

**BANCO DE SEMILLAS GERMINABLE DE UNA COMUNIDAD VEGETAL
DE PARAMO HUMEDO SOMETIDA A QUEMA Y PASTOREO
(PARQUE NACIONAL NATURAL CHINGAZA, COLOMBIA)**

**GERMINABLE SEED BANK OF A HUMID PARAMO PLANT COMMUNITY
SUBJECT TO FIRE AND GRAZING (PARQUE NACIONAL
NATURAL CHINGAZA, COLOMBIA)**

Camilo de los Angeles Cardenas, Catalina Posada Vergara, Orlando Vargas¹

*Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá,
Colombia. Fax 571-3165310. E-mail: ovargas@ciencias.unal.edu.co*

¹ *Autor corresponsal*

RESUMEN

En un páramo atmosféricamente húmedo del Parque Nacional Natural Chingaza, se estudió el Banco de Semillas Germinable (BSG) de una comunidad típica de *Espeletia killipii-Chusquea tessellata*. Se escogieron 4 zonas altamente contrastantes: **a.** sin disturbio por fuego y pastoreo, **b.** y **c.** áreas con disturbio intermedio con quemas y pastoreo y **d.** área totalmente transformada por pastoreo. El BSG se evaluó en dos profundidades (de 0-5 y 5-10 cm) utilizando el método de germinación mejorado de ter Heerdt *et al.* (1996). Se estimó: riqueza, diversidad y densidad (semillas / m²). La densidad para cada profundidad (0-5 cm y 5-10 cm) fue 9133 y 3840 para la zona **a**; 4194 y 1376 para la zona **b**; 4021 y 595 para la zona **c**; 39138 y 17442 para la zona **d**. La abundancia de semillas, riqueza de especies y la diversidad (índice de Shannon) disminuyen en las áreas con perturbación intermedia y aumentan en la zona de pastoreo intensivo. En todos las zonas muestreados, alrededor del 70 % de las semillas se localizan en los primeros 5 cm de suelo.

Palabras clave: banco de semillas germinable, páramo húmedo, disturbio, pastoreo, montañas tropicales andinas, rasgos de historias de vida.

ABSTRACT

In the Páramo of Chingaza (Colombia) four zones of the *Espeletia killipii-Chusquea tessellata* community subject to variable levels of disturbance by fire and grazing were chosen based upon the recovering time after fire and the grazing intensity. The studied zones were **a.** without any anthropic disturbance (fire or grazing); **b.** a site with seven years of fire recovery and occasional grazing; **c.** more than three years of fire recovery and frequent grazing; and finally **d.** with a history of intensive grazing. The 0-5 cm deep seed bank and the 5-10 cm deep seed bank were studied using the ter Heerdt *et al.* (1996) method. In each case the variables density, richness, diversity and density were analyzed. The density for each depth (0 cm-5 cm; 5 cm-10 cm) was 9133 seeds/m² and 3840 seeds/m² for zone **a**; 4194 seeds/m² and 1376 seeds/m² for zone **b**; 4021 seeds/m² and 595 seeds/m² for zone **c**; 39138 seeds/m² and 17442 seeds/m² for zone **d**. Seed abundance, richness and diversity decreased with the intermediate disturbance and increased in the zone with intensive grazing (**d**). In all the studied sites 70% of the seeds were found in the first 5 cm of the soil.

Key words: germinable seed bank, disturbance, fire, grazing, humid paramo, tropical mountains, life history

INTRODUCCIÓN

La ganadería extensiva es una práctica común en los páramos andinos, casi siempre combinada con quemas de la vegetación con el fin

de conseguir rebrotes tiernos y palatables para el ganado (Correa 1989, Hess 1990, Vargas y Rivera 1990, Luteyn 1992, Pels y Verweij 1992, Verweij y Budde 1992). La introducción de herbívoros, principalmente de ganado vacuno, trae consigo una

disminución de la fitomasa aérea y un cambio de la vegetación original, por otra vegetación compuesta de pequeñas hierbas rasantes formadoras de tapetes y gramíneas resistentes tanto al pisoteo como al ramoneo del ganado (Molinillo 1992, Verweij y Budde 1992, Hofstede *et al.* 1995, Premauer 1999, Vargas *et al.* 2002).

Las condiciones particulares del páramo, sumadas a diferentes regímenes de disturbios naturales y antrópicos, seleccionan especies con estrategias de historia de vida o atributos vitales (Noble y Slatyer 1980) que les permiten permanecer bajo estas condiciones. Dentro de estas estrategias de historia de vida es importante considerar la forma de vida (Rivera y Vargas 1992, Vargas 2002), la unidad morfológica de dispersión y el tipo de reproducción (McIntyre y Tremont 1995). Una de las estrategias regenerativas de las plantas es la conformación de un banco de semillas persistente (Grime 1979, Pickett y White 1985). El banco de semillas es una agregación de semillas no germinadas, potencialmente capaces de reemplazar plantas adultas que mueren por causas naturales y enfermedades, o que sean eliminadas a causa de disturbios naturales o antrópicos (Fenner 1995, Harper 1977). Según Vargas y Rivera (1990), los bancos de semillas del páramo son superficiales y fácilmente degradables, las quemadas contribuyen a su degradación y pérdida, pues al quedar el suelo desnudo se presentan procesos de erosión y las fuertes lluvias pueden barrer la capa superficial del banco de semillas. Según Harper (1977), el pisoteo del ganado favorece a algunas especies y por consiguiente, aumenta el banco de semillas, pero cambia las especies que lo componen. Dado que el páramo es un ecosistema que no evolucionó con herbívoros de gran tamaño, el efecto puede ser bastante negativo, en especial el daño mecánico sobre el suelo a causa del pisoteo.

En este estudio se busca establecer cuál es la composición, densidad, diversidad y distribución vertical del banco de semillas geminable (BSG) en áreas no alteradas y alteradas por acción antrópica, y evaluar preliminarmente el efecto de un régimen de disturbio con quema y pastoreo sobre el BSG.

MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio se localiza en el Parque Nacional Natural Chingaza en el departamento de Cundinamarca (4° 44'50'' N, 73° 48'10'' O). La temperatura media oscila entre 5,7-10,5 °C. El

régimen de lluvias es monomodal con una época seca entre diciembre a febrero. La pluviosidad es variable en un rango de 1689 a 3322 mm, con un promedio anual de 2327 mm. La altitud de las zonas de muestreo es de 3500 y 3600 msnm. La zona de estudio se encuentra en la vertiente húmeda de la cordillera Oriental y por consiguiente corresponde a un páramo atmosféricamente húmedo (Guhl 1968, Cleef 1981).

En dos valles de origen glaciario se ubicaron zonas altamente contrastantes teniendo en cuenta la presencia de *Chusquea tessellata* y *Espeletia killipii*, especies que forman la comunidad zonal de estos valles en suelos mal drenados. En el Valle del Tunjo (3500 msnm) se seleccionaron la zona **a** sin acción antrópica, **b** con quema y pastoreo y **d** con pastoreo intensivo; en el Valle de las Lajas (3600 msnm) la zona **c** con quema y pastoreo. Las zonas **b** y **c** las podemos clasificar como intermedias entre los extremos (**a**) sin disturbio antrópico y (**d**) altamente transformado por pastoreo. En el momento de los muestreos, el tiempo de recuperación después de la última quema era: 7 años en la zona **b** y 3 años en la zona **c**. La investigación tuvo una duración total de 18 meses, desde julio de 1998 hasta diciembre de 1999.

Muestreo del banco de semillas

En cada sitio se trazó un transecto de 50 m, se tomaron 10 puntos al azar a lo largo del transecto, en cada punto se retiró la cobertura vegetal, incluyendo hepáticas y briófitos y se tomaron 3 muestras de suelo con un cilindro de 10 cm de diámetro. El volumen de suelo se separó en dos profundidades de 0 – 5 y de 5 – 10 cm. Las 3 muestras de cada profundidad se mezclaron formando una única muestra por profundidad en cada uno de los 10 puntos de cada transecto. Cada muestra fue de un volumen aproximado de 1131 cm³ con un peso superior a 1600 g, de acuerdo al peso mínimo establecido por Posada y Cárdenas (1999).

Fase de vivero

En el Centro Administrativo del Parque Nacional Natural Chingaza (3200 msnm) se construyó un invernadero de plástico hasta una altura de 1,2 m y de esta altura hasta el techo de 5 m, se cubrió el invernadero con doble malla de tela (tipo velo), de poro muy fino (ojo de malla), para impedir la contaminación de las muestras con pequeñas semillas dispersadas por el viento. Las

Tabla 1. Medias de abundancia, riqueza y diversidad agrupadas según la prueba de Student-Newman-Kleus para cada zona (a,b,c,d) y profundidad (0-5 y 5-10 cm). Distintos números romanos indican diferencias significativas entre zonas y/o profundidades.

Zona/profundidad (cm)		Grupos de similitud					
		Abundancia de plántulas		Riqueza de especies		Diversidad (Shanon)	
a	0-5	I	(215,2)	III	(11,7)	I	(1,78)
b	0-5	II	(98,6)	III	(9,7)	I	(1,76)
c	0-5	II	(94,8)	III	(8,5)	III	(1,3)
d	0-5			II	(14,8)	I	(1,94)
a	5-10	II	(90,5)	IV	(4,7)	III	(1,15)
b	5-10	III	(32,4)	IV	(3,7)	III	(1,12)
c	5-10	III	(14,0)	IV	(3,7)	III	(0,93)
d	5-10			I	(23,9)	II	(1,52)

muestras de suelo se concentraron utilizando el método de ter Heerdt *et al.* (1996), que consiste en disolver en agua y pasar cada muestra de suelo a través de dos tamices: uno con ojo de malla de 4 mm para retener raíces y restos de necromasa vegetal sin descomponer, y otro con ojo de malla de 0,28 mm para retener las semillas, método que concentra las semillas y por consiguiente, aumenta el número de plántulas que emergen (si se compara con muestras sin concentrar). El suelo tamizado de cada unidad muestral se colocó en bandejas cuadradas de 12 cm de lado, formando una capa de 1 cm de grosor sobre un substrato de 2 cm de arena de río lavada.

Como control para contaminación por lluvia de semillas y de semillas en el substrato de arena se ubicaron bandejas con sólo arena, y otras con suelo de páramo previamente esterilizado en horno a 100°C durante 48 horas (5 bandejas por zona). Todas las bandejas se regaron diariamente utilizando un dispositivo de gota fina con el fin de no maltratar las plántulas, y para mantener una humedad suficiente. Quincenalmente se realizaron conteos de las plántulas, se clasificaron en morfoespecies y de cada una se trasplantaron algunos individuos para permitir su desarrollo y posterior identificación. Las otras plántulas se arrancaron para permitir la germinación de nuevas semillas.

Se reporta la composición de especies

vegetales encontradas en las dos profundidades, y la densidad (abundancia /m²). Las variables evaluadas en este trabajo son: abundancia (No. de semillas germinadas), riqueza (número de especies), diversidad (índice de Shannon) . Se empleó el índice de Shannon para estimar la diversidad por ser muy apropiado cuando se compara la diversidad entre zonas (Magurran 1989). Los datos obtenidos se analizaron mediante análisis de varianza (p = 0,05) y comparaciones múltiples de Student-Newman-Kleus (SNK) para establecer las diferencias entre zonas y profundidades (Zar 1996).

RESULTADOS

La composición específica y la densidad de semillas para cada especie y cada profundidad se registra en el anexo 1. Para todas las muestras el mayor número de semillas (aproximadamente el 70 %) se presenta en los 5 primeros centímetros del suelo. Las semillas más abundantes corresponden a las formas de vida del estrato rasante.

Composición

En total se encontraron 49 especies. Las zonas a, b y c comparten la mayoría de especies, aunque difieren en sus abundancias; la composición de la

zona d es muy diferente, debido a la gran cantidad de especies exclusivas. La tabla 2 muestra la abundancia relativa de las principales especies constitutivas del BSG para los 10 primeros cm del suelo.

Abundancia

Se realizó un análisis de varianza para las zonas **a**, **b** y **c**; se excluyó de este análisis la zona **d** (con pastoreo intensivo) por ser altamente contrastante por sus altas abundancias. Se encontraron diferencias altamente significativas entre estas zonas ($F = 11,26$; $P < 0,00$; $gl=2$); entre profundidad ($F = 72,37$; $P < 0,00$; $gl = 1$) y en la interacción zonas por profundidad ($F = 9,25$; $P < 0,00$; $gl= 2$). Las diferencias en las abundancias se muestran en la tabla 1.

Riqueza

El número de especies que componen el BSG mostró diferencias altamente significativas para el número de especies entre las zonas ($F = 141$; $P < 0,00$; $gl = 3$) y entre las profundidades ($F = 159$; $P < 0,00$; $gl = 1$).

La interacción zona* profundidad fue significativa ($F=0,02$; $P=0,027$; $gl = 3$); resultando la zona **d** con mayor número de especies. La profundidad de 5 a 10 cm presenta en todas las zonas el menor número de especies respecto de la profundidad 0 - 5 cm. No hubo diferencias entre las zonas **a**, **b**, **c** para la misma profundidad. Las diferencias detalladas para la riqueza de especies se muestran en la tabla 1 (prueba de S-N-K).

Diversidad

En este estudio, la diversidad disminuye con la intensidad de perturbación pero aumenta con perturbaciones extremas (zona d). Se presentan diferencias, entre las zonas de estudio ($F = 6,17$; $P < 0,00$; $gl = 3$) y sus respectivas profundidades ($F = 25,3$; $P < 0,00$; $gl = 1$). La interacción zona * profundidad, no fue significativa. Las diferencias se presentan entre la diversidad de la zona c, la más baja, y la zona d, la más alta. Las comparaciones múltiples de S-N-K para esta variable se muestran en la tabla 1.

DISCUSION

En todas las zonas estudiadas la mayoría de las semillas se encuentran en los primeros 5 cm del perfil, confirmando el hecho de que el banco de

semillas del páramo es superficial (Vargas y Rivera 1990). Sin embargo, se estableció que para la profundidad de 5-10 cm había aproximadamente un 30% del total de las semillas.

La presencia de las semillas en el estrato profundo puede explicarse por dos razones; las semillas se depositaron en el suelo en épocas pasadas; o las semillas fueron desplazadas verticalmente por acción del agua o animales, como el mamífero *Nasua olivacea*, el cual hace escarbamientos en el suelo (Rodríguez 1995) o la lombriz de tierra (véase Willems y Huijsmans 1994).

Los datos de abundancia se transforman en densidad, que es la expresión convencional del número de semillas/m² para una profundidad de suelo específica, en este estudio corresponde al número de semillas germinadas (abundancia/m²) en los 10 primeros cm de suelo. La densidad del BSG encontrado en la comunidad de *Espeletia killipii-Chusquea tessellata* (zona **a**) sin evidencia de disturbio por fuego-pastoreo, es alta (12973 semillas m²), en comparación con densidades de ecosistemas cercanos tropicales de montaña, como el bosque altoandino: 1813 semillas/m² (Jaimes y Rivera 1991), y de ecosistemas alpinos méxicos: 3957 sem./m² y ecosistemas alpinos hídricos: 2802 sem./m² (Chambers 1995). La comparación con los ecosistemas alpinos es un punto de referencia muy importante dadas las características contrastantes de estos sistemas montañosos y la comparación del predominio de determinados rasgos de historias de vida de sus especies. Además, provee de un buen marco de referencia ante la escasez de información sobre banco de semillas en páramo, que se limita a algunos estudios enfocados hacia una sola especie, como *Espeletia timotensis* (Guariguata y Azocar 1988) y *Espeletia grandiflora* (Ochoa 1994).

Thompson (1987) afirma que la densidad del banco de semillas disminuye al aumentar la latitud y la altitud en función de un mayor gradiente de estrés y perturbación. Los resultados de esta investigación indican un banco de semillas más denso en el páramo en comparación con el banco de semillas de las zonas alpinas lo que confirmaría la primera parte de su teoría. Sin embargo, para el caso de la altitud, la afirmación de Thompson no se cumple, puesto que la densidad de semillas reportadas en este trabajo es mayor que en ecosistemas localizados en zonas más bajas, como es el caso del bosque altoandino (Jaimes y Rivera

Tabla 2. Abundancia relativa (%) de las especies que constituyen el banco de semillas de la comunidad de *Espeletia killippi-Chusquea tessellata*, en los sitios a, b, c ,d.

ESPECIES / SITIO	a	b	c	d
<i>Caryophyllaceae</i> ind.				17,69
<i>Monocotiledoneas</i> ind.	1,09	4,99	3,58	16,53
<i>Dicotiledoneas</i> ind.	0,23	0,46	3,86	0,10
<i>Lachemilla spp</i>	0,11	1,16	0,69	13,99
<i>Rhynchospora sp</i>	0,06	8,91		7,73
<i>Ranunculus nubigenus</i> .				7,61
<i>Isolepis sp</i>			0,28	7,13
<i>Lachemilla sp</i>	0,18			4,79
<i>Eleocharis stenocarpa</i>		5,07	0,46	3,61
<i>Poacea</i> ind.	0,11	0,69	0,55	3,17
<i>Tilaea sp</i>				3,10
<i>Muehlenbergia cleefii</i>				2,67
<i>Gamochaeta sp1</i>	0,48	1,49	0,26	1,52
<i>Hydrocotyle bonplandii</i>	0,06		0,28	1,46
<i>Cotula minuta</i>				1,31
<i>Sibthorpia repens.</i>	3,98			1,26
<i>Geranium sibbaldioides</i>			0,55	1,25
<i>Paspalum bomplandianum</i>				1,07
<i>Carex</i> sp.	1,56	1,22	1,44	0,33
<i>Poacea</i> ind.	6,86	9,75	0,36	0,23
<i>Poacea</i> ind.	2,02	0,13		0,08
<i>Carex peucophyla</i>	26,37	25,43	46,24	0,03
<i>Carex tristicha</i>	16,31	9,02	1,30	0,02
<i>Hypericum sp</i>	4,77	0,66	1,86	0,01
<i>Paepalantus spp</i>	15,94	11,77	29,33	
<i>Oreobolus obtusangulus</i>	0,52	6,21	1,77	
<i>Gentianella corymbosa</i>	3,02		1,21	
<i>Espeletia killippi</i>	1,28	0,35	0,26	
<i>Bartsia sp</i>	13,48	8,19	0,79	
<i>Azorella sp</i>	0,02	1,69	2,52	
otras	1,54	2,81	2,42	3,30
total	100,00	100,00	100,00	100,00

1991). Sin embargo, es importante señalar que la comparación solo puede ser válida si se establece con un sitio de vegetación abierta y con nivel freático alto en áreas de montaña.

La alta densidad en el banco de semillas de esta comunidad puede ser explicada desde dos perspectivas: primera, la densidad más alta encontrada en un banco de semillas de una comunidad natural proviene de una zona pantanosa 171830 sem/m² (Mc Graw 1987), y aunque su generalidad está por ser demostrada, al parecer

las condiciones de inhibición y bajos niveles de oxígeno reducen el deterioro de las semillas (Villiers 1975, citado por Leck 1989). Segunda, las condiciones particulares del suelo en los páramos atmosféricamente húmedos (baja temperatura, pH ácido); similares a las de las zonas alpinas, promueven la longevidad de las semillas (Billings y Mooney 1968 citado por Mc Graw y Vavrek 1989). Los bancos de semillas con altas densidades, también obedecen a la alta producción de semillas de las especies formadoras del banco, aunque

BANCOS DE SEMILLAS EN PÁRAMO HÚMEDO SOMETIDAS A QUEMA Y PASTOREO

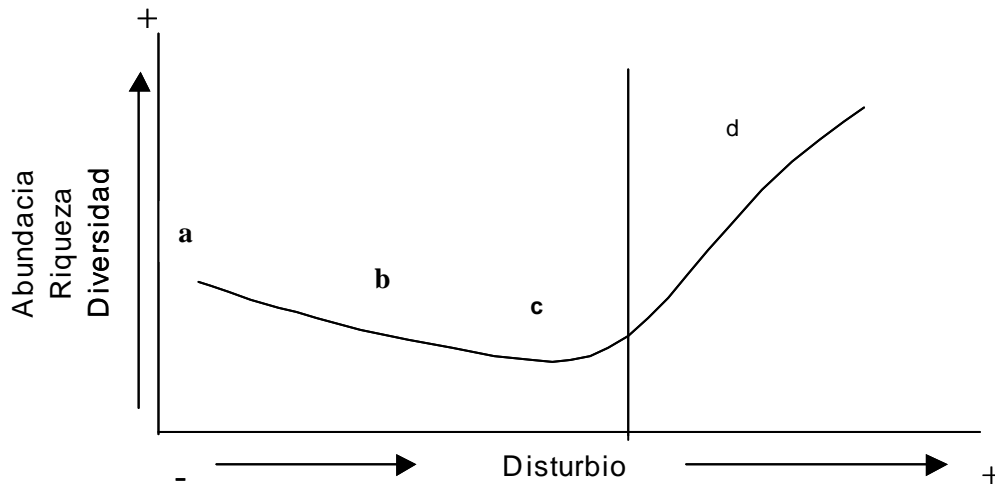


Figura 1. Comportamiento de las variables estudiadas del banco de semillas germinable en 4 zonas con diferente intensidad de disturbio.

investigaciones específicas sobre este tema (historias de vida) solo actualmente están comenzando a realizarse en páramos húmedos (Cárdenas 2002, datos sin publicar).

La vegetación zonal presenta cambios en el banco de semillas, posiblemente a raíz de un régimen combinado de disturbio por quema-pastoreo, el cual afecta negativamente la riqueza, abundancia y diversidad de especies en los lugares donde todavía se mantienen las especies dominantes de la comunidad original (zonas **a**, **b** y **c**). Por el contrario, estas variables aumentaron considerablemente en la zona altamente pastoreada (ver Figura 1).

El efecto de las quemas sobre el banco de semillas ha sido estudiado principalmente en ecosistemas pirófilos, en los cuales los factores que influyen a las semillas están en su mayoría, relacionados con el efecto del fuego, tales como: el calor, sustancias químicas derivadas de la vegetación quemada, liberación de compuestos tóxicos, incremento de la luz (Baskin y Baskin 1989, Vleeshouwers *et al.* 1995, Thompson *et al.* 1998) y estratificación (Parker y Kelly 1989). Estos factores influyen de dos maneras: eliminando las semillas o inhibiendo la germinación, como sería el caso del calor en el momento de la quema en la capa superficial del suelo; o estimulando la germinación en masa después de la quema. La germinación de *Paepallanthus* spp reportada por Vargas (1997) puede ser causada más por la entrada de luz o por la elevación de la temperatura

del suelo recién quemado, que por la estimulación directa del fuego. Es posible que esta germinación en masa (Parker y Kelly 1989, Whelan 1995) después de la quema, produzca una disminución en el banco de semillas.

En estudios en páramos del Ecuador, Ramsay y Oxley (1996), encontraron en quemas controladas, que la elevación de la temperatura en el suelo no supera 60°C. En un estudio similar en el páramo de Chingaza para una comunidad vegetal de *Espeletia grandiflora-Calamagrostis efusa*, sobre suelos bien drenados, y a través de termopares digitales, se encontró que la temperatura del suelo se incremento entre 2° y 8° C sobre los valores promedio antes del fuego, dependiendo del tipo de cobertura vegetal por micrositio (Espinosa y Vargas 2002 datos sin publicar). Esto sugiere que la mortalidad de semillas por temperatura no es importante. Además, el que la comunidad vegetal del presente estudio se encuentre en suelos mal drenados, induce a pensar que la temperatura del suelo no cambia sustancialmente con la quema. Se necesitan estudios específicos sobre cambios en la temperatura durante la quema y los efectos de esta sobre la germinación y latencia en las especies del páramo que permitan confirmar o rechazar cualquier hipótesis planteada.

Noy-Meir (1995), en pastizales mediterráneos, reporta un aumento en la diversidad de la vegetación en pie, como efecto del fuego - pastoreo. Por lo

que es necesario establecer con detalle niveles de disturbio y sus efectos sobre las comunidades de páramo (véase Premauer 1999). En este estudio en particular, el número de especies disminuye con la perturbación intermedia, pero aumenta de manera significativa con la perturbación extrema (zona **d**), ya que allí se encontraron semillas de especies al parecer exclusivas de esta zona, seleccionadas por perturbación de pastoreo intensivo, tales como *Muehlenbergia cleefi*, *Tilaea* sp y *Cotula minuta*.

En general, se observa el reemplazo de especies de la comunidad de *Espeletia killipii* – *Chusquea tessellata* por otra dominada por *Lachaemilla* spp y otras especies de tipo rastrero capaces de soportar el pisoteo de ganado (la mayoría dicotiledoneas, ver Tabla 2). En el sitio **d** por ejemplo, la especie dominante de la comunidad no perturbada, *Espeletia killipii*, desaparece del banco de semillas bajo presión de disturbios continuos como el pastoreo. Es importante resaltar que en ninguno de los sitios estudiados se reportó *Chusquea tessellata* en el banco de semillas, posiblemente por ser una especie monocárpica.

Al efecto negativo de las quemadas se suma el del pastoreo, el cual produce cambios en la microtopografía del suelo que afectan directamente su estructura, cambiando las condiciones para la germinación (Vargas y Rivera 1990). El pisoteo también disminuye la cubierta vegetal, produciendo una vegetación abierta (Verweij y Budde 1992, Vargas *et al.* 2002 en este número) lo que facilita procesos de erosión por agua y viento, perdiéndose con el suelo parte del banco de semillas.

Grime (1979) afirma que los bancos de semillas son especialmente densos en vegetación proclimax como los pastizales. En la zona **d**, la vegetación corresponde a dicotiledóneas rastreras de rápido crecimiento que sería equivalente a un pastizal en otras condiciones de suelo y clima. Dicha vegetación tendría entre sus estrategias, para permanecer y tolerar disturbios continuos como el pastoreo, la dominancia de formas de vida rastreras, la alta densidad de semillas (56580/m²) y un alto valor de diversidad. Estos resultados apoyarían la afirmación de este autor.

Johnston *et al.* (1969), Iverson y Wali (1982) (citados por Navie *et al.* 1996) encontraron que el pastoreo intensivo que se produce cerca de las fuentes de agua aumenta la densidad del banco de semillas, característica también presente en la zona **d**, la cual es un área más frecuentada por el ganado

por la presencia de varias fuentes de agua en sectores planos. Esto indicaría que el pastoreo intensivo selecciona especies que forman grandes bancos de semillas como respuesta al disturbio. El pastoreo puede afectar las reservas de semillas en variedad de formas. La producción de semillas *in situ* puede ser seriamente reducida para varias especies, mientras que las plantas pequeñas y no palatables se pueden beneficiar de la disminución de especies que ejercen competencia. En otros ecosistemas, el pastoreo reduce la cobertura superficial de hojarasca y junto con el pisoteo del suelo facilita e incrementa la entrada de semillas que aumentan el banco de semillas (Archibold 1981).

La combinación quema-pastoreo produce cambios en la estructura y composición de la vegetación (Verweij y Kok 1992, Premauer 1999), tales como desaparición del estrato arbustivo y el cambio en la dominancia y composición de los estratos herbáceo y rasante, ocasionados por la apertura de la vegetación (Verweij 1992) que promueve la germinación de semillas y la incorporación de nuevas especies. Los resultados particulares de esta investigación muestran que dicha perturbación se refleja no sólo en los cambios de la estructura y composición de la vegetación en pie, sino que también podrían afectar la composición del banco de semillas y su abundancia, en la comunidad de *Espeletia killipii*-*Chusquea tessellata*. Esta comunidad se va transformando por efecto del pastoreo intensivo y es reemplazada por otra cuyas especies toleran el ramoneo y el pisoteo del ganado y al no poseer estratos que acumulen necromasa ya no pueden ser quemadas. La sucesión es desviada y/o detenida (Hofstede y Rossenaar 1995) en el estado en el que las especies dominantes son tolerantes a estas perturbaciones. La fisonomía de la vegetación del Valle del Tunjo, coincide con la descrita para zonas de páramo con pastoreo intensivo, en donde las macollas son reemplazadas por pastos cortos y dicotiledóneas herbáceas (Cleef 1981, Hofstede *et al.* 1995). Lo encontrado en esta zona coincide con lo reportado para zonas de páramo pastoreadas, con topografía plana, en las que domina *Lachemilla orbiculata* (Verweij y Budde 1992)

Particularmente, a niveles de disturbio intermedio se observa disminución en la riqueza, densidad y diversidad del BSG, pero estas variables aumentan en áreas fuertemente pastoreadas, ya que las especies seleccionadas poseen atributos

BANCOS DE SEMILLAS EN PÁRAMO HÚMEDO SOMETIDAS A QUEMA Y PASTOREO

vitales tales como forma de crecimiento (radicantes y estoloníferas), reproducción sexual, formación de un banco de semillas y capacidad de crecer en condiciones de estrés, herbivoría y pisoteo.

Este estudio, pionero en comunidades vegetales de páramos húmedos, muestra que los disturbios antrópicos, como la combinación fuego - pastoreo, pueden afectar variables ecológicas tan importantes como la composición florística, la abundancia, la riqueza y la diversidad, afectando irreversiblemente el ecosistema al perder sus estrategias regenerativas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Fondo Colombiano de Investigaciones Científicas COLCIENCIAS la financiación de este trabajo dentro proyecto "Sucesión - regeneración del páramo después de quemadas y pastoreo" (1101-13-607-96). A los funcionarios del Parque Nacional Natural Chingaza por toda su colaboración. A Julia Premauer y Marcela Zalamea por las correcciones y sugerencias al manuscrito. A los profesores Indiana Bustos y Mauricio Romero por su apoyo y sugerencias. A las personas anónimas que revisaron el artículo. A Lina Sarmiento y Maximina Monasterio por invitarnos a publicar nuestros resultados en esta edición especial de Ecotrópicos.

LITERATURA CITADA

ARCHIBOLD, O.W. 1981. Buried viable propagules in native prairie and adjacent agricultural sites in central Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany* 59: 701-706.

BASKIN, J. M. y C.C. BASKIN. 1989. Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. Pp. 53-65, in M.A. Leck *et al.* (eds): Ecology of soil seed banks. Academic Press, San Diego, California.

CARDENAS, A.G. 2002. Historias de vida de una comunidad vegetal sometida a quema y pastoreo. Tesis de Maestría en preparación. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

CHAMBERS, J.C. 1995. Disturbance, life history strategies and seed fates in alpine herbfield communities. *American Journal of Botany* 82: 421-433.

CLEEF, A.M. 1981. The vegetation of the paramos of the Colombian Cordillera Oriental. *Dissertation Botany* 61: 1-321.

CORREA, A. 1989. Efecto de las quemadas sobre algunas propiedades del suelo y el forraje en el páramo de

Guerrero. *Suelos Ecuatoriales* 19 (1): 70-83.

ESPINOSA, Z. y O. VARGAS. 2002. Un modelo individualista de sucesión regeneración temprana por disturbios de quema pastoreo en el Parque Nacional Natural Chingaza. Tesis de Pregrado en preparación. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

FENNER, M., 1995. Ecology of seed banks. Pp. 507-528, in J. Kigel y C. Galili (eds.): Seed development and germination. Marcel Dekker Inc. New York.

GRIME, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley y Sons, Ltd.

GUARIGUATA, M. y A. AZOCAR. 1988. Seed bank dynamics and germination ecology in *Espeletia timotensis* (Compositae), an Andean giant rosette. *Biotropica* 20: 54-59.

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.

HARPER, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, New York.

HESS, C.G. 1990. "Moving up- moving down": Agropastoral land - use patterns in the ecuadorian páramos. *Mountain Research and Development* 10 (4): 333-342.

HOFSTEDDE, R.G., M. X. MONDRAGÓN y C. M. ROCHA. 1995. Biomass of grazed, burned, and undisturbed Páramo grasslands, Colombia. I. Aboveground vegetation. *Artic and Alpine Research* 27(1): 1-12.

HOFSTEDDE, R.G.G. y J.G.A. ROSSENAAR. 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.

JAIMES, V. y D. RIVERA. 1991. Banco de semillas y tendencias en la regeneración natural de un bosque altoandino en la región de Monserrate (Cundinamarca, Colombia). *Pérez-Arbelaezia* 3: 3-35.

LECK, M.A., 1989. Wetland seed banks. Pp. 283-305, in M.A. Leck *et al.* (eds): Ecology of soil seed banks. Academic Press, Inc., San Diego, California.

LUTEYN, J. 1992. Páramos: Why study them? Pp. 1-14, in H. Baslev y J.L. Luteyn (eds): Paramo: An Andean ecosystem under human influence. Academic Press, Londres.

MAGURRAN, A.E. 1989. Diversidad ecológica y su medición. Ediciones Vedral, Barcelona.

MC GRAW, J.B. 1987 Seed bank properties of an Appalachian sphagnum bog and model of depth distribution of viable seeds. *Canadian Journal of Botany* 65: 2028-2035

MC GRAW, J. B. y M. C. VAVREK. 1989. The role of buried viable seeds in artic and alpine communities. Pp. 91-105, in M.A. Leck *et al.* (eds): Ecology of soil seed banks. Academic Press, San Diego, California.

- MCINTYRE, S. y R.M. TREMONT. 1995. Plant life: history attributes, their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* 83: 31-44.
- MOLINILLO, M. F. 1992. Pastoreo en ecosistemas de páramo: estrategias culturales e impacto sobre la vegetación en la Cordillera de Mérida, Venezuela. Tesis de maestría, Universidad de los Andes, Mérida.
- NAVIE, S. C., R. A. COWLEY y R. W. ROGERS. 1996. The relationship between distance from water and the soil seed bank in a grazed semi-arid subtropical rangeland. *Australian Journal of Botany* 44: 421-431.
- NOBLE, I. R. y R. O. SLATYER. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43: 5-21.
- NOY-MEIR, I. 1995. Interactive effects of fire and grazing on structure and diversity of Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science* 6: 701-710.
- OCHOA, K. 1994. Banco de semillas de *Espeletia grandiflora*. Tesis de Pregrado, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia.
- PARKER, T. y V. KELLY. 1989. Seed banks in California Chaparral and others Mediterranean climate shrubland. Pp. 231-255, in M.A. Leck et al. (eds): *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego, California.
- PELS, B y P. A. VERWEIJ. 1992. Burning and grazing in a bunchgrass páramo ecosystem: vegetation dynamics described by transition model. Pp. 243-263, in H. Balslev y J.L. Luteyn (eds): *Paramo. An Andean ecosystem under human influence*. Academic Press, Londres.
- PICKETT, S.T.A. y P. S. WHITE. (eds). 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Inc., San Diego, California.
- POSADA, C. y C. dl A. CÁRDENAS. 1999. Banco de semillas de una comunidad vegetal de páramo sometida a quema pastoreo (Parque Nacional Natural Chingaza). Tesis de Grado, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- PREMAUER, J.M. 1999. Efecto de diferentes regímenes de disturbio por fuego y pastoreo sobre la estructura vertical y horizontal de la vegetación del Valle del río Tunjo en el páramo de Palacio (Parque Nacional Natural Chingaza). Tesis de Grado, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- RAMSAY, P. M. y E.R.B. OXLEY. 1996. Fire temperatures and postfire plant community dynamics in Ecuadorian grass páramo. *Vegetatio* 124: 129-144.
- RIVERA, D. y O. VARGAS. 1992. Notas sobre las formas de vida de las plantas del páramo del Parque Nacional Natural Chingaza: Sector I río La Playa- río Guatiquía, Universidad Javeriana, Facultad de Ciencias, Santafé de Bogotá.
- RODRÍGUEZ, A. 1995. Rango de acción y hábitos alimenticios del coatí de montaña *Nasuella olivacea* en la Reserva Biológica Carpanta (Cundinamarca). Trabajo de Grado. Universidad Distrital. Bogotá. Colombia
- TER HEERDT, G.N.J., P. VERWEIJ, R. M. BEKKER y J. P. BAKKER. 1996. An improved method for seed bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving. *Functional Ecology* 10: 144-151.
- THOMPSON, K. 1987. Seeds and seed banks. *New Phytologist* 106: 23-34.
- THOMPSON, K., J. P. BAKKER y R. M. BEKKER. 1998. Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. *Journal of Ecology* 86: 163-169.
- VARGAS-RIOS, O. 1997. Un modelo de sucesión-regeneración de los páramos después de quemas. *Caldasia* 19(1-2): 331-345.
- VARGAS, O. y D. RIVERA-OSPINA. 1990. El páramo un ecosistema fragil. *Cuadernos de Agroindustria y Economía rural* 25: 145-163.
- VARGAS, O. 2002. Disturbios, patrones sucesionales y grupos funcionales de especies en la interpretación de matrices de paisaje en los páramos. Perez – Arbelaezia 13: 73 – 89.
- VARGAS, O., J. M. PREMAUER y C. dl. A. CARDENAS. 2002. Efecto del pastoreo sobre la estructura de la vegetación en un páramo húmedo de Colombia. *Ecotropicos* 15(1): 35-50.
- VERWEIJ, P.A. 1992. Spatial and temporal modeling of vegetation patterns. Burning and grazing in the páramo Los Nevados National Park, Colombia. Ph.D dissertation, University of Amsterdam, Amsterdam.
- VERWEIJ, P.A. y P.E., BUDDE 1992. Burning and grazing gradient in páramo vegetation. Pp. 177-195, in Balslev y J.L. Luteyn (eds): *Páramo. An Andean ecosystem under human influence*. Academic Press, Londres.
- VERWEIJ, P.A. y K. KOK. 1992. Effects of fire and grazing on *Espeletia hartwegiana* populations. Pp. 215-229, in H. Balslev y J.L. Luteyn (eds): *Páramo. An Andean ecosystem under human influence*. Academic Press, Londres.
- VLEESHOUWERS L.M., H.J. BOUWMEESTER y C.M. KARSEN. 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology* 83: 1031-1037.
- WHELAN, R.J. 1995. *The ecology of fire*. Cambridge studies in ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- WILLEMS, J.H. y K.G.A. HUIJSMANS. 1994. Vertical seed dispersal by earthworms: a quantitative approach. *Ecography* 17: 124-130.
- ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc, New Jersey.

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

BANCOS DE SEMILLAS EN PÁRAMO HÚMEDO SOMETIDAS A QUEMA Y PASTOREO

Anexo 1. Media de densidad de semillas (semillas m⁻²) encontradas en el banco de la comunidad de *Espeletia killippi-Chusquea tessellata*, para los sitios a,b,c,d y las dos profundidades (0-5 y 5-10 cm). ds=desviación estándar

ESPECIES	Zona a		zona b				zona c				Zona d					
	0-5cm	ds	5-10cm	ds	0-5cm	ds	5-10cm	ds	0-5cm	ds	5-10cm	ds	0-5cm	ds	5-10cm	ds
<i>Monocotyledoneas</i> sin ident.	103.7	614.9	38.2	120.8	246.4	270.2	31.8	68.8	95.5	131.7	70	165.6	1322	1584	8032	15682
<i>Dicotyledoneas</i> sin identificar			29.7	80.2			25.5	80.5	178.2	437.8			36.1	40.1	21.2	67.1
<i>Carex peucophylla</i>	2323	1742	1095	1158	859.4	739.5	557	331	1863	2484	272	417	17	53.7		
<i>Bartsia</i> sp	1649	1637	97.6	115	443.2	431.5	12.7	40.3	32.4	56.6	4.2	13.4				
<i>Carex tristicha</i>	1070	2206	1044	1571	322.3	251.3	180	197	55.8	95.7	4	43	10.6	22.9		
<i>Paepalantus</i> spp	940.6	889.8	1125	761	475.4	492.8	180	156	1244	2306	110	150				
<i>Poaceae</i> Sp1	779.4	1386	110	168	482	312.5	61	63	8.5	17.9	8	18	93.4	145.4	34	107
<i>Hypericum</i> sp	550.2	598.5	67.9	145.9	37	29.7			81.9	192.1	4.2	13.4	5.2	13.4		
<i>Sibthorpia repens.</i>	516.3	1194											370.4	507.2	343.8	598.7
<i>Gentianella corymbosa</i>	366.2	481.5	25.2	30					45.2	101.6	10.6	22.9				
<i>Poaceae</i> sp 2	243.1	638.3	19	35.8			7.4	20.1					21.2	36.1	25.5	80.5
<i>Carex</i> sp1	159.8	507.7	43	68	41.9	45	26	46	66.4	200.9			186.7	406.2		
<i>Espeletia</i> sp.	142.5	244.6	23.2	41.2	7.1	6.7	12.6	22.9	12	26.1						
<i>Haleria asclepiadea</i>	70.4	150.8	9.5	17.9			4.2	13.4	11.9	26.6			80.6	255		
<i>Oreobolus obtusangulus</i>	57.9	150	9.5	26.8	327	715.5	19	41	81.9	265.6						
<i>Gamochaeta</i> sp1	49.4	148.6	12.7	40.3	62.7	40.3	20.1	43	5.4	20.1	6.4	20.1	819.4	884.2	42.4	84.9
Asteraceae sp4	20	107.4														
<i>Lachemilla</i> sp	23.5	57.3											2704	6448	8.5	26.8
<i>Crassula paludosa</i>	11.7	28.6							7.5	26.8	8.5	26.8	5.2	13.4		
<i>Laestadia muscicola</i>	11.7	40.3	27.5	53.7					11.7	40.3			191	261		
Asteraceae sp3	11.7	28.6	8.8	26.8												
<i>Rhynchospora</i> sp	7.5	26.8			270.3	214.7	225.7	303.9					2661	1858	1710	4507
<i>Pernettya prostrata</i>	7.5	26.8	13.7	40.3	22.7	40.3			28.2	120.8						
<i>Hydrocotyle bonplandii</i>	7.5	26.8									12.7	40.3	666.3	835.3	161.3	174.2
<i>Calamagrostis effusa</i>	7.5	17.9							14	35.8	8.5	26.8				
<i>Azorella</i> sp	3.2	13.4			94	43.8			116.4	669.7						
<i>Eleocharis stenocarpa</i>					282.5	76.2			8.5	17.9	12.7	40.3	1613	2354	428.6	1013
<i>Lachemilla</i> spp			13.7	40.3	64.6	120.2			19.1	60.4	12.7	40.3	7482	8682	432.9	537.1
<i>Luzula denticulata</i>					55.5	41					12.7	28.6	55.2	56.8	8.5	17.9
<i>Poaceae</i> Sp3			13.7	40.3	38.7	40.3					25.5	53.7	1592	2107	199.5	374.3
Asteraceae sp 2					32.7	40.3	12.7	40.3								
<i>Gamochaeta</i> sp2					28.5	17.9										
<i>Galium</i> sp													5.2	13.4	4.2	13.4
Asteraceae sp5													25.5	35.8		
<i>Nertera granadensis</i>													36	93.4		
<i>Pilea</i> sp													48.2	94.8		
<i>Siegesbeckia jorallensis</i>													42.4	91.7	127.3	147
<i>Stachys</i> cf <i>elliptica</i> .													46.7	88.2	206.5	556
<i>Galium</i> sp													63.7	147.4	118.8	269.8
<i>Cerastium imbricatum</i>													72.1	149.8	8.5	26.8
<i>Juncaceae</i> sp 2													174	215	165.5	255.8
<i>Juncaceae</i> Sp1									8.5	17.9			275.9	403.2	104.6	147.1
<i>Geranium sibbaldioides</i>									25.5	53.7			534.7	330.7	174	171.5
<i>Paspalum bonplandianum</i>													543.2	721	63.7	120.5
<i>Cotula minuta</i>													725.7	1632	12.7	40.3
<i>Muehlenbergia cleefii</i>													1233	1198	280.3	499.4
<i>Tilaea</i> sp													1719	5346	34	79.5
<i>Isoplepis</i> sp													12.7	40.3	2084	2558
<i>Ranunculus nubigenus</i> .													3535	5382	772.4	1172
<i>Caryophyllaceae</i> Sp 3													8042	13218	1970	4158
<i>Puya</i> sp			12.7	40.3												
Total por profundidad	9133		3840		4194		1376		4021		595.4		39138		17442	
Total suma P1+P2	12973				5570				4616				56580			