinámica las especies colonizan sustratos recientemente expuestos o formados de material parental, en los cuales no existe suelo desarrollado. Usualmente son pobres en Nitrógeno, pero con Fósforo disponible. En estos ambientes no ha existido vegetación previamente, ni aportes de materia orgánica o presencia de un banco de semillas. Los colonizadores llegan de propágulos (esporas y semillas) dispersados por el viento desde ecosistemas cercanos.

En Colombia se han realizado trabajos de sucesiones primarias, luego de la erupción del volcán del Ruiz en la Cordillera Central (Salamanca, 1991) (Figura 22a), patrones sucesionales en depósitos de minas abandonadas (Figueredo, 1995) y sobre rocas en el PNN Chingaza (Cobos, 2003) (Figura 22b). Se sabe que en el páramo el proceso sucesional evoluciona en condiciones extremas y limitantes para la mayoría de las plantas que allí se establecen, como por ejemplo: pendientes altas que dificultan el asentamiento del suelo y sus nutrientes; bajas temperaturas que retardan las reacciones químicas; la alta pluviosidad (cuando se habla de páramos húmedos



Figura 22. Sucesiones primarias A) después de la erupción volcánica en el Nevado del Ruiz; B) sobre rocas en el PNN Chingaza.

Fuente: Orlando Vargas-Ríos.

como el de Chingaza) que mantiene un continuo lavado de nutrientes (lixiviación); ausencia de una capa de suelo que retenga o almacene nutrientes; alta radiación y vientos fuertes (Malagón y Pulido, 2000), entre otros, son las condiciones extremas que se presentan en esta zona de vida.

En áreas abandonadas por minería se presenta una dinámica de sucesiones detenidas cuando las primeras etapas de regeneración son posteriormente pastoreadas (Figura 23). Los diferentes tipos de minería tienen un efecto catastrófico en los páramos, dada su fragilidad, sus bajas tasas de recuperación y, sobre todo, el impacto sobre la red hídrica conformada por suelos, lagunas, ríos, cubetas, turberas, humedales estacionales y aguas subterráneas.

Los principales impactos de la minería sobre los páramos son los siguientes:

1. Alteraciones y destrucción de la dinámica hidrológica a escala local y regional.

El valor más importante del páramo es su función hídrica y su valor de uso directo e indirecto. La heterogeneidad ambiental del páramo producto de

su herencia glaciar modeló una compleja red hídrica que funciona a escalas locales y regionales y alimenta grandes y pequeñas cuencas hidrográficas. La minería, al alterar la topografía y las unidades geomorfológicas, destruye a escala local y regional el suministro hídrico. La demanda de agua para actividades mineras (como en el caso de la extracción de oro) disminuye los caudales y, junto con los cambios estacionales en la demanda de agua, puede producir que todos los acueductos regionales no respondan a la demanda de agua; lo cual en un escenario de cambio climático puede ser desastroso.

2. Impactos sobre el suelo y su capacidad de almacenamiento hídrico.

La destrucción total de los suelos, la compactación por la utilización de maquinaria pesada, especialmente en la minería a cielo abierto, reduce drásticamente su capacidad de almacenamiento de agua y por consiguiente aumenta la escorrentía superficial, la erosión y sedimentación, lo cual tiene un gran impacto sobre las cuencas y acueductos locales.



Figura 23. Sucesiones primarias sobre escombros de minería.

Fuente: Orlando Vargas-Ríos.

3. Contaminación de las aguas superficiales y subterráneas.

Incluye contaminación por metales pesados usados como parte de las técnicas mineras. Las rocas no solo contienen el mineral que se explota, sino también sulfuros que producen ácidos. Si estas rocas se mineralizan pueden producir metales y químicos potencialmente tóxicos como arsénico, antimonio, mercurio, cobre, plomo y selenio, los cuales se liberan en medios ácidos. Todas estas sustancias producen lo que se llama el drenaje ácido de mina, contaminación por sedimentos y otros materiales particulados producto de la remoción de tierras y otras actividades. Todos estos procesos pueden persistir por mucho tiempo después de que se abandona la mina. Los residuos que quedan permanecen para siempre y, si no hay un tratamiento especial, los contaminantes químicos serán liberados tarde o temprano. En las explotaciones de oro los residuos con

cianuro son acumulados y tarde o temprano llegarán a las fuentes de agua de consumo humano.

El problema de las explotaciones mineras a cielo abierto es que requieren de mucha agua para procesar las toneladas de roca que se explotan, lo que puede cambiar el régimen hidrológico local y regional. Se pueden secar lagunas, ríos y acabar con todos los humedales estacionales al bajar el nivel freático, además de un gran impacto social por la disminución y contaminación del agua (Figura 24).

Esta contaminación es difícil de controlar en ecosistemas de montaña por el escurrimiento de aguas y por su difusión en la red hídrica conformada principalmente por el agua de lagunas y ríos que baja de acuerdo con la estacionalidad de las lluvias. Más aún, hay que tener en cuenta, con el cambio climático, los fenómenos extremos de precipitación que pueden arrastrar sedimentos y contaminantes peligrosos.



Figura 24. Proceso de terrización y formación de turberas.

Fuente: Orlando Vargas-Ríos.

4. Impactos sobre la diversidad y las dinámicas del ecosistema.

Incluye la destrucción de hábitats y fragmentación del ecosistema, lo cual en el páramo puede tener mayor impacto sobre la fauna y flora por ser islas biogeográficas con muchos endemismos locales. Esta fragmentación y pérdida de hábitats altera procesos como polinización, cambios en las redes tróficas y puede favorecer especies invasoras que extinguen localmente especies nativas.

5. Impactos socioeconómicos y culturales.

En este aspecto se encuentran cambios en las estructuras sociales y culturales, así como la llegada de problemas sociales no previstos. El mayor impacto sobre las comunidades está relacionado con los servicios ambientales a poblaciones locales y regionales como puede ser la contaminación, sedimentación y disminución de las fuentes de agua, lo cual puede tener consecuencias impredecibles.

En general, los disturbios que generan sucesiones primarias (**Figura 25**) son los que tienen las consecuencias más devastadoras para los páramos porque eliminan completamente la vegetación, el suelo y la roca madre, lo que genera otros procesos como erosión y contaminación y alteran totalmente los regímenes hidrológicos. Por ejemplo, los disturbios por minería, unidos a disturbios ya existentes por expansión de la ganadería y agricultura pueden ser la causa de la destrucción total de los páramos.

Sucesiones seculares

Es el tipo de dinámica que se presenta a una escala espacial de paisaje y a una escala temporal de miles de años, producto de cambios en el clima. Por ejemplo, todos los cambios que ocurrieron durante el pleistoceno producto de las fases glaciales-interglaciales. Para el norte de Sudamérica se tienen muy buenos registros de estos cambios tanto para tierras altas como para

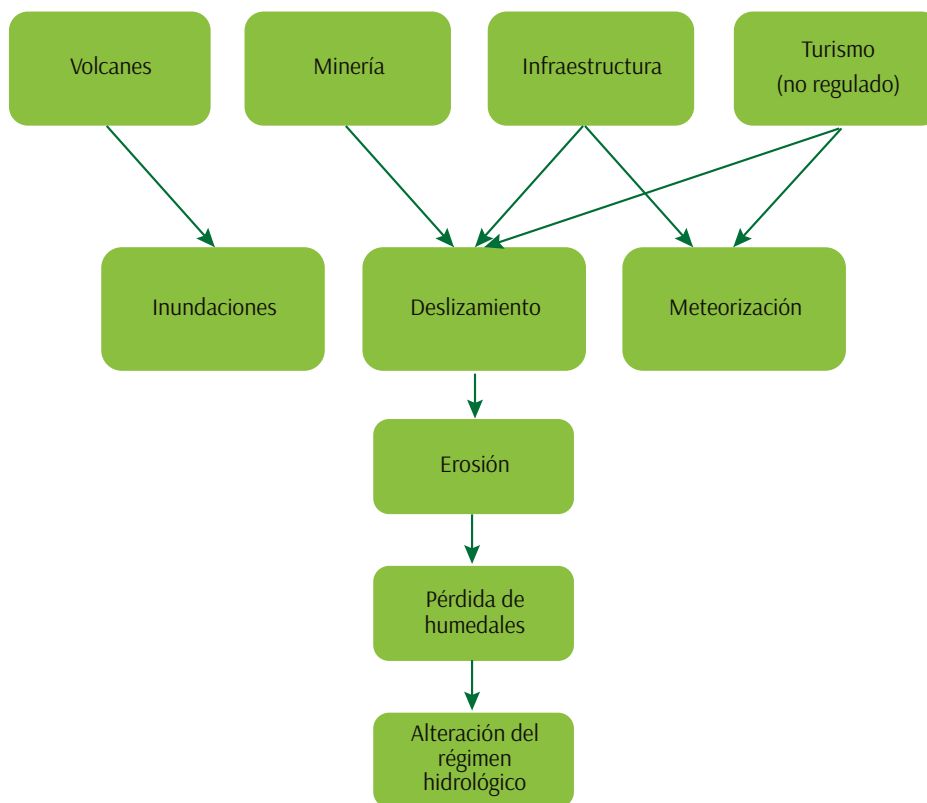


Figura 25. Tipos de disturbios que generan sucesiones primarias y su efecto sobre otros disturbios en los páramos.

Fuente: elaboración propia.

tierras bajas (van der Hammen, 1974 y 1988; van der Hammen y Cleef, 1986).

Un aspecto fascinante de las sucesiones seculares es el cambio gradual en la composición y la estructura de la comunidad clímax como resultado de las condiciones del suelo (van der Maarel, 1988) (Figura 24).

Principales mecanismos de regeneración

En ausencia de disturbio antropogénico, las poblaciones vegetales responden principalmente a factores abióticos (Llambí *et al.*, 2004). Por ejemplo, en páramos sin disturbio de la Cordillera de Mérida las poblaciones de *Espeletia schultzi* se ubican en zonas de gran pendiente o sobre los suelos menos pedregosos, mientras que en áreas sometidas a un régimen de disturbio asociado a la agricultura no se observa este patrón. Para citar otro ejemplo de la relación entre la fisonomía de la vegetación y las condiciones ambientales, en el páramo

de Mucubají (Cordillera de Mérida, Venezuela) las partes húmedas del fondo de los valles están dominadas por comunidades herbáceas bajas graminiformes (praderas y turberas), mientras que sobre las morrenas glaciales se ubican los rosetales de *Espeletia* spp. y en los afloramientos rocosos existen bosques (Fariñas y Monasterio, 1980).

De la misma forma que los gradientes ambientales condicionan el tipo de vegetación, las interacciones ecológicas influyen la sucesión y estructuran las comunidades vegetales (Callaway y Walker, 1997; Walker *et al.*, 2007). Investigaciones en los páramos de Venezuela muestran que algunas especies de arbustos del género *Hypericum* pueden funcionar como *foundation species*, debido a que tienen un papel importante en la estructuración de la comunidad y la diversidad alfa (Cáceres, Llambí y Rada, 2015). En el ecotono bosque-páramo, *Baccharis prunifolia* e *Hypericum laricifolium* parecen tener efectos facilitadores en las plántulas de especies leñosas de bosque

altoandino y páramo bajo (*Berberis discolor*, *Vallea stipularis* y *Chaetolepis lindeniana*) (Jiménez, 2013; Bueno y Llambí, 2015). Llambí *et al.*, (2013) también reporta que *H. laricifolium* parece tener un efecto nodriza en la fase de establecimiento de otra leñosa dominante del límite superior del bosque paramero (bosque altoandino) y el páramo bajo (*Diplostephium venezuelense*). Estos resultados sugieren que algunas de las especies dominantes del páramo que tienen una alta capacidad de colonización en áreas intervenidas (*e.g.* arbustos esclerófilos como *H. laricifolium* o *B. prunifolia*) pueden facilitar el establecimiento de árboles, tanto en áreas perturbadas en sucesión, como en los páramos ubicados inmediatamente por encima del ecotono bosque-páramo (Bueno y Llambí, 2015; Jiménez, 2013; Llambí *et al.*, 2013a). Estos resultados están asociados al concepto de “nicho de regeneración”, el cual sugiere que los patrones de regeneración de las plantas están relacionados con la complementariedad entre las necesidades de las mismas. De esta forma, algunas especies suministran a otras los recursos necesarios para su supervivencia en las primeras fases de desarrollo (*e.g.* sombra y nutrientes), lo que permite la coexistencia de una gran cantidad de formas de vida y explica la riqueza específica de algunas comunidades (Grubb, 1977; Valiente-Banuet *et al.*, 2009).

Por otro lado, *D. venezuelense* no parece tener efectos facilitadores en zonas de páramo alto (Llambí *et al.*, 2013), lo que sugiere que en la alta montaña dominan otros mecanismos de establecimiento que pueden estar más ligados con factores limitantes como la temperatura o la humedad (Baruch, 1982; Ávila-R. y Vargas-Ríos, 2015). En el PNN Chingaza (sector Lagunas de Siecha), Ávila-R. y Vargas-Ríos (2015) encontraron que en áreas de páramo cercanas a los 3700 m la vegetación experimenta factores limitantes relacionados con el clima y los nutrientes del suelo, mientras que, en la vegetación ubicada sobre la cota de los 3300 m dentro del mismo gradiente, los factores limitantes parecen estar relacionados con el aumento de interacciones competitivas debido al incremento de la cobertura de formas de crecimiento arbustivas. En la misma localidad, Insuasty-Torres (2014) sugiere que la temperatura, la humedad relativa y las características

del suelo pueden influenciar los tamaños de parche y la densidad de Chuscales (*Chusquea tessellata*) a lo largo del gradiente altitudinal, siendo estos parches más grandes y densos en la parte baja del gradiente. Baruch (1982) indica que los gradientes altitudinales de los páramos tienen un efecto en las poblaciones locales, debido a factores abióticos (*e.g.* clima) y bióticos (*e.g.* interacciones intra e interespecíficas). En la parte baja del páramo el ambiente físico puede ser más favorable, pero la densidad de individuos es mayor; por esta razón Baruch (1982) sugiere que en el límite inferior del páramo dominan especies con atributos funcionales que les permiten tolerar ambientes de mayor competencia, mientras que en el páramo alto dominan especies con estrategias de tolerancia a mayor estrés ambiental. A primera vista, esto parece contradecir la teoría del gradiente de estrés que predice que la importancia de las interacciones positivas sobre las negativas se incrementa a medida que el estrés abiótico aumenta (Bertness y Callaway, 1994). Sin embargo, es necesario realizar estudios más detallados que permitan entender el balance entre interacciones negativas y positivas en la vegetación de páramo.

Las interacciones coespecíficas (las que se dan entre individuos de la misma especie) entre plántulas parecen tener efecto en la distribución de los individuos adultos. Es el caso de *E. schultzii*, en el cual la agregación espacial de las plántulas en estados sucesiones tempranos no se observa en poblaciones de individuos adultos en estados sucesionales más avanzadas, lo que sugiere que la mortalidad de juveniles es importante en la regulación de la dinámica poblacional (Llambí *et al.*, 2004). El reclutamiento de *E. schultzii* también parece estar asociado con la presencia de *Hypericum laricifolium*, otra especie dominante del páramo que se observa en estados sucesionales más tempranos. Esto indica que las interacciones positivas pueden tener un papel importante en la sucesión (Llambí *et al.*, 2004).

Bader *et al.* (2007b) sugieren que la habilidad de algunas especies de *Diplostephium* para establecerse en páramo puede asociarse con la notable resistencia de las plántulas al congelamiento y la alta radiación. El establecimiento de las plántulas de *D. venezuelense*

no es aleatorio sino agregado; sin embargo, los adultos de esta especie no actúan como niñeras de sus propias plántulas y la agregación que se ve en los individuos juveniles no se observa en las poblaciones adultas debido a que se establecen interacciones antagonistas especie-especie (Llambí *et al.*, 2013). La investigación de Llambí *et al.* (2013) sugiere que existen efectos de facilitación y antagonismo que regulan el establecimiento de *D. venezuelense* en las áreas de páramo abierto. Las plántulas de esta especie muestran una asociación negativa con musgos y líquenes y una positiva con *Lycopodium clavatum* que tiende a tornarse negativa a medida que la planta crece (Llambí *et al.*, 2013). Por otro lado, *Hypericum larcifolium* se encontró asociado con *Berberis discolor*, una de las pocas especies de bosque capaz de colonizar campos abandonados (Jiménez, 2013). Su copa baja y compacta reduce la radiación solar que incide en el suelo, regula las oscilaciones en la temperatura del aire y la humedad relativa, y aumenta la materia orgánica y el contenido del agua (Cáceres *et al.*, 2015). No sucede lo mismo con *D. venezuelense*, cuya copa no ofrece suficiente cobertura para modificar el microambiente en su vecindad (Llambí *et al.*, 2013).

Dinámica natural en el ecotono bosque-páramo

La transición entre el bosque altoandino y el páramo presenta dinámicas que merecen una mención especial. Llambí (2015) reporta que el ecotono páramo-bosque se caracteriza por una alta riqueza de especies y formas de vida y una alta tasa de recambio de especies a lo largo del gradiente de elevación. El establecimiento de especies leñosas por encima de la cota de árboles está limitado por condiciones abióticas (*e.g.* bajas temperaturas, alta radiación solar, propiedades del suelo y régimen de fuego) y bióticas (*e.g.* habilidad de dispersión y habilidad competitiva) (Bader, Geloof y Rietkerk, 2007a). Bader, Rietkerk y Bregt (2007b) encontraron que, en páramos del Ecuador, el número de plántulas, juveniles y ramets es alto justo en el límite entre el páramo y el bosque, y decrece a medida que aumenta la distancia al borde del bosque, adentrándose

en áreas abiertas en las cuales la mayor parte de los individuos corresponde a unas pocas especies tolerantes a la radiación. Por otro lado, en el interior del bosque la diversidad de propágulos fue alta y la abundancia por especie fue relativamente baja.

Dentro del páramo, la mayoría de las especies herbáceas tienen un amplio rango de distribución, mientras que las especies leñosas responden principalmente al gradiente elevación (Keating, 1999). Un patrón identificado es la disminución de la riqueza de especies leñosas del páramo por encima del límite del bosque y el páramo y una alta diversidad en la zona de transición (Bader *et al.*, 2007b; Llambí *et al.*, 2014). Yáñez (1998) relaciona este aumento local en la riqueza de especies con la coexistencia en el ecotono de elementos florísticos de la selva nublada montana alta (*e.g.* *Podocarpus oleifolius* y *Weinmania fagaroides*) y del páramo (*e.g.* *Calamagrostis pittieri* y *Ruilopezia atropurpurea*) con elementos propios del subpáramo (*e.g.* *Diplostephium venezuelense* y *Berberis discolor*). Adicionalmente, la diversidad del estrato superior leñoso disminuye con el aumento de la altitud, mientras que la del estrato inferior aumenta (Ramírez, Llambí, Schwarzkopf, Gámez y Márquez, 2009). En localidades de Venezuela, la franja de bosque adyacente al páramo presenta elementos propios de la selva andina y del subpáramo (*e.g.* *Psammisia penduliflora* y *Libanothamnus nerifolius*), los cuales están ausentes en las islas de bosque y los páramos más altos (Ramírez *et al.*, 2009). En las islas de bosque y los bordes de bosque-páramo dominan otras plantas leñosas como *Diplostephium venezuelense* y *Cybianthus marginatus* (Ramírez *et al.*, 2009).

El ecotono bosque-páramo puede presentar una transición gradual, límites abruptos o mosaicos de parches o lenguetas, y estos patrones pueden ser indicadores de procesos y dinámicas importantes del ecosistema (Bader *et al.*, 2007b). La dominancia de especies tolerantes a la radiación y la ausencia total de expansión del bosque puede estar asociada a fuegos de origen antropogénico. Sin embargo, procesos naturales también pueden explicar la posición altitudinal y la naturaleza abrupta o gradual del límite del bosque (Bader *et al.*, 2007a; Bader *et al.*, 2007b).

De hecho, la mayor parte de los límites bosque páramo estudiados por Bader *et al.* (2007b) fueron abruptos, y estos autores consideran que esto es consecuencia de las diferencias microclimáticas entre el páramo y el bosque. Llambí *et al.* (2014) encontraron que en el ecotono bosque-páramo de la Sierra Nevada de Mérida las especies dominantes están condicionadas por la elevación y la exposición. Las especies dominantes en los bordes de contacto-bosque páramo y en los páramos más bajos (ca. 3300-3500 m) se consideran leñosas pioneras debido a su resistencia a los altos niveles de radiación del páramo, como es el caso de *Diplostephium venezuelense* (Llambí *et al.*, 2014). Esta especie está ausente en la parte alta del páramo, pero es un componente leñoso predominante del páramo a menor altitud (Ramírez *et al.*, 2009).

En zonas sometidas a fuegos frecuentes, el ecotono puede estar alterado, con una discontinuidad de los cinturones de vegetación de bosque altoandino y andino (Moscol-Olivera y Cleef, 2009). Dado que las leñosas del bosque muestran una capacidad mucho menor de colonización en las áreas perturbadas que las especies dominantes del páramo (Llambí, 2015), es común que las áreas que antes ocupaba el bosque estén dominadas por especies nativas de páramo con capacidad de regenerar en áreas abiertas y por especies exóticas, generalmente gramíneas, introducidas por las actividades agropecuarias (Moscol-Olivera y Cleef, 2009).

Llambí *et al.* (2014) y Ramírez *et al.* (2009) encontraron diferencias importantes en la composición y abundancia de especies leñosas en los bosques de ecotono, las lenguas y las islas de bosque en la parte superior del gradiente. Llambí (2015) sugiere que las especies típicas de las islas y bordes de bosque y páramos bajos (*e.g.* *D. venezuelense*, *Hesperomeles ferruginea* y *Cybianthus marginatus*) pueden actuar como especies pioneras en escenarios de avance del bosque sobre el páramo. En la localidad de San José, en la Sierra Nevada de Mérida, Rodríguez *et al.* (2011) también encontraron diferencias en la abundancia de árboles y arbustos altos en el interior, los bordes y el exterior de las lenguas de bosque. *Clusia multiflora* y *C. marginatus* fueron las especies dominantes en

el interior, mientras que *D. venezuelense* es la leñosa dominante en los bordes y la única leñosa encontrada en el páramo abierto.

Utilizando un enfoque fitosociológico, Cuello y Cleef (2009) y Cuello *et al.* (2010) encontraron asociaciones características en cada sector del gradiente evaluado. En el límite superior de la vegetación boscosa, describieron tres asociaciones de bosques enanos: los bosques continuos de *Libanothamnus griffinii* y la asociación *Geisanthus andinus-Miconia jahnii* y los parches o islas de bosque de *Gaultheria anastomosans-Hesperomeles obtusifolia*. El estrato superior de todas las asociaciones presenta alta abundancia de *C. marginatus* (Cuello y Cleef, 2009; Cuello, Cleef y Aymard, 2010).

El enfoque de formas de vida permite hacer un acercamiento a las estrategias adaptativas y funcionales de las plantas en respuesta a los cambios en factores limitantes. A medida que se asciende por el gradiente, Arzac, Chacón-Moreno, Llambí y Dulhoste (2011) reportan una disminución notable de árboles, trepadoras, epífitas y helechos mesófilos, mientras que la importancia relativa de formas de vida características de los páramos abiertos rosetas caulescentes, rosetas acaules y arbustos esclerófilos leptófilos aumentan. Este mismo estudio indica una alta tasa de recambio de formas de vida (diversidad beta) y un efecto de la orientación de las laderas sobre la distribución de estas.

La creación de áreas abiertas producto de la eliminación del bosque permite la proliferación de algunas especies de páramo que se comportan como pioneras, poniendo en contacto poblaciones de especies que normalmente estarían separadas geográfica y ecológicamente (Fernández-Alonso, 2002). Si la franja de bosque altoandino no está presente debido a disturbios antropogénicos frecuentes, su lugar puede ser ocupado por elementos de páramo en un proceso conocido como *paramización* (Hernández-C, 1997; Cortés-S *et al.*, 1999; Rangel-Ch, 2000, Velasco-Linares y Vargas-Ríos, 2008). La regeneración del bosque en áreas afectadas por pastoreo depende en gran parte de la persistencia del banco de semillas y de la lluvia de semillas desde los bosques remanentes circundantes (Bader y Ruijten, 2008; Young y León, 2007).

Otras dinámicas

Plantaciones de especies forestales

Las plantaciones de especies forestales (Figura 26) tienen un gran impacto en el páramo pues destruyen totalmente el suelo y la vegetación. En general, para muchos ecosistemas del mundo y el páramo, el impacto de las plantaciones de pinos es la siguiente (Lips y Hofstede, 1998; Pinzón y Corzo, 2009):

1. La hojarasca producida por los pinos (capa de acículas) inmoviliza los nutrientes reduciendo la capacidad de desarrollar procesos de reciclaje en los suelos, esto sumado a los requerimientos nutricionales de los pinos hace que la fertilidad de los suelos baje. En general, los suelos se vuelven ácidos, secos y sin materia orgánica. Al perder la materia orgánica se pierde la capacidad de retención de agua.
2. El suelo se acidifica también como producto de las resinas que producen las raíces de los pinos.
3. Se afecta el patrón de distribución del agua, así como la cantidad que llega a los ríos, lagunas y turberas. Al cambiar totalmente la estructura y función del páramo, la función hidrológica se pierde totalmente.
4. Disminuye la oferta de hábitats para la fauna. Los pinos no ofrecen ningún tipo de hábitat para la fauna del páramo.
5. Baja luminosidad debida a la forma de las copas de los árboles y a la cantidad de acículas que caen al suelo, lo que impide el crecimiento de otras especies.
6. Reducción en la germinación, establecimiento y crecimiento de otras especies, debido al enterramiento de semillas bajo la densa hojarasca, baja luminosidad y alteración total de los requerimientos nutricionales de las especies nativas.
7. Los pinos contribuyen al cambio del régimen de fuegos del páramo. Son especies que se queman



Figura 26. Plantaciones de *Pinus patula* en el páramo.

Fuente: Orlando Vargas-Ríos.

fácilmente en la época seca y forman incendios subterráneos, de superficie y de dosel.

Especies invasoras

La invasión de especies al páramo (Figuras 27 y 28) es una consecuencia de toda la sumatoria de disturbios por quemas, ganadería, agricultura y construcción de

carreteras. Las especies invasoras son oportunistas de disturbios y al encontrar áreas abiertas las colonizan rápidamente; ejemplo de ello es el retamo espinoso, que amenaza principalmente los páramos secos. También se pueden encontrar especies de pastos invasores o exóticos; en algunos páramos es común encontrar el pasto kikuyo (*Pennisetum clandestinum*) y la falsa poa (*Holcus lanatus*) y un pasto que está iniciando su invasión es el pasto gordura o yaragua (*Melinis minutiflora*).



Figura 27. Invasión de retamos espinoso de *Ulex europaeus* en el páramo de Guerrero.

Fuente: Orlando Vargas-Ríos.

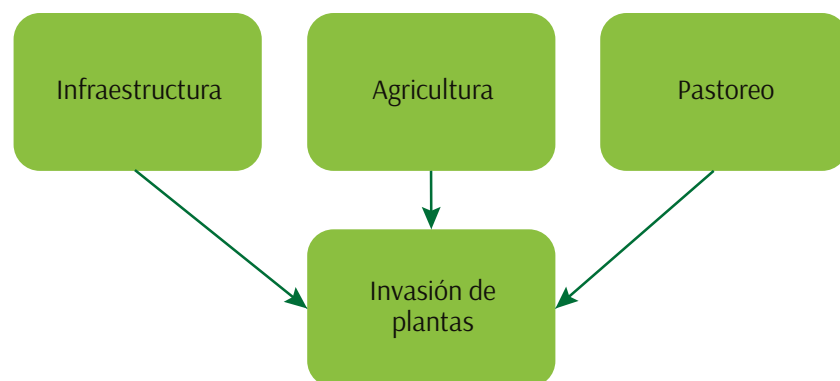


Figura 28. Factores que generan invasiones en el páramo.

Fuente: elaboración propia.

Una de las predicciones del cambio climático es que al variar la temperatura las especies invasoras pueden aumentar su rango, pues son las únicas especies adaptadas a eventos climáticos extremos, en este caso bajas y altas temperaturas en la estación seca y alta humedad en la estación de lluvias.

Es muy importante iniciar el monitoreo de las plantas invasoras en los páramos e iniciar programas de erradicación, contención y control. Hasta el momento no hay ningún estudio de evaluación de las especies de plantas y animales invasores en los páramos.

Cambio climático

Vegetación paramuna y cambio climático

La estructura y distribución de las formas de vida en el páramo y el límite superior del bosque alto andino está determinado por factores biofísicos como temperatura (elevación), radiación (orientación, contraste entre ecosistemas abiertos y cerrados) y pendientes (humedad relativa).

Estos patrones podrían ser alterados drásticamente en escenarios de cambio climático (CC).

El análisis de las estructuras y composición del límite bosque-páramo es muy importante para determinar posibles procesos de colonización efectiva en escenarios de CC en rangos altitudinales mayores. Estudios sobre las respuestas de las especies al gradiente altitudinal y la dinámica del límite superior del bosque demuestran que la diversidad y riqueza de formas de vida tiene respuestas distintas al gradiente altitudinal (bosques relación negativa, rosetas/arbustos tienen respuestas no lineales y dependen de factores microclimáticas). Esto sugiere que en escenarios de aumento de la temperatura las especies de formas de vida arbóreas podrían ocupar nichos climáticos superiores (expansión de su nicho climático).

Sin embargo, los efectos de los cambios de uso de la tierra asociados al cambio climático pueden generar una dicotomía, paramización vs. colonización, dado que especies de páramo pueden tener una mayor capacidad adaptativa que las especies de bosque para establecerse en ambientes abiertos y claros.

Los efectos de la temperatura sobre las especies son variables. En el caso de especies evasoras al congelamiento, capaces de resistir temperaturas de hasta -11°C , la temperatura no es un factor que limita el establecimiento. En este caso, procesos como la fotoinhibición o el balance hídrico total podrían tener mayor influencia sobre el establecimiento de las especies. A este respecto, el efecto de la radiación en especies arbustivas dominantes (leñosas) es un factor crítico determinando limitaciones en el establecimiento de juveniles. Esto podría tener excepciones en sitios seguros sobre el límite actual del ecotono.

A nivel de especie, una herramienta para determinar la vulnerabilidad de las mismas (extinción versus desplazamiento o adaptación) es la construcción de sobres climáticos que permiten analizar los impactos del cambio climático en la distribución climática actual de las especies. Se sugiere que a escalas regionales se empleen estudios a nivel del rango total de las especies (nichos fundamentales). A escalas locales se sugiere en lo posible trabajar a nivel de población con los nichos ocupados a través del desarrollo de modelos autoecológicos.

Trabajos en palinoecología han evidenciado que los cambios de la composición y estructura de la vegetación en las eras geológicas han sido muy dinámicos, especialmente en el holoceno, dado por la alternancia en la dominancia de algunos taxones dependiendo de los pulsos de humedad. En esta dinámica se resalta la importancia de los patrones fisiográficos (geoformas) como determinantes de la fisonomía y composición de la vegetación.

En la era actual, estas dinámicas son dominadas por los cambios de uso del suelo, como factor determinante en modelar la estructura del paisaje. Por esta razón, es fundamental entender la dinámica histórica del uso del paisaje para analizar la vulnerabilidad del ecosistema e interpretar los posibles efectos del cambio climático.

Análisis de vulnerabilidad

La vulnerabilidad de los páramos aparece como evidente, teniendo en cuenta que en general los escenarios de cambio climático registran aumentos de temperatura que pueden determinar condiciones más secas en alta

montaña que afectan las características biológicas y funcionales del ecosistema. Sin embargo, hay ausencia de información sistemática que permita analizar la vulnerabilidad del ecosistema y definir estrategias de respuesta adecuadas.

La variabilidad temporal y espacial de la precipitación son los factores que pueden tener mayor efecto sobre la distribución espacial del ecosistema, así como los servicios ambientales que estos proveen como la regulación hídrica y el almacenamiento de materia orgánica (carbono). Con base en esta premisa, la utilización de modelos aparece como una herramienta útil para definir tendencias de cambio en la distribución espacial de páramos y bosques, que evidencian el posible efecto del aumento de la temperatura, así como los vacíos de información existentes sobre el comportamiento de la precipitación. Sin embargo, el uso de estos modelos afronta dos cuellos de botella principales: la escala y la falta de información.

Una alternativa para abordar estos cuellos de botella es la generación de información local para la formulación de modelos locales que representen los procesos a este nivel y permitan calibrar modelos que aborden escalas mayores. Igualmente, se hace necesaria la generación de información relevante sobre las especies, el balance hídrico y otras variables que permitan realizar análisis de vulnerabilidad más ajustados a la realidad.

En este contexto, se resalta la necesidad de contar con sistemas de monitoreo que generen información comparable a nivel regional, así como el fortalecimiento de la observación meteorológica a través del establecimiento de estaciones climatológicas y meteorológicas y trabajar de manera coordinada en los sistemas regionales de monitoreo que permitan agregar y comparar datos. Igualmente, para tener más certeza de las posibles respuestas del páramo a eventos de cambio climático, se hace necesario complementar la información de los modelos con estudios sobre fisiología de las especies, procesos de descomposición de materia orgánica, dinámica de las comunidades de páramo y otros atributos relacionados con los posibles efectos del cambio climático sobre el ecosistema.

Aunque la discusión se basó en la vulnerabilidad de los ecosistemas, es necesario profundizar en este concepto y sus dimensiones sociales, económicas y

políticas para construir de este modo un conjunto de indicadores de vulnerabilidad a nivel nacional y regional que permita el desarrollo de análisis más integrales.

El cambio climático lo podemos considerar un disturbio de gran escala que ya está teniendo sus efectos al interactuar con otros disturbios como el fuego. El aumento de las frecuencias de fuego en los páramos es un hecho; cada año se observan más eventos de fuego tanto de origen natural como antrópico. Las lluvias torrenciales también aumentan las tasas de erosión y sedimentación, y junto con la minería, las quemadas y la agricultura, es actualmente un proceso de gran escala en la degradación de los páramos.

Se dice que en escenarios de aumento de la temperatura las especies de formas de vida arbórea pueden ocupar el páramo. Sin embargo, lo que vemos actualmente es un aumento de las invasiones de especies de plantas arbustivas, que vienen subiendo desde hace mucho tiempo en el gradiente altitudinal. Un ejemplo de esto es el retamo espinoso que fue introducido en altiplano de Bogotá hace aproximadamente 60 años, y actualmente se ha detectado a 3500 m en el páramo de Guerrero. En un escenario de cambio climático muchas especies introducidas pueden ser las que vayan ocupando el páramo y la forma arbórea no sea de especies nativas sino de invasoras como acacias, pinos y eucaliptos.

En general, los grandes procesos de destrucción de los páramos tienen que ver principalmente con la utilización de fuego para ganadería, el paso a la agricultura intensiva, que junto con la deforestación de los bosques de ribera alteran totalmente la estabilidad de las microcuencas con consecuencias desastrosas para los páramos y sus servicios ecosistémicos en escenarios de cambio climático (Figura 29).

La mayoría de los estudios mencionan los impactos que puede tener el cambio climático sobre el balance hídrico y el almacenamiento de carbono en el páramo. Un aumento de temperatura puede liberar el carbono almacenado en los suelos y la combinación de quemadas, pastoreo, altas temperaturas y precipitaciones degradarán de manera más acelerada los suelos.

Al aumentar la temperatura en el gradiente altitudinal los cultivos de papa se verán favorecidos, al igual que el pastoreo de ganado, el cual junto con las

gramíneas invasoras terminarán ocupando los páramos que no estén protegidos o sobre los cuales no haya intereses de conservación.

Actualmente se presenta en los páramos mucha mortalidad de individuos de frailejón por diferentes causas como cambios en las redes tróficas o aumento de plagas. En escenarios de cambio climático se puede agravar este problema.

Muchos autores coinciden en que los patrones de distribución de las especies y la riqueza de la vegetación andina fueron modelados por fluctuaciones climáticas en escalas de tiempo geológicas (Monasterio, 1980; Simpson, 1983; van der Hammen y Cleef, 1986; Colinvaux, Bush, Steinitz-Kannan y Miller, 1997).

Van der Hammen y Cleef (1986) narran detalladamente las fluctuaciones que se presentaron en los cinturones de vegetación de páramo y bosque durante

los cambios climáticos en los periodos interglaciares y glaciares en el Holoceno. Colinvaux *et al.* (1997) sugieren que la vegetación andina no respondió al enfriamiento glacial o al calentamiento con simples movimientos en cinturones o en asociaciones intactas de comunidades vegetales. En lugar de eso, parece que las especies respondían de forma individual de acuerdo a su sensibilidad a la temperatura, de manera que las asociaciones vegetales cambiaban y las especies con rangos estrechos de tolerancia a la temperatura experimentaban grandes desplazamientos.

Durante el pleniglacial, período en que los glaciares ubicados en territorio colombiano alcanzaron su máxima extensión, la temperatura de la sabana de Bogotá estaba 7 °C por debajo de la media actual, el límite inferior de los glaciares se ubicaba sobre los 3000 m, el páramo se ubicaba por debajo de esta cota hasta los

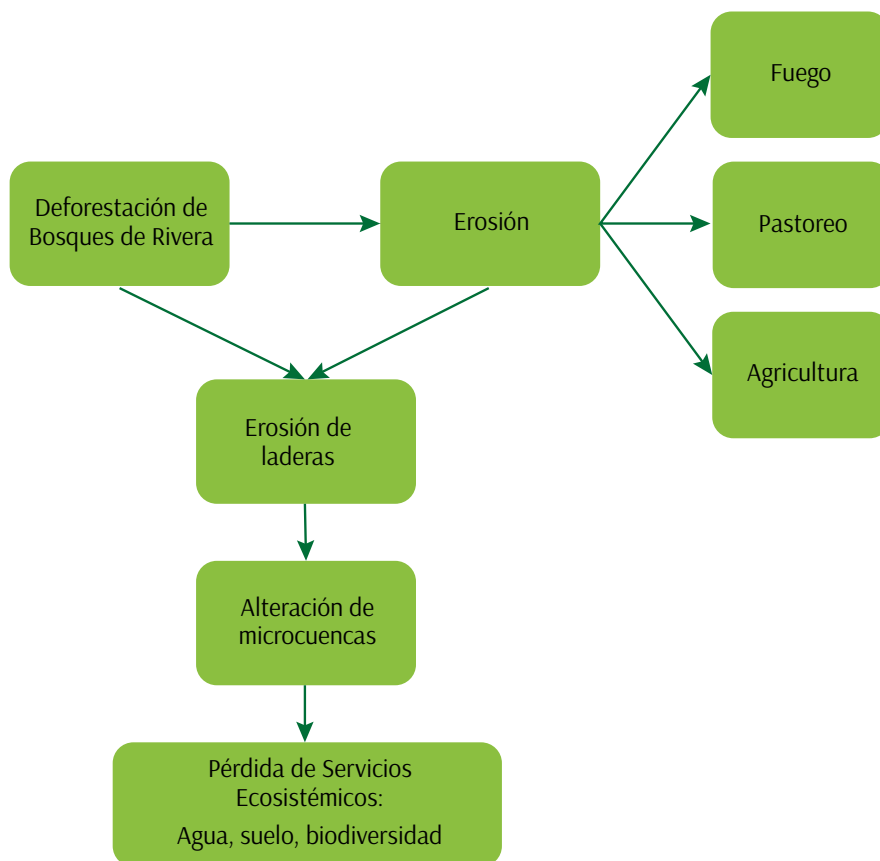


Figura 29. Principales procesos que causan deterioro y pérdida de los servicios ecosistémicos que proveen los páramos.

Fuente: elaboración propia.

2500 m y la selva andina pudo descender hasta la cota de los 1300 m (van der Hammen, 1995; Flórez, 2002). Esto demuestra que las variaciones climáticas fueron parte importante en la evolución de las formas de vida de los páramos andinos y seguirán siendo una gran influencia en el futuro. Sin embargo, estas variaciones solían darse en escalas temporales de miles de años (van der Hammen y Cleef, 1986). Los cambios que se están observando y que se esperan para el futuro son mucho más rápidos que los que experimentaron las plantas en los últimos 10 000 años (Jørgensen *et al.*, 2011). Actualmente el calentamiento de alta montaña andina se puede detectar en escalas inter-anales y de décadas (Anderson *et al.*, 2011). Según Anderson *et al.* (2011), las montañas andinas están sometidas a variaciones anuales e incluso interanuales, entre las que se destacan:

- Variaciones en la precipitación ocasionadas por el El Niño-Oscilación del sur (o Enso, por sus siglas en inglés).
- Variaciones en la humedad e intensidad de los vientos debidas a fluctuaciones en el océano Atlántico tropical (Marengo, Jones, Alves y Valverde, 2009).
- Variaciones intra-anales en la nubosidad debido a interacciones entre la temperatura de la superficie del océano (TSM), patrones de vientos y desplazamiento latitudinal de la zona de convergencia intertropical (ZCIT) (Vuille *et al.*, 2003).

Aunque estas variaciones se pueden considerar normales dentro de los ciclos climáticos andinos, las alteraciones asociadas al cambio climático pueden afectar la dinámica regional del clima e incrementar los efectos de las sequías, las olas de calor o frío y la intensidad de las lluvias (Marengo *et al.*, 2009). Por ejemplo, en localidades de páramo de la Cordillera Central se registra un incremento en la cantidad de lluvias fuertes (Ruíz, Moreno, Gutiérrez y Zapata, 2008), las cuales son inusuales en esta franja de vida y pueden tener graves consecuencias para la distribución de formas de vida que están adaptadas a la precipitación horizontal (neblina y rocío) (Anderson *et al.*, 2011).

Aunque los modelos son imprecisos debido a la falta de resolución adecuada para la compleja geografía de la

Cordillera de los Andes, a escala regional se espera que el calentamiento sea más pronunciado a medida que se asciende en el gradiente altitudinal, siendo las zonas por encima de los 4000 m las que más incrementarán su temperatura (Marengo *et al.*, 2009; Solman, Nuñez y Cabré, 2007; Urrutia y Vuille, 2009). A pesar de la carencia de estudios sobre la variabilidad y el cambio del clima en los Andes, existe evidencia contundente de los severos impactos de las condiciones climáticas extremas que se están presentando en la región y que pueden incrementarse en el futuro (Marengo *et al.*, 2011).

Evidencia de cambio climático en las masas glaciares de los Andes Tropicales

Hace unos 35 000 años, durante el pleniglacial, las masas de hielo pudieron ocupar alrededor de 17 109 Km². Sin embargo, desde el final de la última era glacial empezó un lento proceso de retroceso, para el año de 1850 cubrían apenas 374 Km² (Flórez, 1992 y 2002). Sin embargo, el proceso de retroceso se aceleró durante la segunda mitad del siglo XX (Ideam, 2012), lo que se considera una de las principales evidencias del efecto del cambio climático en ecosistemas andinos tropicales. Investigaciones realizadas en Ecuador indican que las masas glaciares se redujeron entre 30 y 50 % durante los años 1976 a 2006 (Francou *et al.*, 2011); así como que los casquetes glaciares pequeños y en elevaciones inferiores actualmente están sometidos a balances negativos permanentes y se encuentran en riesgo de desaparecer en las próximas décadas (Cáceres, 2010).

En los últimos 30 años los registros climáticos indican que en zonas de alta montaña colombianas disminuyó la precipitación y aumentó la temperatura de forma más notable que en los pisos térmicos inferiores, lo que indica que los páramos, las selvas andinas y los glaciares son especialmente vulnerables frente al escenario de cambio climático global (Ideam, 2012). Hace 150 años existían en Colombia 17 montañas con casquetes de hielo, actualmente solo quedan seis; aunque existen otros factores importantes como la actividad volcánica y el relieve de las superficies cubiertas de glaciares, la falta de precipitación sólida y el aumento de la temperatura fueron las principales causas de su desaparición (Ideam, 2012). Las seis masas

glaciares remanentes son pequeñas y vulnerables a los cambios en precipitación y temperatura, y están bajo la influencia de la dinámica climática mundial, las variaciones inducidas por la ZCIT y los fenómenos Enso (Ideam, 2012).

Aunque no hay patrón homogéneo, se estima que en los últimos 50 años los glaciares perdieron de 3 a 5 % de su área por año y que la masa glacial en Colombia se redujo un 60 % en los últimos 60 años (Ideam, 2012). Según datos recolectados por el Ideam (2012), entre 1850 y 2010 el porcentaje de pérdida de masa de hielo para las montañas colombianas fue el siguiente:

- Sierra Nevada de Santa Marta: 91 %.
- Sierra Nevada del Cocuy: 89 %.
- Volcán Nevado del Ruíz: 80 %.
- Volcán Nevado de Santa Isabel: 94 %.
- Volcán Nevado del Tolima: 91 %.
- Volcán Nevado del Huila: 71 %.

Otros efectos del cambio climático

El aumento en la temperatura y los cambios en la precipitación asociados al cambio climático podrían tener los siguientes efectos (Hofstede *et al.*, 2014; Anderson *et al.*, 2011; Cuesta *et al.*, 2012):

- Cambios en los patrones de distribución de las franjas de vegetación a lo largo del gradiente altitudinal (Cuesta, Peralvo y Valarezo, 2009).
- Alteraciones en funciones ecosistémicas como el ciclo del carbono y el agua.
- Un ambiente más cálido puede acelerar las tasas de descomposición de la materia orgánica, lo que puede afectar la capacidad de páramo de retener agua y aumentar las emisiones de CO₂, lo que contribuye aún más al calentamiento (Hofstede *et al.*, 2014).
- Reducción o aumento en las precipitaciones. La reducción disminuirá los caudales de los manantiales que nacen en los páramos, lo que causará estrés hídrico en el sistema hidrológico (Hofstede *et al.*, 2014). Un incremento en las lluvias, especialmente en áreas con alta pendiente, puede incrementar la erosión y los deslizamientos (Anderson *et al.*, 2011).

- Se predice también un incremento en la proporción de precipitación vertical (lluvia) vs. precipitación horizontal (neblina y rocío). Dado que los páramos son ecosistemas tradicionalmente dominados por neblina y rocío, estos cambios pueden afectar la distribución de la vegetación, la retención de agua y la capacidad de filtración (Anderson *et al.*, 2011).
- De la misma forma, se espera que la precipitación sólida se desplace hacia las zonas más altas de las montañas, por lo que en las áreas cuya vegetación y geomorfología estén en equilibrio con este tipo de precipitación (la cual se filtra lentamente a medida que se derrite), un cambio hacia la precipitación líquida pueda incrementar la escorrentía, la sedimentación y la erosión (Anderson *et al.*, 2011).

Por su parte, Buytaert, Cuesta-Camacho y Tobón (2011) predice los siguientes efectos:

- Desplazamiento de los límites de los ecosistemas y una fuerte reducción de la vegetación de alta montaña tropical.
- Desplazamiento e incremento del aislamiento de los fragmentos de vegetación remanentes, lo cual puede provocar extinción de especies y pérdida de biodiversidad.
- Condiciones más cálidas y secas en los suelos pueden causar una transformación mayor de carbono, lo que reducirá las reservas de carbono del subsuelo. La biomasa sobre el suelo no será capaz de almacenar todo el carbono disponible, lo que se traduce en una liberación de CO₂ a la atmósfera. De esta forma, se espera una alteración del ciclo del carbono en las tierras de páramo.
- Los cambios en los patrones de precipitación incrementarán la evapotranspiración y esto, sumado a las alteraciones de las propiedades del suelo que le permiten almacenar agua (menor contenido de carbono), tendrá un efecto considerable en el abastecimiento de agua. En suma, esto podría tener un efecto en la hidrología a escala regional.

Ruíz-Carrascal *et al.* (2011) resaltan los cambios que se producirán en las temperaturas cerca al suelo, la precipitación, la humedad relativa, la nubosidad,

el brillo solar, el rango de temperaturas diario, el balance hídrico, el caudal de los cuerpos de agua de alta montaña, el grosor y tamaño de las capas de hielo y el régimen de fuegos.

Sin embargo, los efectos del cambio climático no solo se limitan a proyecciones hacia el futuro. Según Cuesta *et al.* (2012), actualmente existe evidencia de las respuestas de las especies a los cambios climáticos de las últimas décadas, entre los cuales se destacan:

1. Alteraciones en la fisiología y la capacidad de soportar eventos extremos como heladas (Sierra-Almeida y Cavieres, 2010).
2. Cambios en los patrones de distribución y riqueza de las especies (fauna y flora) (Feeley y Silman, 2010; Jetz *et al.*, 2007; Pauli, Gottfried, Reiter, Klettner y Grabherr, 2007; Thuiller *et al.*, 2008).
3. Incremento de las tasas de extinción locales de especies o comunidades de especies (fauna y flora) (Pounds *et al.*, 2006; Dullinger *et al.*, 2012).
4. Alteraciones fenológicas (Zavaleta *et al.*, 2003; Jacome, 2006).

De acuerdo con características como la forma de vida, la distribución, la capacidad de dispersión, la amplitud del nicho y las barreras para la dispersión (Broennimann *et al.*, 2006; Peterson *et al.*, 2001; Thuiller *et al.*, 2008). Cuesta *et al.* (2012), consideran que las especies pueden responder de tres formas a los efectos de cambio climático: se pueden desplazar, se pueden adaptar o se pueden extinguir localmente. En escalas locales, la interacción de estos tres mecanismos puede conducir a la alteración de la composición y función de las comunidades vegetales de ecosistemas andinos y llevar a la aparición de comunidades nuevas que no presten los mismos servicios que las anteriores (Cuesta *et al.*, 2012; Williams y Jackson, 2007). Muchas especies de los Andes que dependen de la interacción con animales para la polinización de sus flores o la dispersión de sus semillas (*e.g.* Ericaceae y Bromeliaceae), podrían verse afectadas por la pérdida de sincronía espacial, temporal o fisiológica entre las especies mutualistas; lo que podría derivar en cambios en la composición y estructura de las comunidades (Bonilla, 2005; Cuesta *et al.*, 2012). Las especies con rangos de distribución

restringidos (en especial aquellas ubicadas en las partes altas de las montañas) o altamente especializadas podrían ser las más afectadas y las más propensas a extinciones locales (Laurance *et al.*, 2011; Raxworthy *et al.*, 2008; Sekercioglu, Schneider, Fay y Loarie, 2008; Thuiller, *et al.*, 2008). Adicionalmente, también se registran disminuciones en la densidad poblacional o extinciones locales debido a patógenos exógenos que se benefician de los efectos del calentamiento global (Báez, Cuesta, Cáceres, Arnillas y Vásquez, 2011; Pounds *et al.*, 2006).

Según la revisión hecha por Jørgensen *et al.* (2011), las especies de plantas pueden responder de varias formas al cambio climático (Jackson y Overpeck, 2000; Jump y Peñuelas, 2005; Pigliucci, 2001):

1. Pueden ser capaces de seguir los cambios climáticos y encontrar nuevas áreas que correspondan con su nicho actual; es decir, serán capaces de migrar sincrónicamente con el cambio climático.
2. Pueden migrar de forma irregular y aleatoria a través de métodos de dispersión a larga distancia.
3. Pueden estar pre-adaptadas a las nuevas situaciones, es decir, tener suficiente plasticidad genotípica para sobrevivir y tal vez incluso prosperar o expandirse en la misma zona en la que habitan hoy.
4. Pueden ser capaces de evolucionar genéticamente en nuevas formas que estén adaptadas a sobrevivir en la nueva situación.
5. Pueden extinguirse.

Para los Andes tropicales aún no existe evidencia contundente de adaptación o desplazamiento geográfico ocasionados por las anomalías climáticas de las últimas décadas. Aunque sí hay evidencia para gradientes altitudinales en otras montañas tropicales (Chen, Hill, Ohlemüller, Roy y Thomas, 2011), sistemas montañosos europeos (Pauli *et al.*, 2007) y para gradientes latitudinales (Deutsch *et al.*, 2008). Como lo señalan Cuesta *et al.* (2012), los factores ambientales que más inciden los patrones de diversidad y en la composición de las comunidades de plantas vasculares de comunidades de pastizal altoandino son la temperatura del aire y del suelo, la radiación solar, la humedad del suelo y el balance de carbono (Bader *et al.*,

2007a y 2007b; Cavieres y Piper, 2004; Körner, 2012; Körner y Paulsen, 2004). Todos estos factores podrían verse afectados en escenarios de mayor temperatura, mayor concentración de CO₂ y mayor estacionalidad, por lo que se esperan respuestas importantes de la vegetación (Cuesta *et al.*, 2012). Sin embargo, existen vacíos de información en cuanto a los mecanismos de establecimiento de las plantas de alta montaña andina y resulta difícil predecir los efectos de las dinámicas climáticas sobre los mecanismos de adaptación o el desplazamiento geográfico de la vegetación (Cuesta *et al.*, 2012). Para citar un ejemplo, se sabe que las temperaturas mínimas del aire y el suelo son factores determinantes para el crecimiento de especies leñosas en el ecotono bosque-páramo (Körner y Paulsen, 2004), pero no está claro cuáles son los mecanismos que hacen que la temperatura afecte el establecimiento o crecimiento de estas leñosas (Bader *et al.*, 2007b; Körner, 2012). Adicionalmente, tampoco es claro si el factor limitante es la temperatura del suelo o del aire; si las temperaturas promedio son más determinantes que los rangos térmicos diarios; o si la asimilación de carbono, su consumo o los procesos de regeneración son factores más limitantes que la temperatura (Körner, 2005).

Las especies en los Andes pueden verse amenazadas por cambios de distribución inducidos por el clima en varias formas (Larsen *et al.*, 2011):

1. Desaparición o disminución de las poblaciones en las tierras bajas debido a migraciones hacia arriba de la montaña.
2. Extinción de especies en las cimas de las montañas debido a que no existen rutas de escape.
3. Incapacidad de las especies de migrar a un nuevo rango geográfico adecuado debido a obstáculos para la dispersión o a una capacidad limitada de dispersión.

Muchas especies de los Andes ocupan rangos altitudinales estrechos (Herzog, Martínez, Jørgensen y Tiessen, 2011) y el riesgo de extinción depende en gran medida de la interacción entre especies, la fenología, la disponibilidad de recursos y otros factores relacionados con la pérdida de hábitat y la falta de conectividad (Larsen *et al.*, 2011). Por estas últimas razones, las áreas

protegidas se consideran una estrategia importante para garantizar la supervivencia de muchas especies. Sin embargo, solo un 8 % de los Andes tropicales está actualmente protegido y muy pocas de estas reservas fueron diseñadas para crear corredores extensos que maximicen la conectividad del paisaje y permitan a las especies desplazarse a lo largo de gradientes altitudinales y longitudinales (Larsen *et al.*, 2011).

La respuesta de las especies es individual y depende principalmente de sus atributos funcionales y de los factores de cambio que la afecten (Chen *et al.*, 2011; Peters, 1990). Esto significa que sus respuestas son contexto-dependientes. Según Larsen *et al.* (2011), los rasgos que hacen a las especies más vulnerables a la extinción se pueden clasificar en cinco categorías:

1. Hábitat especializado o requerimientos de microhábitat.
2. Tolerancia ambiental estrecha o condicionada.
3. Dependencia de un detonante ambiental específico o entradas que pueden ser interrumpidos por el cambio climático.
4. Dependencia de interacciones ecológicas especie-especie que pueden ser interrumpidas por el cambio climático.
5. Habilidad reducida de dispersión o colonización hacia zonas más favorables.

Para predecir la respuesta de las especies y planear estrategias que les permitan sobrevivir (*e.g.* la migración asistida) es necesario tener un buen conocimiento de la oferta de especies de la región, sus rangos de distribución y sus atributos funcionales (Jørgensen *et al.*, 2011).

Interacciones entre las actividades humanas directas y los efectos del cambio climático

La interacción sinérgica de los efectos de cambio climático con otros factores estresantes en los Andes tropicales (*e.g.* modificación del hábitat, introducción de especies exóticas o contaminación del agua) puede producir efectos severos e inesperados (Anderson *et al.*, 2011). Por esta razón, modelaciones de cambio climático que predicen un simple ascenso de la posición

del límite superior del bosque no son necesariamente ciertas. Un ejemplo de las interacciones de cambio climático y actividad humana se da en zonas de páramo de Ecuador. En ellas, la reducción de las precipitaciones ocasionó una disminución en el número de especies que se pueden cultivar, por lo que los agricultores pasaron a tener una mayor dependencia de la ganadería e introduciendo sus pasturas cada vez más dentro del páramo (Segovia, 2014).

Amenazas directas como la contaminación por industrias extractivas, la deforestación, los frentes de colonización, el conflicto armado, la siembra de especies exóticas, la expansión de la frontera agropecuaria y la construcción de carreteras y otras obras civiles ya causaron una transformación significativa de las áreas con ecosistemas de páramo andino (Hofstede *et al.*, 2014). Según Suárez, Naranjo, Espinosa y Sabogal (2011), las actividades humanas disminuyen la resiliencia del ecosistema, haciéndolo más vulnerable en un escenario de cambio climático. Sumados a los efectos del cambio climático se pueden listar los siguientes efectos asociados a actividades humanas directas sobre el páramo (Hofstede *et al.*, 2014):

- El sobrepastoreo, las quemadas, los monocultivos de papá y la minería causaron la desaparición de al menos un tercio de los páramos del Ecuador y afectan a la mitad del remanente (Hofstede *et al.*, 2002).
- La transformación del páramo en tierras de cultivo y pastoreo, así las plantaciones forestales exóticas, tienen un efecto mucho más rápido y medible sobre la materia orgánica y la regulación hídrica (Buytaert *et al.*, 2002; Buytaert *et al.*, 2006; Crespo, 2010; Farley, Bremer, Harden y Hartsig, 2013).
- El aumento de la demanda hídrica de las ciudades es una amenaza mucho mayor que la reducción potencial de los caudales asociada al cambio climático (Buytaert, 2004; Buytaert y De Bièvre, 2012).
- El movimiento ascendente de los cinturones de vegetación no sería tan grave si el espacio fuera ocupado por el bosque altoandino, pero esta franja desapareció por completo en muchas localidades debido al constante avance de la frontera agropecuaria desde la segunda mitad del siglo XX (López, 2005). Aunque este avance también se asocia a condiciones

más aptas para la agricultura como consecuencia del cambio climático, la realidad es que esta expansión se debe, entre otras cosas, a reformas agrarias, conflictos sociales, patrones de tenencia de la tierra y degradación de las tierras en las zonas bajas debido a malas prácticas agropecuarias (López, 2005).

Por todas estas razones es más urgente que nunca controlar la transformación de los ecosistemas de páramo remanentes y prevenir impactos directos sobre la biodiversidad y la provisión de servicios ecosistémicos (Suárez *et al.*, 2011).

Referencias

- Abadín, J. S., González-Prieto, L. Sarmiento, M. C. Villar y T. Carballas. (2002). Successional dynamics of soil characteristics in a long fallow agricultural system of the high tropical Andes. *Soil Biology and Biochemistry*, 34(11), 1739-1748. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00161-X](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00161-X)
- Abreu, Z., Llambí, L. D. y Sarmiento, L. (2009). Sensitivity of Soil Restoration Indicators during Páramo Succession in the High Tropical Andes: Chronosequence and Permanent Plot Approaches. *Restoration Ecology*, 17(5), 619-627. <http://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00406.x>
- Anderson, E. P., Marengo, J., Villalba, R., Halloy, S., Young, B., Cordero, D y Ruiz, D. (2011). Consequences of Climate Change for Ecosystems and Ecosystem Services in the Tropical Andes. En S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jørgensen y H. Tiessen (eds.), *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes* (pp. 1-18). Sao José dos Campos, Brasil: Inter-American Institute for Global Change Research (IAI), Scientific Committee on Problems of the Environment (Scope), MacArthur Foundation.
- Armenteras, D. y Vargas-Ríos, O. (2016). Patrones del paisaje y escenarios de restauración: acercando escalas. *Acta Biológica Colombiana*, 21(1), 229-239. <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v21n1sup.50848>
- Arzac, A., Chacón-Moreno, E., Llambí, L. D. y Dulhoste, R. (2011). Distribución de formas de vida de plantas

- en el límite superior del Ecotono bosque Páramo en Los Andes Tropicales. *Ecotropicos*, 24(1), 26-36.
- Ávila-R, L. y Vargas-Ríos, O. (2015). *Control de gramíneas exóticas en zonas de páramo alterado a través de matrices de leguminosas arbustivas y herbáceas para la conformación de núcleos de regeneración* (tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Bogotá.
- Bader, M. Y. y Ruijten, J. J. A. (2008). A topography-based model of forest cover at the alpine tree line in the tropical Andes. *Journal of Biogeography*, 35(4), 711-723. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01818.x>
- Bader, M. Y., Geloof, I. van y Rietkerk, M. (2007a). High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant Ecology*, 191(1), 33-45. <http://doi.org/10.1007/s11258-006-9212-6>
- Bader, M. Y., Rietkerk, M. y Bregt, A. K. (2007b). Vegetation Structure and Temperature Regimes of Tropical Alpine Treelines. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 39(3), 353-364. [http://doi.org/10.1657/1523-0430\(06-055\)\[BADER\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1657/1523-0430(06-055)[BADER]2.0.CO;2)
- Báez, S., Cuesta, F., Cáceres, Y., Arnillas, C. A. y Vásquez, R. (2011). Síntesis del conocimiento sobre los efectos del cambio climático en la biodiversidad de los Andes tropicales. Condesan, SGCAN. Recuperado de <http://www.condesan.org/portal/publicaciones/sintesis-del-conocimiento-sobre-los-efectos-del-cambio-climatico-en-la-biodiversidad-de-los-andes>
- Baruch, Z. (1982). Patterns of energy content in plants from the venezuelan paramos. *Oecologia*, 55(1), 47-52. <https://doi.org/10.1007/BF00386717>
- Bazzaz, F. A. (1988). *Plant in changing environment: linking physiological, population and community ecology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bertness, M. D. y Callaway, R. M. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9, 191-193. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4)
- Bonilla, M. A. (ed.). (2005). *Estrategias adaptativas de plantas del páramo y del bosque altoandino en la Cordillera Oriental de Colombia*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Broennimann, O., Thuiller, W., Hughes, G., Midgley, G. F., Alkemade, J. M. R. y Guisan, A. (2006). Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change? *Global Change Biology*, 12(6), 1079-1093. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01157.x>
- Bueno, A. y Llambí, L. D. (2015). Facilitation and edge effects influence vegetation regeneration in old-fields at the tropical Andean forest line. *Applied Vegetation Science*, 18(4), 613-623. <http://doi.org/10.1111/avsc.12186>
- Buytaert, W. (2004). *The properties of the soils of the south Ecuadorian páramo and the impact of land use changes on their hydrology* (tesis de posdoctorado). Universidad Católica de Lovaina, Lovaina, Bélgica. Recuperado de <http://www.portalces.org/paramos/directorio/referencias-bibliograficas/libros/properties-soils-south-ecuadorian-paramo-and>
- Buytaert, W. y De Bièvre, B. (2012). Water for cities: The impact of climate change and demographic growth in the tropical Andes. *Water Resources Research*, 48(8), W08503. <http://doi.org/10.1029/2011WR011755>
- Buytaert, W., Céleri, R., De Bièvre, B., Cisneros, F., Wyseure, G., Deckers, J. y Hofstede, R. (2006). Human impact on the hydrology of the Andean páramos. *Earth-Science Reviews*, 79(1-2), 53-72. <http://doi.org/10.1016/j.earscirev.2006.06.002>
- Buytaert, W., Deckers, J., Dercon, G., de Bièvre, B., Poesen, J. y Govers, G. (2002). Impact of land use changes on the hydrological properties of volcanic ash soils in South Ecuador. *Soil Use and Management*, 18(2), 94-100. <http://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2002.tb00226.x>
- Buytaert, W., Cuesta-Camacho, F. y Tobón, C. (2011). Potential impacts of climate change on the environmental services of humid tropical alpine regions. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1), 19-33. <http://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00585.x>
- Cáceres, B. (2010). *Actualización del inventario de tres casquetes glaciares del Ecuador* (Informe de pasantía de investigación).p. 84. Nice, Francia: Universidad de Nice.
- Cáceres, Y., Llambí, L. D. y Rada, F. (2015). Shrubs as foundation species in a high tropical alpine

- ecosystem: a multi-scale analysis of plant spatial interactions. *Plant Ecology and Diversity*, 8(2), 147-161. <http://doi.org/10.1080/17550874.2014.960173>
- Callaway, M. y Walker, L. (1997). Competition y facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78(7), 1958-1965. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1958:CA-FASA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1958:CA-FASA]2.0.CO;2)
- Cárdenas, C., Posada, C. y Vargas-Ríos, O. (2002). Banco de semillas germinable de una comunidad vegetal de páramo húmedo sometida a quema y pastoreo. Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia. *Ecotrópicos*, 15(1), 51-60.
- Cárdenas-Arévalo, G. y O. Vargas-Ríos (2008). Rasgos de historia de vida de especies en una comunidad vegetal alterada principalmente por pastoreo en un páramo húmedo (Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia). *Caldasia*, 30(2): 245-264
- Cardoso, H. y Schenetter, M. L. (1976). Estudios Ecológicos en el Páramo de Cruz Verde, Colombia III. La biomasa de tres asociaciones vegetales y la productividad de *Calamagrostis effusa* (HBK) Steud y *Paepallanthus columbiensis* Ruhl. en comparación con la concentración de clorofila. *Caldasia*, 11(54), 85-91.
- Castiblanco-Álvarez, F. (2013). *Control de pastos exóticos mediante sombreado artificial y reubicación de especies nativas como estrategias para la restauración ecológica del páramo andino (PNN Chingaza-Colombia)* (tesis de pregrado). Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Bogotá.
- Cavieres, L. A. y Piper, F. (2004). Determinantes ecofisiológicos del límite altitudinal de los árboles. En H. M. Cabrera (ed.), *Fisiología ecológica en plantas* (pp. 221-234). Valparaíso, Chile: Universidad Católica de Valparaíso.
- Chen, I. C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B. y Thomas, C. D. (2011). Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, 333(6045), 1024-1026. <http://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Cleef, A. M. (1981). The vegetation of the páramos of the Colombian Cordillera Oriental. *Dissertationes Botanicae*, 61, 1-321.
- Cobos, R. (2003). *Sucesiones primarias en páramo: patrones de diversidad, rasgos de historias de vida y su relación con nutrientes (Parque Nacional Natural Chingaza)* (tesis de pregrado). Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Bogotá.
- Coffin, D. P. y Lauenroth, W. K. (1988). The Effects of Disturbance Size and Frequency on a Short-grass Plant Community. *Ecology*, 69(5), 1609-1617. <https://doi.org/10.2307/1941658>
- Colinvaux, P. A., Bush, M. B., Steinitz-Kannan, M. y Miller, M. C. (1997). Glacial and postglacial pollen records from the Ecuadorian Andes and Amazon. *Quaternary Research*, 48(1), 69-78. <https://doi.org/10.1006/qres.1997.1908>
- Collins, S. (1987). Interaction of disturbances in Tallgrass prairie: a field experiment. *Ecology*, 68(5), 1243-1250. <http://doi.org/10.2307/1939208>
- Cortés-S, S. P., van der Hammen, T. y Rangel-Ch, O. (1999). Comunidades vegetales y patrones de degradación y sucesión en la vegetación de los cerros occidentales de Chía Cundinamarca-Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 23(89), 529-554.
- Crespo, P. (2010). Land use change impacts on the hydrology of wet Andean páramo ecosystems. *Red Books IAHS*, 336, 71-76. https://www.researchgate.net/publication/258278971_Land_use_change_impacts_on_the_hydrology_of_wet_Andean_paramo_ecosystems
- Cuello, A., y Cleef, A. M. (2009). The forest vegetation of Ramal de Guaramacal in the Venezuelan Andes. *Phytocoenologia*, 39(1), 109-156. <http://doi.org/10.1127/0340-269X/2009/0039-0109>
- Cuello, N. L., Cleef, A. M. y Aymard, G. (2010). Phytogeography of the vascular páramo flora of Ramal de Guaramacal (Andes, Venezuela) and its ties to other páramo floras. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 67(2), 177-193. <http://doi.org/10.3989/ajbm.2253>

- Cuesta, F., Muriel, P., Beck, S., Meneses, R. I., Halloy, S., Salgado y Becerra, M. T. (eds.) (2012). *Biodiversidad y cambio climático en los Andes tropicales. Conformación de una red de investigación para monitorear sus impactos y delinear acciones de adaptación*. Lima-Quito: Red Gloria-Andes.
- Cuesta, F., Peralvo, M. y Valarezo, N. (2009). *Los bosques montanos de los Andes tropicales: una evaluación regional de su estado de conservación y de su vulnerabilidad a efectos del cambio climático*. Quito: Programa Regional Ecobona-Intercooperation. Recuperado de <http://www.condesan.org/redbosques/node/245>
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C. y Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(18), 6668-6672. <http://doi.org/10.1073/pnas.0709472105>
- Dullinger, S., Gattringer, A., Thuiller, W., Moser, D., Zimmermann, N. E., Guisan, A. y Hülber, K. (2012). Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change. *Nature Climate Change*, 2(8), 619-622. <http://doi.org/10.1038/nclimate1514>
- Fariñas, M. y Monasterio, M. (1980). La vegetación del páramo de Mucubají. Análisis de ordenamiento y su interpretación ecológica. En M. Monasterio (ed.), *Estudios ecológicos en los páramos andinos* (pp. 264-307). Mérida, Venezuela: Universidad de Los Andes. Recuperado de <http://www.saber.ula.ve/handle/123456789/37817>
- Farley, K. A., Bremer, L. L., Harden, C. P. y Hartsig, J. (2013). Changes in carbon storage under alternative land uses in biodiverse Andean grasslands: implications for payment for ecosystem services. *Conservation Letters*, 6(1), 21-27. <http://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2012.00267.x>
- Feeley, K. J. y Silman, M. R. (2010). Land-use and climate change effects on population size and extinction risk of Andean plants. *Global Change Biology*, 16(12), 3215-3222. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02197.x>
- Fernández-Alonso, J. L. (2002). Algunos patrones de distribución y endemismo en plantas vasculares de los páramos de Colombia. En *Memorias del Congreso Mundial de Páramos* (pp. 213-240). Paipa, Colombia.
- Figueredo, J. E. (1995). *Estructura, composición y dinámica sucesional de la vegetación aledaña a la mina de caliza Palacio (Guasca – Cundinamarca)* (tesis de pregrado). Pontificia Universidad Javeriana, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología.
- Flórez, A. (1992). *Los nevados de Colombia, glaciales y glaciaciones*. Bogotá, Colombia: Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Subdirección de Geografía.
- Flórez, A. (2002). Movilidad altitudina de páramos y glaciares colombianos. En *Memorias del Congreso Mundial de Páramos* (pp. 80-90). Paipa, Colombia.
- Fox, J. (1981). Intermediate levels of soil disturbance maximize alpine plant diversity. *Nature*, 293, 564-565. <https://doi.org/10.1038/293564a0>
- Francou, B., Cáceres, B., Villacís, M., Basantes, R., Maisincho, L., Galárraga, R. y Romero, J. C. (2011). *Analizando el cambio climático a partir de los glaciares del Ecuador*. Quito, Ecuador: IRD, Senescyt, Epmaps, Inamhi, EPN.
- Gallego, A. M. y Bonilla, M. A. (2016). Caracterización de micrositios para el establecimiento de plántulas de *Espeletia uribei* (Asteraceae). *Acta biológica Colombiana*, 21(2), 387-398. <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v21n2.50164>
- Glenn-Lewin, D., Peet, R. y Veblen, T. (1992). *Plant Succession*. Londres: Chapman & Hall.
- González, W., Llambí, L. D., Smith, J. y Gámez, L. E. (2011). Dinámica sucesional del componente arbóreo en la zona de transición bosque-Páramo en los Andes tropicales. *Ecotropicos*, 24(1), 60-79.
- Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species richness in plant communities: the importance of regeneration niche. *Biological Reviews*, 52, 107-145. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x>
- Guhl, E. (1968). Los páramos circundantes de la Sabana de Bogotá. Su ecología y su importancia para el régimen hidrológico de la misma. *Colombia Geográfica*, 9, 195-212.
- Hernández-C., J. (1997). Comentarios preliminares sobre la paramización en los Andes de Colombia. En J. I. Hernández-C., *Premio a la vida y obra 1997* (pp. 42- 47). Bogotá: Fondo FEN Colombia.

- Herzog, S. K., Martínez, R., Jørgensen, P. M. y Tiessen, H. (eds.) (2011). *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes*. Sao José dos Campos, Brasil: Inter-American Institute for Global Change Research (IAI), Scientific Committee on Problems of the Environment (Scope), MacArthur Foundation.
- Hobbs, R. y Huennecke, L. (1992). Disturbance, Diversity and Invasion: Implications for conservation. *Conservation Biology*, 6, 324-337. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.06030324.x>
- Hofstede, R. y Rossenaar, J. (1995). Biomass of grazed, burned and undisturbed páramo grasslands, Colombia. II. Root mass and aboveground: Belowground ratio. *Artic and Alpine Research*, 27(1), 13-18. <https://doi.org/10.2307/1552063>
- Hofstede, R. (1995a). Effects of livestock farming and recommendations for management and conservation of páramo grasslands (Colombia). *Land Degradation & Development*, 6(3), 133-147. <http://doi.org/10.1002/ldr.3400060302>
- Hofstede, R. (1995b). The effects of grazing and burning on soil and plant nutrient concentrations in Colombian páramo grasslands. *Plant and Soil*, 173(1), 111-132. <http://doi.org/10.1007/BF00155524>
- Hofstede, R. (1997). La importancia hídrica del páramo y aspectos de su manejo. Presentada en la *Conferencia electrónica Estrategias para la Conservación y Desarrollo Sostenible de Páramos y Punas en la Ecorregión Andina: Experiencias y Perspectivas*. Lima, Perú: Condesan. Recuperado de <http://infoandina.mtnforum.org/node/58034>
- Hofstede, R. (2001). El impacto de actividades humanas en el páramo. En P. Mena, G. Medina y R. Hofstede (eds.), *Los páramos del Ecuador: particularidades, problemas y perspectivas* (pp. 161-185). Quito: Editorial Abya Yala, Proyecto Páramo.
- Hofstede, R. (2001a). El manejo del páramo como ecosistema estratégico. En P. Mena, G. Medina y R. Hofstede (eds.), *Los páramos del Ecuador: particularidades, problemas y perspectivas* (pp. 161-185). Quito: Editorial Abya Yala, Proyecto Páramo.
- Hofstede, R., Coppus, R., Mena, P., Segarra, P. y Sevink, J. (2002). El estado de conservación de los páramos de pajonal en el Ecuador. *Ecotropicos*, 15(1), 3-18.
- Hofstede, R. G., Mondragón, M. X. y Rocha, C. M. (1995). Biomass of grazed, burned and undisturbed páramo grasslands, Colombia. I. Aboveground vegetation. *Artic and Alpine Research*, 27(1), 1-12.
- Hofstede, R., Calles, J., López, V., Polanco, R., Torres, F., Ulloa, Cerra, M. (2014). *Los páramos Andinos. ¿Qué sabemos? Estado de conocimiento sobre el impacto del cambio climático en el ecosistema páramo*. Quito, Ecuador: UICN. Recuperado de www.uicn.org/sur
- Hofstede, R. y Witte, H. J. L. (1993). An evaluation of the use of the dry-weight-rank and the comparative yield biomass estimation methods in páramo ecosystem research. *Caldasia*, 17(2), 205-210.
- Horn, S. P. (1989). Prehistoric fires in the Chirripó Highlands of Costa Rica: sedimentary charcoal evidence. *Revista de Biología Tropical*, 37(2), 139-148.
- Horn, S. P. (2005). Dinámica de la vegetación después de fuegos recientes en los páramos de Buenavista y Chirripó, Costa Rica. En M. Kappelle y S. P. Horn (eds), *Páramos de Costa Rica* (pp. 631-656). San José: INBio Costa Rica.
- Horn, S. P y Kaappelle, M. (2009). Fire in the páramo ecosystems of Central and South America. En M- A. Cochrane (ed.), *Tropical Fire Ecology* (pp. 505-539). Berlín: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-77381-8_18
- Huston, M. A. (1994). *Biological Diversity*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Huston, M. y Smith, T. (1987). Plant Succession: Life History and Competition. *The American Naturalist*, 130(2), 168-198.
- Ideam. (2012). *Glaciares de Colombia, más que montañas con hielo*. Bogotá: Comité de Comunicaciones y Publicaciones del Ideam.
- Insuasty-Torres, J. (2014). *Variación espacio-temporal de la estructura poblacional de Chusquea teselata Múnrrro (Poáce: Bambusoide) a lo largo de un gradiente altitudinal en el Parque Nacional Natural Chingaza* (tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Bogotá, Colombia.
- Jackson, S. T. y Overpeck, J. T. (2000). Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology*,

- 26(sp4), 194-220. [http://doi.org/10.1666/0094-8373\(2000\)26\[194:ROPPAC\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1666/0094-8373(2000)26[194:ROPPAC]2.0.CO;2)
- Jacome, J. (2006). *Factors controlling the lower elevational limits in tropical montane plants in the Andes and their implications under the current climatic change* (tesis de posdoctorado). Universidad de Göttingen, Göttingen, Alemania. Recuperado de <https://ediss.uni-goettingen.de/handle/11858/00-1735-0000-0006-B6D5-3>
- Jaimés, V. y Sarmiento, L. (2002). Regeneración de la vegetación de páramo después de un disturbio agrícola en la Cordillera Oriental de Colombia. *Ecotropicos*, 15(1), 61-74.
- Jaimés, V. y Sarmiento, L. (2003). Mecanismos de restauración de la fertilidad en una sucesión secundaria en el Páramo de Cruz Verde, Colombia. En *Memorias del Congreso Mundial de Páramos* (vol. II, pp. 900-916). Paipa, Colombia.
- Jetz, W., Wilcove, D. S. y Dobson, A. P. (2007). Projected Impacts of Climate and Land-Use Change on the Global Diversity of Birds. *PLOS Biology*, 5(6), e157. <http://doi.org/10.1371/journal.pbio.0050157>
- Jiménez, D. (2013). *Estructura poblacional y nicho de establecimiento de especies leñosas del bosque paramero en áreas en sucesión secundaria* (tesis de maestría). Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Mérida, Venezuela.
- Jørgensen, P. M., Ulloa, C. U., León, B., León-Yáñez, S., Beck, S., Nee, M., Gradstein, R. (2011). Regional Patterns of Vascular Plant Diversity and Endemism. En S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jørgensen y H. Tiessen (eds.), *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes* (pp. 192-203). Sao José dos Campos, Brasil: Inter-American Institute for Global Change Research (IAI), Scientific Committee on Problems of the Environment (Scope), MacArthur Foundation.
- Jump, A. S. y Peñuelas, J. (2005). Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, 8(9), 1010-1020. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x>
- Keating, P. L. (1998). Effects of Anthropogenic Disturbances on Páramo Vegetation in Podocarpus National Park, Ecuador. *Physical Geography*, 19(3), 221-238. <http://doi.org/10.1080/02723646.1998.10642648>
- Keating, P. L. (1999). Changes in Páramo Vegetation Along an Elevation Gradient in Southern Ecuador. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 126(2), 159-175. <http://doi.org/10.2307/2997292>
- Körner, C. (2005). The Green Cover of Mountains in a Changing Environment. En U. M. Huber, H. K. M. Bugmann y M. A. Reasoner (eds.), *Global Change and Mountain Regions* (vol. 23). Dordrecht: Springer Netherlands. Recuperado de <http://link.springer.com/10.1007/1-4020-3508-X>
- Körner, C. (2012). *Alpine Treelines: Functional Ecology of the Global High Elevation Tree Limits*. Nueva York: Springer Science and Business Media. <https://doi.org/10.1007/978-3-0348-0396-0>
- Körner, C. y Paulsen, J. (2004). A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, 31(5), 713-732. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2003.01043.x>
- Laegaard, S. (1992). Influence of fire in the grass páramo vegetation of Ecuador. En H. Balslev y J. Luteyn (eds.), *Páramo an Andean Ecosystem under Human Influence*. Londres: Academic Press.
- Larsen, T. H., Brehm, G., Navarrete, H., Franco, P., Gómez, H., Mena, J. L. y Canhos, V. (2011). Range Shifts and Extinctions Driven by Climate Change in the Tropical Andes: Synthesis and Directions. En S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jørgensen y H. Tiessen (eds.), *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes* (pp. 47-67). Sao José dos Campos, Brasil: Inter-American Institute for Global Change Research (IAI), Scientific Committee on Problems of the Environment (Scope), MacArthur Foundation.
- Laurance, W. F., Carolina Useche, D., Shoo, L. P., Herzog, S. K., Kessler, M., Escobar, F., y Thomas, C. D. (2011). Global warming, elevational ranges and the vulnerability of tropical biota. *Biological Conservation*, 144(1), 548-557. <http://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.10.010>
- Lips, J. y Hofstede, R. (1998). Impactos ecológicos de plantaciones forestales. En R. Hofstede, J. Lips, W. Jongsma e Y. Sevink (eds.), *Geografía, ecología*

- y forestación de la sierra alta del Ecuador: revisión de literatura (pp. 117-126). Quito: Abya-Yala.
- Llambí, L. D. (2015). Estructura, diversidad y dinámica de la vegetación en el ecotono bosque-páramo: revisión de la evidencia en la Cordillera de Mérida. *Acta Biológica Colombiana*, 20(3), 5-19. <http://doi.org/10.15446/abc.v20n3.46721>
- Llambí, L. D. y Sarmiento, L. (1997). Dinámica de la fertilidad en parcelas agrícolas en descanso en el páramo de Gavidia: biomasa microbiana y ciclaje de N. En *Memorias del Congreso Venezolano de la Ciencia del Suelo* (CD-rom, n.º DL FR 2529710). Maracay, Venezuela: Sociedad Venezolana de la Ciencia del Suelo.
- Llambí, L. D. y Sarmiento, L. (1998). Biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria en el páramo. *Ecotropicos*, 11(1), 1-14.
- Llambí, L. D., Aguilar, J. P. y García-Núñez, C. (2013). Spatial relations and population structure of a dominant tree along a treeline ecotone in the Tropical Andes: interactions at gradient and plant-neighbourhood scales. *Plant Ecology & Diversity*, 6(3-4), 343-353. <http://doi.org/10.1080/17550874.2013.810312>
- Llambí, L. D., Fontaine, M., Rada, F., Saugier, B. y Sarmiento, L. (2003). Ecophysiology of Dominant Plant Species during Old-Field Succession in a High Tropical Andean Ecosystem. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 35(4), 447-453. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2003\)035\[0447:EODPSD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2003)035[0447:EODPSD]2.0.CO;2)
- Llambí, L. D., Law, R. y Hodge, A. (2004). Temporal changes in local spatial structure of late-successional species: establishment of an Andean caulescent rosette plant. *Journal of Ecology*, 92(1), 122-131. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00837.x>
- Llambí, L. D., Ramírez, R. y Schwarzkopf, T. (2014). Patrones de distribución de plantas leñosas en el ecotono bosque-páramo de la Sierra Nevada de Mérida: ¿qué nos sugieren sobre la dinámica del límite del bosque? En F. Cuesta, J. Sevink, L. D. Llambí, B. De Bièvre y J. Posner (eds.), *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos*. Lima: Condesan.
- López, M. F. (2005). Agricultural and Settlement Frontiers in the Tropical Andes: The Páramo Belt of Northern Ecuador, 1960-1990. *Mountain Research and Development*, 25(4), 386-387. Recuperado de [http://www.bioone.org/doi/full/10.1659/0276-4741\(2005\)025%5B0386%3AAASFIT%5D2.0.CO%3B2](http://www.bioone.org/doi/full/10.1659/0276-4741(2005)025%5B0386%3AAASFIT%5D2.0.CO%3B2)
- Luteyn J. L. y Churchill S. P. (1999). *Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature*. Nueva York: New York Botanical Garden Press.
- Malagón, D. y Pulido, C. (2000). Suelos del páramo colombiano. En: O. Rangel-Ch. (ed.), *Colombia diversidad biótica III. La región de vida Paramuna* (pp. 37-84). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales.
- Marengo, J. A., Jones, R., Alves, L. M. y Valverde, M. C. (2009). Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the Precis regional climate modeling system. *International Journal of Climatology*, 29(15), 2241-2255. <http://doi.org/10.1002/joc.1863>
- Marengo, J., Pabón, J. D., Díaz, A., Rosas, G., Ávalos, G., Montealegre, E., Rojas, M. (2011). Climate Change: Evidence and Future Scenarios for the Andean Region. En S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jørgensen y H. Tiessen (eds.), *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes* (pp. 110-127). Sao José dos Campos, Brasil: Inter-American Institute for Global Change Research (IAI), Scientific Committee on Problems of the Environment (Scope), MacArthur Foundation.
- McCook, L. J. (1994). Understanding Ecological Community Succession. *Vegetatio*, 110, 115-147. <https://doi.org/10.1007/BF00033394>
- Molinillo, M. (1992). *Pastoreo en ecosistemas de páramo: Estrategias culturales e impacto sobre la vegetación en la Cordillera de Mérida, Venezuela* (tesis de maestría). Universidad de Los Andes, Postgrado de Ecología Tropical, Mérida, Venezuela.
- Molinillo, M. y Monasterio, M. (2002). Patrones de vegetación y de pastoreo en ecosistemas andinos: una comparación de casos de estudio en punas y páramos. *Ecotropicos*, 15(1), 19-34.
- Monasterio, M. (1980). Los páramos andinos como región natural. Características biogeográficas generales y afinidad con otras regiones andinas.

- En M. Monasterio (ed), *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos* (pp. 15-27). Mérida, Venezuela: Universidad de Los Andes.
- Monasterio, M. y Sarmiento, L. (1991). Adaptive radiation of *Espeletia* in the cold andean tropics. *Trends in Ecology & Evolution*, 6(12), 387-391. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(91\)90159-U](https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90159-U)
- Montilla, M., Herrera-Peraza, R. y Monasterio, M. (2002a). Influencia de los períodos de descanso sobre la distribución vertical de raíces, micorrizas arbusculares y pelos radicales en páramos andinos venezolanos. *Ecotropicos*, 15(1), 85-98.
- Montilla, M., Monasterio, M. y Sarmiento, L. (2002b). Dinámica sucesional de la fitomasa y los nutrientes en parcelas en sucesión-regeneración en un agroecosistema de páramo. *Ecotropicos*, 15(1), 75-84.
- Morales, M., Otero, J., Van der Hammen, T., Cadena, C., Pedraza, C., Rodríguez, N., Cárdenas, L. (2007). *Atlas de páramos de Colombia*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Recuperado de <http://www.humboldt.org.co/es/component/k2/item/299-atlas-de-paramos-de-colombia>
- Moscol-Olivera, M. C. y Cleef, A. M. (2009). A phytosociological study of the páramo along two altitudinal transects in El Carchi province, northern Ecuador. *Phytocoenologia*, 39(1), 79-107. <http://doi.org/10.1127/0340-269X/2009/0039-0079>
- Noy-Meir, I. y van der Maarel, E. (1987) Relations between community theory and community analysis in vegetation science: some historical perspectives. *Vegetatio*, 69, 5-15. <https://doi.org/10.1007/BF00038682>
- Pauli, H., Gottfried, M., Reiter, K., Klettner, C. y Grabherr, G. (2007). Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994-2004) at the GLORIA* master site Schrankogel, Tyrol, Austria. *Global Change Biology*, 13(1), 147-156. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01282.x>
- Peters, R. L. (1990). Effects of global warming on forests. *Forest Ecology and Management*, 35(1), 13-33. [http://doi.org/10.1016/0378-1127\(90\)90229-5](http://doi.org/10.1016/0378-1127(90)90229-5)
- Peterson, A. T., Sánchez-Cordero, V., Soberón, J., Bartley, J., Buddemeier, R. W. y Navarro-Sigüenza, A. G. (2001). Effects of global climate change on geographic distributions of Mexican Cracidae. *Ecological Modelling*, 144(1), 21-30. [http://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00345-3](http://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00345-3)
- Pickett, S. y Whitte, P. (eds) (1985). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. San Diego, EE. UU.: Academic Press Inc.
- Pigliucci, M. (2001). *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*. Baltimore, EE. UU.: Hopkins University Press.
- Pinzón, L y Corzo, L. (2009). Plantaciones de especies forestales exótica: revisión y síntesis. En O. Vargas-Ríos, O. León y A. Díaz (eds.), *Restauración ecológica en zonas invadidas por retamo espinoso y plantaciones forestales de especies exóticas*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Posada, C. y Cárdenas, C. (1999). *Banco de semillas germinable de una comunidad vegetal de páramo sometida a quema y pastoreo (Parque Nacional Natural Chingaza)* (tesis de pregrado). Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Bogotá.
- Pounds, J., Bustamante, M. R., Coloma, L. A., Consuegra, J. A., Fogden, M. P. L., Foster, P. N., Young, B. E. (2006). Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*, 439(7073), 161-167. <http://doi.org/10.1038/nature04246>
- Premauer, J. M. (1999). *Efecto de diferentes regímenes de disturbio por quema y pastoreo sobre la estructura horizontal y vertical de la vegetación del páramo (Parque Nacional Natural Chingaza)* (tesis de pregrado). Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Bogotá.
- Ramírez, L., Llambí, L. D., Schwarzkopf, T., Gámez, L. E. y Márquez, N. J. (2009). Vegetation structure along the forest-páramo transition belt in the Sierra Nevada de Mérida: implications for understanding treeline dynamics. *Ecotropicos*, 22(2), 83-98.
- Ramsay, P. M. (1992). *The páramo vegetation of Ecuador: the community ecology, dynamics and productivity of tropical grasslands in the Andes* (tesis de posdoctorado). Prifysgol Bangor University, Facultad de Ciencias Naturales, Escuela de Ciencias Biológicas,

- Bangor, Gales. Recuperado de <http://e.bangor.ac.uk/4235/>
- Ramsay, P. M. (2014). Giant rosette plant morphology as an indicator of recent fire history in Andean páramo grasslands. *Ecological Indicators*, 45, 37-44. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.03.003>
- Ramsay, P. M. (1999). Landscape mosaics in the High Andes: the role of fire in páramo communities. En P. Kovár (ed.), *Nature and Culture in Landscape Ecology: Experiences for the 3rd Millennium* (pp. 192). Praga: The Karolinum Press.
- Ramsay, P. M. y Oxley, E. R. B. (1996). Fire temperatures and post fire plant community dynamics in Ecuadorian grass paramo. *Vegetatio*, 124, 129-144.
- Rangel-Ch., O. (2000). La diversidad Beta: tipos de vegetación. En O. Rangel-Ch. (ed.), *La región de vida paramuna* (pp. 658-719). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales.
- Raxworthy, C. J., Pearson, R. G., Rabibisoa, N., Rakotondrazafy, A. M., Ramanamanjato, J.-B., Raselimanana, A. P. y Stone, D. A. (2008). Extinction vulnerability of tropical montane endemism from warming and upslope displacement: a preliminary appraisal for the highest massif in Madagascar. *Global Change Biology*, 14(8), 1703-1720. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01596.x>
- Reice, S. R. (1994). Nonequilibrium, determinants of biological community structure. *Am Sci.*, 82, 424-435.
- Rodríguez, E., Schwarzkopf, T., Gámez, L. E., Dugarte, W. y Dulhoste, R. (2011). Canopy structure and woody species distribution at the upper treeline in the Venezuelan Andes. *Ecotropicos*, 24(1), 47-59.
- Rodríguez, W. y Vargas-Ríos, O. (2002). Estrategias de regeneración postquema en áreas de vegetación altoandina tipo matorral. *Perez-Arbelaesia*, 6(1), 9-32.
- Rojas-Zamora, O., Insuasty-Torres, J., Cardenas, C. de los Á. y Vargas-Ríos, O. (2013). Reubicación de plantas de *Espeletia grandiflora* (Asteraceae) como estrategia para el enriquecimiento de áreas de páramo alteradas (PNN Chingaza, Colombia). *Revista de Biología Tropical*, 61(1), 363-376. <https://doi.org/10.15517/rbt.v61i1.11135>
- Ruíz, D., Moreno, H. A., Gutiérrez, M. E. y Zapata, P. A. (2008). Changing climate and endangered high mountain ecosystems in Colombia. *Science of The Total Environment*, 398(1-3), 122-132. <http://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2008.02.038>
- Ruíz-Carrascal, D., Arroyave-Maya, M. del P., Gutiérrez-Lagoueyte, M. E. y Zapata Jaramillo, P. A. (2011). Increased Climatic Stress on High-Andean Ecosystems in the Cordillera Central of Colombia. En S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jørgensen y H. Tiessen (eds.), *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes*. Sao José dos Campos, Brasil: Inter-American Institute for Global Change Research (IAI), Scientific Committee on Problems of the Environment (Scope), MacArthur Foundation.
- Salamanca, S. (1991). *La vegetación del páramo y su dinámica en el macizo volcánico Ruiz - Tolima (Cordillera Central de Colombia)*. Bogotá: Igac.
- Salinas, C., Fuentes, L.S. y Hernández, L. (2013). Caracterización de los lepidópteros fitófagos asociados a la herbivoría de frailejones en la microcuenca de la quebrada Calostros del Parque Nacional Natural Chingaza. *Revista Mutis*, 3(1), 1-22. <https://doi.org/10.21789/issn.2256-1498>
- Sarmiento, L. (2006). Grazing impact on vegetation structure and plant species richness in an old-field succession of the Venezuelan Páramos. En E. Spehn, M. Liberman y C. Körner (eds.), *Land use changes and Mountain Biodiversity* (pp. 119-135). Boca Raton, EE. UU.: CRC Press LLC. <https://doi.org/10.1201/9781420002874.ch9>
- Sarmiento, L. y Llambí, L. D. (2011). Regeneración del ecosistema de páramo después de un disturbio agrícola: síntesis de dos décadas de investigaciones en sistemas con descansos largos de la Cordillera de Mérida. En F. Herrera e I. Herrera (eds.), *La restauración ecológica en Venezuela: fundamentos y experiencias* (pp. 123-145). Caracas: Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas.
- Sarmiento, L. y P. Bottner. (2002). Carbon and nitrogen dynamics in two soils with different fallow times in the high tropical Andes: indications for fertility restoration. *Applied Soil Ecology*, 19, 79-89. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(01\)00178-0](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(01)00178-0)

- Sarmiento, L. y Smith, J. K. (2011). Estado actual de las laderas degradadas por el cultivo de trigo en los Andes venezolanos y factores que limitan su restauración. En F. Herrera e I. Herrera (eds.), *La restauración ecológica en Venezuela: fundamentos y experiencias* (pp. 17-34). Caracas: Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Recuperado de https://www.researchgate.net/publication/258807060_Estado_actual_de_las_laderas_degradadas_por_el_cultivo_de_trigo_en_los_Andes_venezolanos_y_factores_que_limitan_su_restauracion
- Sarmiento, L., Llambí, L. D., Escalona, A. y Marquez, N. (2003). Vegetation Patterns, Regeneration Rates and Divergence in an Old-Field Succession of the High Tropical Andes. *Plant Ecology*, 166(1), 63-74. <https://doi.org/10.1023/A:1023262724696>
- Segovia, F. (2014). El clima cambia, cambia tú también. Adaptación al cambio climático en comunidades locales de Ecuador. En M. Ruíz, T. Müller y L. Flórez (eds.), Lima, Perú: SPDA, Ecociencia, UICN, AECID. Retrieved from <http://www.spda.org.pe/wpfb-file/brochure-ecuador-v1-pdf/>
- Sekercioglu, C. H., Schneider, S. H., Fay, J. P. y Loarie, S. R. (2008). Climate Change, Elevational Range Shifts, and Bird Extinctions. *Conservation Biology*, 22(1), 140-150. <http://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00852.x>
- Sierra-Almeida, A. y Cavieres, L. A. (2010). Summer freezing resistance decreased in high-elevation plants exposed to experimental warming in the central Chilean Andes. *Oecologia*, 163(1), 267-276. <http://doi.org/10.1007/s00442-010-1592-6>
- Silvertown, J. y Smith, B. (1988). Gaps in the canopy: the missing dimension in vegetation dynamics. *Vegetatio*, 77, 57-60. <https://doi.org/10.1007/BF00045750>
- Simpson, B. (1983). An historical phytogeography of the high Andean flora. *Revista Chilena de Historia Natural*, 56, 109-122.
- Solman, S. A., Nuñez, M. N. y Cabré, M. F. (2007). Regional climate change experiments over southern South America. I: present climate. *Climate Dynamics*, 30(5), 533-552. <http://doi.org/10.1007/s00382-007-0304-3>
- Suárez, C. F., Naranjo, L. G., Espinosa, J. C. y Sabogal, J. (2011). Land Use Changes and their Synergies with Climate Change. En S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jørgensen y H. Tiessen (eds.), *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes*. Sao José dos Campos, Brasil: Inter-American Institute for Global Change Research (IAI), Scientific Committee on Problems of the Environment (Scope), MacArthur Foundation.
- Thuiller, W., Albert, C., Araújo, M. B., Berry, P. M., Cabeza, M., Guisan, A. Zimmermann, N. E. (2008). Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9(3-4), 137-152. <http://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.09.004>
- Turner, M. G. (2010). Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*, 91(10), 2833-2849. <http://doi.org/10.1890/10-0097.1>
- Urrutia, R. y Vuille, M. (2009). Climate change projections for the tropical Andes using a regional climate model: Temperature and precipitation simulations for the end of the 21st century. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 114(D2), D02108. <http://doi.org/10.1029/2008JD011021>
- Valiente-Banuet, A., Baraza, E., Zamora, R. y Verdú, M. (2009). Interacciones positivas planta-planta, reglas de ensamblaje y la conservación de la diversidad. En R. Medel, M. A. Aizen y R. Zamora (eds), *Ecología y evolución de interacciones planta-animal* (pp. 181-194). Santiago de Chile: Editorial Universitaria, S.A.
- Van der Hammen, T. (1974). The pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography*, 1, 3-26. <https://doi.org/10.2307/3038066>
- Van der Hammen, T. (1988). South America. En B. Hutley y T. Webb III (eds.), *Vegetation History* (pp 307-337). Dordrecht, Holanda: Kluwer Academic Publisher. https://doi.org/10.1007/978-94-009-3081-0_9
- Van der Hammen, T. (1995). Global change, biodiversity and conservation of neotropical montane forests. En: S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero y J. L. Luteyn (eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests* (pp. 603-607). Nueva York: The New York Botanical Garden.

- Van der Hammen, T. (1992). *Historia, ecología y vegetación*. Bogotá: Fondo FEN, Corporación Araracuara, Banco Popular.
- Van der Hammen, T. y Cleef, A. M. (1986). Development of the high andean páramo flora and vegetation. En F. Vuilleumier y M. Monasterio (eds), *High Altitude Tropical Biogeography* (pp. 153-201). Oxford University Press.
- Van der Maarel, E. (1988). Vegetation dynamics: patterns in time and space. *Vegetatio*, 77, 7-19. <https://doi.org/10.1007/BF00045745>
- Van der Maarel, E. (2005). Vegetation ecology—an overview. En, *Vegetation ecology*. Oxford: Blackwell Science Ltd.
- Varela, A., Fuentes, L. S., Martínez, C., Medina, M. M. y Jácome, J. H. (2017). Programa nacional evaluación del estado de los frailejones en los páramos de los Andes del norte: avances. En, *Memorias del IX Congreso Colombiano de Botánica*, 30 de julio al 3 de agosto de 2017. Suplemento Especial Revista Ciencia y Desarrollo. Tunja, Colombia: Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.
- Varela, A. (2014). Limitantes en la restauración ecológica: estudio de caso de las afecciones por patógenos en el Parque Nacional Natural Chingaza. En M. Cabrera y W. Ramírez (eds), *Restauración ecológica de los páramos de Colombia. Transformación y herramientas para su conservación* (pp. 212-227). Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Vargas-Ríos, O. y Rivera-Ospina, D. (1991). El páramo un ecosistema frágil. *Revista Universidad del Tolima Ciencia y Tecnología*, 5(12), 143-166.
- Vargas-Ríos, O. (1997). Un modelo de sucesión regeneración de los páramos después de quemadas. *Caldasia*, 19(1-2), 331-345.
- Vargas-Ríos, O. (2000). *Sucesión-regeneración del páramo después de quemadas* (tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Bogotá.
- Vargas-Ríos, J. O., Premauer, J. y Cárdenas, Cdl. A. (2002). Efecto del pastoreo sobre la estructura de la vegetación en un páramo húmedo de Colombia. *Ecotropicos*, 15(1), 35-50.
- Vargas-Ríos, 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.
- Vargas-Ríos, J. O., Premauer, J., Zalamea, M. y Cárdenas, C. (2003). El pastoreo de ganado y su impacto en los ecosistemas naturales: el caso de los páramos andinos. *Perez Arbelaezia*, 14, 149-180.
- Vargas-Ríos, O. (2013). Disturbios en los páramos andinos. En J. Cortés-Duque y C. Sarmiento (eds.), *Visión socioecosistémica de los páramos y la alta montaña colombiana: memorias del proceso de definición de criterios para la delimitación de páramos* (pp. 39-57). Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Veblen, T. T., Hadley, K. S., Nel, E. M., Kitzberger, T., Reid, M. y Villalba, R. (1994). Disturbance regime and disturbance interactions in a Rocky Mountain subalpine forest. *Journal of Ecology* ., 82, 125-135. <http://doi.org/10.2307/2261392>
- Velasco-Linares, P. y Vargas-Ríos, O. (2008). Problemática de los bosques altoandinos. En O. Vargas-Ríos (ed.), *Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino (el caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca)* (pp. 41-56). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Verweij, P. A. (1995). *Spatial and temporal modelling of vegetation patterns. Burning and grazing in the paramo of Los Nevados National Park, Colombia* (tesis de posdoctorado). University of Amsterdam, Facultad de Ciencias, Instituto de Biodiversidad y Dinámica de Ecosistemas (IBED), Amsterdam.
- Verweij, P. A. y Budde, P. E. (1992). Burning and grazing gradient in páramo vegetation. En H. Balslev y J. L. Luteyn (eds.), *Paramo. An andean ecosystem under human influence* (pp. 177-195). Dinamarca: Universidad de Aarhus.
- Verweij, P. A. y Kok, K. (1992). Effects of fire and grazing of *Espeletia hartweiana* populations. En H. Balslev y J. L. Luteyn (eds.), *Páramo: An andean ecosystem under human influence* (pp. 215-229). Dinamarca: Universidad de Aarhus.
- Vuille, M., Bradley, R. S., Werner, M. y Keimig, F. (2003). 20th Century Climate Change in the Tropical

- Andes: Observations and Model Results. En H. F. Diaz (ed.), *Climate Variability and Change in High Elevation Regions: Past, Present & Future* (pp. 75-99). Doi: https://doi.org/10.1007/978-94-015-1252-7_5
- Walker, L. R., Walker, J. y del Moral, R. (2007). Forging a new alliance between succession and restoration. En L. R. Walker, J. Walker y R. J. Hobbs (eds.), *Linking restoration and ecological succession* (pp. 1-18). Nueva York: Springer. https://doi.org/10.1007/978-0-387-35303-6_1
- Williams, J. W. y Jackson, S. T. (2007). Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(9), 475-482. <http://doi.org/10.1890/070037>
- Yáñez, P. (1998). Caracterización florística en un sector de cambio páramo-selva nublada en el parque nacional Sierra Nevada, Venezuela. *Revista Forestal Venezolana*, 42(1), 51-62.
- Young, B., Young, K. R. y Josse, C. (2011). Vulnerability of Tropical Andean Ecosystems to Climate Change. En S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jørgensen y H. Tiessen (eds.), *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes* (pp. 170-181). Sao José dos Campos, Brasil: Inter-American Institute for Global Change Research (IAI), Scientific Committee on Problems of the Environment (Scope), MacArthur Foundation.
- Young, K. R. y León, B. (2007). Tree-line changes along the Andes: implications of spatial patterns and dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1478), 263-272. <http://doi.org/10.1098/rstb.2006.1986>
- Zavaleta, E. S., Shaw, M. R., Chiariello, N. R., Mooney, H. A. y Field, C. B. (2003). Additive effects of simulated climate changes, elevated CO₂, and nitrogen deposition on grassland diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(13), 7650-7654. <http://doi.org/10.1073/pnas.0932734100>





Capítulo 4. Estrategias y lineamientos para la restauración ecológica de los páramos

ORLANDO VARGAS-RÍOS;
OSCAR ROJAS-ZAMORA;
JENNYFER INSUASTY-TORRES;
LIZ ALEJANDRA ÁVILA-RODRÍGUEZ;
FELIPE CASTIBLANCO-ÁLVAREZ;
LAURA PÉREZ-MARTÍNEZ;
NATALIA RODRÍGUEZ-CASTILLO



Fotografías: Experimentos de Restauración.
PNN Chingaza. GREUNAL

Introducción

El interés por el manejo, conservación y restauración ecológica de los páramos se ha incrementado notoriamente en los últimos 10 años en los países andinos: Perú, Ecuador, Colombia y Venezuela. Varias Publicaciones han llamado la atención sobre su futuro en relación con el cambio climático (Anderson *et al.*, 2012; Cuesta *et al.*, 2012; González-Pinto, 2017; Hofstede *et al.*, 2014), su ecología, hidrología, conservación y manejo (Buytaert y Beven, 2011; Cuesta *et al.*, 2013; Llambi *et al.*, 2012; Sarmiento *et al.*, 2013; Sirvent y Rigal, 2012; Tapia *et al.*, 2011), bases científicas para su delimitación en Colombia (Cortés-Duque y Sarmiento 2013; Rivera y Rodríguez, 2011; Sarmiento y León, 2015) y guías para el estudio socioecológico de la alta montaña en aspectos como: historia ambiental, redes, actores y gobernanza; sistemas de producción rural, servicios ecosistémicos (Ungar, 2015) y trabajo con comunidades (Rojas *et al.*, 2015).

Las publicaciones dedicadas específicamente a la restauración ecológica de los páramos son: Aguirre, Torres y Velasco-Linares (2013); Cabrera y Ramírez (2014); Lotero *et al.*, (2010); Insuasty-Torres *et al.*, (2011); Rivera (2013); Rojas-Zamora *et al.*, (2013); Vargas-Ríos, y Pérez-Martínez (2014); Sarmiento y Llambi (2011). Publicaciones divulgativas sobre la restauración de los páramos se encuentran en: Vargas-Ríos y Velasco-Linares (2011); Vargas-Ríos *et al.*, (2011). Existen trabajos no publicados, principalmente

en las universidades (como trabajos y tesis de grado) y ONG que han desarrollado experiencias de restauración en los páramos.

La mayoría de estos trabajos en restauración, han sido de pequeña escala y es necesario emprender proyectos a escala de microcuencas y paisajes. La restauración ecológica a escala regional debe ser una prioridad, pues el mantenimiento de la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos se expresa a grandes escalas. Si se quiere restaurar la biodiversidad y todo su potencial de regeneración es necesario aprender a manejar paisajes, sus cuencas y microcuencas.

La restauración de los páramos a escalas espaciales y temporales grandes representa un reto permanente, que solo se puede lograr mediante el establecimiento de objetivos claros a largo plazo, teniendo en cuenta las diferentes partes interesadas en la gobernanza del agua, la biodiversidad y los paisajes en contextos ecológicos, políticos, económicos, sociales y culturales. El éxito en la restauración también depende de los costos y de las fuentes de financiamiento, de la voluntad política de las instituciones interesadas en la restauración; pero ante todo de la colaboración y participación a largo plazo de las comunidades locales en los proyectos.

La restauración ecológica tiene cinco dimensiones centrales: ecológica, social, política, económica y ética (Vargas-Ríos y Mora, 2008), las cuales hay que tener en cuenta cuando se definen escenarios de restauración.

En este capítulo se hace énfasis en la dimensión ecológica y en las diferentes estrategias para superar

las barreras o umbrales a la restauración de los páramos degradados. Así mismo, se presentan los escenarios más frecuentes en los páramos andinos, identificados principalmente por el disturbio y el componente ecológico afectado (ecosistema, comunidad, población) y su contexto socioeconómico. Para cada uno de los casos se presenta a manera de síntesis un esquema que permite relacionar los componentes del escenario con las posibles estrategias de restauración utilizadas en páramo, en ecosistemas análogos y escenarios similares.

Restauración ecológica

Los ecosistemas son dinámicos cambian como resultado de factores internos y externos, dicha dinámica se conoce como sucesión ecológica. Los ecosistemas se recuperan por sí solos cuando no existen barreras que impidan su regeneración, en un proceso conocido como restauración pasiva o sucesión natural, que solo es posible si el sistema todavía está resiliente. Es por esto, que una de las primeras acciones para recuperar un ecosistema es retirar o eliminar los factores que impiden la expresión de los mecanismos de regeneración natural (Vargas-Ríos, 2011). Los principales mecanismos de regeneración natural son: la dispersión de semillas, los bancos de semillas en el suelo, los bancos de plántulas y los bancos de rebrotes.

La degradación de uno o varios componentes de un ecosistema lo pueden llevar a estados a partir de los cuales la recuperación es lenta o imposible, dada la pérdida de los procesos y mecanismos de regeneración, la presencia de barreras ecológicas y la difícil superación de umbrales que impiden el avance de la sucesión (Suding y Hobbs, 2009). Aún si se retiran los disturbios (p. ej. pastoreo, fuego, minería) los procesos son muy lentos por las características mismas del ecosistema (véase capítulo 1); en estos casos, para recuperar las dinámicas hay que intervenir a través de programas de restauración ecológica. Es decir, que cuando los ecosistemas están muy degradados o destruidos han perdido sus mecanismos de regeneración y en consecuencia es necesario asistirlos, esto se denomina restauración activa o asistida (sucesión dirigida o asistida). La restauración activa implica, que,

con intervención humana, se ayude al ecosistema para superar las barreras que impiden la regeneración y garantizar el desarrollo de procesos de recuperación.

La capacidad de restaurar un ecosistema depende de gran cantidad de conocimientos de ecología y otras ciencias, como por ejemplo, estado del ecosistema antes y después del disturbio, grado de alteración de la hidrología, geomorfología y suelos, causas por las cuales se generó el daño, estructura, composición y funcionamiento del ecosistema preexistente, información acerca de condiciones ambientales regionales, interrelación de factores de carácter ecológico, cultural e histórico: es decir, la relación histórica y actual entre el sistema natural y el sistema socioeconómico, disponibilidad de la biota nativa necesaria para la restauración, los patrones de regeneración o estados sucesionales de las especies (p. ej., estrategias reproductivas, mecanismos de dispersión, tasas de crecimiento y otros rasgos de historia de vida o atributos vitales de las especies), factores tensionantes o barreras que detienen la sucesión y el papel de la fauna en los procesos de regeneración (Vargas-Ríos, 2011).

Vargas-Ríos (2011) recomienda 13 pasos o aspectos para tener en cuenta en la restauración ecológica que se pueden aplicar según el estado de degradación del ecosistema. Estos pasos son: 1. Establecer o definir el ecosistema de referencia, 2. Evaluar el estado actual del ecosistema que se va a restaurar, 3. Definir las escalas y niveles de organización (escala regional, local, parcela y niveles de paisaje, comunidad, poblacional), 4. Establecer las escalas y jerarquías de disturbio, 5. Consolidar la participación comunitaria, 6. Evaluar el potencial de regeneración actual, 7. Establecer las barreras o tensionantes para la restauración a diferentes escalas, 8. Seleccionar las especies de plantas adecuadas, 9. Propagar y manejar las especies, 10. Seleccionar los sitios, 11. Diseñar estrategias para superar las barreras a la restauración, 12. Seguimiento y monitoreo el proceso de restauración, 13. Consolidar el proceso de restauración.

La definición de restauración ecológica ha atravesado por un proceso de síntesis y aclaración de términos. Hace unos 30 años se habló de recreación, posteriormente vino la idea de retorno y de regresar a una condición previa. Estos tres conceptos implicaban retornar el ecosistema a su estado original, se introdujo

de esta forma el ecosistema predisturbio como modelo u objetivo de la restauración. Las definiciones posteriores introducen conceptos como: reparar, recuperar, hasta llegar a la definición del año 2004 de la Sociedad Internacional para la Restauración Ecológica (SER): “el proceso de ayudar a la recuperación de un ecosistema que ha sido degradado, dañado o destruido”.

Con los múltiples escenarios de restauración que se presentan en países con alta diversidad natural y social, aparecen problemas relacionados con los conflictos de tenencia, uso de la tierra, los diferentes tipos de degradación y pérdida de los ecosistemas. Varios investigadores de América Latina han señalado que algunos de los lineamientos propuestos por la SER para la restauración ecológica son de difícil aplicación o no interpretan complejas realidades sociales y naturales (Zuleta, Rovere, y Mollard, 2015).

Actualmente hay un consenso de cómo desarrollar diferentes tipos de restauración teniendo en cuenta la relación entre problemas sociales y ecológicos. En un marco conceptual sobre los socioecosistemas como unidad de gestión, que contribuye a la gobernanza del paisaje, del agua, y la restauración como herramientas indispensables para el manejo de ecosistemas.

Como se mencionó anteriormente, las primeras definiciones de restauración ecológica hacían énfasis en volver o retornar al ecosistema original, esto posiblemente porque los primeros trabajos se hicieron en praderas norteamericanas, ecosistemas herbáceos con relativamente pocas especies, que para los primeros investigadores podría ser fácil pensar volver al ecosistema original. En contraste con los ecosistemas tropicales y subtropicales, su heterogeneidad ambiental, diversidad de especies, historia, y conflictos de uso de la tierra deben ser temas centrales para una definición de restauración ecológica.

Volver al ecosistema original en estos escenarios es casi imposible, aún en ecosistemas relativamente conservados, la altísima diversidad de especies y los usos históricos hacen casi imposible pensar cuál era el ensamble original.

Ecosistemas muy degradados solo tienen algunas especies pioneras dispersadas en el paisaje, no tienen especies sucesionales tardías y están en otros escenarios climáticos con diferentes niveles de estrés y disturbio.

La restauración ecológica, entonces solo es posible con un nuevo ensamble de especies; conformando nuevas trayectorias sucesionales de especies nativas. Pero lo más importante y urgente es recuperar algunos de los servicios ecosistémicos perdidos, con acciones de restauración de corto, mediano y largo plazo.

Una restauración ecológica es exitosa si es capaz de recuperar el mayor número de servicios ecosistémicos (agua, suelo, alimentos, fijación de carbono, polinización, dispersión de semillas...etc.), que contribuyan al mejoramiento de la calidad de vida de las sociedades urbanas y rurales.

Las particulares condiciones de los países América Latina favorecen el desarrollo de una restauración socio-ecológica, que proteja la biodiversidad y garantice la provisión de servicios ecosistémicos, contribuyendo al bienestar de nuestras sociedades, especialmente de sus sectores menos favorecidos (Zuleta, Rovere, y Mollard, 2015).

Una definición de restauración ecológica más apropiada para nuestra realidad natural, social y en general para América Latina es la siguiente:

La restauración ecológica es el proceso social de recuperar la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos teniendo en cuenta las diferencias culturales, socioeconómicas y de usos ancestrales del territorio y una definición que integre los socioecosistemas y la restauración ecológica sería la siguiente: La restauración ecológica es el proceso de integración social y natural en los socioecosistemas para la recuperación de los servicios ecosistémicos.

Existen varios tipos de restauración ecológica identificados en contextos naturales y sociales: restauración clásica, restauración paisajística, restauración biocultural, restauración productiva, restauración preventiva (Zuleta, Rovere, y Mollard, 2015) y restauración de la biodiversidad.

Estos tipos de restauración van mucho más allá de los conceptos de restauración, rehabilitación y reemplazo (o recuperación); para Colombia y en general para los países América Latina son de gran importancia precisar y dar ejemplos de cómo desarrollar proyectos

en cada tipo de restauración en diferentes contextos sociales y naturales.

Un concepto importante es el de Restauración de la Biodiversidad, cuando se han perdido los ecosistemas originales, pero hay posibilidades de recuperar especies de plantas y animales. En este caso, la única opción de restauración es la recuperación de parte de la biodiversidad original, para lo cual la relación entre: paisaje, agroecología y restauración ecológica, es fundamental, porque es la forma de manejar paisajes teniendo en cuenta la biodiversidad regional y sus usos (Armenteras y Vargas-Ríos, 2016; León y Vargas 2018).

Otro problema para el desarrollo de la restauración a escalas grandes es ¿cómo disminuir los costos? Una restauración con participación a largo plazo de las comunidades locales reduce los costos y garantizaría el éxito de los proyectos. Estos temas económicos son vitales, dadas las dificultades para financiar proyectos de largo plazo. Así como, en conservación existen los pagos por conservar, podríamos también hablar de pagos por restaurar; de esta forma se garantizaría la participación de las comunidades locales y la restauración puede convertirse en un apoyo económico ante las difíciles situaciones de las comunidades campesinas, indígenas y afrodescendientes.

Disturbios y escenarios de restauración ecológica en los páramos

Los páramos andinos presentan actualmente muchos escenarios de restauración ecológica, los cuales son producto de un complejo régimen de disturbios naturales y antrópicos (Vargas-Ríos, 2013) bajo diferentes dinámicas (véase capítulo 3). En la tabla 1 se presentan los principales disturbios antrópicos y los escenarios físicos para la restauración que generan.

Los escenarios más extensos y urgentes tienen que ver con la conversión del páramo en pasturas o prados para ganadería extensiva, la degradación por incendios periódicos, la pérdida de los bosques de ribera, minería y la desecación cada vez mayor de los humedales. Todos los escenarios tienen como común denominador, la alteración del régimen hidrológico y en consecuencia la pérdida del principal servicio ecosistémico del páramo: el agua.

La Figura 1 representa la compleja red de relaciones entre los principales disturbios antrópicos que se presentan en los páramos. La comprensión de estas relaciones es muy importante para el manejo, ya que, los escenarios de restauración tienen que ver con la interacción entre disturbios naturales y antrópicos, y

Tabla 1. Principales disturbios antrópicos y sus escenarios en los páramos andinos.

Principales disturbios antrópicos	Tipo	Principales escenarios
Fuego	Fuegos de superficie	Laderas degradadas
Pastoreo	Vacas, caballos, ovejas	Prados
Agricultura	Papa principalmente	Erosión áreas en sucesión
Minería	Oro, calizas, carbón, areniscas	Erosión, afloramientos de roca
Plantaciones	Pino, cipreses, eucaliptos	Plantaciones
Invasiones	Retamos esponinoso, pastos	Parches
Deforestación (bosques de páramo)	Bosques de colorao (Polylepis), tibar (Escallonia) y otros	Áreas riparias (bordes de ríos)
Infraestructura	Carreteras, embalses	Erosión, afloramientos de roca
Turismo	Senderismo	

Fuente: elaboración propia.

el sinergismo que existe entre ellos. Actualmente el cambio climático lo podemos ver como un disturbio que interactúa con casi todos los disturbios y tiene efectos impredecibles en varios de ellos.

Un disturbio puede tener múltiples efectos (Figura 2), los principales efectos de todo el conjunto de disturbios antrópicos en los páramos son: contaminación, deslizamientos, erosión, mortalidad de plantas y animales, compactación del suelo, pérdida de nutrientes, secamiento de humedales, afloramientos rocosos. Es decir, que sobre una misma área se pueden presentar varios de estos efectos; por ejemplo, el pastoreo de ganado puede producir: erosión, mortalidad de plantas, compactación del suelo, pérdida de nutrientes, secamiento de humedales y otros efectos colaterales como: aumento de la escorrentía superficial, invasiones de plantas y alteración de las redes tróficas.

La severidad de un disturbio se puede medir por su capacidad de remoción de la materia orgánica del suelo (Figura 3). Los disturbios más severos que arrasan totalmente con el suelo son: la minería a cielo abierto, los volcanes, la construcción de carreteras y obras de infraestructura, el turismo y los deslizamientos; estos

disturbios generan sucesiones primarias, es decir, sucesiones muy lentas en las que es necesario que se forme un suelo para empezar una dinámica sucesional. Desde el punto de vista de la restauración, estos son los escenarios más difíciles para el restablecimiento ecológico. La agricultura, el pastoreo y el fuego generan dinámicas sobre materia orgánica, es decir, sobre un suelo, y se conocen como sucesiones secundarias y sucesiones-regeneraciones (véase capítulo 3).

Los escenarios para la restauración ecológica no son solamente los sitios que genera la interacción entre disturbios, sino también el contexto social y económico que los rodea. Un sitio puede ser fácilmente restaurado desde el punto de vista ecológico, pero si tiene un entorno social complejo, esto dificulta el trabajo de los actores interesados en su recuperación.

Para definir adecuadamente los múltiples escenarios de restauración en los páramos hay que tener en cuenta: 1) el sistema natural y el sistema socioeconómico, 2) el sistema participativo y 3) el sistema de gestión (Figura 4).

En el estudio del sistema natural y socioeconómico, el enfoque más importante es el de los socioecosistemas

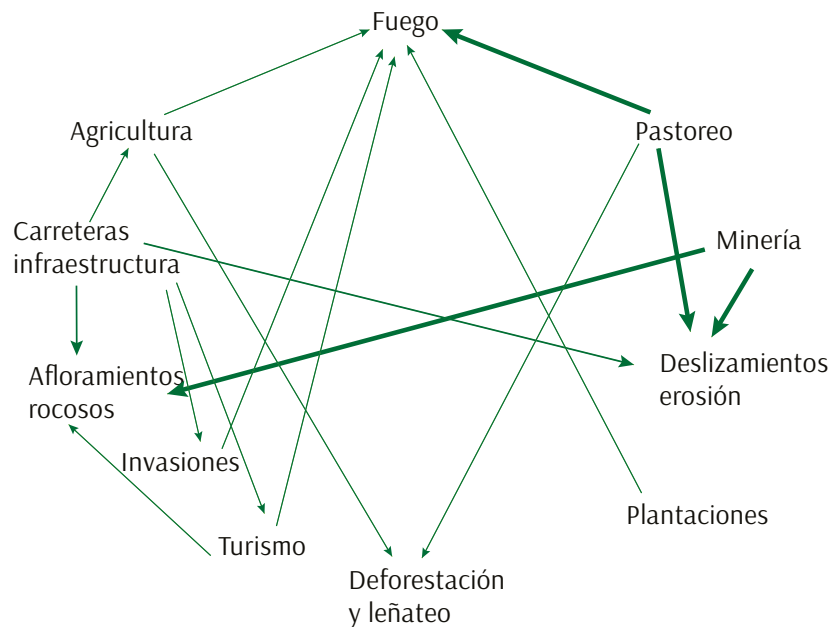


Figura 1. Interacción entre disturbios antrópicos en los páramos andino, el grueso de la flecha indica un mayor efecto.

Fuente: elaboración propia.

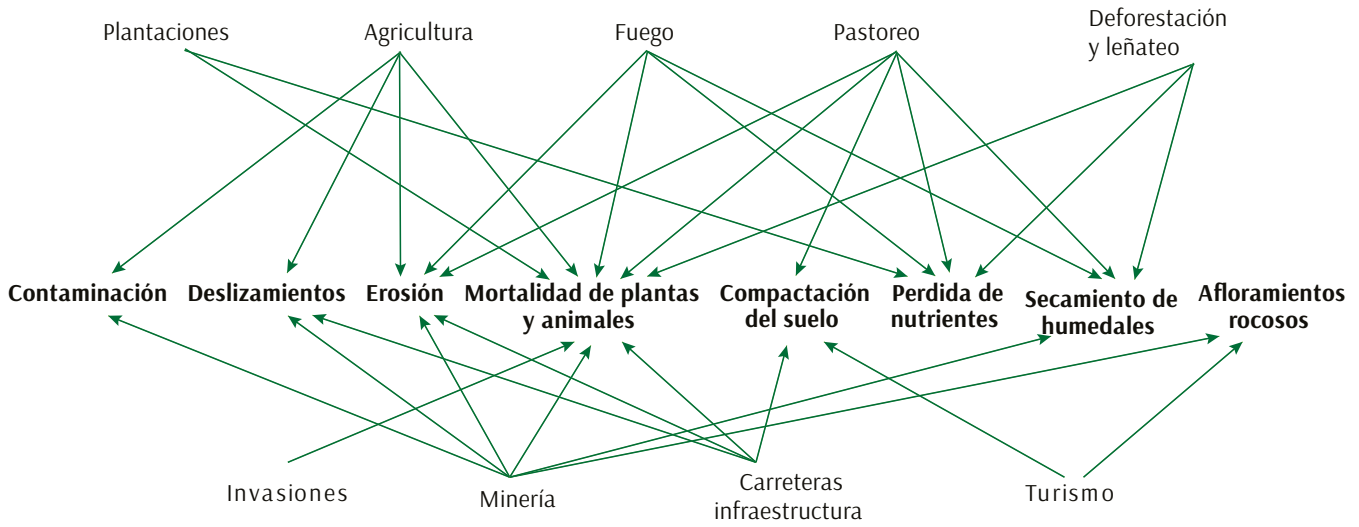


Figura 2. Efectos de los disturbios antrópicos en los páramos andinos. Un solo disturbio puede tener muchos efectos sobre el ecosistema.

Fuente: Elaboración propia.

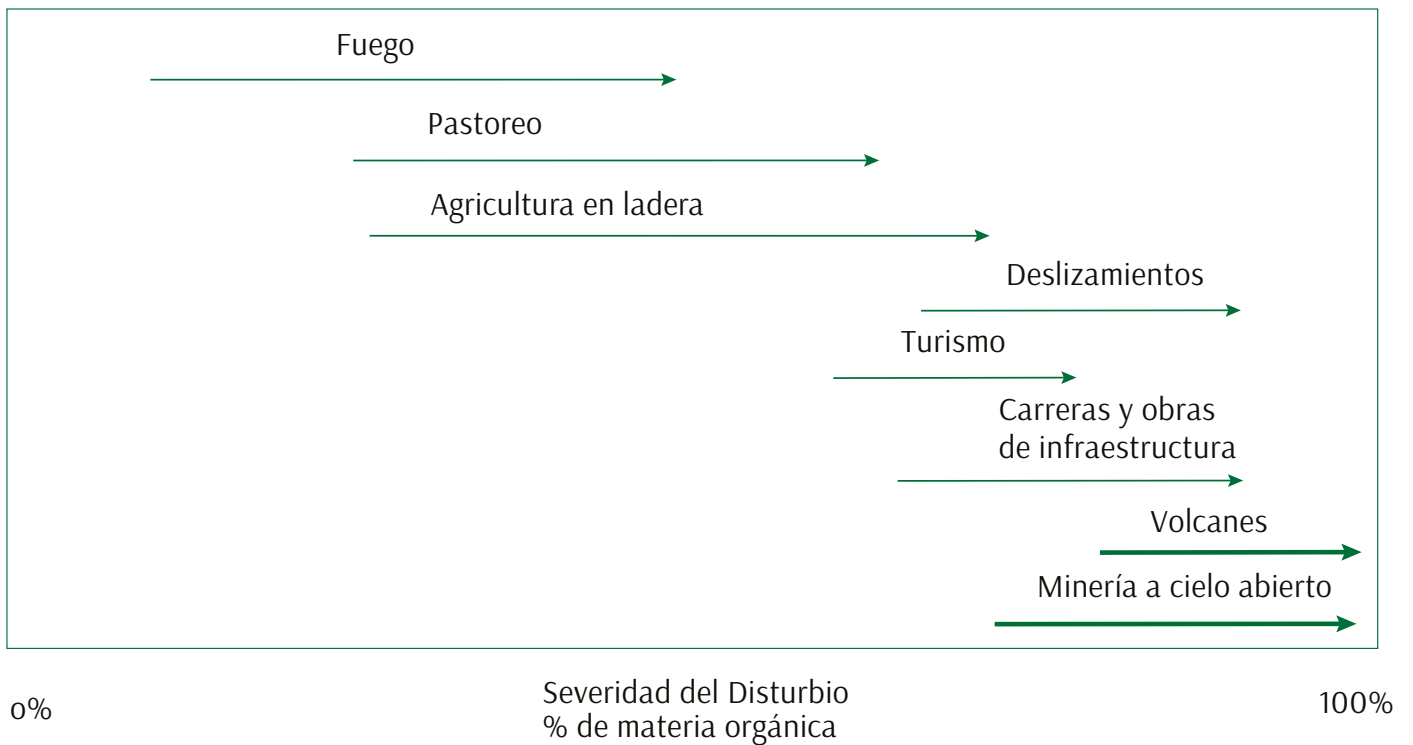


Figura 3. Severidad de diferentes disturbios en relación con el porcentaje de materia orgánica removida.

Fuente: modificado de Chapin *et al.*, 2002.

(Figura 5) en donde se relaciona de una forma integral los ecosistemas naturales, seminaturales, agroecosistemas y las actividades socioeconómicas, con este enfoque se determinan los patrones históricos de uso de la tierra, el estado actual del paisaje y el régimen actual de disturbios tanto naturales como antrópicos. Con esta metodología se precisan los sitios, su historia y el estado actual de ecosistema con sus disturbios.

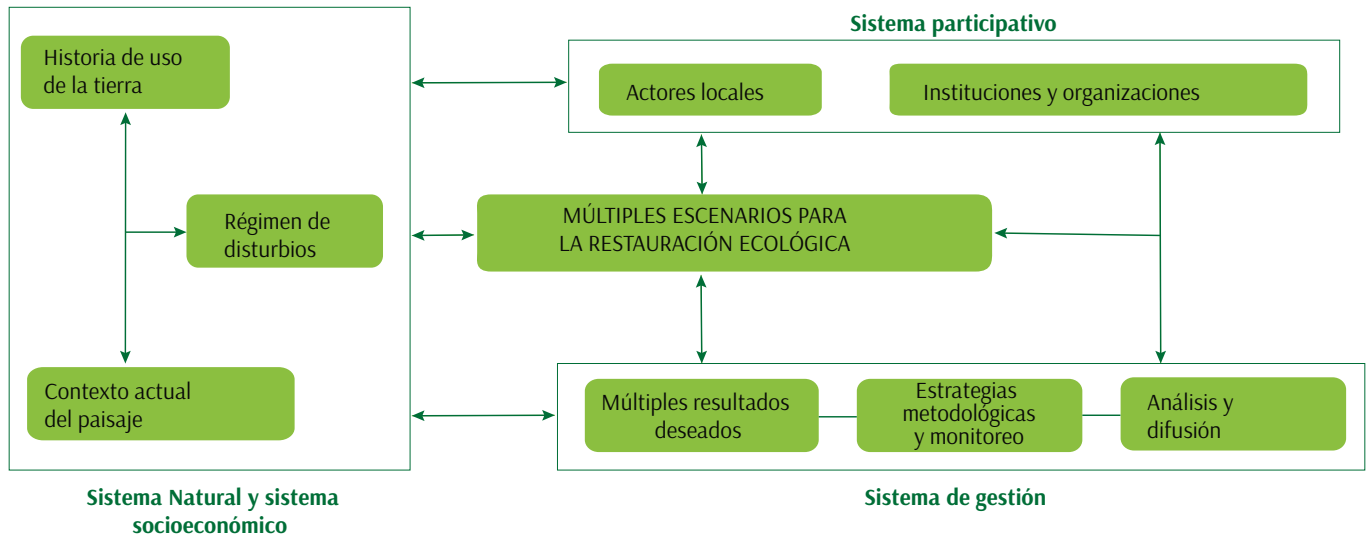


Figura 4. Relación entre el sistema natural y socioeconómico, el sistema de gestión y el sistema participativo para la restauración ecológica en múltiples escenarios.

Fuente: Elaboración propia.

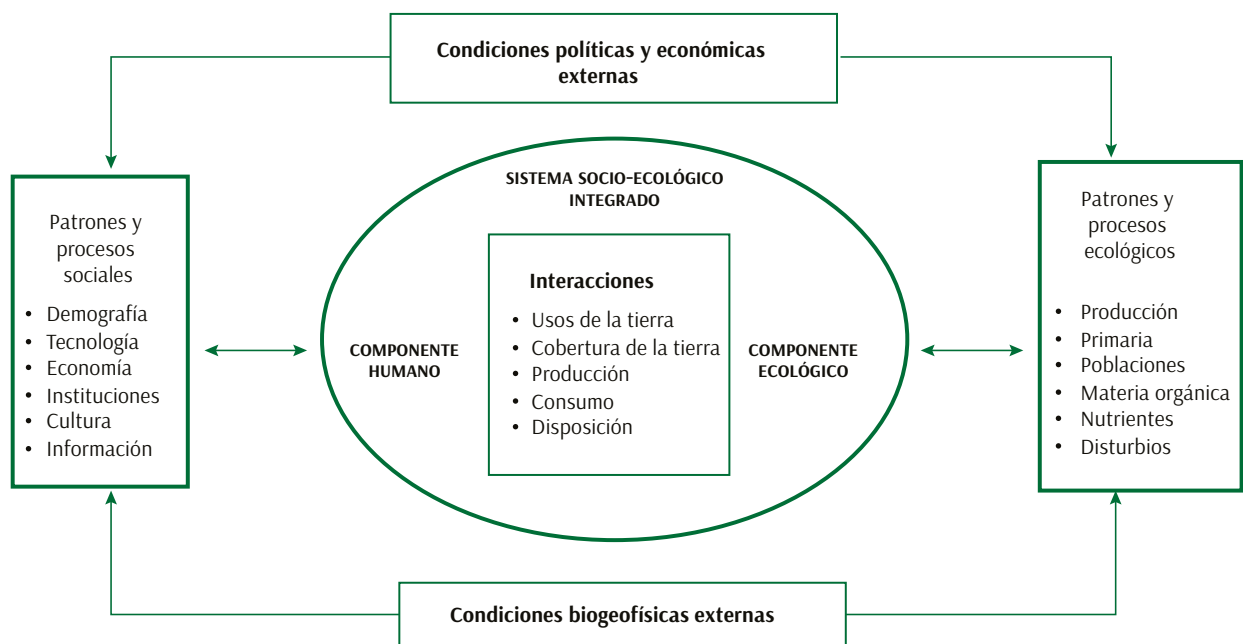


Figura 5. Modelo para la comprensión de los socioecosistemas.

Fuente: Redman *et al.*, 2004.

Los sistemas socioecológicos (SSE) son una nueva forma de entender la relación hombre-naturaleza de una forma integral, enfatizando que los seres humanos deben ser vistos como parte integral de la naturaleza y no aparte o fuera de ella. Esta es la idea básica que ha dado origen al desarrollo conceptual de los SSE. Desde este punto de vista es necesario repensar la forma como se han manejado los ecosistemas e introducir nuevas formas de gestión como: conservación, restauración ecológica, gobernanza del paisaje, gobernanza del agua, servicios ecosistémicos y sostenibilidad de cuencas y microcuencas.

Se considera un SSE como un sistema social (con sus subsistemas y elementos) integrado a un sistema ecológico (y sus subsistemas y elementos), formando un conjunto inseparable, en el cual las relaciones recíprocas entre los componentes y subsistemas conducen la evolución del SSE como un todo (Challenger *et al.*, 2014).

Redman *et al.*, (2014) definen los sistemas SSE como:

1. Un sistema coherente de factores biofísicos y sociales que interactúan regularmente de forma resiliente y de manera sostenida.
2. Un sistema que se define en varias escalas espaciales, temporales y de organización, que pueden estar jerárquicamente vinculadas.
3. Un conjunto de recursos críticos (naturales, socioeconómicos y culturales) cuyos flujos y usos están regulados por combinación de sistemas ecológicos y sociales.
4. Un sistema perpetuo, dinámico y complejo con adaptación continua.

Aunque, el sistema social está integrado en el SSE, este comprende: 1) las instituciones sociales: soluciones colectivas para los desafíos sociales universales y particulares; 2) ciclos sociales; patrones temporales para asignar la actividad humana; y 3) orden social: patrones culturales para organizar interacciones entre personas y grupos (Redman *et al.*, 2004).

La integración de grandes procesos ecológicos y sociales son la base de la comprensión de los SSE. El problema práctico es saber cuáles son las variables relevantes en las dinámicas naturales y sociales

entendidas como patrones y procesos, p. ej. los patrones y procesos ecológicos como: la producción primaria de los ecosistemas, la dinámica de las poblaciones de plantas y animales, la producción de materia orgánica como base para los ciclos de materia y flujos de energía, y cómo todos estos procesos son transformados y dinamizados por un régimen de disturbios.

Los principales patrones y procesos sociales como: los cambios en la demografía de las poblaciones humanas, los cambios en las tecnologías y su relación con los bienes y servicios que mantienen las economías funcionando, las instituciones del estado que atienden necesidades ambientales, educativas y de salud, las culturas que se mantienen funcionando en grandes regiones y las nuevas formas de llegada de la información. Estos grandes patrones, procesos ecológicos y sociales, producen interacciones que se manifiestan en: los usos y coberturas de la tierra, las formas de producción, el consumo y la disposición de desechos (Figura 5).

En síntesis, los SSE ayudan a entender procesos complejos de una manera holística, entendiendo relaciones naturales, sociales, cambios en patrones y procesos inducidos por actividades humanas. Los SSE ayudan a analizar y evaluar el contexto específico de bienes públicos y los servicios ecosistémicos proporcionados por la agricultura en diferentes situaciones. Pero lo más importante en el enfoque de SSE es que implica colaboración entre disciplinas, sectores y requiere de aportes de las partes interesadas con un enfoque participativo; esto indudablemente conduce a una mejor comprensión para la toma de decisiones.

El sistema participativo hace referencia a todos los actores interesados en la restauración ecológica de múltiples escenarios con diferentes tipos de restauración (pasiva, clásica, paisajística, biocultural, productiva, preventiva, de la biodiversidad, revegetalización con especies nativas). En los páramos los principales actores son: campesinos, indígenas, terratenientes, ONG, instituciones del estado e instituciones educativas. Los conflictos de uso de la tierra deben ser abordados por todos los participantes y llegar a un consenso de cómo hacer restauración en áreas privadas y áreas de reservas privadas, municipales, departamentales y Parques Nacionales Naturales (PNN).

El sistema de gestión es el sistema operativo del cual hacen parte los actores más interesados en la restauración y tiene que ver con la formulación de los proyectos, su financiación, ejecución, desarrollo, monitoreo y divulgación; todo dentro de un manejo adaptativo para garantizar el éxito del proyecto a largo plazo.

Publicaciones recientes (Metzger *et al.*, 2017) aplican la definición de escenarios del IPBES (2016): “representaciones de futuros posibles para uno o más componentes del sistema, en particular para los motores de cambio en la naturaleza y los beneficios de la naturaleza, incluida la política y la gestión alternativas de opciones de manejo”. Esta definición hace énfasis en los cambios futuros que pueden ocurrir en la naturaleza y en los servicios ecosistémicos (p. ej. cambios en el uso de la tierra y cambio climático), pero tiene en cuenta las acciones de la política y las gestiones de manejo. Estos escenarios deben basarse en modelos que ayuden a predecir los cambios que pueden ocurrir en disturbios naturales y antrópicos, como en las acciones de gestión

En los páramos estos modelos de escenarios se pueden aplicar en la restauración de microcuencas, ya que, es necesaria una planificación a largo plazo y predecir escenarios naturales, de conflictos y cambios en los usos de la tierra; de incremento de disturbios antrópicos, y sobre todo de seguimiento a proyectos de restauración de largo plazo. Esta metodología de escenarios puede ser muy importante para la restauración, debido a que sirve para proyectar o predecir escenarios futuros en cuanto a trayectorias sucesionales, barreras ecológicas y sociales, que pueden influir a corto mediano y largo plazo.

Los escenarios futuros tienen mucho que ver con el monitoreo, el cual es uno de los aspectos más importantes para predecir trayectorias sucesionales y su relación con el manejo adaptativo. Metzger *et al.* (2017) señalan que, si bien los escenarios ya se utilizan para enfrentar y evitar futuros procesos de degradación, son menos comunes en la planificación de la restauración, donde pueden ser útiles para evaluar el impacto potencial en la biodiversidad o los servicios del ecosistema, y para evaluar los costos de restauración.

Metzger *et al.*, (2017) recomiendan seis acciones o buenas prácticas para guiar el uso de escenarios en la planificación de la restauración de ecosistemas:

1. Adoptar un sistema participativo con un enfoque de gestión transdisciplinario y adaptativo.
2. Identificar claramente múltiples resultados deseados.
3. Definir opciones metodológicas de acuerdo con los resultados esperados.
4. Los escenarios deben ser espacialmente explícitos, temporalmente dinámicos y se deben considerar las interacciones en los resultados.
5. El análisis y la difusión de resultados deben resaltar las compensaciones y sinergias, promoviendo un proceso de construcción de escenarios.
6. Las reuniones interactivas cara a cara, junto con el trabajo de campo, pueden optimizar la comunicación, el desarrollo de capacidades y la aplicación de las perspectivas de los escenarios.

Estrategias de restauración ecológica

La restauración de ecosistemas tiene como base dos enfoques ecológicos complementarios que permiten un mejor entendimiento de la dinámica de los sistemas degradados: la sucesión ecológica y las reglas de ensamble de comunidades (Lockwood, 1997; Temperton y Hobbs, 2004; Young, 2000). La sucesión permite entender la dinámica de cambios en el desarrollo de una comunidad, mientras que las reglas de ensamble se centran más en las interacciones de los organismos y los filtros ecológicos, o umbrales, que condicionan la permanencia de las especies (Díaz, Cabido y Casanoves, 1998; Keddy, 1992; Young, Chase y Huddleston, 2001; Zobel, 1992).

La comprensión de los mecanismos ecológicos que limitan la sucesión y los umbrales bióticos o abióticos que mantienen el sistema dentro de un determinado estado (véase capítulo 6), son un requisito para la formulación de estrategias para la restauración ecológica. En este sentido es posible plantear que la restauración de los páramos degradados está condicionada a la aplicación de estrategias diseñadas particularmente

para la superación de barreras o umbrales bióticos y abióticos.

En general, dependiendo de las características del disturbio y los componentes del sistema afectado, se pueden presentar barreras ecológicas o umbrales bióticos y abióticos a la dispersión, establecimiento y persistencia de la biota (Vargas-Ríos *et al.*, 2008) que limitan el desarrollo de la regeneración natural.

La eliminación de disturbios, la siembra directa de plantas, la adición de elementos dinamizadores en el sistema, son algunas de las estrategias que han sido utilizadas ampliamente para la restauración de ecosistemas. Sin embargo, dichas estrategias deben ser ajustadas particularmente para cada ecosistema y escenario de restauración, en este caso específicamente para los escenarios presentes en los páramos.

Para caracterizar con mayor precisión los escenarios de restauración es necesario tener en cuenta los siguientes aspectos: a) el ecosistema, comunidad o población

de referencia; b) los disturbios que han generado la degradación de dicho ecosistema; c) los procesos de degradación ocasionados por los disturbios y d) las barreras a la restauración, los umbrales ecológicos y barreras que impiden el proceso de regeneración.

Si bien las barreras a la restauración (Vargas-Ríos *et al.*, 2008) se encuentran estrechamente relacionadas al proceso de degradación, estas no son una constante para cada uno de los disturbios; por esta razón, es fundamental recuperar la mayor cantidad de información del disturbio presente en términos de la frecuencia e intensidad, de manera que, se vislumbren claramente los procesos que deben ser recuperados y así implementar las estrategias que serán eficaces para cada caso en particular.

En la **Figura 6**, se relacionan las principales características de los escenarios. Los disturbios son el principal dinamizador de la degradación, un páramo degradado es susceptible de ser invadido por especies

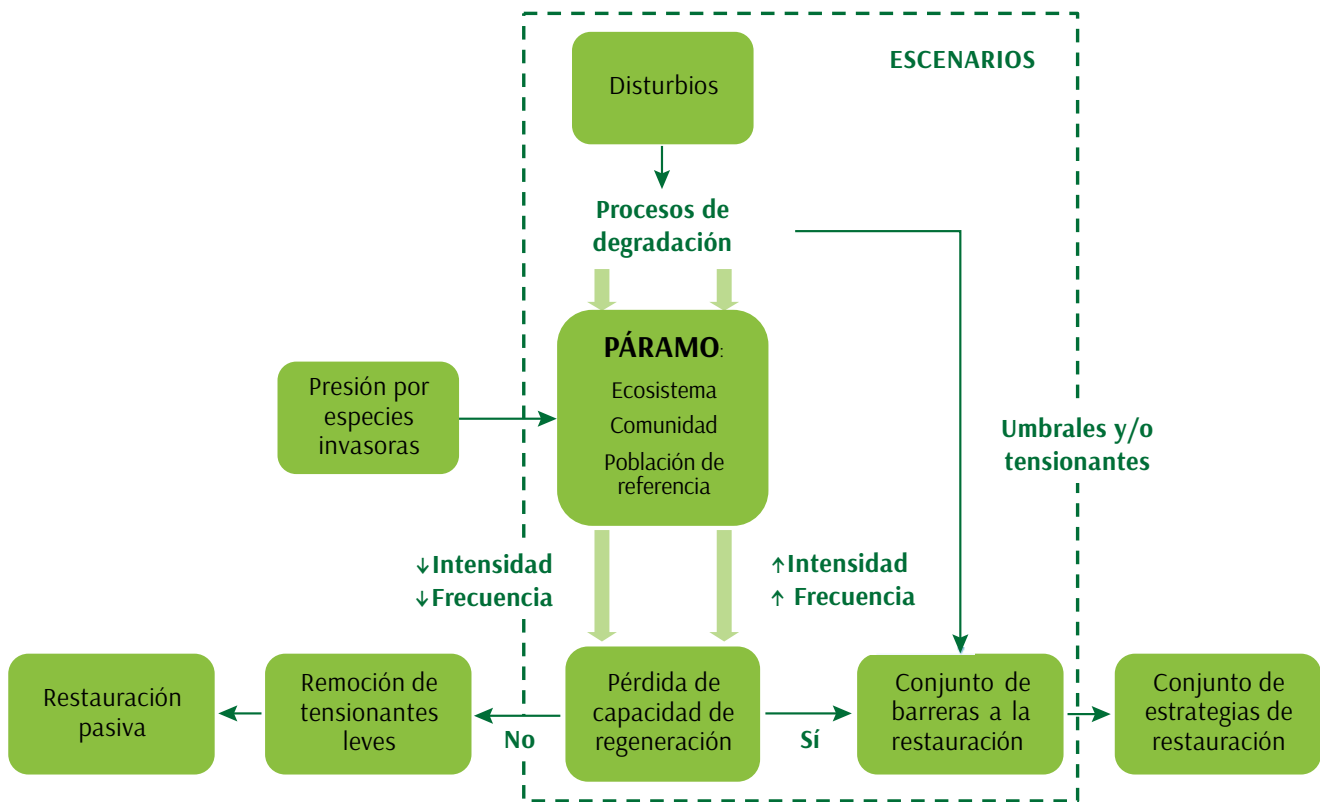


Figura 6. Escenarios de restauración entendidos como la relación entre disturbios, el sistema de referencia, el proceso de degradación y las barreras a la restauración o superación de umbrales.

Fuente: elaboración propia.

introducidas lo cual puede aumentar su degradación. Una vez degradado el páramo, ha superado los umbrales bióticos, por la pérdida de sus especies y abióticos por la pérdida o modificación del suelo y del microclima. De esta manera, aparecen una serie de barreras a la restauración que es necesario superar con estrategias adecuadas. Si la degradación no es tan fuerte el ecosistema se puede recuperar, con la remoción de las barreras, se inicia un proceso de restauración pasiva. En todos los casos es muy importante tener en cuenta que la intensidad y frecuencia de los disturbios están afectando todas las variables de los escenarios.

Como se mencionó anteriormente, las estrategias de restauración dependen del estado actual del ecosistema (Figura 7), el cual a su vez depende de la historia de uso de la tierra, el contexto actual del paisaje y el régimen actual de disturbios, esto desde el punto de vista de la interacción entre sistema natural y el sistema

socioeconómico. Estrategias de restauración pasiva son viables en escenarios producto de fuegos de baja frecuencia, áreas agrícolas pequeñas (agricultura itinerante) y recuperación de humedales. Escenarios como fuegos frecuentes, ganadería, minería, plantaciones, invasiones de plantas, construcciones de carreteras e infraestructura, deforestación, erosión, deslizamientos, turismo; requieren acciones de restauración activa. La restauración activa requiere un esfuerzo permanente con mayor costo, tiempo y mano de obra.

Los disturbios pueden afectar uno o varios componentes del ecosistema: las fuentes de recursos como energía y agua, los procesos de captación de recursos por parte de las plantas, el componente vegetal, los consumidores y el componente edáfico (Brown y Lugo, 1994). La estrecha relación de los tres subsistemas de los ecosistemas: autótrofos, heterótrofos y descomponedores se ve afectada, en mayor o menor grado, en

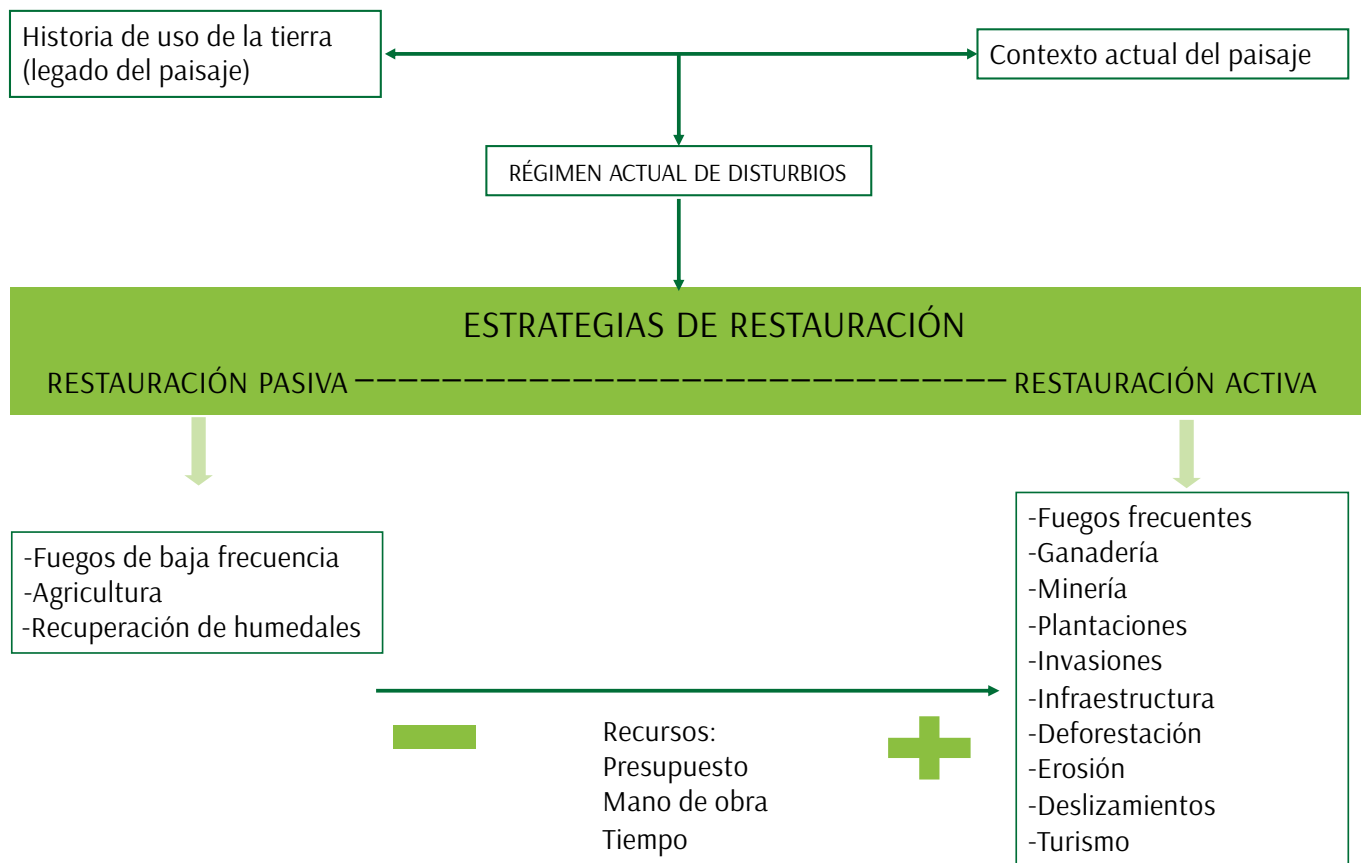


Figura 7. Principales escenarios y estrategias de restauración activa y pasiva en los páramos.

Fuente: modificado de Holl y Aide, 2011.

cualquier tipo de disturbio. Si deja de funcionar un subsistema se afectan los otros dos.

Brown y Lugo (1994) plantearon, que las estrategias para superar las barreras ecológicas y permitir la rehabilitación de los ecosistemas se pueden agrupar en cinco conjuntos:

- Remoción o control de tensionantes leves
- Adición de especies y materiales
- Regulación de procesos ecosistémicos
- Remoción de tensionantes fuertes
- Regulación de las fuentes de entrada de energía al sistema

A continuación, se describen algunas de las estrategias de cada conjunto que pueden ser aplicadas en los páramos andinos.

Remoción o control de tensionantes leves

Las barreras o tensionantes leves son aquellos factores que una vez eliminados, promueven el avance de la sucesión ecológica, aunque, no necesariamente en la dirección deseada. Entre los principales tensionantes leves en los páramos andinos están: el pastoreo extensivo de pocos individuos, las quemadas poco frecuentes, la compactación leve del suelo, la cosecha de arbustos para leña, el senderismo o uso recreacional, entre otros. La eliminación de los tensionantes leves generalmente implica acciones de bajo costo, por lo que su uso es deseable (Hardwick *et al.*, 1997; Hardwick *et al.*, 2004).

Regeneración natural o restauración pasiva

La restauración pasiva es el proceso de recuperación que ocurre sin intervención activa humana, es la estrategia más sencilla para adelantar los procesos de restauración, ya que, se basa principalmente en la resiliencia del ecosistema o la capacidad para recuperarse mediante los procesos de sucesión-regeneración. A pesar de esto, la restauración ecológica pasiva no debe confundirse con la ausencia de acciones. Entre las prácticas más comunes para la restauración ecológica pasiva se encuentra el aislamiento físico del área a restaurar evitando cualquier

perturbación antrópica, por lo general mediante el cercado del área (Figura 8).

El aislamiento físico de las áreas en restauración pasiva preferiblemente debe ir acompañado de prácticas de educación ambiental y de concertación con la comunidad, con el fin de garantizar la eliminación de perturbaciones antrópicas. En el PNN Los Nevados, se tienen antecedentes en donde áreas destinadas para la restauración pasiva continuaron siendo utilizadas por residentes de las áreas de amortiguación, y la recuperación del páramo no se inició (Loteró *et al.*, 2010). Este es un ejemplo de las barreras sociales a la restauración las cuales hay que tener en cuenta para tener éxito en los programas de restauración ecológica. La participación de las comunidades locales es la base del éxito, y es muy importante diseñar estrategias para que participen activamente en el diseño y desarrollo de los proyectos, sean de restauración pasiva o asistida.

Dado el bajo costo que implica la implementación de esta estrategia, su uso se hace atractivo para proyectos de restauración a gran escala. Sin embargo, su eficacia dependerá: del estado de degradación del ecosistema, la disponibilidad de fuentes de propágulos y dispersores, la presencia de barreras fuertes, la integridad de los procesos ecosistémicos, y la disponibilidad de tiempo para la recuperación del sistema; sumado a la incertidumbre en cuanto a la dirección de la sucesión ecológica y el ensamble de las comunidades (Ceccon, 2013; Morrison y Lindell, 2011).

Uno de los problemas más comunes en la restauración pasiva son las invasiones biológicas, en ambientes muy transformados las especies invasoras y las colonizadoras agresivas nativas, terminan habitando las áreas destinadas a la restauración pasiva y el daño puede ser grave; lo que después aumenta los costos de restauración asistida. Dado que muchas áreas están amenazadas por especies invasoras es necesario que en este tipo de acciones se implemente un plan de monitoreo, en el cual las variables más importantes son: la llegada de especies nativas, sus tasas de crecimiento y coberturas de las especies más importantes, y el monitoreo de especies invasoras y nativas agresivas.

Para la implementación de esta estrategia es fundamental la identificación de las principales barreras que pueden presentarse en el sistema, ya que, debido a la



Figura 8. Proceso de cercado del área a restaurar en páramos andinos para evitar perturbaciones antrópicas. A) Levantamiento de cercas de alambre, B) Aislamiento del área a restaurar. C) Aislamiento de fragmentos de vegetación de páramo y humedales en predios privados.

Fuente: A) y B) GREUNAL; C) Fundación Pangea, proyecto Corpocaldas, Aguas de Manizales.

posibilidad de confluencia de barreras leves, a la presencia de otras barreras a la restauración y a la posible incertidumbre en la direccionalidad de la sucesión, en muchas ocasiones se hace necesaria la implementación de otras estrategias de manera simultánea, incluso pertenecientes a otro conjunto de estrategias (p. ej. adición de especies y materiales); lo que implica pasar al plano de la restauración ecológica activa o asistida.

La aplicación de la restauración pasiva en los páramos andinos se recomienda en aquellos escenarios en donde la frecuencia e intensidad de los disturbios

no ha sido suficientes para eliminar la capacidad de regeneración natural (resiliencia). Generalmente esta condición se presenta en páramos con fuegos de baja frecuencia, con pastoreo extensivo leve, en donde la estructura de la vegetación no ha sido alterada totalmente y se conservan gran parte de las fuentes de semillas; y páramos afectados por actividades recreativas como senderismo en donde la afectación es en franjas agostas rodeadas de gran cantidad de fuentes de propágulos, también, se recomienda en áreas agrícolas con descansos (agricultura itinerante).

En algunos casos simplemente se evita la restauración activa y se permite la llegada espontánea de la vegetación (Tropek *et al.*, 2010) y la posterior atracción de aves especialistas (Šálek, 2012) o incluso artrópodos con algún grado de amenaza (Tropek *et al.*, 2010); sin embargo, Prach y Hobbs (2008) revisan este tipo de estrategia para sitios disturbados en general y recomiendan que solo debe efectuarse en caso de que el ecosistema no haya sido afectado en condiciones extremas o de que el sitio con disturbio no sea a gran escala y cuente con vegetación natural en los alrededores (Prach y Pyšek, 2001). En algunas áreas de páramo la sucesión después de un disturbio fuerte no sigue la trayectoria sucesional hacia la comunidad original, sino que, cambia a otra, por ejemplo, los bordes de carretera dentro del frailejónal pajonal cambian a arbustales de subpáramo, en este caso el tipo de disturbio favorece la colonización de otras especies.

Descompactación del suelo

El proceso de compactación del suelo dado por el pisoteo de ganado y por la formación de pastizales luego del abandono de los campos agrícolas, desencadena barreras ecológicas relacionadas con el impedimento para el establecimiento de plántulas por la ausencia de micrositios, y con la pérdida de la regulación hídrica,

principalmente ocasionada por baja infiltración y escorrentía superficial (Buytaert *et al.*, 2006; Buytaert, Iñiguez, y Bièvre, 2007). Esta condición se considera una barrera a la restauración, la cual puede afectar la cantidad de agua disponible para las plantas que colonizan un área o para las plantas sembradas en los procesos de restauración ecológica activa.

La compactación del suelo se puede superar a través de estrategias físicas o bióticas. La descompactación del suelo mediante estrategias físicas, puede realizarse de manera mecánica a través del uso de herramientas agrícolas (que ocasionen bajo impacto sobre el banco de semillas en el suelo), como puede ser: el azadón, previa eliminación de la biomasa de especies exóticas e invasoras. El uso del azadón limita temporalmente la regeneración de plantas exóticas formadoras de pastizales, forma micrositios para el establecimiento, promueve la expresión del banco de semillas y reactiva la sucesión (Rojas-Zamora *et al.*, 2013), favorece la aireación y reestructuración del suelo, contribuyendo así a superar las barreras impuestas por la falta de penetrabilidad y porosidad (Figura 9).

En general, se sugiere aplicar esta estrategia, como parte de la preparación del terreno para la aplicación de otras subsiguientes, en la mayor parte de los escenarios asociados a agricultura, ganadería y algunos



Figura 9. A) Eliminación de biomasa de especies exóticas e invasoras, B) Proceso de descompactación mediante azadón.

sitios afectados por minería donde se ha utilizado maquinaria pesada.

Se recomienda que la descompactación mecánica del suelo en áreas de páramo, no se realice de manera extensiva mediante el uso de maquinaria pesada, debido a que esta puede: destruir el banco de semillas por remoción excesiva, eliminar las pocas plántulas que han logrado superar la barrera, y promover la erosión al dejar grandes áreas con el suelo expuesto. Si es inevitable el uso de maquinaria, por la extensión de las áreas, es necesario evaluar la manera de hacerlo con el menor impacto posible.

Adición de especies y materiales

La adición de especies y materiales es quizás la estrategia más común en la restauración ecológica; sin

embargo, los propósitos de las adiciones pueden ser múltiples y, por lo tanto, son varias las consideraciones al respecto.

En el caso de la adición de especies vegetales, se deben tener en cuenta los siguientes aspectos (Figura 10):

1. Los rasgos funcionales de las especies, los cuales deben corresponder a los objetivos planteados (biotipo, rasgos de la hoja, rasgos de la semilla, tipos de reproducción...etc.).
2. La etapa sucesional típica de la especie (temprana, intermedia o tardía) y por ende los requerimientos de hábitat.
3. Las asociaciones vegetales (enfoque fitosociológico y reglas de ensamble). Especies acompañantes de las comunidades (dominantes, codominantes raras).
4. El uso de especies no nativas de ciclo corto.

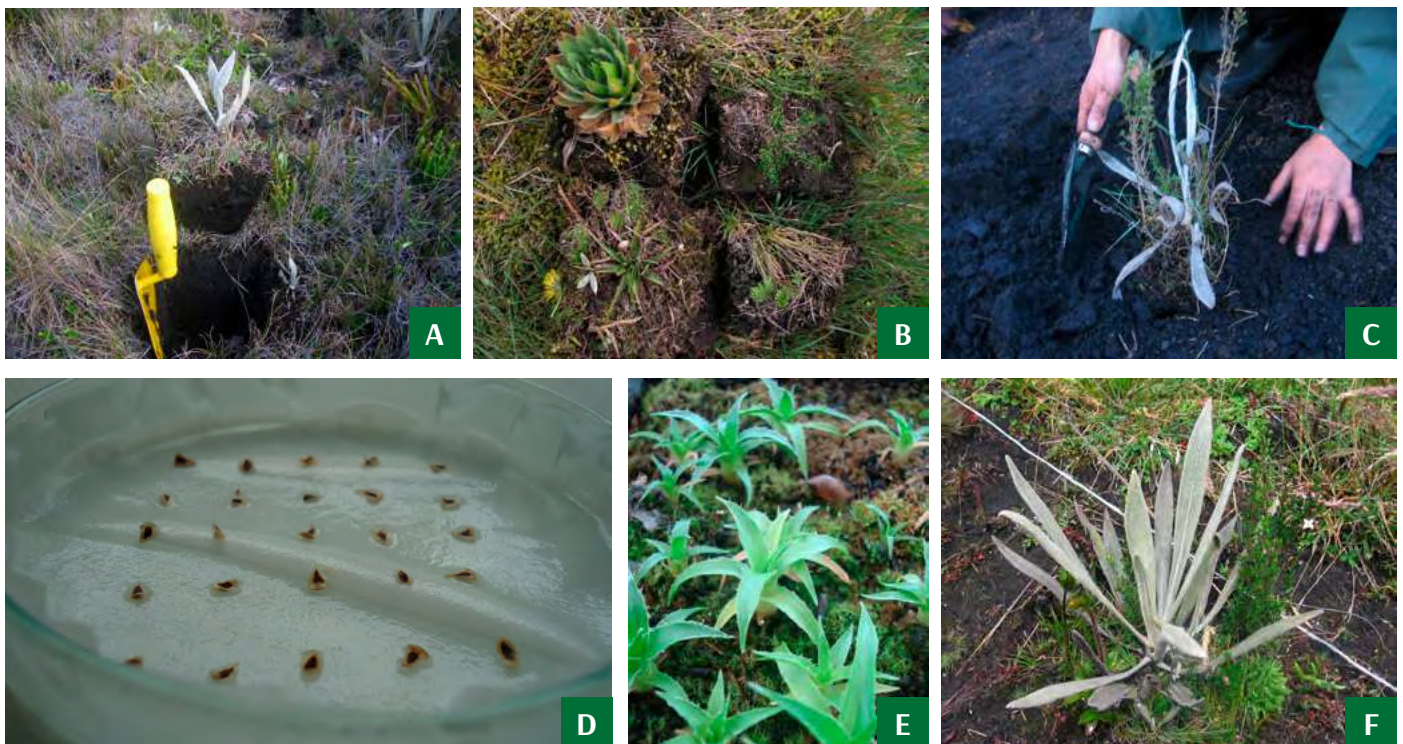


Figura 10. Ejemplos de adición de especies mediante A-C) reubicación o trasplante de individuos, D-E) germinación y siembra de plántulas propagadas a partir de semillas, F) individuo de *Espeletia grandiflora* reubicado junto con especies acompañantes.

En cuanto a la adición de materiales, dentro de este conjunto de estrategias se contempla la adición de fertilizantes, materiales orgánicos como biosólidos, trasplante de suelo y enmiendas en general.

A continuación, se presentan algunos ejemplos de adición de especies y materiales en el páramo con múltiples propósitos.

Siembra directa de semillas

En general, muchos de los páramos degradados no presentan una fuente adecuada de semillas, los bancos de semillas en el suelo han sido agotados, destruidos o reemplazados por bancos de semillas de especies introducidas; otro factor es la ausencia de dispersores naturales debido a la destrucción parcial o total del hábitat. En estos casos, la siembra directa de semillas busca superar las barreras a la dispersión y a la ausencia de propágulos.

La siembra directa de semillas consiste en la introducción de semillas directamente en el área a restaurar, es una estrategia relativamente sencilla que no requiere de gran cantidad de mano de obra, y por ende es relativamente económica (Wallin, Svensson, y Lönn, 2009). En ecosistemas de pastizales (*grasslands*) las experiencias de introducción de semillas muestran que la dispersión manual puede resultar en el establecimiento de especies deseadas para la restauración (Lindborg, 2006). Sin embargo, en ensayos realizados en el PNN Los Nevados, la siembra directa de semillas de especies arbustivas en áreas de páramo afectadas por incendio no resultó en el establecimiento de nuevos individuos un año después de implementada la estrategia (Loterio *et al.*, 2010).

Los resultados negativos presentados en la experiencia en el PNN Los Nevados pueden deberse a múltiples factores como la pendiente y la falta de micrositios de implantación. En general para varios ecosistemas se reportan pérdidas por: depredación, ausencia de tratamiento pre-germinativo, condiciones desfavorables del suelo, siembra en periodos inadecuados (Cecon, 2013), o fallas en la selección de especies. La introducción exitosa de semillas de especies nativas

para la restauración de los páramos requiere tener en cuenta los siguientes aspectos:

1. conocimiento de la fenología de la dispersión de las especies que se quieren diseminar para garantizar una abundante cosecha y recolección. Se recomienda iniciar con semillas de gramíneas nativas (p.ej. *Calamagrostis* spp.).
2. Tener en cuenta la época en que se van a dispersar para garantizar la germinación en la época de lluvias.
3. La descompactación de suelo y eliminación de la biomasa de especies introducidas es muy importante, sobre todo en áreas que han sido pastoreadas. La descompactación crea microheterogeneidad en el suelo, factor importante para el establecimiento de las plántulas.
4. En áreas que no necesiten descompactación de los primeros 20 cm del suelo es importante crear microheterogeneidad superficial (5 cm) con la utilización de un rastrillo (Figura 11).
5. En áreas con pendiente el movimiento del agua es un factor determinante y es necesario estudiar cómo se mueve el agua lluvia para saber en qué sitios se riegan las semillas. La utilización de estructuras como troncos que rompan el movimiento del agua es un aspecto importante en estos casos.

La selección adecuada de las especies a introducir mediante la siembra directa de semillas es un factor de gran relevancia en la eficacia de la estrategia. En adición al análisis sucesional y fitosociológico para la selección de las especies de interés, es importante tener en cuenta, los rasgos funcionales de las semillas tales como: tamaño, forma, requerimientos para la germinación, tipo de semilla (recalcitrante u ortodoxas), dormancia, entre otros (Vargas-Ríos y Pérez-Martínez, 2015) (véase capítulo 5).

La mayor parte de las semillas de plantas de páramo tienen tamaños pequeños y sin grandes cantidades de endospermo lo que las hace vulnerables a los procesos de desecación que se pueden presentar en el páramo impidiendo la germinación.

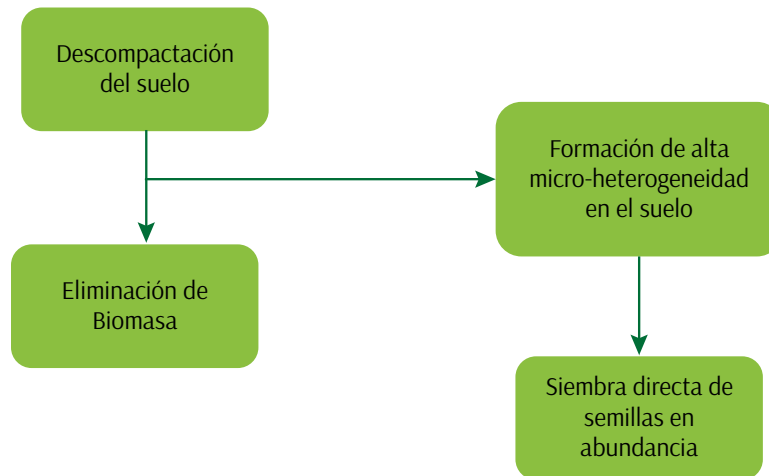


Figura 11. Procesos para la siembra directa de semillas en áreas de páramo degradados.

Fuente: elaboración propia.

A pesar de los resultados negativos presentados en las experiencias documentadas (Loteró *et al.*, 2010), se sugiere continuar la investigación alrededor de esta estrategia, enfocando los esfuerzos en factores como: la preparación del suelo, la generación de micrositios adecuados para la germinación, tratamientos pre-germinativos, y el uso de técnicas de peletización o recubrimientos de la semilla. Variaciones de la estrategia como la hidrosiembra pueden ser utilizadas en taludes desprovistos de suelo a causa de la minería a cielo abierto. La peletización de semilla, es el proceso por el cual se añade materiales inertes a las semillas para cambiar su tamaño y así lograr una mayor facilidad de siembra.

Siembra de plantas: nucleación y facilitación

La siembra de plantas es la estrategia más implementada en los procesos de restauración ecológica, y se realiza con fines de: formación de núcleos de restauración en áreas fuertemente perturbadas, enriquecimiento de áreas de estado intermedio de perturbación, establecimiento de plantas nodriza o facilitadoras del establecimiento de otras plantas o de dinamizadoras de procesos ecológicos, entre otros.

Para cada una de las estrategias, la selección de las especies a utilizar puede realizarse mediante

un enfoque sucesional, fitosociológico o funcional según el propósito. La selección de especies puede enfocarse inicialmente en las especies dominantes que conforman las fisonomías como frailejonal-pajonal, frailejonal-chuscal, frailejonal-arbustal, bosquitos de *Polylepis quadrijuga*, y *Escallonia myrtilloides*, matorrales como cordones de ericáceas; posteriormente las especies codominantes y luego las especies raras.

La siembra de plantas juveniles permite saltar el proceso de arribo y germinación *in situ* que es uno de los más vulnerables en campo (Fenner, 1987). Por esto, una vez seleccionadas las especies para usar en un proyecto de restauración, se presenta el problema de la generación y continuidad del material vegetal, pues muchas de estas no se consiguen en viveros locales o las cantidades no son suficientes. Por esta razón generalmente se necesita de un espacio físico para la fase de propagación.

Para realizar la propagación de plantas en vivero se debe tener en cuenta: la selección de fuentes de germoplasma de alta calidad, determinación de punto óptimo de colecta de la especie (conocer su fenología reproductiva), limpieza de semillas y manejo postcosecha adecuado, determinación de requerimientos de germinación o de propagación vegetativa, trasplante y siembra en campo y evaluación de su desempeño (Ceccon, 2013) (véase capítulo 5) (Figura 12).

Desafortunadamente, el conocimiento de la ecofisiología de la germinación y técnicas de propagación masiva de plantas de páramo es muy limitado (Loterio *et al.*, 2007, 2010; Vargas-Ríos y Pérez-Martínez, 2014). Esto es aún más evidente para ciertos hábitos como: cojines, hierbas, epífitas y helechos en los que no se registran protocolos ni estudios de propagación. Esta condición ha llevado a que algunos procesos de revegetalización en páramo se adelanten con especies de otros ecosistemas (p. ej. bosques) que pueden ser adquiridas en viveros comerciales, llevando a que estas experiencias no sean exitosas en cuanto al cumplimiento de los objetivos de restauración y se pierda esfuerzos y dinero.

La implementación de un buen proceso de restauración se inicia desde la colecta. La necesidad de sembrar material cuya procedencia sea conocida y documentada es vital para evaluar su desempeño y

para no generar problemas genéticos en las poblaciones recuperadas (véase capítulo 5).

Es fundamental conocer la ecología del material a propagar; debido a que los estudios en esta área, aunque, van en aumento, también son escasos. La observación rigurosa en campo puede dar pistas útiles de los requerimientos de propagación. Observaciones de las condiciones naturales como el crecimiento en suelos bien o mal drenados, cerca de otras plantas, en condiciones de luz o sombra, darán pistas sobre su forma de propagación en vivero. También, puede indicar el método de propagación ya que, hay especies cuya propagación es principalmente clonal o vegetativa, por ende, se debe recurrir a dicho método en vivero.

Rangel-Marquina (2004) encontró que en *Polylepis sericea* el 56 % de las plántulas tienen origen asexual, lo cual sugiere la posibilidad de utilizarla racionalmente como estrategia de propagación. En estos casos es



Figura 12. Propagación de plantas a partir de semillas y siembra de plántulas. A) Proceso de germinación, B-C) Crecimiento de plántulas, D) Plántulas plantadas.

importante utilizar numerosas plantas madre para no disminuir la diversidad genética de la población. En la propagación vegetativa factores como: la necesidad de hormonas, su concentración, el diámetro del esqueje o estaca y la longitud, influenciará el éxito pero dependerá de la especie (López, Vázquez, y Magnitskiy, 2017). Por esto, es necesaria la experimentación para generar protocolos de propagación.

Se recomienda recolectar semillas de 60 plantas madre, en el caso de especies que se autopolinizan, mientras que en especies con polinización cruzada, de 30 a 45 plantas madre (Hoban y Schlarbaum, 2014; Lawrence, Marshall, y Davies, 1995) para asegurar el mantenimiento de la diversidad genética.

Una vez colectadas, la germinación de las semillas puede requerir la aplicación de pretratamientos para romper la latencia (Pérez-Martínez, *et al.*, 2014) que pueden incluir: un corte en la testa, un tiempo de almacenamiento bajo temperatura ambiente, almacenamiento en frío (4 °C) y húmedo, o en calor (18 °C) y húmedo, o aplicación de giberelinas que estimulen la germinación. En ambientes estocásticos es común que el tiempo de germinación se extienda en el tiempo, lo cual asegura que todas las plántulas no queden expuestas a condiciones que las puedan amenazar (heladas, golpes de sol) (Tudela-Isanta *et al.*, 2017); esto se ha evidenciado en especies de páramo cuyos tiempos de germinación se extienden en el tiempo.

El uso de sustratos como tierra, arena, turba (que se puede remplazar por fibra de coco) y compost han dado buenos resultados; el uso específico en determinada proporción dependerá del tipo de planta. Así, para especies de zonas húmedas se puede usar una mayor proporción de tierra, turba o compost y para zonas secas, de arena o cascarilla. El sustrato también dependerá del tipo de contenedor en el cual se siembre; en tubetes se debe usar sustratos que compacten, como la tierra y no se recomienda el uso de cascarilla. El sustrato cambia también según la fase del vivero; en plántulas sembradas en camas de germinación se debe usar un sustrato del cual sea fácil de extraer las plántulas; el uso de tierra únicamente dificulta este proceso y por eso se sugiere mezclarlo con arena o cascarilla.

La toma de datos permitirá la generación de conocimiento y la planificación adecuada de los tiempos

en el vivero; datos como: el porcentaje y el tiempo de germinación, la supervivencia después del trasplante y la tasa de crecimiento son importantes y se pueden hacer a través de monitoreos semanales.

Debido a la baja productividad primaria del páramo (Rangel-Ch y Sturm, 1995), el crecimiento de las especies es lento en general, lo que implica una planeación con antelación para que las plantas sean trasplantadas a alturas adecuadas que pueden estar entre los 10 y 70 cm dependiendo del hábito y de la especie. Es importante llevar una bitácora de las actividades que se realizan dentro del invernadero para llevar el control y seguimiento de las diferentes etapas en la fase de propagación.

Hacen falta estudios de asociaciones micorrícicas en vivero ya que, aunque, se conoce que en campo existen (García, García, y Correa de Restrepo, 2005; García-Romero, García-Fernandez, y de Restrepo, 2004; Montilla, Herrera, y Monasterio, 1992; Ocampo-Veintimilla, 2008), no se registran estudios en vivero que podrían favorecer el crecimiento y la supervivencia después del trasplante en campo.

Una estrategia complementaria a la propagación puede ser el almacenamiento de semillas ortodoxas e intermedias en el corto y mediano plazo que evitará la necesidad de ir a campo repetidamente para la colecta de semillas (Véase capítulo 5). El conocimiento del tipo de semillas según su tolerancia a la desecación y el almacenamiento es también un área con poco estudio, sin embargo, se han dispuesto algunos avances por Calderón-Hernández y Pérez (2018). El almacenamiento debe hacerse en semillas desecadas con ayuda de sílica gel; entre menor sea el contenido de humedad de la semilla, mayor será su longevidad (si son semillas ortodoxas). Para uso a corto o mediano plazo, el almacenamiento puede hacerse en nevera convencional y frascos herméticos.

De acuerdo con Martínez-Peña *et al.*, (2012) son tres etapas de la fase de propagación que pueden ser el lineamiento para cualquier vivero (Figura 13). En la fase inicial, se utilizan camas o bandejas de germinación o tubetes. Para la fase de crecimiento, se trasplantan a bolsa que permitirá un mayor crecimiento de la planta, se recomienda que estas dos fases se hagan cubiertas para estimular el crecimiento. En la fase



Figura 13. Etapas del vivero.

Fuente: modificado de Martínez-Peña *et al.*, (2012)

de endurecimiento, las plantas deben exponerse a la intemperie y se deben someter a condiciones cada vez más bajas de agua. Únicamente se riegan abundantemente antes de su trasplante en campo.

A su vez, la evaluación del desempeño en campo (supervivencia, crecimiento), ligada a la procedencia, es información importante que pocas veces se tiene en cuenta.

Por su parte, se reporta el rescate de plántulas como un método exitoso (Acero-Nitola y Cortés-Pérez, 2014; Ávila-R., 2014; Rojas-Zamora, *et al.*, 2013) pero su aplicación debe estar condicionada por el uso de plántulas en peligro (a borde de camino) o con un alto nivel de competencia que aseguren que su extracción no pone en riesgo la estructura poblacional.

Nucleación, formación de doseles y facilitación

La nucleación se define como la capacidad de una o varias especies para mejorar las condiciones ambientales, que permitan aumentar la probabilidad de ocupación de otras especies (plantas, animales, microorganismos) y mejorar el crecimiento de las ya establecidas o sembradas en el caso de las plantas. De acuerdo

con Reis *et al.*, (2010) la nucleación es una técnica que utiliza pequeños núcleos de vegetación dentro de áreas degradadas como base o punto de partida para la regeneración de la vegetación. Esta técnica facilita los procesos de sucesión natural porque involucra los tres subsistemas básicos de un ecosistema como son: productores, consumidores y descomponedores (Reis *et al.*, 2007). Los núcleos de vegetación tienen la función de atraer animales y plantas, permitiendo otras especies para colonizar el área (Yarranton y Morrison, 1974). A partir de núcleos o islas de vegetación, las plantas pioneras se expanden y se acelera el proceso de sucesión natural en áreas degradadas.

Actualmente la nucleación se está convirtiendo en una de las técnicas más usadas en restauración (Boanares y de Azevedo, 2014; Reis *et al.*, 2006). Uno de los aspectos más importantes de la nucleación en ecosistemas altoandinos es la formación de microclimas que favorecen el crecimiento de especies sembradas y el establecimiento de nuevas especies que llegan dispersadas por el viento o animales. Los núcleos formados mantienen la humedad relativa alta y protegen las plantas de bajas temperaturas y heladas.

La nucleación es una estrategia para crear pequeños hábitats dentro de un área degradada e inducir

heterogeneidad ambiental, propiciando ambientes distintos en el espacio y en el tiempo. La idea de la nucleación es iniciar y desarrollar procesos ecológicos de regeneración natural. Los núcleos son elementos capaces de formar nuevas poblaciones, nuevos nichos de regeneración, y generar conectividad en el paisaje (Reis *et al.*, 2003).

Cada una de las técnicas de nucleación posee diversos efectos funcionales que abarcan varios factores básicos de ecología para la promoción de la sucesión, energía, biodiversidad regional sobre el ambiente degradado y aún conectividad entre las diferentes unidades del paisaje fragmentado. Cuanto mayor sea la diversidad de núcleos, mayor será la efectividad de las técnicas.

Para iniciar la conformación de núcleos existen varias técnicas:

- a. Formación de doseles o coberturas vivas: esta técnica consiste en utilizar inicialmente plantas de rápido crecimiento (herbáceas o arbustivas), de ciclo corto (generalmente leguminosas) con dos propósitos: formar un microclima y mejorar las condiciones del suelo (Bechara *et al.*, 2007). Estas plantas florecen y fructifican en pocos meses, atrayendo una serie de animales polinizadores, dispersores de semillas y consumidores.

Como son plantas de ciclo corto entran pronto al ciclo de los descomponedores, reciclando la materia orgánica en el suelo. Aunque, el uso de especies nativas es el ideal, en algunas situaciones de falta de semillas nativas de hierbas y arbustos, se pueden utilizar plantas usadas tradicionalmente en la fertilización verde (Bechara *et al.*, 2007), que no sean invasoras y no perennes, saliendo naturalmente del ecosistema en poco tiempo.

- b. Trasplante o transposición de suelo: esta técnica tiene dos objetivos, primero, la rehabilitación del suelo, segundo, el trasplante de bancos de semillas. Con el trasplante de suelo, se reintroducen poblaciones de diversas especies de la micro, meso y macrofauna / flora del suelo, importantes en el ciclo de nutrientes, reestructuración y fertilización del suelo (Reis *et al.*, 2003). El trasplante de suelo consiste en la retirada

de la capa superficial del horizonte orgánico del suelo (biomasa más los primeros 5 cm de suelo) de un área con sucesión más avanzada (Reis *et al.*, 2003). El trasplante de pequeñas porciones (núcleos) de suelo no degradado representa grandes probabilidades de recolonización del área, con microorganismos, semillas y plantas de especies vegetales pioneras (Figuras 14 y 15).

La adición o trasplante de mantos de suelo es una estrategia que busca superar las barreras a la dispersión de especies nativas, al traer consigo un banco de propágulos y al mismo tiempo mejorar las condiciones del suelo por medio del aporte de nutrientes y materia orgánica. A partir del suelo proveniente de áreas sin disturbio se busca regenerar las funcionalidades fisicoquímicas del suelo como: capacidad de infiltración, drenaje interno, estructura, penetrabilidad de las semillas, capacidad de almacenamiento de agua y adecuadas cantidades relativas de nutrientes (Curtis y Claassen, 2009). Por otro lado, estos mantos de suelo son una fuente potencial de propágulos de plantas nativas que existen en el horizonte orgánico y en el humus que son de gran importancia para la revegetalización después de disturbios naturales (Mackenzie y Naeth, 2010) (Figura 15).

El trasplante de suelos ha sido implementado en la restauración ecológica de páramos alterados por agricultura, ganadería e incendio, pero sin los resultados esperados (Insuasty-Torres *et al.*, 2010; Lotero *et al.*, 2010). Las causas de la no expresión del banco de semillas en los trasplantes de suelo se deben, posiblemente a factores ecofisiológicos de las semillas, a la rápida regeneración y colonización, tanto de especies ruderales como de especies exóticas altamente competitivas en las condiciones ambientales imperantes en el momento del trasplante, y a que los bancos de semillas de algunas comunidades de páramo son muy pobres en especies con este rasgo de historia de vida. Sin embargo, en las áreas donde se realiza el trasplante de suelo, luego de tres años se presenta alto establecimiento de plantas provenientes de la lluvia de semillas de especies cercanas; este establecimiento puede estar relacionado con las características del suelo reubicado, ya que, por



Figura 14. Trasplante de suelo desde áreas con bancos de semillas no alterados. A) Recolección de suelo superficial en áreas de páramo sin alteración, B) transporte de mantos de suelo, C-D) preparación de zanjas y disposición de mantos de suelo.

Fuente: GREUNAL.



Figura 15. A y B) Extracción de bloques de suelo.

Fuente: tomado de Lotero *et al.*, 2010).

su estructura física y composición química, ofrece mayor cantidad de micrositios para la germinación y establecimiento del suelo.

A pesar de los resultados negativos en pastizales de páramos alterados y áreas quemadas, y dado que los suelos de los páramos húmedos presentan gran potencial de regeneración por la alta riqueza que presenta su banco de semillas (Cárdenas, Posada, y Vargas-Ríos, 2002), se sugiere la aplicación de esta técnica expresando el banco de semillas en condiciones de invernadero para su posterior plantación en condiciones de campo; así mismo, se sugiere su uso en áreas degradadas por minería, debido a que además, de incorporar semillas y otros propágulos, permite la incorporación de micro, meso y macro organismos capaces de dinamizar la sucesión (Ceccon, 2013). Para inducir la germinación del banco de semillas, debe extraerse de los primeros 5-10 cm ya que, en esta franja es donde se presenta la mayor concentración de propágulos.

Hacen falta investigaciones en este tema de trasplante de suelos y bancos de semillas, ya que, no podemos generalizar si es una estrategia efectiva. En los páramos alterados hay muchas plantas pioneras que se podrían aprovechar para expresar los bancos de semillas de arbustos como *Hypericum* spp, o de frailejones pioneros como, por ejemplo, *Espeletia argentea* o *Espeletiopsis corymbosa*.

- c. Lluvia de semillas: es uno de los mecanismos más importantes dentro de la dinámica de las comunidades, particularmente, por su papel principal como fuente de especies colonizadoras durante la sucesión ecológica en zonas con altos grados de transformación (Nathan y Muller-Landau, 2000). A través de, la dispersión de semillas existe la posibilidad de que las especies de los relictos de vegetación nativa presentes en el paisaje colonicen las áreas alteradas, y se conformen trayectorias sucesionales del ecosistema original.

En ecosistemas altoandinos transformados, la anemocoria es el mecanismo de dispersión con mayor riqueza y abundancia, seguido por la zoocoria y autocoria (Díaz-Martín, 2007). A nivel regional, la anemocoria es el mecanismo dominante tanto en

términos de abundancia como de riqueza, lo cual no es sorprendente, teniendo en cuenta que, en la alta montaña, las especies de plantas más abundantes en la regeneración natural de las zonas alteradas son principalmente anemócoras, tanto las pioneras de bosque como las especies de páramo y subpáramo (Díaz-Martín 2004).

Combinando la información de la lluvia de semillas con la obtenida en el estudio de vegetación de la zona, se puede establecer una lista de especies pioneras que, por sus características, contribuirían a enriquecer la lluvia de semillas de zonas alteradas. Además, la siembra de estas especies dentro de las zonas abiertas (p.ej. potreros) facilitaría una mayor dispersión por el viento, a causa del efecto “trampa” de los parches (Díaz-Martín, 2007).

Las semillas dispersadas por el viento se pueden capturar con trampas o recolectores de semillas, esta es una forma de garantizar el abastecimiento de semillas durante todo el año (Reis *et al.*, 1999).

Las trampas de semillas (Figura 16) consisten en una estructura conformada por un marco de cuerda de 1 m² de área sostenido a 1 m de altura sobre el suelo por cuatro postes de madera, que soporta cuatro bolsas de tela poliéster. Cada bolsa tiene una forma de pirámide invertida y presenta un área de entrada de 50 x 50cm, de este modo se obtiene un área de muestreo de 1 m² para cada trampa (Díaz-Martín, 2007).

Estos recolectores se colocan en comunidades vecinas a las áreas degradadas, en diferentes estados sucesionales, en donde captan parte de la lluvia de semillas en estos ambientes con diversidad de formas de vida y de variabilidad genética dentro de cada una de las especies. Las semillas recolectadas se pueden llevar a condiciones de invernadero para su germinación y crecimiento o ser sembradas directamente en el campo, donde puedan formar pequeños núcleos (Reis *et al.*, 2003).

La ausencia de dispersión de semillas de plantas ornitócoras es una de las barreras más importante para la regeneración (Vargas-Ríos *et al.*, 2008). En paisajes fragmentados con mosaicos de vegetación la lluvia de semillas de especies ornitócoras está



Figura 16. Trampas o recolectores de semillas.

Fuente: GREUNAL.

limitada por la distancia de los fragmentos a la matriz y la diversidad de la vegetación de los parches de vegetación (Velasco-Linares, 2004, 2007).

Las semillas dispersadas por aves se pueden recolectar colocando perchas (Figura 17). Como la germinación y establecimiento de las semillas dispersadas por aves en ecosistemas altoandinos es lenta y difícil se recomienda llevar las semillas a condiciones de invernadero para su germinación y crecimiento, y posteriormente reintroducirlas a las áreas en restauración (Reis *et al.*, 2003). Esta técnica es más recomendada en áreas de subpáramo en

donde predomina la zoocoria, ya que, en el páramo propiamente dicho predomina la anemocoria (Vargas-Ríos y Pérez- Martínez, 2014).

El uso de perchas aumenta la tasa de deposición de semillas ornitocóras con diferentes densidades en la deposición de acuerdo con las variaciones espaciotemporales de la oferta de frutos de los fragmentos de vegetación aledaña, aumenta también la abundancia de especies de aves dispersoras y sus características comportamentales, como el forrajeo y los desplazamientos entre fragmentos (Velasco-Linares 2004, 2007).



Figura 17. Tipos de perchas para recolectar semillas dispersadas por aves.

Fuente: GREUNAL.

- d. Plántulas y bancos de rebrotes: La introducción de plántulas y rebrotes es una forma efectiva de ampliar núcleos. Una vez formado un núcleo se puede ir ampliando a su alrededor, con la siembra de plántulas o rebrotes, para lo cual se recomienda combinar diferentes formas de vida como rosetas, macollas, hierbas, arbustos (véase [capítulo 2](#)). El microclima y la humedad del suelo en los bordes del núcleo favorece el desarrollo de plántulas introducidas. Para la recuperación de los bosques de *Polylepis*, por ejemplo, los rebrotes de raíz son muy importantes, tanto introducidos directamente o sembrados en bolsas en condiciones de vivero ([Figura 18](#)).

Para poder utilizar toda la oferta de plántulas de un ecosistema es necesario conocer muy bien las épocas de producción de semillas, la oferta de plántulas y los micrositios donde mejor tienen su expresión. Muchas de estas plántulas posteriormente mueren por condiciones ambientales adversas, por competencia o por predación, por eso es necesario desarrollar planes de recolecta y rescate de plántulas, aprenderlas a manejar en núcleos o llevarlas a condiciones de



Figura 18. Rebrotos de raíz de *Polylepis quadrijuga* llevados a condiciones de invernadero

Fuente: vivero PNN Chingaza.

invernadero para su posterior reintroducción en las áreas de restauración.

- e. Residuos de material vegetal: en los páramos se presentan residuos de troncos de frailejones producto de la mortalidad por incendios, predación de la médula y el punto vegetativo, que se pueden utilizar como micrositios de establecimiento para iniciar núcleos, además de ser refugio para pequeños animales (Figura 19). Es necesario estudiar la forma y los sitios en donde se puede tener mayor éxito para incrementar el establecimiento de plantas. La forma puede ser agrupada o alargada dependiendo de la topografía del terreno.

Aunque, los procesos en el páramo son lentos, esta técnica a gran escala contribuye a tener mayor heterogeneidad espacial y a aumentar la oferta de micrositios, con el tiempo se forman núcleos que contribuyen a la supervivencia de las especies de plantas y animales.

- f. Formación de microclaros: los disturbios o perturbaciones de pequeña escala, pueden ser importantes mecanismos para mantener la riqueza de especies en comunidades con espacios limitados produciendo un mosaico de microclaros que varían en la composición de especies (Collins, 1989). Estudios de dinámica de microclaros en vegetación herbácea y arbustiva

enfatan la importancia del tamaño de los claros como determinante de la colonización. El tamaño de los claros puede afectar la supervivencia y el crecimiento a través de interacciones competitivas y de los efectos del microclima (Williams, 1992).

La apertura de microclaros y el aumento de la microheterogeneidad del sustrato, son técnicas sencillas para garantizar el establecimiento de muchas especies con diferentes tipos de dispersión. Muchos páramos, actualmente son coberturas continuas de macollas que impiden el establecimiento de plantas, al abrir claros en diferentes sitios y con diferentes tamaños se logra la formación de micrositios de establecimiento para muchas especies, aumentando así la diversidad de especies de una comunidad (Figura 20). Si bien las perturbaciones del suelo a pequeña escala tienen principalmente efectos de corta duración en la estructura de la comunidad de pastizales, las perturbaciones ayudan a mantener la variación temporal en comunidades de pastizales (Collins, 1989).

- g. Facilitación: es una interacción clave para la nucleación; los efectos de las especies facilitadoras son diversos y pueden variar a lo largo del ciclo de vida de las especies que interactúan. Estos efectos incluyen: la estabilización de la temperatura, humedad del suelo y el aire, mejoras en el contenido de nutrientes



Figura 19. Troncos de frailejón utilizados como refugio.

Fuente: tomado de Lotero *et al.*, 2010.



Figura 20. Microclaros naturales o nichos de regeneración en el PNN Chingaza.

Fuente: GREUNAL.

(Cavieres *et al.*, 2007), protección contra herbivoría (Kunstler *et al.*, 2006). Como se mencionó anteriormente, la generación de doseles es una prioridad al momento de emprender acciones de restauración (León, Díaz-Espinosa, y Vargas-Ríos, 2008). Un dosel es un estrato continuo herbáceo o arbustivo de una o dos especies que cambia las condiciones microclimáticas y mejora las condiciones del suelo. En los páramos es mejor utilizar la facilitación conformando núcleos de especies herbáceas y arbustivas. En cada fase estas especies facilitan el crecimiento de otras de etapas sucesionales más avanzadas.

Las especies del género *Lupinus* se han utilizado para la restauración del bosque altoandino (Ávila-R. y Vargas-Ríos, 2009; Díaz-Espinosa, León, y Vargas-Ríos, 2007; Díaz-Espinosa y Vargas-Ríos, 2009; Gómez-Ruiz, Lindig-Cisneros y Vargas-Ríos, 2013) y páramos (Ávila-R, 2014); sin embargo, la estrategia puede plantearse con otras especies de rápido crecimiento. En experiencias en plantaciones exóticas de *Cupressus lusitanica* y *Pinus patula* se encontró que el dosel de leguminosas mejora la estructura y los niveles de materia orgánica y fósforo, adicionalmente, tiene un efecto amortiguador sobre las condiciones microclimáticas, protegiendo a las plantas de interés de la desecación y el congelamiento.

La densidad de siembra de la matriz de leguminosas es un factor importante a considerar; una densidad muy alta, incrementa la competencia entre el dosel arbustivo y las especies sembradas, por ende, se recomiendan densidades medias (Gómez-Ruiz *et al.*, 2013) (Figura 21), asimismo, hay que tener en cuenta la altura de la especie que se quiere favorecer con la facilitación y sus tasas de crecimiento.

- h. *Control biótico de la competencia, doseles de inhibición:* las gramíneas introducidas son algunas de las especies invasoras más frecuentes en las zonas de páramo y están asociadas a actividades agrícolas y ganaderas, que alteran la estructura de la vegetación de forma permanente (Vargas-Ríos *et al.*, 2002). En todas las áreas invadidas la cobertura de pastos exóticos se convierte en una barrera física para la lluvia de semillas y causan estrés a las plántulas que logran establecerse (Posada *et al.*, 2000). Las gramíneas dependen de la luz solar para su persistencia, por tanto muchas estrategias de erradicación incluyen la remoción de la cobertura de invasoras y el establecimiento de coberturas de leguminosas que controlan la invasión y tengan efectos positivos en la supervivencia de las plantas nativas y la regeneración natural (Ammond y Litton, 2012; Riege y Sigurgeirsson, 2009; Thaxton *et al.*, 2012).

Ávila-R (2014) usó matrices de leguminosas arbustivas de *Lupinus bogotensis* y herbáceas de *Lupinus monserratisensis* para el control de gramíneas introducidas, encontrando que la reinvasión de pastos es controlada tanto por el hábito como por la densidad de siembra. La cobertura rasante de *L. monserratisensis*, a densidades altas y medias, lograron controlar los pastos (Figura 22). Hay que tener en cuenta que las especies de *Lupinus* son de ciclo corto y es necesario tener listas las especies perennes nativas para la siguiente fase de ensamble de especies. Las especies de *Lupinus* son de gran ayuda en etapas iniciales por su crecimiento rápido, formación de coberturas densas y formación de un banco de semillas.

- i. *Reubicación o trasplante de individuos:* se ha usado ampliamente para la adición de especies en procesos de restauración, y puede ser una estrategia eficaz para superar las etapas vulnerables de germinación y reclutamiento en sitios con condiciones físicas o



Figura 21. Ejemplos de núcleos de facilitación realizados con especies de fijadoras de nitrógeno A) *Lupinus monserratensis*, B) *Lupinus bogotensis*.

Fuente: GREUNAL



Figura 22. Control de competencia de pastos exóticos mediante matrices de *Lupinus monserratensis*.

Fuente: GREUNAL.

ambientales extremas (Figura 23) (May, Webber, y May, 1982; Urbanska, 1994; Conlin y Ebersole, 2001; Fattorini, 2001). Hasta el momento ha sido la estrategia más ampliamente usada para la conformación de núcleos en páramos afectados por ganadería, agricultura e incendios (Loterio *et al.*, 2007, 2010; Rojas-Zamora *et al.*, 2013; Rojas-Zamora, 2013; Aguirre, Torres, y Velasco-Linares, 2013).

Entre los aspectos a considerar para llevar a cabo de manera eficaz la reubicación de individuos se encuentra los posibles efectos del lugar de procedencia del material vegetal; puesto que, el desempeño de los individuos y la variación fenotípica encontrada dentro de una especie, no solo se encuentran determinados por el genotipo y las condiciones ambientales, sino también, por los efectos maternos o efectos madre

(Roach y Wulff, 1987; Rojas-Zamora, 2013). Adicionalmente, se pueden presentar diferencias en la eficacia según el tamaño de los individuos reubicados (Rojas-Zamora *et al.*, 2013).

En general, la reubicación de plantas tiene como propósito la conformación de núcleos de restauración (nucleación) y el enriquecimiento de áreas en regeneración; sin embargo, se deben tener en cuenta variaciones en cuanto a las formas de vida y el enfoque fitosociológico (asociaciones de plantas) para la conformación de arreglos, y los enfoques sucesionales y de ensamble de comunidades para superar umbrales bióticos. En general esta estrategia ha sido aplicada en páramos andinos con macollas de pajonal y rosetas caulescentes de *Espeletia* para la recuperación de la fisonomía de pajonal-frailejónal, y con rosetas acaules y arbustos para la recuperación de la estructura y el enriquecimiento.

Para llevar a cabo la reubicación de los ejemplares es necesario contar con áreas de páramo no alteradas o sucesionales cercanas, para disminuir los esfuerzos y costos; y con el fin de evitar la introducción de plantas provenientes de otras poblaciones con diferencias genotípicas y fenotípicas. Adicionalmente, los individuos deben ser extraídos de áreas con alta densidad de plántulas o plantas jóvenes para generar el menor impacto posible a la estructura y dinámica de la población donante.

La extracción se realiza generalmente mediante el uso de herramientas como palas de mano o palustres, que permiten la extracción de las plantas junto con una porción considerable de suelo para no causar daño al sistema radicular (Figura 23a); de manera complementaria la extracción permite llevar consigo otras especies asociadas a la planta focal, como semillas y plántulas, que contribuyen al ensamble



Figura 23. A) extracción de *Espeletia grandiflora* en bloques. B) Transplante de *Espeletia grandiflora* y *Calamagrostis efussa* a parcelas experimentales.

natural de la comunidad y al enriquecimiento del área a restaurar (Rojas-Zamora *et al.*, 2013).

Un escenario actual para las reintroducciones o trasplantes, son las áreas en donde se está presentando un fenómeno local de mortalidad de frailejones por efecto de una interacción compleja entre insectos y hongos, posiblemente desencadenada por los efectos del cambio climático (Salinas *et al.*, 2013; Varela-Ramírez 2014, Varela *et al.*, 2017) (Figura 24). Este caso de mortalidad masiva forma diferentes tamaños de microclaros en los que es necesario reintroducir plántulas y juveniles para garantizar la dinámica de la estructura poblacional en tiempo y espacio. En este caso la restauración ecológica tiene un enfoque poblacional, al lograr restablecer clases de tamaños de individuos, que recuperen la estructura poblacional.

- j. *Acolchado o sombreado artificial*: otra estrategia para el control de plantas exóticas en los procesos de restauración, es el uso de sombreado artificial mediante acolchados o mulching, la cual es común en prácticas agrícolas para limitar el crecimiento de arvenses, por reducción de la luz como recurso, disminuir la competencia vegetativa en la zona radicular y aumentar la temperatura del suelo (Ricotta y Masiunas, 1991; Lament, 1993).

Con fines de restauración ecológica, el sombreado artificial se ha implementado para el control de la regeneración de *Ulex europaeus* (León y Vargas-Ríos, 2009; Sánchez-Tapia y Vargas-Ríos, 2007); en el bosque húmedo tropical para el control de *Saccharum spontaneum* en pastizales (Kim, Montagnini, y Dent, 2008); en el bosque seco tropical para controlar la invasión de *Paspalum dilatatum*, *Pennisetum clandestinum*, *Ehrharta stipoides* (McDaniel y Ostertag, 2010) y *Pennisetum setaceum* (Cabin *et al.*, 2002), y el control de pastos exóticos en California (Marushia y Allen, 2011).

En los páramos andinos se ha usado el acolchado plástico para limitar la regeneración de pastos exóticos luego de la eliminación de la biomasa epigea y parte de la hipogea (Castiblanco-Álvarez, 2012). En este estudio, el sombreado artificial mediante acolchado plástico evitó totalmente la entrada de luz, lo que impidió el desarrollo de cualquier planta u organismo fotosintético; sin embargo, su efectividad es influenciada por el tiempo de permanencia del acolchado, se sugiere que se mantenga mínimo por un periodo de 12 meses.

El acolchado plástico permite que sean plantados individuos para la conformación de núcleos



Figura 24. Mortalidad de *Espeletia grandiflora* en el PNN Chingaza. Escenario para la reintroducción de frailejones.

de restauración, mediante la apertura de huecos pequeños en el plástico donde se ubican las plantas; de esta manera, es posible mantener el control de la regeneración de pastos mientras se establecen las especies de interés plantadas (Figura 25). De hecho, el sombreado artificial mediante acolchado plástico tuvo un efecto facilitador sobre tres de las especies reubicadas (*Arcytophyllum nitidum*, *Paepallanthus alpinus* y *Pentacalia ledifolia*) al permitir mayor crecimiento en altura, cobertura y número de hojas respecto a plantas en donde no se instaló el acolchado (Castiblanco-Álvarez, 2012). El sombreado artificial mediante acolchado plástico es un método sencillo que no requiere tecnologías

sofisticadas o de difícil acceso, es una estrategia adecuada para los páramos andinos en donde la movilización de insumos y herramientas, en ocasiones puede dificultarse. Sumado a esto, la estrategia es relativamente económica ya que, una porción de acolchado plástico puede ser reusado con frecuencia para el control de pastos durante la formación de núcleos de restauración.

El uso de *mulch* o cobertura orgánica para controlar gramíneas invasoras no es una técnica efectiva (Figura 25) ya que, los rizomas de las gramíneas son capaces de penetrar la capa de *mulch*, además, éste con el tiempo se convierte en abono haciendo más vigorosos los rebrotes de la planta invasora.



Figura 25. Uso de sombreado artificial o acolchado plástico en el páramo. A) preparación del terreno B) Cobertura de plástico. C) Apertura de orificios y siembra de especies nativas.

Fuente: GREUNAL.

k. Aplicación de enmiendas en el suelo: la aplicación de fertilizantes, materia orgánica y enmiendas, en general se aplican en áreas donde el suelo ha sido alterado drásticamente, destruido o inexistente; condición que se presenta mayormente en escenarios de minería o sobrexplotación de sistemas productivos. Los problemas físico-químicos de los suelos pueden tratarse con la inoculación de bacterias fijadoras de nitrógeno o micorrizas, así como con la aplicación de abonos o enmiendas adecuadas (Wong, 2003; Curtis y Claassen, 2009) ya que, proporcionan un medio apropiado para el crecimiento de la vegetación y la biota del suelo, mediante el incremento: de materia orgánica, cambios en el pH del suelo, mejoramiento de las propiedades hidrológicas, entre otros. Las enmiendas pueden darse por fertilización orgánica e inorgánica según las condiciones iniciales del suelo (Barrera-Cataño *et al.*, 2010).

Las investigaciones realizadas en páramos de Venezuela han aportado mucho conocimiento sobre el efecto de la agricultura y pueden servir de base para la recuperación de los suelos usando enmiendas, los principales efectos son: disminución drástica sobre la biomasa microbiana, acidificación, reducción de los contenidos de C y N y pérdida de otros nutrientes (Sarmiento y Llambi, 2011).

En general, no se conocen experiencias documentadas de la aplicación de esta estrategia en suelos degradados de páramo, por lo que su eficacia en este ecosistema no ha sido comprobada. Sin embargo, se recomienda su aplicación inicial a pequeña escala, e investigaciones relacionadas, con el fin de conocer sus efectos sobre los sistemas paramunos, teniendo en cuenta que los suelos de páramo son ácidos y que las bajas temperaturas impiden la solubilización de los nutrientes.

l. Revegetalización: la revegetalización con especies nativas en los páramos se puede aplicar en escenarios de laderas degradadas para evitar la erosión o para proteger los bordes de quebradas. Las especies más utilizadas son de la familia Asteraceae, principalmente de los géneros *Baccharis*, *Ageratina* y *Eupatorium* por su: amplia dispersión, la gran producción de semillas y su fácil propagación. También se utiliza *Polylepis*

spp., principalmente en los páramos de Perú y Ecuador, por su resistencia y fácil propagación vegetativa (Morales *et al.*, 2018), en Colombia se está empezando a utilizar *Polylepis quadrijuga* (Figura 26).

m. Enriquecimiento: En los páramos existen diversas áreas sucesionales, que pueden ser utilizadas para el enriquecimiento con especies nativas, estas áreas son sucesiones detenidas, en las cuales hay especies originarias dominantes, que ocupan mucho espacio deteniendo la sucesión e imposibilitando el establecimiento de otras especies nativas. Es muy común encontrar sucesiones que fueron campos de cultivo y en las cuales predominan arbustos del género *Hypericum*, en este caso el enriquecimiento con las especies típicas del frailejonal-pajonal se hace disminuyendo la densidad de los arbustos e introduciendo por trasplante plantas de sucesiones avanzadas.

Regulación de los procesos ecosistémicos

este conjunto de estrategias requiere mayor comprensión de la dinámica del ecosistema, mayores esfuerzos y costos para su implementación a gran escala. Varias de las estrategias que son clasificadas dentro de este conjunto tienen elementos de otros como la eliminación de tensionantes y la adición de especies o materiales. Entre los procesos ecosistémicos que generalmente se pierden en los páramos alterados se encuentran los hidrológicos y los relacionados a la estructura y composición biofísica del suelo (Buytaert *et al.*, 2006, 2007; Hartsig, 2011; Farley *et al.*, 2013). Para la restauración del régimen hidrológico es necesario recuperar los procesos ecosistémicos, entender la relación clima, hidrología y suelos, para comprender el funcionamiento hidrológico y la capacidad de recuperación del páramo.

Cárdenas y Tobón (2017) demostraron que, páramos alterados que posteriormente son protegidos, pueden recuperar las principales características de su funcionamiento hidrológico en pocas décadas, al recuperar las propiedades hidrofísicas del suelo, el contenido de materia orgánica y el agua disponible para las plantas que mantiene coberturas vegetales.



Figura 26. Revegetalización con arbustos nativos. A y B.

Fuente: A) Fundación Pangea. B) Proyecto Yagual. Terra integrity

Las microcuencas deben ser las principales unidades de gestión en los páramos para poder entender el régimen hidrológico y mantenerlo de una forma sostenible, para lo cual es muy importante eliminar disturbios de gran escala como: el fuego, el pastoreo de ganado y la desecación de humedales; y así facilitar el desarrollo de la vegetación, manteniendo coberturas saludables que protejan el suelo y se mantenga el proceso de la productividad primaria neta y la relación entre la biomasa y la necromasa.

Cárdenas y Tobón (2017) señalan que los páramos alterados pueden restaurar sus funciones hidrológicas en pocas décadas, incluso, bajo esquemas de restauración pasiva.

Remoción de tensionantes fuertes

los principales tensionantes fuertes que se presentan en el páramo, son aquellos relacionados con la erosión del suelo por efecto de incendios, agricultura, pastoreo, minería y la presencia de elementos contaminantes en los humedales.

La erosión es una de las principales barreras que se presentan luego de actividades extractivas como la minería y la agricultura intensiva con maquinaria. Esto además de evitar la recuperación de los ecosistemas,

puede constituir un riesgo para la población humana, dada la posibilidad de desencadenar remociones en masa. La mayor parte de las estrategias para el control de la erosión radican en estructuras físicas que evitan el desplazamiento de materiales debido a la gravedad y la escorrentía. Entre las estrategias más comunes se encuentran:

Gaviones

Son estructuras rectangulares a manera de cajas, construidas generalmente en alambre y rellenas con piedra u otro material estéril (Figura 27).

Trinchos

Son construcciones perpendiculares a la pendiente, generalmente fabricados en guadua, madera, piedra o cemento a manera de barrera para disminuir la velocidad del agua de escorrentía y la estabilización del terreno (Figura 27).

Cunetas

Son canales construidos con el propósito de desviar los cursos de agua y así evitar la erosión del terreno. También son utilizados para controlar los flujos de

agua en las cañadas y microcuencas, de tal manera que se regulen los procesos de inundación del terreno.

Regulación de las fuentes de entrada de energía

Restauración de áreas con plantaciones de especies exóticas

La principal fuente de energía para los ecosistemas es la luz solar. En los páramos con plantaciones de especies exóticas como pinos y eucaliptos, la entrada de luz

hasta el suelo se encuentra limitada por las copas de los árboles (Ávila-R y Vargas-Ríos, 2009).

Para la restauración de plantaciones de especies introducidas en los páramos es necesario abrir claros (huecos de luz). En estos claros, la entrada de luz inicia un proceso de sucesión que depende del tamaño del claro abierto, se recomiendan claros de 10 x 10 m, este tamaño garantiza un microclima y buena entrada de luz. No se recomienda talar todos los árboles, pues se pierde el microclima y se facilita la invasión de especies no deseadas tanto nativas como introducidas (Figura 28).

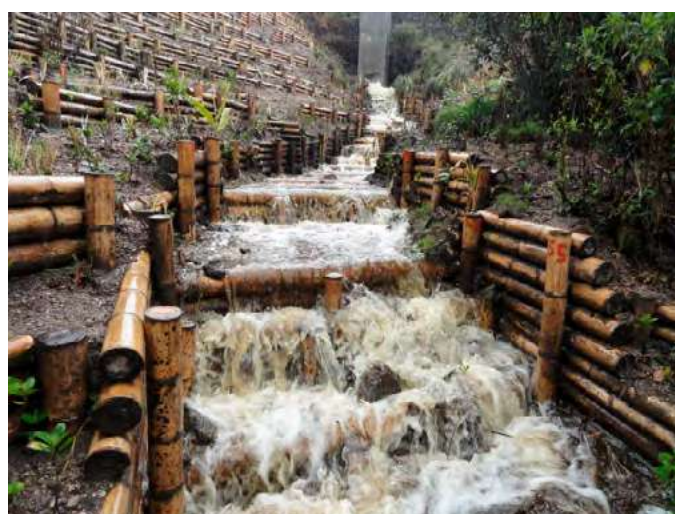


Figura 27. Ejemplos de utilización de gaviones y trinchos.

Fuente: Fundación Pangea.

La eliminación total de las áreas de plantaciones exóticas puede dejar nichos disponibles para especies invasoras, que una vez más evitaran el desarrollo de la sucesión y la recuperación de los páramos, por lo que, el uso, ampliación y generación de claros naturales mediante talas selectivas permitirá iniciar los procesos de restauración en pequeños núcleos que posteriormente podrán ser conectados. Al manipular ciertas características del área invadida, como por ejemplo, los niveles de luz y las condiciones del suelo, se puede eliminar gradualmente la invasión y reducir la habilidad competitiva de las especies invasoras frente a las nativas (Alpert y Maron, 2000).

Lineamientos para los principales escenarios

Las microcuencas son la principal unidad de gestión para la restauración ecológica de los páramos, también son una unidad socioeconómica al conectar espacialmente las comunidades a lo largo de la cuenca.

Las cuencas y microcuencas tienen límites hidrológicos bien definidos y por eso son ideales para la gestión y gobernanza del agua, también son unidades

para el estudio de los socioecosistemas y sus impactos sobre los ecosistemas terrestres y acuáticos.

Para el funcionamiento de los socioecosistemas, el agua es un elemento central e integrador de procesos ecológicos y el desarrollo socioeconómico. El régimen hidrológico en cuencas y microcuencas condiciona patrones y procesos naturales y sociales, por ejemplo, el movimiento del agua y sedimentos, la importancia de la vegetación riparia para la calidad del agua y los ciclos de siembra en los agroecosistemas, todas estas actividades están relacionados con los servicios ambientales en las cuencas y microcuencas.

La cuenca hidrográfica es entonces una unidad ecológica espacial y temporal en donde funcionan los socioecosistemas. La gobernanza del agua en microcuencas es la gestión más importante para la sostenibilidad de los socioecosistemas y, por consiguiente, es necesario tener indicadores de monitoreo para el sistema natural y el sistema socioeconómico.

Los escenarios de restauración se deben priorizar en las microcuencas para garantizar este servicio a largo plazo y en escenarios de cambio climático.

Las microcuencas son una unidad de gestión en donde operan diferentes socioecosistemas en un paisaje, en los páramos nacen gran cantidad de microcuencas, el agua, suelo y biodiversidad son elementos



Figura 28. Formación de claros en plantaciones de pinos para iniciar el proceso de restauración.

Fuente: GREUNAL.

integradores en la ecohidrología de todos los procesos ecológicos: energía, movimiento del agua (humedales, lagunas, turberas, suelos, sedimentos, suelo, vegetación riparia, usos del suelo) condicionan el funcionamiento de los sistemas naturales y sistemas socioeconómicos produciendo los servicios ecosistémicos.

El manejo del agua en cuencas y microcuencas es la base de la sostenibilidad de los sistemas socioecológicos. La microcuenca posibilita el monitoreo de indicadores para la conservación, restauración, socioeconomía y el desarrollo social.

Una gobernanza integrada de las microcuencas garantiza la sostenibilidad de los socioecosistemas principalmente desde el punto de vista de la salud y bienestar de la comunidad que habita en la zona.

La gestión del suelo y los ecosistemas es un esfuerzo humano impulsado por fuerzas socioeconómicas y depende de los principios de la buena gobernanza para lograr unos resultados positivos.

Los sistemas socioecológicos integran la perspectiva ecológica, sociocultural y económica; las cuencas hidrográficas actúan como un socioecosistema en donde a diferentes niveles organizativos se suministran servicios a la sociedad, y en donde los actores sociales a diferentes niveles organizativos del sistema social usan y aprovechan dichos servicios.

Microcuencas: laderas, bosques de ribera, ríos y humedales

las microcuencas de los páramos son sin duda el principal escenario de restauración pues en ellas se pueden encontrar todos los disturbios naturales y antrópicos. Sin embargo, en este escenario analizaremos los tres más importantes: Laderas degradadas, bosques de ribera, ríos y humedales; estos cuatro escenarios están relacionados y deben ser tratados en conjunto por su importancia para mantener servicios ecosistémicos como el agua y los suelos.

Laderas degradadas

en la mayoría de las microcuencas que nacen en los páramos se desarrollan actualmente movimientos de

tierra, tales como la erosión y la aceleración de los procesos morfogénicos ocasionados por actividades humanas que ponen en riesgo a las poblaciones locales y que van degradando poco a poco las microcuencas por los continuos deslizamientos, caídas de material rocoso y aumento de inestabilidad de laderas, por la erosión hídrica y movimientos lentos como la reptación (Vargas-Ríos *et al.*, 2013).

Las laderas son el principal componente de las microcuencas por el aporte de sedimentos vía escorrentía, los cuales tienen importantes implicaciones sobre los ríos, humedales y lagunas. A gran escala aparecen otros procesos en las cuencas tales como cambios en la química del agua (por efecto de la geomorfología de la cuenca) y la hidrología (Allan y Johnson 1997). De esta manera es importante estudiar la microcuenca desde la escala local o de sitio y desde la escala regional (la cuenca o microcuenca completa) para tener mejor conocimiento de los procesos que ocurren y cómo operan y transforman los ríos, lagunas y humedales de los páramos y bosques altoandino.

De acuerdo con las condiciones climáticas, litológicas y geomorfológicas de los páramos los fenómenos erosivos corresponden principalmente al tipo hídrico, que se manifiesta de varias formas de acuerdo con la profundidad de los canales de drenaje. La erosión hídrica puede ser pluvial o fluvial. La pluvial corresponde a la escorrentía laminar (difusa) y la fluvial con la socavación lateral del cauce de los ríos.

La agricultura y ganadería extensiva en laderas, trae consigo un sinnúmero de problemas ambientales, siendo de especial interés el impacto que tiene sobre los ecosistemas acuáticos. Los principales factores estresantes que produce la agricultura y ganadería sobre las aguas superficiales son: sedimentos erosionados de suelos en uso, nutrientes provenientes de fertilizantes químicos y desechos orgánicos de ganado, herbicidas e insecticidas (Allan 2004; Yates y Bailey 2006).

Un ejemplo de los diversos movimientos de tierra presentes a lo largo de la zona alta, media y baja de la microcuenca del río Chisacá se presentan en la figura 29, los movimientos más recurrentes son: la caída de rocas, movimientos complejos, deslizamientos, reptación, flujo de detritos, deslizamiento rotacional simple, flujo de lodo, hundimientos, flujo de lodos

con reptación, excavación antrópica, desplome, caída de rocas y desplome (Vargas-Ríos *et al.*, 2013 a y b).

Para la restauración ecológica de las laderas es necesario retirar las causas de la degradación, como la ganadería y agricultura en pendiente, y proceder a recuperar los cursos de agua y las coberturas vegetales nativas. Las técnicas de bioingeniería son ampliamente utilizadas, algunos ejemplos son: remodelar para reducir las pendientes y nivelar taludes; construcción de drenajes y muros de contención; protecciones contra desprendimientos de rocas, vientos, erosión; construcciones hidráulicas; siembras de plantas leñosas y herbáceas; riego de semillas; trasplantes de vegetación natural...etc.

Bosques de ribera y matorrales riparios

A pesar de su importancia la vegetación riparia de los páramos ha sido poco estudiada, tanto en su estructura, como en su función en la interfase terrestre–acuática y en el gradiente bosque–páramo (Figura 30). La vegetación riparia es muy importante en procesos de aporte de materia orgánica y nutrientes, la generación

de sombra (influencia sobre el microclima) y microhábitats, es fundamental en la comprensión del funcionamiento de los ríos.

La vegetación riparia o vegetación de ribera de los páramos se distribuye a lo largo de gradientes altitudinales y presta gran variedad de funciones y servicios ecosistémicos como: conectores de hábitats; mantiene la calidad ambiental de los ecosistemas acuáticos y terrestres asociados; además, desempeñan un papel muy importante como amortiguadores de los caudales; evitan la erosión de los márgenes del río disminuyendo la sedimentación aguas abajo.

Los bosques de galería o bosques riparios prácticamente ya no existen en los páramos, ya que fueron la fuente de leña para los colonizadores y poblaciones cercanas. Estos bosques prestaban un servicio ambiental muy importante para la protección de los ríos y algunos humedales, sin esta vegetación, los ríos quedan expuestos a la contaminación, sedimentación y erosión de las laderas.

Los principales bosques de galería en los páramos estaban conformados principalmente por masas boscosas de *Polylepis quadrijuga* y *Escallonia mirtilloides*.

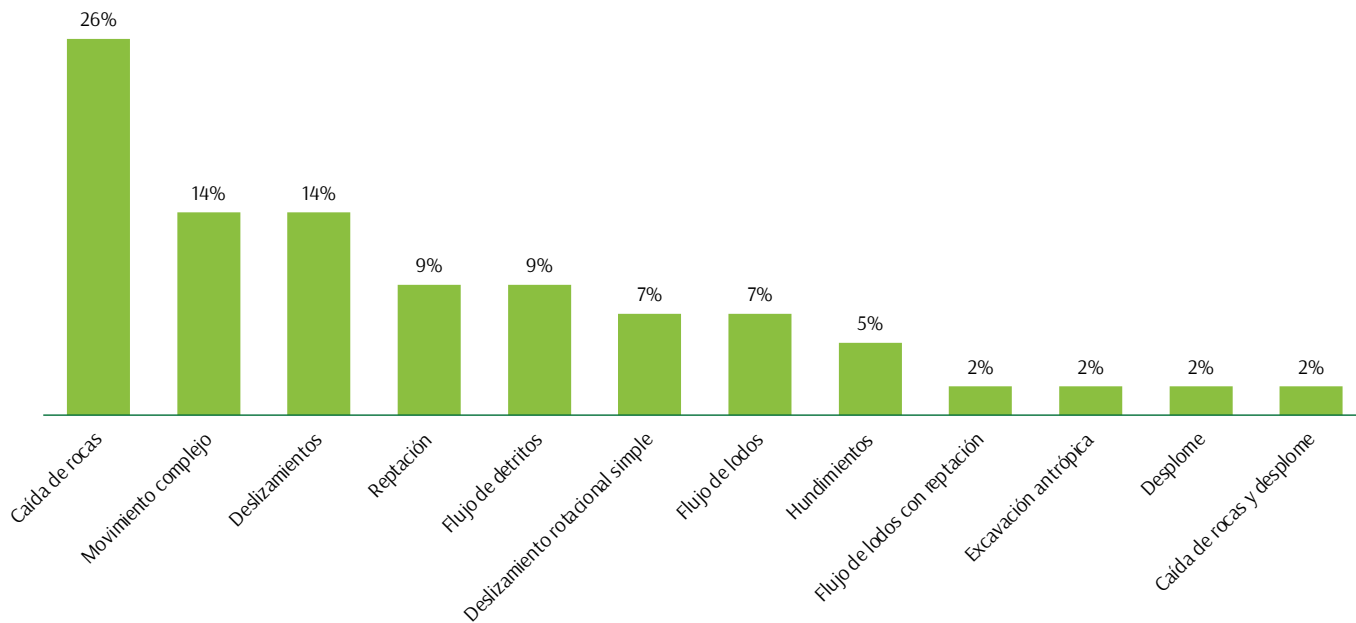


Figura 29. Ejemplos de movimientos de tierra en la microcuenca del río Chisacá.

Fuente: modificado de Vargas *et al.* 2013 a y b.

Son muy pocos los estudios sobre la vegetación riparia en los páramos, su zonación y cambios en gradientes altitudinales, topográficos y geomorfológicos.

La restauración ecológica de los ecosistemas riparios se orienta principalmente en: 1) mejorar la calidad del agua como principal servicio ecosistémico; 2) proveer hábitat para las especies terrestres y acuáticas; 3) reducir la erosión y estabilizar las orillas; 4) reintroducir especies ausentes y útiles; 5) restablecer la conectividad del río con las planicies; 6) mejorar la diversidad del paisaje; 7) mantener o mejorar los bienes y servicios ambientales; y 8) mejorar áreas de recreación (Allen *et al.*, 2010). Muchos de estos objetivos se relacionan directamente con la vegetación de ribera que contribuye en el buen estado ecológico de los ecosistemas riparios, y están relacionados con la conectividad longitudinal y transversal del medio ripario, reflejada por los complejos ciclos biogeoquímicos que se producen en él.

Las principales funciones de la vegetación riparia son: regular el microclima del río; generar estabilidad en las orillas; controlar el crecimiento de micrófitos;

proporcionar alimento y refugio a las especies terrestres, acuáticas y anfibias; actuar como filtro frente a la entrada de sedimentos y sustancias químicas en el cauce; así mismo, cumple un papel de acumulador de agua y sedimentos; funciona como zona de recarga de aguas subterráneas; sustenta alta diversidad biológica; y presenta importantes valores socio-económicos y paisajísticos. A escala de paisaje, las comunidades riparias se integran en un continuo a lo largo de las cuencas en los corredores ribereños (Vargas-Ríos *et al.*, 2013a; 2013b).

Para definir comunidades y ecosistemas de referencia en los procesos de restauración de áreas riparias, según Hughes *et al.*, (2005) y Palmer *et al.*, (2005) se tienen en cuenta los siguientes aspectos: 1) dado el grado de degradación, es posible que no existan sistemas contemporáneos; 2) muchos parámetros de la cuenca pueden haber cambiado con respecto a sistemas históricos; 3) el cambio climático inevitablemente tendrá un efecto sobre la regeneración o supervivencia de muchas especies nativas, exóticas e invasoras, así que, se esperan nuevos ensamblajes

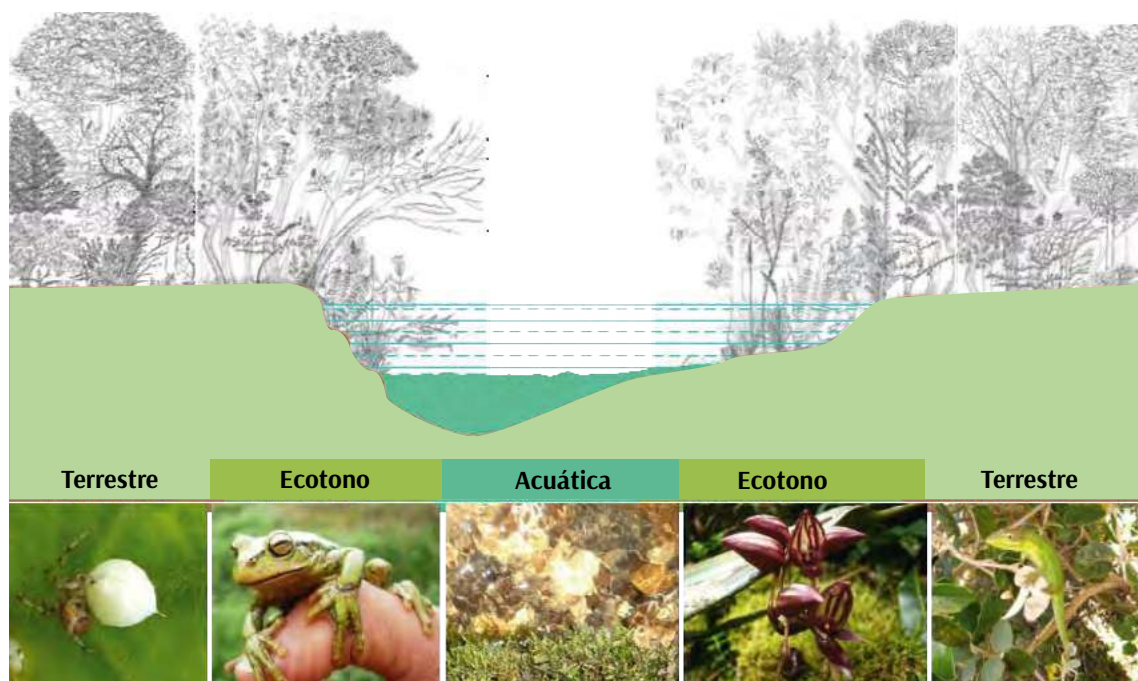


Figura 30. Perfil y zonificación de vegetación riparia.

Fuente: Vargas-Ríos *et al.*, 2013b.

de especies a lo largo de los cuerpos de agua; 4) la dinámica de la vegetación de cada sitio está influenciada por el paisaje, así el ensamblaje de especies es probablemente único en términos de la composición y densidad; 5) los procesos físicos de erosión y sedimentación, así como las alteraciones de estos procesos por cambios climáticos y geomorfológicos, se reflejan en la variabilidad no predecible de las comunidades riparias; 6) la posición en la cuenca es determinante para el desarrollo de la vegetación riparia, por lo que es necesario tener referencias a lo largo de la cuenca. Una alternativa en la restauración de áreas riparias, es el uso de posibles trayectorias de restauración, con base en el conocimiento de las relaciones entre los parámetros bióticos y físicos (Hughes *et al.*, 2005).

En el páramo los bosques riparios de *Polylepis quadrijuga* (Figura 31) y *Escallonia myrtilloides*, son un buen ejemplo de bosques que dominaban grandes sectores de las microcuencas, actualmente se encuentran muy fragmentados por exceso de uso para leña, quemas y conversión a pasturas.

Es muy importante iniciar el estudio de estas especies, su biología y ecología, y su uso en proyectos a largo plazo de restauración de cuencas.



Figura 31. Bosques riparios de *Polylepis quadrijuga* en el páramo de Sumapaz.

Fuente: GREUNAL.

Restauración de ríos

La restauración de ríos es el restablecimiento de procesos físicos (variación del flujo y movimiento del agua, y tamaño de sedimentos) y los hábitats físicos como áreas sumergidas, zonas de ribera y llanuras inundables, por consiguiente, la restauración de los ríos es consecuencia de programas de restauración en laderas y bosques de galería (Figuras 32 y 33).

El mejoramiento del régimen de caudales, la recuperación de espacio de movilidad para el río, la mejora de los hábitats para la fauna y flora y la reconexión de los ríos con la sociedad, se convirtieron paulatinamente en acciones incluidas en los proyectos de restauración. La restauración pasó a entenderse como una manera de devolver -hasta donde fuera técnica y económicamente viable- la estructura y el funcionamiento propios de cada río. El objetivo, recuperar la apariencia, pero también la salud de la red fluvial.

Adicionalmente, la restauración de ríos contempla otras dimensiones como las descritas por Boon 1998, Allen *et al.*, 2010, que hacen que el proceso sea integral y considere otros aspectos relevantes para el mejoramiento del río. Estas dimensiones incluyen:



Figura 32. Río Chisacá en el páramo de Sumapaz.

Fuente: GREUNAL.

- a. Dimensión conceptual: dirige la motivación para la restauración, depende de los intereses de quien promueve la restauración, por ejemplo, restauración, rehabilitación.
- b. *Dimensión espacial*: considera la conectividad lateral, longitudinal y vertical dentro de los sistemas riparios, y la relación entre la restauración y el funcionamiento espacial de los ríos. Hay una aceptación creciente de la importancia no solo de las conexiones entre los canales del río y sus planos adyacentes, sino que, también necesita tener en cuenta los procesos que operan a diferentes escalas.
- c. *Dimensión temporal*: describe la importancia de la historia del río cuando se intenta reconstruir los paisajes pasados como parte de la evaluación y planeación de la restauración. Permite el entendimiento de procesos y posibles respuestas a futuras. No implica solo una perspectiva histórica, sino que, se enfoca además al monitoreo de las acciones de restauración.
- d. *Dimensión tecnológica*: se refiere a las técnicas que son usadas en los canales del río y en las zonas adyacentes (ingeniería, matemáticas, SIG, base de datos científicos).
- e. *Dimensión social*: la restauración puede incorporar una amplia sección de la sociedad, no solo porque puede traer beneficios como el mejoramiento de

la calidad del agua, sino que también pueden verse involucrados estudiantes, científicos, políticos, sectores productivos, entre otros.

Los bioindicadores más utilizados para evaluar el estado de los ríos son: macroinvertebrados bénticos, estado microbiológico (coliformes fecales), características fisico-químicas -Oxígeno disuelto y temperaturas; sólidos suspendidos totales; sólidos totales y turbiedad; alcalinidad; pH; dureza y conductividad; nitratos; nitritos; fosfatos; y demanda biológica de oxígeno (DBO)- (Roldán, 2003, Bain *et al.*, 2000).

Áreas degradadas por incendios

Las áreas degradadas por quemas en los páramos las podemos clasificar en dos grandes categorías:

- a. Áreas en ladera con diferentes pendientes
- b. Áreas en valles con diferentes contenidos de agua en el suelo.

Generalmente las quemas se producen en la época seca, se elimina toda la biomasa epigea y el suelo queda totalmente desnudo, al llegar la época de lluvias se inicia la regeneración vegetativa y posteriormente la regeneración reproductiva. En las laderas ocurre la pérdida de suelo, la primera acción es evitar la introducción de ganado después de la quema (figuras 34 y 35).

Las acciones de restauración asistida en laderas tienen que ver principalmente con evitar la erosión, para lo cual es muy importante tener claro los movimientos del agua en la época de lluvias. Unas acciones sencillas consisten en colocar barreras para disminuir la velocidad del agua hechas con los troncos de los frailejones muertos. Si el páramo tiene todavía buenos mecanismos de regeneración la fisonomía se recupera aproximadamente en menos de un año (Vargas-Ríos, 1997), siempre y cuando no se introduzcan animales de pastoreo.

Vargas-Ríos (1997) presenta un modelo de sucesión-regeneración después de quemas que puede servir para entender los principales patrones o estados de la vegetación en restauración pasiva. En la restauración pasiva las principales variables de monitoreo son:



Figura 33. Acciones en los bordes del río Chisacá en zonas de bosque altoandino. Río Chisacá.

Fuente: GREUNAL.



Figura 34. Incendios provocados PNN Chingaza y Nevados.

Fuente: GREUNAL.

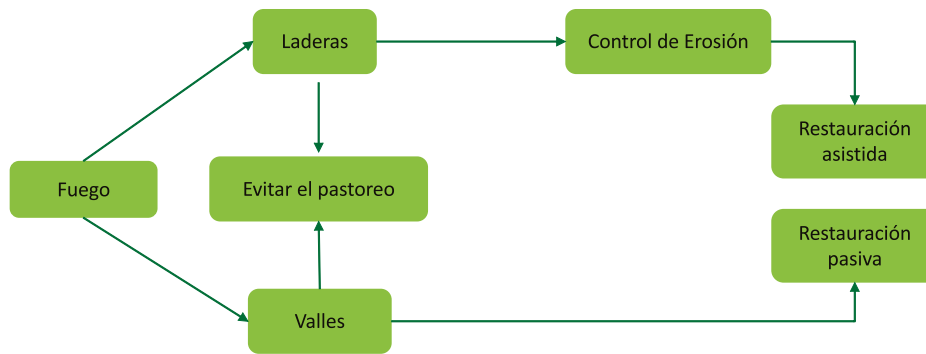


Figura 35. Aspectos generales para iniciar un proceso de restauración después de quemas en el páramo.

Fuente: elaboración propia.

1. *Variables en el primer pulso de regeneración:* especies que primero rebrotan vegetativamente después de la quema (riqueza de especies con capacidad de rebrote). Estas especies son las plantas en macolla (graminoides: Poaceae, Juncaceae, Cyperaceae), arbustos y rosetas (acaulirrósulas y caulirrósulas). Las principales variables en esta etapa son: número de especies, cobertura y tasas de crecimiento de las especies dominantes.
2. *Variables en el segundo pulso de regeneración:* especies que provienen del banco de semillas o de lluvia de semillas (regeneración reproductiva). Estas son generalmente especies codominantes o raras de bajas

coberturas. Las principales variables en esta etapa son: número de especies y cobertura.

3. *Otras variables que se pueden monitorear son:* suelo (en condiciones de ladera), erosión y cantidad de suelo desnudo.

En la **figura 36**, se presenta el proceso de restauración desarrollado después del incendio de julio de 2006 en el PNN los Nevados (Lotero *et al.*, 2007) el cual contempla casi todos los aspectos para tener en cuenta dentro de las acciones de evaluación del área, propagación de especies, tratamientos experimentales y monitoreo.

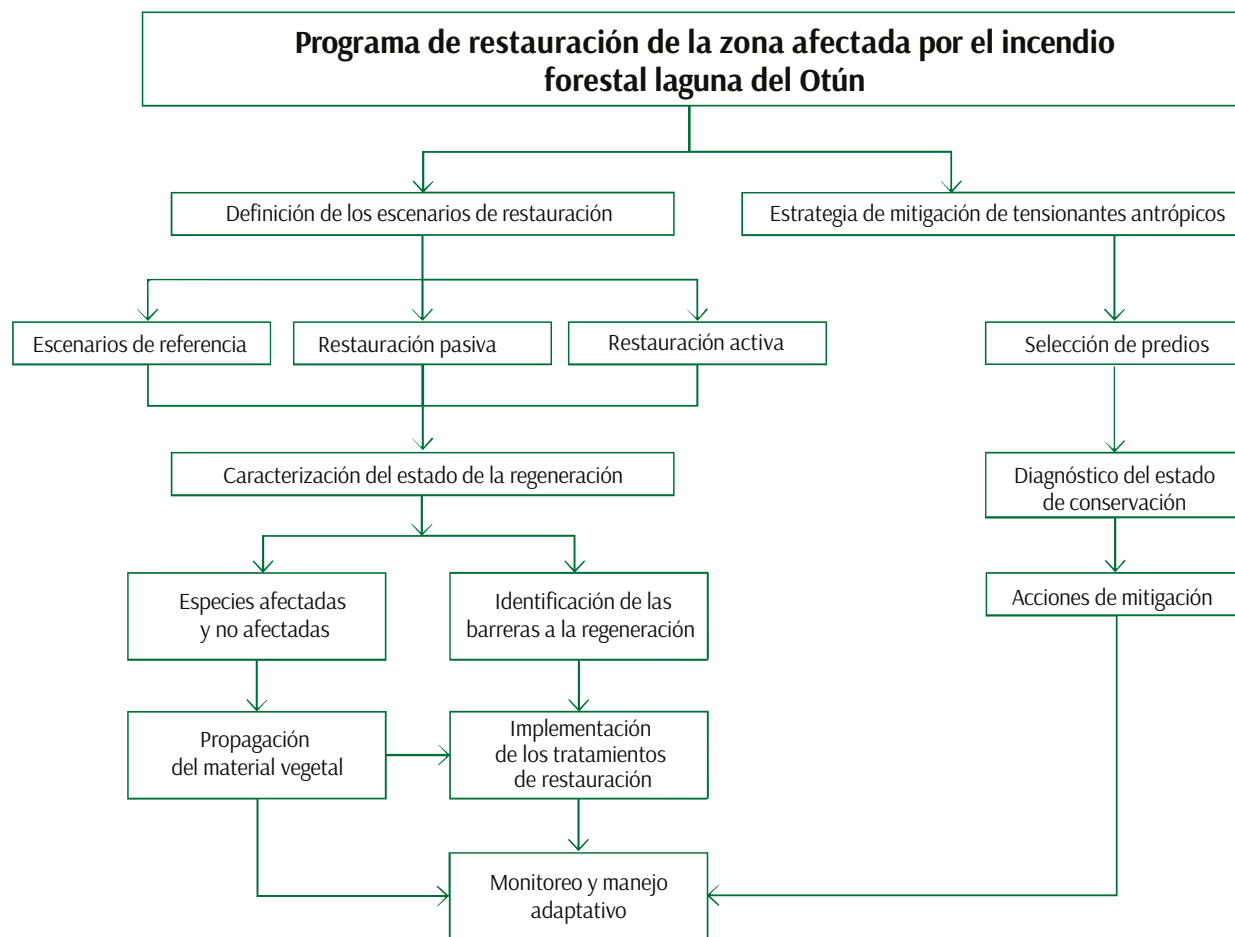


Figura 36. Ejemplo de programa de restauración después del incendio en el Parque Nacional Natural (PNN) Los Nevados.

Fuente: modificado de Lotero *et al.*, 2007.

Plantaciones de pinos y otros árboles introducidos

Las plantaciones de pinos (Figura 37) son un escenario de restauración muy común en los páramos andinos y hasta el momento pocas experiencias se tienen sobre la restauración de estas áreas, pero se pueden aplicar las mismas experiencias realizadas en los bosques altoandinos.

La presencia de doseles de plantaciones exóticas afecta la actividad biológica del suelo provocada por la reducción de nutrientes y la disminución de la infiltración. Esto es especialmente evidente en plantaciones de coníferas, en donde la humedad se concentra casi en su totalidad en el cojón de acículas de la plantación

y muy poca agua alcanza el suelo. Este ambiente, sumado a las condiciones de sombra generadas por la plantación impide la regeneración natural y mantienen detenida la sucesión por mucho tiempo, hasta que se forman claros por la caída de árboles.

Para superar las barreras impuestas por la plantación se proponen estrategias (Figura 38) que van dirigidas a la reducción gradual de la plantación, a través, de la formación o ampliación de claros que naturalmente se han formado en la plantación. La apertura de los claros y la limpieza de la capa de acículas, por sí solas inician un proceso de sucesión. Para acelerar e impedir que la sucesión se desvíe hacia trayectorias no deseadas, se recomienda la siembra de leguminosas y especies



Figura 37. Plantaciones de pino en el páramo de Rabanal (Boyacá).

Fuente: GREUNAL

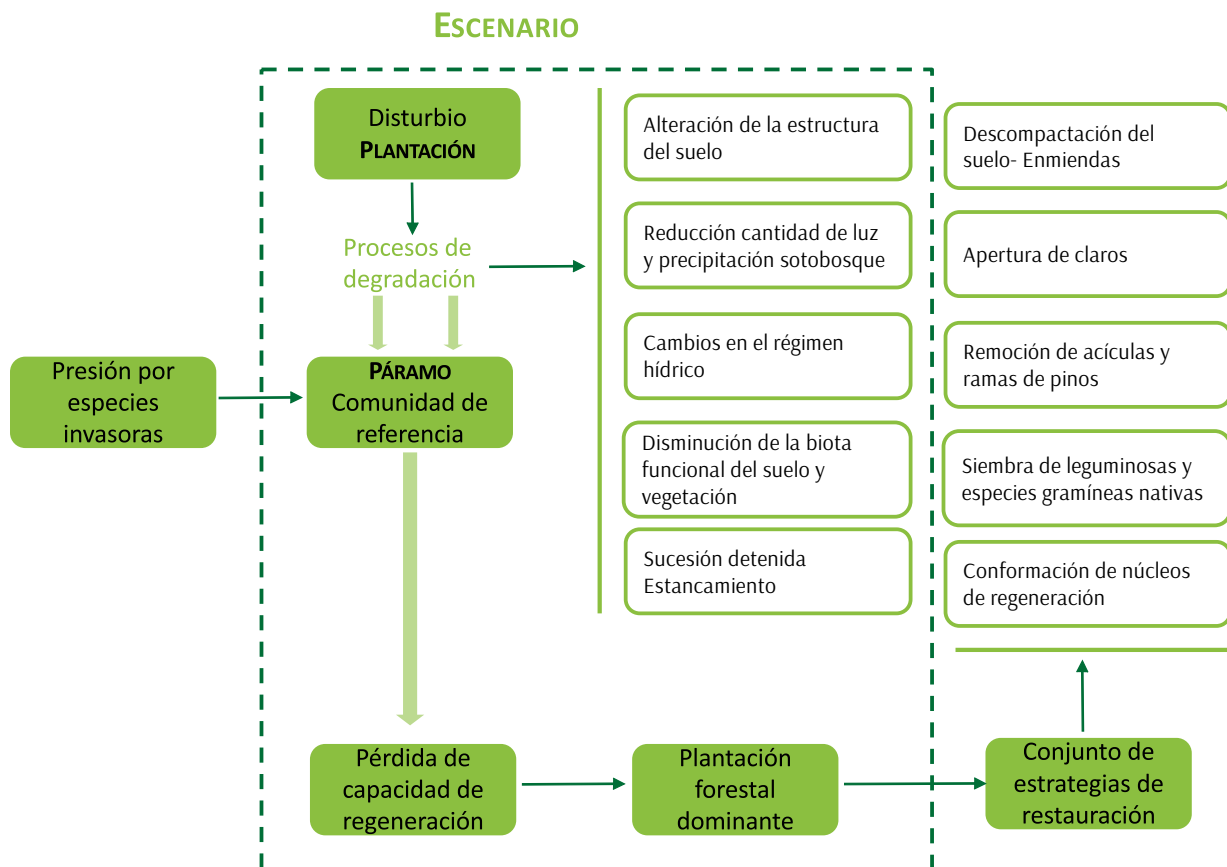


Figura 38. Escenario y estrategias de restauración ecológica en plantaciones de pinos y otros árboles exóticos en áreas de páramo.

Fuente: elaboración propia.

pioneras de rápido de crecimiento que generen biomasa y mejoren las condiciones del suelo. Las especies pioneras iniciales, provocan una modificación gradual del microclima que permiten la siembra de otras especies de sucesión más avanzadas que requieren de un ambiente menos abierto para prosperar. Para superar la barrera de la dispersión, es necesario dispersar

semillas o trasplantar suelo de zonas de páramo en regeneración. Esto permite enriquecer el banco de semillas del núcleo de regeneración y acelerar las dinámicas sucesionales.

En la **tabla 2** se resumen los principales escenarios dados por la presencia de plantaciones de árboles introducidos.

Tabla 2. Escenario de restauración de páramos con plantaciones exóticas y estrategia de restauración propuestas

Ecosistema	Disturbio	Proceso de degradación	Barreras a la restauración	Estrategias
Páramo	Plantaciones forestales	Disminución de la biota funcional del suelo	La degradación física y biológica del suelo impiden afecta la germinación y establecimiento de semillas y plantas nativas	Apertura de claros
		Reducción de los niveles de fósforo y aumento la acidez del suelo		Siembra de leguminosas que mejoren la estructura del suelo
		Reducción de la infiltración y aumento de la escorrentía		Siembra de especies pioneras que generen gran cantidad de biomasa
		Alteración de la estructura del suelo, compactación		Descompactación del suelo y aplicación de enmiendas si es necesario (especialmente de fósforo y calcio)
		Cambios en el régimen hídrico	Estrés hídrico y lumínico provocado por el dosel de la plantación	Apertura de claros y siembra de especies de rápido crecimiento que reemplacen el dosel de la plantación
		Reducción de la cantidad de luz y la precipitación efectiva en el suelo		Limpieza de acículas
		Efectos alelopáticos que impiden la regeneración de las plantas.		Limpieza de acículas
		Alteración de la diversidad y composición de la vegetación	Regeneración natural muy lenta Baja oferta de hábitat para la fauna (usencia de dispersores) Limitaciones para la dispersión	Siembra de especies de rápido crecimiento que modifiquen gradualmente el microclima y permitan el crecimiento de especies se sucesiones más avanzadas
Estancamiento de la sucesión natural	Dispersión de semillas y trasplante de suelo desde zonas con vegetación (banco de semillas) hacia los claros abiertos			

Fuente: elaboración propia.

Las principales variables de monitoreo son:

1. *Número de especies que se expresan del banco de semillas o de la lluvia de semillas* (Si se quiere saber qué especies vienen exclusivamente del banco de semillas en el suelo es necesario llevar muestras de suelo y expresar el banco de semillas en condiciones de invernadero). Cobertura de las especies dominantes y tasas de crecimiento.
2. *En la siembra de especies pioneras a corto plazo* tasas de crecimiento y cobertura a mediano plazo (un año) mejoramiento del suelo: humedad del suelo, materia orgánica y principales micronutrientes.

Especies Invasoras

Las invasiones biológicas por parte de plantas son el resultado del conjunto de disturbios que pueden generar apertura de nichos anteriormente no disponibles, y que son ocupados rápidamente por estas especies cuyos rasgos funcionales y de historia de vida les confieren ventajas competitivas que las lleva a dominar los sistemas.

Si bien, las invasiones biológicas no son el principal problema en los páramos andinos, si son una condición

de gran preocupación que motiva indiscutiblemente la restauración ecológica. Los pastos exóticos son algunas de las especies más comunes en ambientes de páramos disturbados. Giraldo-Cañas (2010, 2011) reporta para Colombia a *Anthoxanthum odoratum* y *Holcus lanatus* como algunas de las especies con más amplio gradiente altitudinal (1500-4500 m s.n.m. y 1500-4000 m s.n.m., respectivamente), y junto con *Dactylis glomerata*, *Pennisetum clandestinum* y *Phalaris arundinacea* son las únicas especies introducidas naturalizadas que logran llegar hasta los 4000 m s.n.m. Entre las especies nativas que presentan un comportamiento altamente competitivo y llegan a dominar la cobertura en ambientes de páramos transformados se encuentra *Lachemilla orbiculata*, la cual domina principalmente en los páramos de chuscal-frailejón sometidos a ganadería y agricultura (Premauer y Vargas-Ríos, 2004). Por otro lado *Ulex europaeus* (Figura 39) está ampliando su rango altitudinal y se encuentra reportado en algunos páramos de la cordillera Oriental (Chaves, 2011).

El primer paso cuando las especies invasoras han ampliado su distribución, y han iniciado la transformación del ecosistema, es la erradicación; la cual es una práctica costosa y que no necesariamente lleva al éxito, dado que las especies invasoras son capaces de recolonizar estas luego de la perturbación



Figura 39. Invasión de *Ulex europaeus* en el páramo de Guerrero (Cundinamarca).

(Ceccon, 2013). Para el caso de los pastos exóticos la erradicación se recomienda realizarla mediante herramientas de labranza exclusivamente en las áreas donde se harán las plantaciones de especies nativas para el enriquecimiento y formación de módulos para la restauración (Rojas-Zamora *et al.*, 2013).

El control de la regeneración a partir de rizomas puede ser controlado mediante la creación de matrices de especies de hábito rasante y rápido crecimiento, como algunas especies del género *Lupinus*, o mediante *mulching* o sombreado artificial. Las mismas técnicas pueden ser usadas para las áreas dominadas por *L. orbiculata* en los páramos húmedos.

En la actualidad no se tienen experiencias en el control de *Ulex europaeus* (retamo espinoso) en páramos andinos; sin embargo, si se han adelantado experiencias en el bosque altoandino. Dada la magnitud de las invasiones del retamo espinoso, y la formación de densos matorrales, el primer paso consta de la erradicación tanto de la biomasa epigea como la hipogea. Esta práctica deja desprovisto el suelo de toda cobertura vegetal, por lo que es necesaria la generación rápida de la cobertura con especies nativas; estas coberturas pueden ser logradas mediante plantaciones tradicionales o reubicaciones de plantas focales. Sin embargo, una de las estrategias de recolonización del retamo espinoso es su banco de semillas el cual puede ser agotado después de varias cosechas y controladas las plántulas posteriormente con sombreado artificial o la generación de matrices de leguminosas que limiten la entrada de luz hasta los estratos rasantes (Díaz-Espinosa y Vargas-Ríos, 2009; León y Vargas-Ríos, 2009; Sánchez-Tapia y Vargas-Ríos, 2007).

La [tabla 3](#) resume los principales los posibles escenarios dados por la presencia de especies invasoras

Sistemas agropecuarios

La ampliación de la frontera agropecuaria sobre el páramo implica procesos de degradación de la integridad ecológica del ecosistema y la provisión de servicios ecosistémicos, efectos que han sido documentados por varios autores (Molinillo, 1992; Verweij y Budde, 1992; Verweij y Kok, 1992; Hofstede, Chilito, y Sandovals,

1995; Hofstede, 1995; Hofstede, Castillo, y Osorio, 1995; Molinillo y Monasterio, 1997; Cárdenas, Posada, y Vargas, 2002; Molinillo y Monasterio, 2002; Montilla, Herrera-Peraza, y Monasterio, 2002; Podwojewski *et al.*, 2002; Vargas, Premauer, y Cardenas, 2002; Vargas *et al.*, 2003; Premauer y Vargas, 2004; Buytaert *et al.*, 2006; Buytaert, Iñiguez, y Bièvre, 2007; Hartsig, 2011; Otero *et al.*, 2011; Harden *et al.*, 2013). Cada uno de los procesos de degradación producidos por la expansión de la frontera agropecuaria tiene efectos sobre uno o varios componentes del ecosistema, y en ocasiones generan barreras a la regeneración natural y la restauración ecológica. Sin embargo, es de resaltar que en gran parte de los páramos los sistemas agrícolas y de pastoreo son alternos, es decir, se intercalan temporadas de siembra de cultivos con temporadas de pastoreo de ganado.

Áreas pastoreadas

Las áreas pastoreadas con el tiempo terminan convirtiéndose en un prado y forman sucesiones detenidas o desviadas para lo cual la única acción es la restauración asistida. En el páramo actualmente hay pastoreo por vacas, caballos, ovejas y cabras ([Figura 40](#)), en algunas áreas de páramo es común el pastoreo por animales nativos como venados y curíes. En estos casos son varias las acciones posibles comenzando por cercar el área a restaurar para evitar el pastoreo

La compactación del suelo puede ser superada a través de estrategias bióticas y físicas. Por un lado, puede realizarse la descompactación de manera mecánica, a través, del uso de herramientas agrícolas que ocasionen bajo impacto sobre el banco de semillas del suelo, como azadón, palín y también limita temporalmente la regeneración de plantas exóticas formadoras de pastizales, promueve la expresión del banco de semillas reactivando la sucesión, y crea micrositios para el establecimiento de las plantas nativas que puedan arribar (Rojas-Zamora *et al.*, 2013). Por otro lado, la compactación del suelo puede ser contrarrestada a partir de la siembra de especies nativas con sistemas radiculares finos que puedan penetrar el suelo.

De este modo, las acciones recomendadas son múltiples y se resumen en el esquema de la [figura 41](#).

Tabla 3. Escenarios de restauración de páramos con plantas invasoras y estrategias de restauración propuestas.

Ecosistema / Comunidad	Disturbio	Proceso de degradación	Barreras a la restauración	Estrategias	
Páramo (comunidades de pajonal y Chuscal)	Invasiones biológicas vegetales	Ocupación de nichos en la comunidad vegetal	Ausencia de microsítios de establecimiento	Eliminación de biomasa epigea e hipogea (apertura de claros)	
				Reubicación de plantas jóvenes o maduras	
		Dominancia en estrato hipogeo (banco de semillas y biomasa hipogea)	Ausencia de fuentes de propágulos (banco de semillas nativo)	Siembra de especies niñeras o facilitadoras	
				Agotamiento de banco de semillas invasor (inducción de la germinación y cosecha)	
				Reubicación de plantas maduras y de alta dispersión	
				Germinación de bancos de semillas y trasplante a campo	
				Adición de plantas por propagación tradicional y siembra	
				Siembra de plantas ornitócoras	
				Construcción de perchas artificiales	
				Compactación del suelo	Descompactación mecánica del suelo
				Competencia recursos hipogeos	Eliminación de biomasa hipogea (apertura de claros)
				Dominancia en estrato epigeo	Competencia por recursos
Cambio en la dinámica del ecosistema y Transformación del hábitat	Cambio en el régimen de disturbios	Control de disturbios nuevos (incendios, inundaciones)			
Transformación del hábitat	Ausencia de fuentes de propágulos	Reubicación de plantas maduras y de alta dispersión			
		Germinación de bancos de semillas y trasplante a campo			
		Adición de plantas por propagación tradicional y siembra			
		Siembra de plantas ornitócoras			
				Construcción de perchas artificiales	

Fuente: elaboración propia.



Figura 40. Pastoreo de ovejas en el PNN Sumapaz y de vacas en el PNN Nevados.

Fuente: GREUNAL

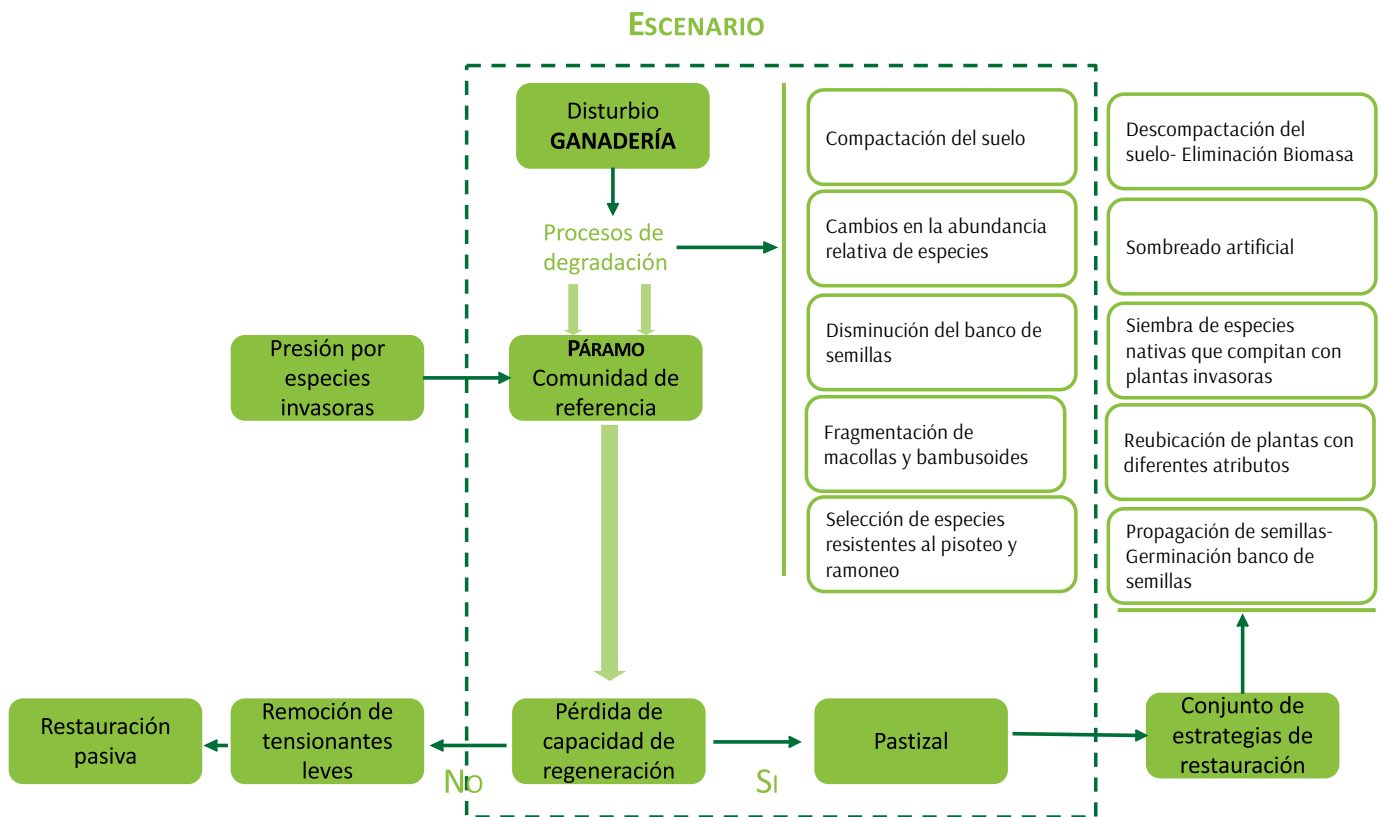


Figura 41. Escenario y estrategias de restauración ecológica en áreas pastoreadas de páramo.

Fuente: elaboración propia.

Sistemas agrícolas

Como se mencionó anteriormente, los sistemas productivos del páramo (Figura 42) cuando son abandonados generalmente direccionan el ecosistema a sucesiones desviadas o detenidas dominadas por arbustos y pastos como las áreas pastoreadas. En este caso se aplican

estrategias de remoción de biomasa, descompactación del suelo, control de la regeneración de pastos mediante *mulching* y la plantación o reubicación de individuos (Figura 43).

La tabla 4 resume los posibles escenarios dados por la presencia actividades agropecuarias.



Figura 42. A) Áreas cultivadas de papa en el páramo de Sumapaz. B) Área cultivada después de la extracción de la papa y la expresión de *Rumex acetosella*.

Fuente: GREUNAL

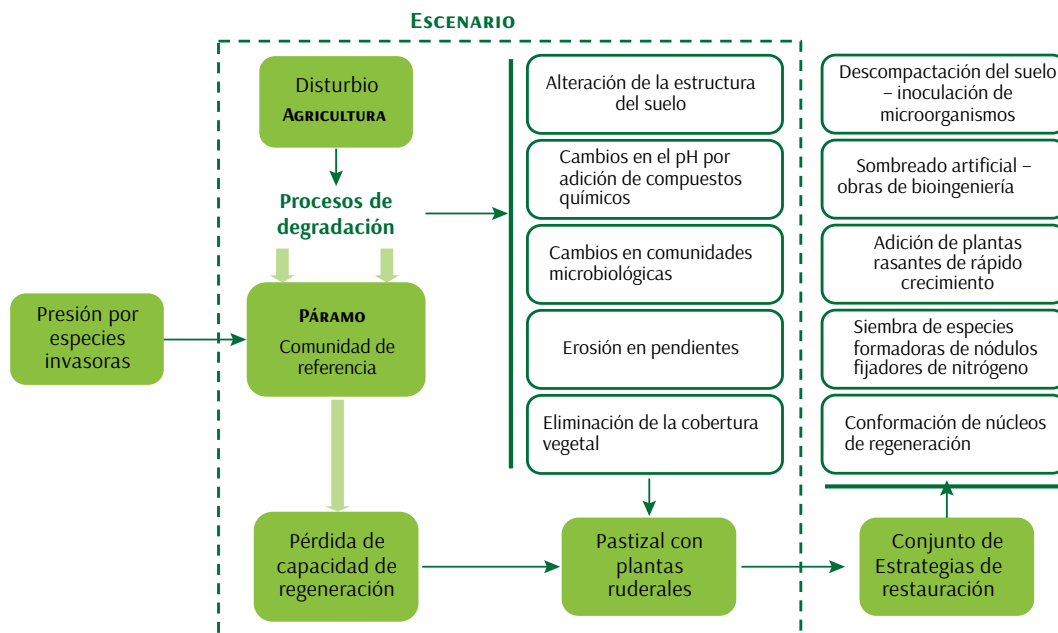


Figura 43. Escenario y estrategias de restauración ecológica en áreas agrícolas de páramo.

Fuente: elaboración propia.

Tabla 4. Escenario de restauración de páramos con sistemas agropecuarios y estrategias de restauración propuestas

Ecosistema / Comunidad	Disturbio	Proceso de degradación	Barreras a la restauración	Estrategias
Páramo (comunidades de pajonal y Chuscal)	Ampliación de sistemas ganaderos	Compactación en el suelo por pisoteo	Baja infiltración hídrica	Descompactación mecánica del suelo
			Baja retención hídrica	Siembra de especies con sistema radicular fino
		Cambios en las abundancias relativas de las especies	Ausencia de fuentes de propágulos	Reubicación de plantas maduras y de alta dispersión
	Disminución del banco de semillas (BS)	Germinación de bancos de semillas y trasplante a campo		
		Adición de plantas por propagación tradicional y siembra		
	Ampliación de sistemas ganaderos	Fragmentación de macollas y bambusoides	Ausencia de micrositi- os de establecimiento	Siembra de plantas ornitócoras
				Construcción de perchas artificiales
		Reubicación de plantas jóvenes o maduras		
	Ampliación de sistemas agrícolas	Selección de especies resistentes al pisoteo y ramoneo	Alta competencia a especies nativas	Siembra de especies niñeras o facilitadoras
		Ingreso de especies exóticas y/o invasoras		Descompactación mecánica del suelo
		Formación de Pastizales		Eliminación de biomasa de especies altamente competitivas
		Eliminación de la cobertura vegetal		Siembra de especies limitante de recursos a especies competitivas
		Alteración de la estructura del suelo por manipulación mecánica		Limitación de crecimiento de pastizales por sombreado artificial
	Ampliación de sistemas agrícolas	Cambios en el pH por adición de compuestos químicos	Alta escorrentía y erosión	Adición de plantas rasantes de rápido crecimiento
		Cambios en comunidades microbiológicas por adición de herbicidas		Alta evapotranspiración en el suelo
Cambios en cantidades relativas de elementos y nutrientes		Alteración del ciclo de nitrógeno (N) y fosforo (P)		
Ampliación de sistemas productivos	Ampliación de la frontera agropecuaria	Bajo conocimiento de los servicios ecosistémicos (SE) prestados por el páramo	Siembra de especies formadoras de nódulos fijadores de nitrógeno	
		Ausencia de valoraciones social de los servicios ecosistémicos (SE) del páramo	Inoculación de microorganismos solubilizadores de fosfatos	
			Inoculación de microorganismos fijadores de nitrógeno	
			Divulgación y capacitación entorno a los servicios ecosistémicos del páramo	
			Valoración social de la oferta de servicios ecosistémicos	

Fuente: Elaboración propia.

Minería

La minería tiene un efecto catastrófico sobre los páramos, dada su fragilidad, sus bajas tasas de recuperación y, sobre todo, el impacto sobre la red hídrica conformada por suelos, lagunas, ríos, cubetas, turberas, humedales estacionales y aguas subterráneas (Vargas-Ríos, 2013).

Cualquier actividad relacionada con la minería en los páramos causa una afectación, desde las fases de exploración inicial hasta etapas de extracción a gran escala. A continuación, se explican los principales impactos y se dan recomendaciones para la restauración:

Remoción de la cobertura vegetal

Uno de los primeros procesos de degradación es la remoción de la cobertura vegetal (Figura 44), en donde prácticamente todas las relaciones en el ecosistema y la sucesión comienzan a verse afectadas. Este proceso presenta cuatro barreras a la restauración, la más inmediata la 1) *ausencia de fuentes semilleras*, debido a que las plantas que mantenían la sucesión a través de su reproducción y dispersión ya no se esparcen en el lugar; 2) *la escasez de micrositios*, en especial para especies que requieren un poco de sombra y microheterogeneidad del sustrato para su germinación y establecimiento. La estrategia de restauración para este caso es la reubicación, siembra de especies nativas y dispersión de semillas, de acuerdo con las comunidades afectadas y la forma en que ocurra la sucesión natural; 3) *ausencia de plantas niñeras*, indispensables para algunas especies, por lo que las estrategias de restauración pueden ser: la siembra de especies facilitadoras de sucesión temprana, de rápido crecimiento y buena cobertura. Las especies usadas en estas circunstancias no necesariamente son restringidas a aquellas que sean nativas, ya que, pueden llegar a encontrarse plantas que no son invasoras de interés para la restauración por su capacidad de formar coberturas rápidas y mejorar el suelo con aportes importantes de materia orgánica; 4) *escasez de fauna asociada a interacciones como la polinización, dispersión y herbivoría*, las estrategias de restauración

para estas condiciones pueden enfocarse en la ubicación de refugios y atrayentes artificiales o naturales para la fauna, como perchas para aves, comederos, bebederos, recompensas florales, entre otros.

Degradación por aumento de los procesos erosivos

Con la remoción de la cobertura vegetal, el suelo queda expuesto a erosión hídrica y eólica perdiendo la capa de suelo existente.

Este proceso presenta dos barreras a la restauración, 1) *la ausencia de germinación* ya que, las condiciones del suelo han cambiado y las semillas pese a estar con mayor exposición a la luz, están más desprotegidas de la desecación o incluso sin agua disponible. De manera que, las estrategias para la restauración ante ausencia de germinación, en el caso que aún se conserve una capa de suelo, es el uso de abonos y de enmiendas naturales, así como, el cubrimiento con acolchados vegetales y la siembra de mezcla de semillas de especies nativas que controlen la erosión.

La mezcla de semillas debe ser muy diversa para conseguir el establecimiento de comunidades con mayor riqueza, Kirmer *et al.*, (2012) recomiendan que la mezcla contenga semillas de 6-11 especies de pastos y de 15-20 especies de hierbas en una densidad de 1000 a 2000 semillas/m².

2) *pérdida total de micrositios debido a deslizamientos de suelo* otra barrera que también ocurre por acción indirecta y en donde las acciones de restauración son la construcción y ubicación de muros de contención para evitar tales deslizamientos, así como, la siembra o reubicación de especies que sean aptas para pendientes o lugares con peligro de deslizamiento pero que ayuden a contener el suelo.

Degradación por alteración física del suelo y uso de maquinaria pesada

Estos procesos de degradación conducen a la barrera de pérdida de la estructura edáfica con características como compactación del suelo (Vargas-Ríos y Velasco-Linares, 2011), modificación del relieve, erosión y desertización (Guerrero, 2009) y que en concreto



Figura 44. Mina abandonada y botadero de estériles en el páramo de Palacio en el PNN Chingaza.

Fuente: GREUNAL.

puede tener como estrategia de restauración, la descompactación mecánica del suelo con herramientas de uso manual y que podría ser una tarea especial para desarrollar con grupos de voluntarios.

Degradación por hundimientos de terreno y por construcción de infraestructura y vías

En este caso, nuevamente la barrera es la ausencia de micrositios, que dejan de existir por hechos inesperados como: hundimientos de terreno o subsidencia (Chaves, 2011); construcción de vías y de infraestructura. En el caso de los páramos hay deterioro de las vías ya existentes (Fierro, 2013) y esto puede conducir a la apertura de nuevas vías, como por ejemplo, la Vía del Carbón construida por la empresa Paz del Río en el páramo de Rabanal y que según los habitantes de la zona ha propiciado también el detrimento del lugar (Guerrero, 2009).

Degradación por alteración química del suelo

Las actividades mineras introducen elementos y compuestos químicos propios del proceso de extracción de los minerales o de otros materiales. En muchos casos

se utilizan explosivos para remover el subsuelo y este material puede dejar residuos tóxicos como nitrato y amoníaco (Moran, 2013), además de contenidos iónicos tóxicos con aluminio, hierro o azufre en la extracción minera (Fierro, 2013), adicionalmente, el uso de vehículos y de maquinaria para el transporte de materiales también posibilita el derramamiento de hidrocarburos y de aceites (Guerrero, 2009).

Como consecuencia de esa alteración química del suelo, pueden presentarse dos escenarios: *déficit* y *saturación* de elementos o compuestos; para el caso de *déficit* de elementos, entre las estrategias a emplear están: la inoculación de microorganismos nativos locales, como bacterias fijadoras de nitrógeno o micorrizas; la aplicación de abonos o enmiendas adecuadas (Wong, 2003); y la siembra de especies fijadoras y solubilizadoras. La *saturación* de elementos y la contaminación con residuos tóxicos pueden tratarse con la siembra de especies que absorban sustancias en exceso o peligrosas. En este último caso, se puede emplear la biorremediación, bien sea a través de la “fito-estabilización” o de la “fito-extracción”.

La “fito-estabilización” consiste en la siembra de especies cultivables que sean capaces de crecer en suelos contaminados por tóxicos y con pocos nutrientes, además de inmovilizar dichos tóxicos por: precipitación en la rizósfera, por retención, o absorción en sus raíces. También se reduce la disponibilidad que los tóxicos entren en la cadena alimenticia. Mientras que la “fito-extracción” hace uso de plantas que puedan translocar y al mismo tiempo, acumular los tóxicos desde las raíces hacia partes aéreas (Vameralli, Bandiera, y Mosca, 2009; Wong, 2003).

Degradación por alteración biológica del suelo

Consecuente con la degradación en los campos físico y químico, también ocurre en el campo biológico, ya que, por ejemplo, la exposición del suelo, producto de la remoción de la cobertura original, cambia el microclima edáfico y por consiguiente afecta a la fauna que habita en esta capa, de manera que, una posible estrategia de restauración en este aspecto es la reubicación de fragmentos de suelo de sitios aledaños que recupere la

fauna edáfica desaparecida, además, de las estrategias utilizadas en los casos de aumento de procesos erosivos y de remoción de la cobertura vegetal.

Degradación por remoción y extracción de suelo, y por abandono de subsuelo (estériles)

La remoción de la capa edáfica ocurre en prácticas como la minería de suelo señalada por Hofstede (2008) para el caso de los páramos del Ecuador, donde se extrae tierra negra para mezclarla con otras sustancias y venderla en los valles interandinos como abono para viveros y jardines, o peor aún, como ocurre con la minería a cielo abierto o de socavón, donde el suelo es una capa más que debe ser removida para alcanzar el subsuelo donde están los materiales de interés.

Una vez se ha alcanzado el subsuelo, los materiales que lo conforman conocidos como “estériles” (Figura 44) también son producto de extracción y en ocasiones de abandono ya que, el manejo que se les hace es nulo o escaso. Los estériles por exposición al aire, pueden contaminar el lugar de abandono y esto problemas perdurarían a largo plazo al ser procesos lentos, crónicos y semi-invisibles (Moran, 2013), además, aumenta el pH al producirse mezcla sólido-líquida de residuos en las plantas de procesamiento mineral donde se agregan químicos tóxicos a las rocas con minerales (Fierro, 2013).

Con esos procesos de degradación, la ausencia de micrositios es nuevamente la barrera ante la cual las estrategias de restauración, además, de la “biorremediación” (mencionada en la degradación química del suelo), están la reubicación de suelo y la nucleación de especies nativas con alta producción de semillas (Figura 45). Para el uso de estériles, Rivera y Rodríguez (2010) probaron distintas mezclas de estériles producto de la minería de carbón en el páramo de Guerrero junto con compostaje y suelo natural en la siembra de tres especies nativas en las regiones de páramo: *Ageratina aristei*, *Calamagrostis effusa* y *Orthosanthus chimboracensis*, concluyendo que luego de ocho meses y usando hasta un 60 % de estériles, las dos últimas especies tienen supervivencia mayor al 50 %, mientras que la primera especie sobrevive tan solo un 40 %.

Degradación por lixiviación, infiltración o arrojado directo de sustancias nocivas a las fuentes hídricas

Los procesos de degradación ya mencionados como alteraciones y contaminaciones, no siempre alteran únicamente al suelo, sino que, también pueden hacerlo al componente hídrico. Para el caso de la minería del carbón, la contaminación química del agua ocurre en lugares de almacenamiento de carbón y pilas de lixiviación que al ser lavados por lluvias pueden tener infiltración (Fierro, 2013). Así mismo, con el fenómeno drenaje ácido de mina/roca que ocurre por exposición a la lluvia de materiales del subsuelo, puede generar metales como cobre, plomo y zinc, que se filtran en el subsuelo y contaminan aguas subterráneas (Kuhn, 2011), o por contacto directo con las aguas puede acidificar fuentes hídricas superficiales, disminuyendo el pH de las mismas y alterando la composición de sólidos en solución (ppm) (Guerrero, 2009; Fierro, 2013).

Como consecuencias de esta degradación también ocurren alteraciones bióticas por la contaminación del agua. Se ha reportado que la minería de carbón en Boyacá ha ocasionado la muerte de truchas arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) en criadero, entre 4 000- 5 000 individuos en Tasco (El Tiempo, 2010), y unos 30 000 individuos del criadero Loren's en Socotá, donde se encontraron aguas con baja alcalinidad (capacidad para neutralizar ácidos) y con aumento de dureza por exceso de calcio y magnesio (González y Pardo citado en Peláez, 2011).

Como barreras a la restauración puede ocurrir la llegada de especies invasoras tolerantes a las nuevas condiciones de las aguas contaminadas y también germinación ausente de los bancos de semillas que sean afectados por la escorrentía y lavado de dichas aguas, ante lo cual las estrategias para aplicar en estas condiciones pueden ser: recurrir al control de especies invasoras a través de extracción manual; la “biorremediación” con el uso de filtros o sustancias retenedoras de sustancias nocivas y aplicando la “fito-filtración” o “rizo-filtración” donde las plantas remueven los contaminantes a través de sus raíces o por microorganismos asociados en la rizosfera, respectivamente (Wong, 2003).

No obstante, con el fin de conseguir el método más apropiado de “biorremediación” tanto en esta como en las demás estrategias, se recomienda la combinación y estudio de diferentes especies, tanto nativas como exóticas, y de distintos sustratos que sean agregados al momento del establecimiento de las plantas (Kohler *et al.*, 2014), lo que a su vez permitirá encontrar la combinación más acertada en términos temporales, económicos y ecológicos.

No menos importante es aclarar que para cualquier procedimiento se debe priorizar el contexto local (Guerrero, 2009). Es decir, en especial en aquellos sitios donde se introduzcan especies vegetales o de microorganismos que no son naturales del ecosistema disturbado, se requiere de una experimentación previa a pequeña escala donde se evalúen las ventajas y desventajas sobre las relaciones ecológicas en las comunidades naturales que persisten luego del disturbio, por ejemplo, en la oferta de polinizadores, la competencia por recursos, o para el caso de la “fito-estabilización” verificando que las partes comestibles de las plantas por parte de la fauna silvestre, no estén contaminadas por elementos tóxicos.

Degradación por redireccionamiento de flujos, desecación y desaparición de acuíferos

Además, de los procesos de contaminación de las aguas, también existe el riesgo de desaparición de cuerpos de agua, por ejemplo, manantiales que debido a las excavaciones en minería subterránea, los socavones se convierten en ductos por donde escapa el agua subterránea, con lo que disminuye la oferta hídrica ante la ausencia de estructuras captadoras (Fierro, 2013). Esta pérdida de agua conduce nuevamente hacia la barrera de ausencia de micrositios donde se propone como estrategia de restauración la siembra de especies de que regulen la oferta hídrica.

Degradación por aspectos sociales, económicos, culturales y políticos

La minería es una actividad que, además, de romper los ciclos naturales de los ecosistemas, también lo hace en la estructura social del lugar al cual llega, junto a

todos los otros aspectos relacionados como los de tipo económico, cultural y político.

A continuación, se presentan procesos de degradación que pueden ser entendidos desde estos aspectos haciendo la aclaración de que si bien se apuesta por la prohibición rotunda de actividades mineras en los páramos, los procesos de conversión de actividades productivas para aquellas zonas en donde actualmente existen o se están tramitando permisos para minería, deben suplir totalmente las formas de subsistencia de las comunidades dedicadas a estas actividades, evitando, el olvido o incluso el rechazo y la persecución a personas que desde décadas atrás han ejercido la minería como forma de subsistencia, como lo señala Buitrago (2012) para el caso de la minería de Oro en el páramo de Santurbán y también evitando que estos habitantes mineros de zonas de páramo sean tan solo fichas de un juego entre entidades enfrentadas o incomunicadas que sólo buscan el bien propio y no el bien colectivo (Zuleta, 2012).

Entre los procesos de degradación para este apartado se encuentran el cambio en los usos del suelo, y la alteración de prácticas tradicionales y de modos de subsistencia, donde la barrera existente es la falta de garantías de medios de sostenimiento a corto plazo para las comunidades, por lo que, la estrategia propuesta es el fomento de prácticas ambientalmente sostenibles en transición hacia sistemas de agricultura y de ganadería para la autosuficiencia estudiados a través de un diagnóstico en sistemas de producción viables a largo plazo.

Así mismo, ocurre la degradación por la modificación en la tenencia de la tierra, es decir, de los dueños de los predios y el tamaño de los mismos (Guerrero, 2009), por lo que la barrera en este caso es que quienes ejercen como propietarios no viven en el lugar y que quienes viven, solo cumplen funciones de cuidado de los predios, lo cual sería un problema al momento de tomar decisiones, no solo por la ausencia de las personas o empresas propietarias, sino también por la falta de iniciativa para emprender cambios. En este caso ya que, muchos de los dueños anteriores de los predios terminan vendiéndolos por sistemas de producción con ganancias insuficientes o pérdidas. Una medida adicional al cambio de los sistemas es el pago

por conservación y por colaboración con medidas propuestas para el cuidado del ambiente y con este fin evitar la venta de dichos predios.

De otra parte, una barrera que también es muy importante es la falta de credibilidad en instituciones externas, ya que, hay corrupción en los organismos de control legislativo y ambiental, falta de normatividad unificada y de acuerdos entre entidades (Guerrero, 2009; Zuleta, 2012) y peor aún, es que el Estado como dueño constitucional del subsuelo no debe imponer los usos del mismo, ignorando todas las otras capas encima del subsuelo y debe tener en cuenta a la sociedad (también parte del Estado) en la toma de decisiones evitando decisiones de tipo centralistas que no toman en cuenta lo local o regional (Guerrero, 2009). Otras estrategias son las medidas sancionatorias al personal y a los organismos de control que no cumplan con sus objetivos y quebranten las normas existentes, pero a la vez debe haber una unificación, actualización y ajuste de estas normas.

Un proceso de degradación que es inevitable, es la expansión demográfica y los procesos de urbanización que causan el aumento en la demanda de materiales de construcción (León, 2011), muchos extraídos en minería a cielo abierto, por lo que si bien no se puede obstaculizar ni pretender evitar el crecimiento de las urbes, si se puede llevar a cabo la búsqueda y

fortalecimiento de fuentes alternativas en materiales de construcción, cuya extracción pueda remediarse adecuadamente o apostarle a recursos renovables promisorios como la guadua.

Por último, no se pueden ignorar las consecuencias en detrimento específico de las personas desde la ausencia de garantías laborales (Chaves, 2011) que causa como barrera la escasez de confianza en otros proyectos que pueden parecer lo mismo de siempre y que deben tratarse con una estrategia que garantice la seguridad social y el salario mínimo en actividades alternativas a la minería que se lleven a cabo de manera industrial-empresarial.

En ese mismo sentido aparecen procesos de degradación por el dinero fácil, el aumento de la venta y consumo de drogas, alcohol y prostitución (Movimiento Mundial por los Bosques Tropicales, 2004 citado en: Duque, 2011), y la violencia con amenazas y persecuciones a quienes desean otras formas de vivir y se oponen a la minería; donde la estrategia sería la seguridad y garantía a los emprendedores de proyectos alternativos y que busquen el beneficio colectivo de la comunidad afectada.

En la [tabla 5](#) se presentan los escenarios de restauración de páramos para minería y las estrategias de restauración propuestas.

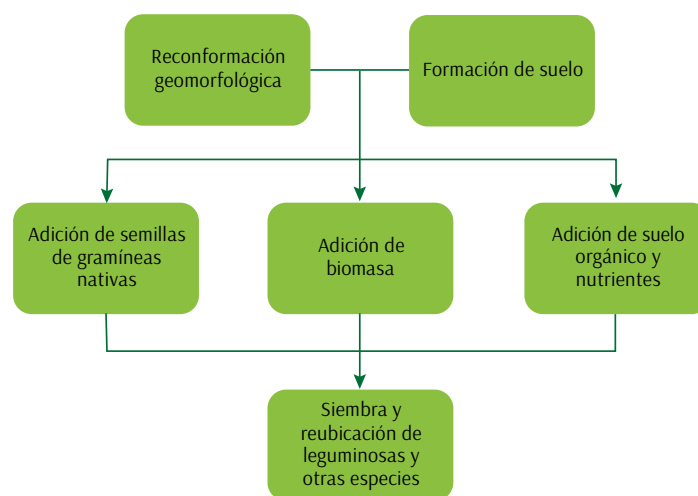


Figura 45. Proceso recomendado para la rehabilitación de coberturas vegetales nativas en áreas destruidas por minería.

Fuente: Elaboración propia.

Tabla 5. Escenarios de Restauración bajo minería en páramos

Procesos de degradación	Barreras a la restauración	Estrategias
Remoción de la cobertura vegetal	Escasez de microsítios	Reubicación y siembra de especies nativas
	Ausencia de fuentes semilleras	
	Ausencia de niñeras	Siembra de especies acompañantes y de la sucesión temprana
		Siembra de especies de rápido crecimiento y alta cobertura
Aumento de los procesos erosivos	Escasez de fauna asociada a polinización, dispersión y herbivoría	Siembra de especies facilitadoras
		Ubicación de refugios y de atrayentes artificiales y naturales
	Ausencia de germinación e incluso del banco de semillas	Permitir sucesión espontánea
Alteración física del suelo	Pérdida de microsítios por deslizamientos	Uso de abonos y enmiendas naturales
		Uso de coberturas vegetales vivas y secas
		Reincorporación de suelo y de semillas
Uso de maquinaria pesada	Ausencia de microsítios	Construcción y ubicación de barreras de contención
Hundimientos de terreno		Siembra de especies retenedoras de suelo
Construcción de infraestructura y vías	Déficit de elementos en el suelo	Descompactación mecánica manual
Alteración química del suelo		Inoculación de microorganismos nativos locales
		Aplicación de abonos o enmiendas
		Siembra de especies fijadoras o solubilizadoras
Alteración biológica del suelo	Saturación de elementos en el suelo	Siembra de especies que absorban sustancias en exceso o peligrosas
	Contaminación con residuos tóxicos en el suelo	
Remoción del suelo	Ausencia de fauna edáfica	Reubicación de fragmentos de suelo de sitios aledaños
Extracción y abandono del subsuelo (estériles)	Ausencia de microsítios	Reubicación de suelo y de especies nativas con alta producción de semillas
		Uso de estériles en creación de suelo nuevo
Lixiviación, infiltración o arrojado directo de sustancias nocivas a fuentes hídricas	Llegada de especies invasoras tolerantes a las nuevas condiciones	Control de especies invasoras
	Germinación ausente	Uso de filtros o sustancias retenedoras de sustancias nocivas

Procesos de degradación	Barreras a la restauración	Estrategias
Re-direccionamiento de flujos, desecación y desaparición de acuíferos	Ausencia de micrositios	Siembra de especies que regulen la oferta hídrica
Cambio de usos del suelo	Falta de garantías de subsistencia a corto plazo	Fomento de prácticas ambientalmente sostenibles
Alteración de prácticas tradicionales y de modos de subsistencia		Diagnóstico y ajustes en sistemas de producción viables a largo plazo
Tenencia de la tierra modificada	Propietarios/as no viven en el lugar; muchos arrendatarios	Pago por conservación para evitar venta de predios
Corrupción	Falta de credibilidad en instituciones externas	Regulación y sanciones a personal o a organismos de control
Normatividad confusa		Unificación y ajuste de normativas
Imposición de uso del subsuelo		Participación comunitaria en proyectos
Expansión demográfica y procesos de urbanización	Demanda de materiales de construcción necesaria	Búsqueda y fortalecimiento de fuentes alternativas en material de construcción
Ausencia de garantías laborales	Confianza escasa en otros proyectos	Seguridad social y salario mínimo garantizados en actividades alternativas
Desintegración social	Falta de iniciativa en formas alternativas de producción	Fortalecimiento de asociaciones
Degradación de las mujeres		Alternativas sin discriminación
Violencia hacia opositores/as	Miedo	Seguridad y garantías a emprendedores/as de alternativas

Fuente: Elaboración propia.

Ecoturismo

El ecoturismo tiene múltiples definiciones; sin embargo, por la importancia que ha adquirido en los últimos años y con el ánimo de plantear un consenso, la Sociedad Internacional de Ecoturismo (TIES por sus siglas en inglés) se refiere a “El viaje responsable a las áreas naturales para conservar el medio ambiente y mejorar el bienestar de las personas locales” (TIES, 2014). Esta actividad basada en la naturaleza y el medio ambiente, planeada de manera responsable y bien manejada tiene como pilares: minimizar los impactos ambientales, respetar las culturas locales, maximizar los beneficios para las personas que viven en estos lugares y la satisfacción para los turistas o visitantes (Blamey, 2001).

Esta actividad se realiza mayormente en áreas con diferentes categorías de protección, y puede

considerarse como una estrategia para la conservación de la biodiversidad y para el desarrollo económico del lugar (Weaver y Lawton, 2007). Es de resaltar que los conservacionistas y manejadores de áreas protegidas deben adoptar una definición de ecoturismo apropiada para que se contribuya a mantener la biodiversidad (Goodwin, 1996), ya que, este es el subsector de la industria del turismo que más crecimiento ha tenido durante los últimos 20 años, con una tasa de crecimiento anual mundial de 5 % (Blangy y Mehta, 2006; Lu y Stepchenkova, 2012), lo cual puede interpretarse como que el ecoturismo tiene gran potencial económico, o que el peligro de que se incremente el impacto sobre las áreas protegidas es inminente. Estas dos visiones normalmente son opuestas, pero podrían llegar a un acuerdo en la que se ganan oportunidades económicas para las poblaciones humanas locales y una estrategia de conservación de estas áreas.

Cuando se realiza ecoturismo no regulado y a gran escala se afecta el ambiente tanto física como culturalmente y más aún, si no se genera un plan de manejo que tenga en cuenta actividades que minimicen los impactos y puedan ser monitoreados. Algunos autores han tratado los múltiples tipos de impactos que genera el ecoturismo sobre los ecosistemas naturales a través de una variedad de mecanismos y a diferentes escalas que incluyen: el número de personas, la edad de los grupos, las actividades a realizar, el equipamiento, los impactos según la habilidad y práctica al realizar las actividades, el ecosistema, la estación climática y el régimen de manejo (Buckley, 2003; Liddle, 1997; Manning, 1998; Newsome, Moore y Dowling, 2012; Pickering y Hill, 2007).

Los impactos van desde los mínimos causados por el paso de los excursionistas por los senderos, hasta los impactos causados por las infraestructuras en áreas protegidas y el turismo intensivo en las áreas de amortiguación. Los principales efectos del ecoturismo mal planeado son la compactación y daño mecánico del suelo por el paso constante de las personas, la muerte selectiva de especies vegetales sobre los senderos y sus cercanías, degradación del hábitat para especies de flora y fauna, basura en lugares no permitidos, expansión de la infraestructura como vías de acceso y edificaciones para hoteles y la no inclusión de las comunidades locales en la planeación y manejo de estas actividades.

A pesar, de que no se hace una eliminación tan drástica de la vegetación como puede suceder por otro tipo de disturbio, si se puede incrementar su deterioro al colocar las vallas de información y al establecer los senderos para el recorrido de los visitantes, los cuales actúan como barrera para los movimientos de la fauna silvestre. Igualmente, la introducción y abandono de perros y gatos dentro de las áreas protegidas causan un desplazamiento de la fauna silvestre y se pueden establecer poblaciones ferales de estas especies domésticas, así como la introducción de especies vegetales invasoras y exóticas. El flujo de vehículos puede ocasionar accidentes y muerte de fauna silvestre, y el ruido de los motores puede perturbar el hábitat de las aves y demás animales (Buckley, 2004).

De esta manera, se plantea que el ecoturismo manejado de forma no adecuada puede considerarse como un tipo de disturbio que causa unos determinados procesos de degradación. Sin embargo, el ecoturismo manejado apropiadamente puede visto como una gran estrategia de restauración ecológica ya que, puede integrar diferentes acciones que mitiguen estos impactos, contribuyan a la restauración y conservación de los ecosistemas y de los territorios en donde se encuentran. Adicionalmente, se ha convertido en una herramienta importante para las comunidades locales que están interesadas en promover las prácticas sostenibles con el medio ambiente de su región, la preservación de su cultura y de prácticas tradicionales sostenibles, y en conservar la biodiversidad (Honey, 2006).

Particularmente, en un ecosistema tan especial como el páramo, por su condición de vulnerabilidad, su alta diversidad en biota, sus elementos culturales y de paisaje, y su relación con un recurso tan importante como el agua, uno de los usos que podría permitirse, sin causar grandes impactos, está restringido al pastoreo extensivo estacional en valles glaciales con pantanos y cubiertos por pastos cortos, es el ecoturismo, actividad con alto potencial en este ecosistema (Monasterio y Molinillo, 2001).

Buytaert *et al.* (2006) mencionan que el turismo puede convertirse en una oportunidad para el manejo de las áreas de páramo ya que, ofrece una opción económica para las personas de estas regiones y una estrategia para la conservación de la biodiversidad, aunque, si es manejado de manera intensiva puede convertirse en una amenaza para la provisión de los servicios ecosistémicos. Adicionalmente, Monasterio y Molinillo (2001) seleccionan esta actividad como un elemento prioritario a escala regional que puede contribuir al manejo del agua como servicio ecosistémico fundamental de los páramos.

El ecoturismo centra su acción principalmente en tres criterios, el primero, es que los atractivos deben estar basados en la naturaleza, el segundo, es que la experiencia y los productos sigan prácticas y principios de sostenibilidad ecológica, socio-cultural y económica, y el tercero, es que sea una actividad educativa y de disfrute para los visitantes (Blamey, 1997,

2001). Si estos principios se cumplen, los impactos sobre el ecosistema no pasarán de la escala de parcela y las acciones que se deben hacer para restaurar y recuperar los lugares frecuentados por los visitantes pueden limitarse a las áreas de acción de los senderos. Sin embargo, es de resaltar que se requiere un planteamiento claro y acciones concretas en torno a los objetivos y las estrategias de restauración ecológica que se implementarán y a la conservación de la biodiversidad en estas áreas.

Teniendo en cuenta que uno de los impactos más contundentes del ecoturismo es el pisoteo continuo y las fuerzas mecánicas que intervienen al hacer uso constante de las zonas por el tránsito de los visitantes, sobre todo en aquellas no designadas para esta actividad, el proceso de degradación más común es la compactación de suelo y otros daños en su estructura, que bajan la penetrabilidad, la porosidad, disminuyen la retención e infiltración de agua en el suelo generando estrés en las raíces de las plantas y dificultades para absorción de nutrientes, y por lo tanto se disminuye o elimina la disponibilidad de micrositios.

Igualmente, el pisoteo y las fuerzas mecánicas ejercidas por el paso constante de los visitantes provocan daños físicos o incluso la muerte selectiva de especies nativas que se encuentran en los bordes de los senderos o en áreas cercanas a estos. La consecuencia de este proceso de degradación es la disminución de la riqueza y abundancia de estas especies en particular, así como la alteración de dinámicas ecológicas como la dispersión de semillas.

Otro de los procesos de degradación promovidos por el ecoturismo es el transporte e introducción de especies exóticas e invasoras que puede tener consecuencias importantes para la dinámica del ecosistema. Lo más importante es que genera competencia de recursos con las especies nativas.

Adicionalmente, la construcción de vías de acceso y la adecuación de infraestructura para soportar la afluencia de visitantes, como hoteles o lugares para su alojamiento, así como vallas de información y la apertura de senderos, genera la eliminación de áreas de vegetación con la consecuente disminución de la fuente de propágulos y la fragmentación del hábitat de especies de flora y fauna.

La primera estrategia recomendada, y en este caso un primer paso para superar las barreras a la restauración de estos lugares es la delimitación física de los senderos y sitios de paso por medio de cercas, lo que favorece la regeneración natural y asistida de los lugares que no se usan para ecoturismo. Como medida de prevención se recomienda instalar estructuras livianas, como escalinatas y pasadores en madera, piedra o poliuretano, que acondicionen los lugares para el paso constante de visitantes con el ánimo de evitar futuros daños en el suelo del sendero y que así se abran rutas alternas por zonas no previstas para estas actividades. Adicionalmente, estas estructuras livianas pueden hacer más seguro y sencillo el tránsito de todo tipo de visitantes.

Un segundo paso, es la descompactación del suelo que favorece la aireación y reestructuración del suelo, contribuyendo a superar las barreras impuestas por la falta de penetrabilidad y porosidad.

Por otro lado, la reubicación de plantas ayuda a superar la barrera de la no expresión del banco de semillas, lo que limita una de las formas de regeneración natural de los ecosistemas.

Se tienen ejemplos de experiencias en ecoturismo que tienen tales cosas buenas. La mayoría del ecoturismo se realiza en áreas con alguna figura de protección. La [tabla 6](#) presenta los principales escenarios posibles dados por la presencia actividades ecoturísticas.

Tabla 6. Escenario de restauración de páramos con actividades ecoturísticas, y estrategias de restauración propuestas.

Ecosistema / Comunidad	Disturbio	Procesos de degradación	Barreras a la restauración	Estrategias
Páramo (comunidades de pajonal y Chuscal)	Ecoturismo	Compactación del suelo por fuerzas mecánicas debidas al paso de los visitantes en lugares diferentes a los senderos designados para las caminatas o excursiones	Afectación de la porosidad y penetrabilidad de los suelos que genera estrés en las raíces de las plantas y dificultades para absorción de nutrientes.	Descompactación del suelo Inicialmente trasplante de especies nativas con raíces profundas y fuertes que ayuden a mejorar la porosidad y penetrabilidad de las raíces de otras plantas (se recomiendan gramíneas como <i>Calamagrostis</i> sp., <i>Agrostis</i> sp. entre otras especies de pastos propios de páramo). Posteriormente el trasplante de otras especies para el enriquecimiento de las áreas.
			No expresión del banco de semillas por falta de micrositios adecuados	Descompactación del suelo Trasplante de especies nativas y propias de la comunidad vegetal presente en este lugar con el fin de aumentar la abundancia y riqueza de especies
			Afectación de la regulación y flujos hídricos del suelo que genera estrés en las raíces de las plantas y dificultades para absorción de nutrientes.	Construcción de canales que desvíen el agua de las zonas del sendero y la conduzcan por otro lugar con el fin de mitigar el daño mecánico de suelos encharcados en los páramos y se mejore el flujo hídrico del lugar.
		Eliminación de relictos de vegetación para el establecimiento de senderos, vallas de información e infraestructura como vías de acceso y edificaciones para hoteles	Disminución de fuentes de propágulos de plantas.	Inicialmente trasplante de especies nativas resistentes a suelos encharcados que mejoren las condiciones del suelo para posteriormente trasplantar especies que enriquezcan el área.
			Genera barreras para los movimientos de la fauna silvestre	Trasplante de especies nativas y propias de la comunidad vegetal presente en este lugar con el fin de aumentar la biodiversidad. En este caso cobran importancia las especies que ofrezcan algún tipo de recurso para la fauna como especies de ericáceas, asteráceas y melastomatáceas principalmente.
			Cambia la dinámica de desplazamiento de la fauna y dispersión de la flora	

continuación tabla 6

Ecosistema / Comunidad	Disturbio	Procesos de degradación	Barreras a la restauración	Estrategias
Páramo (Comunidades de pajonal y Chuscal)	Ecoturismo	Muerte selectiva de especies por pisoteo de lugares diferentes a los senderos designados para las caminatas o excursiones.	Disminución del número de individuos de plantas que afecta la dinámica de las comunidades y poblaciones vegetales	
		Degradación del hábitat de las especies de la fauna y flora silvestre	Desequilibrio en la dinámica poblacional de especies de flora y fauna	
		Introducción de plantas exóticas y/o invasoras	Competencia por recursos y afectación de la supervivencia de plantas	

Fuente: elaboración propia.

Restauración de humedales

El aspecto más importante de los páramos es su red hidrológica compuesta por lagunas de origen glaciar, ríos, humedales y los suelos porosos con capacidad de almacenar agua. Los humedales de páramo son primordialmente turberas, pantanos (charcas y cubetas) con vegetación acuática en diferentes estados sucesionales, Cleef (1981) reporta 42 tipos de comunidades acuáticas para la Cordillera Oriental de Colombia. En los páramos húmedos los chuscales de *Swallenocloa tesellata* son comunidades con el nivel freático superficial lo cual entraría dentro de la definición de humedal.

Los humedales de los páramos corresponden a zonas anegadas con suelos ácidos dominadas principalmente por musgos y plantas herbáceas, como casi todos los humedales en el mundo, han sido drenados y están en proceso de terrización. Muchos humedales se han perdido por colmatación, desecación, alteración de su hidrología y compactación del suelo.

Los principales humedales de los páramos son las turberas las cuales se desarrollan en depresiones topográficas localizadas en valles de origen glaciar y mesetas. Están presentes en todo el gradiente altitudinal altoandino. En la transición bosque altoandino-subpáramo-páramo es común encontrar las turberas de *Sphagnum* spp, más arriba están las turberas de

Plantago rígida (Figura 46) y en el superpáramo las turberas de *Distichia muscoides* (Cleef 1981).

Las turberas se desarrollan mediante dos procesos: 1) terrización o relleno de lagos poco profundos y 2) paludificación de terrenos mal drenados con la formación de turba directamente sobre suelo mineral. Con el tiempo, la acumulación de restos vegetales cambia las condiciones ambientales del sustrato, provocando un cambio de hábitats acuáticos a semiacuáticos a pantanos que luego pueden evolucionar a un pantano con un espesor de turba creciente (Quinty y Rochefort 2003).

Las turberas son reconocidas como importantes sumideros terrestres de carbono ya que, las tasas de producción primaria son superiores a las tasas de descomposición, y como resultado, el flujo de CO₂ a la atmósfera y la liberación de carbono orgánico disuelto se reducen (Limpens *et al.*, 2008, Benavides, 2013).

En los suelos en general los microorganismos liberan el CO₂ a la atmosfera como parte la de descomposición de la materia orgánica. Sin embargo, en las turberas, los microorganismos son inhibidos por diversas condiciones ambientales, tales como el agua anegada, los bajos niveles de oxígeno o pH, la presencia de compuestos fenólicos o las bajas temperaturas (Freeman *et al.*, 2001, 2004); esta inhibición es la responsable de que la descomposición microbiana sea lenta y los nutrientes presentes en los tejidos de las plantas muertas se recicle lentamente,

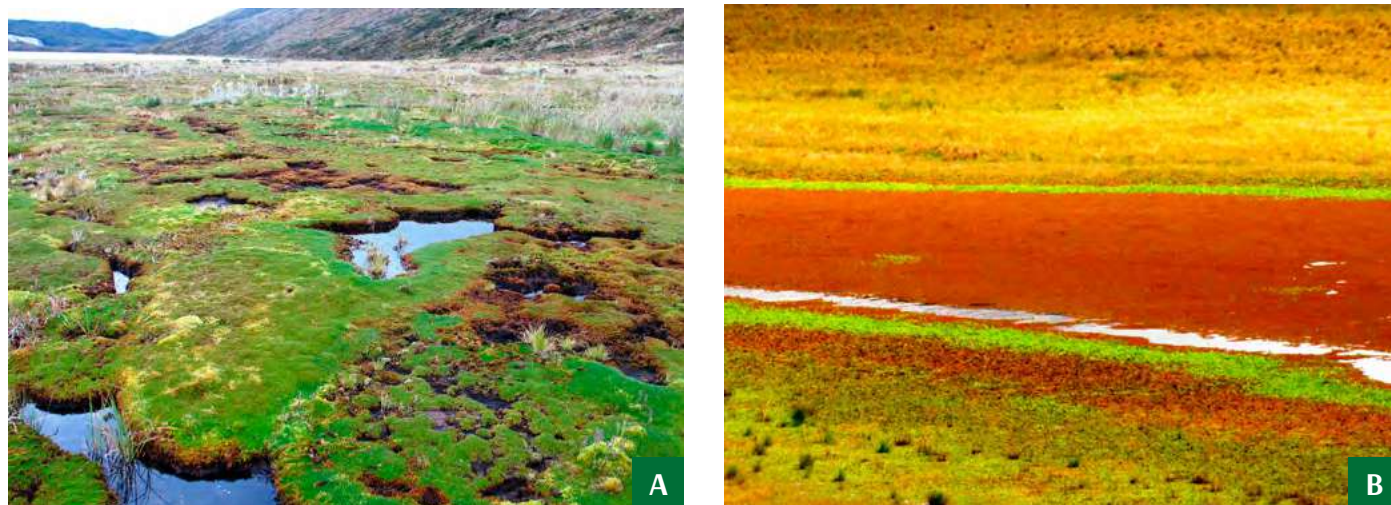


Figura 46. A) Turberas de *Plantago rigida* en el PNN Nevados y B) turberas de *Sphagnum* spp. en el PNN Sumapaz.

Fuente: GREUNAL.

almacenándose el carbono en el suelo en forma de turba. Las turberas se encuentran altamente amenazadas por el aumento de la temperatura, el drenaje por actividad humana y la exposición a la sequía, lo que cambia su funcionamiento y potencialmente puede liberar todo el carbono almacenado por milenios (Benavides, 2013)

Debido a su alto valor como sumidero de carbono, se ha puesto mucho énfasis en definir las consecuencias del cambio global en el funcionamiento del ecosistema y evaluar varios factores de perturbación como incendios, sequías estacionales, enriquecimiento de nutrientes, aumento de la temperatura o cambios en el régimen del nivel freático (Freeman *et al.*, 2001, 2004; Limpens *et al.*, 2008).

Restauración de humedales de páramo

Los humedales no son sistemas aislados, sino sistemas complejos con muchas interacciones, es importante tener en cuenta que la restauración de humedales depende de los ecosistemas terrestres que los rodean y de su conectividad hídrica, por eso en el páramo es mejor hablar de complejos de humedales y sus microcuencas.

Como los humedales son áreas de transición entre los ecosistemas terrestres y acuáticos es importante

caracterizar: 1) todas las influencias que pueden afectar su hidrología (fuentes de agua y duración y tiempo de inundación), 2) el entorno geomorfológico de herencia glaciar en los páramos, 3) los tipos de vegetación (sumergida, flotante de borde), 4) suelos (minerales o de turba) y 5) la química del agua.

A continuación, se enumeran los principales pasos para la restauración de humedales:

1. El primer paso es la caracterización del sitio (paisaje que rodea el humedal o complejo de humedales) y la definición del ecosistema o comunidad de referencia sea un humedal o un complejo de humedales.
2. Establecer los factores de deterioro y su escala (fuego, ganadería, minería, erosión, extracción de agua).
3. Caracterizar el entorno o red hidrológica.
4. Estudiar la relación entre topografía, pendientes y movimiento del agua.
5. Características del sustrato (suelo mineral o turba).
6. Definir el estado químico del agua.
7. Caracterizar la vegetación existente en el humedal y en los alrededores (fuente de material vegetal: hierbas, arbustos, arbolitos).
8. Establecer los objetivos de restauración.
9. Empezar las acciones de restauración.
10. Monitoreo.

Las acciones de restauración más importantes son el restablecimiento del nivel freático y la recuperación de la vegetación original. En el caso de las turberas la restauración tiene como objetivo devolver las turberas a un estado estable en el que puedan funcionar de forma natural. Esto se logra principalmente estabilizando las condiciones adecuadas de nivel de agua para soportar la vegetación de la turbera que es responsable de establecer y proteger el depósito de carbono de la turba. Por ejemplo, en las turberas de *Sphagnum* spp. hay que reintroducir y reimplantar la capa de musgos. Es necesario aprender a propagar el *Sphagnum* y reintroducirlo ya que, es la especie más importante de las turberas para la acumulación de agua.

La restauración de los humedales de páramo trae muchos beneficios, que incluyen:

1. Regular las entradas y salidas de agua
2. Reducir las emisiones de carbono y metano
3. Reducir los caudales máximos de los ríos para limitar las inundaciones
4. Mejorar la calidad del agua para consumo humano
5. Proporcionar hábitats para la fauna

Referencias

- Acero Nitola, A. M., y Cortés Pérez, F. (2014). Propagación de especies nativas con potencial para restauración ecológica en la microcuenca río La Vega, Tunja-Boyacá. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 38(147), 195. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.76>
- Aguirre, N., Torres, J., y Velasco-Linares, P. (2013). *Guía para la restauración ecológica en los páramos del Antisana*. Quito, Ecuador: Condesan.
- Allan J.D., Johnson L. (1997). Catchment-scale analysis of aquatic ecosystems. *Freshwater Biology*, 37: 107-111. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.00155.x>
- Allen, A., Santana-Michel, F., Ortiz Arrona, C. y Zedler, J. (2010). Integrating Ecological and Ethnobotanical Priorities into Riparian Restoration. *Ecological Restoration*, 28:3. <https://doi.org/10.3368/er.28.3.377>
- Alpert, P., y Maron, J. L. (2000). Carbon Addition as a Countermeasure Against Biological Invasion by Plants. *Biological Invasions*, 2(1), 33–40. <https://doi.org/10.1023/A:1010063611473>
- Ammond, S. A., y Litton, C. M. (2012). Competition between native hawaiian plants and the invasive grass *Megathyrsus maximus*: Implications of functional diversity for ecological restoration. *Restoration Ecology*, 20(5), 638–646. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2011.00806.x>
- Anderson, E. P., Marengo, J. A., Villalba, R., Halloy, S. R., Young, B. E., Cordero, D., ... Carrascal, D. R. (2012). Consecuencias del cambio climático en los ecosistemas y servicios ecosistémicos de los Andes Tropicales. En S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jørgensen, y H. Tiessen (Eds.), *Cambio climático y biodiversidad en los Andes tropicales* (pp. 1 – 22). París: Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global (IAI) y Comité científico sobre problemas del medio ambiente (SCOPE).
- Araujo, I., Angulo, N., Cárdenas, C., Méndez, M., Morante, M., y Machado, M. (2005). Biorremediación de suelos con consorcio bacteriano, compostaje y fertilización. *Biológico*, 38(3), 186–202.
- Armenteras, D. y Vargas-Ríos, O. (2016). Patrones del paisaje y escenarios de restauración: acercando escalas. *Acta Biológica Colombiana*, 21(1) Supl: S 229-239 <https://doi.org/10.15446/abc.v21n1Supl.50848>
- Ávila-R, L. (2014). *Control de gramíneas exóticas en zonas de páramo alterado a través de matrices de leguminosas arbustivas y herbáceas para la conformación de núcleos de regeneración* (Maestría). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Ávila-R, L., y Vargas-Ríos, O. (2009). Formación de núcleos de restauración de *Lupinus bogotensis* dentro de claros en plantaciones de *Pinus patula* y *Cupressus lusitanica*. En O. Vargas-Ríos, O. León, y A. Díaz-Espinosa (Eds.), *Restauración ecológica en zonas invadidas por retamo espinoso y plantaciones forestales de especies exóticas* (pp. 234–264). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Ávila-R, L., y Vargas-Ríos, O. (2009). Formación de núcleos de restauración de *Lupinus bogotensis* dentro de claros en plantaciones de *Pinus patula* y *Cupressus lusitanica*. En Vargas-Ríos, O., O. León y A. Espinoza-Díaz (eds.) *Restauración ecológica en zonas invadidas por retamo espinoso y plantaciones*

- forestales de especies exóticas. Universidad Nacional de Colombia.
- Baasch, A., Kirmer, A., y Tischew, S. (2012). Nine years of vegetation development in a postmining site: effects of spontaneous and assisted site recovery. *Journal of Applied Ecology*, 49(1), 251-260. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02086.x>
- Bain, M.B., Harig, A.L., Loucks, D.P., Goforth, R.R., y Mills K.E. (2000). Aquatic ecosystem protection and restoration: advances in methods for assessment and evaluation. *Environmental Science and Policy* 3: S89-S98. [https://doi.org/10.1016/S1462-9011\(00\)00029-0](https://doi.org/10.1016/S1462-9011(00)00029-0)
- Barrera-Cataño, J. I., Contreras-Rodríguez, S., Garzón-Yepes, N. V., Moreno-Cárdenas, A. C., y Montoya-Villareal, S. P. (2010). *Manual para la restauración ecológica de los ecosistemas disturbados del Distrito Capital*. Bogotá: Secretaria Distrital de Ambiente (SDA)–Pontificia Universidad Javeriana (PUJ).
- Bechara, F.C., E.M. Campos, K. Duarte, G. Vagner de Araujo, Zamorano, A. y Reis, A. (2007). Unidades Demonstrativas de Restauração Ecológica através de Técnicas Nucleadoras de Biodiversidade. *Revista Brasileira de Biociências*, 5, 9–11.
- Benavides, J.C. (2013). Perturbaciones en las turberas de páramo: la acción del hombre y el clima. En: Corté-Duque J. y Sarmiento. C. (Eds) *Visión socioecosistémica de los páramos y la alta montaña colombiana: Memorias del proceso de definición de criterios para la delimitación de páramos*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C. Colombia.
- Blamey, R. K. (1997). Ecotourism: The search for an operational definition. *Journal of Sustainable Tourism*, 5(2), 109–130. <https://doi.org/10.1080/09669589708667280>
- Blamey, R. K. (2001). Principles of ecotourism. En D. B. Weaver (Ed.), *The Encyclopedia of Ecotourism* (pp. 5–22). Wallingford, UK: CAB International. <https://doi.org/10.1079/9780851993683.0005>
- Blangy, S., y Mehta, H. (2006). Ecotourism and ecological restoration. *Journal for Nature Conservation*, 14(3–4), 233–236. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2006.05.009>
- Boanares, D. y de Azevedo, C. S. (2014). The use of nucleation techniques to restore the environment: a bibliometric analysis. *Natureza y Conservacao*, 12(2):93–98. <https://doi.org/10.1016/j.ncon.2014.09.002>
- Boon P.J. (1998). River restoration in five dimensions. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 8, 257–264. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-0755\(199801/02\)8:1<257::AID-AQC281>3.0.CO;2-C](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-0755(199801/02)8:1<257::AID-AQC281>3.0.CO;2-C)
- Brown, S., y Lugo, A. E. (1994). Rehabilitation of tropical lands: a key to sustaining development. *Restoration Ecology*, 2(2), 97–111. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.1994.tb00047.x>
- Buckley, R. (2003). Ecological Indicators of Tourist Impacts in Parks. *Journal of Ecotourism*, 2(1), 54–66. <https://doi.org/10.1080/14724040308668133>
- Buckley, R. (2004). *Environmental impacts of ecotourism*. Cambridge, Massachusettes: CABI Publishing. <https://doi.org/10.1079/9780851998107.0000>
- Buitrago, E. A. (2012). *Entre el agua y el oro: tensiones y reconfiguraciones territoriales en el municipio de Vetás, Santander, Colombia*. (Tesis de grado). Universidad Nacional de Colombia. <http://www.bdigital.unal.edu.co/9059/>
- Buytaert, W., Celleri, R., Debievre, B., Cisneros, F., Wyseure, G., Deckers, J., y Hofstede, R. (2006). Human impact on the hydrology of the Andean páramos. *Earth-Science Reviews*, 79(1-2), 53–72. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2006.06.002>
- Buytaert, W., Iñiguez, V., y Bièvre, B. D. (2007). The effects of afforestation and cultivation on water yield in the Andean páramo. *Forest Ecology and Management*, 251(1-2), 22–30. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.06.035>
- Buytaert, W., y Beven, K. (2011). Models as multiple working hypotheses: hydrological simulation of tropical alpine wetlands. *Hydrological Processes*, 25(11): 1784-1799. <https://doi.org/10.1002/hyp.7936>
- Cabin, R. J., Weller, S. G., Lorence, D. H., Cordell, S., Hadway, L. J., Montgomery, R., ... Urakami, A. (2002). Effects of light, alien grass, and native species additions on hawaiian dry forest restoration. *Ecological Applications*, 12(6), 1595–1610.

- [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012\[1595:EOLAGA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[1595:EOLAGA]2.0.CO;2)
- Cabrera, M., y Ramírez, W. (2014). *Restauración ecológica de los páramos de Colombia. Transformación y herramientas para su conservación*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C. Colombia. 296 pp.
- Calderón-Hernández, M., y Pérez-Martínez, L. V. (2018). Seed desiccation tolerance and germination of four Puya (Bromeliaceae) high-andean tropical species from Colombia. *Caldasia*, 40(1), 177-187. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v40n1.67740>.
- Cárdenas, M. F. y Tobón, C. (2017). Recuperación del funcionamiento hidrológico de ecosistemas de páramo en Colombia. *Revista UDCA Actualidad y Divulgación Científica*, 20(2), 403-412. <https://doi.org/10.31910/rudca.v20.n2.2017.381>
- Cárdenas, C., Posada, C., y Vargas-Ríos, O. (2002). Banco de semillas germinable de una comunidad vegetal de paramo húmedo sometida a quema y pastoreo (Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia). *Ecotropicos*, 15(1), 51-60.
- Castiblanco-Álvarez, F. (2012). Control de pastos exóticos mediante sombreado artificial y reubicación de especies nativas como estrategias para la restauración ecológica del páramo andino (PNN Chingaza-Colombia). (Trabajo de grado). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Cavieres, L., Badano, E., Sierra-Almeida, A., y Molina-Montenegro, M. (2007). Microclimatic modifications of cushion plants and their consequences for seedling survival of native and non-native herbaceous species in the high Andes of central Chile. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 39(2), 229-236. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2007\)39\[229:MMO-CPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2007)39[229:MMO-CPA]2.0.CO;2)
- Ceccon, E. (2013). Bases prácticas para la restauración ecológica. En *Restauración en bosques tropicales: fundamentos ecológicos, prácticos y sociales*. (pp. 81-137). Ciudad de México: Díaz de Santos/UNAM-CRIM.
- Challenger, A., Bocco, G., Equihua, M., Lazos-Chavero, E. y Maass, M. (2014). La aplicación del concepto del sistema socioecológico: alcances, posibilidades y limitaciones en la gestión ambiental de México. *Investigación Ambiental*, 6(2), 1-21.
- Chapin III, F.S., P.A. Matson, H.A. Mooney (2002). *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer-Verlag. 436 p. <https://doi.org/10.1007/b97397>
- Chaves, J. M. (2011). *Análisis multicriterio de la sustentabilidad ambiental de los sistemas productivos agropecuarios presentes en la alta montaña del complejo Páramo de Guerrero* (Tesis de Maestría). Universidad Nacional de Colombia.
- Cleef, A.M. 1981. *The vegetation of the páramos of the Colombian Cordillera Oriental*. *Dissertationes Botanicae*, Band 61. Cramer, Vaduz, Principado de Liechtenstein
- Collins, S.L. (1989). Experimental analysis of patch dynamics and community heterogeneity in tallgrass prairie. *Vegetatio*, 85, 57-66. <https://doi.org/10.1007/BF00042255>
- Conlin, D. B., y Ebersole, J. J. (2001). Restoration of an alpine disturbance: Differential success of species in turf transplants, Colorado, U.S.A. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 33(3), 340-347. <https://doi.org/10.1080/15230430.2001.12003438>
- Cortés-Duque, J. y Sarmiento, C. (2013). *Visión socioecosistémica de los páramos y la alta montaña colombiana: memorias del proceso de definición de criterios para la delimitación de páramos*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C. Colombia.
- Cuesta, F., Muriel, P., Beck, S., Meneses R.I., Halloy, S., Salgado, S., Ortiz E. y Becerra M.T. (2012). *Biodiversidad y Cambio Climático en los Andes Tropicales—Conformación de una red de investigación para monitorear sus impactos y delinear acciones de adaptación*. Red Gloria-Andes. Lima-Quito. 180 p.
- Cuesta, F., Sevink, J., Llambí, L. D., De Bièvre, B. y Posner J. (2013). *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos*, CONDESAN, Quito, Ecuador.
- Curtis, M. J., y Claassen, V. P. (2009). Regenerating Topsoil Functionality in Four Drastically Disturbed Soil Types by Compost Incorporation. *Restoration Ecology*, 17(1), 24-32. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00329.x>

- Díaz, S., Cabido, M., y Casanoves, F. (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9(1), 113–122. <https://doi.org/10.2307/3237229>
- Díaz-Espinosa, A., León, O., y Vargas-Ríos, O. (2007). Sobrevivencia y crecimiento de plántulas debajo de *Lupinus bogotensis*: implicaciones para la restauración ecológica. En O. Vargas-Ríos (Ed.), *Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino: El caso de la reserva forestal de Cogua, Cundinamarca* (Segunda., pp. 152–172). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Díaz-Espinosa, A., y Vargas-Ríos, O. (2009). Efecto de la siembra de leguminosas herbáceas y arbustivas sobre el control en el establecimiento de la especie invasora *Ulex europaeus* L. (Fabaceae), en los alrededores de Chisacá (localidad de Usme. Bogotá D.C.). En O. Vargas-Ríos, O. León, y A. Díaz-Espinosa (Eds.), *Restauración Ecológica en zonas invadidas por retamo espinoso y plantaciones forestales de especies exóticas* (pp. 93–130). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Díaz-Martín, R. M. (2004). *Variación espacio-temporal de la lluvia de semillas en pastizales abandonados de alta montaña tropical (Reserva Forestal Municipal de Cogua)*. (Trabajo de Grado). Universidad Nacional de Colombia. 190p.
- Díaz- Martín, R. (2007). Lluvia de semillas en áreas de alta montaña tropical con diferentes tipos de transformación. En: Vargas-Ríos, O. (Ed.) *Restauración ecológica del bosque altoandino. Estudios diagnósticos y experimentales en los alrededores del Embalse de Chisacá. Localidad de Usme. Bogotá D.C.* Grupo de Restauración Ecológica. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D.C. p. 146–180
- Duque, M. V. (2011). Minería en el Páramo de Santurbán: ¡No viable! <http://razonpublica.com/index.php/econom-y-sociedad-temas-29/1717-mineria-en-el-paramo-de-santurban-ino-viable.html>
- El Tiempo. (2010). Por probable contaminación del agua, murieron por lo menos unas cuatro mil truchas en Tasco. <http://www.eltiempo.com/archivo/documento/CMS-7965521>
- Farley, K. A., Bremer, L. L., Harden, C. P., y Hartsig, J. (2013). Changes in carbon storage under alternative land uses in biodiverse Andean grasslands: implications for payment for ecosystem services. *Conservation Letters*, 6(1), 21–27. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2012.00267.x>
- Fattorini, M. (2001). Establishment of transplants on machine-graded ski runs above timberline in the Swiss Alps. *Restoration Ecology*, 9(2), 119–126. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100x.2001.009002119.x>
- Fenner, M. (1987). Seedlings. *New phytologist*, 106(Supp), 35–47. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb04681.x>
- Fierro, J. (2013). Una aproximación sintética sobre impactos ambientales de la minería no legal. En L. J. Garay (Ed.), *Institucionalidad y territorio, paradojas y conflictos* (Contraloría General de la República., Vol. 2, pp. 193-228). Bogotá D. C., Colombia: Imprenta Nacional de Colombia.
- Freeman, C., Evans, C., Monteith, D.T., Reynolds, B. and Fenner, N. (2001). Export of organic carbon from peat soils. *Nature*, 412, 785. <https://doi.org/10.1038/35090628>
- Freeman, C., Fenner, N., Ostle, N.J., Kang, H., Dowrick, D.J., Reynolds, B. (2004). Export of dissolved organic carbon from peatlands under elevated carbon dioxide levels. *Nature*, 430, 195-198. <https://doi.org/10.1038/nature02707>
- García, J. F., García, D. C., y Correa de Restrepo, M. (2005). Incidencia de micorrizas arbusculares y vesículo-arbusculares como estrategia adaptativa de plantas de páramo y del bosque altoandina. En M. A. Bonilla-Gómez (Ed.), *Estrategias adaptativas de plantas del páramo y del bosque altoandino en la cordillera Oriental de Colombia* (pp. 55-81). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- García- Romero, J. F., García-Fernández, D. C., y de Restrepo, M. C. (2004). Incidencia de las micorrizas arbusculares y vesículo arbusculares como estrategia adaptativa de especies de páramo y selva altoandina, cordillera oriental de Colombia. *Colombia forestal*, 8(17), 43–59. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2004.1.a03>
- Giraldo-Cañas, D. (2010). Distribución e invasión de Gramineas C3 y C4 (Poaceae) en un gradiente altitudinal de los Andes de Colombia. *Caldasia*, 32(1), 65–86.

- Giraldo-Cañas, D. (2011). Catálogo de la familia Poaceae en Colombia. *Darwiniana*, 49(2), 139–247.
- Gómez-Ruiz, P. A., Lindig-Cisneros, R., y Vargas-Ríos, O. (2013). Facilitation among plants: A strategy for the ecological restoration of the high-andean forest (Bogotá, D.C.—Colombia). *Ecological Engineering*, 57, 267–275. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.04.049>
- González-Pinto, A.L. (2017). *Biodiversidad y cambio climático en Colombia: Avances, perspectivas y reflexiones*. Bogotá D.C. Colombia. Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis. 160 p.
- Goodwin, H. (1996). In pursuit of ecotourism. *Biodiversity and Conservation*, 5(3), 277–291. <https://doi.org/10.1007/BF00051774>
- Guerrero, E. (2009). *Implicaciones de la minería en los páramos de Colombia, Ecuador y Perú. Documento de trabajo* (Proyecto Páramo Andino). http://www.bibliotecavirtual.info/wpcontent/uploads/2011/04/Informe_Mineria__Paramos__Version_Preliminar_.pdf
- Harden, C. P., Hartsig, J., Farley, K. A., Lee, J., y Bremer, L. L. (2013). Effects of Land-Use Change on Water in Andean Páramo Grassland Soils. *Annals of the Association of American Geographers*, 103(2), 375–384. <https://doi.org/10.1080/00045608.2013.754655>
- Hardwick, K., Healey, J., Elliott, S., Garwood, N., y Anusarnsunthorn, V. (1997). Understanding and assisting natural regeneration processes in degraded seasonal evergreen forests in northern Thailand. *Forest Ecology and Management*, 99(1–2), 203–214. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00206-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00206-5)
- Hardwick, K., Healey, J. R., Elliott, S., y Blakesley, D. (2004). Research needs for restoring seasonal tropical forests in Thailand: accelerated natural regeneration. *New Forests*, 27(3), 285–302. <https://doi.org/10.1023/B:NEFO.0000022228.08887.d2>
- Hartsig, J. J. (2011). *The Effects of Land-Use Change on the Hydrological Properties of Andisols in the Ecuadorian Paramo* (Master of Science). University of Tennessee.
- Hoban, S., y Schlarbaum, S. (2014). Optimal sampling of seeds from plant populations for ex-situ conservation of genetic biodiversity, considering realistic population structure. *Biological Conservation*, 177, 90–99. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.06.014>
- Hofstede, R., Calles, J. López, V., Polanco, R., Torres, F., Ulloa, J., Vasquez, A. y Cerra, M. (2014). Los páramos Andinos. ¿Qué sabemos? Estado del conocimiento sobre el impacto del cambio climático en el ecosistema páramo. Quito: UICN.
- Hofstede, R. G. (1995). *Effects of burning and grazing on a Colombian páramo ecosystem*. Universiteit van Amsterdam, Amsterdam. <https://doi.org/10.2307/1552062>
- Hofstede, R. G. M., Castillo, M. X. M., y Osorio, C. M. R. (1995). Biomass of Grazed, Burned, and Undisturbed Páramo Grasslands, Colombia. I. Aboveground Vegetation. *Arctic and Alpine Research*, 27(1), 1–12.
- Hofstede, R. G. M., Chilito, E. J. P., y Sandovals, E. M. (1995). Vegetative structure, microclimate, and leaf growth of a páramo tussock grass species, in undisturbed, burned, and grazed conditions. *Plant Ecology*, 119(1), 53–65.
- Hofstede, R. (2008). Los servicios del ecosistema páramo: una visión desde la evaluación de ecosistemas del milenio. En P. Mena (Ed.), *Servicios ambientales* (EcoCiencia., Vol. 24, pp. 5-23). Quito, Ecuador: Ediciones Abya Yala. http://www.ecociencia.org/archivos/paramo_GTP24-091128.pdf.
- Holl, K.D., y Aide, T.M. (2011). When and where to actively restore ecosystems? *Forest Ecology and Management*, 261(10), 1558-1563. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.004>
- Honey, M. (2006). Foreword. In *Le guide des destinations indigenes*. Montpellier: Indige'ne editions.
- Hughes, F. M. R., Colston, A., y Mountford, J. O. (2005). Restoring riparian ecosystems: the challenge of accommodating variability and designing restoration trajectories. *Ecology and society*, 10(1). <https://doi.org/10.5751/ES-01292-100112>
- Insuasty-Torres, J., Gómez-Ruiz, P. A., Rojas-Zamora, O., Cárdenas, C., y Vargas-Ríos, O. (2011). Estrategias para la restauración ecológica de los páramos en áreas afectadas por pastoreo (Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia). En O. Vargas-Ríos y S. Reyes (Eds.), *La restauración ecológica en la*

- práctica: Memorias del I Congreso Colombiano de Restauración Ecológica* (pp. 507–525). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- IPBES (2016). Methodological Assessment of Scenarios and Models of Biodiversity and Ecosystem Services. Secretariat of the Intergovernmental Platform for Biodiversity and Ecosystem Services.
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 157–164. <https://doi.org/10.2307/3235676>
- Kim, T. J., Montagnini, F., y Dent, D. (2008). Rehabilitating Abandoned Pastures in Panama: Control of the Invasive Exotic Grass, *Saccharum spontaneum* L., Using Artificial Shade Treatments. *Journal of Sustainable Forestry*, 26(3), 192–203. <https://doi.org/10.1080/10549810701879719>
- Kirmer, A., Baasch, A., y Tischew, S. (2012). Sowing of low and high diversity seed mixtures in ecological restoration of surface mined-land. *Applied Vegetation Science*, 15(2), 198–207. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2011.01156.x>
- Kohler, J., Caravaca, F., Azcón, R., Díaz, G., y Roldán, A. (2014). Selection of Plant Species–Organic Amendment Combinations to Assure Plant Establishment and Soil Microbial Function Recovery in the Phytostabilization of a Metal-Contaminated Soil. *Water, Air, y Soil Pollution*, 225(5), 1–13. <https://doi.org/10.1007/s11270-014-1930-0>
- Kuhn, R. (2011). *No todo lo que brilla es oro: conflictos socio ambientales alrededor de dos proyectos de minería a gran escala en el Ecuador* (Maestría en Estudios Latinoamericanos. Mención en Políticas Públicas). <http://repositorio.uasb.edu.ec/handle/10644/2259>
- Kunstler, G., Curt, T., Bouchaud, M., y Lepart, J. (2006). Indirect facilitation and competition in tree species colonization of sub-Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 17(3), 379–388. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02458.x>
- Lament, W. J. (1993). Plastic Mulches for the Production of Vegetable Crops. *HortTechnology*, 3(1), 35–39. <https://doi.org/10.21273/HORTTECH.3.1.35>
- Lawrence, M. J., Marshall, D. F., y Davies, P. (1995). Genetics of genetic conservation. I. Sample size when collecting germplasm. *Euphytica*, 84(2), 89–99. <https://doi.org/10.1007/BF01677945>
- León, O. A., y Vargas-Ríos, O. (2009). Sombreado artificial y natural en el control y restauración ecológica de áreas invadidas por *Ulex europaeus* (retamo espinoso). En O. Vargas-Ríos, O. A. León, y A. Díaz-Espinoza (Eds.), *Restauración ecológica en zonas invadidas por retamo espinoso y plantaciones forestales de especies exóticas* (Universidad Nacional de Colombia, Secretaría Distrital de Ambiente., pp. 131–147). Bogotá D. C., Colombia: Gente nueva.
- León, O., Díaz-Espinoza, A., y Vargas-Ríos, O. (2008). Generación de doseles: Un primer paso para la restauración ecológica. En O. Vargas-Ríos (Ed.), *Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino: El caso de la reserva forestal municipal de Cogua, Cundinamarca* (Segunda., pp. 173–185). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- León, T., y Vargas-Ríos, O. (2018). Agroecología y restauración ecológica: dos disciplinas que se encuentran en el paisaje. *Revista Flora Capital. Jardín Botánico de Bogotá*. pp. 17–22.
- León-Gamboa, A. L., Ramos, C., y García, M. R. (2010). Effect of pine plantations on soil arthropods in a high Andean forest. *Revista De Biología Tropical*, 58(3), 1031–1048.
- León, N. (2011). El páramo de Guerrero: conflictos entre conservación y reprimarización de su economía. *Revista Geográfica de América Central*, 2(47E). <http://www.revistas.una.ac.cr/index.php/geografica/article/view/2533>
- Liddle, M. (1997). *Recreation ecology: the ecological impact of outdoor recreation and ecotourism*. Londres: Chapman y Hall.
- Lindborg, R. (2006). Recreating Grasslands in Swedish Rural Landscapes – Effects of Seed Sowing and Management History. *Biodiversity and Conservation*, 15(3), 957–969. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-3508-4>
- Limpens, J., Berendse, F., Blodau, C., Canadell, J. G., Freeman, C., Holden, J., ... y Schaepman-Strub, G. (2008). Peatlands and the carbon cycle: from local processes to global implications—a synthesis. *Biogeosciences*, 5(5), 1475–1491. <https://doi.org/10.5194/bg-5-1475-2008>

- Llambi, L.D., Soto-W, A., Céleri, R., De Bievre, B., Ochoa, B., Borja, P. (2012). *Ecología, hidrología y suelos de páramos*. Proyecto Páramo Andino. 283 p.
- Lockwood, J. L. (1997). An Alternative to Succession Assembly Rules Offer Guide to Restoration Efforts. *Ecological Restoration*, 15(1), 45–50. <https://doi.org/10.3368/er.15.1.45>
- López-Martínez, S., Gallegos-Martínez, M. E., Pérez, F. L., y Gutiérrez, R. M. (2005). Mecanismos de fitorremediación de suelos contaminados con moléculas orgánicas xenobióticas. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 21(2), 91–100.
- López C, L. M., Vázquez, H. L., y Magnitskiy, S. (2017). Vegetative propagation of native fruit species of páramo *Thibaudia floribunda* and *Cavendishia bracteata* by cuttings. *Agronomía Colombiana*, 35(1), 12-22. <https://doi.org/10.15446/agron.colomb.v35n1.61796>
- Lotero, J., Trujillo, L., Vargas-Ríos, W., y Castellanos, O. (2010). *Restauración ecológica en páramos del Parque Nacional Natural Los Nevados*. Pereira, Colombia: Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial (MAVDT), Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales de Colombia (UASPNN).
- Lotero, J., Velasco, P., Cardona, A., y Castellanos, O. (2007). *Recuperar el páramo*. *Restauración ecológica en la Laguna del Otún, PNN Los Nevados*. Pereira, Colombia: Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial (MAVDT), Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales de Colombia (UASPNN), and Corporación Autónoma Regional de Risaralda (CARDER).
- Lu, W., y Stepchenkova, S. (2012). Ecotourism experiences reported online: Classification of satisfaction attributes. *Tourism Management*, 33(3), 702–712. <https://doi.org/10.1016/j.tourman.2011.08.003>
- Mackenzie, D. D., y Naeth, M. A. (2010). The Role of the Forest Soil Propagule Bank in Assisted Natural Recovery after Oil Sands Mining. *Restoration Ecology*, 18(4), 418–427. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00500.x>
- Maestre, F. T., Bautista, S., y Cortina, J. (2003). Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in mediterranean semiarid grassland. *Ecology*, 84(12), 3186–3197. <https://doi.org/10.1890/02-0635>
- Manning, R. E. (1998). *Studies in outdoor recreation: Search and research for satisfaction*. Corvallis, Oregon, USA: Oregon State University Press.
- Marushia, R. G., y Allen, E. B. (2011). Control of Exotic Annual Grasses to Restore Native Forbs in Abandoned Agricultural Land. *Restoration Ecology*, 19(1), 45–54. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2009.00540.x>
- May, D. E., Webber, P. J., y May, T. A. (1982). Success of Transplanted Alpine Tundra Plants on Niwot Ridge, Colorado. *Journal of Applied Ecology*, 19(3), 965–976. <https://doi.org/10.2307/2403297>
- Metzger, J. P., Esler, K., Krug, C., Arias, M., Tambosi, L., Crouzeilles, R., ... y Joly, C. (2017). Best practice for the use of scenarios for restoration planning. *Current opinion in environmental sustainability*, 29, 14-25. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2017.10.004>
- McDaniel, S., y Ostertag, R. (2010). Strategic light manipulation as a restoration strategy to reduce alien grasses and encourage native regeneration in Hawaiian mesic forests. *Applied Vegetation Science*, 13(3), 280–290. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2009.01074.x>
- Molinillo, M. (1992). *Pastoreo en ecosistemas de páramo: estrategias culturales e impacto sobre la vegetación en la cordillera de Mérida, Venezuela*. Tesis de Maestría. Universidad de Los Andes, Mérida.
- Molinillo, M., y Monasterio, M. (1997). Pastoralism in paramo environments: Practices, forage, and impact on vegetation in the Cordillera of Merida, Venezuela. *Mountain Research and Development*, 17(3), 197–211. <https://doi.org/10.2307/3673848>
- Molinillo, M., y Monasterio, M. (2002). Patrones de vegetación y pastoreo en ambientes de páramo. *Ecotropicos*, 15(1), 19–34.
- Monasterio, M., y Molinillo, M. (2001). Ecological and social sustainability of agricultural production in the Cordillera of Merida: the flow of environmental services for potato crops in the high andean paramos. In *Integrated Management for Sustainable Agriculture, Forestry and Fisheries. Workshop. Cali: CIAT*.

- Montilla, M., Herrera, R. A., y Monasterio, M. (1992). Micorrizas vesículo–arbusculares en parcelas que se encuentran en sucesión–regeneración en los Andes Tropicales. *Suelo y Planta*, 2(1), 59–70.
- Montilla, M., Herrera-Peraza, R., y Monasterio, M. (2002). Influencia de los períodos de descanso sobre la distribución vertical de raíces, micorrizas arbusculares y pelos radicales en páramos andinos venezolanos. *Ecotrópicos*, 15(1), 85–98.
- Moreno, L. V. M., Fuentealba, B., Sevillano, C. S., Gómez, M. I., Segovia-Salcedo, M. C., Renison, D., ... y Hensen, I. (2018). Oportunidades para acercar la ciencia a la práctica de la restauración de bosques y arbustales de *Polylepis*. *Ecología Austral*, 28(1-bis), 291-300. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.1.529>
- Moran, R. (2013). *Preguntas y respuestas sobre minería* (p. 18). Argentina: Greenpeace. http://www.greenpeace.org/argentina/Global/argentina/report/2013/cambio_climatico/Informe-Moran-mineria.pdf
- Morrison, E. B., y Lindell, C. A. (2011). Active or Passive Forest Restoration? Assessing Restoration Alternatives with Avian Foraging Behavior. *Restoration Ecology*, 19(201), 170–177. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2010.00725.x>
- Nathan, R., y Muller-Landau, H. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 278-285. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01874-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01874-7)
- Newsome, D., Moore, S. A., y Dowling, R. K. (2012). *Natural Area Tourism: Ecology, Impacts and Management*. U.K.: Channel View Publications. <https://doi.org/10.21832/9781845413835>
- Ocampo-Veintimilla, O. (2008). *La incidencia de la colonización micorrízica en la propagación vegetativa de cuatro especies de ericaceae con fuentes de inóculo (sustratos) provenientes de la estación científica San Francisco* (Tesis de grado). Universidad Nacional de Loja, Loja, Ecuador.
- Otero, J. D., Figueroa, A., Muñoz, F. A., y Peña, M. R. (2011). Loss of soil and nutrients by surface runoff in two agro-ecosystems within an Andean paramo area. *Ecological Engineering*, 37(12), 2035–2043. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2011.08.001>
- Palmer, M. A., Bernhardt, E. S., Allan, J. D., Lake, P. S., Alexander, G., Brooks, S., ... y Sudduth, E. (2005). Standards for ecologically successful river restoration. *Journal of applied ecology*, 42(2), 208-217. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01004.x>
- Peláez, A. M. (2011). En Boyacá, minería de carbón sofoca las aguas. *Unimedios*. <http://www.agencia-denoticias.unal.edu.co/detalle/article/en-boyaca-mineria-de-carbon-sofoca-las-aguas.html>
- Pérez, V. J., García, G., y Esparza, F. (2002). Papel ecológico de la flora rizosférica en fitorremediación. *Avances Y Perspectiva*, 21, 297–300.
- Pérez-Martínez, L. V., Rodríguez, N. A., Melgarejo, L. M., y Vargas-Ríos, O. (2014). Germinación y dormancia de semillas. En O. Vargas-Ríos y L. Pérez-Martínez, *Semillas de plantas de páramo: ecología y métodos de germinación* (Grupo de Restauración Ecológica. Universidad Nacional de Colombia, pp. 45-89). Bogotá D.C. Universidad Nacional de Colombia 176 p.
- Pickering, C. M., y Hill, W. (2007). Impacts of recreation and tourism on plant biodiversity and vegetation in protected areas in Australia. *Journal of Environmental Management*, 85(4), 791–800. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2006.11.021>
- Podwojewski, P., Poulenard, J., Zambrana, T., y Hofstede, R. (2002). Overgrazing effects on vegetation cover and properties of volcanic ash soil in the páramo of Llangahua and La Esperanza (Tungurahua, Ecuador). *Soil Use and Management*, 18(1), 45–55. <https://doi.org/10.1079/SUM2002100>
- Posada, J. M., Aide, T. M., y Cavelier, J. (2000). Cattle and Weedy Shrubs as Restoration Tools of Tropical Montane Rainforest. *Restoration Ecology*, 8(4), 370–379. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2000.80052.x>
- Prach, K., y Hobbs, R. J. (2008). Spontaneous Succession versus Technical Reclamation in the Restoration of Disturbed Sites. *Restoration Ecology*, 16(3), 363–366. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00412.x>
- Prach, K., y Pyšek, P. (2001). Using spontaneous succession for restoration of human-disturbed habitats: Experience from Central Europe. *Ecological*

- Engineering*, 17(1), 55–62. [https://doi.org/10.1016/S0925-8574\(00\)00132-4](https://doi.org/10.1016/S0925-8574(00)00132-4)
- Premauer, J., y Vargas-Ríos, O. (2004). Patrones de diversidad en vegetación pastoreada y quemada en un páramo húmedo (Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia). *Ecotropicos*, 17(1-2), 52–66.
- Quinty, F., y Rochefort, L. (2003). *Peatland restoration guide*. Canadian Sphagnum Peat Moss Association. p. 106.
- Rangel-Ch, J. O., y Sturm, H. (1995). Consideraciones sobre la vegetación, la productividad neta y la artropofauna asociada en regiones paramunas de la Cordillera Oriental. En L. E. Mora-Osejo y H. Sturm (Eds.), *Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino cordillera Oriental de Colombia. Tomo I* (pp. 47–70). Bogotá: Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.
- Rangel-Marquina, S. (2004). Ecofisiología de la regeneración de *Polylepis sericea* WEDD : tipo de reproducción y mecanismos de resistencia a las temperaturas congeladas (Tesis de grado). Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- Redman, C., Grove, M. J., y Kuby, L. (2004). Integrating Social Science into the Long Term Ecological Research (LTER) Network: Social Dimensions of Ecological Change and Ecological Dimensions of Social Change. *Ecosystems*, 7(2), 161–171. <https://doi.org/10.1007/s10021-003-0215-z>
- Reis, A., Zamboni, R. M. y Nakazono, E. M. (1999). Recuperação de áreas florestais degradadas utilizando a sucessão e as interações planta-animal. Série Cadernos da Biosfera 14. Conselho Nacional da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica. Governo do Estado de São Paulo. São Paulo, 42 p.
- Reis, A., Bechara, F. C., de Espíndola, M. B., Vieira, N. K., y Lopes de Sousa, L. (2003). Restauração de Áreas Degradadas: A Nucleação como Base para os Processos Sucessionais. *Revista Natureza y Conservação*, 1(1), 28–36.
- Reis, A., Tres, D.R., y Bechara, F.C. (2006). *Simpósio sobre recuperacao de áreas degradadas com enfase em matas ciliares*. Instituto de Botanica Sao Paulo.
- Reis, A., Bechara, F.C., y Tres, D.R. (2010). Nucleation in tropical ecological restoration. *Scientia Agricola*, 67, 244–250. <https://doi.org/10.1590/S0103-90162010000200018>
- Reis, A., Tres, D.R., y Scariot, E.C. (2007). Restauração na Floresta Ombrófila Mista através da sucessão natural. *Pesquisa Florestal Brasileira*, 5, 67–73.
- Ricotta, J. A., y Masiunas, J. B. (1991). The Effects of Black Plastic Mulch and Weed Control Strategies on Herb Yield. *HortScience*, 26(5), 539–541. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.26.5.539>
- Riege, D. A., y Sigurgeirsson, A. (2009). Facilitation of afforestation by *Lupinus nootkatensis* and by black plastic mulch in south-west Iceland. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 24(5), 384–393. <https://doi.org/10.1080/02827580903117404>
- Rivera, I. A., y Rodríguez, O. G. (2010). Incorporación de sustratos orgánicos a estériles producidos en minas de carbón, para la revegetalización en zonas de páramo. *Avances. Investigación en Ingeniería*, 12, 63–68.
- Rivera, D., y Rodríguez, C. (2011). *Guía divulgativa de criterios para la delimitación de páramos de Colombia*. Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial e Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. pp. 68.
- Rivera, D. (2013). *Portafolio Nacional de restauración de páramos y humedales de alta montaña*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá. 159 p.
- Roach, D. A., y Wulff, R. D. (1987). Maternal Effects in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 209–235. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.001233>
- Rojas-Zamora, O. A. (2013). *Reubicación de plantas para el enriquecimiento con especies nativas en la restauración ecológica de áreas potrerizadas de páramo (Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia)* (Magíster en Ciencias Biología). Universidad Nacional de Colombia. <http://www.bdigital.unal.edu.co/10681/>
- Rojas-Zamora, O., Insuasty-Torres, J., Cárdenas, C. de los Á., y Vargas-Ríos, O. (2013). Reubicación de plantas de *Espeletia grandiflora* (Asteraceae) como estrategia para el enriquecimiento de áreas de páramo alteradas (PNN Chingaza, Colombia).

- Revista de Biología Tropical*, 61(1), 363–376. <https://doi.org/10.15517/rbt.v61i1.11135>
- Rojas, A., Osejo, A., Duarte, B., Franco, B., y Menjura, T. (2015). *Guía de trabajo con comunidades de páramo: Propuesta metodológica de Investigación Acción Participativa (IAP) aplicada con dos comunidades campesinas de los páramos de Guerrero y Rabanal*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 164 pág.
- Roldán G. (2003). *Bioindicación de la calidad del agua en Colombia. Uso del método BMWP/Col*. Editorial Universidad de Antioquia, 170 p.
- Salinas, C., Fuentes, L.S., y Hernández, L. (2013). Caracterización de los lepidópteros fitófagos asociados a la herbivoría de frailejones en la microcuenca de la quebrada Calostros del Parque Nacional Natural Chingaza. *Revista Mutis*, 3(1), 1-22. <https://doi.org/10.21789/issn.2256-1498>. <https://doi.org/10.21789/issn.2256-1498>
- Šálek, M. (2012). Spontaneous succession on opencast mining sites: implications for bird biodiversity. *Journal of Applied Ecology*, 49(6), 1417–1425. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02215.x>
- Sánchez-Tapia, A., y Vargas-Ríos, O. (2007). Efecto del sombreado artificial sobre el retamo espinoso (*Ulex europaeus* L.) en el Embalse de Chisacá. En: Vargas-Ríos, O. (Ed.), *Restauración ecológica del bosque altoandino. Estudios diagnósticos y experimentales en los alrededores del Embalse de Chisacá, Localidad de Usme, Bogotá D.C.* (pp. 368–381). Bogotá, Colombia: Universidad Nacional de Colombia.
- Sarmiento, C., Cadena, C., Sarmiento, M., Zapata J., y León, O. (2013). *Aportes a la conservación estratégica de los páramos de Colombia: Actualización de la cartografía de los complejos de páramo a escala 1:100.000*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C. Colombia.
- Sarmiento, C., y León, O. (2015). *Transición bosque-páramo. Bases conceptuales y métodos para su identificación en los Andes colombianos*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 156 págs.
- Sarmiento L., y Llambi, L.D. (2011). Regeneración del ecosistema páramo después de un disturbio agrícola: síntesis de dos décadas de investigaciones en sistemas con descansos largos de la cordillera de Mérida. En: *La restauración ecológica en Venezuela: fundamentos y experiencias*. Herrera F y I. Herrera, Eds. Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, Venezuela. pp. 123–145.
- Sirvent, M.T. y Rigal, L. (2012). *Investigación Acción Participativa*. Proyecto Páramo Andino. 184 p.
- Suding, K. N., y Hobbs, R. J. (2009). Models of ecosystem dynamics as frameworks for restoration ecology. En R. J. Hobbs y K. N. Suding (Eds.), *New models for ecosystem dynamics and restoration* (pp. 3–22). Washington D.C.: Society for Ecological Restoration International. Island Press.
- Tapia, C., Buitrago, A., López, G., Baptiste, B., Vásquez, A., y Armero, M. (2011). *Manejo de Páramos*. Proyecto Páramo Andino. 293 p.
- Temperton, V. M., y Hobbs, R. J. (2004). The search for ecological assembly rules and its relevance to restoration ecology. En V. M. Temperton, R. J. Hobbs, T. Nuttle, y S. Halle (Eds.), *Assembly Rules and Restoration Ecology* (pp. 34–54). Washington D.C.: Island Press.
- Thaxton, J. M., Cordell, S., Cabin, R. J., y Sandquist, D. R. (2012). Non-Native Grass Removal and Shade Increase Soil Moisture and Seedling Performance during Hawaiian Dry Forest Restoration. *Restoration Ecology*, 20(4), 475–482. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2011.00793.x>
- TIES—The International Ecotourism Society. (2014). <http://www.ecotourism.org/ties-ecotourism-español>
- Tropek, R., Kadlec, T., Karesova, P., Spitzer, L., Kocarek, P., Malenovsky, I., ... Konvicka, M. (2010). Spontaneous succession in limestone quarries as an effective restoration tool for endangered arthropods and plants. *Journal of Applied Ecology*, 47(1), 139–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01746.x>
- Tudela-Isanta, M., Fernández-Pascual, E., Wijayasinghe, M., Orsenigo, S., Rossi, G., Pritchard, H. W., y Mondoni, A. (2017). Habitat-related seed germination traits in alpine habitats. *Ecology and Evolution*, 8(1), 150-161. <https://doi.org/10.1002/ece3.3539>

- Ungar, P. (2015). *Hojas de ruta. Guías para el estudio socioecológico de la alta montaña en Colombia*. Bogotá. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Urbanska, K. M. (1994). Ecological restoration above the timberline: demographic monitoring of whole trial plots in the Swiss Alps. *Botanica Helvetica*, 104, 141–156.
- Vamerli, T., Bandiera, M., y Mosca, G. (2009). Field crops for phytoremediation of metal-contaminated land. A review. *Environmental Chemistry Letters*, 8(1), 1-17. <https://doi.org/10.1007/s10311-009-0268-0>
- Varela-Ramírez, A., Fuentes, L.S., Martínez, C., Medina, M., y Jácome, M. (2017). *Programa Nacional Evaluación del Estado de los Frailejones en los Páramos de los Andes del Norte: Avances*. En: Memorias del IX Congreso Colombiano de Botánica, 30 de julio al 3 de Agosto de 2017. Suplemento Especial Revista Ciencia y Desarrollo. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. Tunja.
- Varela-Ramírez, A. (2014). Limitantes en la restauración ecológica: estudio de caso de las afecciones por patógenos en el Parque Nacional Natural Chingaza. pp.212-227. En: Cabrera y Ramírez (Eds). *Restauración Ecológica de los páramos de Colombia. Transformación y herramientas para su conservación*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá D.c. Colombia 296 pp.
- Vargas-Ríos, O. (1997). Un modelo de sucesión-regeneración del páramo después de quemadas. *Caldasia* 19(1-2): 331-345
- Vargas-Ríos, O. (2007). Guía metodológica para la restauración de áreas invadidas por el retamo espinoso. En O. Vargas-Ríos (Ed.), *Guía metodológica para la restauración ecológica del bosque altoandino* (Universidad Nacional de Colombia, EAAAB, JBB, SDA., pp. 169–174). Bogotá D. C., Colombia: Kilka.
- Vargas-Ríos, O., y F. Mora. 2008. La restauración ecológica. Su contexto, definiciones y dimensiones. En O. Vargas-Ríos (Ed.), *Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino. El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua*. pp. 19-40. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Vargas-Ríos, O., Díaz-Espinosa, A., Trujillo, L., Velasco-Linares, P., Díaz-Martín, R., León, O., y Montenegro, A. (2008). Barreras a la restauración ecológica. En O. Vargas-Ríos (Ed.), *Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino. El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua*. pp. 57–84. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Vargas-Ríos, O., y Pérez-Martínez, L. (2014). *Semillas de plantas de páramo: ecología y métodos de germinación aplicados a la restauración ecológica*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Vargas-Ríos, O., Premauer, J., y Cardenas, C. (2002). Efecto del pastoreo sobre la estructura de la vegetación en un páramo húmedo de Colombia. *Eco-tropicos*, 15(1), 35–50.
- Vargas-Ríos, O., Premauer, J., y Cárdenas, C. (2002). Efecto del pastoreo sobre la estructura de la vegetación en un páramo húmedo de Colombia. *Eco-trópicos*, 15(1), 35–50.
- Vargas-Ríos, O., Zalamea, J., Premauer, J., y Cardenas Cdla, C. (2003). El Pastoreo de Ganado y su Impacto en los Ecosistemas Naturales: El Caso de los Páramos Andinos. *Perez-Arbelaezia*, 14, 149–183.
- Vargas-Ríos, O. (2011). Restauración ecológica: biodiversidad y conservación. *Acta Biológica Colombiana*, 16(2), 221-246.
- Vargas-Ríos, O., y Velasco-Linares, P. (2011). *Reviviendo nuestros páramos. Restauración ecológica de páramos*. Proyecto Páramo Andino, Condesan. <http://www.condesan.org/ppa/node/3432>
- Vargas-Ríos, O., Rojas, O., Insuasty, J., Gómez P., y Cárdenas C. (2011). *Cuidando restaurando los páramos de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 35 pp.
- Vargas-Ríos, O., Rodríguez, A., Franco, L., y León, O. (2013a). *Plan de restauración ecológica participativa en la microcuenca del río Chisacá* (Informe Técnico). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia–Fondo Aguasomos.
- Vargas-Ríos, O., Rodríguez, A., Franco, L., y León, O. (2013b). *Restauración ecológica participativa en la cuenca alta del río Tunjuelo, microcuenca del río Chisacá (localidad de Usme)* (Informe Técnico). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia–Fondo Aguasomos.

- Vargas-Ríos, O. (2013). Disturbios en los páramos andinos. En Cortés-Duque, J. y C. Sarmiento. (Eds). *Visión socioecosistémica de los páramos y la alta montaña colombiana: memorias del proceso de definición de criterios para la delimitación de páramos*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C. Colombia.
- Vargas-Ríos, O., y Pérez-Martínez, L. V. (2014). *Semillas de plantas de páramo: ecología y métodos de germinación aplicados a la restauración ecológica*. Grupo de Restauración Ecológica. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 176 p.
- Vargas-Ríos, O., y Pérez Martínez, L. V. (2014). Ecología de Semillas en los Páramos. pp. 21-42. En: Vargas-Ríos y Pérez, L.V. (ED). *Semillas de plantas de páramo: ecología y métodos de germinación aplicados a la restauración ecológica*. Grupo de Restauración Ecológica. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 176 p.
- Velasco-Linares, P. (2004). *Dinámica de la dispersión de plantas ornitócoras, reclutamiento y conectividad en fragmentos de bosque altoandino secundario*. Tesis Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Velasco-Linares, P. (2007). Dispersión de semillas ornitócoras a zonas de potreros y zonas de potreros riparias del embalse de Chisacá pp. 445–465. En: O. Vargas (Ed.) *Restauración ecológica del bosque altoandino. Estudios diagnósticos y experimentales en los alrededores del embalse de Chisacá. Localidad de Usme*. Bogotá. D.C. Grupo de Restauración Ecológica Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. D.C.
- Verweij, P. A., y Budde, P. E. (1992). Burning and grazing gradients in Páramo vegetation: Initial ordination analyses. En *Páramo. An Andean Ecosystem under Human Influence*. Academic Press, Londres (pp. 177–198).
- Verweij, P. A., y Kok, K. (1992). Effects of fire and grazing on *Espeletia hartwegiana* populations. En H. Balslev y J. L. Luteyn (Eds.), *Páramo. An Andean ecosystem under human influence*. Academic Press, Londres (pp. 215–229). U.K.: Academic Press.
- Wallin, L., Svensson, B. M., y Lönn, M. (2009). Artificial Dispersal as a Restoration Tool in Meadows: Sowing or Planting? *Restoration Ecology*, 17(2), 270–279. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00350.x>
- Weaver, D. B., y Lawton, L. J. (2007). Twenty years on: The state of contemporary ecotourism research. *Tourism Management*, 28(5), 1168–1179. <https://doi.org/10.1016/j.tourman.2007.03.004>
- Williams, R.J. (1992). Gap dynamics in subalpine heathland and grassland vegetation in south-eastern Australia. *Journal of Ecology*, 80, 343–352. <https://doi.org/10.2307/2261016>
- Wong, M. H. (2003). Ecological restoration of mine degraded soils, with emphasis on metal contaminated soils. *Chemosphere*, 50(6), 775–780. [https://doi.org/10.1016/S0045-6535\(02\)00232-1](https://doi.org/10.1016/S0045-6535(02)00232-1)
- Yarranton, G. A., y Morrison, R.G. (1974). Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. *The Journal of Ecology*, 62(2): 417–428. <https://doi.org/10.2307/2258988>
- Yates A, y Bailey R. (2006). The stream and its altered valley: Integrating landscape ecology into environmental assessment of agro-ecosystems. *Environmental monitoring and assessment*. 114: 257-271
- Young, T. P. (2000). Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation*, 92(1), 73–83. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00057-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00057-9)
- Young, T. P., Chase, J. M., y Huddleston, R. T. (2001). Community succession and assembly comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration. *Ecological Restoration*, 19(1), 5–18. <https://doi.org/10.3368/er.19.1.5>
- Zobel, M. (1992). Plant Species Coexistence: The Role of Historical, Evolutionary and Ecological Factors. *Oikos*, 65(2), 314. <https://doi.org/10.2307/3545024>
- Zuleta G.A., Rovere, A.E., y Mollard, F.P.O (2015). *Aportes y Conclusiones. Tomando decisiones para revertir la degradación ambiental*. Vázquez Mazzini Editores, Buenos Aires. 240 págs.
- Zuleta, M. (2012). Una ilusión llamada Páramo de Rabanal. *Nómadas*, 37, 55-70.





Capítulo 5. Restauración ecológica en el marco de la gobernanza adaptativa de sistemas socioecológicos: conceptos clave e ideas para la práctica

MILENA ARMERO-ESTRADA;
ORLANDO VARGAS-RÍOS

Fuente: Chagra campesina del Corregimiento de Cabrera,
Pasto, Nariño. Milena Armero-Estrada

Introducción

En América Latina y el Caribe vivimos en escenarios de alta biodiversidad con alta heterogeneidad ambiental y muchas comunidades campesinas, indígenas y afrodescendientes en condiciones de pobreza. La tenencia de la tierra es muy desigual, y la mayoría de las comunidades han sido desplazadas a sitios en donde no pueden tener una vida digna. Según datos del Banco Mundial, América Latina compite con África por el título de la región más desigual y, paradójicamente, es una de las regiones más ricas del planeta en recursos naturales y tipos de ecosistemas. Sin embargo, las tasas de pérdida por deforestación y degradación de ecosistemas son unas de las más altas del planeta (Zuleta *et al.* 2017).

Entre las conclusiones de la Evaluación de los Ecosistemas del milenio MEA (2005), se destaca el hecho de que la degradación de los servicios ecosistémicos está contribuyendo al aumento de desigualdades, que son un factor detonante de la pobreza y los conflictos sociales. Mientras avanza el deterioro ambiental, disminuye la capacidad de la sociedad para encontrar medios alternativos de subsistencia, afectando de manera más marcada a las comunidades pobres, principalmente aquellas que dependen de la tierra para vivir. De esta manera, los problemas ambientales están estrechamente relacionados con la falta de justicia y equidad (Zorrilla, 2005), una realidad que es aún más compleja en la ruralidad de Colombia, que ha sufrido la violencia y la guerra en todas sus formas durante tantas décadas.

Mientras se sigan promoviendo modelos de desarrollo insostenibles, los esfuerzos por conservar, recuperar y restaurar los ecosistemas serán insuficientes. Sin embargo, gracias a muchas de las comunidades locales, a sus saberes, a sus prácticas ancestrales y tradicionales y a su lucha por defender los territorios, aún conservamos gran parte de nuestra diversidad biológica, la cual, junto con la diversidad cultural, representa una esperanza para la sostenibilidad de los servicios ecosistémicos.

Ante la rápida transformación de los ecosistemas, la restauración ecológica se concibe como una alternativa que puede incrementar la capacidad de los territorios para hacer frente al cambio climático y aportar soluciones a los problemas socioambientales más evidentes a nivel local.

Desde el siglo XIX se vienen implementando, a nivel global, programas de restauración de muchas formas, desde iniciativas de pequeña escala hasta proyectos de gran magnitud (van Oosten, 2013). Colombia lleva aproximadamente 20 años en la práctica formal de la restauración ecológica, con un buen número de experiencias variadas, promovidas principalmente por agentes institucionales con escasa consideración de la dimensión social (Murcia y Guariguata, 2014), lo que en principio puede deberse al concepto y enfoque de la restauración. Al respecto, Wyborn *et al.* (2012) consideran que la definición de restauración ecológica de la Sociedad Internacional para la Restauración Ecológica (SER, 2004) se centra en aspectos ecológicos, pero que, en la realidad, las razones para restaurar los

ecosistemas son numerosas, dispares, generalmente subestimadas y poco apreciadas (Clewell y Aronson, 2006). Por estas razones, algunos autores plantean la necesidad de redefinir el concepto de restauración, incluyendo las razones sociales, los valores comunes o motivaciones de quienes hacen la restauración (Martin, 2017). Hoy en día es posible considerar conceptos emergentes e ir más allá de lo establecido, con el único propósito de construir procesos más acordes con las realidades dinámicas de los territorios

Varios investigadores en América Latina han señalado que algunos de los lineamientos de la SER (2004) para la restauración ecológica son de difícil aplicación o no interpretan las complejas realidades sociales, dado que, en nuestros países, siempre nos encontramos con problemas relacionados con los conflictos de tenencia y uso de la tierra, así como con diferentes tipos de degradación y pérdida de los ecosistemas y la corrupción de las instituciones del estado (Zuleta *et al.* 2017).

En los ecosistemas tropicales y subtropicales de Latinoamérica, la heterogeneidad ambiental, tanto como la diversidad de especies, la diversidad cultural y la historia y conflictos de uso de la tierra, debe ser uno de los temas centrales para una definición de restauración ecológica. Volver al ecosistema original en estos escenarios es casi imposible, aún en ecosistemas relativamente conservados; la altísima diversidad de especies y los usos históricos hacen casi imposible y tal vez innecesario pensar en cuál era el ensamble original de especies. La restauración, entonces, solo es posible con un nuevo ensamble de especies, conformando nuevas trayectorias sucesionales de especies nativas y desde la aceptación de las dinámicas sociales como parte de la complejidad que se debe abordar. En la mayoría de los casos, lo más importante y urgente es recuperar algunos de los servicios ecosistémicos perdidos con acciones de corto, mediano y largo plazo. Una restauración puede considerarse exitosa si es capaz de recuperar el mayor número de servicios ecosistémicos (agua, suelo, alimentos, fijación de carbono, polinización, dispersión de semillas, etc.), que contribuyan al mejoramiento de la calidad de vida de la sociedades rurales y urbanas.

El propósito de este artículo es brindar un marco conceptual de análisis sobre los sistemas socioecológicos y la gobernanza, donde es posible inscribir los procesos

de restauración ecológica desde miradas que van más allá de la ecología. En la primera parte se presentan conceptos clave y consideraciones sobre los sistemas socioecológicos, la gobernanza ambiental y adaptativa y algunos conceptos emergentes; y, en la segunda parte, se describen algunas condiciones de gobernanza adaptativa para procesos de restauración. En las dos secciones se incluyen ejemplos que pueden dar ideas para la práctica de la restauración, principalmente en alta montaña, que es donde los autores tenemos mayor experiencia.

Los sistemas socioecológicos

Casi todos los problemas ambientales surgen de dinámicas sociales insostenibles, por lo que es necesario un nuevo marco conceptual para comprender y analizar los factores que conducen al deterioro y pérdida de los recursos naturales, así como la manera de recuperar los servicios ecosistémicos. Una nueva forma de ver la relación hombre-naturaleza son los sistemas socioecológicos (SSE), en los cuales la gente y la naturaleza están ligados, haciendo énfasis en que la delimitación entre sistemas sociales y ecológicos es artificial y arbitraria, pues los seres humanos deben ser vistos como parte integral de la naturaleza y no aparte de ella (Berkes *et al.*, 2000; Ostrom 2009). Desde este punto de vista, es necesario repensar la forma como se han manejado los ecosistemas e introducir nuevas formas de gestión en escenarios complejos. Son necesarios esfuerzos multidisciplinarios y transdisciplinarios para entender la relación entre los sistemas naturales y los sistemas socioeconómicos, con un enfoque de integración para la gestión de los recursos naturales de propiedad comunal o bienes comunes (Ostrom, 2000).

Los sistemas socioecológicos son un marco de investigación interdisciplinaria para entender las relaciones entre los sistemas sociales y naturales integrados como un modelo potencial para su gestión y manejo (Challenger *et al.* 2014). Estos sistemas proporcionan un marco teórico para analizar dinámicas complejas de ecosistemas naturales, seminaturales y agroecosistemas, además de identificar intervenciones que pueden aumentar la sostenibilidad y apoyar la producción de los bienes y servicios deseados.

Elinor Ostrom recibió el Premio Nobel de Economía en 2009 por sus análisis sobre el manejo de recursos naturales basados en la comunidad. El estudio de los bienes comunes locales ha impulsado la gobernanza colectiva de los bienes y recursos comunes, la resiliencia y sostenibilidad de los recursos naturales desde la acción colectiva. Ostrom (2007, 2009) plantea 4 subsistemas principales para analizar sistemas socioecológicos: 1) sistema de recursos (SR) (por ejemplo, un bosque, un lago); 2) las unidades de recursos (UR) generadas por ese sistema (por ejemplo, madera, leña, peces, agua); 3) los usuarios (U) de ese sistema; y 4) los sistemas de gobernanza (SG) que afectan y se ven afectados por las interacciones y los resultados de estas en un lugar y momento definidos. Este marco conceptual permite también entender los sistemas anidados, donde estos atributos pueden afectar y ser afectados por entornos socioeconómicos, políticos y ecológicos más amplios en los que están inmersos, así como por otros más pequeños contenidos en ellos.

En la **figura 1** presentamos una adaptación de la propuesta de Ostrom (2009), ajustada a las realidades de la región Andina, en cuyos territorios (con entornos sociales, económicos y políticos particulares) se evidencian interacciones no lineales, las cuales representamos mediante un espiral que simboliza una dinámica evolutiva de relaciones entre los componentes de un sistema socioecológico (como partes de un todo) que produce resultados igualmente cambiantes en el tiempo y dependientes de dichas interacciones.

Este esquema conceptual se puede aplicar a cualquier contexto; para el caso de la alta montaña, podríamos citar como ejemplo un páramo que tiene los siguientes subsistemas:

1. **Sistema de recursos (SR):** una microcuenca donde se ubica una bocatoma de un acueducto veredal que abarca áreas de páramo, humedales y bosque altoandino en un resguardo indígena.

2. **Unidades de recursos (UR):** las plantas nativas típicas de la transición bosque-páramo presentes en la microcuenca; los animales endémicos o en algún grado de amenaza de extinción como el oso de anteojos o venado andino, que visitan la microcuenca eventualmente; el agua para el acueducto de la vereda más

cercana; y las lagunas sagradas donde las autoridades indígenas realizan sus rituales.

3. **Usuarios del sistema (U):** los habitantes de la vereda (usuarios del acueducto); los productores de lácteos locales; los restaurantes y las empresas de turismo locales que también hacen uso del agua del acueducto veredal; el cabildo; y las universidades que pueden interesarse en el estudio de biodiversidad local.

4. **Sistemas de gobernanza (SG):** las normas de la asamblea de usuarios del acueducto veredal; la forma en que opera la Junta Administradora del Acueducto Comunitario, así como los derechos-deberes y reglamento del acueducto veredal, que orientan la gestión comunitaria del agua; el reglamento interno y el plan de vida del resguardo como directrices del territorio indígena, así como las formas de gobierno propio que orientan dichos planes como el cabildo y el consejo de mayores; el plan de ordenamiento territorial y el plan de desarrollo, que orientan la gestión territorial a nivel estatal y la manera en que los formulan e implementan las alcaldías y gobernaciones; y las normas ambientales que la institución ambiental regional implementa en la zona y la manera en que lo hace.

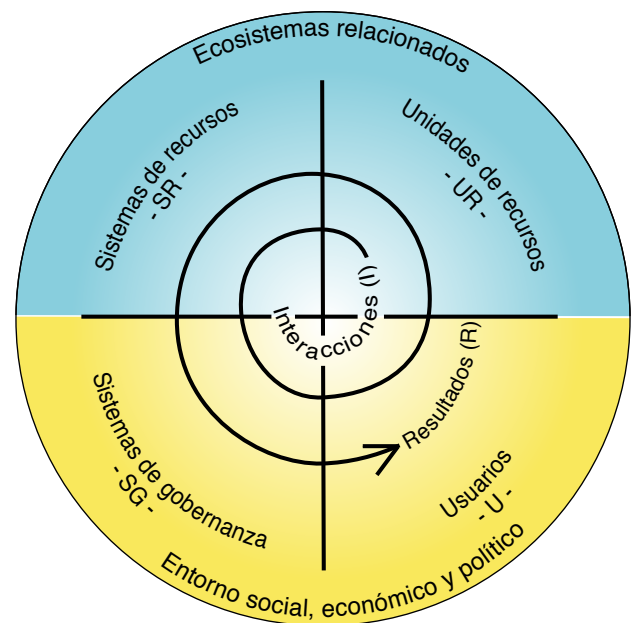


Figura 1. Subsistemas principales en un marco de análisis de sistemas socioecológicos

Fuente: modificado de Ostrom (2009)

Los territorios vistos como sistemas socioecológicos son complejos y, para analizarlos en procura de aportar a la gestión de los bienes comunes, Ostrom (2009) propone desagregar de manera teórica cada sistema en subsistemas, cada subsistema en componentes, y definir algunas variables para el análisis. En el ejemplo del páramo, se desglosan cuatro subsistemas, a saber: un sistema de recursos como una microcuenca, con unidades de recursos como la biodiversidad, el agua y los lugares sagrados, con los usuarios del acueducto comunitario y sistemas de gobernanza relacionados con la toma de decisiones (por ejemplo, al interior de los usuarios del acueducto, la forma en que esas

decisiones son implementadas por la Junta Administradora del Acueducto y las acciones individuales y colectivas de todos ellos). Debemos ser conscientes de que se trata de un marco de análisis, y que la desagregación o separación se hace con el fin de facilitar la comprensión, pero que, en la realidad, estos componentes están interconectados en los territorios y funcionan como un todo. En el recuadro 1 se presenta un breve análisis del caso del Acueducto Comunitario La Calera, que muestra cómo la restauración ecológica comunitaria es posible si se inscribe dentro de las dinámicas territoriales y cuenta con el respaldo de la comunidad.

Recuadro 1. Análisis de caso: acciones de restauración ecológica en el marco de la gobernanza comunitaria del agua del acueducto veredal La Calera, Resguardo Indígena de Chiles.

En el año 2008, la Junta Administradora del Acueducto Comunitario de la Vereda La Calera, preocupada por los niveles de deterioro del páramo debido al pastoreo de ganado en zonas de páramo y extracción excesiva de leña, implementaron acciones de restauración ecológica comunitaria en la bocatoma, bajo el consenso de la asamblea de usuarios. Mediante mingas de trabajo con participación amplia de los habitantes de la vereda, aislaron una zona estratégica y sembraron plantas nativas en las zonas que se habían transformado en potreros. En vista de que las siembras anteriores se perdían por culpa del ganado, decidieron establecer una zanja en medio de un camino para evitar el ingreso de las vacas, así como de caballos usados para cargar cantidades considerables de leña.

La decisión no fue fácil para ellos, pues, aun siendo el agua un bien común, algunos de los miembros de su comunidad eran dueños del ganado que pastoreaba en el páramo y muchos otros hacían uso de la leña. La decisión de aislar y favorecer la conservación y restauración de la bocatoma estaba articulada con el reglamento interno y plan de vida del resguardo, que en ese momento estaba en proceso de construcción y contemplaba retirar el ganado del páramo como medida para reconfigurar los sitios sagrados del territorio y garantizar el flujo de agua, alimentos silvestres

y medicinas naturales para toda la comunidad. Retirar todo el ganado del páramo era un reto para las autoridades tradicionales de este resguardo del Pueblo Pasto, pues prevalecían conflictos de tenencia de tierra por la existencia de propiedad privada al interior del territorio colectivo.

En el año 2009 tuvieron un avance en los acuerdos con propietarios privados dueños del ganado, que incluían la asignación de tierras en zonas diferentes al páramo, tema que era complejo porque el resguardo contaba con un área definida y la población estaba en crecimiento constante. Luego de eso, en los años siguientes, muchas situaciones cambiaron en el territorio, entre otras cosas porque la institución del cabildo cambia cada año y no necesariamente se daba continuidad a los procesos. Aún existe el problema del pastoreo de ganado en el páramo, pero la estrategia de restauración del acueducto La Calera fue exitosa, el área está muy recuperada, no volvió a ingresar ganado a la bocatoma, y muchos habitantes de la vereda mantienen cercas vivas y fuentes alternativas de combustible. Podríamos decir que se trata de un ejemplo de gobernanza comunitaria del agua, donde la restauración ecológica fue concebida desde la base como una alternativa de solución frente a un problema tangible localmente, que contó con amplia participación de la comunidad y un poco de apoyo institucional (Instituto Humboldt y Corponariño), enfocado en brindar escenarios de aprendizaje y fortalecimiento de capacidades de los actores sociales.

El marco de análisis de los SSE es muy útil porque proporciona un conjunto de variables, junto con sus subcomponentes (potencialmente relevantes), para usar en el diseño de instrumentos de recopilación de datos, trabajo de campo y el análisis de los resultados en SSE complejos, ayudando así a identificar los factores que pueden afectar la probabilidad de que determinadas políticas mejoren la sostenibilidad de un sistema de recursos (Ostrom, 2009). Se trata de un marco general que puede ser aplicado a un contexto particular para el diseño de estrategias locales y pertinentes. El nivel de profundidad en el análisis dependerá del tipo de SSE, de las escalas espaciales y temporales y de los objetivos del estudio.

El planteamiento de la restauración ecológica como estrategia de manejo debe considerar la complejidad de las realidades territoriales y entender a profundidad una buena cantidad de variables de segundo nivel de cada uno de los cuatro subsistemas (SR, UR, SG y U), así como entender las interacciones de dichas variables entre los subsistemas y los resultados de dichas interacciones a través del tiempo y a múltiples escalas, pues la gobernanza de bienes comunes como por ejemplo el agua o la leña implican acuerdos de uso y conservación para garantizar un flujo continuo, y por lo general se hace necesario que localmente se perciba algún nivel de escasez, para invertir en la autoorganización, pues si una fuente de recursos ya está agotada o aparentemente es muy abundante, los usuarios no verán la necesidad de gestionarla para el futuro (Wade, 1994, citado por Ostrom, 2009).

La restauración ecológica, desde una perspectiva relacional, es una construcción social. Sin embargo, podría decirse que aún está concentrada en pequeños grupos de personas y que todavía no ha logrado cuestionar las relaciones de explotación originadas desde la revolución industrial (Lindig y Lindig, 2016). En este sentido, es necesario y urgente analizar de manera colectiva la historia del territorio para entender las causas del deterioro ambiental y social, para asumir procesos locales donde sea posible restaurar ecosistemas, al tiempo que sanamos nuestra relación con la naturaleza y con los otros.

El enfoque de SSE nos permite considerar elementos estructurales de análisis del territorio para diseñar estrategias de restauración acopladas a cada dinámica local y regional, sin cometer los errores frecuentes de aplicar fórmulas generalizadas a ojos cerrados, siguiendo la tradición errada de buscar soluciones universales -panaceas- a problemas de uso excesivo o destrucción de recursos (Ostrom, 2007).

La gobernanza ambiental y la gobernanza adaptativa en Latinoamérica

La gobernanza se define como las estructuras y procesos mediante los cuales las sociedades toman decisiones, comparten el poder y orientan acciones individuales y colectivas (Young, 1992; Lebel *et al.* 2006). En el mismo sentido, la gobernanza ambiental se puede definir como las estructuras, procesos y prácticas que configuran el acceso, control y uso de los recursos naturales entre actores diferentes (de Castro *et al.*, 2015). En Latinoamérica han existido diferentes formas de gobernanza ambiental a lo largo del tiempo, las cuales es necesario reconocer y analizar para extraer de ellas aprendizajes que en el presente permitan construir nuevas formas de gobierno para afrontar los retos que la pérdida de los servicios ecosistémicos y el cambio climático representan para las comunidades, principalmente las más vulnerables.

La diversidad cultural debe ser considerada en la construcción de nuevas formas de gobernanza ambiental territorial, pues los países latinoamericanos son poseedores de un legado de conocimientos ancestrales bioculturales y ecológicos que han sido subestimados o enterrados durante el dominio del capitalismo. Al respecto Hogenboom *et al.* (2012) afirman lo siguiente:

El análisis de los recursos naturales durante el período precolombino devela la influencia de largo plazo de las poblaciones indígenas en el paisaje natural y cómo sociedades complejas fueron capaces de florecer en ecosistemas sumamente frágiles tales como las zonas secas de Mesoamérica, las altitudes de los Andes o las llanuras de las planicies de inundación de la Amazonía.

Las sociedades precolombinas ofrecen algunos ejemplos de sistemas de producción adaptados localmente basados en el conocimiento ecológico indígena, tecnologías de bajo impacto tales como los sistemas de irrigación y construcción de terrazas y prácticas sociales tales como la propiedad comunal, la migración estacional y el trueque de productos. De la misma manera, los análisis del proceso de colonización revelan cómo la percepción europea de la naturaleza llevó a una rápida degradación socioambiental de la región (p. 62)

A pesar de la historia marcada por la guerra y la injusticia, que tiene sus orígenes en la colonización española y que hoy en día se mantiene y reconfigura en distintas formas de violencia, muchas de ellas incluso naturalizadas, en Colombia tenemos la fortuna de contar con culturas y modos de vida diversos, donde, a pesar de los cambios económicos y sociales globales, aún existen algunos territorios indígenas que mantienen sistemas de gobernanza ambiental basados en el profundo conocimiento la naturaleza, los ciclos del planeta y el cosmos, donde perduran vínculos respetuosos que van más allá de la provisión de agua, alimentos, fibras, leña o medicinas, vínculos profundos relacionados con la identidad, la pertenencia y el amor a la tierra donde se nace y a la historia familiar/colectiva que se teje en dichos territorios.

De igual manera, son muchos los esfuerzos que las comunidades locales hacen, principalmente en territorios indígenas, para proteger sus ecosistemas y garantizar la permanencia de sus pueblos. Muchos de los procesos locales están orientados por los planes de vida y planes de salvaguarda, en los cuales las mismas comunidades hacen explícita la necesidad de proteger lo que sus territorios aún poseen y recuperar lo que están perdiendo, no solo a nivel biofísico y ambiental, sino también a nivel social, cultural y económico.

En diferentes contextos, como resultado de procesos de generación colectiva de conocimientos y alternativas, surgirán arreglos de gobernanza multinivel, con actores sociales entrelazados de manera vertical y horizontal (Ostrom, 2007). Para ello es necesario fortalecer la capacidad de generar procesos sociales flexibles e innovadores como ingrediente clave para

la capacidad adaptativa. La confianza, la resolución de conflictos y el aprendizaje social son cimientos fundamentales para la gobernanza en un mundo que está cambiando continuamente y, sobre todo, que es desigual y con grupos y relaciones de poder asimétricas (Balvanera *et al.*, 2017). La buena gobernanza debe generar espacios para la inclusión de nuevos conocimientos y perspectivas como parte de los procesos de seguimiento y monitoreo (Armitage *et al.*, 2019), aspectos sumamente relevantes en contextos de cambios rápidos como los que potencialmente se generan en escenarios de cambio climático.

La gobernanza adaptativa es planteada como un enfoque adecuado para la gestión de ecosistemas en entornos cambiantes. Se basa en el supuesto de que los paisajes terrestres y marinos deben entenderse y gobernarse como sistemas socioecológicos complejos; no solo como ecosistemas (Schultz *et al.*, 2015). En entornos cambiantes, es clave indagar si las fuentes sociales permiten responder y dar forma al cambio, generando resiliencia para la reorganización de los sistemas socioecológicos (Folke *et al.*, 2005).

Lograr arreglos de gobernanza ambiental participativos es un reto en contextos de cambios climáticos y globales, donde las crisis ambientales se agudizan y, en muchos lugares, parecen irreversibles. De acuerdo con de Castro *et al.* (2015), las tendencias actuales de las formas de gobernanza se pueden resumir en dos modelos opuestos: el *neodesarrollismo* y el *buen vivir*. El primero es un modelo de negocios basado en la ingeniería institucional, la modernización tecnológica y los mecanismos basados en el mercado para lograr el uso eficiente y sostenible de los recursos naturales. Está estrechamente relacionado con el modelo de gobernanza ambiental denominado economía verde, dominante a nivel mundial, basado en soluciones institucionales que fomentan los incentivos basados en el mercado para inducir comportamientos colaborativos y prácticas sostenibles, tales como el Pago por Servicios Ambientales (PSA) y mecanismos de reducción de Emisiones por Deforestación y Degradación Forestal (REDD) (UNEP, 2011), que buscan reemplazar la regulación estatal para minimizar los costos conflictivos.

Por otro lado, en los mecanismos de evaluación de los servicios ecosistémicos (como la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio 2005), que son uno de los insumos clave para el diseño de modelos de economía verde, aún persiste una visión cíclica lineal en donde el entorno proporciona los servicios ecosistémicos y los humanos se benefician de ellos, una visión que conduce a una comprensión parcial de la complejidad de las interacciones al interior de los sistemas socioecológicos y al parecer no reconoce claramente el rol la gobernanza en la coproducción del bienestar humano (Sarkki, 2017). En el marco de la restauración ecológica, es relevante construir otras visiones más integradoras a partir de la incorporación de la valoración social local de los servicios ecosistémicos y la comprensión del rol de los actores sociales y sus sistemas de gobernanza en el bienestar de las comunidades.

En el campo de la economía verde hay muchas ONG y otras entidades que ven en los PSA oportunidades para financiar proyectos de conservación y restauración ecológica. Sin embargo, hay que tener mucho cuidado con estas soluciones aparentemente fáciles y seguras. Ante la propagación de los PSA como herramienta para garantizar la protección de los ecosistemas globales y el alivio de la pobreza, se deben considerar nuevas estructuras de gobernanza y los riesgos asociados dentro de los cuales se gestionarán los servicios de los ecosistemas (Paavola y Hubacek, 2013).

Necesitamos conocer bien la estructura de un SSE para comprender el nicho involucrado y cómo una solución en particular puede ayudar a mejorar los resultados o empeorarlos. Además, es posible que las soluciones no funcionen de la misma manera con el tiempo. A medida que cambian las variables estructurales, los participantes deben tener formas de aprender y adaptarse a estos cambios. Korten (1980, citado por Ostrom, 2007) identificó tempranamente el peligro de los enfoques modelo para la gobernanza de los problemas ecológicos sociales difíciles, de manera que es mejor que los responsables de la formulación de políticas adopten un proceso de aprendizaje en lugar de imponer soluciones finales (Ostrom, 2007), pues se requieren cambios en la forma de construcción de los sistemas de gobernanza de los

SSE en condiciones de incertidumbre, teniendo en cuenta los temas de poder y distribución, así como una participación más amplia, incrementando la capacidad de anticipar cambios y tomar medidas para reducir su probabilidad o minimizar su impacto una vez ocurren (Paavola y Hubacek, 2013). Es aquí donde los modelos de gobernanza adaptativos toman relevancia, pues se basan en la posibilidad de aplicar de manera continua los aprendizajes que surgen de la experimentación.

En el lado opuesto a los modelos de gobernanza *neodesarrollistas*, en algunos países de América Latina encontramos propuestas que se pueden agrupar bajo el concepto de *buen vivir* e implican concepciones alternativas de las relaciones sociedad-naturaleza. Incluso la coexistencia de mundos pensados desde ontologías diferentes (Viveiros de Castro, 2004), principalmente indígenas, donde las piedras pueden tener espíritu y los animales también pueden ser considerados gente. Las propuestas de *buen vivir* enmarcadas en el bienestar, derechos civiles y un Estado plural implican la crítica a las bases del desarrollo asociadas al crecimiento económico y a la separación entre la naturaleza y la cultura, que es considerado como el origen de la degradación ambiental y la injusticia (Gudynás, 2011). Bajo el enfoque del *buen vivir*, es posible reconocer los derechos de otros seres no necesariamente humanos, tales como los ríos o la madre naturaleza, y esta nueva conciencia del derecho de todos y cada uno, así como de la interdependencia en un planeta finito, nos puede llevar a replantear nuestras metas tanto personales como colectivas y optar por modos de vida minimalistas o basados en el menor impacto negativo posible, dando lugar a iniciativas locales (incluso familiares) de restauración ecológica a pequeña escala que, sumadas, pueden tener un impacto considerable en los sistemas socioecológicos.

Conceptos emergentes de restauración ecológica

De los problemas sociales que tiene América Latina y que inciden en las dificultades para desarrollar

proyectos de restauración, hay dos que son muy importantes de analizar: la tenencia de la tierra y la corrupción. La restauración generalmente implica acciones de largo plazo en áreas que anteriormente estaban dedicadas a actividades agropecuarias o extractivas, de manera que restaurar es otra forma de uso del suelo. Esta consideración puede tornarse conflictiva en regiones donde sabemos que la tenencia de la tierra es muy desigual, donde muchos campesinos tienen parcelas pequeñas (minifundios o incluso microfundios), muchos otros no tienen tierra y pocos propietarios tienen grandes extensiones (latifundios), lo cual incrementa la presión sobre los ecosistemas y pone en riesgo la sostenibilidad de los servicios ecosistémicos fundamentales para el bienestar humano. La corrupción es un mal estructural en países como Colombia, donde, en la mayoría de los casos, las prácticas corruptas se han naturalizado y los esfuerzos de veeduría y control resultan insuficientes para garantizar la transparencia, mientras la conciencia colectiva sobre los niveles de corrupción del país incrementa la desconfianza en las instituciones del Estado o el desinterés en la participación.

Ante los vacíos sociales del concepto tradicional de restauración ecológica, y luego del reconocimiento de la validez y pertinencia del enfoque de sistemas socioecológicos, proponemos, para el contexto Colombiano, la definición alternativa de **recuperación socioecológica** como *el proceso social de recuperar la biodiversidad, los conocimientos locales y los servicios ecosistémicos, contribuyendo a la gobernanza adaptativa de los sistemas socioecológicos en el marco del respeto de la diversidad cultural, socioeconómica y política, en procura del bienestar de las sociedades*. Esta definición puede tener particular relevancia en nuestro país, donde los conflictos socioambientales se entrelazan con graves crisis humanitarias. En estos contextos, las comunidades más vulnerables dependen de procesos ecológicos o especies clave para la supervivencia, donde los valores socioeconómicos y culturales de los ecosistemas incorporados a procesos de restauración pueden ayudar a superar las crisis (Fernández-Manjarrés *et al.*, 2018).

En un país marcado por la guerra, donde aún persisten diferentes tipos de violencia tanto ambiental como humana, la recuperación socioecológica puede jugar un papel importante en los procesos de justicia y reparación. El sencillo acto de sembrar plantas tiene significados simbólicos relacionados con la esperanza y la resiliencia. Además, trabajar la tierra y cuidar de otros seres es un proceso terapéutico que permite liberar emociones y mejorar la salud mental y física.

Somos conscientes de que hay diferentes puntos de vista y muchas iniciativas de restauración ecológica en curso en el país, y que cada vez son mayores los esfuerzos institucionales para desarrollar programas formales que aporten a las metas internacionales de restauración como una de las medidas ante las cifras preocupantes de degradación ambiental. Por lo tanto, no esperamos que un enfoque de recuperación socioecológica sea adoptado de manera amplia, sino, más bien, que sea considerado en las reflexiones sobre la pertinencia de las acciones estatales e informales en los territorios.

Condiciones de gobernanza adaptativa para procesos de restauración

Desde nuestra experiencia y la revisión de literatura, identificamos algunas condiciones de gobernanza que pueden facilitar el logro de los objetivos de restauración. Las organizamos en tres grupos, a saber: 1) participación, liderazgo y confianza; 2) aprendizaje, memoria colectiva y comunicación; y 3) soporte a los procesos y sostenibilidad.

Participación, liderazgo y confianza

La participación tiene que ver con el compromiso pleno de los grupos locales en la toma de decisiones sobre el cambio socioambiental. Es una de las condiciones fundamentales para la construcción de sistemas de gobernanza ambiental territorial. Bajo los modelos de economía verde, la participación fue enmarcada en un

sentido de inclusión social de grupos marginados como co-beneficiarios mediante sistemas de compensación, mientras que, paradójicamente, los actores estatales promueven las iniciativas de participación. Las comunidades locales, en muchos casos, cada vez están menos comprometidas en la toma de decisiones (de Castro *et al.*, 2015). En Colombia existe una desconfianza generalizada hacia la institucionalidad ambiental, principalmente por la ineficiencia en la misión de velar por el cuidado ambiental y por los problemas de corrupción ampliamente conocidos. Hace unos años, en un páramo, un líder de la comunidad, mientras mostraba los informes financieros de las últimas tres administraciones locales (que sigilosamente había conseguido y guardado), decía indignado “esta microcuenca la han reforestado tres veces según el papel, pero si vamos a ver, no hay ni un solo árbol plantado. Tengo suficiente evidencia para denunciarlos, pero me desanima saber que no pasará nada”. Historias como esta son comunes en muchas regiones, donde, al parecer, los ecosistemas siguen siendo testigos mudos de la corrupción.

El tipo de participación lograda en un proyecto de restauración casi siempre refleja el enfoque con el cual fue desarrollado. Muchas veces se trata de enfoques tecnocráticos, pues la restauración es llevada a cabo por agencias gubernamentales u otras organizaciones en atención a los objetivos y metas institucionales específicas (Clewell y Aronson, 2006). Desde estos enfoques, la participación casi siempre se reduce a espacios de información o actividades puntuales como la siembra de árboles o el control de especies invasoras, dejando de lado temas de fondo como el análisis de las causas de deterioro y los intereses individuales y colectivos de los actores locales. En los territorios puede haber diversidad de puntos de vista, y es recomendable que el enfoque general de trabajo se determine en el contexto (Wyborn *et al.*, 2012), preferiblemente bajo modelos de investigación participativa, ya que los entornos de investigación ecológicos son complejos e inciertos y los aspectos sociales son parte de la complejidad (Williams, 2007). Una de las ventajas de la investigación participativa es que permite a los actores sociales locales indagar

sobre problemas percibidos por la comunidad con apoyo de investigadores, que pueden ser externos o no, en un ambiente de aprendizaje horizontal, donde los conocimientos locales (indígenas, campesinos, afro, etc.) se pueden engranar con conocimientos científicos para encontrar respuestas que contribuyan a la gobernanza adaptativa.

La participación plena no se logra fácilmente hoy en día. Sin embargo, el buen liderazgo hace la diferencia, pues los líderes pueden proporcionar funciones clave para la gobernanza adaptativa, como generar confianza al interior de la comunidad, dar sentido a los procesos, gestionar conflictos (que casi siempre surgen en el camino), vincular a los actores motivando alianzas, orientar la recopilación y generación de conocimientos y movilizar un amplio apoyo para el cambio (Folke *et al.*, 2005). Los procesos de restauración ecológica en el contexto de la gobernanza adaptativa de sistemas socioecológicos requieren de la participación amplia de los actores y liderazgos legítimos. Para ello se requiere la voluntad política de los gestores formales de la restauración, así como estrategias de financiamiento que contemplen los tiempos y recursos necesarios para facilitar la participación y el liderazgo. No obstante, un proceso de gobernanza que prioriza la participación y el acceso a la toma de decisiones probablemente tendrá altos costos de transacción y puede ser percibido como ineficiente por los financiadores (Armitage *et al.*, 2019).

En el caso de Colombia, los niveles de participación de los actores locales en procesos de restauración tienen mucho que ver con la tenencia de la tierra, la administración de los recursos y el tipo de actores involucrados. No es lo mismo restaurar al interior de un área protegida, en un predio público, en una zona colectiva o en predios privados. De igual manera, podemos imaginar que no piensa lo mismo un propietario de 300 hectáreas de cultivos y páramo en el sur de Bogotá que una campesina nariñense que sobrevive con media hectárea de ladera al pie de un páramo. En el primer caso, implementar cercas vivas en el perímetro no genera costos significativos y puede verse como embellecimiento de la finca. En el segundo caso, sembrar 30 árboles en un lindero puede implicar la

reducción de un surco de papas o unos cuantos días de hierba para una vaca lechera (Armero-Estrada, 2014, 2020). Para los pequeños agricultores, la decisión no es fácil; para los grandes, la voluntad no siempre es suficiente.

En el **recuadro 2** se presentan recomendaciones e ideas para lograr la participación comunitaria a diferentes escalas.

Recuadro 2. Caso de análisis: aspectos prácticos para la restauración ecológica participativa en el embalse de Chisacá (Cano y Zamudio 2006).

Escala regional: Establecer las acciones sociales que han incidido en la transformación de los ecosistemas, identificar los tipos de vegetación que se encuentran, determinar el estado y la composición de los fragmentos de bosque nativo, evaluar la oferta regional de especies nativas. Es importante trabajar participativamente en torno a la reconstrucción de la historia social y de uso del suelo en la región, la desaparición de recursos hídricos, vegetales o animales y procesos de erosión del suelo, los usos tradicionales de los recursos y evaluación colectiva de su distribución en el territorio actual, así como la recopilación de las percepciones acerca de la introducción de especies exóticas e invasiones biológicas.

Escala local: A este nivel, se establecen sitios específicos en los cuales se evalúan los factores que impiden la regeneración de la vegetación nativa. En cada uno de ellos es importante estudiar la dispersión de las semillas de plantas nativas, conocer las características del suelo y evaluar las características de algunas especies nativas y su potencial de regeneración. Los aportes de la comunidad a escala local tienen que ver con las prácticas de conservación de los recursos en las fincas campesinas. En este sentido, con la participación de la población, es posible evaluar el estado de las áreas del territorio en las cuales se propicia la regeneración natural de especies nativas, determinar las características de algunas de ellas, precisar las épocas de floración y fructificación de algunas especies claves en la restauración e identificar prácticas locales de control de especies invasoras.

Otras experiencias significativas en el país sobre procesos relacionados con la conservación y restauración participativa, que incluyen trabajo con diferentes actores sociales locales, se pueden consultar en publicaciones como: Cabrera y Ramírez (2014); Ceccon y Pérez (2016) y Hildahl (2017).

Las motivaciones para participar en procesos de restauración suelen ser diversas y en general son

Escala de parcela: La parcela es la unidad mínima de análisis en la restauración ecológica. Por eso, a esta escala, se ponen a prueba las estrategias de restauración planteadas. De esta manera, es posible evaluar su viabilidad. Por tal motivo, es necesario comprobar el potencial de los recursos vegetales locales (semillas, estacas y plántulas) para emprender acciones de restauración, los beneficios de plantar diferentes combinaciones de especies nativas, la capacidad de resistencia de algunas especies pioneras a condiciones adversas, la utilidad de algunos montajes experimentales para la activación de la dispersión de semillas, las posibilidades de algunos tratamientos que permiten mejorar las condiciones del suelo y la efectividad de algunos métodos de control de las especies invasoras.

Por otro lado, al evaluar los conocimientos sobre las especies vegetales, la comunidad podrá valorar el manejo local de algunas plantas nativas de importancia comunitaria. Adicionalmente, mediante el desarrollo de los proyectos *Herbarios veredales*, *Biodiversidad regional*, *Montajes experimentales*, *Propagación y manejo de plantas nativas*, *Impactos sociales de la invasión del retamo espinoso* y *Manejo de especies exóticas*, se propende por una articulación de las comunidades en torno a la restauración ecológica. Cada proyecto se compone de varios talleres que buscan el ejercicio práctico de la restauración. Para ello, los participantes cuentan con la asesoría y el apoyo de los integrantes del Grupo de Restauración, con el fin de transmitir conocimientos adecuados, pero también con el propósito de generar diálogos de saberes relacionados con la recuperación y conservación de los recursos.

poco estudiadas. En zonas rurales, los propietarios de tierras que identifican beneficios ambientales de la revegetación y de las áreas remanentes (hábitat para animales nativos, conectividad e incremento de la belleza de las granjas) tienen un interés más fuerte de conservar dichas áreas y, por lo general, el manejo se hace con el objetivo de reducir los riesgos para las propiedades y mejorar la productividad de las granjas, protegiendo la ganadería y los cultivos (Pannell *et al.*, 2006; Jellinek *et al.*, 2013). En algunos casos, en zonas ganaderas, la motivación para participar se basa en la posibilidad de lograr beneficios particulares como las cercas o postes, que facilitan el manejo del ganado (Duncan *et al.*, 2014). Es frecuente encontrar gerentes de proyectos de restauración en predios privados que consideran este tipo de elementos como incentivos para la participación, que en principio parecen necesarios e incluso justos, pero no pueden considerarse en sí mismos como garantes de la participación o del éxito de los proyectos. En zonas urbanas, las motivaciones para la participación pueden estar influenciadas por la percepción de riesgo, la cual, en teoría, aumenta la disposición de la gente a tomar medidas para abordar problemas ambientales (Kiriscioglu *et al.*, 2013).

En contextos de restauración asociada a los ríos o quebradas, las mayores barreras a la participación se dan por el sesgo hacia resultados ecológicos sobre los productivos, lo que resulta en programas poco prácticos y desconfianza hacia los gobiernos (Januchowski-Hartley *et al.*, 2012). En Colombia, la desconfianza hacia las instituciones estatales y no gubernamentales es generalizada; las comunidades tienen muy buena memoria (excepto en época electoral) y recuerdan incluso el nombre de los funcionarios que les llevaron promesas que jamás cumplieron. Algunos pobladores locales, tal vez ya hastiados de tantas instituciones que van a sus territorios a hacer talleres, suelen preguntar a los técnicos “¿y ustedes que nos van a dar?”. Esta es una pregunta frecuente en escenarios donde los sistemas de gobernanza locales están debilitados y los discursos ambientales de los gestores de la restauración suelen estar centrados en servicios ecosistémicos que aún son percibidos localmente como abundantes, a tal punto que pensar en su escasez es casi imposible para las comunidades locales.

En el **recuadro 3** se muestran algunas de las percepciones sobre restauración ecológica de habitantes urbanos y rurales de Bogotá.

Considerando las barreras para la participación y las condiciones necesarias para garantizarla, es conveniente que, antes de asumir las metas de restauración a nivel nacional y local, se generen espacios para la reflexión colectiva sobre los alcances de las iniciativas y las características de la participación que es deseable en cada caso particular. Por lo general, en el ámbito institucional estatal y no gubernamental, los esfuerzos de restauración en su mayoría se encaminan a proyectos de corto plazo, y esto es un inconveniente para un proceso de restauración, más aún desde el enfoque de recuperación socioecológica, pues no podemos esperar que en uno o dos años hayan cambios socioambientales ni ecológicos tangibles y sostenibles, especialmente en contextos de cambio climático, pues una helada, una quema o un deslizamiento pueden acabar con un trabajo de restauración en un par de días o llevar a la quiebra a una comunidad por la pérdida de sus cosechas. La “proyectificación” de la restauración implica ceder cierto grado de control sobre las actividades a los financiadores que esperan resultados concretos previamente acordados en un tiempo definido (Hodge y Adams, 2016). No es de extrañar que, en la mayoría de los proyectos a corto plazo, los resultados se centren en el área intervenida, el número de plantas sembradas y el número de participantes en actividades puntuales o “beneficiarios”.

Es clave comprender la escala temporal de la restauración. En el mundo de las plantas, por ejemplo, todo ocurre despacio; es necesario acelerar la velocidad a la que transcurre el tiempo para que los movimientos de las plantas (que son en realidad crecimientos) sean evidentes, mientras que nosotros los animales, con la misma aceleración, desaparecemos del escenario (Hallé, 2016). Si bien los animales nos movemos muy rápido, los procesos y las transformaciones sociales toman tiempo, y esto es algo a considerar en el diseño de los procesos de restauración para evitar la frustración o la generación de falsas expectativas, si bien, al tratarse de procesos dinámicos y a largo plazo, pueden llegar a ser frustrantes y requieren de paciencia y dedicación (Clewell y Aronson, 2013). Es probable que nosotros

Recuadro 3. Percepciones sobre restauración ecológica en zonas rurales y urbanas de Bogotá

Entre los años 2012 y 2013 se llevó a cabo un estudio financiado por el Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis, donde, mediante entrevistas a actores clave y grupos focales, se indagó sobre las percepciones de actores sociales involucrados en procesos de restauración en áreas urbanas y rurales (Armero-Estrada, 2014). La mayoría de entrevistados asociaron el significado de restauración con la protección del agua y el mejoramiento del clima. Muchos hicieron énfasis en la siembra de árboles que estaban desapareciendo y, principalmente las mujeres, resaltaron el beneficio comunitario de la restauración: “restaurar es sembrar árboles que sirvan para el medio ambiente y un mejor vivir de la comunidad” (mujer, junta de acción comunal).

Los beneficios de la restauración percibidos en zonas rurales se centran en la protección del agua, la generación de sombra, la recuperación del suelo, el incremento de la diversidad, el mejoramiento del clima local y el mejoramiento de la ganadería y los cultivos: “la restauración beneficia para el sombrío, atrae muchos más animalitos, mucha más humedad, a la vaca le va a favorecer pa’l frío, porque estaba mucho viento. Vamos a tener mejores aguas porque las arborizaciones con el sombrío llaman el agua” (hombre, administrador finca grande). Por otro lado, en zonas urbanas se resalta el embellecimiento del paisaje, la protección del agua y la purificación del aire. Un entrevistado

urbano mostró una percepción distinta; para él, la restauración generaría un lugar “lleno de monte” sin valor económico ni turístico.

Entre las dificultades y retos percibidos, se resaltan las heladas (que generan alta mortalidad de las plantas sembradas), el uso de especies inadecuadas para los ecosistemas, la persistencia de los disturbios, las especies invasoras, la falta de monitoreo y seguimiento, así como la baja participación y apropiación social y la desconfianza frente a las instituciones por el miedo de perder la propiedad de la tierra. Muchos de los entrevistados habían participado casi exclusivamente en la siembra de plantas procedentes del vivero del Jardín Botánico.

Gracias al diálogo con distintos actores, se logró formular algunas propuestas para mejorar la práctica de la restauración en la Región Capital. Entre ellas estaban ampliar las escalas de trabajo abordando cuencas hidrográficas, usar especies multipropósito; incluir el seguimiento y monitoreo participativo; fortalecer la participación y el trabajo colaborativo, involucrando otros actores de la sociedad, para lo cual se requieren estrategias de sensibilización, educación y comunicación adecuadas y creativas; y, finalmente, mejorar los acuerdos para la restauración en procura de un enfoque de co-responsabilidad que permita continuidad en las acciones, acompañamiento, colaboración, articulación interinstitucional y divulgación asertiva. Igualmente, para los entrevistados era importante contemplar estímulos para la restauración.

como individuos no alcancemos a ver un ecosistema restaurado durante nuestra vida, pero los esfuerzos están justificados y son necesarios sistemas de gobernanza adaptativos con perspectivas a largo plazo, centrados en el bien común y capaces de afrontar los retos que representan la corrupción, el cortoplacismo, la “proyectificación” y “la miopía institucional”.

Aprendizaje, memoria colectiva y comunicación

Es común que la restauración se asocie con la siembra de árboles nativos (Armero-Estrada, 2014) y, si

bien es mucho más que eso, hay que reconocer que la plantación de especies nativas es un componente importante, y tal vez el más evidente de muchos proyectos de restauración. Sembrar plantas en sí no está mal, pero no es extraño ver en Colombia plantaciones forestales de especies exóticas o de plantas nativas de selva andina y alto andina en pajonales de páramo, o siembras masivas de árboles a fin de año, o justo antes de los cierres contables, en páramos que apenas han sufrido pequeñas quemadas, y que en realidad son capaces de regenerarse solos. Cabe la duda de si se trata de falta de conocimiento, debilidades en el diagnóstico e identificación de los ecosistemas de referencia o si

estos eventos son evidencias de la corrupción que corroe la institucionalidad ambiental del país.

La gobernanza adaptativa de sistemas socioecológicos implica la construcción colectiva de procesos de enseñanza-aprendizaje continuos y el fomento de la confianza y la colaboración para lograr objetivos comunes con respuestas innovadoras, a la vez que se moviliza la memoria social de los territorios y se nutre de conocimientos relevantes sobre las dinámicas ecosistémicas para afrontar nuevos desafíos políticos, ambientales y económicos (Schultz *et al.*, 2015). La corrupción y desigualdad del país son desafíos anti-gueros que no hemos podido superar, pero el cambio climático pone sobre la mesa una mayor incertidumbre y un llamado a la acción. Al mismo tiempo, al interior de las sociedades, se pueden gestar movilizaciones sociales que representen puntos de quiebre e impulsen cambios políticos de manera repentina.

La restauración requiere de experimentación, y esto da lugar al derecho de equivocarse, sobre todo en un campo de investigación relativamente nuevo, con escasa financiación y pequeños márgenes de maniobra. Sin embargo, esto no exime a quienes hacen investigación y gestión de la restauración del deber de estar informados y conectados a redes de aprendizaje y colaboración que involucren diferentes sistemas de conocimiento, incluyendo los conocimientos locales (indígenas, campesinos, afro, etc.). Parte de la tarea de líderes y gestores consiste en la identificación de vacíos de información y la búsqueda de experiencias y fuentes de conocimiento relevantes para la gestión de los ecosistemas y el manejo adaptativo.

La experimentación, al igual que la investigación, contribuye a la generación de conocimientos y respuestas innovadoras frente a los retos del cambio. Así mismo, la memoria colectiva es clave para vincular las experiencias pasadas en la construcción de políticas, pues la memoria social de los cambios pasados en los ecosistemas y las respuestas a ellos se pueden movilizar y alimentar las nuevas decisiones sobre las estructuras de gobernanza y la elaboración de prácticas innovadoras de gestión y resolución de conflictos, donde las redes sociales juegan un papel relevante para el flujo de información y colaboración a diferentes escalas (Folke *et al.*, 2005). La restauración, como una estrategia de

manejo de los ecosistemas, requiere de mayor conocimiento ecológico y social para la toma de decisiones y la construcción de políticas públicas. Sin embargo, aún persiste en Colombia la tendencia de la separación y falta de engranaje, donde los científicos hacen ciencia por su lado y las agencias estatales lanzan programas o agendas con débil sustento científico y desprecio o subestimación del conocimiento local, agudizando así la desconfianza mutua y de las comunidades locales hacia ellos.

Muchas de las zonas rurales de Colombia están habitadas por indígenas y campesinos poseedores de grandes conocimientos y prácticas ancestrales o tradicionales, que pueden aportar en gran medida a los procesos de restauración gracias a sus conocimientos ambientales (ciclos climáticos locales, fenología y distribución de las especies, métodos de propagación, entre otros) socioeconómicos, culturales y políticos (actores clave del territorio, dinámicas de participación locales, ritmos de trabajo, costumbres, hitos, flujos de mercado, etc.). Es clave involucrar a las personas y sus conocimientos en todas las etapas de los procesos, así como en su seguimiento y evaluación.

Algunos autores resaltan la importancia de contar con profesionales con capacidades multidimensionales para mejorar la práctica de la restauración (Aronson *et al.*, 2007; Meli *et al.*, 2019), integrando los componentes tanto ecológicos como socioeconómicos, políticos y de gestión o, si es posible, haciendo parte de equipos interdisciplinarios que complementen las capacidades individuales (Meli *et al.*, 2019). Aún en escenarios de bajo presupuesto, es posible contar con grupos de trabajo diversos, donde colaboren tanto personas con amplios conocimientos tradicionales, como técnicos o estudiantes con espíritu sensible, curiosos y dispuestos a aprender unos de otros, pues la restauración requiere de un manejo adaptativo que implica observar lo que ocurre en cada paso, aprender y decidir sobre la marcha, haciendo pausas activas en el proceso para leer los contextos, examinar ¿qué sabemos? ¿qué ignoramos? y escuchar lo que otros tienen para compartir.

La comunicación juega un papel muy importante en todas las etapas de los procesos de restauración, pues permite el flujo constante de información en un

ambiente de diálogo constructivo entre los actores. Esto no siempre es fácil; por lo general, los proyectos de restauración son preconcebidos en las oficinas de los agentes (no) gubernamentales, y la comunicación se reduce a la información unidireccional de decisiones ya tomadas. Incluso los “espacios de diálogo y concertación” se convierten en escenarios donde cada quién defiende sus ideas, trata de convencer a los otros, y el éxito se atribuye a que una de las partes ceda. Aun así, conscientes de la dificultad para el diálogo y la comunicación verdadera, podemos encontrar puntos en común y construir alternativas que faciliten el proceso y funcionen para todos los involucrados. Un aspecto relacionado con la comunicación, pero menos complejo, es la divulgación de información; y en procesos de

restauración tienen un efecto positivo las estrategias encaminadas a compartir saberes sobre la importancia y ventajas de restaurar, el estado de salud o deterioro del ecosistema, la ecología del paisaje, la dimensión biocultural del territorio, las expectativas y temores de los diversos actores, los retos, las acciones, los logros, los aprendizajes y muchos otros aspectos propios de cada experiencia. Todo esto, utilizando medios o canales apropiados que den voz a la gente y apoyen la construcción de la memoria colectiva del territorio.

Algo realmente enriquecedor de los procesos de restauración participativos es que permiten la generación de diversos escenarios de aprendizaje, multinivel e intergeneracionales. En el **recuadro 4** presentamos algunas experiencias en páramo.

Recuadro 4. Ejemplos de escenarios de aprendizaje y construcción de memoria colectiva en el marco del manejo del páramo

En el marco del proyecto *Páramo andino*, implementado en Colombia por el Instituto Humboldt, se generaron espacios de aprendizaje y reconstrucción de la memoria colectiva del resguardo indígena de Chiles entre los años 2007 y 2009. Algunos de ellos fueron: *recorridos por el territorio* y *mingas de pensamiento*, lideradas por las autoridades tradicionales del resguardo, que contaban con una amplia participación de personas de la comunidad de distintas edades y géneros, donde las abuelas y mayores sabedores compartían sus conocimientos del territorio, su origen, historia y transformaciones con los demás; *intercambios de experiencias temáticas* y *cursos teórico-prácticos* sobre restauración ecológica, agroecología, etnoeducación y liderazgo ambiental juvenil, dirigidos a personas clave de la comunidad, quienes pudieron compartir saberes y prácticas con sus iguales de otros lugares del país y la región andina (como fruto del aprendizaje, se implementaron algunos experimentos de restauración, se fortalecieron algunas chagras andinas, se construyó una estrategia de etnoeducación para las escuelas y se compilaron libros de mitos y leyendas del páramo, libros de texto y otros materiales didácticos); la *escuelita del páramo* e

investigación participativa juvenil, donde niñas, niños y adolescentes del resguardo, con ayuda de padres, abuelos y docentes, indagaron sobre aspectos de ecosistema y de la vida en comunidad que les interesaba, mediante talleres, caminatas, juegos, entrevistas y toma de datos en campo (los resultados de la investigación de los jóvenes fueron sustentados ante la comunidad educativa para la graduación como bachilleres) (Armero-Estrada, 2009; Fajardo y Armero-Estrada, 2014).

“En aquella época participé en la escuelita del páramo y en las mingas de pensamiento que permitieron construir la memoria colectiva de mi territorio. Mi trabajo de grado se encaminó en el conocimiento de las aves y la importancia de su conservación para el ecosistema. Gracias a los intercambios de experiencias formé lazos de amistad que hasta ahora me acompañan. Tengo bellos recuerdos; me miro en videos de niña y siento que no he perdido la fuerza y el sentido de pertenencia a mi paramito” (Lorena Chenás Cadena, 26 años, gestora en turismo).

“Han pasado 14 años y reconozco que aprendimos mucho sobre nuestro páramo, sus especies y los beneficios para la comunidad. Las experiencias que tuve impactaron tanto en mi vida que seguí instruyéndome para aportar de manera profesional a la conservación de los páramos” (Elizabeth Oñate, 26 años, gestora en turismo y ecoturismo).

Soporte a los procesos y sostenibilidad

La gobernanza adaptativa de los sistemas socioecológicos requiere soporte a nivel social, político y financiero, por tratarse de procesos a largo plazo que involucran diversos actores, a diferentes escalas y con distintos grados de poder e incidencia sobre los territorios y las realidades. Se sabe que los sistemas estatales de gestión ambiental han fracasado en gran medida en su intento de superar las crisis. Debido a ello, hay un renovado interés en la construcción de arreglos de gobernanza policéntrica y en red capaces de intervenir en temas de restauración a escala de paisaje que integren intereses ecológicos y económicos (Abrams *et al.*, 2020). Son pocas las experiencias publicadas, pero es seguro que hay muchas iniciativas informales surgiendo en distintos lugares del mundo.

Un sistema de gobernanza puede entenderse como una red multicapa de actores sociales con interacciones en diferentes escalas espaciales y temporales, con alianzas y disputas, que toman decisiones y en conjunto configuran la dinámica territorial. La restauración, en principio, puede estar soportada en dicha red y contar con legitimidad, siempre y cuando la necesidad de restaurar sea identificada por más de un actor clave. En muchos casos, las ONG e Institutos de investigación funcionan como *organizaciones puente*, encargadas de canalizar recursos, sistematizar conocimientos y facilitar alianzas, desde el nivel local hasta el internacional (Schultz *et al.*, 2015).

Las *organizaciones puente* podrían entenderse como intermediarias interescales, capaces de conectar voluntades locales con iniciativas globales. Bebbington (1997) encontró que, en los Andes, algunas personas clave de la región, voluntarios europeos y agencias exteriores incidieron en la adopción de la agricultura sostenible, a la vez que conectaron a las comunidades locales con redes de apoyo internacionales que aportaron asistencia técnica, tecnológica y financiera. Las *organizaciones puente* y personas en puestos clave pueden beneficiar los procesos de restauración en gran medida, siempre y cuando sean capaces de elevarse por encima de sus propios intereses para beneficiar al máximo los procesos locales.

La restauración exige un compromiso a largo plazo con la gestión coherente de los sistemas socioecológicos, por lo que requiere de financiación también a largo plazo, pero esto casi nunca se puede dar por sentado. Por otro lado, la restauración puede ser vista como un factor de demanda de tierras, donde se puede ver afectada la producción de alimentos, el precio de los mismos o efectos no deseados, por ejemplo, que, en lugares con escasez de tierra, la restauración o conservación de un área pueda provocar la deforestación de otras (Brancalión *et al.*, 2012; van Oosten, 2013). Es aquí donde, en el marco de la gobernanza adaptativa, se requiere asumir las políticas como experimentos sujetos a monitoreo, evaluación y replanteamiento a partir de los resultados. En todo caso, es necesario buscar alternativas de financiación compatibles con los procesos participativos y dinámicos, bajo principios de justicia y equidad, pues la restauración ecológica debe enfrentar retos estructurales que pueden incidir negativamente en el desarrollo de los procesos. Al respecto, Lamb *et al.* (2011) mencionan que, en muchos casos, la prioridad de los propietarios de tierras es la supervivencia, de manera que, en contextos sociales complejos, se requiere mejorar la resiliencia de los sistemas socioecológicos y diseñar enfoques de restauración capaces de mantener los servicios de los ecosistemas, conservar la biodiversidad y al mismo tiempo aportar al bienestar humano.

Entre las alternativas que pueden dar soporte y sostenibilidad a los procesos de recuperación socioecológica, se encuentran aquellas que contemplan múltiples propósitos, tales como los sistemas agrosilvopastoriles/agroforestales que favorecen la conservación de la biodiversidad y agrobiodiversidad y el aprovechamiento de productos forestales no maderables como medicinas, fibras o frutos de los ecosistemas, de la mano con la propagación de estas especies para evitar el colapso de sus poblaciones. También son pertinentes alternativas como la restauración agrosucesional, que permite compensar los costos de los proyectos, contribuir a la seguridad alimentaria de los pequeños agricultores y estimular la participación de ellos en los procesos (Vieira *et al.*, 2009).

Emplear una o más estrategias de restauración es posible y necesario, más aún en el contexto rural colombiano, considerando desde el diseño los modos de vida locales, la tenencia de tierra, los marcos institucionales y los sistemas de gobernanza, así como asumiendo la complejidad inherente a los sistemas. En los ecosistemas andinos y altoandinos, tenemos la limitante del lento crecimiento de las especies nativas. Sin embargo, mientras los árboles y arbustos nativos crecen, es posible incluir en el diseño algunos cultivos ancestrales o tradicionales como las habas, frijoles, maíz, quinua, verduras, aromáticas, etc., que, además del autoconsumo, representen un ingreso a corto plazo para las y los participantes de los procesos de restauración, al tiempo que contribuyan, por ejemplo, al mejoramiento del suelo (por ejemplo, la fijación de nitrógeno) y al control de especies invasoras (como los pastos).

En Brasil está la iniciativa tal vez más ambiciosa de restauración de bosques a gran escala: el Pacto de Restauración del Bosque Atlántico (más de 200 socios y 80 organizaciones ambientales, empresas privadas, gobiernos, investigadores y propietarios de tierras), con la meta de restaurar 15 millones de hectáreas de bosque para el año 2050 usando especies nativas (Brancaión *et al.*, 2012). No se trata de un enfoque de restauración biocéntrico, sino más bien de poner sobre la mesa diferentes posibilidades y estrategias para que los objetivos ecológicos sean compatibles con los objetivos sociales y económicos de la gente. Bajo este diseño, los propietarios de las tierras cosechan madera en cultivos rentables, así como productos forestales no madereros (como frutos, semillas, fibras, etc).

Son necesarios más esfuerzos para sistematizar experiencias y compartirlas, pues el intercambio ayuda a entender mejor los alcances y los retos de la restauración, de manera que los aprendizajes de quienes la han experimentado con aciertos y errores son fundamentales para que las nuevas iniciativas tengan mayor probabilidad de cumplir las expectativas de quienes las construyen. Aun así, debemos reconocer que cada nueva estrategia de restauración debe nacer en su propio contexto y contar con un sitio y una familia que sean su soporte hasta que se consolide.

Referencias

- Abrams, J., Huber-Stearns, H., Steen-Adams, M., Davis, E. J., Bone, C., Nelson, M. F., y Moseley, C. (2021). Adaptive governance in a complex social-ecological context: emergent responses to a native forest insect outbreak. *Sustainability Science*, 16(1), 53-68. <https://doi.org/10.1007/s11625-020-00843-5>
- Armero-Estrada, M. (2020). *Informe técnico de consultoría sobre proyectos de restauración ecológica participativa a pequeña escala en páramos de Nariño, casos de estudio Guardianes del Páramo de Cumbal y Asociación de mujeres Frutos de Esperanza de Sapuyes*. Proyecto Páramos: Biodiversidad y Recursos Hídricos en Los Andes del Norte. Instituto de Investigación Alexander von Humboldt.
- Armero-Estrada, M. (2014). *Percepciones Ambientales y Restauración Ecológica: miradas locales a las acciones de restauración ecológica en zonas rurales y urbanas de Bogotá D.C.* Informe técnico de consultoría en el marco del monitoreo de procesos de restauración ecológica del Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis.
- Armero-Estrada, M. (2009). *Enfoque y Avances en la Formulación del Plan Participativo de Manejo y Conservación del Páramo de Chiles*. Proyecto Páramo Andino-Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. ARFO Editores e impresores Ltda. Bogotá, Colombia, p. 9.
- Armero-Estrada, M., y Trujillo M. (2017). Las mujeres y la conservación de los páramos de Colombia: el caso de dos organizaciones comunitarias en el Departamento de Nariño. En: Hildahl K (ed) *et al. Mujeres de los Páramos: Experiencias de adaptación al cambio climático y conservación en Colombia, Ecuador y Perú*. UICN, Quito, Ecuador. p. 17-27. <https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/2017-043.pdf> <https://www.youtube.com/watch?v=4p6pTChTZAg>
- Armitage, D. R., Okamoto, D. K., Silver, J. J., Francis, T. B., Levin, P. S., Punt, A. E., *et al.* (2019). Integrating governance and quantitative evaluation of resource management strategies to improve social and ecological outcomes. *Bioscience* 69, 523–532. <https://doi.org/10.1093/biosci/bizo59>

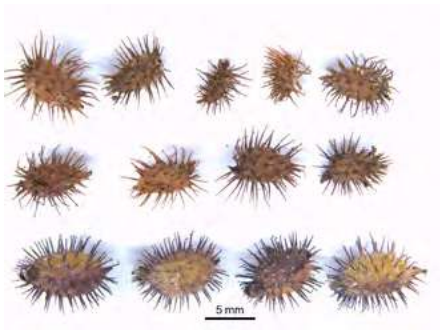
- Aronson, J., Milton S. J., y Blignaut J.N. (editores) (2007). *Restoring Natural Capital: Science, Bussines and Practice*. Society for Ecological Restoration International. Washington. Island Press. p. 1-400. [http://www.lerf.eco.br/img/publicacoes/%5BSociety_for_Ecological_Restoration_International%5D\(BookFi.org\).pdf](http://www.lerf.eco.br/img/publicacoes/%5BSociety_for_Ecological_Restoration_International%5D(BookFi.org).pdf)
- Balvanera, P., Astier, M., Gurri, F. D., y Zermeño-Hernández, I. (2017). Resiliencia, vulnerabilidad y sustentabilidad de sistemas socioecológicos en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 88, 141-149. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.10.005>
- Bebbington, A. (1997). Social capital and rural intensification: local organizations and islands of sustainability in the rural Andes. *Geographical Journal*, 189-197. <https://doi.org/10.2307/3060182>
- Berkes, F., Folke, C., y Colding, J. (Eds.). (2000). *Linking social and ecological systems: management practices and social mechanisms for building resilience*. Cambridge University Press.
- Brancalion, P. H. S., Viani, R. A., Strassburg, B. B., y Rodrigues, R. R. (2012). Cómo financiar la restauración de los bosques tropicales. *Unasylva*, 239(63/1), 41-50.
- Cano-Castellanos I.J., Zamudio-Pedraza N. (2006). *Recuperar lo nuestro: Una experiencia de restauración ecológica con participación comunitaria en predios del Embalse de Chisacá, localidad Usme, Bogotá, D.C.* Vargas-Ríos O, Grupo de Restauración ecológica (editores) Universidad Nacional de Colombia. Primera edición. Editorial Gente Nueva.
- Cabrera, M., y Ramirez, W. (editores) (2014). *Restauración ecológica de los páramos de Colombia. Transformación y herramientas para su conservación*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogota, D.C. Colombia. <http://www.humboldt.org.co/es/estado-de-los-recursos-naturales/item/562-restauracion-paramos>
- Ceccon, E, Pérez DR (coordinadores) (2016). *Más allá de la ecología de la restauración: perspectivas en América Latina y el Caribe*. Primera edición. Ciudad autónoma de Buenos Aires. Vázquez Mazzini Editores.
- Challenger, A., Bocco, G., Equihua, M., Chavero, E. L., y Maass, M. (2015). La aplicación del concepto del sistema socio-ecológico: alcances, posibilidades y limitaciones en la gestión ambiental de México. *Investigación ambiental Ciencia y política pública*, 6(2).
- Clewell, A. F., y Aronson, J. (2006). Motivations for the restoration of ecosystems. *Conservation Biology*, 20(2), 420-428. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00340.x>
- Clewell, A. F., y Aronson, J. (2013). *Restauración ecológica: principios, valores y estructura de una profesión emergente*. Island press. Sociedad Internacional de Restauración Ecológica. Segunda edición. Washington. Island Press.
- De Castro, F., Hogenboom, B., y Baud, M. (2015). *Gobernanza Ambiental en América Latina*. Buenos Aires, Argentina.
- Duncan, D. H., Kyle, G., Morris, W. K., y Smith, F. P. (2014). Public investment does not crowd out private supply of environmental goods on private land. *Journal of environmental management*, 136, 94-102. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2014.01.041>
- Fajardo-G F., y Armero-Estrada, M. (2014). Restauración ecológica participativa en el páramo de Chiles. En: Cabrera M y Ramirez W (editores). *Restauración ecológica de los páramos de Colombia. Transformación y herramientas para su conservación*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogota, D.C. Colombia. p. 185-211. <http://www.humboldt.org.co/es/estado-de-los-recursos-naturales/item/562-restauracion-paramos>
- Fernández-Manjarrés, J. F., Roturier, S., y Bilhaut, A.G. (2018). The Emergence of the Social-Ecological Restoration Concept. *Restoration Ecology*, 26(3), 404-410. <https://doi.org/10.1111/rec.12685>
- Folke, C., Hahn, T., Olsson, P., y Norberg, J. (2005). Adaptive governance of social-ecological systems. *Annual Review of Environment and Resources*, 30, 441-473. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.30.050504.144511>
- Gudynas, E. (2011). 'Buen vivir: Today's tomorrow'. *Development*, 54(4), 441-447. <https://doi.org/10.1057/dev.2011.86>
- Hallé, F. (2016). *Elogio de la planta. Por una nueva biología*. Libros del Jata. p.350

- Hildahl, K. (ed) *et al.*, (2017). *Mujeres de los Páramos: Experiencias de adaptación al cambio climático y conservación en Colombia, Ecuador y Perú*. UICN, Quito, Ecuador. <https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/2017-043.pdf> <https://www.youtube.com/watch?v=4p6pTChTZAg>
- Hodge, I., y Adams, W. M. (2016). Short-term projects versus adaptive governance: Conflicting demands in the management of ecological restoration. *Land*, 5(4), 39. <https://doi.org/10.3390/land5040039>
- Hogenboom, B., Baud, M., y de Castro, F. (2012). Gobernanza ambiental en América Latina: hacia una agenda de investigación integradora. *Comentario Internacional. Revista del Centro Andino de Estudios Internacionales*, (12), 57-71.
- Januchowski-Hartley, S. R., Moon, K., Stoeckl, N., y Gray, S. (2012). Social factors and private benefits influence landholders' riverine restoration priorities in tropical Australia. *Journal of environmental management*, 110, 20-26. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2012.05.011>
- Jellinek, S., Parris, K. M., Driscoll, D. A., y Dwyer, P. D. (2013). Are incentive programs working? Landowner attitudes to ecological restoration of agricultural landscapes. *Journal of environmental management*, 127, 69-76. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2013.04.034>
- Kiriscioglu, T., Hassenzahl, D. M., y Turan, B. (2013). Urban and rural perceptions of ecological risks to water environments in southern and eastern Nevada. *Journal of Environmental Psychology*, 33, 86-95. <https://doi.org/10.1016/j.jenvp.2012.11.001>
- Lamb, D., Andrade, A., Shepherd, G., Bowers, K. y Alexander, S. (2011). Building resilience when restoring degraded ecosystems: Improving biodiversity values and socioeconomic benefits to communities. Pages 57-59 En: *Secretariat of the Convention on Biological Diversity, editor. Contribution of Ecosystem Restoration to the Objectives of the CBD and a Healthy Planet for All People*. Resúmenes de los carteles presentados en la décimoquinta reunión del Órgano de Asesoramiento Científico, Técnico y Tecnológico del Convenio sobre Diversidad Biológica. Series técnicas No. 62. SCBD, Montreal, Canadá.
- Label, L., Anderies, J. M., Campbell, B., Folke, C., Hatfield-Dodds, S., Hughes, T. P., y Wilson, J. (2006). Governance and the capacity to manage resilience in regional social-ecological systems. *Ecology and society*, 11(1). <https://doi.org/10.5751/ES-01606-110119>
- Lindig Cisneros, R., y Lindig Cisneros, E. (2016). Construcción social de la restauración ecológica. En: Ceccon E, Pérez DR (coordinadores). *Más allá de la ecología de la restauración: perspectivas en América Latina y el Caribe*. Primera edición. Ciudad autónoma de Buenos Aires. Vázquez Mazzini Editores. p. 29-40
- Martin, D.M. (2017). Ecological restoration should be redefined for the twenty-first century. *Restoration Ecology*, 25(5), 668-673. <https://doi.org/10.1111/rec.12554>
- Meli, P., Schweizer, D., Brancalion, P.H.S., Murcia, C., y Guariguata, M.R. (2019). *Capacitación multidimensional en restauración dirigida a los profesionales de América Latina: Necesidades y oportunidades*. CIFOR infobrief No. 257.
- Millennium Ecosystem Assessment (MEA) (2005). *Ecosystems and human well-being: Synthesis*. Island Press, Washington D.C., USA. 160 <https://www.millenniumassessment.org/documents/document.356.aspx.pdf>
- Murcia, C., y Guariguata, M. (2014). *La restauración ecológica en Colombia: Tendencias, necesidades y oportunidades*. Documentos Ocasionales 107. Bogor, Indonesia: Centro para la Investigación Forestal Internacional-CIFOR.
- Ostrom, E. (2000). *El gobierno de los bienes comunes: la evolución de las instituciones de acción colectiva*. UNAM – CRIM – Fondo de Cultura Económica, México D.F.
- Ostrom, E. (2007). A diagnostic approach for going beyond panaceas. *Proceedings of the National Academy of Science*, 104(39), 15181-15187. <https://doi.org/10.1073/pnas.0702288104>
- Ostrom, E. (2009). A general framework for analyzing sustainability of socialecological systems. *Science*, 325, 419-422. <https://doi.org/10.1126/science.1172133>

- Pannell, D., Marshall, G., Barr, N., Curtis, A., Vanclaym F., y Wilkinson, R. (2006). Understanding and promoting adoption of conservation practices by rural landholders. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 46, 1407-1424. <https://doi.org/10.1071/EA05037>
- Paavola, J., y Hubacek, K. (2013). Ecosystem services, governance, and stakeholder participation: an introduction. *Ecology and Society*, 18(4). <https://doi.org/10.5751/ES-06019-180442>
- Society for Ecological Restoration (SER). (2004). SER International Primer on Ecological Restoration. www.ser.org/resources/resources-detail-view/ser-international-primer-on-ecological-restoration
- Sarkki, S. (2017). Governance services: Co-producing human well-being with ecosystem services. *Ecosystem Services*, 27, 82–91. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2017.08.003>
- Schultz, L., Folke, C., Österblom, H., y Olsson, P. 2015. Adaptive governance, ecosystem management and natural capital. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(24), 7369–7374. <https://doi.org/10.1073/pnas.1406493112>
- The United Nations Environment Programme. (UNEP) (2011). *Towards a Green Economy: Pathways to Sustainable Development and Poverty Eradication*. www.unep.org/greeneconomy
- van Oosten, C. (2013). Forest Landscape Restoration: Who Decides? A Governance Approach to Forest Landscape Restoration. *Natureza and Conservação*, 11(2), 119-126. <https://doi.org/10.4322/natcon.2013.020>
- Vieira, D.L.M., Holl, K.D., y Peneireiro, F.M. (2009). Agro-successional restoration as a strategy to facilitate tropical forest recovery. *Restoration Ecology*, 17(4), 451–459. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2009.00570.x>
- Viveiros de Castro, E. (2004). Perspectival anthropology and the method of controlled equivocation. *Tipiti: Journal of the Society for the Anthropology of Lowland South America*, 2(1), 1.
- Williams, J. (2007). Linking science and practice: The pros and cons of the participatory research model. *Ecological Management and Restoration*, 8(3), 158-159. <https://doi.org/10.1111/j.1442-8903.2007.00361.x>
- Wyborn, C., Jellinek, S., y Cooke, B. (2012). Negotiating multiple motivations in the science and practice of ecological restoration. *Ecological Management and Restoration*, 13(3), 249-253. <https://doi.org/10.1111/j.1442-8903.2012.00667.x>
- Young, O. R. (1992). The effectiveness of international institutions: hard cases and critical variables. Pages 160-194 EN J. N. Rosenau and E.-O. Czempiel, editors. *Governance without government: order and change in world politics*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511521775.008>
- Zorrilla, M. (2005). La influencia de los aspectos sociales sobre la alteración ambiental y la restauración ecológica. En: Sánchez O, Peters E, Márquez-Huitzil R, Vega E, Portales G, Valdez M y Azuara D (editores). *Temas sobre restauración ecológica*. Primera edición. México. Instituto Nacional de Ecología. p. 31-44.
- Zuleta, G.A., Rovere, A.E., y Mollard, F.P.O (Eds.) (2017). *SIACRE-2015: Aportes y Conclusiones. Tomando decisiones para revertir la degradación ambiental*. Vázquez Mazzini Editores, Buenos Aires. 240 pp.

Fotografía: Niñas y mujeres de la Asociación Frutos de Esperanza estableciendo cercas vivas con especies nativas en zona de potreros. Municipio de Sapuyes, Nariño Milena Armero-Estrada





Acaena elongata



Ericaceae



Acaena cilindrostachya



Aragoa sp.



Aragoa sp.



Bucquetia glutinosa



Ericaceae



Escallonia myrtilloides



Monnina salicifolia

Capítulo 6. Las semillas y la restauración ecológica de los páramos: métodos de colecta, almacenamiento y germinación

LAURA VICTORIA PÉREZ-MARTÍNEZ;
NATALIA RODRÍGUEZ-CASTILLO;
LUZ MARINA MELGAREJO



Bucquetia glutinosa



Solanum stenophyllum



Espeletia sp

Fotografías: GREUNAL y Tannia Revelo

Introducción

Las semillas son la materia prima de los programas de restauración ecológica, ya que son el insumo básico para el reforzamiento o la reintroducción de especies nativas a zonas degradadas y fragmentadas cuando la barrera es la presencia de propágulos. La propagación continua de plantas de sucesiones tempranas y tardías garantiza el suministro de material vegetal necesario para proyectos a largo plazo (Broadhurst *et al.*, 2008; Tischew, Youtie, Kirmer y Shaw, 2011). En el caso de ecosistemas de páramo, las tasas de crecimiento de las plantas son muy bajas (pueden tardar de uno a tres años en alcanzar un tamaño adecuado para ser trasplantadas al campo), por lo que resultan muy importantes los viveros de especies nativas con programas continuos de propagación para poder asegurar el éxito en la implementación de la restauración.

Las semillas se pueden usar directamente en el sitio a restaurar (Zahawi y Holl, 2014), o ser germinadas bajo condiciones controladas para su posterior trasplante, en estado de plántula o juvenil, en suelo superficial previamente tratado (Koch, 2007); o expresarse *in situ* de los bancos de semillas presentes en el suelo o expresar el banco de semillas en condiciones de vivero.

El uso de uno u otro método necesita del conocimiento básico de los rasgos de historia de vida de las especies, especialmente los relacionados con su reproducción. Varios estudios señalan mayor

éxito en la germinación de especies en condiciones controladas que en condiciones de campo (Bischoff, Vonlanthen, Steinger y Müller-Schärer, 2006; Müller, Cooper y Alsos, 2011; Shimono y Kudo, 2005). A pesar de que la siembra directa de las semillas es, por mucho, menos costosa con respecto al crecimiento de especies en vivero (en el cual se suman los costos del transporte de material y la necesidad de infraestructura), las barreras ecológicas a la germinación o la poca supervivencia de las plántulas en campo hace que la siembra directa de las semillas sea poco usada en procesos de restauración. Estas dificultades están relacionadas con la incidencia de patógenos, la depredación (con menor incidencia en zonas altoandinas y de páramo por el tamaño de las semillas y mayor incidencia en bosques lluviosos tropicales), la desecación y el efecto del viento y la lluvia (Cole, Holl, Keene y Zahawi, 2011; Lamb, Erskine y Parrotta, 2005; Zahawi y Holl, 2014), o factores como la latencia de semillas. Por esto es útil conocer los requerimientos de germinación de las especies. La germinación y el establecimiento de plántulas en invernaderos es la técnica predominante para sobrepasar la barrera de la ausencia de material vegetal. No obstante, cada estrategia tiene ventajas y desventajas y es probable que una combinación de métodos, dependiendo de la especie, el ecosistema y la zona a restaurar, pueda ser la mejor aproximación (Zahawi y Holl, 2014).

Se recomienda cada vez más el uso de especies nativas para restaurar (Broadhurst *et al.*, 2008; Lamb, 2012) pero es precisamente en estas en las que se encuentra un mayor vacío en el conocimiento básico de los rasgos de historia de vida (Broadhurst *et al.*, 2008). Cuando se conocen aspectos como una fácil germinación y supervivencia de plántulas en campo, se pueden desarrollar estrategias eficientes como la siembra directa.

En Pérez-Martínez, Rodríguez, Melgarejo y Vargas-Ríos (2014a) se aportan conocimientos teóricos y prácticos sobre la ecología y fisiología de semillas de especies de plantas de páramo para su implementación en proyectos de restauración ecológica. Estos autores enfatizan en los requerimientos de la germinación de semillas de 13 especies bajo condiciones de laboratorio y su adaptación a condiciones de invernadero.

Así, en este capítulo se proporcionan lineamientos para la selección de fuentes de semilla para la restauración, la colecta, la evaluación de la germinación; también se describe la información y aspectos que se deben tener en cuenta en cada una de las etapas hasta el trasplante o adaptación del material plantular a condiciones naturales.

Rasgos funcionales de las semillas y otros aspectos importantes para la selección de especies para la restauración ecológica

El primer paso para la implementación de un proceso de restauración ecológica es la selección de especies. Hoy día se hace énfasis en el uso de especies nativas y locales en programas de restauración (Lamb, 2012) para asegurar su adaptación a las condiciones bióticas y abióticas del sitio. A su vez, se busca lograr una representatividad de los diferentes grupos funcionales basados en sus rasgos adaptativos para así contribuir a la biodiversidad nativa y a la función del ecosistema (Thomas *et al.*, 2014). También es importante tener en cuenta la distribución vegetal en el área a restaurar, el valor ecológico, el estado de conservación, la duración del ciclo de vida, la longevidad del propágulo (viabilidad), la forma de vida, los requerimientos para

el establecimiento de propágulos, el tipo de semillas para su potencial almacenamiento (ortodoxas, recalcitrantes, intermedias) y disponibilidad, el uso actual o potencial y la formación de bancos de semillas en condiciones naturales (Gold, León-Lobos y Way, 2004; Martínez-Peña *et al.*, 2012).

El porcentaje y la tasa de germinación y crecimiento de la especie son datos útiles en la selección para establecer plantas que generen rápidamente dosel o cobertura y puedan servir de plantas niñera a otras especies de menor crecimiento o con requerimientos de microclima (Holl, *et al.*, 2011). Adicionalmente, se debe tener en cuenta la habilidad para colonizar claros y microclaros (especies heliófitas y pioneras), la capacidad competitiva y la habilidad para reproducirse vegetativamente, lo cual es común en páramo y ayudará a la propagación en campo de la especie.

Si se necesita material a largo plazo otro factor importante es la capacidad de almacenamiento, que está determinado por su tolerancia a la desecación. Las semillas se clasifican en ortodoxas, pues toleran la desecación y pueden ser almacenadas por largo tiempo a baja temperatura y bajo contenido de humedad; o recalcitrantes, en cuyo caso pierden viabilidad al disminuir su contenido de humedad (Engels y Visser, 2007). Para el caso de las especies de páramo se sabe muy poco del comportamiento respecto a la desecación de las especies. La determinación del tipo de semilla según su tolerancia a la desecación permitirá asociar bancos de semillas *ex situ* a proyectos de restauración de manera transitoria que ayuden a la eficiencia en los procesos de propagación.

La utilización de los bancos de semillas, no solo para la restauración sino para la conservación y la investigación, ha provocado la evaluación de numerosas especies de diferentes ecosistemas, lo cual permite hallar atributos que se asocian con semillas recalcitrantes: mayor peso (>0.5 g), menor tiempo medio de germinación, dispersión en temporada húmeda, volumen esférico o esferoide y testa delgada (Daws, Garwood y Pritchard, 2005; Daws, Garwood y Pritchard, 2006). Esto permite la predicción, a pesar de que no se conozca su comportamiento. Sin embargo, falta verificar esta tendencia en ecosistemas como

el páramo, donde la mayoría de las especies tienen tamaños de semilla pequeños.

Los rasgos o atributos de las semillas no solo pueden predecir su capacidad de ser almacenadas, sino que pueden dar algunos indicios del éxito en el establecimiento. Westoby (1998) señala el peso de la semilla como un atributo funcional determinante en la estrategia ecológica de las especies, junto con la superficie de área foliar y la altura de la planta. El peso de la semilla influiría la capacidad de colonización del territorio y también se asocia con una mayor capacidad de supervivencia y crecimiento cuando las plántulas únicamente tienen cotiledones (Camargo, Ferraz y Imakawa, 2002). Semillas más grandes tendrían una mayor cantidad de reservas que les permitiría sobrevivir en condiciones de establecimiento difíciles como baja luminosidad y sequía (Westoby, 1998); a su vez, el peso de la semilla se asocia con mayores tasas de crecimiento al inicio del establecimiento. No obstante, las especies de semillas pequeñas registran mayor número de semillas por planta. Esta tendencia aún no está totalmente establecida ya que hay estudios en los que un mayor peso no se ha encontrado asociado con mayor germinación (Bu *et al.*, 2007) o mayor tasa de crecimiento (Paz, Mazer y Martínez-Ramos, 2005). Paz Mazer y Martínez-Ramos (1999) encontraron que el efecto del peso de la semilla depende del hábitat y es específico para la especie, ya que las diferencias en el efecto del peso de la semilla sobre la emergencia varían en condiciones de campo o invernadero y de luz o sombra. Sin embargo, es probable que, en condiciones de sombra debido a una menor capacidad fotosintética, las especies con semillas grandes se vean favorecidas (Paz *et al.*, 2005). Por ende, el efecto del peso sobre la emergencia se podría deber a factores ecológicos externos más que intrínsecos de la semilla (Paz *et al.*, 1999; Paz *et al.*, 2005).

Es importante tener en cuenta que para pesar las semillas se recomienda determinar el peso seco (no el peso fresco) y realizar al menos cinco réplicas obtenidas de diferentes plantas madre; puede haber cambios por localidad y, por tanto, no se recomienda mezclar procedencias (Castro, 1999). En el caso de semillas de páramo cuyas especies suelen tener poco

peso, lo más útil es realizar lotes de semillas. Muchas veces se puede presentar un dilema entre disponibilidad de semillas *versus* la determinación del peso seco, ya que, una vez extraída el agua, las semillas pierden viabilidad y, además, debido al pequeño tamaño de las semillas, entre más semillas se utilicen mejor se observará el cambio entre el peso fresco y seco. Por esto es recomendable tener una balanza de precisión para efectos investigativos. Previo a la determinación del peso se debe evaluar que las semillas tengan un buen porcentaje de viabilidad de semillas con embrión, es decir, que no se encuentren vacías (Westoby, 1998).

A nivel de plántulas, se están tratando de evaluar atributos funcionales que permitan determinar especies más idóneas para la restauración de acuerdo a variables tanto de la semilla como de la plántula y, en esta, que incluya tanto órganos aéreos como subterráneos (Larson, *et al.*, 2015; 2016). Larson *et al.* (2015) evaluaron atributos asociados a la probabilidad de transición entre la germinación, la emergencia, el establecimiento y la supervivencia en pastos; se encontró que la emergencia sería el estado de transición más importante para la supervivencia. A pesar de que el peso de la semilla tendría influencia en la emergencia, no se halló un efecto en la supervivencia acumulada (cuando la planta ya es autótrofa). Esto evidencia que queda mucho camino por recorrer en el uso de rasgos funcionales asociados a la restauración que permitan aplicarlos a la selección de especies para la restauración ecológica. Larson *et al.* (2015) señalan que se deben tener en cuenta rasgos que influyen la susceptibilidad de la semilla a los patógenos y depredadores (dureza de la testa o defensas químicas), potencial de latencia, respuesta de la semilla a la sequía (retención de agua de la semilla) y la supervivencia y emergencia de semillas germinadas (morfología y fisiología de tallo y radícula). Pywell *et al.* (2003) descubrieron en un estudio de pastos y hierbas que las especies que toleran estrés, especialistas de hábitat y especies de hábitats infértiles, no se desempeñaron adecuadamente debido a los requerimientos de nichos de la especie.

Es importante tener en cuenta que en el caso del páramo, debido a su distribución a lo largo de un

gradiente ambiental, las condiciones cambian en el espacio y tiempo del mismo; así pues, a una mayor altitud hay condiciones de estrés más agudas que disminuyen la competencia intra e interespecífica (Baruch, 1992), por esto, sería más importante la supervivencia que la capacidad competitiva de las especies para la restauración. Por su parte, en altitudes menores del gradiente, hay una mayor presión competitiva y menores niveles de estrés; lo que hace que la habilidad competitiva sea un factor importante para la selección no solo de especies sino de la creación de microambiente facilitadores como es el caso de las fabáceas (Ávila-Rodríguez, 2014).

En el páramo se pueden seleccionar especies en función de su fenología reproductiva (disponibilidad de semilla), calidad de semilla (alta viabilidad y pureza) y un bajo tiempo medio de germinación, así como rápidas tasas de crecimiento y supervivencia. En Pérez-Martínez *et al.* (2014a), y gracias al trabajo con especies altoandinas en el Banco de Semillas del Jardín Botánico de Bogotá, se ha podido identificar que en las especies del género Asteraceae es importante definir el momento óptimo de colecta, ya que es usual encontrar un alto porcentaje de semillas vacías a pesar de que hay disponibilidad en una gran parte del año. Hasta el momento se ha encontrado que entre los meses de noviembre y diciembre hay una mayor calidad de semilla en las especies de este género. Esto concuerda con lo reportado por Bonilla y Zuloaga (1994) para el páramo El Granizo, quienes encontraron una mayor floración en períodos secos y sugieren que las plantas aprovechan los recursos hídricos de la temporada de lluvias para generar una secuencia reproductiva que finaliza con la floración en las épocas secas.

Por su parte, especies de la familia Melastomataceae registran numerosas semillas con una germinación rápida y adaptación a condiciones de invernadero, como es el caso de *Gaultheria myrsinoides*, *Bucquetia glutinosa* o *Monochaetum myrtoideum* (Pérez-Martínez *et al.*, 2014b). Calderón y Pérez-Martínez (2018) han encontrado una alta viabilidad (cerca o superior al 80 %), alta germinación, tolerancia a la desecación y supervivencia en invernadero de cuatro especies del género *Puya* que pueden ser usadas en parcelas de

restauración. También, especies de Fabáceas como *Lupinus* sp. registran fácil germinación, rápido crecimiento y formación de dosel; y, además, favorecen procesos edáficos como la acumulación de biomasa y la fijación de nitrógeno para el establecimiento de otras especies (facilitación). Ávila-Rodríguez (2014) evaluó el efecto de especies de *Lupinus* spp. arbustivo y rasante y encontró un efecto importante en el control de pastos exóticos y un efecto positivo en la regeneración natural principalmente del estrato rasante. El anterior es solo uno de los casos en los que es importante resolver la taxonomía para garantizar el uso de material adecuado.

Las observaciones ecológicas son vitales para la selección de especies. Ávila-Rodríguez (2014) señala, por ejemplo, que *Arcytophyllum nitidum* se encuentra distribuido ampliamente en el gradiente altitudinal altoandino, lo cual puede sugerir que es una especie que tendría habilidades competitivas y tolerancia al estrés. Sin embargo, la consecución de semilla no es fácil, por lo que puede ser útil la propagación vegetativa que debe realizarse de manera cautelosa debido a factores genéticos. No obstante, es común que a mayores altitudes se favorezcan especies con propagación asexual debido a la dificultad de establecimiento (Ávila-Rodríguez, 2014), por lo que podría ser un rasgo de historia de vida de la especie.

La acumulación de experiencias en restauración en páramo, que van en aumento, permitirá la definición una mayor cantidad de factores para tener en cuenta.

Las fuentes semilleras o fuentes de germoplasma y la importancia de la diversidad genética de las poblaciones

La escogencia de fuentes semilleras o de germoplasma que sean adecuadas es importante para asegurar el éxito de la restauración ecológica a largo plazo. La variabilidad genética es un factor a tener en cuenta a la hora de escoger las poblaciones de las cuales se colectarán las semillas (Vázquez-Yanes, *et al.*, 1997), ya que influye en el desempeño de la población dentro del hábitat. La diversidad genética garantiza el establecimiento a

largo plazo, la persistencia, la adaptación y el potencial evolutivo de la población (Lander y Boshier, 2014).

A pesar de que se recomendó por un tiempo el uso de semillas locales (*e.g.* el sitio *donante* de semillas es el mismo, o muy cercano al sitio para revegetar o restaurar), actualmente se discuten nuevas alternativas ya que cuando se tienen poblaciones pequeñas y fragmentadas como fuente de semillas es factible que tengan baja variabilidad genética (Broadhurst *et al.*, 2008). Esto arriesga la adaptación a las condiciones ambientales del lugar restaurado que se reflejará en una baja supervivencia inicial que impide alcanzar la etapa reproductiva, un crecimiento reducido, baja competitividad o baja viabilidad de semilla si se alcanza el periodo reproductivo (Thomas *et al.*, 2014; Broadhurst y Boshier, 2014). Es común que proyectos de restauración sean abandonados por la ausencia de fuentes de semilla locales (Wilkinson, 2001) o, peor aún, se utilicen semillas de poblaciones con muy baja diversidad genética (Broadhurst y Boshier, 2014); hecho posible si la única fuente de semillas usada es una población pequeña y fragmentada (Falk y Holsinger, 1991). Debido a esto, aunque existe la limitación por la ausencia de información básica en almacenamiento, germinación y métodos de establecimiento, se han comenzado a dar guías sobre el uso de semillas de poblaciones distintas a las locales (Broadhurst y Boshier, 2014) como se verá más adelante.

A nivel general, poblaciones pequeñas registran un menor grado de variabilidad genética y, por ende, endogamia. Es decir, presentan aumento de autopolinización o cruce entre relativos generando la pérdida de variabilidad genética (Ellstrand y Elam, 1993; Leimu, Mutikainen, Koricheva y Fischer, 2006; Young, Boyle y Brown, 1996). No obstante, Leimu *et al.* (2006) encontraron que la relación se da específicamente entre el tamaño de la población, el número de alelos y el número de *loci* polimórficos y, por lo tanto, el nivel de endogamia puede ser independiente del tamaño de la población.

Si se introducen plantas provenientes de semillas con baja variabilidad genética para alimentar o reforzar una población, es probable que a largo plazo se encuentre la ausencia de la fertilización efectiva, la

expresión de alelos o mutaciones deletéreas (Keller y Waller, 2002; Sork *et al.*, 2002) y una reducción de la heterocigocidad (Ellstrand y Elam, 1993; Lander y Boshier, 2014; Leimu *et al.*, 2006). Esto puede reducir la resiliencia y la resistencia condiciones de estrés y condiciones variantes que son importantes en el marco del cambio climático (Broadhurst y Boshier, 2014; Broadhurst *et al.*, 2008; Ellstrand y Elam, 1993; Ritchie, 2014).

Por esto, se está proponiendo el uso de semillas no locales lo cual puede incurrir en riesgos; cuando una especie de otra localidad es introducida puede haber adaptación local asociada con poco flujo génico entre poblaciones y características climáticas contrastantes respecto a la procedencia de la fuente semillera (Broadhurst y Boshier, 2014). Esto puede generar exogamia como resultado de un cruce entre individuos de poblaciones distantes, que resulta en una progenie con menor vigor por pérdida de genes complejos o introgresión (Edmands, 2007; Ellstrand y Elam, 1993; Frankham *et al.*, 2011; Hufford y Mazer, 2003; Ritchie, 2014). Otro posible efecto es el aumento de la frecuencia del genotipo introducido, esto puede dar lugar al reemplazo de genotipos locales, causando una ventaja numérica o de desempeño en el hábitat esto se conoce como invasión críptica ya que no se evidencia a simple vista (Hufford y Mazer, 2003). También puede pasar que se hibriden las poblaciones diferenciadas dando como resultado un mejor desempeño por el enmascaramiento de alelos recesivos deletéreos (Ellstrand y Elam, 1993), una mala adaptación al ambiente local ligado a un menor desempeño o cambios en sincronía entre la fenología del lote introducido y los polinizadores (Vander Mijnsbrugge, Bischoff y Smith, 2010). Faltan evidencias del efecto real de la depresión exogámica en el largo plazo; Edmands (2007) señala que solamente se evidenciarían los efectos hasta la segunda generación. No obstante, se referencian más efectos negativos de la endogamia que la exogamia en las generaciones posteriores (Keller y Walker, 2002).

En la [figura 1](#) se presenta un esquema modificado de Broadhurst y Boshier (2014) que ilustra cómo la baja diversidad genética y la endogamia puede impactar la supervivencia y la producción de semillas

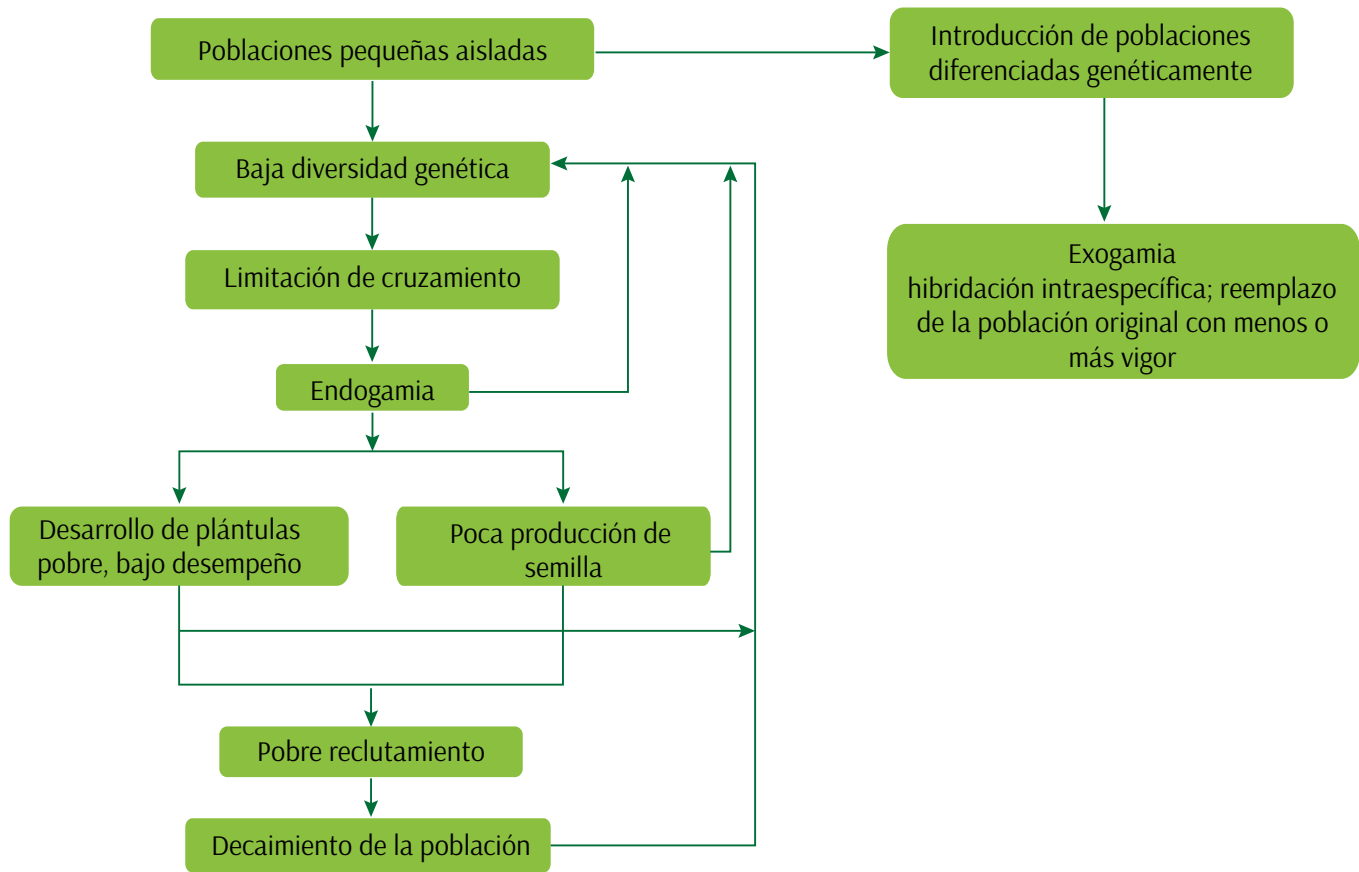


Figura 1. Esquema del efecto de la baja diversidad genética y la endogamia en el desempeño de la población y la introducción de poblaciones diferenciadas genéticamente en estas.

Fuente: modificado de Broadhurst y Boshier (2014).

en poblaciones reducidas. A su vez, se adiciona el efecto de la introducción de material diferenciado genéticamente (exogamia).

Para evitar lo anterior, se ha sugerido la delimitación de *zonas de transferencia de semillas*, que son zonas en las que se comprueba que hay flujo o intercambio genético entre las poblaciones. Para su delimitación se deben tener en cuenta la similitud de factores bióticos y abióticos, distancia geográfica, clima, geomorfología, suelos, elevación, latitud, longitud y altitud. Además, los datos serán más confiables si se utilizan marcadores moleculares, microsatélites o ADN del cloroplasto (Hufford y Mazer, 2003; Vander Mijnsbrugge *et al.*, 2010). Los anteriores son marcadores moleculares neutros que no tienen en cuenta genes complejos o cuantitativos, por tanto, es útil comparar los resultados

obtenidos con el fenotipo o utilizar QTL's (rasgos de loci cuantitativos) (Savolainen, Pyhäjärvi y Knürr, 2007). También se tienen en cuenta las diferencias fenológicas entre poblaciones (Adams y Campbell, 1981; Farnsworth *et al.*, 2006; Hufford y Mazer, 2003).

Es frecuente que especies con mayores niveles de endogamia formen ecotipos por aislamiento, mientras que especies con mayores tasas de cruzamiento entre poblaciones formen menos ecotipos por una homogenización del flujo génico. Por esta razón, la zona de transferencia de semillas será más grande en especies que se crucen entre poblaciones. Una vez delineada la zona, la colecta debe hacerse de un número amplio de individuos para representar adecuadamente la variación (Hufford y Mazer, 2003). Si se sabe que no ha habido flujo génico entre poblaciones en los

últimos 500 años es mejor mantener las poblaciones separadas; a su vez, a pesar de que haya flujo génico, si hay diferencias ambientales sustanciales tampoco se deben mezclar.

Cuando no se cuenta con disponibilidad de semillas locales en las cuales se pueda asegurar una buena calidad y diversidad genética, se necesita que haya congruencia entre el clima y el suelo de la zona donante y receptora de las semillas (Vander Mijnsbrugge *et al.*, 2010). Esto fue evidenciado por Bischoff *et al.* (2006), quienes encontraron la misma diferenciación genética en poblaciones distanciadas 0-30 m y 600-1100 km; poblaciones vecinas de ambientes contrastantes tendrían mayores diferencias genéticas que poblaciones muy lejanas con condiciones climáticas similares.

Si es necesario el uso de fuentes no locales, Breed, Stead, Ottewell, Gardner y Lowe (2013) revisaron dos alternativas y propusieron una adicional. Como primera alternativa señalan la procedencia predictiva (Crowe y Parker, 2008; Sgrò, Lowe y Hoffmann, 2011; Wang, O'Neill y Aitken, 2010), en la cual se usan genotipos naturales que, según experimentos, tienen posibilidad de adaptarse a predicciones de cambio climático previamente modeladas. Para usar esta estrategia se requieren datos de adaptación a las nuevas condiciones climáticas por trasplantes recíprocos o proyecciones climáticas (sugeridas a 2050) en cada sitio. A su vez, deben existir bases de datos climáticas y de distribución de las especies robustas. Una deficiencia de esta estrategia es la robustez de los modelos de predicción.

Una segunda opción es la procedencia compuesta (Broadhurst *et al.*, 2008). En esta se mezclan procedencias basados en la delimitación de zonas de transferencia de semillas o en flujos genéticos estimados. Se deben tener en cuenta aspectos ya explicados de similitud climática. Con respecto a la posibilidad de una posible depresión exogámica, Broadhurst *et al.* (2008) señalan que el uso de una mayor densidad de siembra o la selección natural desfavorecería los casos puntuales de ciertas plántulas que puedan presentar exogamia y, por ende, dicho riesgo no supondría un peligro a largo plazo. Esta estrategia se recomienda cuando no se predicen cambios en variables climáticas en el largo plazo y hay pocas poblaciones locales remanentes o

cuando no hay tendencias generales acerca de los cambios bajo escenarios de cambio climático.

Como tercera alternativa está la procedencia de mezcla. Esta estrategia, es similar a la anterior debido a que se colecta de poblaciones grandes, pero se focaliza en capturar una amplia selección de genotipos de varios ambientes sin sesgo espacial hacia el sitio de restauración (revegetación); y, a diferencia de la procedencia compuesta, no se tiene en cuenta el flujo genético. El autor estima que esta mezcla ayudaría a la resiliencia evolutiva en el caso de que sean predichos cambios grandes en los ecosistemas de acuerdo con modelos climáticos. Sin embargo, se recomienda predecir la distancia genética y la compatibilidad cromosómica. Las semillas son colectadas en diferentes procedencias, pero se debe tener en cuenta que no existan grandes diferencias ambientales entre los sitios. Aunque es tolerante a un rango de diferencia para construir resiliencia evolutiva por la adición de variación genética.

Esta última estrategia sería útil en sistemas en los que se predicen cambios grandes, pero no es factible recolectar suficientes datos de la especie para comprobarlo. También es adecuado cuando no hay modelos de distribución bajo condiciones de cambio climático, pero hay muchas poblaciones grandes a lo largo de diferencias genéticas o ambientales menores. Si las relaciones taxonómicas no se han resuelto o si el movimiento de semilla se planea en distancias geográficas grandes (500 km en gradientes ambientales fuertes o con presencia de límites biogeográficos), se recomienda la estimación de la distancia genética o compatibilidad cromosómica entre ecotipos. Si hay diferencias genéticas o ambientales grandes se recomienda seguir la evaluación de riesgo genético descrita por Byrne, Stone y Millar (2011), en la que se tienen en cuenta aspectos taxonómicos, biológicos y geográficos.

Estas opciones surgen del hecho de que la presión local actual está cambiando en menor tiempo y en muchas especies se ha demostrado que no habrá capacidad de migración; a su vez, si son genotipos locales puede haber más vulnerabilidad por poca capacidad adaptativa (North *et al.*, 2011). Breed *et al.* (2013), a partir de las diferentes estrategias explicadas, proveen

un árbol de decisión para la colecta de semillas que se puede observar en la **Figura 2**.

En la **Figura 3** se ilustra otro esquema de decisión para evaluación de riesgo genético basado en un criterio taxonómico o geográfico.

Con respecto a la colecta de semillas hay diferentes opiniones acerca del número de individuos que debe tener una población para que sirva como

fuentes semillera. Broadhurst y Boshier (2014) sugieren una población de entre 100 a 200 individuos, pero en algunos casos el número ideal se acerca a los 400 individuos (**Figura 4**). Eriksson (2014) dice que una población de 50 individuos reproductivos es un buen recurso de semillas ya que solamente habría un 1 % de pérdida de variabilidad genética por generación. También hay diversas opiniones

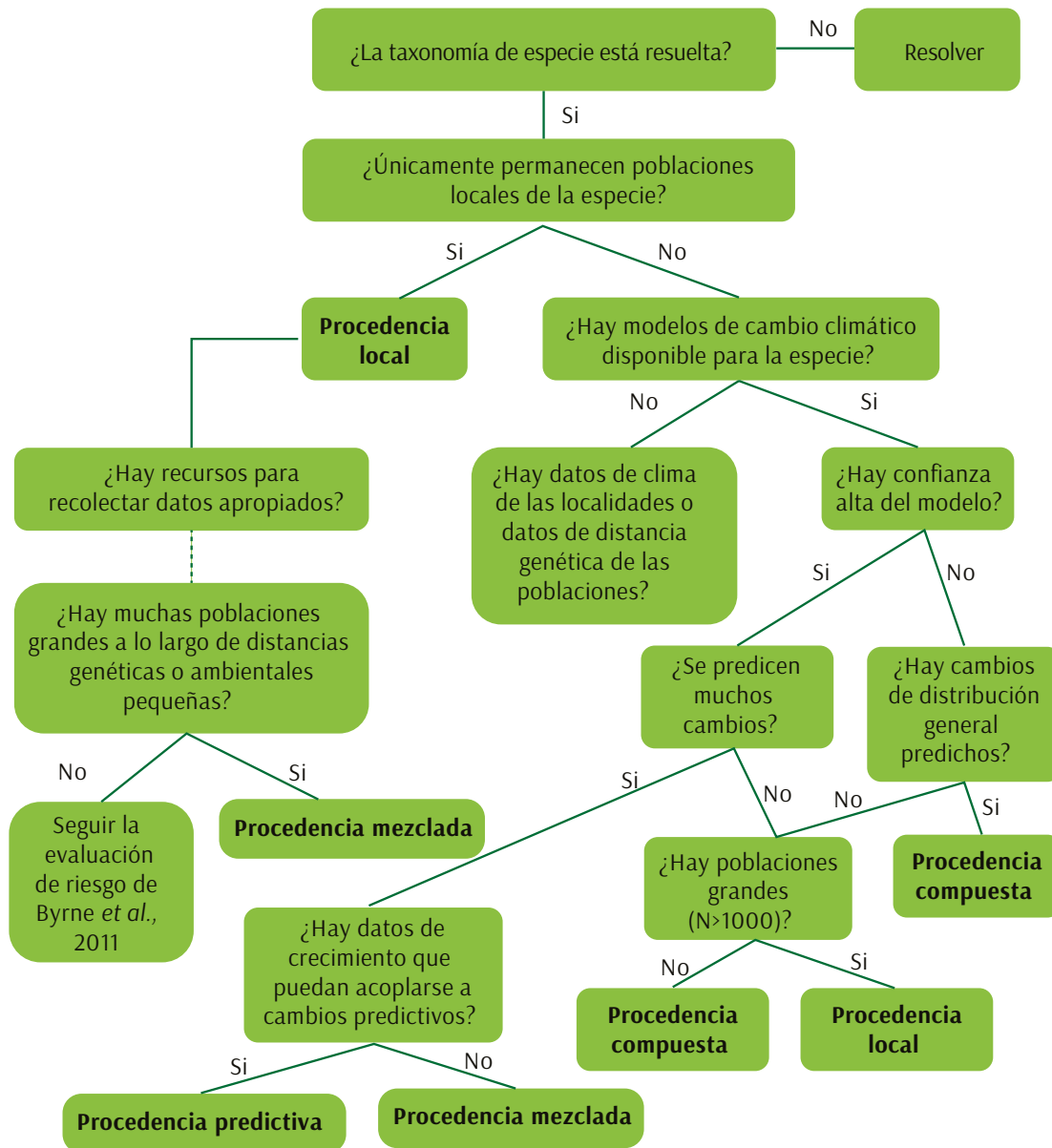


Figura 2. Árbol de decisión para definir estrategia de colecta de semillas basado en cuatro opciones: proveniencia local, predictiva, compuesta y mezclada.

Fuente: traducido y modificado de Breed *et al.* (2013).

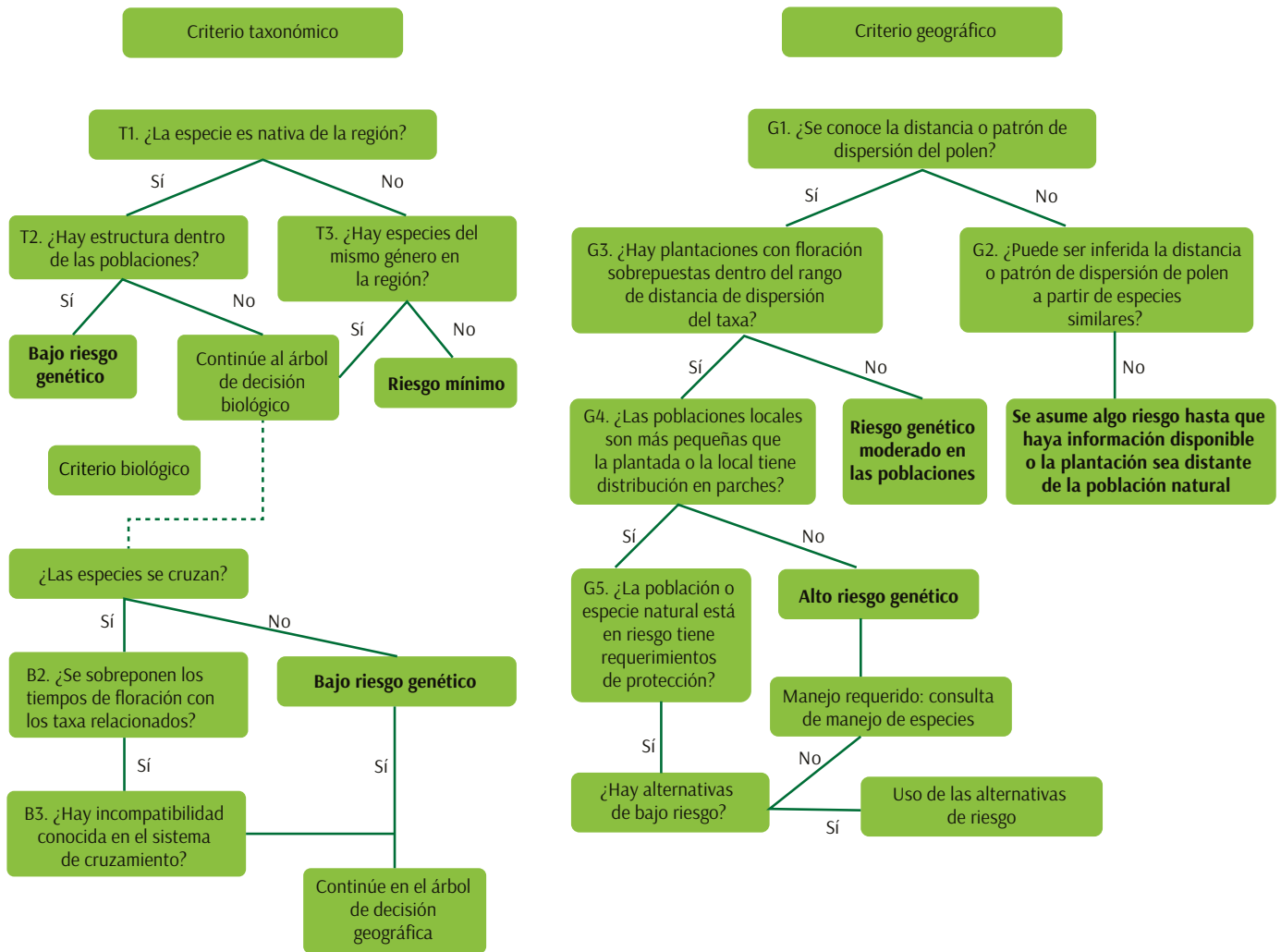


Figura 3. Protocolo de evaluación para la evaluación del riesgo genético en poblaciones nativas a ser restauradas o reforzadas.

Fuente: modificado de Byrne *et al.* (2011).

acerca del número de parentales de los que se deben recolectar semilla. Se referencian 10 a 20 individuos espaciados (Mortlock, 2000); 50 individuos por población muestreados aleatoriamente de hasta 50 poblaciones diferentes (en el caso de especies raras o amenazadas) (Guerrant, Havens y Maunder, 2004); 30 plantas con una distancia mínima entre ellas de 50 a 100 metros (Eriksson, 2014); o 10-50 individuos (Falk y Hosinger, 1991). Fischer y Matthies (1997) señalan que la distancia entre individuos colectados, que debe ser de 10 m, es más importante que la cantidad. A su vez,

se recomienda no recolectar más del 20 % de las unidades reproductivas disponibles en las plantas madre para no afectar la progenie (Mortlock, 2000). Pero esto dependería de la especie y la sensibilidad del ecosistema. Por ejemplo, en especies que habitan páramos donde hay eventos impredecibles (cambios drásticos de condiciones durante el día y entre el día y la noche) se recomienda la colecta repetida de menos semillas que una colecta grande y menos frecuente (Broadhurst *et al.*, 2008).

Otro factor a tener en cuenta cuando se colectan semillas es el sistema de reproducción de la especie,



Figura 4. Población de *Espeletia barclayana* en el Tablazo con potencialidad para ser fuente de semillas debido al número de individuos.

Fuente: GREUNAL.

ya que la relación entre el tamaño y la variabilidad genética es más fuerte en especies autoincompatibles que en especies autocompatibles, por lo que el tamaño de la población tiene menos efectos negativos (Leimu *et al.*, 2006). Las especies con autopolinización purgan su carga genética a través de la selección en contra de alelos recesivos (Broadhurst *et al.*, 2008). Por lo anterior, en el caso de plantas autoincompatibles se recomienda el uso de poblaciones más grandes como fuente semilleras. Thomas *et al.* (2014) recomiendan evitar la “selección intencionada” de rasgos de adaptación (*e. g.* tiempo de floración, tasa de crecimiento,

semillas grandes) durante la colecta de semillas, ya que se puede conducir a la pérdida de la capacidad de adaptación del germoplasma a factores bióticos o abióticos (*e.g.* resistencia a plagas).

Utilizar semillas de plantas reproducidas en ambientes *ex situ* puede ser deletéreo debido a que las especies no están expuestas a las mismas condiciones que en su ambiente natural. Por tanto, es importante alimentar los viveros permanentemente con material (Schoen y Brown, 2001). Además, a través de las generaciones se pierden genes de la población original (Basey, Fant y Kramer, 2015).

Momento de recolecta

La oferta de semillas puede variar a lo largo del año. En el caso del ecosistema de páramo puede estar limitada por un largo período de maduración de la semilla ligado a las bajas temperaturas, como es el caso de *Miconia summa* (Pérez-Martínez *et al.*, 2014b), una planta arbustiva de páramo (Figura 5). La oferta de semillas puede oscilar de año en año en fuentes silvestres por factores ambientales que experimenta la planta madre como el flujo de polen, los requerimientos de disturbios (fuego) que promueven la producción en masa de flores y frutos de algunas especies y la biología reproductiva de la especie (Jones y Young, 2005). Por eso, el momento de colecta es importante y se debe correlacionar con el clima predominante para registrar posibles variaciones en el marco del cambio climático.

Es útil evaluar y contar con fuentes semilleras con climas contrastantes en los cuales, probablemente, la dispersión se realizará en momentos diferentes y, por tanto, se tendrá una oferta de semillas más o menos constante. Esto permitirá también realizar las mezclas de semillas que se explicaron en el apartado anterior. Se recomienda realizar seguimientos constantes a las poblaciones (e individuos) presentes en campo y así



Figura 5. Frutos de *Miconia salicifolia* que tardan aproximadamente siete meses en madurar para obtener semilla para propagación. El tiempo de maduración es importante para garantizar el buen estado de la semilla después de la cosecha.

Fuente: GREUNAL.

seleccionar aquellas que presenten alta producción de frutos y semillas y buena calidad.

Ulian, Mattana, Pritchard y Skwierinski (2013) mencionan la importancia de conocer y analizar la estructura poblacional y su interacción con el ambiente para identificar los posibles patrones fenológicos asociados con los períodos de floración y fructificación de las poblaciones. Estos autores encontraron en una especie de páramo, *Oritrophium peruvianum* (Asteraceae), cuyo período de floración está asociado con las temporadas de lluvia y el período de fructificación se da entre el fin de esta temporada y el comienzo de la temporada seca, una relación entre el efecto estacional, la viabilidad y la germinación de las semillas. Se registraron semillas con mayor viabilidad al final de la temporada seca que en temporada de lluvia. Esto se asocia con el hecho de que un mayor contenido de humedad de la semilla acelera su envejecimiento.

El momento de colecta de las semillas es crítico para asegurar un resultado exitoso porque determina la calidad de las semillas. Estas deben estar maduras y esta madurez puede variar en rangos de días o semanas. Esto está relacionado con el periodo de maduración de cada especie, para lo cual es útil conocer sus estados fenológicos reproductivos (Figura 6). Aunque algunas



Figura 6. Fruto de la hierba altoandina *Halenia* sp. Cuando sus estructuras comienzan a secarse y su cápsula se abre en la parte superior indica que las semillas están listas para ser dispersadas.

Fuente: GREUNAL.

semillas son capaces de madurar separadas de planta madre, el momento de colecta es delicado ya que se deben recolectar antes de la dispersión y una vez hayan alcanzado su madurez fisiológica (*e.g.* máxima capacidad para germinar) para asegurar que pueden

ser tratadas después de la colecta (Hay y Smith, 2003; Merritt y Dixon, 2014). Si una semilla se colecta inmadura, tendrá efectos negativos en su capacidad de tolerancia a la desecación (y por ende su longevidad) y su germinación (Hay y Smith, 2013) (Figura 7).



Figura 7. Semillas inmaduras de *Espeletia* sp. Su colecta en estado inmaduro puede tener efectos negativos en la germinación.

Fuente: GREUNAL.

En frutos carnosos dispersados por animales se puede determinar el momento de colecta por medio del cambio del color del pericarpio y ablandamiento de la pulpa. Los frutos tipo vaina y cápsula se vuelven gradualmente más secos; en algunos casos se pueden agitar los frutos y escuchar las semillas al interior. Los frutos secos dehiscentes comienzan a abrirse y se encuentran semillas en el suelo (Gold *et al.*, 2004).

En el caso de que haya producción en masa de semillas, puede haber una señal ambiental que es importante identificar ya que permitirá predecir momentos de dispersión. A su vez, algunos requerimientos de germinación pueden tener relación con el clima al cual estuvo sometida la planta madre durante la maduración de la semilla y la población (Andersson y Milberg, 1998) (Figura 8). El ambiente parental afecta el nivel de tolerancia a la desecación y otros rasgos en la semilla en el momento de dispersión.



Figura 8. El clima tanto en el proceso de maduración como en el momento de colecta de la semilla es importante. Frutos o semillas colectados húmedos podrían tener menor viabilidad en el tiempo, que frutos o semillas colectados secos.

Fuente: GREUNAL.

Los bancos de semillas *ex situ* y la restauración

Los bancos de semillas *ex situ* son muy útiles porque conservan una gran cantidad de semillas de diferentes especies a baja temperatura y bajo contenido de humedad (Smith, 2014). Es importante que estén ligados con programas de restauración que permitan la distribución de especies priorizadas. Se debe garantizar la inversión en capacidad intelectual e infraestructura que permita el almacenamiento de semillas con alta viabilidad y, por ende, potencial de germinación (Zahawi y Holl, 2014). Los bancos de semillas *ex situ* proporcionan también una herramienta importante para la investigación continua de los requerimientos de germinación y las condiciones de almacenamiento necesarias para conservar las semillas a largo plazo (Smith *et al.*, 2011), pues permiten establecer protocolos de germinación para romper la latencia presente en muchas especies silvestres (Smith, 2014).

Un banco de semillas con el que se pretende la restauración debe tener una alta diversidad genética para garantizar que las poblaciones a restaurar la recuperen o mantengan. El volumen de semillas que debe manejar es de toneladas de semillas por especie, dependiendo de su priorización (Merritt y Dixon, 2011). No obstante, la mayoría de los bancos en el mundo que almacenan semillas de especies nativas tienen apenas la cantidad suficiente para proporcionar semillas a unas pocas áreas de restauración. El Banco de Semillas del Milenio (Royal Botanic Gardens) almacena cerca de 1.8 billones de semillas de 30 402 especies, lo cual solamente representa en promedio tener 60 000 semillas por especie, lo que es una cantidad muy pequeña para la restauración a escala de paisaje (Merritt y Dixon, 2011).

Los bancos pueden ir de la mano con la siembra en viveros o de plantaciones en condiciones de campo con fines de multiplicación de semillas. En el caso de zonas altoandinas este proceso es largo debido al lento crecimiento de las especies, pero, teniendo en cuenta los programas a gran escala y a largo plazo, pueden ser una estrategia que ayude a la autosostenibilidad del proceso siempre y cuando se mantenga un buen

stock genético. Precisamente, para evitar el proceso de endogamia y adaptación local a las condiciones de invernadero, se han implementado estrategias como el crecimiento en diferentes condiciones de luz y disponibilidad de agua para asegurar la presencia de diferentes alelos en variadas combinaciones. Se recomienda, además, monitorear la variabilidad genética en la conservación *ex situ* y la descendencia obtenida en invernadero (Ducci, 2014).

Los bancos de semillas pueden involucrar a la comunidad asociada al lugar a restaurar, lo cual puede ayudar a su mantenimiento. Un ejemplo de esto se ha dado en una cuenca de drenaje de zonas Riparias en Matogrosso, Brasil. En este proyecto, por medio de la creación de una red formada por indígenas, pequeños terratenientes y campesinos, se aseguró la disponibilidad de toneladas de semillas nativas de 214 especies, en un total de seis años, en instalaciones en campo con aire acondicionado y deshumificadores únicamente. Cada lote de semillas almacenado tenía su etiqueta con información básica como colector, localidad, tipo de vegetación de la que se colectó y nombre de la especie, número de árboles parentales de los cuales se colectó y fecha de colecta. Entre la comunidad también se evaluaron variables como la viabilidad y la calidad de la semilla cada tres meses (Campos-Filho *et al.*, 2014). Estos ejemplos son importantes no solo porque involucra a la comunidad para la eficiencia en la disponibilidad de material sino porque permite la apropiación del conocimiento y la continuidad de los procesos gracias a la capacitación.

En Colombia aunque se cuenta con algunos bancos de germoplasma dentro de los cuales los más destacados son el Banco del Centro Internacional de Agricultura Tropical y en Corpoica; estos están relacionados con agrobiodiversidad (Valencia, Lobo y Ligarreto, 2010) y hacen falta iniciativas para conservación y propagación de especies silvestres. Dentro de estas se incluye el Banco de Semillas de especies altoandinas del Jardín Botánico de Bogotá y el Banco de Semillas de Boyacá, focalizado en especies de páramo y con la participación del Real Jardín Botánico de Londres, el Instituto Alexander von Humboldt y la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.

Almacenamiento de semillas

La clasificación de las semillas según su comportamiento en condiciones de almacenamiento se ilustra detalladamente en Pérez-Martínez *et al.* (2014a). La mayoría de las semillas no se usan inmediatamente después de su beneficio; por esto, y mientras se completa una cantidad razonable de semillas para sembrar o probar tratamientos en condiciones controladas es necesario almacenarlas sin que pierdan su viabilidad, para lo cual son útiles los bancos de semillas *ex situ*.

La viabilidad de las accesiones que son almacenadas en el Ciat deben ser mínimo del 90 % (Santos-Meléndez, 2014). No obstante, este valor es difícil de encontrar en semillas altoandinas silvestres (Pérez-Martínez *et al.*, 2014a) en las que se observa asincronía en los procesos de dispersión, lo que es común en lugares con eventos estocásticos (Rathcke y Lacey, 1985) como el páramo (donde ocurren heladas, cambios de temperatura intempestivos y granizadas). La determinación de la viabilidad debe hacerse para garantizar que las semillas almacenadas/usadas tengan potencial para germinar, pero es frecuente encontrar lotes de semillas con valores alrededor del 50 %.

Las semillas recalcitrantes deben ser germinadas inmediatamente después de su colecta y sus plántulas mantenidas en invernadero para su posterior trasplante (Kettle, 2012; Merritt y Dixon, 2014). También se puede acudir a la reproducción por esquejes de diferentes plantas madres (Zahawi y Holl, 2014) o en condiciones *in vitro*. Por su parte, las semillas ortodoxas y algunas intermedias se pueden almacenar a 4°C, aunque a largo plazo (en bancos de semillas) se usan temperaturas cercanas a -20°C (que garantizan una mayor longevidad de las semillas). No obstante, para el uso permanente de las semillas (almacenamiento a corto y mediano plazo), almacenarlas en neveras convencionales puede funcionar. Para mayor información en los métodos de determinación del tipo de semilla (Hong y Ellis, 1996).

La tolerancia a la desecación y, por ende, la capacidad de tolerancia al almacenamiento a bajas temperaturas dependerá de la especie. Probert, Daws y Hay (2009) encontraron que las semillas con

endospermo tienden a una menor viabilidad en el tiempo, al igual que semillas provenientes de condiciones frías y húmedas (Figura 9). También se ha encontrado que un mayor peso (>0.5 g) de la semilla, menor tiempo medio de germinación, dispersión en temporada húmeda, volumen esférico o esferoide y testa delgada de la semilla se asocian con semillas recalcitrantes (Daws *et al.*, 2005; 2006). Esto permite predecir su comportamiento, a pesar de que no se conozca. Sin embargo, falta verificar esta tendencia en ecosistemas como el páramo, donde la mayoría de las especies tienen tamaños de semilla pequeños.

Las semillas deben almacenarse en frascos herméticos con sobres de sílica gel para garantizar que no se está absorbiendo humedad. También puede agregarse arroz que, aunque no tiene indicador, absorbe humedad y puede reemplazarse frecuentemente. Cada frasco debe estar marcado con un número de identificación al que debe ir ligada la información de colecta. También es útil la colecta en campo de un espécimen de herbario al cual vaya ligado cada accesión como soporte de la identificación de la especie a la cual pertenece la semilla.



Figura 9. *Drimys granadensis*, semillas endospermicas y de clima frío que con base en las características generales reportadas para este tipo de semillas por Probert *et al.* (2009) podrían tener baja viabilidad a largo plazo.

Fuente: GREUNAL

Pretratamientos para romper la latencia

La elección y evaluación de tratamientos en función de la latencia, morfología y fisiología de las semillas se ilustra detalladamente en Pérez-Martínez *et al.* (2014a).

Aunque hay especies que germinan en diversas condiciones, mientras que otras tienen condiciones específicas de germinación que pueden estar ligadas con algún grado de latencia. La latencia se sobrelleva eliminando las barreras a la germinación en caso de que sean intrínsecas de la semilla, o suministrándole las condiciones externas necesarias ya sean condiciones de luz, humedad o temperatura; esto depende de cada especie. Este es el caso de las semillas de algunas especies de la familia Asteraceae de las que se ha reportado que requieren estratificación en frío (tratamientos pre-germinativos a baja temperatura) para romper la latencia fisiológica e incrementar la germinación asociada a las características del páramo de presentar variabilidad de temperatura entre el día y la noche (Ulian *et al.*, 2013). La germinación de especies tropicales de alta montaña está principalmente determinada por la luz, la temperatura y la disponibilidad de agua (Teketay, 2005). No obstante, hay muy poca información disponible de la ecología de la germinación de especies tropicales de montaña (Gareca, Vandeloos, Fernández, Hermy y Honnay, 2012).

Cuando las semillas presentan testas gruesas e impermeables se debe realizar una escarificación mecánica o química para el debilitamiento de la testa y su permeabilización para la imbibición de la semilla. Este procedimiento también es útil cuando la semilla tiene inhibidores químicos en su interior que no pueden salir de ella; en este caso, seguido de la escarificación, se debe lavar con abundante agua para eliminar los inhibidores.

Para semillas que registran embriones subdesarrollados o que necesitan crecimiento (latencia fisiológica y morfológica), que es evidente cuando el embrión ocupa una pequeña parte respecto a toda la semilla, deben dejarse en un proceso de posmaduración que, dependiendo de la especie, puede ser en condiciones ambientales, en nevera o en calor ya sea en estado seco o húmedo (estratificación) en un tiempo promedio

que varía de acuerdo con la especie pero que puede ser de uno a varios meses. Por esto, la morfología interna de la semilla es importante para definir los tratamientos de germinación. El crecimiento del embrión también se puede inducir por medio de la aplicación externa de la hormona giberelina (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006).

Con respecto a los requerimientos ambientales para la germinación, semillas fotoblásticas necesitan luz para germinar y son principalmente especies pioneras; mientras que semillas de sucesiones tardías tienden a crecer y germinar en oscuridad. Se ha encontrado que especies fotoblásticas tienden a tener semillas pequeñas (Ibarra-Manríquez, Martínez-Ramos y Oyama, 2001). Cuando se cuenta con cuartos o cámaras de crecimiento con posibilidad de controlar las condiciones ambientales, se pueden imitar las variables ambientales del ecosistema del cual vienen (Figura 10). A su vez, dependiendo del ecosistema, se pueden evaluar diferentes fotoperíodos, termoperíodos o humedad ambiental. Por ejemplo, en zonas tropicales la variación en el fotoperíodo a lo largo del año es muy poca y, por tanto, se puede mantener en 12 horas de luz y 12 de oscuridad. La variación en la temperatura estacional tampoco tiende a variar considerablemente, pero sí la variación diaria de temperatura entre el día y la noche; por esto, la evaluación de dichas condiciones puede arrojar resultados importantes. Por su parte, en zonas templadas es común la respuesta a cambios en el fotoperíodo en determinadas épocas del año que indica la llegada de una estación adecuada para el crecimiento y la evasión del invierno para evitar la mortalidad.

También existen pretratamientos para dar uniformidad a la germinación. Como el *priming*, la cual es una estrategia que se usa antes de la siembra para mejorar el desarrollo de plántulas por la modulación de la actividad metabólica pre-germinativa previo a la emergencia de la radícula. Esto aumenta la tasa de germinación y el establecimiento vegetal. Durante el *priming* las semillas se hidratan parcialmente para que inicien las actividades metabólicas antes de la germinación, pero a su vez se previene la protrusión de la radícula. Después, las semillas se secan a su contenido de humedad original (McDonald, 2000;

Taylor y Harman, 1990). Este método se ha utilizado principalmente en semillas de cultivos. Las soluciones más usadas son osmóticas (polietilenglicol), salinas y agua (Ghassemi-Golezani *et al.*, 2008). En la naturaleza existe el *priming* a partir de la hidratación y deshidratación del suelo pero dicho proceso se puede simular con osmolitos (*osmoprimering*), soluciones acuosas (*hydropriming*) o una mezcla de vermiculita, agrolita y suelo (matriz húmeda) (Alvarado-López, *et al.*, 2014). Estos mismos autores encontraron resultados positivos de la matriz húmeda en *Tecoma stans*, una especie pionera; pero no fueron evidentes en *Cordia megalantha*, lo cual puede tener relación con la tolerancia a la desecación y la formación de bancos de semillas.



Figura 10. Cámara de crecimiento con control de temperatura, humedad y fotoperíodo que permite aplicar tratamientos para evaluar el efecto de cada una de estas variables ambientales en la germinación.

Fuente: GREUNAL.

Trasplantes o siembra directa de semilla y adaptación de plántulas en condiciones de campo

En la siembra directa de semillas se debe garantizar la supervivencia de individuos a largo plazo, de lo contrario, y a pesar de que se incurra en más gastos, los individuos deben ser crecidos primero en condiciones de invernadero. Es común que especies de semilla grande se establezcan mejor porque tienen una mayor cantidad de nutrientes (Camargo *et al.*, 2002). El hecho de que las semillas de páramo tengan tamaño pequeño (Pérez-Martínez *et al.*, 2014a) hace inferir que la siembra directa no sería un buen método en estos ecosistemas; no obstante, hacen falta estudios puntuales al respecto. Al respecto, en ecosistemas altoandinos, Franco y Vargas-Ríos (2009) realizaron siembra directa en campo de semillas y esquejes de *Verbesina crassiramea* y registraron una germinación del 48 % cuyas plántulas alcanzaron una altura de 8.8 cm en 150 días y los esquejes tuvieron una brotación del 38 %, lo que indica que puede ser una especie que sea directamente sembrada en campo con una alta eficiencia en su supervivencia y desempeño. Benaúla-Fajardo (2006) también realizó directamente la siembra de esquejes y semillas de *Buddleja incana*, logrando un 66.6 % de enraizamiento y un 50 % de germinación, respectivamente. Sin embargo, hace falta evaluar otras especies en las cuales se pueda hacer siembra al voleo de millones de semillas, en las cuales seguramente la germinación sea menor que en vivero o laboratorio pero que, ligado a los costos de producción, sea un método mucho más eficiente para la restauración (Zahawi y Holl, 2014).

Teniendo en cuenta otros ecosistemas, en un estudio en bosque tropical, el enterramiento ayudó a aumentar la supervivencia de semillas y la germinación, comparado con semillas ubicadas superficialmente (Doust, Erskine y Lamb, 2006; Zahawi y Holl, 2014). En estudios con árboles tropicales en diferentes hábitats se ha encontrado menos del 10 % de germinación en semillas sembradas directamente, y con frecuencia es menor al 3 % (Merritt y Dixon, 2014; 2011). Lo anterior no solo ocurre por fallas en la germinación, sino por

efecto de la depredación, el viento o la erosión (Holl, *et al.*, 2000). Por esto, es común que se encuentre mayor germinación en condiciones controladas que en condiciones de campo (Shimono y Kudo, 2005). Wallin, Svensson y Lönn (2009) compararon la siembra directa con la germinación en condiciones de invernadero con sustrato turba o compost, de tres especies y encontraron que a pesar de que la germinación fue similar, la supervivencia fue mayor en condiciones de invernadero.

Se recomienda probar diferentes sustratos para evaluar su efecto en la adaptación de las plántulas en condiciones de invernadero (Figura 11). Sin embargo, se exhorta a que el sustrato sea lo más parecido posible a las condiciones del suelo en condiciones naturales. En el caso del páramo, el suelo se caracteriza por una alta cantidad de materia orgánica, por lo cual el uso de tierra como sustrato ha dado buenos resultados y se puede mezclar con turba o compost (Pérez-Martínez *et al.*, 2014b). A su vez, se recomienda hacer un proceso de endurecimiento antes de trasplantar las plántulas a campo. No se conocen estudios de evaluación de

trasplante de especies propagadas desde semilla, sin embargo, debido a las condiciones estresantes del páramo, se prevé que sería necesario un proceso de aclimatación y preparación.

Las plántulas crecidas en invernadero son usualmente trasplantadas al campo cuando alcanzan de 20 a 40 cm de altura (Holl *et al.*, 2011; Zahawi y Holl, 2014) pero la selección del tamaño dependerá de la especie.

Tanto en la siembra directa como en el caso de trasplantes de plántulas crecidas en condiciones de invernadero, se debe tener en cuenta la fecha de siembra, ya que tiene un efecto importante en la supervivencia a largo plazo, especialmente en zonas con una estación seca prolongada como ocurre en páramo (Ray y Brown, 1995). Se deben evaluar variables como el vigor, la supervivencia, la tasa de crecimiento absoluto y relativo, así como el número de hojas para determinar su adaptación a las condiciones de campo.

En la Figura 12 se ilustra cada una de las actividades y aspectos a tener en cuenta en el uso de semillas para fines de restauración ecológica que resume cada uno de los puntos anteriores.



Figura 11. Plantas de *Halenia major*, especie de páramo crecida desde semilla en condiciones controladas y trasplantada a invernadero en sustrato suelo.

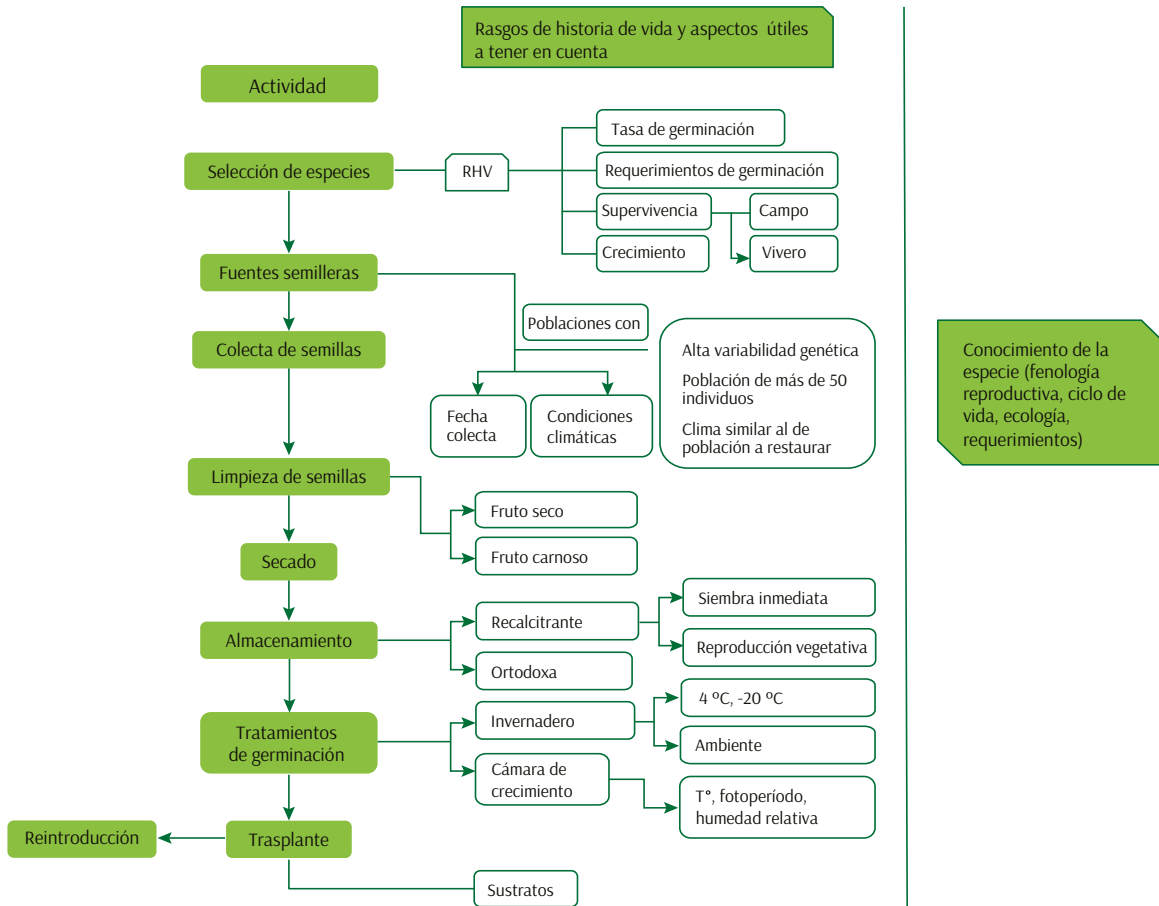


Figura 12. Esquema de las actividades necesarias para el uso de semillas en programas de restauración (en verde) y aspectos a tener en cuenta en cada una dependiendo de la especie. Todo esto se encuentra asociado al conocimiento básico de la especie para proyectar su establecimiento a largo plazo.

Fuente: elaboración propia.

Las semillas y el cambio climático

En el apartado *Fuentes semilleras* se explicó la importancia de tener en cuenta los escenarios del cambio climático para la selección de procedencias del material, lo cual debe ir de la mano con estudios genéticos o predicciones de flujos genéticos estimados. Esto permitirá que los planes estén articulados con la mitigación o adaptación para ayudar a construir la resiliencia de los ecosistemas y favorecer las poblaciones más vulnerables a partir del flujo genético entre fragmentos (Cochrane *et al.*, 2015). Debido a que el páramo es un ecosistema joven (Castaño-Uribe, 2002), puede presentar adaptación local; esto se evidencia en algunas poblaciones de *Espeletia* cerca de la laguna de Chisacá,

allí se observa gran cantidad de híbridos; lo que sugiere que la procedencia mezclada o compuesta debe realizarse con sumo cuidado en dichos ecosistemas.

El cambio climático traerá cambios de temperatura, humedad, radiación, frecuencia e intensidad de precipitación (IPCC, 2007). Los fenómenos climáticos harán que las temporadas de lluvia y sequía se alarguen y cambien su periodicidad. Las variables climáticas tienen un efecto directo sobre el crecimiento, la fenología, la ruptura de la latencia, la germinación y el establecimiento. La fuerte relación entre las variables climáticas, la latencia y la germinación indica que los cambios climáticos afectarán inevitablemente la ecología de las semillas (Ooi, 2012). A su vez, los cambios en individuos y poblaciones generarán cambios en las

interacciones que estos tienen con otros organismos como plantas, animales y microorganismos; todo esto se reflejará en cambios demográficos y de diversidad. Los estados de desarrollo tempranos en las plantas serían más sensibles que los estados adultos y, por tanto, representan un cuello de botella para el reclutamiento (Dalglish, Koons y Adler, 2010).

La semilla, como unidad de dispersión y reproducción de las especies, es un elemento clave para entender las variaciones que el cambio climático puede generar. Este afectará el peso de la semilla (que influye en la supervivencia de la plántula), la dispersión, los mecanismos de latencia (que serán irrumpidos por los cambios temporales del clima durante el año y que influirán también en el establecimiento) (Cochrane *et al.*, 2015). Desde la planta madre, durante la maduración de la semilla, los efectos del clima afectarán no solo el momento de dispersión sino la intensidad de la latencia. La disponibilidad de recursos y la temperatura durante la maduración afectaría el peso de la semilla (Sandvik y Eide, 2009; Totland y Eide, 1999) que, como se vio, podría tener un efecto positivo en el establecimiento aunque este depende del ecosistema. Sin embargo, puede que una respuesta no sea unidireccional sino conlleve a un *trade off*, en este caso en la producción de semillas (Cochrane *et al.*, 2015) que, para ambientes estocásticos como el páramo, es una estrategia para asegurar el éxito en el establecimiento. Sin embargo, un aumento de la temperatura sin suficiente disponibilidad de nutrientes impediría evidenciar un efecto en el peso de la semilla (Molau y Shaver, 1997). Se ha pronosticado que el calentamiento del suelo generará una reducción de la emergencia de plántulas de los bancos de semillas de suelos de ambientes alpinos australianos, ya que pueden cambiar los patrones de latencia y viabilidad de semillas (afectando el porcentaje y tasa de germinación); ello resultará en la reducción de los bancos de semillas. De hecho, los modelos de predicción de reclutamiento en función de futuros climas predicen reducciones de la viabilidad y disminución de tamaño de la población como una respuesta a los eventos climáticos específicos (*e.g.* sequía) (Cochrane *et al.*, 2014).

El efecto del clima en la planta madre se ha evidenciado en una especie invasora de pasto en la cual un aumento de la temperatura diurna y nocturna durante la maduración de la semilla disminuyó la latencia (Steadman *et al.*, 2004). A su vez, un aumento de temperatura y disminución de la humedad aumentaría la latencia física de las semillas (Hudson, Ayre y Ooi, 2015).

El efecto sobre la latencia de las semillas ya sea por liberación o inducción, afectará la dinámica de los bancos de semillas germinables, así como su viabilidad en el tiempo; un aumento de la humedad puede disminuir su longevidad, al igual que un aumento de la temperatura (Ooi, 2012). El ingreso de semillas al banco depende de la producción, que aumentaría con el calentamiento en el ecosistema de tundra (Molau y Shaver, 1997; Totland, 1999). Los bancos de semillas germinables serán afectados de manera importante por el aumento de la temperatura del suelo, que dependerá del tipo de cobertura de la vegetación. Ooi, Auld y Denham (2009) encontraron que un aumento atmosférico de 4°C puede aumentar la temperatura edáfica a 10°C, lo cual puede reducir las semillas viables pero hay estudios que indican que no habría un efecto sobre semillas de zonas templadas. Específicamente en tundra, el efecto de la temperatura del suelo depende de la forma de vida o el grupo funcional; en pastos, por ejemplo, el aumento de la precipitación incrementa la emergencia de algunas especies (Fay y Schultz, 2009). A su vez, se han encontrado diferencias entre especies anuales y perennes, ya que con un aumento de la temperatura y una disminución del potencial hídrico del suelo disminuyó el reclutamiento de las especies perennes pero no de las anuales (Hovenden *et al.*, 2008). La adaptación a las nuevas condiciones de clima sería más rápida en especies anuales o herbáceas por su ciclo de vida más corto que en perennes o maderables (Dalglish *et al.*, 2010; Smith y Beaulieu, 2009).

En el caso de semillas recalcitrantes, cuyo tiempo de dispersión usualmente está sincronizado con el inicio de la temporada de lluvias, se puede afectar dramáticamente la cohorte si las semillas son dispersadas en temporada seca o si la temporada de precipitación

se acorta, ya que la disminución de su contenido de humedad reducirá su viabilidad. A su vez, si las semillas son ortodoxas y aumenta la temperatura puede haber un mayor efecto de patógenos sobre los bancos de semillas germinables (Norden *et al.*, 2009; Wagner y Mitschunas, 2008). Uno de los problemas con la evaluación de variables asociadas con escenarios de cambio climático es que se evalúa el efecto individual de cada factor. No obstante, los efectos son sinérgicos y tendrán consecuencias específicas; por esta razón muchos de los estudios y su influencia en aspectos como la germinación son contradictorios (Cochrane *et al.*, 2015).

Aunque un aumento de la temperatura puede acelerar el proceso de maduración de la semilla y la ruptura de la latencia, el efecto de la temperatura sobre la disponibilidad de agua de suelo podría disminuir el establecimiento, la viabilidad y tamaño de la población (Cochrane *et al.*, 2015). En el páramo se podrían esperar cambios en las épocas de lluvia y sequía que afecten las estrategias de reclutamiento, pues muchas de las especies registran un pico de producción en temporada seca que puede estar asociado con la germinación en el inicio de la temporada de lluvias (Ulian *et al.*, 2013) y la necesidad de un proceso de maduración tardía (a temperatura ambiente una vez dispersado de la planta madre) (Baskin, Baskin, y Chester, 1998). El inicio de la germinación en estos ecosistemas estaría dado por un balance entre la temperatura y la humedad (Hoyle, Daws, Steadman y Adkins, 2008). Un cambio en dicha estacionalidad desarticularía la sincronización de estos procesos, lo que trae consigo cambios demográficos que favorecerían la supervivencia de las especies plásticas o con estrategias de tolerancia al estrés hídrico. Aunque en especies que requieren maduración tardía se cree que una disminución en la humedad no tendría un efecto en la pérdida de latencia, un aumento de la humedad afectaría de forma negativa en la longevidad de la semilla. A su vez, otras especies pueden requerir estratificación cálida en condiciones húmedas que se verían perjudicadas si disminuye la humedad del suelo ligado a un aumento de temperatura (Walck *et al.*, 2011); al igual que el reclutamiento.

Sin embargo, en el páramo se ha encontrado una alta variación en la germinación (Perez-Martinez *et al.*, 2014b), que puede estar asociada con el heteromorfismo típico de ambientes estocásticos, lo cual podría tener un efecto positivo frente a escenarios de cambio climático. Las especies cuyos cambios de temperatura diurnos alteran la germinación podrían verse afectadas con cambios diurnos de temperatura (Meehl *et al.*, 2007); aunque no se ha probado dicho efecto en el páramo, es probable que algunas especies sean sensibles a variaciones entre el día y la noche (que son más abruptos en la temporada seca). A su vez, si la temporada seca se extiende o disminuye y esta tiene un efecto de posmaduración en las semillas, podría afectar la viabilidad de las especies una vez llegue la temporada de lluvias y con esto el reclutamiento. Esto también se daría en el caso de que las semillas deban acumular un tiempo térmico para liberar la latencia.

Dependiendo de la especie, los efectos climáticos pueden impedir, retrasar o aumentar la regeneración desde la semilla. Es urgente consolidar conocimiento de regeneración bajo condiciones de cambio climático para realizar la modelación de la dinámica vegetal (Walck *et al.*, 2011). Definir qué especies se verán favorecidas o serán más vulnerables incluye la creación de conocimiento básico acerca de las condiciones y requerimientos de germinación de las especies. Un ejemplo de estas investigaciones fue realizado por Cochrane, Hoyle, Yates, Wood y Nicotra (2014), quienes evaluaron la germinación de varias especies de *Banksia* colectadas a través de un rango climático longitudinal de clima mediterráneo en Australia occidental, en un amplio rango de temperatura entre 5 y 40°C. Estudios como estos permiten determinar el nicho de germinación de la especie y evaluar las especies que tienen rangos más limitados de germinación, las cuales serían más vulnerables al cambio climático. Los resultados indicaron que, en algunos casos, la procedencia de las poblaciones hace variar el nicho dentro de la especie y que la respuesta depende de la especie y su distribución. A su vez, la temperatura óptima está asociada con la temperatura media de la procedencia; una mayor sensibilidad a altas temperaturas indicaría mayor vulnerabilidad de la especie.

En un estudio similar en el que se evaluó la respuesta en escenarios futuros de cambio climático (para los años 2050 y 2070) se encontró que la temperatura óptima se retrasaría, lo cual, ligado a una disminución de precipitación, haría que las semillas germinen más cerca de la estación de verano y las haría vulnerables (Cochrane, 2016). Estas respuestas permitirán seleccionar genotipos más vulnerables y utilizarlos como herramienta de conservación y restauración.

Una herramienta útil para el estudio del efecto del cambio climático son las curvas hidrotérmicas (HTT), que permiten evaluar el umbral de temperatura y potencial hídrico de las especies de manera similar a lo realizado por Cochrane *et al.* (2014) pero usando únicamente la temperatura. Las HTT describen la germinación usando parámetros como las temperaturas de germinación base, óptimas y máximas, la constante de tiempo hidrotérmico requerido para la germinación y la media y desviación estándar del potencial hídrico base para la población de semillas (Meyer y Allen, 2009); esto indica el umbral de potencial hídrico para la emergencia de la radícula de una semilla o fracción de semillas. Estos modelos se pueden usar para estudiar la respuesta al cambio climático como lo hicieron Gareca *et al.* (2012) en dos especies del género *Polylepis*, típico de zona altoandinas. Los modelos se facilitan en especies no latentes como fue el caso de *P. besseri*, en la cual un aumento inicial de la temperatura mínima y media (0,2°C por encima) aumentaría la germinación, pero una vez se sobrepase el óptimo (3,4°C por encima) disminuiría. Al mismo tiempo, si la precipitación permanece constante y solamente la temperatura aumenta, se reduciría la disponibilidad de agua en el suelo y limitaría la germinación.

Aun no hay evidencias de que en gradientes altitudinales tropicales las especies podrían migrar en función de un aumento de la temperatura, como se ha visto en otros ecosistemas templados (Harte *et al.*, 1995). Sin embargo, es probable que especies invasoras puedan aumentar aún más su distribución ya que la plasticidad tendría una ventaja adaptativa frente a cambios en la presión selectiva actual (Cochrane *et al.*, 2015).

En zonas tropicales donde ya son frecuentes los fenómenos asociados al calentamiento de zonas marítimas, los cambios interanuales podrían afectar también el reclutamiento por temporadas de estrés hídrico, ya sea por anegamiento o por déficit, y afectar también el proceso de maduración de frutos y la afectación por patógenos que ya se han evidenciado en planta de *Espeltia* spp. de diferentes poblaciones (Varela-Ramírez, 2014). En una especie de bosque tropical se ha encontrado durante los años del fenómeno de El Niño un aumento de emergencia de plántulas, que se atribuyó a un aumento de la ruptura de la latencia por aumento de temperatura del suelo en la estación seca (Horvitz y Schemske, 1994). También, un aumento en la mortalidad de árboles durante El Niño aumentó la densidad plantular de un árbol pionero (Slik, 2004).

Los cambios desde la latencia y la germinación de la semilla, la emergencia, la supervivencia y el crecimiento se evidencian a nivel de la población y comunidad (Figura 13). Hacen falta muchos estudios que permitan evaluar el efecto del cambio climático en ecosistemas tropicales (Walck *et al.*, 2011), específicamente en el páramo. Se está realizando la distribución actual y potencial de especies priorizadas en el marco del cambio climático (Fajardo-Gutiérrez, Com pers 2019). Hasta ahora estos modelos han sido el método principal para predecir la distribución de las especies en el futuro (Thomas *et al.*, 2014). Pero, la inclusión de procesos demográficos hace falta para aumentar su robustez (Ooi, 2012).

Una estrategia en lugares estresantes y de condiciones extremas (*i.e.* desiertos, manglares) es la de *bet-hedging* (Cochrane *et al.*, 2014), o heteromorfismo, la cual puede dar lugar a diferencias en la supervivencia, tasa de crecimiento, tamaño de la planta, rendimiento reproductivo y otros rasgos de vida. Es un mecanismo que permite maximizar el éxito en un nuevo ambiente, como se ha reportado para *Heterosperma pinnatum* (Asteraceae), que produce tres semillas de diferente tamaño y forma, y la proporción de cada tipo de semilla varía dentro de cada progenie (Cochrane *et al.*, 2014). Otro caso se ha reportado en la especie *Emex spinosa* (Polygonaceae), que produce aquenios aéreos y subterráneos, cada uno con diferentes mecanismos

de latencia y dispersión; la asignación de cada tipo de akenio cambia de acuerdo a la disponibilidad de nutrientes y cada fenotipo es exitoso solamente cuando se produce la situación particular a la que está adaptado (Cochrane *et al.*, 2014).

Esta estrategia (plasticidad adaptativa transgeneracional) contribuye a la variación fenotípica de la

especie, ya que en condiciones en las que se presente variación temporal y espacial de condiciones ambientales (*e.g.* precipitación, temperatura, nutrientes) y los cambios no son predecibles, la planta crea oportunidades para que se dé la germinación de semillas en diferentes momentos durante el periodo de crecimiento (Yang *et al.*, 2015).

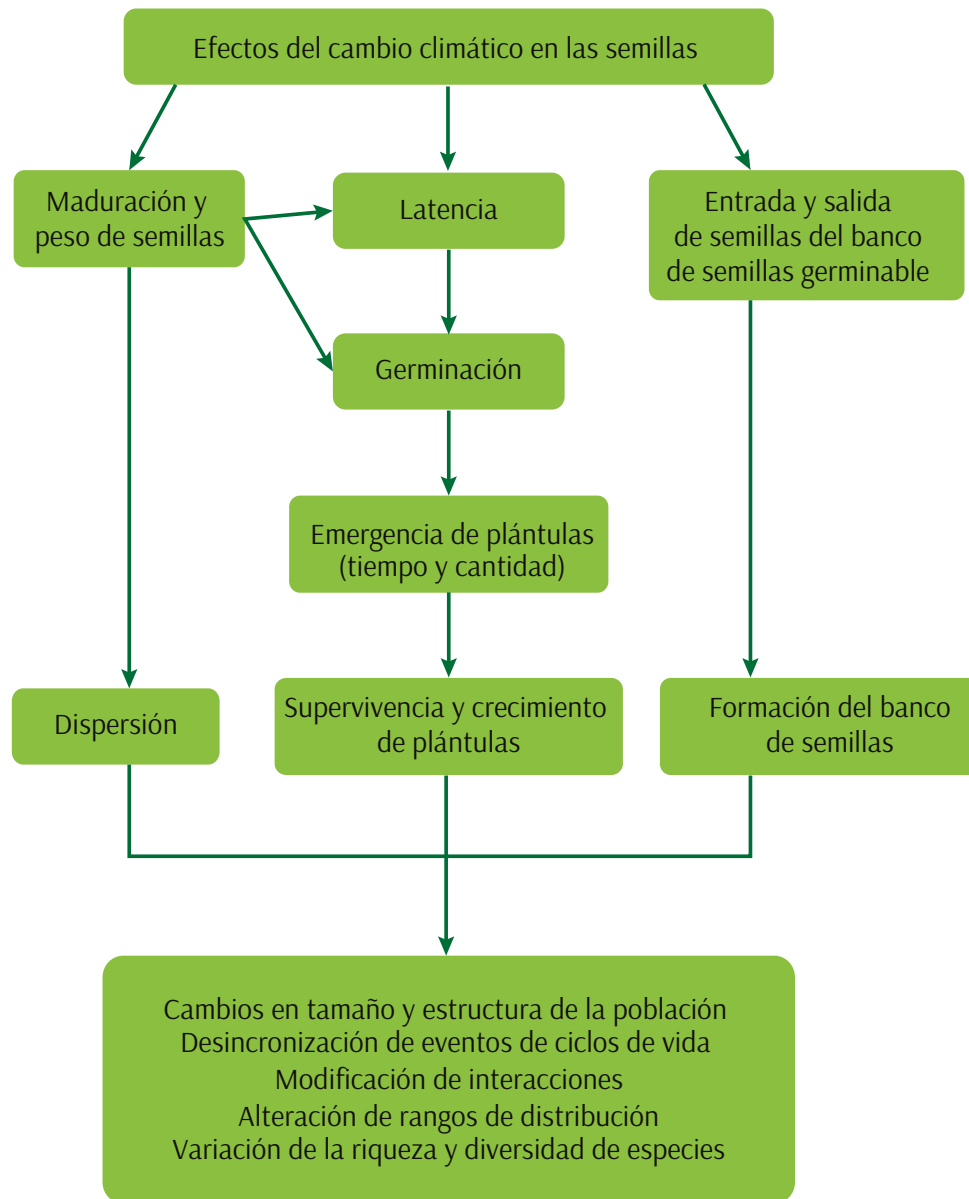


Figura 13. Esquema del efecto del cambio climático sobre procesos y atributos de la semilla.

Fuente: modificado de Walck *et al.* (2011).

Algunos ejemplos en Colombia de propagación de especies nativas de páramo

Propagación de semillas

En Colombia muchas de las especies usadas o necesarias en los procesos de restauración ecológica no son propagadas por los viveros comerciales. Por ello, construir viveros para producir las plantas necesarias para la restauración es una necesidad (Martínez-Peña *et al.*, 2012). A su vez, la creación de alianzas y el fortalecimiento institucional permitirá la generación de estrategias a largo plazo para asegurar la continuidad del proceso de distribución y propagación de especies.

En general, son escasos los estudios relacionados con la germinación de semillas, sobre todo para su uso en planes de restauración. Uno de estos, que no ha sido ampliamente documentado, fue realizado por funcionarios del Parque Nacional Natural (PNN) El Cocuy y la comunidad aledaña. El estudio tuvo como propósito la propagación de especies de páramo con semillas en condiciones de invernadero y ambientales naturales (Muñoz, 2002). Se encontró que las condiciones más adecuadas para la propagación se dan en invernadero, debido a que, en el páramo, predominan las condiciones ambientales extremas (heladas, vientos fuertes, cambios de temperatura). Según lo reportado por Muñoz, las especies propagadas a una altitud superior presentaron una mayor aclimatación con porcentajes de crecimiento y desarrollo mayores, que las propagadas a menor altitud. Entre las especies propagadas se encuentran varios frailejones. Según el estudio, la comunidad del sector ha apoyado las labores de invernadero, de esta forma se integra a las personas al estudio y conservación del páramo. Otro ejemplo es el desarrollado en el PNN Pisba (Boyacá), en el que se ha construido un vivero con el propósito de realizar ensayos de propagación de especies nativas de páramo como *Espeletia lopezzi*, *Espeletia jaramilloi*, *Espeletia boyacensis*, entre otras; hasta ahora se han propagado aproximadamente 3500 plántulas con estas actividades en colaboración con la comunidad aledaña (Parques Nacionales Naturales de Colombia, 2016).

Mora, Chaparro, Vargas-Ríos y Bonilla (2007) estudiaron la dinámica de la germinación, la latencia de semillas enterradas y el reclutamiento a partir de semillas diseminadas en condiciones naturales, en dos poblaciones de *Puya cryptantha* y *P. trianae* ubicadas en el PNN de Chingaza. Se evidenció poca germinación de semillas, pero viables en el tiempo, en las cuales la germinación parece estar condicionada por la llegada de la época de lluvias y de otros factores como la luz; por esto tienden a formar bancos de semillas que persisten hasta que los requerimientos de germinación sean los apropiados.

Aguilar y Vanegas (2009) realizaron una experiencia comunitaria en el páramo de Rabanal (Cundinamarca) a partir de la implementación de un vivero en el que implementaron procesos de preparación de suelo, selección de especies, colecta de semillas y plántulas, ensayos pre-germinativos, siembra y monitoreo. Entre las especies seleccionadas están *Drymis granadensis*, *Baccharis macrantha*, *Lupinus bogotensis*, *Chusquea scandens*, entre otras.

Bohórquez-Quintero, Araque-Barrera y Pacheco-Maldonado (2016) establecieron un protocolo de micropropagación (ensayos *in vitro*) de *Espeletia paipana*, especie en peligro crítico de extinción y endémica del Parque Natural Municipal Ranchería (Boyacá). En este estudio se usaron embriones que fueron cultivados en medios de cultivo con macroelementos a diferentes concentraciones, con o sin giberelina (GA), kinetina y ácido indol butírico (AIB), y se evaluó el efecto de la luz y la temperatura sobre la germinación. Los resultados de germinación fueron diferentes de acuerdo al medio de cultivo, siendo el medio basal en MS/4 suplementado con GA el que registró cerca del 50 % de germinación y de plántulas viables a 24°C con iluminación constante. Este protocolo permite su implementación en programas de propagación masiva de la especie.

En el libro editado por Velasco-Linares (2007) se evaluaron áreas afectadas por quemadas de la cuenca alta del río Otún (Colombia) y el potencial de regeneración en esta zona de páramo. En este se reconoce la importancia de realizar ensayos de germinación con temperaturas cercanas a las de páramo y estudios de viabilidad de bancos de semillas de diferentes zonas

y capas de suelo para determinar su potencial para regeneración de poblaciones y comunidades. Además, se señala la necesidad de la reintroducción de especies a través de la siembra de semilla, como es el caso de *Baccharis* sp. y *Diplostephium floribundum*, las cuales presentaron pocos individuos con capacidad de regeneración y alta susceptibilidad al fuego. Por su parte, especies en su mayoría arvenses, exóticas y gramíneas utilizadas para forrajeo de ganado, se registran en estado de floración y con alta cobertura en estado adulto, lo que indica su regeneración desde semilla después del disturbio (asociado a un banco de semillas persistente después del mismo) y la germinación de posibles especies anemócoras de otras zonas después del incendio. Por su parte, las especies de páramo no tendrían condiciones micro-climáticas adecuadas para el establecimiento, asociadas a la destrucción del hábitat que genera a su vez la ausencia de fuentes de propágulos o semillas. Se establece, entonces, la necesidad de sembrar especies herbáceas y arbustivas desplazadas, asociado al traslado de cespedones, núcleos de dispersión, adición de semillas, parches para aves y refugios de fauna. La posibilidad de siembra directa frente a trasplantes de plántulas crecidas en invernadero es un estudio importante que debe realizarse para dichos programas de restauración.

Cárdenas-Arévalo y Vargas-Ríos (2008) evaluaron 11 rasgos de historia de vida en una comunidad vegetal de páramo en cuatro sitios con diferentes grados de alteración. Dentro de los rasgos de historia de vida se incluyó el diámetro de la semilla, la forma de dispersión y la formación de bancos de semillas germinables en campo. Se encontraron tres grupos: 1) gramínoideas, erectas, en macollas, con alturas superiores a 5 cm y presentes en lugares sin alteración, en estas especies habría una tendencia a no formar bancos de semillas germinables y la longitud de su semilla está entre 1 y 2 mm. 2) hierbas rastreras o postradas que forman tapetes, con una altura menor a 5 cm y en sitios alterados; se registraron bancos de semillas germinables y, al igual que el grupo uno, la longitud de su semilla está entre 1 y 2 mm. 3) hierbas en roseta que no forman cojines y se encuentran en zonas no alteradas; se registraron bancos de semillas germinables y una longitud de semilla mayor a 3 mm. A su vez, Cárdenas,

Posada y Vargas-Ríos (2002) encontraron bancos de semillas germinables de 49 especies en distintas áreas de disturbio; la riqueza, la abundancia y la diversidad aumentó con el disturbio. Al mismo tiempo, se encontró que la mayor parte de las semillas se encuentra en los primeros 5 cm del suelo; la baja temperatura del páramo podría ayudar a conservar las semillas en campo, no obstante, la alta humedad no favorecería la longevidad de las semillas.

Por su parte, Ávila-Rodríguez (2014) utilizó *Lupinus* sp. de dos hábitos diferentes para su uso en matrices experimentales de especies para la restauración. Estas especies fueron propagadas desde semilla de forma exitosa y se evaluaron atributos funcionales como tamaño en la primera reproducción, inicio de la primera reproducción, número de floraciones durante el ciclo de vida, número de semillas por legumbre dispersión, tamaño de semillas, tiempo de germinación, porcentaje de germinación y porcentaje de mortalidad de plántulas, que permiten no solo entender la dinámica de las especies sino utilizarlos para la planificación de las estrategias de restauración.

Referencias

- Adams, T. y Campbell, R. K. (1981). Genetic adaptation and seed source specificity. En S. Hobbs y O. T. Helgerson (eds.), *Reforestation of skeletal soils* (pp. 78-85). Corvallis, EE. UU.: Forest Research Laboratory, Oregon State University.
- Aguilar, M. y Vanegas, S. (2009). *Viveros: una experiencia comunitaria en el páramo de Rabanal*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Alvarado-López, S., Soriano, D., Velázquez, N., Orozco-Segovia, A. y Gamboa-deBuen, A. (2014). Priming effects on seed germination in *Tecoma stans* (Bignoniaceae) and *Cordia megalantha* (Boraginaceae), two tropical deciduous tree species. *Acta Oecologica*, 61, 65-70. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2014.10.007>
- Andersson, L. y Milberg, P. (1998). Variation in seed dormancy among mother plants, populations and years of seed collection. *Seed Science*

- Research, 8(01), 29-38. <https://doi.org/10.1017/S0960258500003883>
- Ávila-Rodríguez, L. A. (2014). *Control de gramíneas exóticas en zonas de páramo alterado a través de matrices de leguminosas arbustivas y herbáceas para la conformación de núcleos de regeneración* (tesis de grado). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Baruch, Z. (1992). Patterns of energy content in plants from the venezuelan paramos. *Oecologia*, 55(1), 47-52. <https://doi.org/10.1007/BF00386717>
- Basey, A. B., Fant, J. B. y Kramer, A. T. (2015). Producing native plant materials for restoration: 10 rules to collect and maintain genetic diversity. *Native Plants Journal*, 16(1), 37-52. <https://doi.org/10.3368/npj.16.1.37>
- Baskin, C. C., Baskin, J. M., y Chester, E. W. (1998). Effect of Seasonal Temperature Changes on Germination Responses of Buried Seeds of *Agalinis fasciculata* (Scrophulariaceae), and a Comparison with 12 Other Summer Annuals Native to Eastern North America. *Plant Species Biology*, 13(2-3), 77-84. <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.1998.tb00250.x>
- Benenaula-Fajardo, M. J. (2006). *Propagación vegetativa inducida con 3 bioreguladores de crecimiento de Buddleja sp. y Gynoxys cuicochensis* (tesis de grado). Universidad del Azuay, Facultad de Ciencia y Tecnología, Escuela de Biología del Medio Ambiente, Cuenca, Ecuador.
- Bischoff, A., Crémieux, L., Smilauerova, M., Lawson, C. S., Mortimer, S. R., Dolezal, J., ... Müller-Schärer, H. (2006). Detecting local adaptation in widespread grassland species – the importance of scale and local plant community. *Journal of Ecology*, 94(6), 1130-1142. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01174.x>
- Bischoff, A., Vonlanthen, B., Steinger, T. y Müller-Schärer, H. (2006). Seed provenance matters-Effects on germination of four plant species used for ecological restoration. *Basic and Applied Ecology*, 7(4), 347-359. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.07.009>
- Bohórquez-Quintero, M. D., Araque-Barrera, E. J. y Pacheco-Maldonado, J. C. (2016). Propagación in vitro de *Espeletia paipana* S. Díaz y Pedraza, frailejón endémico en peligro de extinción. *Actualidades Biológicas*, 38(104), 23-36. <https://doi.org/10.17533/udea.acbi.v38n104a03>
- Bonilla, M. y Zuloaga, G. (1994). Fenología de algunas especies de plantas del páramo El Granizo, Monserrate (Cundinamarca-Colombia). *Colección Jorge Álvarez Lleras-Academia Colombiana de Ciencias Exactas*, 6, 485-501.
- Breed, M. F., Stead, M. G., Ottewell, K. M., Gardner, M. G. y Lowe, A. J. (2013). Which provenance and where? Seed sourcing strategies for revegetation in a changing environment. *Conservation Genetics*, 14(1), 1-10. <https://doi.org/10.1007/s10592-012-0425-z>
- Broadhurst, L. y Boshier, D. (2014). Seed provenance for restoration and management: conserving evolutionary potential and utility. En M. Bozzano, R. Jalonen, E. Thomas, D. Boshier, L. Gallo, S. Cavers, S. Bordács, P. Smith y J. Loo (eds.), *Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree species. State of the World's Forest Genetic Resources-Thematic Study*, (pp. 27-37). Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Broadhurst, L. M., Lowe, A., Coates, D. J., Cunningham, S. A., McDonald, M., Vesk, P. A. y Yates, C. (2008). Seed supply for broadscale restoration: maximizing evolutionary potential. *Evolutionary Applications*, 1(4), 587-597. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00045.x>
- Bu, H., Chen, X., Xu, X., Liu, K., Jia, P. y Du, G. (2007). Seed mass and germination in an alpine meadow on the eastern Tsinghai-Tibet plateau. *Plant Ecology*, 191(1), 127-149. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9221-5>
- Byrne, M., Stone, L. y Millar, M. A. (2011). Assessing genetic risk in revegetation. *Journal of Applied Ecology*, 48(6), 1365-1373. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02045.x>
- Calderón-Hernández, M. y Pérez-Martínez, L. V. (2018). Seed desiccation tolerance and germination of four *Puya* (Bromeliaceae) high-andean tropical species from Colombia. *Caldasia*, 40(1), 177-187. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v40n1.67740>
- Camargo, J. L. C., Ferraz, I. D. K. y Imakawa, A. M. (2002). Rehabilitation of Degraded Areas of Central Amazonia Using Direct Sowing of Forest Tree Seeds.

- Restoration Ecology*, 10(4), 636-644. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2002.01044.x>
- Campos-Filho, E. M., Junqueira, R. G. P., de Sousa, Os. L., Eichholzs, Marmet, C. C., da Costa, M. N.,... Villa-Boas, A. J. A. (2014). The Xingu seed network and mechanized direct seeding. En M. Bozzano, R. Jalonen, E. Thomas, D. Boshier, L. Gallo, S. Cavers, S. Bordács, P. Smith y J. Loo (eds.), *Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree species. State of the World's Forest Genetic Resources-Thematic Study*, (pp. 161-164). Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Cárdenas, C., Posada, C. y Vargas-Ríos, O. (2002). Banco de semillas germinable de una comunidad vegetal de paramo humedo sometida a quema y pastoreo (Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia). *Ecotropicos*, 15(1), 51-60.
- Cárdenas-Arevalo, G. y Vargas-Rios, O. (2008). Life history traits of species in a disturbed plant community in a humid paramo (Chingaza National Natural Park). *Caldasia*, 30(2), 245-264.
- Castaño-Uribe, C. (2002). *Páramos y ecosistemas altoandinos de Colombia en condición Hotspot y Global Climatic Tensor*. Bogotá: Ministerio del Medio Ambiente y PNUD Ideam.
- Castro, J. (1999). Seed mass versus seedling performance in Scots pine: a maternally dependent trait. *New Phytologist*, 144(1), 153-161. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00495.x>
- Cochrane, A. (2016). Can sensitivity to temperature during germination help predict global warming vulnerability? *Seed Science Research*, 26(01), 14-29. <https://doi.org/10.1017/S0960258515000355>
- Cochrane, A., Hoyle, G. L., Yates, C. J., Wood, J. y Nicotra, A. B. (2014). Predicting the impact of increasing temperatures on seed germination among populations of Western Australian Banksia (Proteaceae). *Seed Science Research*, 24(03), 195-205. <https://doi.org/10.1017/S096025851400018X>
- Cochrane, A., Yates, C. J., Hoyle, G. L. y Nicotra, A. B. (2015). Will among-population variation in seed traits improve the chance of species persistence under climate change? *Global Ecology and Biogeography*, 24(1), 12-24. <https://doi.org/10.1111/geb.12234>
- Cole, R. J., Holl, K. D., Keene, C. L. y Zahawi, R. A. (2011). Direct seeding of late-successional trees to restore tropical montane forest. *Forest Ecology and Management*, 261(10), 1590-1597. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.06.038>
- Crowe, K. A. y Parker, W. H. (2008). Using portfolio theory to guide reforestation and restoration under climate change scenarios. *Climatic Change*, 89(3-4), 355-370. <https://doi.org/10.1007/s10584-007-9373-x>
- Dalglish, H. J., Koons, D. N. y Adler, P. B. (2010). Can life-history traits predict the response of forb populations to changes in climate variability?: Life-history and climate variability. *Journal of Ecology*, 98(1), 209-217. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01585.x>
- Daws, M. I., Garwood, N. C. y Pritchard, H. W. (2005). Traits of recalcitrant seeds in a semi-deciduous tropical forest in Panamá: some ecological implications. *Functional Ecology*, 19(5), 874-885. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01034.x>
- Daws, M. I., Garwood, N. C. y Pritchard, H. W. (2006). Prediction of Desiccation Sensitivity in Seeds of Woody Species: A Probabilistic Model Based on Two Seed Traits and 104 Species. *Annals of Botany*, 97(4), 667-674. <https://doi.org/10.1093/aob/mclo22>
- Doust, S. J., Erskine, P. D. y Lamb, D. (2006). Direct seeding to restore rainforest species: Microsite effects on the early establishment and growth of rainforest tree seedlings on degraded land in the wet tropics of Australia. *Forest Ecology and Management*, 234(1-3), 333-343. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.07.014>
- Ducci, F. (2014). Species restoration through dynamic ex situ conservation: *Abies nebrodensis* as a model. En M. Bozzano, R. Jalonen, E. Thomas, D. Boshier, L. Gallo, S. Cavers, S. Bordács, P. Smith y J. Loo (eds.), *Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree species. State of the World's Forest Genetic Resources-Thematic Study*, (pp. 225-233). Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Edmands, S. (2007). Between a rock and a hard place: evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and management.

- Molecular Ecology*, 16(3), 463-475. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03148.x>
- Ellstrand, N. C. y Elam, D. R. (1993). Population Genetic Consequences of Small Population Size: Implications for Plant Conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1), 217-242. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.001245>
- Engels, J. y Visser, L. (2007). *Guía para el manejo eficaz de un banco de germoplasma*. Roma: Bioversity International. Recuperado de <http://www.bioversityinternational.org/e-library/publications/detail/guia-para-el-manejo-eficaz-de-un-banco-de-germoplasma/>
- Eriksson, E. M. (2014). Collection of propagation material in the absence of genetic knowledge. En M. Bozzano, R. Jalonen, E. Thomas, D. Boshier, L. Gallo, S. Cavers, S. Bordács, P. Smith y J. Loo (eds.), *Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree species. State of the World's Forest Genetic Resources-Thematic Study*, (pp. 79-84). Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Falk, D. A. y Holsinger, K. E. (1991). *Genetics and Conservation of Rare Plants*. Oxford: Oxford University Press.
- Farnsworth, E. J., Klionsky, S., Brumback, W. E. y Havens, K. (2006). A set of simple decision matrices for prioritizing collection of rare plant species for ex situ conservation. *Biological Conservation*, 128(1), 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.010>
- Fay, P. A. y Schultz, M. J. (2009). Germination, survival, and growth of grass and forb seedlings: effects of soil moisture variability. *Acta Oecologica*, 35(5), 679-684. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2009.06.007>
- Finch-Savage, W. E. y Leubner-Metzger, G. (2006). Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, 171(3), 501-523. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01787.x>
- Fischer, M. y Matthies, D. (1997). Mating structure and inbreeding and outbreeding depression in the rare plant *Gentianella germanica* (Gentianaceae). *American Journal of Botany*, 84(12), 1685-1685. <https://doi.org/10.2307/2446466>
- Franco, L. G. y Vargas-Ríos, O. (2009). Rasgos de *Verbesina crassiramea* Blake de importancia en estrategias de control de especies invasoras en los alrededores del embalse de Chisacá. En O. León y A. Díaz-Espinosa (eds.), *Restauración ecológica en zonas invadidas por retamo espinoso y plantaciones de forestales de especies exóticas* (pp. 148-305). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. Recuperado de https://www.researchgate.net/publication/264557555_Rasgos_de_Verbesina_crassiramea_Blake_de_importancia_en_estrategias_de_control_de_especies_invasoras_en_los_alrededores_del_embalse_de_Chisaca
- Frankham, R., Ballou, J. D., Eldridge, M. D. B., Lacy, R. C., Ralls, K., Dudash, M. R. y Fenster, C. B. (2011). Predicting the Probability of Outbreeding Depression. *Conservation Biology*, 25(3), 465-475. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2011.01662.x>
- Gareca, E. E., Vandeloock, F., Fernández, M., Hermy, M. y Honnay, O. (2012). Seed germination, hydrothermal time models and the effects of global warming on a threatened high Andean tree species. *Seed Science Research*, 22(04), 287-298. <https://doi.org/10.1017/S0960258512000189>
- Ghassemi-Golezani, K., Aliloo, A. A., Valizadeh, M. y Moghaddam, M. (2008). Effects of Hydro and Osmo-Priming on Seed Germination and Field Emergence of Lentil (*Lens culinaris* Medik.). *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 36(1), 29-33.
- Gold, K., León-Lobos, P. y Way, M. (2004). *Manual de recolección de semillas de especies de plantas Silvestres*. La Serena, Chile: Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Centro Regional de Investigación Intihuasi. Recuperado de <http://bibliotecalibrey-virtual.blogspot.com/2013/03/manual-de-recoleccion-de-semillas-de.html>
- Guerrant, E. O., Havens, K. y Maunder, M. (2004). *Ex Situ Plant Conservation: Supporting Species Survival in The Wild*. Washington D.C., EE. UU.: Island Press.
- Harte, J., Torn, M. S., Chang, F.-R., Feifarek, B., Kinzig, A. P., Shaw, R. y Shen, K. (1995). Global Warming and Soil Microclimate: Results from a Meadow-Warming Experiment. *Ecological Applications*, 5(1), 132-150. <https://doi.org/10.2307/1942058>
- Hay, F. R. y Smith, R. D. (2003). Seed maturity: when to collect seeds of wild plant. En J. D. Dickie, S. H. Linington, H. W. Pritchard y R. J. Probert (eds.), *Seed conservation: turning science into practice* (pp. 97-133). Kew, Reino Unido: Royal Botanical Garden.

- Holl, K. D., Loik, M. E., Lin, E. H. V. y Samuels, I. A. (2000). Tropical Montane Forest Restoration in Costa Rica: Overcoming Barriers to Dispersal and Establishment. *Restoration Ecology*, 8(4), 339-349. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100x.2000.80049.x>
- Holl, K. D., Zahawi, R. A., Cole, R. J., Ostertag, R. y Cordell, S. (2011). Planting Seedlings in Tree Islands Versus Plantations as a Large-Scale Tropical Forest Restoration Strategy. *Restoration Ecology*, 19(4), 470-479. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2010.00674.x>
- Hong, T. D., y Ellis, R. H. (1996). *A protocol to determine seed storage behaviour*. Roma: University of Reading, IPGRI Technical Bulletin. Recuperado de https://cropgenebank.sgrp.cgiar.org/images/file/learning_space/technicalbulletin1.pdf
- Horvitz, C. C. y Schemske, D. W. (1994). Effects of Dispersers, Gaps, and Predators on Dormancy and Seedling Emergence in a Tropical Herb. *Ecology*, 75(7), 1949-1958. <https://doi.org/10.2307/1941599>
- Hovenden, M. J., Newton, P. C. D., Wills, K. E., Janes, J. K., Williams, A. L., Schoor, J. K. V. y Nolan, M. J. (2008). Influence of Warming on Soil Water Potential Controls Seedling Mortality in Perennial but Not Annual Species in a Temperate Grassland. *The New Phytologist*, 180(1), 143-152. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02563.x>
- Hoyle, G. L., Daws, M. I., Steadman, K. J. y Adkins, S. W. (2008). Mimicking a Semi-arid Tropical Environment Achieves Dormancy Alleviation for Seeds of Australian Native Goodeniaceae and Asteraceae. *Annals of Botany*, 101(5), 701-708. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn009>
- Hudson, A. R., Ayre, D. J. y Ooi, M. K. J. (2015). Physical dormancy in a changing climate. *Seed Science Research*, 25(02), 66-81. <https://doi.org/10.1017/S0960258514000403>
- Hufford, K. M. y Mazer, S. J. (2003). Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(3), 147-155. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00002-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00002-8)
- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M. y Oyama, K. (2001). Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. *American Journal of Botany*, 88(10), 1801-1812. <https://doi.org/10.2307/3558356>
- IPCC. (2007). *Cambio climático 2007: informe de síntesis. Contribución de los grupos de trabajo I, II y III al cuarto informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático*. Ginebra, Suiza: IPCC.
- Jones, T. A. y Young, S. A. (2005). Native seeds in commerce: More Frequently Asked Questions. *Native Plants Journal*, 6(3), 286-293. <https://doi.org/10.1353/npj.2005.0056>
- Keller, L. F. y Waller, D. M. (2002). Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(5), 230-241. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02489-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02489-8)
- Kettle, C. J. (2012). Seeding ecological restoration of tropical forests: Priority setting under REDD+. *Biological Conservation*, 154, 34-41. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.03.016>
- Koch, J. M. (2007). Alcoa's Mining and Restoration Process in South Western Australia. *Restoration Ecology*, 15, S11-S16. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00288.x>
- Lamb, D. (2012). *Forest Restoration-The Third Big Silvicultural Challenge*. *Journal of Tropical Forest Science*. Recuperado de <http://www.highbeam.com/doc/1P3-2742093041.html>
- Lamb, D., Erskine, P. D. y Parrotta, J. A. (2005). Restoration of Degraded Tropical Forest Landscapes. *Science*, 310(5754), 1628-1632. <https://doi.org/10.1126/science.1111773>
- Lander, T. y Boshier, D. (2014). Fragmentation, landscape, functionalities and connectivity. En M. Bozzano, R. Jalonen, E. Thomas, D. Boshier, L. Gallo, S. Cavers, S. Bordács, P. Smith y J. Loo (eds.), *Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree species. State of the World's Forest Genetic Resources-Thematic Study*, (pp. 53-65). Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Larson, J. E., Sheley, R. L., Hardegree, S. P., Doescher, P. S. y James, J. J. (2015). Seed and seedling traits affecting critical life stage transitions and recruitment outcomes in dryland grasses. *Journal of Applied Ecology*, 52(1), 199-209. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12350>
- Larson, J. E., Sheley, R. L., Hardegree, S. P., Doescher, P. S. y James, J. J. (2016). Do key dimensions of seed

- and seedling functional trait variation capture variation in recruitment probability? *Oecologia*, 181(1), 39-53. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3430-3>
- Leimu, R., Mutikainen, P., Koricheva, J. y Fischer, M. (2006). How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? *Journal of Ecology*, 94(5), 942-952. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01150.x>
- Martínez-Peña, M. L., Díaz-Espinosa, A. y Vargas-Ríos, O. (2012). *Protocolo de propagación de plantas hidrófilas y manejo de viveros para la rehabilitación ecológica de los parques ecológicos distritales de humedal*. Bogotá: Grupo de Restauración Ecológica de la Universidad Nacional de Colombia, Secretaría Distrital de Ambiente.
- McDonald, M. B. (2000). Seed priming. En, *Seed Technology and its biological basis* (pp. 287-325). Boca Raton, Florida: CRC Press.
- Meehl, G. A., Stocker, T. F., Collins, W. D., Friedlingstein, P., Gaye, A. T., Gregory, J. M., ... Zhao, Z.-C. (2007). Global Climate Projections. En S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, ... H. L. Miller (eds.), *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, Reino Unido y Nueva York, EE. UU.: Cambridge University Press.
- Merritt, D. J. y Dixon, K. (2014). Seed availability for restoration. En M. Bozzano, R. Jalonen, E. Thomas, D. Boshier, L. Gallo, S. Cavers, S. Bordács, P. Smith y J. Loo (eds.), *Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree species. State of the World's Forest Genetic Resources-Thematic Study*, (pp. 97-104). Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Merritt, D. J. y Dixon, K. W. (2011). Restoration Seed Banks-A Matter of Scale. *Science*, 332(6028), 424-425. <https://doi.org/10.1126/science.1203083>
- Meyer, S. E. y Allen, P. S. (2009). Predicting seed dormancy loss and germination timing for *Bromus tectorum* in a semi-arid environment using hydrothermal time models. *Seed Science Research*, 19(04), 225. <https://doi.org/10.1017/S0960258509990122>
- Molau, U. y Shaver, G. R. (1997). Controls on seed production and seed germinability in *Eriophorum vaginatum*. *Global Change Biology*, 3(S1), 80-88. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.1997.gcb130.x>
- Mora, F., Chaparro, H. A., Vargas-Ríos, O. y Bonilla, M. A. (2007). Dinámica de la germinación, latencia de semillas y reclutamiento de plántulas en *Puya cryptantha* y *Puya trianae*, dos rosetas gigantes de los páramos colombianos. *Ecotropicos*, 20(1), 31-40.
- Mortlock, B. W. (2000). Local seed for revegetation. *Ecological Management & Restoration*, 1(2), 93-101. <https://doi.org/10.1046/j.1442-8903.2000.00029.x>
- Müller, E., Cooper, E. J. y Alsos, I. G. (2011). Germinability of arctic plants is high in perceived optimal conditions but low in the field. *Botany*, 89(5), 337-348. <https://doi.org/10.1139/b11-022>
- Muñoz, B. F. (2002). Propagación de flora endémica de páramo o en peligro de extinción en el Parque Nacional Natural El Cocuy. En, *Memorias Congreso Mundial de Páramos* (tomo I, pp. 842-847). Paipa, Colombia.
- Norden, N., Daws, M. I., Antoine, C., Gonzalez, M. A., Garwood, N. C. y Chave, J. (2009). The relationship between seed mass and mean time to germination for 1037 tree species across five tropical forests. *Functional Ecology*, 23(1), 203-210. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01477.x>
- North, A., Pennanen, J., Ovaskainen, O. y Laine, A. L. (2011). Local adaptation in a changing world: The roles of gene flow, mutation and sexual reproduction. *Evolution*, 65(1), 79-89. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01107.x>
- Ooi, M. K. J. (2012). Seed bank persistence and climate change. *Seed Science Research*, 22(S1), S53-S60. <https://doi.org/10.1017/S0960258511000407>
- Ooi, M. K. J., Auld, T. D. y Denham, A. J. (2009). Climate change and bet-hedging: interactions between increased soil temperatures and seed bank persistence. *Global Change Biology*, 15(10), 2375-2386. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01887.x>
- Parques Nacionales Naturales de Colombia (2016). *En el vivero del Parque Nacional Natural Pisba se reproducen más de tres mil especies nativas de páramo*. Bogotá: Parques Nacionales Naturales de Colombia. Recuperado de <http://www.parquesnacionales.gov>

- [co/portal/es/en-el-vivero-del-parque-nacional-natural-pisba-se-reproducen-mas-de-tres-mil-especies-nativas-de-paramo/](http://portal/es/en-el-vivero-del-parque-nacional-natural-pisba-se-reproducen-mas-de-tres-mil-especies-nativas-de-paramo/)
- Paz, H., Mazer, S. J. y Martínez-Ramos, M. (2005). Comparative ecology of seed mass in Psychotria (Rubiaceae): within —and between— species effects of seed mass on early performance. *Functional Ecology*, 19(4), 707-718. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.00984.x>
- Paz, H., Mazer, S. J. y Martínez-Ramos, M. (1999). Seed Mass, Seedling Emergence, and Environmental Factors in Seven Rain Forest Psychotria (Rubiaceae). *Ecology*, 80(5), 1594-1606. <https://doi.org/10.2307/176549>
- Pérez-Martínez, L. V., Rodríguez, N. A., Melgarejo, L. M. y Vargas-Ríos, O. (2014a). Germinación y dormancia de semillas. En O. Vargas-Ríos y L. Pérez-Martínez (eds.), *Semillas de plantas de páramo: ecología y métodos de germinación* (pp. 45-89). Bogotá: Grupo de Restauración Ecológica de la Universidad Nacional de Colombia, Secretaría Distrital de Ambiente.
- Pérez-Martínez, L. V., Rodríguez, N. A., Melgarejo, L. M. y Vargas-Ríos, O. (2014b). Fichas técnicas por especie. En *Semillas de plantas de páramo: ecología y métodos de germinación* (pp. 121-170). Bogotá: Grupo de Restauración Ecológica de la Universidad Nacional de Colombia.
- Probert, R. J., Daws, M. I. y Hay, F. R. (2009). Ecological correlates of ex situ seed longevity: a comparative study on 195 species. *Annals of Botany*, 104(1), 57-69. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp082>
- Pywell, R. F., Bullock, J. M., Roy, D. B., Warman, L., Walker, K. J. y Rothery, P. (2003). Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology*, 40(1), 65-77. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00762.x>
- Rathcke, B. y Lacey, E. P. (1985). Phenological Patterns of Terrestrial Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16(1), 179-214. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.16.110185.001143>
- Ray, G. J. y Brown, B. J. (1995). Restoring Caribbean Dry Forests: Evaluation of Tree Propagation Techniques. *Restoration Ecology*, 3(2), 86-94. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.1995.tb00081.x>
- Ritchie, A. (2014). A genetic assessment of ecological restoration success in *Banksia attenuata*. En M. Bozzano, R. Jalonen, E. Thomas, D. Boshier, L. Gallo, S. Cavers, S. Bordács, P. Smith y J. Loo (eds.), *Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree species. State of the World's Forest Genetic Resources-Thematic Study*, (pp. 240-242). Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Sandvik, S. M. y Eide, W. (2009). Costs of reproduction in circumpolar *Parnassia palustris* L. in light of global warming. *Plant Ecology*, 205(1), 1-11. <https://doi.org/10.1007/s11258-009-9594-3>
- Santos-Meléndez, L. G. (2014, mayo). Conservación de semillas de frijol y pastos tropicales. En *Capacitación-Conservación de Germoplasma*. Palmira, Colombia: Centro Internacional de Agricultura Tropical.
- Savolainen, O., Pyhäjärvi, T. y Knürr, T. (2007). Gene Flow and Local Adaptation in Trees. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 38(1), 595-619. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095646>
- Schoen, D. J. y Brown, A. H. D. (2001). The Conservation of Wild Plant Species in Seed Banks. *BioScience*, 51(11), 960-966. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0960:T-COWPS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0960:T-COWPS]2.0.CO;2)
- Sgrò, C. M., Lowe, A. J. y Hoffmann, A. A. (2011). Building evolutionary resilience for conserving biodiversity under climate change. *Evolutionary Applications*, 4(2), 326-337. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00157.x>
- Shimono, Y. y Kudo, G. (2005). Comparisons of germination traits of alpine plants between fellfield and snowbed habitats. *Ecological Research*, 20(2), 189-197. <https://doi.org/10.1007/s11284-004-0031-8>
- Slik, J. W. F. (2004). El Niño droughts and their effects on tree species composition and diversity in tropical rain forests. *Oecologia*, 141(1), 114-120. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1635-y>
- Smith, P. P. (2014). The role of seed banks in habitat restoration. En M. Bozzano, R. Jalonen, E. Thomas, D. Boshier, L. Gallo, S. Cavers, S. Bordács, P. Smith y J. Loo (eds.), *Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree species. State of the*

- World's Forest Genetic Resources-Thematic Study*. Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Smith, P., Dickie, J., Linington, S., Probert, R. y Way, M. (2011). Making the case for plant diversity. *Seed Science Research*, 21(01), 1-4. <https://doi.org/10.1017/S0960258510000309>
- Smith, S. A. y Beaulieu, J. M. (2009). Life history influences rates of climatic niche evolution in flowering plants. *Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1677), 4345-4352. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1176>
- Sork, V. L., Davis, F. W., Smouse, P. E., Apsit, V. J., Dyer, R. J., Fernandez-M, J. F. y Kuhn, B. (2002). Pollen movement in declining populations of California Valley oak, *Quercus lobata*: where have all the fathers gone? *Molecular Ecology*, 11(9), 1657-1668.
- Steadman, K. J., Ellery, A. J., Chapman, R., Moore, A. y Turner, N. C. (2004). Maturation temperature and rainfall influence seed dormancy characteristics of annual ryegrass (*Lolium rigidum*). *Australian Journal of Agricultural Research*, 55(10), 1047-1057. <https://doi.org/10.1071/AR04083>
- Taylor, A. G. y Harman, G. E. (1990). Concepts and Technologies of Selected Seed Treatments. *Annual Review of Phytopathology*, 28(1), 321-339. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.28.090190.001541>
- Teketay, D. (2005). Seed and regeneration ecology in dry Afromontane forests of Ethiopia: I. Seed production-population structures. *Tropical Ecology*, 46(1), 29-44.
- Thomas, E., Jalonen, R., Gallo, L. y Loo, J. (2014). Introduction. Genetic considerations in Ecosystem restoration using native tree species. En M. Bozzano, R. Jalonen, E. Thomas, D. Boshier, L. Gallo, S. Cavers, S. Bordács, P. Smith y J. Loo (eds.), *Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree species. State of the World's Forest Genetic Resources-Thematic Study*, (pp. 2-12). Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Tischew, S., Youtie, B., Kirmer, A. y Shaw, N. (2011). Farming for Restoration: Building Bridges for Native Seeds. *Ecological Restoration*, 29(3), 219-222. <https://doi.org/10.3368/er.29.3.219>
- Totland, Ø. y Eide, W. (1999). Environmentally-dependent pollen limitation on seed production in alpine *Ranunculus acris*. *Écoscience*, 6(2), 173-179. <https://doi.org/10.1080/11956860.1999.11682518>
- Ulian, T., Mattana, E., Pritchard, H. W. y Skwierinski, R. (2013). Seasonality effects on plant phenology and seed ecology in *Oritrophium peruvianum* (Asteraceae), a threatened tropical alpine species. *South African Journal of Botany*, 88, 278-285. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2013.08.006>
- Valencia, R. A., Lobo A., M. y Ligarreto, G. A. (2010). Estado del arte de los recursos genéticos vegetales en Colombia: sistema de bancos de germoplasma. *Corpoica Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 11(1), 85-94. https://doi.org/10.21930/rcta.vol11_num1_art:198
- Vander Mijnsbrugge, K., Bischoff, A. y Smith, B. (2010). A question of origin: Where and how to collect seed for ecological restoration. *Basic and Applied Ecology*, 11(4), 300-311. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.09.002>
- Varela-Ramírez, A. (2014). Limitantes en la restauración ecológica: estudio de caso de las afecciones por patógenos en el Parque Nacional Natural Chingaza. En M. Cabrera y W. Ramírez (eds.), *Restauración ecológica de los páramos de Colombia. Transformación y herramientas para su conservación* (pp. 212-227). Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Vázquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A., Rojas, M., Sánchez, M. E. y Cervantes, V. (1997). *La reproducción de las plantas. Semillas y meristemas*. México D.F.: Fondo de Cultura Económica.
- Velasco-Linares, P. (ed.) (2007). *Recuperar el páramo. Restauración ecológica en la laguna del Otún, PNN Los Nevados*. Pereira, Colombia: Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, Parques Nacionales de Colombia, Corporación Autónoma Regional de Risaralda.
- Wagner, M. y Mitschunas, N. (2008). Fungal effects on seed bank persistence and potential applications in weed biocontrol: A review. *Basic and Applied Ecology*, 9(3), 191-203. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.02.003>

- Walck, J. L., Hidayati, S. N., Dixon, K. W., Thompson, K. y Poschlod, P. (2011). Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology*, 17(6), 2145-2161. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02368.x>
- Wallin, L., Svensson, B. M. y Lönn, M. (2009). Artificial Dispersal as a Restoration Tool in Meadows: Sowing or Planting? *Restoration Ecology*, 17(2), 270-279. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00350.x>
- Wang, T., O'Neill, G. A. y Aitken, S. N. (2010). Integrating environmental and genetic effects to predict responses of tree populations to climate. *Ecological Applications*, 20(1), 153-163. <https://doi.org/10.1890/08-2257.1>
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology scheme. *Plant and Soil*, 199(2), 213-227. <https://doi.org/10.1023/A:1004327224729>
- Wilkinson, D. M. (2001). Is local provenance important in habitat creation? *Journal of Applied Ecology*, 38(6), 1371-1373. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8901.2001.00669.x>
- Yang, F., Yang, X., Baskin, J. M., Baskin, C. C., Cao, D. y Huang, Z. (2015). Transgenerational plasticity provides ecological diversity for a seed heteromorphic species in response to environmental heterogeneity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 17(3), 201-208. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2015.03.003>
- Young, A., Boyle, T. y Brown, T. (1996). The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(10), 413-418. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10045-8](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10045-8)
- Zahawi, R. A. y Holl, K. D. (2014). Evaluation of different tree propagation method in ecological restoration in the neotropics. En M. Bozzano, R. Jalonen, E. Thomas, D. Boshier, L. Gallo, S. Cavers, S. Bordács, P. Smith y J. Loo (eds.), *Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree species. State of the World's Forest Genetic Resources-Thematic Study*, (pp. 85-96). Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations.

Fotografía: *Espeletia grandiflora*, PNN Chingaza.
Orlando Vargas-Ríos







Capítulo 7. Modelo de estados y transiciones para la restauración ecológica en los páramos

**ORLANDO VARGAS-RÍOS; JENNYFER INSUASTY-TORRES;
OSCAR ROJAS-ZAMORA**

Fotografía: Páramo de Guerrero, Municipio de Carmen de Carupa. Orlando Vargas-Ríos

Introducción

Los sistemas ecológicos son complejos y son conformados por numerosos componentes que interactúan y reaccionan de una forma no lineal. Su principal característica es presentar jerarquías con diferentes niveles de organización, cada uno con propiedades únicas a ese nivel (propiedades emergentes). Todos los fenómenos que ocurren son de causalidad múltiple y lo hacen en diferentes escalas espaciotemporales. Como consecuencia, los ecosistemas son extremadamente complejos y es imposible conocer todos sus detalles. Además, presentan eventos raros e inesperados que pueden ocurrir en cualquier momento, debido a la alta cantidad de enlaces y relaciones internas y externas, presentando desde el punto de vista termodinámico estados improbables (Jørgensen y Müller, 2000). Los sistemas ecológicos siempre están en un proceso de cambio y evolución constante que les exige estar en capacidad de adaptarse fácilmente a nuevas condiciones (Costanza y Gottlieb, 1998).

Los sistemas se representan en general mediante modelos construidos bajo planteamientos teóricos conceptuales y pueden, en algunos casos, contar con un desarrollo matemático para simular y proyectar relaciones de sus componentes a través del tiempo (Pickett Collins y Armesto, 1987; Pickett y Cadenasso, 2002). Estos modelos son simplificaciones de la realidad y su análisis se debe hacer con cautela,

siempre diferenciando los resultados de las simulaciones matemáticas de la realidad de la naturaleza (McCook, 1994).

Un modelo se puede considerar como una síntesis del conocimiento de los elementos de un sistema. La calidad del modelo depende de la calidad de nuestro conocimiento acerca de los elementos del sistema y de la disponibilidad de datos. Los modelos pueden revelar nuevo conocimiento acerca de las reacciones y propiedades del sistema como un todo, lo cual contribuye al desarrollo de la teoría de ecosistemas. El modelo representa una síntesis de datos y conocimiento, por ello puede proveer resultados particulares acerca de las propiedades del sistema. Un modelo usado como una herramienta de síntesis no contiene todos los rasgos del sistema real; un modelo ecológico, por ejemplo, puede contener únicamente los rasgos de interés para el manejo o restauración ecológica de un área dentro de un paisaje (Jørgensen y Müller, 2000).

Al construir un modelo ecosistémico se deben establecer sus límites y alcances. Para tal objeto se recomienda: identificar los componentes del modelo, determinar la escala espacial y temporal bajo la cual opera, delimitar las barreras físicas del sistema, articular los componentes del sistema y, finalmente, identificar sus limitaciones. Los componentes del modelo se definen como entidades biológicas, sociales o físicas, que actúan durante un determinado tiempo en un determinado lugar, el cual está delimitado

geomorfológicamente, presenta variabilidad de sus flujos de energía y responde a cambios de sus procesos ecológicos. Adicionalmente, cuenta con la injerencia de entidades políticas que influyen y determinan, en algunos casos, las acciones de gestión (Pickett y Caldaso, 2002).

La modelación de ecosistemas es una herramienta para describir ecosistemas, integrando los rasgos característicos del sistema en una forma organizada, hace posible trabajar con un sistema como una entidad interactiva (Jørgensen y Müller, 2000).

El análisis y simulación de sistemas ecológicos, o modelación ecológica, provee una potente aproximación para integrar nuestra comprensión de diversas partes de los ecosistemas de una manera rigurosa (Grant, Marin y Pedersen, 2001). De igual manera, aporta información para la toma de decisiones y la elección de acciones en proyectos de gestión ambiental (Costanza y Ruth, 1998).

La modelación de ecosistemas es una herramienta valiosa en procesos de restauración y gestión. Permite identificar en qué momento los ecosistemas están en capacidad de recuperarse sin necesidad de intervención, o cuando requieren de grandes esfuerzos de restauración. Los modelos ayudan a la estimación, comprensión y evaluación de la trayectoria de recuperación. Facilitan la comprensión del ecosistema y son útiles en acciones de seguimiento de los objetivos y de monitoreo. Particularmente, los modelos conceptuales de dinámica de ecosistemas reducen el riesgo de desviaciones de la trayectoria de restauración, gracias a la identificación temprana de estados imprevistos y no deseados (Suding y Hobbs, 2009 a,b). Además, permiten la aplicación de un manejo adaptativo oportuno en el cumplimiento de los objetivos.

Los modelos no deben convertirse en una obligación de la naturaleza ni en una obsesión del proyecto de restauración. El objetivo, o trayectoria posible, de un ecosistema restaurado debe ser flexible y dinámico, fluctuando entre lo que se desea y las limitaciones para lograrlo (tiempo, presupuesto, variables ambientales, impactos previos, etc.). La trayectoria sucesional se debe establecer entre las nuevas condiciones abióticas de la zona y su potencial natural original. Los modelos, como ya se mencionó, son una herramienta muy útil

en la comprensión de las dinámicas de los ecosistemas y en su seguimiento, pero no pretenden ofrecer respuestas específicas o generales para todos los retos de la restauración (Suding y Hobbs, 2009a). Las predicciones de los modelos se deben evaluar con cuidado, especialmente cuando se predice el funcionamiento del ecosistema a largo plazo y cuando los datos que se usan son recolectados en cortos periodos (Zedler y Callaway, 1999). El actual régimen de cambios en el mundo puede alterar de manera drástica los ecosistemas y se debe estar en capacidad de asumir estos retos y tener la libertad necesaria para proponer y modificar nuevas acciones u objetivos en el nuevo contexto.

Modelos aplicados a la restauración ecológica

En restauración ecológica se han aplicado distintos modelos para esquematizar los conceptos, proponer generalizaciones y trayectorias posibles para las diferentes metas y escenarios de restauración (Suding y Hobbs, 2009a). A medida que se ha avanzado en los conceptos y teorías de la ecología y su aplicación a la restauración ecológica, los modelos se hacen cada vez más complejos porque tienen en cuenta aspectos adicionales como componentes del ecosistema y características del disturbio, como su frecuencia e intensidad (Hobbs y Norton, 1996), y la influencia del tiempo en los resultados del proceso de restauración (Hobbs y Mooney, 1993).

Existen varios tipos de modelos de ecosistemas y diferentes formas de diferenciarlos, Suding y Hobbs (2008) proponen tres:

1. Modelos continuos: asumen que el ecosistema responde de una forma continua a los cambios ambientales y retorna a su estado predisturbio o trayectoria sucesional después de cualquier intervención. Este modelo no presenta umbrales y predice una teoría sucesional clásica.
2. Modelos estocásticos: presentan un régimen de alta variabilidad y no equilibrio. No se encuentran relaciones entre las respuestas del ecosistema y el ambiente.

- Modelos de umbrales o Modelos de cambio de regímenes: estos modelos describen grandes cambios con pequeñas variaciones en las condiciones ambientales.

En la **Figura 1** se ilustran varias trayectorias o estados posibles. Cuando un ecosistema se encuentra en un estado inicial de degradación o en un nivel de complejidad bajo es posible que vía sucesión pueda retornar a un nivel de complejidad alto o climax (modelos continuos). Esta es la vía clásica, la cual es direccional. En los ecosistemas tropicales esta trayectoria es difícil y en los escenarios actuales de degradación y cambio climático es casi imposible hacer volver un ecosistema a su estado original. Lo que hay que buscar es una trayectoria posible dentro de las condiciones actuales de la región.

En el modelo clásico, Bradshaw (1984) relaciona las acciones que son necesarias desarrollar para detener la degradación y redirigir al ecosistema disturbado. Estas, siguen una trayectoria similar a la que llevó al ecosistema a tener determinadas características antes de los disturbios, es decir, cuando la restauración sigue

un camino parecido al que la sucesión tuvo para dar como resultado el ecosistema original (**Figura 1**).

Bradshaw (1984) plantea que una trayectoria unidireccional puede llevar a un sistema degradado hasta un sistema con características similares a las existentes antes de la perturbación. En caso de que no se alcance el ecosistema de referencia se considera que se llegó a un estado alternativo, el cual puede conseguirse a través de un proceso de rehabilitación y se caracteriza por recuperar servicios ecosistémicos asociados a los atributos estructurales o funcionales similares al del ecosistema original; o bien, seguir un proceso de reclamación que retorna servicios ecosistémicos distintos al del ecosistema original con el fin de mejorar su utilidad a la sociedad (**Figura 1**). En este caso, se plantea una relación simple e incluso predecible entre el proceso de restauración y la recuperación de atributos estructurales y funcionales, más relacionados con las ideas clementsianas de sucesión (Clements, 1916; Weaver y Clements, 1938; Tobey, 1981), además de que no tiene en cuenta la historia de transformación del ecosistema.

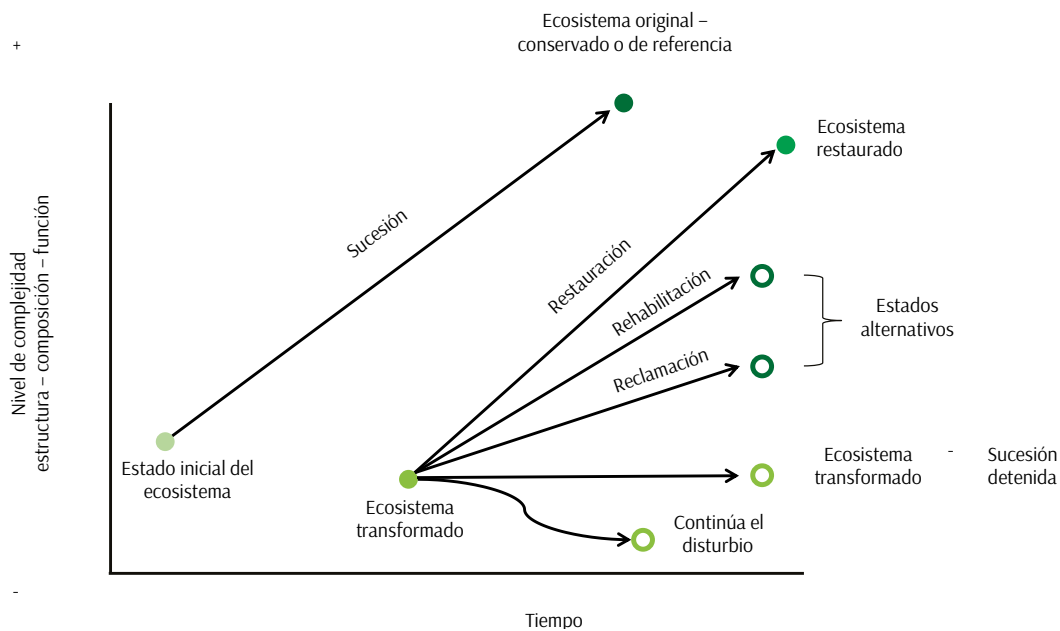


Figura 1. Esquema del modelo clásico relacionado con la idea de que los ecosistemas restaurados siguen una trayectoria unidireccional hasta alcanzar un estado deseado o ecosistema de referencia, o bien, pueden seguir otras trayectorias distintas en las cuales se alcanzan estados alternativos al ecosistema de referencia.

Fuente: elaboración propia.

Los modelos continuos o clásicos presentan las siguientes debilidades, según Maynard-Smith (1978):

- El clímax no es siempre la condición más deseable.
- Las condiciones prístinas no se pueden reproducir en la zona actual.
- No se puede incluir la presencia de especies exóticas.
- No es muy apropiado para la gestión en bosques y tierras.

Modelo de estados, transiciones y umbrales

Como complemento a los modelos mencionados, y en oposición a los que postulan la existencia de una única trayectoria sucesional y estado de clímax, Lewontin (1969) propuso un modelo en el que los ecosistemas se desarrollan por estados estables alternos. Este modelo predice una dinámica de umbrales bióticos o abióticos, los cuales mantienen el sistema dentro de un determinado estado estable por procesos de retroalimentación. Además, plantea que cuando se eliminan las causas o disturbios responsables del desvío de la sucesión, el ecosistema no vuelve a su estado original como lo sustentan los modelos de sucesión lineal sino que es desviado a diferentes estados distintos al estado predisturbio (Suding y Hobbs, 2009a).

El modelo de estados y transición representa los ecosistemas a través de la descripción de estados alternos, mantenidos por umbrales y retroalimentaciones, que después de fuertes acciones (naturales o humanas) pueden presentar distintas transiciones que conducen a distintos estados (Grant, 2006). Es decir, el ecosistema no tiene una única trayectoria sucesional ni un monoclímax (Bestelmeyer *et al.*, 2003).

En un modelo de estado y transición se busca generar transiciones cuando el ecosistema se encuentra en un estado no deseado, como en un estado de invasión, para finalmente alcanzar estabilidad y recuperación del ecosistema, mediante acciones que generen resistencia y resiliencia del ecosistema deseado para que este se mantenga.

A continuación, se explica en detalle las principales variables y procesos del modelo.

Estado

Se refiere a una comunidad vegetal delimitada (Figura 2, cuadros negros rellenos), persistente y no fácilmente reversible por una sucesión lineal. Corresponde a una abstracción que reúne cierta cantidad de variación de la estructura y función en el tiempo y el espacio (Westoby, Walker y Noy-Meir, 1989). Teniendo en cuenta esto, es posible identificar estados alternos que representan estas variaciones.

Estados alternos

Se definen como una o varias comunidades vegetales en las cuales las especies dominantes determinan la estructura y función del ecosistema. Cuando un estado cuenta con varias comunidades vegetales, estas se determinan por variables externas o rasgos de historia de vida de las especies; en estos casos se puede observar una variabilidad de las comunidades. Por ejemplo, en un sitio en particular pueden dominar especies tolerantes a condiciones climáticas extremas mientras que en otra zona donde los nutrientes en el suelo son el factor determinante y otras especies serán las dominantes; de esta forma se establecen distintos mosaicos de vegetación en un mismo estado. En la Figura 2 se observan tres estados alternos (cuadros grandes), en cada uno de ellos se representan distintos tipos de vegetación (estados) mediante cuadrados verdes circunscritos en otro más grande que representa el umbral del ecosistema (Stringham *et al.*, 2001a).

Los estados alternos se caracterizan por ser persistentes en tiempo y espacio, además de requerir fuertes disturbios naturales o acciones humanas para disminuir el potencial de resistencia y resiliencia del ecosistema. La estabilidad de un estado se define en términos de la resiliencia y resistencia del ecosistema (Westoby *et al.*, 1989; Whisenant, 1999; Stringham *et al.*, 2001a).

Una de las principales características del modelo de estado y transición es su capacidad de contemplar varias trayectorias sucesionales y de conceptualizar los cambios que desvían el ecosistema del monoclímax (Bestelmeyer *et al.*, 2003). Lo anterior se representa en la figura 2, en la cual el estado 1, al sobrepasar su

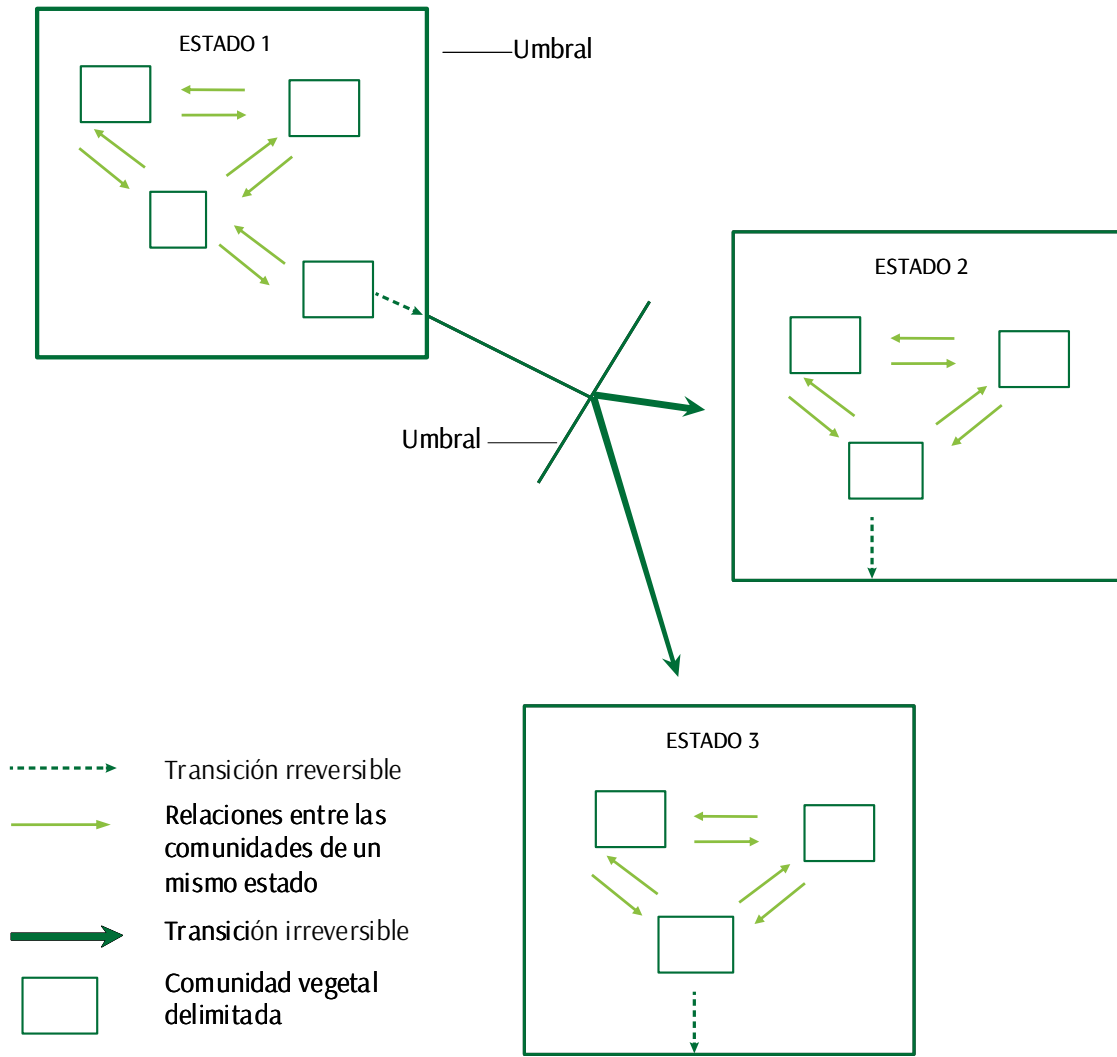


Figura 2. Modelo conceptual de estados y transición que incorpora nociones de comunidades vegetales dentro del mismo estado, transiciones reversibles, múltiples umbrales, transiciones irreversibles, varias vías de cambios y múltiples estados.

Fuente: Stringham *et al.* (2001a).

umbral, puede presentar una transición determinada y llegar a un estado 2; o por el contrario, pueden ser diferentes las condiciones biofísicas, las intervenciones humanas, etc., bajo las que opera la transición para finalmente resultar en el estado 3. La información obtenida al establecer las posibles transiciones y estados del ecosistema, variaciones y respuestas del ecosistema, respectivamente, ofrece parámetros útiles para el desarrollo de procesos de restauración y puede ser incluida en planes de manejo (Hobbs y Norton, 1996).

Transiciones

Los estados alternos se encuentran normalmente en un equilibrio dinámico. Sin embargo, variaciones significativas en su resistencia y resiliencia, identificadas durante el monitoreo, pueden conducir al ecosistema a procesos de transición. Si los cambios generados ocurren en un periodo mediano o largo, y son controlados mediante un manejo adaptativo (en el que se implementen acciones pertinentes de acuerdo a las condiciones y necesidades del ecosistema), el estado

presenta una transición reversible (flecha punteada en la [figura 2](#)). Al contrario, si el ecosistema está muy degradado y requiere de exigentes, numerosas y constantes acciones de restauración, presenta una transición irreversible (flecha gruesa en la [figura 2](#)) (Stringham y Krueger, 2001). La generación de transiciones irreversibles entre estados se produce por eventos naturales (*e.g.* clima, fuego), actividades humanas (*e.g.* agricultura, ganadería, minería, entre otras), por acciones de restauración (*e.g.* cambio en el banco de semillas, quemadas controladas, remoción de biomasa, destrucción o introducción de poblaciones de plantas, fertilización) o por la combinación de dos o más factores. Las transiciones pueden ocurrir en un corto o largo periodo y desde que suceden son continuas hasta finalizar (Westoby *et al.*, 1989). Una transición irreversible está intrínsecamente ligada a sobrepasar un umbral (representado por los cuadrados más grandes en la [Figura 2](#)).

Umbrales

Los umbrales se definen como barreras que establece nuevas condiciones (edáficas, climáticas, biofísicas, etc.), lo que imposibilita la continuidad del estado anterior y determina las nuevas características bajo las cuales funcionará el nuevo ecosistema con su respectivo equilibrio (Stringham *et al.*, 2003). Por tal razón, cuando un ecosistema cruza un umbral es necesario implementar grandes esfuerzos de restauración para que este vuelva a su estado original (Hobbs y Norton, 1996). Los procesos que actúan en diferentes escalas e influyen sobre el proceso de ensamble de las comunidades pueden ser vistos como una serie de “filtros” o “umbrales” (Díaz, Cabido y Casanoves, 2001; Hobbs y Norton, 2004).

Retroalimentación

Se refiere a procesos continuos del sistema que garantizan e influyen positivamente en la permanencia del estado alternativo y en el establecimiento del umbral. Son evidentes sobre todo en ecosistemas altamente degradados, como los invadidos por *Ulex europaeus*,

en los que es común la pérdida de las propiedades físicoquímicas del suelo y otros deterioros continuos que generan condiciones cada vez más estresantes. Como ejemplo de lo anterior, la composición del banco de semillas es afectada continuamente al adicionar un mayor número de semillas de las plantas invasoras a medida que transcurre el tiempo, y a su vez al limitar el número de especies nativas y su germinación (Hobbs y Norton, 1996; Bestelmeyer *et al.*, 2003; Grant, 2006)

Resiliencia y resistencia

Aunque son conceptos similares, el primero es la capacidad de un ecosistema de amortiguar y asimilar daños o cambios con el fin de mantener o recuperar sus procesos ecológicos cuando su equilibrio es interrumpido; mientras que el segundo es la capacidad del ecosistema de estar cerca del equilibrio, manteniendo sus procesos ecológicos constantes frente a la acción de agentes externos (Stringham *et al.*, 2001a). La permanencia de estados alternativos, su resistencia y resiliencia, se explica por la presencia de umbrales y procesos de retroalimentación. En estos, los componentes bióticos y abióticos sufren grandes modificaciones y quedan estancados bajo nuevas condiciones sin posibilidad de recuperarse, de tal manera que el comportamiento del ecosistema es predecible y no presenta cambios frente a acciones de restauración no tan contundentes como, por ejemplo, el aislamiento físico para retirar o mitigar la transformación no es una medida suficiente para restaurar ecosistemas invadidos por *Ulex europaeus* (Suding, Gross y Houseman, 2004). Ejemplo de ello se presenta en la [Figura 3A](#).

Sin embargo, los ecosistemas no siempre siguen esta trayectoria deseada de forma ordenada, gradual y determinística. Por el contrario, en ocasiones pueden experimentar cambios rápidos que dan como resultado diferentes estados metaestables, es decir, cuando el ecosistema tiene estados con diferentes puntos de equilibrio, pero permanece en un estado débilmente estable por un periodo considerable de tiempo (Westoby *et al.*, 1989; Drake, 1990; Hobbs, 1994). Otras veces, los estados alternativos son fuertemente estables como resultado de la transformación del ecosistema

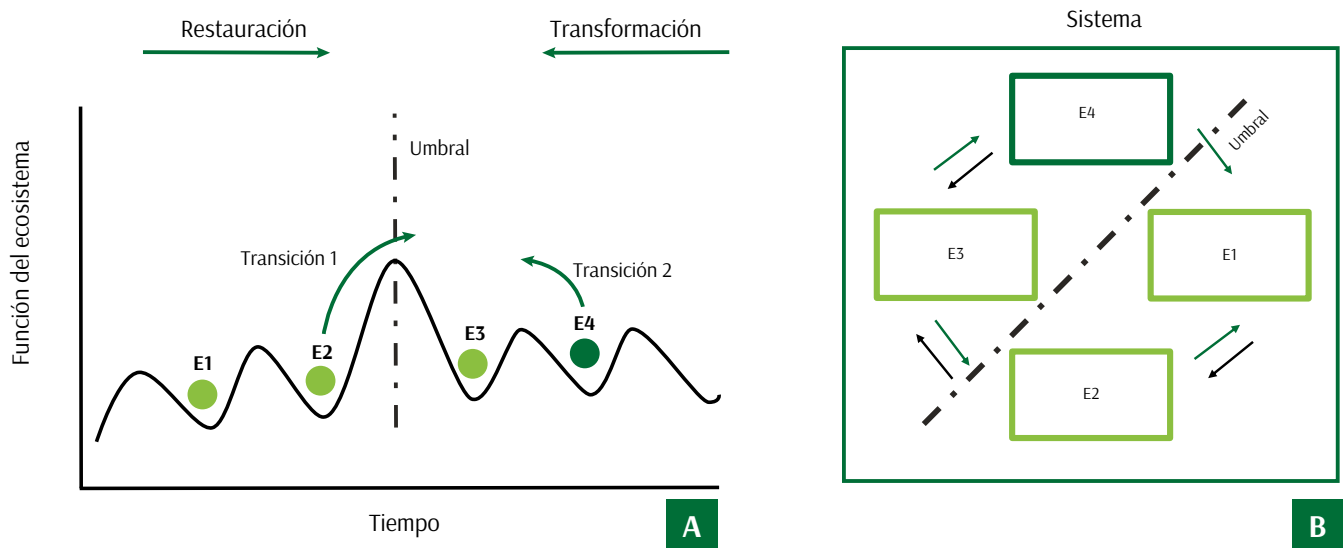


Figura 3. Esquemas A) y B) de un ecosistema con cuatro estados estables. E4 corresponde a un estado del ecosistema después de que se ha llevado a cabo la restauración, es decir una comunidad vegetal con características similares al ecosistema de referencia o deseado. E2 y E3 corresponden a estados del ecosistema transformado, pero en proceso de restauración; aunque en E3 se superó un umbral de degradación y es un estado más complejo en cuanto a estructura y función ecosistémica que E2. E1 es el estado de un ecosistema altamente degradado, es decir, una comunidad vegetal típica del ecosistema con un nivel alto de transformación, y en el cual aún no se ha realizado ninguna acción para su restauración. Las flechas ejemplifican las transiciones, en las que no se han llevado a cabo ninguna acción de restauración en A) estas pueden ir hacia la derecha cuando se están implementando acciones de restauración, por ejemplo, al pasar de E2 a E3; o las transiciones pueden ir hacia la izquierda cuando se presentan diferentes disturbios o niveles del mismo disturbio, por ejemplo, cuando se pasa de E4 a E3. En este esquema se representa la necesidad de realizar un mayor esfuerzo para lograr la transición de E2 a E3, pues existe un umbral que exige realizar un trabajo más contundente de restauración que no solamente involucre detener los disturbios, sino desarrollar acciones de restauración oportunas y determinantes para la situación específica, con el fin de superar el umbral de degradación. Caso diferente de la transición de E1 a E2 que requiere un esfuerzo menor de las actividades de restauración. En B) el cuadrado representa el ecosistema e incluye los diferentes estados posibles que pueden pasar de uno a otro a través de diferentes transiciones causadas por disturbios o por acciones de restauración. Las acciones de restauración tienen el propósito de sobrepasar umbrales y combatir retroalimentaciones, lo cual demanda grandes esfuerzos a escala de temporal, espacial y financiera durante la intervención y el manejo en la zona.

Fuente: modificado de Suding, Gross y Houseman (2004)

por actividades productivas carentes de un manejo adecuado como, por ejemplo, la agricultura y ganadería extensivas no sostenibles; por lo que, al momento de suspender estas actividades, las áreas pasan a un estado de sucesión detenida. Por otro lado, puede ocurrir que a partir de estados alternativos las transiciones sigan caminos diferentes a los que seguirían bajo condiciones de no disturbio (Lindig-Cisneros, et al., 2007). Todas estas situaciones dan como resultado que el sistema

experimente múltiples trayectorias, producto de comunidades en no-equilibrio, la ocurrencia de transiciones discontinuas y muchas veces irreversibles, o efectos estocásticos en la sucesión.

Es así como estos conceptos conformaron las bases para el *modelo de estado y transición*, en el que las transiciones tienen dinámicas no lineales (Hobbs y Norton, 1996), lo que dificulta retornar a estados sucesionales avanzados o estructural y funcionalmente deseables y,

por el contrario, es más probable mantener de manera irreversible estados no deseables (Zedler, 2000; Lindig-Cisneros, *et al.*, 2003). Los estados presentan una transición reversible cuando los cambios generados ocurren en un periodo de mediano o largo tiempo y son controlados mediante un manejo adaptativo; es decir, donde se implementen acciones pertinentes de acuerdo con las condiciones y necesidades del ecosistema. De manera contraria, si el ecosistema está muy degradado y requiere de exigentes, numerosas y constantes acciones de restauración, presenta una transición irreversible que está intrínsecamente relacionada con sobrepasar un umbral (Stringham *et al.*, 2003).

Una de las principales ventajas de aplicar la teoría del modelo de estado y transición a la restauración ecológica es la posibilidad de contemplar múltiples trayectorias sucesionales y de conceptualizar los cambios que desvían el ecosistema del monoclímax (Bestelmeyer *et al.*, 2003). De manera práctica, este tipo de modelos permiten organizar y clasificar mejor la información para la gestión de las acciones de restauración. Es importante reconocer que los procesos de restauración involucran generar transiciones que lleven de un estado a otro más deseado, así como se requiere del conocimiento de las variables que deben ser manipuladas para llevar a cabo estas transiciones. La información arrojada al establecer las posibles transiciones y estados del ecosistema, variaciones y respuestas del ecosistema, respectivamente, ofrece parámetros útiles para el desarrollo de procesos de restauración y puede ser incluida en planes de manejo (Hobbs y Norton, 1996).

Adicionalmente, los modelos de estado y transición se consideran una herramienta útil para mejorar la evaluación, el monitoreo y el manejo de áreas en proceso de restauración. Una de sus virtudes es ilustrar las características y los cambios de la vegetación y utilizar esta información de historia de uso y disturbio como insumo para anticipar y predecir cambios en el futuro. Además, permite incluir prácticas de facilitación que dirigen la sucesión, procesos de retrogresión y predecir cambios efímeros o persistentes en la vegetación (Bestelmeyer *et al.*, 2003).

Así, pues, el propósito de este capítulo es determinar cuáles son los estados del ecosistema páramo teniendo

en cuenta las transformaciones que ha experimentado a través de su historia de disturbio. Adicionalmente, establecer las características de las transiciones que han dado como resultado los diferentes estados del sistema transformado, y cuáles son las variables que deben ser manipuladas para llevar a cabo las transiciones que permitan pasar a estados deseados a lo largo de la trayectoria de la restauración ecológica, así como los umbrales que dificultan la restauración.

Aplicación del modelo de estados y transiciones, y caracterización de sus componentes

Comunidades de referencia en el ecosistema páramo

El sistema de análisis corresponde a comunidades zonales de los páramos de vertiente oriental de la cordillera Oriental de Colombia, los cuales tienen características determinantes como una alta precipitación (promedio anual entre 1200 y 2900 mm), por lo que se consideran páramos semihúmedos, suelos ácidos y con más del 90 % de humedad relativa y diferencia diaria de temperatura que pueden ir desde 3 a 10.8 °C (Rangel-Ch y Ariza, 2000; Vargas-Ríos y Pedraza, 2003). En condiciones naturales sin disturbios de origen antrópico, la mayor parte del área de páramo húmedo, en suelos bien drenados, está cubierta por una comunidad de pajonal-frailejón cuyas especies dominantes son las rosetas caulescentes de *Espeletia grandiflora* y gramíneas en macolla de *Agrostis* sp. y *Calamagrostis* sp.

El esquema de la **Figura 4** representa de manera general el camino que sigue un páramo conservado al ser afectado por una fuerte transformación. En los casos de los páramos colombianos, venezolanos y ecuatorianos, las principales actividades de transformación son agropecuarias, tal como la ganadería extensiva y agricultura extensiva e intensiva (Vargas-Ríos, Premauer y Cárdenas, 2002). Posteriormente, el área transformada empieza un proceso de recuperación o degradación mayor. Más adelante se explicará con detalle las características de los estados y las transiciones que tienen lugar en este sistema.

Un área de páramo conservado puede ser deforestada y convertida en un cultivo de papa, en el que después

de la cosecha, y con el fin de aprovechar los rebrotes de pasto y otras plantas ruderales, se introducen y mantienen algunas reces hasta el momento en el que se considera oportuno empezar de nuevo a cultivar papa. De esta manera se puede alternar entre el cultivo de papa y la ganadería, o bien hacer uso del suelo solamente con una de estas actividades. En el escenario que se ejemplifica a continuación, las actividades agropecuarias pueden tener una duración de 30 a 40 años aproximadamente (transformación representada con la transición D en la figura 4), después de los cuales cesan estas actividades. Durante el primer periodo de descanso del uso del suelo (a los 3-4 años del cese de actividades agropecuarias) la única cobertura vegetal que se observa es pasto (en la mayoría de los casos *Pennisetum clandestinum* y *Anthoxanthum odoratum*

que se distribuyen preferentemente entre los 2250 a 3100 metros, según Rzedowski *et al.*, 2005). Este estado E1 es resultado de una fuerte transformación histórica de comunidad vegetal original de frailejonal-pajonal, la cual queda totalmente reemplazada por pastos exóticos o plantas rasantes altamente colonizadoras. Para cambiar este estado altamente estable hacia uno más deseable con respecto a la recuperación del ecosistema, es necesario iniciar acciones de restauración y generar una transición (R) para pasar del E1 al E2, que corresponde a una comunidad de herbáceas pioneras en la que dominan especies como *Rumex acetocella* y *Carex pygmaea*, entre otras. Esta transición R se inicia con actividades como la remoción total de las gramíneas exóticas, lo que permite eliminar la competencia generada por los pastos. Posteriormente, el estado E2

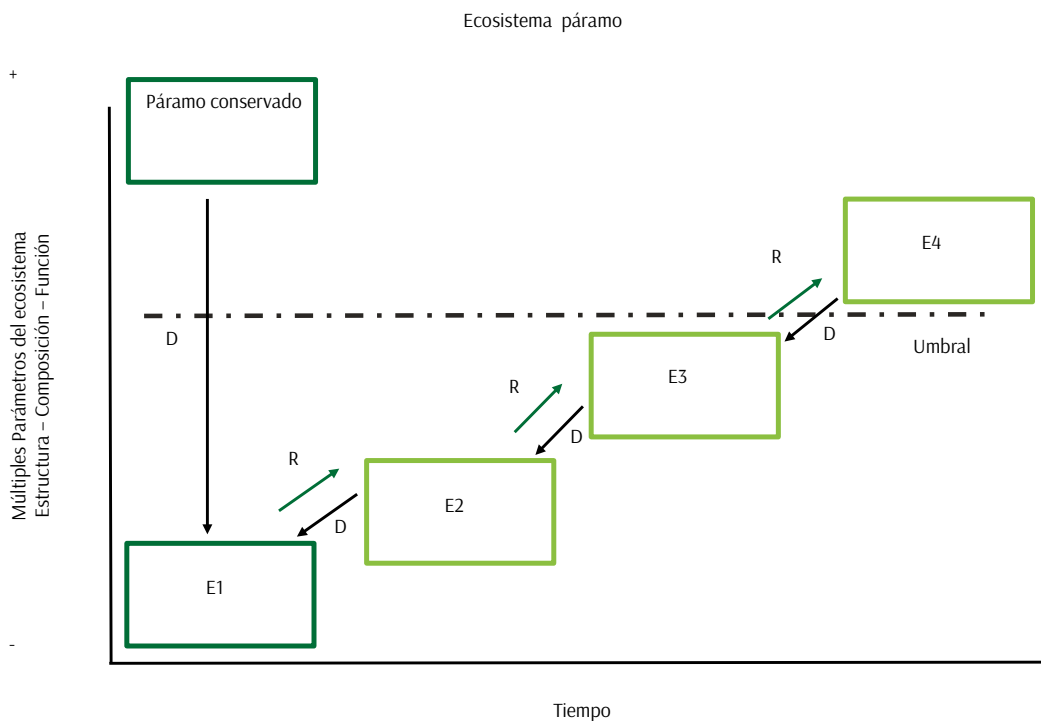


Figura 4. esquema general de un páramo conservado que es transformado por actividades de agricultura y ganadería. En el área transformada se inician acciones de restauración ecológica para generar trayectorias deseables. Se pueden distinguir cuatro estados a lo largo de esta trayectoria: E1) pastos exóticos-páramo transformado; E2) comunidad herbáceas pioneras; E3) comunidad arbustivas pioneras; E4) recuperación de fisonomía frailejonal-pajonal. El paso de un estado a otro depende de transiciones D, relacionadas con rasgos de las especies o disturbios que aún persisten, o transiciones R, relacionadas con actividades de restauración. Se muestra de manera esquemática uno de los umbrales que deben ser superados.

Fuente: elaboración propia.

de herbáceas pioneras puede tener una transición (R) con actividades como la descompactación del suelo, la cual mejora la disponibilidad de micrositios para la implantación de semillas dispersadas por plantas nativas. De esta manera se puede pasar del E2 al E3, que corresponde a una comunidad de arbustos pioneros como *Hypericum* spp., *Arcytophyllum nitidum* y *Gaultheria myrsinoides* entre otras especies. Con el fin de llegar a un estado más deseado en el que se recupere parte de la fisonomía vegetal de la comunidad del

frailejonal-pajonal (E4), se puede realizar una transición que incluye actividades de reubicación e introducción de especies nativas dominantes de esta comunidad. Es importante recordar que todas las transiciones deben involucrar actividades de restauración oportunas y dirigidas a superar los umbrales o barreras que mantienen los estados estables. Sin embargo, en el esquema es la transición entre el estado E3 y el estado E4 en la que se debe realizar un esfuerzo mayor para superar el umbral acá representado (Figuras 5, 6, 7 y 8).



Figura 5. Estado inicial con la comunidad de frailejonal-pajonal conservada que es transformada durante muchos años por actividades de agricultura o ganadería (transición D), después de las cuales se presenta un estado E1 o una cobertura vegetal de pastos exóticos y plantas herbáceas rasantes en el páramo transformado.

Fuente: elaboración propia.



Figura 6. Páramo transformado y en el estado E1 de pastos exóticos que puede pasar al estado E2 o comunidad de plantas herbáceas pioneras. El paso de E1 a E2 se da gracias a la transición R, correspondiente a una actividad de restauración que involucra la eliminación de pastos exóticos.

Fuente: elaboración propia.



Figura 7. Estado E2 o comunidad de herbáceas pioneras que puede pasar al estado E3 o comunidad de especies arbustivas pioneras. El paso de E2 a E3 se debe a la transición R correspondiente a una actividad de restauración que involucra descompactación del suelo.

Fuente: elaboración propia.

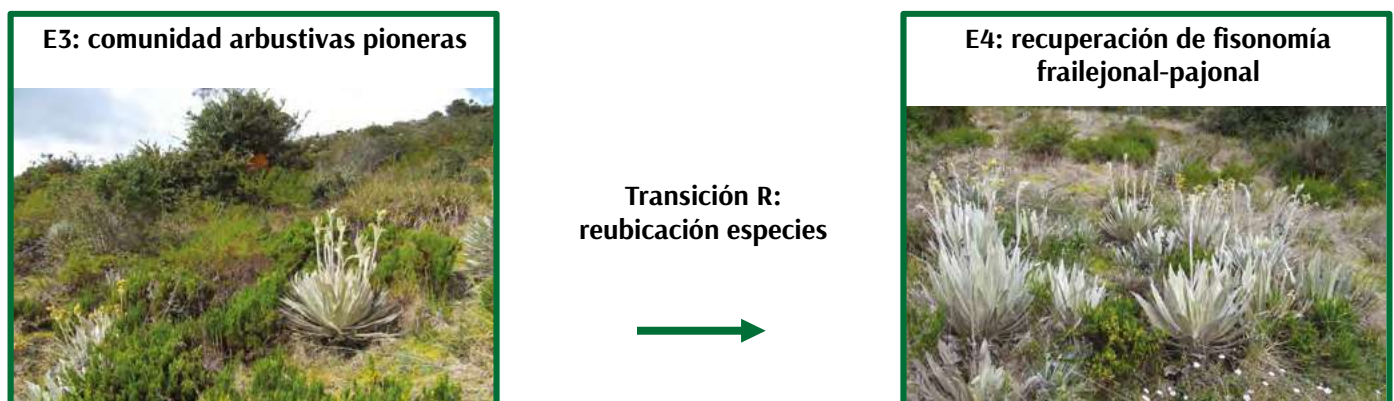


Figura 8. Estado E3, o comunidad de arbustivas pioneras, que puede pasar al estado E4, o comunidad en proceso de recuperación de la fisonomía del frailejona-pajón. El paso de E3 a E4 se debe a la transición R, correspondiente a una actividad de restauración que involucra la reubicación e introducción de especies nativas dominantes de la comunidad frailejona-pajón.

Fuente: elaboración propia.

Estados y transiciones

Páramo conservado-comunidad de frailejona-pajón

esta comunidad tiene como especies dominantes las rosetas caulescentes, fundamentalmente *Espeletia grandiflora*, y gramíneas en macolla como especies de *Agrostis* sp. y *Calamagrostis* sp. También es frecuente encontrar rosetas acaules como algunas especies de *Puya* sp. y hierbas rasantes como *Arcytophyllum*

muticum, *Oreobulus obtosangulus*, *Paepalanthus kars-tenii*, *Paepalanthus alpinus*, entre otras. Además de algunos arbustos como *Miconia salicifolia*, *Diplostegium phylloides*, *Arcytophyllum nitidum*, *Aragoa abietina*, *Pentacalia ledifolia*, *Gaultheria anastomosans*, *Gaultheria myrtilloides*, *Hypericum juniperinum*, *Hypericum goyanesii*, *Hypericum lycopodioides*, etc. (Páez, 2002; Rangel-Ch y Ariza, 2000; Vargas-Ríos y Pedraza, 2003; Rojas-Zamora, Insuasty-Torres, Cárdenas y Vargas-Ríos, 2013).

La comunidad de pajonal-frailejonal sin disturbios antrópicos puede tener cuatro estados alternativos, o comunidades vegetales, que presentan algunas variaciones de estructura y función entre sí. Cada comunidad se caracteriza por tener una especie dominante en particular, que se ve favorecida por condiciones como el tipo de suelo y su humedad, variables microclimáticas que cambian el rango de distribución espacial y de abundancias de las especies, o micro-disturbios (por exposición al viento, agua, animales) que generan efectos más complejos en

términos de la composición de especies y la pérdida de cobertura; lo que se traduce en cambios más drásticos en cuanto a la estructura de la comunidad (véase el capítulo 3). Bajo este panorama, se han observado comunidades de frailejonal-pajonal con diferentes abundancias de hierbas y arbustos, es decir, estados alternativos con una mayor abundancia de hierbas, con mayor abundancia de arbustos o uno en el que se puedan encontrar hierbas y arbustos con valores de abundancia importantes para ambas formas de crecimiento (Figura 9).

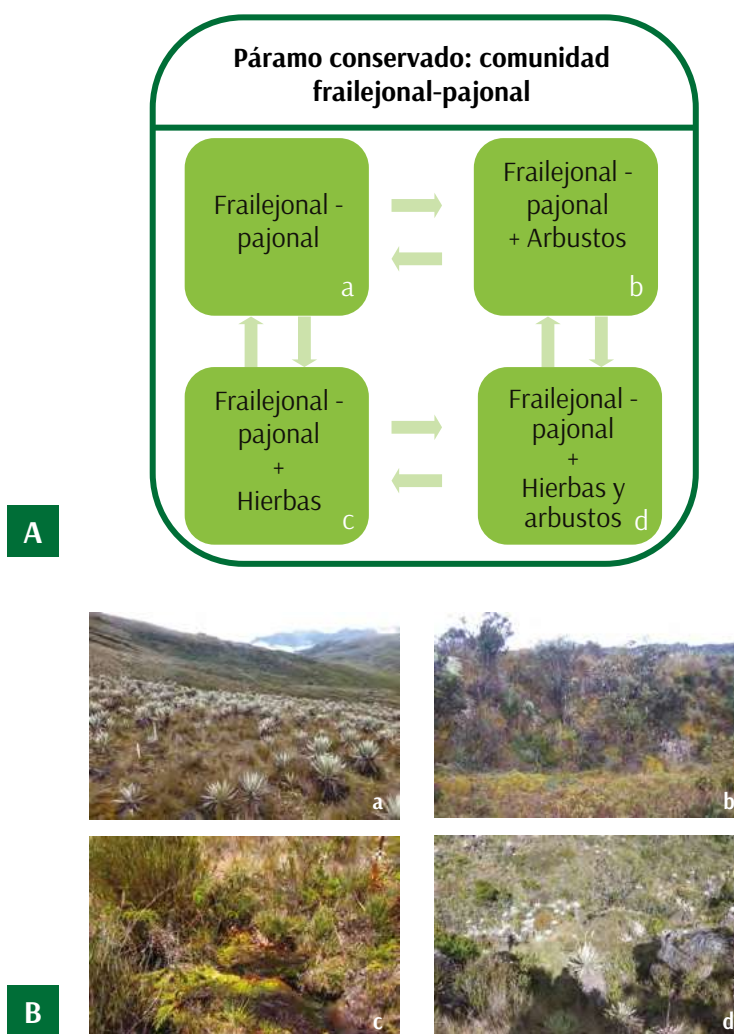


Figura 9. A) Estados alternativos de una comunidad natural de páramo frailejonal-pajonal, producto de la interacción y cambio de los factores estructurantes del ecosistema. B) Foto de cada uno de los estados alternativos de la comunidad vegetal: a) frailejonal-pajonal, b) frailejonal-pajonal con arbustos, c) frailejonal-pajonal con hierbas, d) frailejonal-pajonal con hierbas y arbustos.

Fuentes: Elaboración propia y GREUNAL.

Transiciones D: actividades que alteran el ecosistema-disturbios

Como se mencionó, estos páramos han tenido una historia de disturbio en la que las principales actividades que transforman y degradan el ecosistema son prácticas agropecuarias como la ganadería extensiva y la agricultura extensiva e intensiva (Vargas-Ríos, Premauer y Cárdenas, 2002), para los páramos colombianos, venezolanos y ecuatorianos. Adicionalmente, en Colombia y Ecuador, estas prácticas están relacionadas con el uso del fuego (Vargas-Ríos y Rivera, 1990; Laegaard, 1992; Verweij y Kok, 1995; Hofstede, 1995; Ramsay y Oxley, 1996; Keating, 1998).

La ganadería produce carnes, leche y sus derivados. La agricultura, por su parte, provee de papa, zanahoria, cebolla, chochos, habas, ajo y flores a los mercados locales y nacionales. Ambas son las actividades económicas principales de los habitantes de estas regiones; desafortunadamente, las malas prácticas generan un deterioro progresivo del suelo (Hofstede, 1995; Hofstede, 2003; Monasterio *et al.*, 2003; Romero, 2003)|.

La transición de un estado natural a uno degradado, debido a estas actividades transformadoras, puede ocurrir en periodos muy cortos y alterar de manera profunda la fisionomía del ecosistema; muchas veces con la desaparición de especies nativas de la zona y con la provocación de las condiciones ideales para que especies pioneras de ciclos de vida corto y tasas de crecimiento muy elevadas colonicen y dominen por completo el área, creando así nuevas coberturas vegetales.

En general, para los páramos se pueden establecer tres modelos de dinámica ligados a los usos de la

tierra: estados abandonados, fincas ganaderas y fincas ganaderas y agrícolas (véase el capítulo 3).

La frecuencia e intensidad de los disturbios por ganadería y agricultura se relacionan directamente con la dificultad para superar los umbrales o las barreras a la restauración en el páramo. Si la frecuencia es alta se trata de periodos largos de actividad y cortos de descanso. Un ejemplo de esto se da cuando se cultiva papa de manera continua por tres años, con descansos cortos de dos meses y periodos de cuatro a siete meses desde la siembra hasta la cosecha (según la variedad de papa), después de los cuales puede haber una rotación de cultivo o un cambio en la actividad para convertirlas en tierras para pastoreo de ganado. Además, la intensidad puede ser alta, por ejemplo, los casos en los cuales se realiza ganadería extensiva con una capacidad de carga de 0.6 cabezas de ganado por hectárea, en la que no se hace un uso eficiente de la tierra buscando aumentar la ganancia económica de la actividad, pero sí un perjuicio considerable al ambiente. También es posible que en las actividades agrícolas se use de manera intensiva los agroquímicos y maquinaria pesada para labrar la tierra, lo cual afecta gravemente la estructura y función del suelo.

Las prácticas de agricultura y ganadería extensivas e intensivas alteran de forma importante al páramo, lo que resulta en estados que pueden ser irreversibles, o difícilmente superables, debido a las barreras o umbrales que se generan debido la transformación del ecosistema (Tabla 1).

En el modelo de estado y transiciones para el páramo transformado por ganadería o agricultura se identifican cuatro transiciones D no deseadas que retornan hacia estados menos avanzados de la sucesión ecológica.

Tabla 1. Umbrales abióticos y bióticos generados por la alteración del páramo por actividades agropecuarias.

Umbral-barrera a la restauración	Consecuencias en el ecosistema
Abiótico: compactación del suelo.	<ul style="list-style-type: none"> • Cambio en los procesos hidrológicos y de nutrientes en el suelo. • Alteración del banco de semillas original.
Abiótico: cambios en el estado físico-químico de los suelos.	<ul style="list-style-type: none"> • Poca disponibilidad de micrositios para la implantación y germinación de especies nativas.
Biótico: pérdida de individuos o coberturas vegetales naturales.	<ul style="list-style-type: none"> • Cambios en la composición y estructura vegetal.
Biótico: mejor desempeño y selección de especies altamente competitivas.	<ul style="list-style-type: none"> • Ausencia o poca disponibilidad de propágulos. • Comunidades vegetales desviadas-plantas competitivas y exóticas.

Fuente: elaboración propia.

Algunas de estas transiciones corresponden a disturbios asociados a las actividades productivas, o bien a no implementar ninguna estrategia de restauración; es decir, al abandono de estas áreas. Por lo cual, se limitan los procesos de recuperación y se favorecen retroalimentaciones como la reproducción vegetativa y por semilla de los pastos exóticos.

Estado E1: pastos exóticos-páramo transformado

Una vez las áreas con comunidades vegetales de frailejónal-pajonal son utilizadas por un amplio periodo (por ejemplo, 30 años) para ganadería y agricultura, después del cual cesan estas actividades y se pasa a un tiempo de descanso del uso del suelo, se observa un cambio drástico en la cobertura vegetal en la que empieza a dominar una matriz de pastos exóticos y hierbas rasantes. Este estado se denominará en adelante E1.

E1 es un estado estable no deseado, que se mantiene gracias a una retroalimentación generada por la constante propagación vegetativa y dispersión de semillas de las especies de pastos exóticos y plantas rasantes: *Anthoxanthum odoratum*, *Holcus lanatus* y *Lachemilla orbiculata*, son las especies dominantes en áreas que han sido pastoreadas; y *Rumex acetosella* se presenta con mayor frecuencia en áreas con agricultura. Otro factor que mantiene a E1 estable es la compactación del suelo que actúa como umbral o barrera abiótica. Esto provoca la limitación de la disponibilidad de micrositios para la implantación y germinación de especies nativas de zonas cercanas al área con pastos exóticos, alterando el flujo de agua y nutrientes y transformando el banco de semillas nativas.

Sin embargo, las áreas con pastos exóticos (E1) pueden presentar estados alternativos y pasar de uno a otro dependiendo de las transiciones que se realicen, de las condiciones biofísicas del suelo, del estado de conservación de las zonas aledañas, de las acciones de restauración que se adelanten en estas áreas y del tiempo transcurrido entre el disturbio y el proceso de restauración. A su vez, los atributos estructurales y funcionales de los estados alternativos pueden favorecer o no el proceso de restauración ecológica.

Los estados alternativos de E1 corresponden a estados sucesionales en los cuales se presenta la llegada

de algunas especies pioneras de páramo, como rosetas pioneras (*e.g. Espeletia argentea*), las cuales aparecen luego de un periodo de más de ocho años de descanso de la actividad productiva (Jaimes, 2000), y arbustos del género *Hypericum*.

El estado alternativo inicial es la matriz homogénea de pastos exóticos que puede cambiar a un estado alternativo compuesto por una matriz de pastos exóticos con plantas pioneras aisladas como rosetas acaules: *E. argentea*, *Paepalanthus alpinus* y *Acaena cylindrontachya*; o macollas pioneras: *Cortaderia columbiana*, *C. nítida*, *Eryngium humboldtii*; o arbustos: *H. goyanesii*, *H. juniperinum* y *H. lycopodioides*. O a un estado más avanzado de la sucesión en el que se presenta en conjunto pastos exóticos y distintas especies de plantas pioneras con estas formas de vida, que son las primeras en llegar después de alteraciones en el páramo (Jaimes y Sarmiento, 2002). Sin embargo, como se mencionó anteriormente, alcanzar estos estados alternativos por regeneración natural tarda en promedio tres años, sin llegar a alcanzar una abundancia y número de especies de plantas nativas aceptable para asegurar que la sucesión no se va a detener en este punto y que va a continuar la trayectoria esperada hacia la restauración del ecosistema (Figura 10).

Transiciones R: actividades de restauración ecológica

Las transiciones a estados más avanzados dependen de múltiples dinámicas en el ecosistema. Sin embargo, como se ha demostrado, en sucesiones secundarias después de agricultura el proceso de regeneración en el páramo es muy lento, requiriéndose entre 12 y 15 años para recuperar parte de la composición y estructura (Jaimes y Sarmiento, 2002); y muchas otras veces no sigue la trayectoria deseada para la recuperación de la composición, estructura y función del ecosistema. En sucesiones detenidas o desviadas por pastoreo de ganado el tiempo de recuperación puede ser mucho mayor. Por esta razón, es necesario realizar acciones de restauración ecológica con el fin de superar los umbrales, dirigir la sucesión hacia estados deseados y acelerar el proceso.

En este sentido, es fundamental identificar y analizar los diferentes umbrales o barreras causados por la

ganadería y agricultura de alta intensidad y frecuencia, así como las estrategias de restauración requeridas para superarlas (Tabla 2).

Existen umbrales impuestos por condiciones abióticas (factores físico-químicos del suelo, clima, agua y aire, entre otros) y umbrales impuestos por condiciones bióticas (especies de plantas o animales, su fisiología e interacciones como la herbivoría, entre otros). En el caso del páramo alterado por actividades de ganadería o agricultura, el *umbral abiótico* se encuentra dado principalmente por la carencia de micrositios para la

germinación y establecimiento de plantas nativas y la compactación del suelo ocasionada por el pisoteo del ganado durante el pastoreo en la zona. Superar este umbral implica la manipulación del componente físico del suelo, por lo que se propone como estrategia la eliminación de la biomasa epigea e hipogea de los pastos exóticos, así como la descompactación mecánica del suelo para la creación de micrositios.

El *umbral biótico* se encuentra dado principalmente por la competencia ocasionada por pastos exóticos que dominan la matriz del pastizal en áreas de páramo alterado.

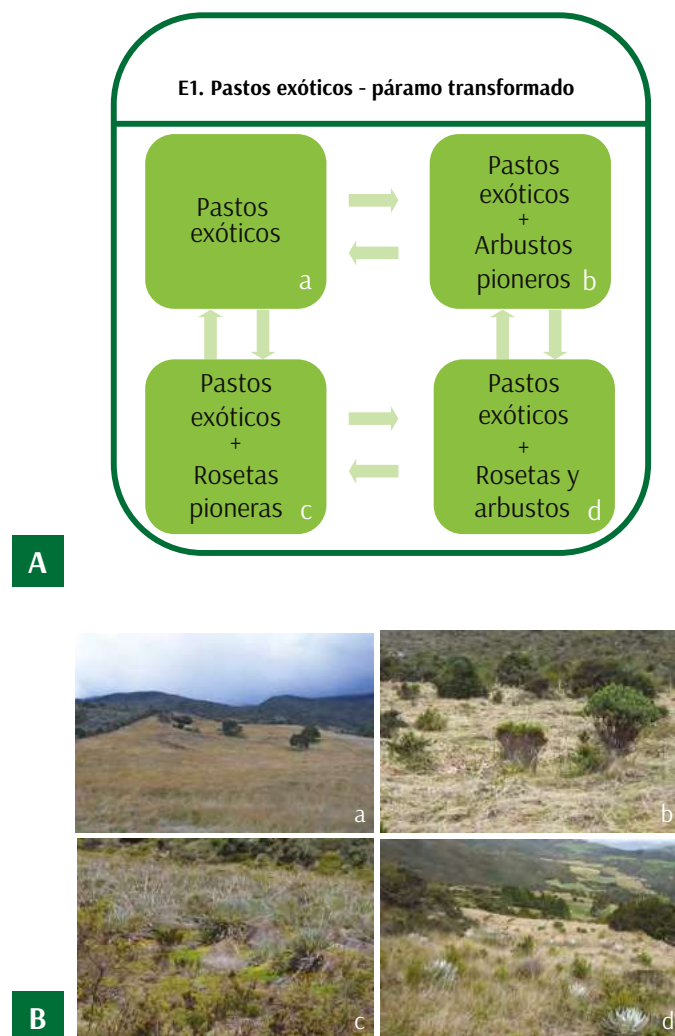


Figura 10. A) estado E1 o comunidad de pastos exóticos resultado de la transformación del páramo después de actividades productivas como la ganadería o agricultura. B) foto de cada uno de los estados alternativos: a) pastos exóticos con rosetas acaules pioneras, b) pastos exóticos con rosetas y arbustos pioneros, c) matriz de pastos exóticos, d) pastos exóticos con arbustos pioneros.

Fuente: elaboración propia.

La superación de este umbral implica eliminar o disminuir la competencia existente, para lo cual se propone la supresión de los pastos exóticos mediante la limitación de la luz (limitación de recursos) o mediante la competencia generada por especies nativas de rápido crecimiento.

De igual forma existe un umbral biótico generado por la carencia o poca disponibilidad de propágulos o plantas nativas que puedan dispersar semillas o reproducirse de manera asexual para aumentar su cobertura. Superar este umbral supone un aumento de la riqueza de especies de plantas y, a su vez, mejorar

el hábitat para especies de fauna y recuperar atributos estructurales y funcionales del ecosistema.

Teniendo en cuenta los umbrales de tipo abiótico y biótico generados por la transformación del páramo, se hace necesario implementar estrategias de restauración a través de actividades concretas. Estas corresponden a las transiciones R que permiten pasar de un estado a otro siguiendo la trayectoria de restauración. Únicamente las acciones contundentes y oportunas permiten superar los umbrales o barreras. En el modelo de estado y transiciones para el páramo

Tabla 2. Estrategias de restauración ecológica planteadas, desarrolladas y evaluadas para el estudio de caso en el PNN Chingaza (Rojas-Zamora *et al.*, 2013; Vargas-Ríos y Pérez, 2014). Se muestra la estrategia implementada a través de un diseño experimental y la evaluación de los resultados obtenidos.

Umbral-barrera	Estrategia de restauración	Resultado
<p>Abiótico: compactación y cambios físico-químicos del suelo.</p> <p>Biótico: mejor desempeño y selección de especies altamente competitivas.</p> <p>↓</p> <p>Comunidades vegetales desviadas y sucesión detenida en una matriz de plantas altamente competitivas-pastos exóticos.</p>	<p>Eliminación biomasa hipogea y epigea.</p> <hr/> <p>Descompactación del suelo.</p>	<p>Eliminación temporal de la matriz de pastos exóticos.</p> <hr/> <p>Inicia una sucesión con plantas ruderales, gradualmente se regenera el pasto.</p>
<p>Abiótico: Compactación y cambios físico-químicos del suelo.</p> <p>↓</p> <p>Alteración en la composición de bancos de semillas del ecosistema original.</p>	<p>Trasplante de suelo-banco de semillas de especies nativas.</p>	<p>Se aumentó la diversidad, aunque con valores bajos. Genera barrera o trampas de semillas.</p>
<p>Biótico: pérdida de individuos o coberturas vegetales naturales.</p> <p>↓</p> <p>Poca disponibilidad de propágulos. Alteración en la composición de bancos de semillas del ecosistema original.</p>	<p>Reubicación de especies dominantes del ecosistema.</p> <hr/> <p>Reubicación de otras especies-rosetas y arbustos.</p>	<p>Aumento de la diversidad. Importante la introducción de especies acompañantes.</p> <hr/> <p>Aumento de la diversidad. Importante la introducción de especies acompañantes. Recuperación de la fisonomía del ecosistema.</p>
<p>Biótico: mejor desempeño y selección de especies altamente competitivas.</p> <p>↓</p> <p>Alta competencia por pastos exóticos. Poca disponibilidad de micrositos para la germinación y establecimiento de plántulas.</p>	<p>Control de pastos exóticos mediante sombreado artificial e introducción de especies nativas.</p> <hr/> <p>Control de pastos exóticos mediante formación de matrices de leguminosas-cobertura vegetal.</p>	<p>Permite el control de la regeneración de pastos, pero no el establecimiento de otras especies.</p> <hr/> <p>Control temporal de la regeneración. Permite el establecimiento de otras especies.</p>
<p>Biótico: pérdida de individuos o coberturas vegetales naturales.</p> <p>↓</p> <p>Ausencia de propágulos de otras especies que permitan diversificar la composición y estructura. Alteración en la composición de bancos de semillas del ecosistema original.</p>	<p>Introducción de otras especies nativas.</p>	<p>Información de los procesos germinativos para algunas especies claves. Obtención de material vegetal para plantar en las áreas de restauración y aumentar la diversidad.</p>

Fuente: elaboración propia.

transformado por ganadería o agricultura se identifican cuatro transiciones R para la recuperación de la comunidad de frailejonal-pajonal.

Transición R1: eliminación de pastos exóticos

Con el fin de limitar la retroalimentación del sistema con la reproducción vegetativa y sexual de los pastos exóticos y, por lo tanto, disminuir la competencia por espacio, luz y nutrientes, se realizó la eliminación de la biomasa epigea e hipogea de pastos exóticos. Esta actividad permite controlar o disminuir temporalmente el umbral biótico determinado por el mejor desempeño y selección de estas especies altamente competitivas; a su vez, favorece el establecimiento de especies herbáceas pioneras. Sin embargo, en caso de que esta sea la única actividad realizada se presentará una transición D no deseada en la que se retorna al estado E1 con pastos exóticos.

Con el fin de establecer estrategias que permitan superar de manera más permanente el umbral biótico generado por los pastos exóticos, es necesario tener en cuenta otras dinámicas ecológicas como la herbivoría, la competencia por espacio de especies nativas, o la limitación de recursos como la luz (Funk, Cleland, Suding y Zavaleta, 2008). En este sentido, se recomienda controlar la competencia de los pastos exóticos mediante el uso de plantas nativas de rápido crecimiento y el uso de sombreado artificial con fibras naturales o plásticas, estrategias que limitan la regeneración de los pastos después de la eliminación de la biomasa epigea e hipogea. Estas estrategias serán tratadas más adelante.

Estado E2: comunidad de herbáceas pioneras

Este estado puede alcanzarse mediante la eliminación de los pastos exóticos. Es un estado que inicia con un suelo desnudo que permite la llegada y el establecimiento de especies herbáceas pioneras radicantes o con tallos rasantes como *Rumex acetocella*, *Sysirinchium jamesonii*, *Carex pygmaea*, *Carex bonplandii*, *Rhynchospora macrochaeta*, *Hypochaeris radicata* y *Galium hypocarpium*, entre otras. Estas especies pueden ser introducidas o nativas, pero aparecen sobre todo al inicio de la sucesión. Por

ejemplo, en el páramo de Cruz Verde, después de ser alterado con actividades agrícolas, se encontró una cobertura mayor al 85 % de *R. acetocella* en los primeros 10 meses de descanso después del cultivo (Jaimes y Sarmiento, 2002).

Sin embargo, debido a que la mayoría de estas especies tienen un ciclo de vida corto, y que los pastos exóticos empiezan a crecer de nuevo a partir de los rizomas que aún quedan en el suelo, se puede pasar a estados alternativos que se acercan más a homogenizar la cobertura vegetal con una matriz de pastos exóticos, o una cobertura vegetal mixta entre pastos exóticos y algunas hierbas pioneras (Figura 11). Estos estados alternativos pueden ser el resultado de no continuar con la implementación de otras estrategias para superar los umbrales abióticos y bióticos, y favorecer, por lo tanto, las retroalimentaciones que tienden a llevar hacia estados no deseados para la recuperación del ecosistema.

Transición R2: descompactación del suelo

Para superar totalmente la barrera abiótica impuesta por la compactación que restringen la disponibilidad de micrositos para la implantación de semillas dispersadas por plantas nativas cercanas a las áreas de restauración, se propone descompactar el suelo luego de la remoción de biomasa epigea e hipogea. Esta descompactación permitirá el arribo de otras herbáceas nativas pioneras y aumentará la posibilidad del establecimiento de especies arbustivas debido a la creación de micrositos con condiciones más adecuadas para las semillas de estas especies y una estructura del suelo menos densa y más porosa para el flujo de agua, aire y luz. Sin embargo, al igual que con la transición R que comienza con la eliminación de los pastos exóticos, en caso de que solo se realice la descompactación del suelo y no se implementen otras estrategias, el estado E2 tenderá a pasar hacia el E1 en el que los pastos exóticos predominan.

Estado E3: comunidad de arbustivas pioneras

Corresponde al estado después de la descompactación del suelo, lo que estimula la llegada de especies herbáceas y arbustivas pioneras nativas como *Gaultheria*

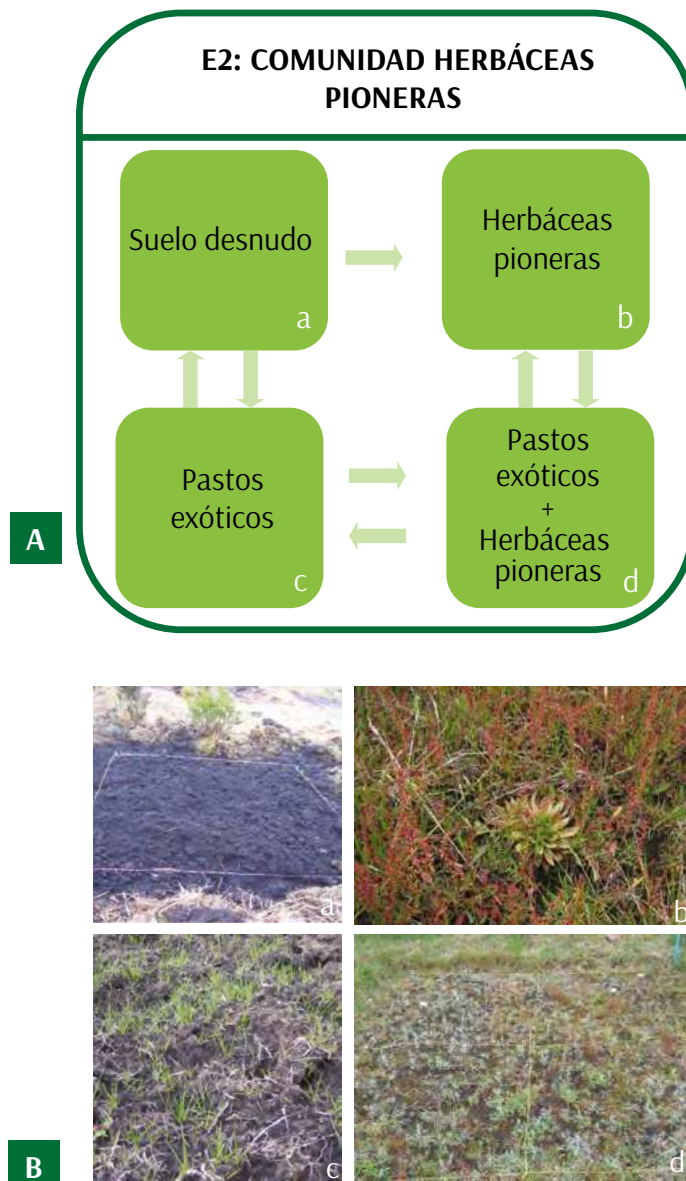


Figura 11. A) estado E2: comunidad de herbáceas pioneras resultado de la transición R iniciada por la estrategia de eliminación de la biomasa hipogea y epigea de los pastos exóticos que deja el suelo desnudo. B) fotos de cada uno de los estados alternativos: a) suelo desnudo que corresponde al inicio para dar paso a los estados alternativos, b) herbáceas pioneras que emergen luego de la eliminación de la biomasa, c) regeneración de los pastos exóticos hacia una matriz homogénea, d) matriz de pastos exóticos y herbáceas pioneras.

Fuente: elaboración propia.

myrsinoides, *Aragoa abietina*, *Arcytophyllum nitidum*, *Hypericum juniperinum*, *H. goyanesii*, *Ageratina gracilis* y *Pentacalia ledifolia* a la comunidad vegetal. La cobertura de arbustos es una característica importante en el páramo recuperado, tal como se evidenció en la regeneración natural del páramo de Cruz Verde,

donde solamente después de ocho años se empezó a recuperar parte de la cobertura y riqueza de especies de arbustos (Jaimes y Sarmiento, 2002). Por esta razón, implementar una estrategia como la descompactación del suelo favorece la llegada de este tipo de formas de crecimiento y especies importantes en la fisonomía

de un páramo recuperado. Aunque se debe tener en cuenta que pueden presentarse estados alternativos inestables que corresponden a comunidades con una abundancia mayor de especies de herbáceas nativas y arbustos pioneros (Figura 12).

De la misma manera, se pueden presentar estados alternativos en los que se mantiene una cobertura de herbáceas, arbustos pioneros y pastos exóticos que facilitan la transición hacia un estado alternativo en

el que predominen los pastos exóticos con algunas herbáceas pioneras, o incluso una transición D hasta el estado E1 de pastos exóticos, en caso de que no se realice una actividad de restauración activa o el mantenimiento de estas áreas. Ejemplo de lo anterior es la eliminación periódica de los pastos exóticos que se regeneran o la poda del pasto en las áreas cercanas a las zonas de restauración con el fin de evitar que se dispersen las semillas.

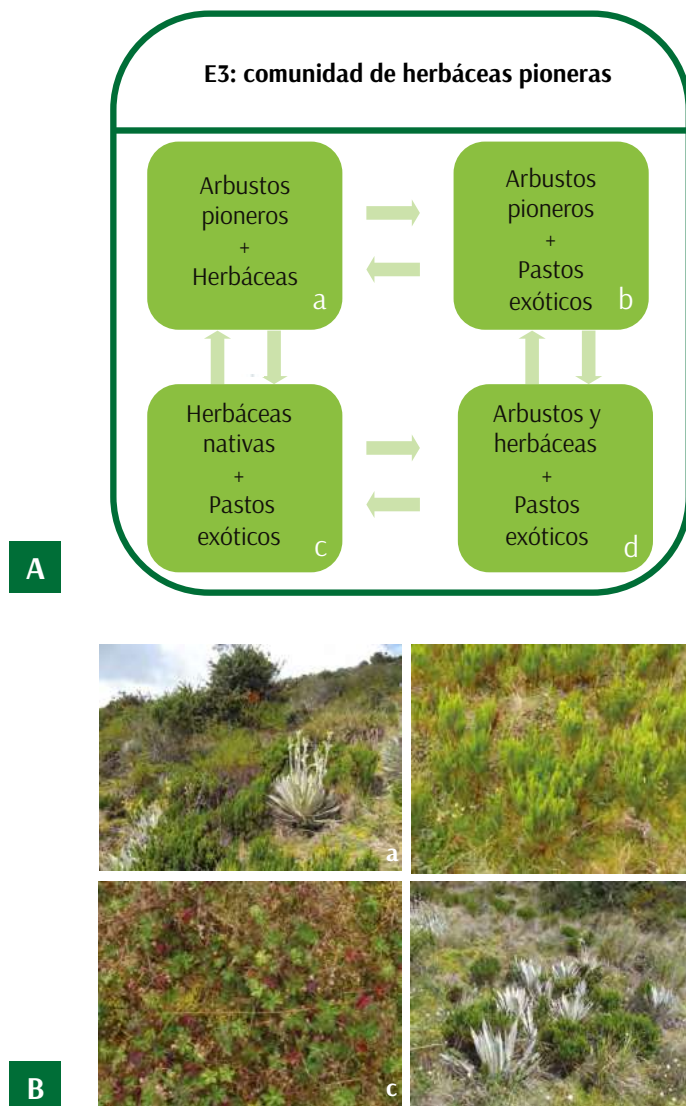


Figura 12. A) estado E3, o comunidad de arbustivas pioneras resultado de la transición R en la que se implementa la estrategia de descompactación del suelo. B) fotos de cada uno de los estados alternativos: a) arbustos pioneros y herbáceas pioneras nativas, b) arbustos pioneros y pastos exóticos, c) herbáceas pioneras nativas y pastos exóticos, d) arbustos pioneros, herbáceas pioneras nativas y pastos exóticos.

Fuente: elaboración propia.

Transición R3: reubicación de especies

Para continuar con la trayectoria hacia la recuperación de la fisonomía de la comunidad de frailejónal-pajónal, se realizó una tercera intervención correspondiente a la reubicación de plantas nativas desde áreas de páramo en sucesión secundaria avanzada. En esta es posible encontrar gran cantidad de plantas en estado juvenil y su posterior siembra en las áreas en proceso de restauración. En la selección de las especies a reubicar se priorizaron las especies en las que dominan la fisonomía de la comunidad, en este caso *E. grandiflora* y macollas de pajónal.

El establecimiento de estas especies facilitó superar la barrera biótica impuesta por los pastos exóticos al sobrepasar las limitaciones de germinación que tienen muchas especies nativas de páramo y mejora el establecimiento de las mismas al introducir plantas de mayor tamaño y desarrollo. Esto, teniendo en cuenta que las plántulas son el estado más vulnerable frente a la competencia ejercida por los pastos exóticos (Rojas-Zamora *et al.*, 2013).

Estado E4: recuperación de la fisonomía del frailejónal-pajónal

Este estado E4 se inicia con la reubicación e introducción de plantas de *E. grandiflora* y macollas de pajónal, lo que permite la conformación de núcleos de regeneración con la fisonomía típica de esta comunidad en proceso de restauración. Adicionalmente, las plantas que se reubican vienen acompañadas de especies asociadas que al establecerse permiten el enriquecimiento y restauración del área degradada, entre estas especies se encuentra *Hypericum* spp., *Arcytophyllum nitidum*, *Pentacalia ledifolia*, *Baccharis tricuneata* y *Paepalanthus alpinus* (Rojas-Zamora *et al.*, 2013). De forma paralela, las semillas dispersadas por especies provenientes de áreas aledañas no disturbadas podrán arribar y establecerse en los micrositios favorecidos por la descompactación del suelo y por la reubicación de plantas. A partir de las especies acompañantes asociadas a *E. grandiflora* y macollas de pajónal, y de las especies que se

establezcan por lluvia de semillas, se contribuye al ensamble de las comunidades vegetales en el páramo húmedo (Figura 13).

Los estados alternativos que pueden presentarse son, en primera instancia, un núcleo básico de restauración con especies de frailejones (*E. grandiflora*) y macollas de pajónal, a partir de los cuales pueden presentarse múltiples combinaciones con especies asociadas que no estaban consideradas en un principio. Estas especies pueden llegar a los núcleos de restauración a través de diferentes vías, una de ellas se debe a que son especies acompañantes de las especies que se seleccionaron en la reubicación (es decir, aquellas que vienen en el pan de tierra que se bloquea para hacer el traslado de un área a otra), o también pueden ser dispersadas por individuos adultos ubicados en áreas cercanas a las zonas de restauración. Adicionalmente, esta combinación de especies nativas típicas de la comunidad vegetal frailejónal-pajónal en proceso de restauración puede presentarse con rebrotes de pastos exóticos, cuyo crecimiento y área de cobertura varía de acuerdo con las estrategias de restauración que se continúen implementando o al mantenimiento de las áreas de restauración.

Transición R4: implementación de otras estrategias de restauración ecológica

A continuación, se analizarán las medidas de manejo que deben continuar ejecutándose para alcanzar el propósito principal, el cual es que la comunidad de frailejónal-pajónal alterada por actividades de agricultura o ganadería siga una trayectoria hacia la restauración ecológica. Con esto se espera llegar a estados deseados que tengan características estructurales y funcionales similares a la comunidad sin disturbio. Por el momento, siguiendo esta trayectoria, se ha alcanzado un estado E4 que exige mantener la implementación de estrategias de restauración acordes a las características de los estados alternativos y de los umbrales que siguen limitando las dinámicas ecológicas deseadas.

La supervivencia de la mayor parte de los individuos de frailejones y macollas de pajónal reubicados luego de dos años de seguimiento es un claro indicio de que

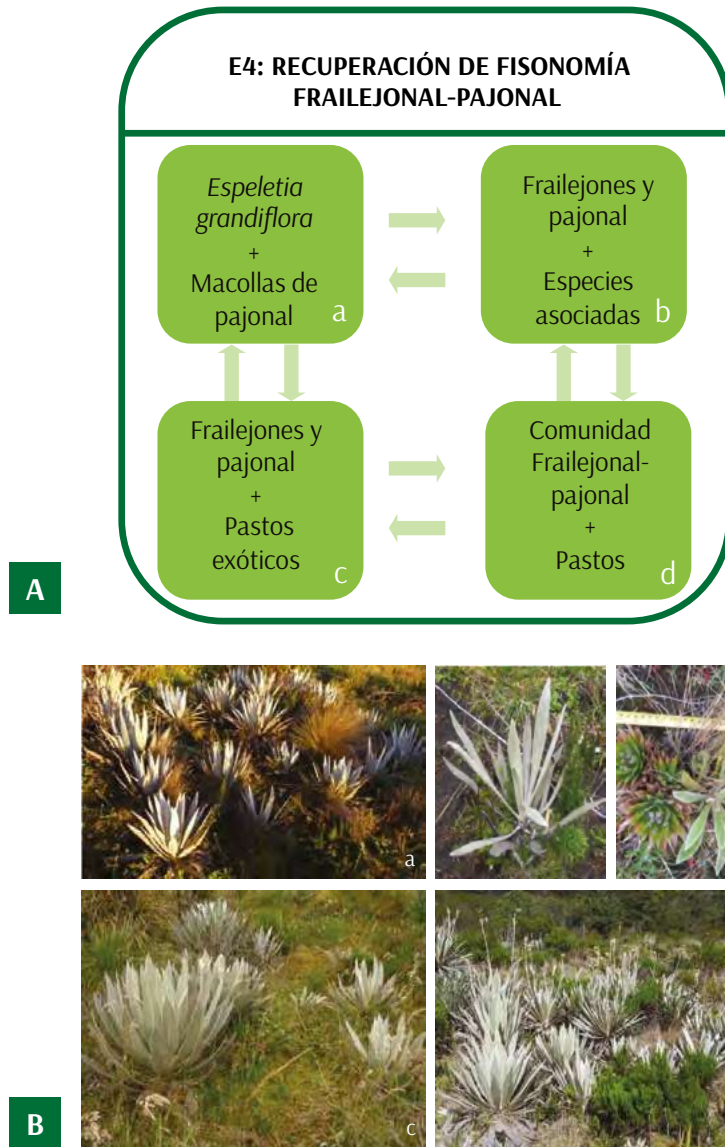


Figura 13. A) estado E4 correspondiente a la recuperación de la fisonomía del frailejonal-pajonal, el cual se inicia al implementar la estrategia de reubicación de *Espeletia grandiflora* y macollas de pajonal. B) fotos de cada uno de los estados alternativos: a) frailejones, *Espeletia grandiflora*, y macollas de pajonal reubicadas, b) frailejones y macollas de pajonal con especies nativas asociadas que pueden establecerse por ser acompañantes desde la reubicación o por lluvia de semillas de especies nativas ubicadas en áreas cercanas, c) frailejones y macollas de pajonal con pastos exóticos, d) frailejones, macollas de pajonal y especies asociadas o acompañantes con pastos exóticos.

Fuente: elaboración propia.

la estrategia aplicada con estas especies es eficaz para la rehabilitación de la fisonomía de páramo (Rojas-Zamora *et al.*, 2013). No obstante, la restauración de un ecosistema implica que este contenga el mayor conjunto de especies que lo habitan y que se encuentren

representados todos o la mayor parte de los grupos funcionales presentes en el ecosistema original, entre otros atributos (SER, 2004).

En este sentido, es necesario poner en marcha medidas para la restauración pasiva e implementar

otras estrategias que contribuyan al enriquecimiento mediante la plantación de otras especies, ya sea desde material propagado *ex situ* (semillas, esquejes o estacas), o mediante la reubicación de otras especies. Para llevar a cabo esta estrategia de manera efectiva es necesario conocer el desempeño en cuanto a supervivencia y crecimiento. De similar manera, para realizar el enriquecimiento a partir de plantas propagadas en condiciones *ex situ* se requiere profundizar sobre la ecología de la germinación de semillas de plantas de páramo, así como el desempeño en cuanto a supervivencia y crecimiento tanto en las fases de invernadero como una vez llevadas a campo.

En este caso particular, en el capítulo 5 de este libro se consigna la información más relevante producto de las investigaciones acerca de la ecología y fisiología de semillas de páramo, las cuales son un insumo importante para futuros proyectos de restauración en el páramo en los que se considere la introducción de especies desde semilla.

A pesar de que la reubicación de plantas es una estrategia que permite avanzar en la recuperación de la fisonomía y composición, el umbral biótico impuesto por los pastos exóticos, específicamente la exclusión competitiva, solo es superado temporalmente ya que la capacidad de propagación asexual de los pastos permite su regeneración rápida. Esto limita la cantidad de especies nativas que pueden establecerse y genera uniformidad de rasgos funcionales de las plantas que puedan permanecer (Weiher, Clarke y Keddy, 1998; Franzén, 2004). Así, es necesario probar estrategias que permitan superar totalmente, o por un intervalo de tiempo mayor, la competencia generada por los pastos exóticos.

Modelo de estado y transiciones

El modelo de estados y transiciones en conjunto articula los cuatro estados identificados y descritos en este capítulo (E1, E2, E3, E4). Así como cada una de las transiciones D que involucran actividades de disturbio y transiciones R que corresponden a las

actividades y estrategias de restauración ecológica para un ecosistema de páramo húmedo. En concreto, la comunidad de frailejónal-pajónal que lo caracteriza después de ser transformado por agricultura o ganadería (Figura 14).

Entre los supuestos del modelo se encuentra que:

- Antes del disturbio, el ecosistema páramo era un sistema dinámico, con resistencia y resiliencia propios bajo los cuales opera el desempeño de las especies, las interacciones bióticas y abióticas, las dinámicas de las comunidades y las poblaciones, entre otros.
- Una vez ocurre el disturbio, estas dinámicas cambian drásticamente y se establecen otros valores de resistencia y resiliencia para el sistema disturbado.
- La trayectoria de restauración se establece desde el estado con disturbio hasta el estado deseado, teniendo en cuenta la definición de los criterios y objetivos de restauración que se establecieron en el proyecto.
- El ecosistema puede presentar estados y transiciones no deseadas que cruzan o favorecen los umbrales. En estos casos se necesitan de grandes intervenciones para que el sistema vuelva a la trayectoria deseada.
- Los ecosistemas degradados son, en general, estables y presentan resiliencia.
- La implementación de estrategias de restauración por periodos muy largos, con oportunas, constantes y contundentes actividades de restauración, y con un manejo adecuado para superar los umbrales particulares de cada caso, pueden dirigir la trayectoria hacia un estado similar al de la comunidad natural sin disturbio. Pero, no es posible regresar al mismo estado inicial, es decir, regresar a la comunidad vegetal con los atributos estructurales y funcionales de un páramo no disturbado. Por esta razón, en la Figura 14 la flecha que representa la transición R correspondiente al desarrollo de otras estrategias de restauración (TR 4) es punteada, con lo cual se representa la posibilidad de llegar a un estado muy similar al de la comunidad de frailejónal-pajónal conservada. (modificado de Grant, 2006)

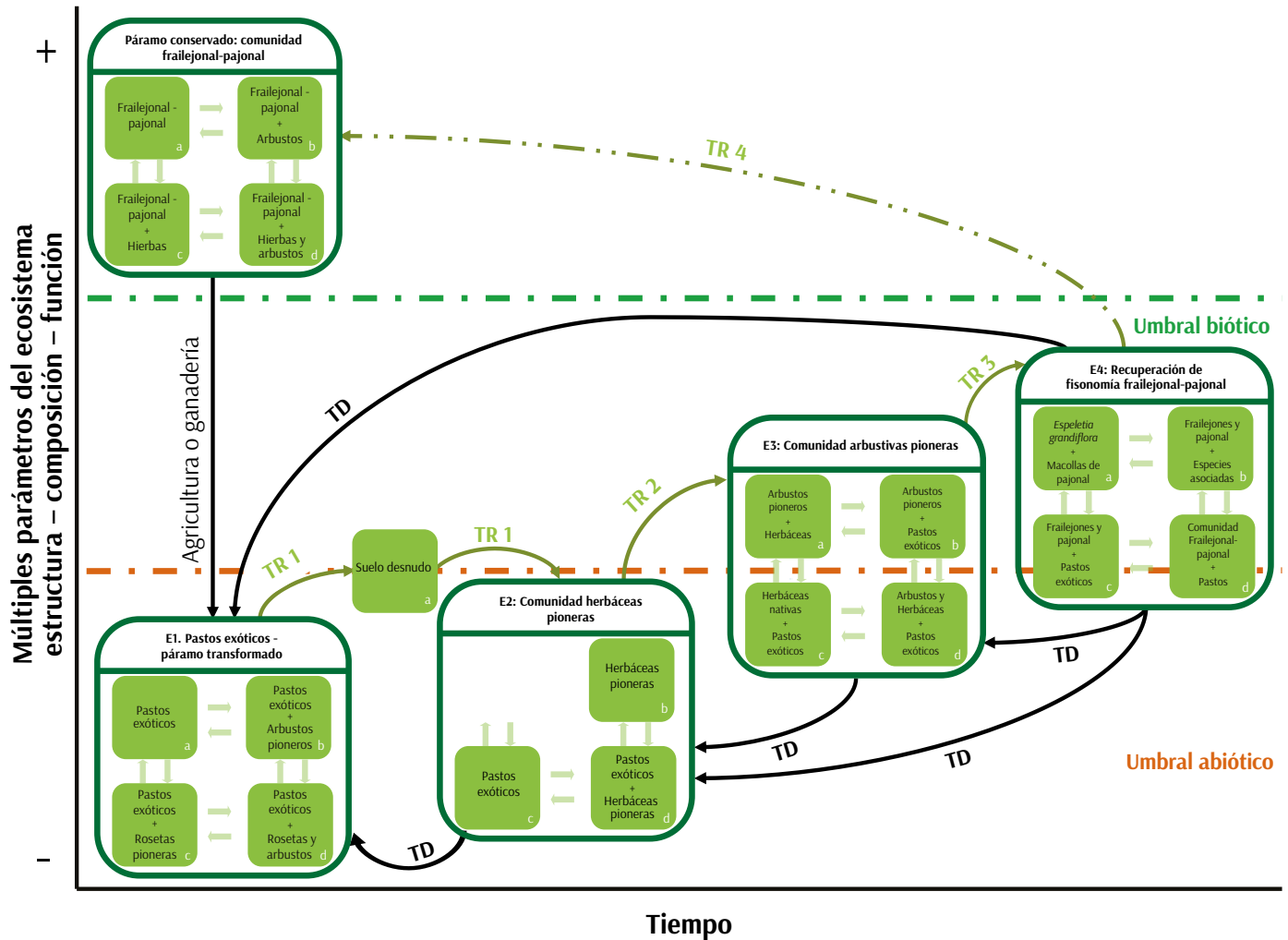


Figura 14. Modelo de estados y transiciones para la recuperación de un páramo afectado por disturbios asociados a la agricultura o ganadería, después de lo cual se establece una cobertura vegetal dominada por pastos exóticos. Se representan los cuatro estados (E1, E2, E3, E4) y la comunidad de frailejonal-pajonal conservada. Las flechas de color verde (TR1, TR2, TR3, TR4) corresponden a transiciones deseadas y que involucran estrategias de restauración ecológica. Las flechas de color negro son transiciones (TD) hacia estados estables no deseados que pueden corresponder a disturbios o retroalimentaciones que devuelven el sistema a un estado anterior. La línea naranja punteada corresponde al umbral abiótico y la línea verde punteadas al umbral biótico.

Fuente: elaboración propia.

Recomendaciones a partir del modelo de estados y transiciones

Se recomienda que las transición R, que corresponden a actividades de reubicación e introducción de especies nativas (TR3), incluya la mayor cantidad de especies y formas de vida presentes en el páramo. Esto con el

propósito de conformar los núcleos de restauración de la fisonomía de frailejonal-pajonal con valores de riqueza y grupos funcionales similares a los del ecosistema natural.

De esta manera, por ejemplo, en un solo núcleo de restauración se pueden presentar las tres formas de vida que constituyen la fisonomía del pajonal

frailejonal, las rosetas gigantes (frailejones) y las macollas (pajonal) y herbáceas nativas. Esta estrategia permite superar el umbral de dispersión y establecimiento al plantar individuos que han pasado las etapas de germinación y que pueden recuperar la fisonomía de la comunidad.

Adicionalmente, la reubicación de plantas contribuye al enriquecimiento con especies nativas asociadas a las especies dominantes seleccionadas, que se encuentran en proporciones del ensamble natural de la comunidad de referencia. Estas especies asociadas son de gran valor porque enriquecen el área con individuos que podrían tener limitaciones para su establecimiento y contribuyen a aumentar la cantidad de formas de vida y de grupos funcionales representados, lo que significa también recuperación en términos de funcionalidad.

Teniendo en cuenta que uno de los umbrales más complicados de superar corresponde a la competencia generada por la regeneración de los pastos exóticos, se recomiendan dos estrategias alternas y complementarias a la eliminación mecánica de los pastos; actividad que es contemplada en la primera transición R (TR 1).

La primera de ellas es la implementación de sombreado artificial por medio de acolchado plástico o fibras naturales como costales de fique. Esta estrategia es usada por lo general en prácticas agrícolas, como el cultivo de fresa, para limitar el crecimiento de plantas arvenses, reduciendo la competencia vegetativa en la zona radicular (Ricotta y Masiunas, 1991), y para aumentar la temperatura del suelo (Bonanno y Lamont, 1987; Teasdale y Abdul-Baki, 1995). La estrategia de sombreado artificial se ha implementado para la restauración ecológica del bosque altoandino mediante poli-sombra y plástico negro (Sánchez-Tapia y Vargas-Ríos, 2007; Díaz-Espinosa y Vargas-Ríos, 2009), así como en otras zonas tropicales como pastizales abandonados dominados por *Saccharum spontaneum*, en el bosque húmedo tropical de Panamá (Kim, Montagnini y Dent, 2008), o en el bosque seco tropical de Hawái para controlar la invasión de *Paspalum dilatatum*, *Pennisetum clandestinum* y *Ehrharta stipoides* (McDaniel y Ostertag, 2010) y de *Pennisetum setaceum* (Cabin *et al.*, 2002).

En segundo lugar, se encuentra el control de la regeneración de pastos exóticos mediante la generación

de matrices de plantas nativas de rápido crecimiento. Esta técnica ha sido usada para el control de la regeneración de *U. europaeus* (Díaz-Espinosa y Vargas-Ríos, 2009) y para el control de pastos en la restauración ecológica del bosque altoandino (León, Díaz-Espinosa y Vargas-Ríos, 2008). Es de resaltar que para la aplicación de esta estrategia es necesario evaluar el desempeño de diferentes formas de vida, así como de diferentes densidades que pueden influir en el nivel de competencia que se genera sobre el pasto, pero también sobre las plantas nativas reubicadas o que llegan por lluvia de semillas (Figura 15).

Teniendo en cuenta que las especies de *Lupinus* pueden jugar un papel importante como especie pionera dentro de la sucesión ecológica de la alta montaña (Barney, 2011), y que se ha probado el potencial para restaurar la fertilidad de suelos de páramo degradado en Venezuela con *L. meridianus*, ya que producen gran cantidad de biomasa y fijan cantidades importantes de nitrógeno, sobre todo después de cinco años de sucesión (Sarmiento *et al.*, 2012), una de las especies recomendadas para generar competencia a los pastos exóticos son las especies de esta leguminosa. En las áreas de páramo en proceso de restauración en el PNN Chingaza se probó la competencia a los pastos exóticos y la facilitación a especies nativas reubicadas a núcleos de restauración con dos especies, *L. bogotensis* y *L. aff. monserratis* (Ávila-Rodríguez, 2014). Los resultados sugieren que una alta densidad de siembra de este tipo de especies tiene un efecto positivo en la competencia con los pastos exóticos (Riege y Sigurgeirsson, 2009). Tal es el caso de *L. bogotensis*, que compitió efectivamente con los pastos cuando su densidad de siembra fue alta, pero presentó un índice negativo para todas las densidades de siembra; y, por el contrario, *L. aff. monserratis* presentó unos niveles adecuados para el control de pastos y para la facilitación de las plantas reubicadas, con densidades medias de siembra.

En conclusión, la formulación de este modelo permitió mejorar el diseño de conjuntos de estrategias que conducen a la restauración de las áreas de páramo dominadas por pastos exóticos. Para este caso, se plantearon tres acciones que permiten llevar el sistema a la recuperación de la fisonomía típica de



Figura 15. A) foto del acolchado plástico para controlar la regeneración de los pastos exóticos y favorecer las ventajas competitivas de las especies nativas. B) y C) Dosel de *Lupinus aff. monserratensis* y *Lupinus bogotensis* en el que se observa la competencia y exclusión del pasto gracias al crecimiento rasante y arbustivo de esta especie, respectivamente.

Fuente: GREUNAL

frailejonal-pajonal: la remoción de la biomasa hipogea y epigea de pastos exóticos, la descompactación del suelo y la adición de especies típicas de la fisonomía de páramo.

También, este análisis contribuyó a comprender la trayectoria del ecosistema después de los disturbios y a lo largo del tiempo de su recuperación, así como advertir sobre estados vulnerables en los que se deben hacer acciones de restauración contundentes y dirigidas a sobrepasar un umbral o barrera en particular, de lo contrario se corre el riesgo de regresar a un estado no deseado en la trayectoria de recuperación.

La construcción del modelo de estado y transiciones aporta al manejo adaptativo de las áreas de restauración y lo que esto implica: ensayo o experimentación —éxito o error—, replanteamiento de la estrategia de restauración. Se debe destacar que solamente con el monitoreo a largo plazo se puede reconocer el verdadero nivel de éxito de las estrategias y el valor de los periodos necesarios para alcanzar los estados deseados de restauración a partir del conocimiento del tipo de disturbio y de los umbrales que se deban superar a través de esta.

Referencias

- Allen-Diaz, B. y Bartolome, J. W. (1998). Sagebrush-Grass Vegetation Dynamics: Comparing Classical and State-Transitions Models. *Ecological Applications*, 8(3), 795-804.
- Ávila-Rodríguez, L. A. (2014). *Control de gramíneas exóticas en zonas de páramo alterado a través de leguminosas arbustivas y herbáceas para la conformación de núcleos de regeneración* (tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- Barney-D., V. E. (2011). *Biodiversidad y ecogeografía del género Lupinus l. (Leguminosae) en Colombia* (tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia, Palmira, Colombia.
- Bestelmeyer, B. T., Brown, J. R., Havstad, K. M., Alexander, R., Chavez, G. y Herrick, J. E. (2003). Development and Use of State-and-Transition Models for Rangelands. *Journal of Range Management*, 56(2), 114. <https://doi.org/10.2307/4003894>
- Bonanno, A. R. y Lamont, W. J. J. (1987). Effect of polyethylene mulches, irrigation method, and row covers on soil and air temperature and yield of

- muskmelon. *Journal of the American Society for Horticultural Science (USA)*.
- Bradshaw, A. D. (1984). Ecological principles and land reclamation practice. *Landscape Planning*, 11(1), 35-48. [https://doi.org/10.1016/0304-3924\(84\)90016-9](https://doi.org/10.1016/0304-3924(84)90016-9)
- Briske, D. D., Fuhlendorf, S. D. y Smeins, F. E. (2005). State-and-Transition Models, Thresholds, and Rangeland Health: A Synthesis of Ecological Concepts and Perspectives. *Rangeland Ecology & Management*, 58(1), 1-10. [https://doi.org/10.2111/1551-5028\(2005\)58%3C1:SMTARH%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.2111/1551-5028(2005)58%3C1:SMTARH%3E2.0.CO;2)
- Cabin, R. J., Weller, S. G., Lorence, D. H., Cordell, S., Hadway, L. J., Montgomery, R., ... Urakami, A. (2002). Effects of Light, Alien grass, and native species additions on Hawaiian fry rest restoration. *Ecological Applications*, 12(6), 1595-1610. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012\[1595:EOLAGA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[1595:EOLAGA]2.0.CO;2)
- Clements, F. E. (1916). Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst. Washington Pub. 242:1-512. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.56234>
- Costanza, R. y Gottlieb, S. (1998). Modelling ecological and economic systems with Stella: Part II. *Ecological Modelling*, 112, 81-84. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(98\)00073-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(98)00073-8)
- Costanza, R. y Ruth, M. (1998). Using dynamic modeling to scope environmental problems and build consensus. *Environmental management*, 22(2), 183-195. <https://doi.org/10.1007/s002679900095>
- Díaz, S., Cabido, M. y Casanoves, F. (2001). Functional implications of traits-environment. En E. Weiher y P. Keddy (eds.), *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats* (pp. 338-363). Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.
- Díaz-Espinosa, A. y Vargas-Ríos, O. (2009). Efecto de la siembra de leguminosas herbáceas y arbustivas sobre el control en el establecimiento de la especie invasora *Ulex europaeus* L. (Fabaceae), en los alrededores de Chisacá (localidad de Usme, Bogotá D. C.). En O. Vargas-Ríos, O. A. León y A. Díaz-Espinosa (eds.), *Restauración ecológica en zonas invadidas por retamo espinoso y plantaciones forestales de especies exóticas* (pp. 93-130). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Drake, J. A. (1990). Communities as assembled structures: do rules govern pattern? *Trends in Ecology & Evolution*, 5, 159-164. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90223-Z](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90223-Z)
- Franzén, D. (2004). Plant species coexistence and dispersion of seed traits in a grassland. *Ecography*, 27(2), 218-224. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03733.x>
- Funk, J. L., Cleland, E. E., Suding, K. N. y Zavaleta, E. S. (2008). Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(12), 695-703. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.07.013>
- Grant, C. D. (2006). State-and-Transition Successional Model for Bauxite Mining Rehabilitation in the Jarrah Forest of Western Australia. *Restoration Ecology*, 14(1), 28-37. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00102.x>
- Grant, W. E., Marin, S. L. y Pedersen, E. K. (2001). Ecología y manejo de recursos naturales: análisis de sistemas y simulación. San José, Costa Rica: Editorial Agroamérica, Instituto de Cooperación para la Agricultura (IICA).
- Hobbs, R. J. (1994). Dynamics of vegetation mosaics: can we predict responses to global change? *Ecoscience*, 1, 346-356. <https://doi.org/10.1080/11956860.1994.11682262>
- Hobbs, R. J. y Mooney, H. A. (1993). Restoration ecology and invasions. En D. A. Saunders, R. J. Hobbs y P. R. Ehrlich (eds.), *Nature Conservation 3: Reconstruction of Fragmented Ecosystems, Global and Regional Perspectives* (pp. 127-133). Sidney, Australia: Surrey Beatty and Sons.
- Hobbs, R. J. y Norton, D. A. (1996). Towards a Conceptual Framework for Restoration Ecology. *Restoration Ecology*, 4(2), 93-110. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.1996.tb00112.x>
- Hobbs, R. J. y Norton, D. A. (2004). Ecological Filters, Thresholds and Gradients in Resistance to Ecosystem Reassembly. En V. M. Temperton, R. J. Hobbs, T. Nuttle y S. Halle (eds.), *Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap Between Theory and Practice* (pp. 72-95). Washington D.C.: Island Press.

- Hofstede, R. (1995). The effects of grazing and burning on soil and plant nutrient concentrations in Colombian páramo grasslands. *Plant and Soil*, 173(1), 111-132.
- Hofstede, R. (2003). Los páramos en el mundo: su diversidad y sus habitantes. En R. Hofstede, P. Segarra y P. Mena (eds.), *Los páramos del mundo*. Quito: Global Peatland Initiative, NC-UICN, EcoCiencia.
- Jaimés, V. I. (2000). *Estudio ecológico de una sucesión secundaria y recuperación de la fertilidad en un ecosistema de páramo* (tesis de maestría). Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- Jaimés, V. y Sarmiento, L. (2002). Regeneración de la vegetación de páramo después de un disturbio agrícola en la Cordillera Oriental de Colombia. *Ecotropicos*, 15(1), 61-74.
- Jørgensen, S.E. y Müller, F. (eds.) (2000). *Handbook of Ecosystem Theories*. Nueva York: CRC Publishers.
- Keating, P. L. (1998). Effects of Anthropogenic Disturbances on Paramo Vegetation in Podocarpus National Park, Ecuador. *Physical Geography*, 19(3), 221-238.
- Keddy, P. A., Lee, H. T. y Wisheu, C. (1993). Choosing Indicators of Ecosystem Integrity: Wetlands as a Model System. En S. Woodley, J. Kay y G. Francis (eds.), *Ecological Integrity and the Management of Ecosystems* (pp. 61-79). Delray Beach, EE. UU.: St. Lucie Press.
- Kim, T. J., Montagnini, F. y Dent, D. (2008). Rehabilitating Abandoned Pastures in Panama: Control of the Invasive Exotic Grass, *Saccharum spontaneum* L., Using Artificial Shade Treatments. *Journal of Sustainable Forestry*, 26(3), 192-203. <https://doi.org/10.1080/10549810701879719>
- Laegaard, S. (1992). Influence of fire in the grass páramo vegetation of Ecuador. En H. Balslev y J. L. Luteyn (eds.), *Páramo: an Andean ecosystem under human influence* (pp. 151-170). Londres: Academic Press.
- León, O. A., Díaz-Espinosa, A. y Vargas-Ríos, O. (2008). Generación de doseles: un primer paso para la restauración ecológica. En O. Vargas-Ríos (ed.), *Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino. El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua* (pp. 173-185). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Lewontin, R. C. (1969). The meaning of stability. *Brookhaven symposia in biology*, 22, 13-24.
- Lindig-Cisneros, R., Blanco-García, A., Sáenz-Romero, C., Alvarado-Sosa, P. y Melena, N. A. (2007). Restauración adaptable en la meseta Purépecha, Michoacán, México: hacia un modelo de Estados y transiciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 80, 25-31.
- Lindig-Cisneros, R., Desmond, J., Boyer, K. E. y Zedler, J. B. (2003). Wetland Restoration Thresholds: can a degradation transition be Reversed with increased effort? *Ecological Applications*, 13(1), 193-205. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)013\[0193:WRTCAD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0193:WRTCAD]2.0.CO;2)
- Maynard-Smith, J. (1978). *Models in ecology*. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.
- McCook, L. J. (1994). Understanding ecological community succession: Causal models and theories, a review. *Vegetatio*, 110, 115-147. <https://doi.org/10.1007/BF00033394>
- McDaniel, S. y Ostertag, R. (2010). Strategic light manipulation as a restoration strategy to reduce alien grasses and encourage native regeneration in Hawaiian mesic forests. *Applied Vegetation Science*, 13(3), 280-290. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2009.01074.x>
- Monasterio, M., Molinillo, M., Romero, L. y Llambí, L. D. (2003). Los páramos de Mérida como Reserva de la Biosfera. *Ambiente*, 25(62), 44-47.
- Páez, V. (2002). *Comunidades vegetales de páramo en un valle quemado y pastoreado (Parque Nacional Natural Chingaza)* (tesis de pregrado). Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Bogotá, Colombia.
- Palmer, M. A., Ambrose, R. F. y Poff, N. L. (1997). Ecological Theory and Community Restoration Ecology. *Restoration Ecology*, 5(4), 291-300. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.1997.00543.x>
- Pickett, S. T. A. y Cadenasso, M. L. (2002). Ecosystem as a multidimensional concept: meaning, model and metaphor. *Ecosystems*, 5, 1-10. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0051-y>

- Pickett, S. T. A., Collins, S. L. y Armesto, J. J. (1987). Models, mechanisms and pathways of succession. *Botanical Review*, 53, 335-371. <https://doi.org/10.1007/BF02858321>
- Ramsay, P. M. y Oxley, E. R. B. (1996). Fire temperatures and postfire plant community dynamics in Ecuadorian grass páramo. *Vegetatio*, 124(2), 129-144.
- Rangel-Ch, J. O. y Ariza, C. (2000). La vegetación del Parque Nacional Natural Chingaza. En J. O. Rangel-Ch (ed.), *Colombia diversidad biótica III: La región de vida paramuna* (pp. 720-753) Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Ricotta, J. A. y Masiunas, J. B. (1991). The Effects of Black Plastic Mulch and Weed Control Strategies on Herb Yield. *HortScience*, 26(5), 539-541.
- Riege, D. y Sigurgeirsson, A. (2009). Facilitation of afforestation by *Lupinus nootkatensis* and by black plastic mulch in south-west Iceland. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 24(5), 384-393. <https://doi.org/10.1080/02827580903117404>
- Rojas-Zamora, O., Insuasty-Torres, J., Cárdenas, C. de los Á. y Vargas-Ríos, O. (2013). Reubicación de plantas de *Espeletia grandiflora* (Asteraceae) como estrategia para el enriquecimiento de áreas de páramo alteradas (PNN Chingaza, Colombia). *Revista de Biología Tropical*, 61(1), 363-376. <https://doi.org/10.15517/rbt.v61i1.11135>
- Romero, L. (2003). Hacia una nueva racionalidad socioambiental en los Andes Paperos de Mérida. *Revista Venezolana de Sociología y Antropología*, 13(36), 55-72.
- Rzedowski, G. C. de y Rzedowski, J. (2005). *Flora fanerogámica del Valle de México*. Pátzcuaro, México: Instituto de Ecología, A.C., Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Sánchez-Tapia, A. y Vargas-Ríos, O. (2007). Efecto del sombreado artificial sobre el retamo espinoso (*Ulex europaeus* L.) en el Embalse de Chisacá. En O. Vargas-Ríos y Grupo de Restauración Ecológica de la Universidad Nacional de Colombia (eds.), *Restauración ecológica del bosque altoandino. Estudios diagnósticos y experimentales en los alrededores del embalse de Chisacá, Localidad de Usme, Bogotá* (pp. 368-381). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Sarmiento, L., J. Abadín, S. González-Prieto y Carballas, T. (2012). Assessing and modeling the role of the native legume *Lupinus meridanus* in fertility restoration in a heterogeneous mountain environment of the tropical Andes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 159, 29-39. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.06.018>
- Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working (SER) (2004). *The SER International Primer on Ecological Restoration*. Tucson, EE. UU.: Society for Ecological Restoration International.
- Stringham T. K. y Krueger, W. C. (2001). *State, transitions, and thresholds: Further refinement for rangelands applications*. Agricultural Experimental Station, Special report 1024. Oregon, EE. UU.: Oregon State University.
- Stringham, T. K., Krueger, W. C. y Shaver, P. L. (2003). State and Transition Modeling: An Ecological Process Approach. *Journal of Range Management*, 56(2), 106. <https://doi.org/10.2307/4003893>
- Stringham, T. K., Krueger, W. C. y Thomas, D. R. (2001). Application of Non-Equilibrium Ecology to Rangeland Riparian Zones. *Journal of Range Management*, 54(3), 210. <https://doi.org/10.2307/4003236>
- Suding, K. N. y Hobbs, R. J. (2009a). Models of ecosystem dynamics as frameworks for restoration ecology. En R. J. Hobbs y K. N. Suding (eds.), *New models for ecosystem dynamics and restoration* (pp. 3-22). Washington D.C.: Society for Ecological Restoration International, Island Press.
- Suding, K. N. y Hobbs, R. J. (2009b). Threshold models in restoration and conservation: a developing framework. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(5), 271-279. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.11.012>
- Suding, K. N., Gross, K. L. y Houseman, G. R. (2004). Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(1), 46-53. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.005>
- Teasdale, J. R. y Abdul-Baki, A. A. (1995). Soil Temperature and Tomato Growth Associated with Black Polyethylene and Hairy Vetch Mulches. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 120(5), 848-853.
- Tobey, R. (1981). *Saving the Prairies: The life cycle of the Founding*. School of American Plant Ecology, 1985-1955. Berkeley: University of California Press.

- Van Nes, E. H., Scheffer, M., van Den Berg, M. S. y Coops, H. (2002). Dominance of charophytes in eutrophic shallow lakes—when should we expect it to be an alternative stable state? *Aquatic Botany*, 72(3-4), 275-296. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(01\)00206-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(01)00206-6)
- Vargas-Ríos, O. y Rivera, D. (1990). El páramo un ecosistema frágil. Bogotá: Pontificia Universidad Javeriana.
- Vargas-Ríos, O., Premauer, J. y Cárdenas, C. (2002). Efecto del pastoreo sobre la estructura de la vegetación en un páramo húmedo de Colombia. *Eco-trópicos*, 15(1), 35-50.
- Vargas-Ríos, O. y Pedraza, P. (2003). *Parque Nacional Natural Chingaza*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, Parques Nacionales Naturales, Empresa de Acueducto de Bogotá.
- Verweij, P. A. y Kok, K. (1995). Effects of fire and grazing on plant populations. A chapter in "Spatial and temporal modeling of vegetation patterns: Burning and grazing in the páramo of Los Nevados National Park, Colombia (tesis de doctorado). Universidad de Amsterdam, Holanda.
- Weaver, J. E. y Clements, F. E. (1938). *Plant ecology*. Nueva York: McGraw-Hill.
- Weiher, E., Clarke, G. D. P. y Keddy, P. A. (1998). Community Assembly Rules, Morphological Dispersion, and the Coexistence of Plant Species. *Oikos*, 81(2), 309. <https://doi.org/10.2307/3547051>
- Westoby, M., Walker, B. y Noy-Meir, I. (1989). Opportunistic Management for Rangelands Not at Equilibrium. *Journal of Range Management*, 42(4), 266. <https://doi.org/10.2307/3899492>
- Whisenant, S. (1999). *Repairing Damaged Wildlands: A Process-Orientated, Landscape-Scale Approach*. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511612565>
- Zedler, J. B. (2000). Progress in wetland restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(10), 402-407. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01959-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01959-5)
- Zedler, J. B. y Callaway, J. C. (1999). Tracking wetland restoration: do mitigation sites follow desired trajectories? *Restoration ecology*, 7(1), 69-73. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.1999.07108.x>

Bases ecológicas y sociales para la restauración de los páramos
fue editado por el Departamento de Biología
y el grupo de Restauración Ecológica
de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá.
en noviembre de 2021.

Se compuso en caracteres Gandhi Serif y Arsenal.
Bogotá (Colombia).