

**DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL, PAPEL EN LOS ECOSISTEMAS Y
AMENAZAS DE LAS POBLACIONES DEL GENERO *Espeletia* (Asteráceae) EN
COLOMBIA.**

OLGA L. VARGAS CARDENAS

**UNIVERSIDAD DISTRITAL FRANCISCO JOSÉ DE CALDAS
FACULTAD DE CIENCIAS Y EDUCACIÓN
PROYECTO CURRICULAR DE LICENCIATURA EN BIOLOGÍA
BOGOTÁ D.C.**

2016

**DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL, PAPEL EN EL ECOSISTEMA Y AMENAZAS
DE LAS POBLACIONES DEL GENERO *Espeletia* (Asteraceae) EN COLOMBIA.**

OLGA L. VARGAS CARDENAS

Proyecto de Trabajo de Grado para optar al título de Licenciado en Biología

DIRECTOR

Lic. GUSTAVO GIRALDO.

UNIVERSIDAD DISTRITAL FRANCISCO JOSÉ DE CALDAS

FACULTAD DE CIENCIAS Y EDUCACIÓN

PROYECTO CURRICULAR DE LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

BOGOTÁ D.C.

2016

CONTENIDO

	Pág.
RESUMEN	6
INTRODUCCIÓN	7
1. PLANTEAMIENTO	10
1.1. PROBLEMA	10
1.2. JUSTIFICACIÓN	10
1.3. MARCO TEÓRICO	10
1.3.1. Páramo.	11
1.3.2. <i>Espeletia</i>	12
1.3.3. Papel ecológico.	12
1.3.4. Amenazas del genero <i>Espeletia</i> .	13
1.3.5. Sistemas de Información Sobre Biodiversidad (SiB).	13
1.4. OBJETIVOS	14
1.4.1. General.	14
1.4.2. Específicos.	14
2. METODOLOGÍA	15
2.1. Revisión de los registros biológicos reportados sobre el género <i>Espeletia</i> en Colombia.	15
2.2. Verificación de los registros obtenidos.	15

2.3. Selección de las especies del genero <i>Espeletia</i> con mayor número de registros.	15
2.4. Comparación del rango de distribución altitudinal.	16
2.4.1 Prueba de normalidad.	16
2.4.2. Análisis estadístico.	16
2.4.3. Diagramas de cajas.	16
2.5. Elaboración de mapa de distribución geográfica de los registros con mayor reporte.	17
2.6. Revisión bibliográfica sobre anatomía y morfología sobre la <i>Espeletia</i> .	17
2.7. Revisión bibliográfica papel ecológico del genero <i>Espeletia</i>	17
2.8. Revisión bibliográfica sobre amenazas del genero <i>Espeletia</i> .	18
3. RESULTADOS	19
3.1. Distribución del genero <i>Espeletia</i> en Colombia.	19
3.2. Morfología y anatomía del genero <i>Espeletia</i> .	20
3.3. Papel ecológico de la <i>Espeletia</i> .	26
3.3.1. Fauna en la necromasa.	27
3.3.2. Fauna en las rosetas.	28
3.3.3. Fauna en las inflorescencias.	28
3.3.4. Hongos asociados al género <i>Espeletia</i> .	31
3.4. Amenazas del genero <i>Espeletia</i> .	33
3.4.1. Impacto global.	33
3.4.2. Impactos locales.	34

3.4.2.1. La quema.	35
3.4.2.2. La ganadería.	37
3.4.2.3. La agricultura.	38
3.4.2.4. La minería.	41
3.4.2.5. Recolección de leña.	42
3.4.2.6. Turismo.	43
3.4.2.7. Patologías en las especies del genero <i>Espeletia</i> .	43
4. DISCUSIÓN	46
5. CONCLUSIONES	49
6. RECOMENDACIONES	51
7. AGRADECIMIENTOS.	52
9. BIBLIOGRAFÍA	57

RESUMEN

En el presente trabajo se realizó un análisis de la distribución en el gradiente altitudinal del género *Espeletia* para Colombia y la revisión bibliográfica de la morfología y anatomía, el papel ecológico en los ecosistemas de páramos y las amenazas que están afectando su población. Para esto, se descargaron los registros reportados de este género desde la plataforma SIB correspondientes a los herbarios del instituto de ciencias naturales de la universidad nacional de Colombia (ICN), el instituto de investigación de recursos biológicos Alexander Von Humboldt, jardín Botánico de Medellín y La Asociación Red colombiana de recursos naturales de la sociedad civil (RESNATUR). Los datos obtenidos fueron analizados con el estadístico PAST. Se encontraron registros desde los 1950 hasta los 4500 msnm, pero la mayoría se encontraban en un rango altitudinal de 3100 a 3600 m.s.n.m. Se evidencio que el género *Espeletia* presenta una distribución altitudinal diferenciada y la mayoría de registros se encuentran en las franjas altoandina-subpáramo, subpáramo y páramo propiamente dicho. Esta diferenciación altitudinal puede deberse a las características abióticas que se presentan en cada franja del páramo. Los estudios a nivel anatómico y morfológico del genero *Espeletia* en los páramos de Colombia son muy escasos, se encuentran algunas investigaciones sobre este tema realizadas por Mora- Osejo, muestra las principales características morfoanatómicas de las plantas de páramo relacionándolas con las condiciones ambientales a las que las plantas del páramo están sometidas. No obstante, sobre el papel en los ecosistemas, se encuentran una amplia variedad de trabajos realizados en Colombia sobre las relaciones ecológicas entre fauna y microflora con el género *Espeletia*, se ha encontrado que estas plantas albergan una gran variedad y diversidad de fauna principalmente de artrópodos. En cuanto a las amenazas existen varias investigaciones en Colombia, en Mérida Venezuela y Ecuador que ratifican, el impacto negativo de las diferentes actividades humanas en sobre estas poblaciones frágiles.

Palabras claves: *Espeletia*, distribución, morfología, papel ecológico, amenazas.

INTRODUCCIÓN

Colombia es el país con mayor extensión de paramos en el planeta, cuenta con 14.434 Km² entre los cuales encontramos con mayor extensión los paramo húmedos, paramos secos y súperparamos. (Hofstede, Segarra, & Mena, 2003). La región de vida paramuna comprende extensas zonas que coronan las cordilleras entre el bosque andino y el límite inferior de las nieves perpetuas. Está definida como región natural por la relación entre el suelo, el clima, la biota y la influencia humana (Rangel, 2000). La circulación del aire en los Andes tropicales está influida por la interacción de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) con controles locales sobre el clima debido al enfriamiento adiabático de las parcelas de aire ascendente y la inversión de los vientos con los cambios diurnos de temperatura (Hastenrath, 1982; Barry y Seimon, 2000; Garreaud y Aceituno, 2007). Los vientos alisios tienden a producir 130 masas de aire húmedo en el piedemonte de la cordillera oriental durante gran parte del año (Young, 2011). Estos paisajes naturales son sitios abiertos donde crece el frailejón del género *Espeletia* (Hofstede, Segarra, & Mena, 2003).

Los frailejones más que cualquier otro grupo de plantas simbolizan y caracterizan el páramo, pues constituye uno de los componentes principales en las comunidades de alta montaña (Sturm, 1990). En las zonas bajas de esta región penetran en los matorrales o en las partes abiertas del bosque andino y en las zonas más altas son dominantes especialmente en los páramos de gramíneas (Sturm, 1990). Debido a los mecanismos especiales de dispersión de semillas, la reproducción puede ser muy lenta, de tal manera que un valle o una montaña son barreras eficaces para la dispersión, así una población puede llegar a estar aisladas de otras poblaciones durante mucho tiempo. (Cuatrecasas, 1986) Esta restricción en términos de dispersión favorece la especiación, por tal razón encontramos un alto grado de endemismo de las cuales algunas son exclusivas de Colombia.

La mayor concentración del grupo se encuentra en los Andes de Venezuela, seguido por la Cordillera oriental de Colombia, sólo un reducido número de especies crece en la Sierra Nevada de Santa Marta, las cordilleras central y occidental, el macizo colombiano y el Nudo de los Pastos, mientras que solo una especie alcanza la Cordillera de Ecuador. (Calderón,

Galeano, & García, 2005). Las condiciones adversas de la alta montaña tropical han llevado a la evolución de características morfológicas y fisiológicas propias de los organismos que la habitan (Azocar y Rada, 1993). Entre las características de los climas tropicales de alta montaña se destacan: las variaciones diurnas de temperatura (sarmiento, 1986), la entrada de energía radiante y bajas temperaturas del aire. Otras variaciones que se presentan son: reducción de la evapotranspiración y el incremento de nubosidad y la niebla. (Hamilton, 1995; Bruijnzeel, 2005; Körner 2000, 2007; Young, 2011). A una mayor altitud la temperatura promedio disminuye, pero el rango diario puede aumentar (Young, 2011). Pero no solo condiciones físicas se ven afectadas con el aumento de altura, características bióticas también cambian, tal es el caso de la riqueza, la cual disminuye a medida que aumenta la elevación (Kessler et al., 2011), además con la variación altitudinal la composición florística cambia.

El régimen térmico del ecosistema de paramo, determina que el agua no esté siempre disponible para cubrir las demandas evaporativas durante la mayor parte del año y principalmente en las horas de la mañana, cuando el agua del suelo está congelada o su absorción es limitada por la baja permeabilidad de las membranas de las raíces (Azocar y Rada, 1993). El género *Espeletia* es uno de los que muestra caracteres morfológicos para resistir las condiciones extremas de los páramos, dichas características, que se cree, influyen en la economía hídrica y de carbono son: la necromasa que rodea el tallo de especies caulescentes, la voluminosa médula central y la pubescencia foliar (Azocar y Rada, 1993).

Por su importante papel ecológico, Algunas especies de frailejones han sido objeto de diversos estudios de morfología (Sierra y Mora- Osejo, 1994) anatomía, (Mora, Becerra y Caba, 1994) fisiología (Mora- Osejo,1994) y relaciones ecológicas (Brand,1994; Sturm, 1990) entre estas plantas y animales. En Colombia, según los registros en la plataforma SIB del instituto Alexander Von Humboldt, se han reportado 74 especies y según el libro rojo de plantas de Colombia se conocen 64 especies, de las cuales, 36 están amenazadas, el 53% están en alguna categoría de amenaza y de estas, 23 especies están en categorías de altas amenazas, es decir en las categorías En peligro crítico o en peligro. (Calderón, Galeano, & García, 2005) . En este trabajo se busca mostrar la distribución altitudinal de las especies del género *Espeletia* que presentan una mayor cantidad de registros en la plataforma SIB de

Instituto Von Humboldt, de esta manera, buscar una posible explicación de dicha distribución a partir de información bibliográfica, además comprender su papel en los ecosistemas tropicales de alta montaña y las diversas amenazas a las que están siendo sometidas sus poblaciones.

1. PLANTEAMIENTO.

1.1. PROBLEMA.

¿Cómo se distribuyen las diferentes especies del genero *Espeletia* a lo largo del gradiente altitudinal en los páramos de Colombia, cual es el papel dentro de este ecosistema y cuáles son las amenazas a sus poblaciones?

1.2 JUSTIFICACIÓN.

Esta revisión bibliográfica pretende realizar un análisis de la distribución del gradiente altitudinal, el papel que cumple en el ecosistema y a que amenazas se ven enfrentados actualmente las especies del genero *Espeletia* en Colombia.

En nuestro país los frailejones genero *Espeletia* cuentan con la mayor extensión de área a nivel global, se distribuyen en los ecosistemas de alta montaña y presentan un alto grado de endemismo, algunos incluso son exclusivos de Colombia. Es fundamental resaltar el papel ecológico en los páramos pues diversos estudios han encontrado que los frailejones albergan una variada y abundante fauna especialmente de artrópodos, también son importante para algunas aves de alta montaña. Sin embargo, estas especies se están viendo afectados por amenazas humanas y ambientales.

A pesar que estas plantas cumplen un papel fundamental y se encuentran en gran parte de los páramos de Colombia, no se han hecho estudios acerca de su distribución altitudinal y muchas personas desconocen su papel en los ecosistemas de paramo y las amenazas a las que se ven enfrentados. Por lo tanto, en esta revisión bibliográfica se realizará un análisis de la distribución altitudinal de las especies del género *Espeletia* en Colombia y además de contribuir al reconocimiento del papel ecológico y las amenazas a sus poblaciones.

1.3. MARCO TEÓRICO

1.3.1. Páramo.

El páramo es considerado como un ecosistema natural y transformado de alta montaña exclusivo del neo-tropical, abarcan extensas zonas que coronan las cordilleras y se ubican entre andino y el límite inferior de la nieve, son reconocidos por su alta diversidad con respecto a otros ecosistemas de alta montaña (Sarmiento & León, 2015).

Colombia es considerado como el núcleo de los páramos, ya que posee la mitad de la superficie de estos paisajes a nivel mundial, albergan una enorme y singular diversidad biológica, además de la heterogeneidad, que se encuentra distribuida en las tres cordilleras (Rivera, 2001).

Estos ecosistemas se caracterizan por temperaturas frías y un balance hídrico positivo causado por las altas tasas de cobertura de nubes, niebla y precipitación horizontal. La temperatura diaria es mucho mayor que la temperatura media es estacional, con heladas nocturnas comunes. Estas las condiciones permiten que se produzca el crecimiento sólo durante breves períodos de cada día, El Establecimiento de las plántulas es, por lo tanto, difícil. Los suelos son a menudo de origen volcánico y relativamente fértil. Topografía y la pendiente aspectos conducen a una gama de condiciones de humedad de seco a húmedo, y de lleno a una exposición limitada a los vientos predominantes y la luz solar. Los páramos son bien conocidos por su capacidad para almacenar agua y materia orgánica en el suelo y la vegetación.

El piso paramo puede dividirse en tres subpisos:

Subpáramo: es la zona de transición entre el bosque altoandino y el páramo propiamente dicho, se caracteriza por la presencia de arbustos y árboles bajos, entremezclado con la vegetación propia del páramo (Cuatrecasas, 1954). Esta franja paramuna, que se encuentra muy bien delimitada en la cordillera Oriental, no lo está en las cordilleras Central y Occidental ni en la Sierra Nevada de Santa Marta, debido a que en estos lugares no se desarrollan la mayoría de las especies vegetales que la caracterizan (Rivera, 2001).

Páramo propiamente dicho o páramo medio: De las tres franjas de páramo, es la más extensa y la mejor consolidada ecológicamente. En ella imperan condiciones extremas de temperatura y clima, el paisaje es aparentemente uniforme y tranquilo; con bastante viento

(Rivera, 2001). A esta sección pertenecen las formaciones de gramíneas y caulirrosuletum (*Espeletia* sp.) (Cuatrecasas, 1954).

Superpáramos: se encuentran más arriba de los 4500 msnm está dominado por la *Espeletia*, la vegetación es dispersa y disociada, el suelo es pobre sobre cascacos, arenas y gravas, en esta zona se encuentran muchos endemismos localizados (Sturm, 1990).

1.3.2. *Espeletia*

Dentro de las especies más representativas de los ecosistemas de alta montaña se encuentran los frailejones taxonómicamente hacen parte de la familia Asteraceae, tribu Heliantheae y subtribu Espeletiinae, la cual comprende 8 géneros, entre los cuales encontramos el género *Espeletia*, con más de 100 especies endémicas de Venezuela, Ecuador y Colombia (Sánchez, 2004). Generalmente se encuentran por encima de los 3000 metros de altitud y presentan diferentes formas de crecimiento relacionado con el tipo de vegetación donde se encuentran (Sánchez, 2004). La mayoría de los frailejones pueden alcanzar varios decenios, se han registrado especies de 130 a 170 años (Monasterio, 1986).

1.3.3. Papel ecológico.

Por sus características físicas, el frailejón se constituye en un ecosistema en miniatura. Debido a la alta proporción de material muerto unido a la planta, se crea un hábitat en el cual se integran el subsistema productivo, compuesto por los órganos vivos y sus visitantes esporádicos y el degradativo, integrado por las partes descompuestas de la planta y sus descomponedores acompañantes. (Rivera, 2001)

Estudios detallados de la ecofisiología del frailejón, demuestran que el 73,5% de la materia total de la planta se presenta como necromasa, mientras que el 26,5% es biomasa viva —raíces, tallos, hojas, inflorescencias, semillas—. Utiliza muy poca energía en las raíces, lo cual indica que explota poco volumen de suelo, pero invierte gran cantidad de energía en la reproducción; el 33% de la parte viva está destinado a las estructuras reproductivas, como las inflorescencias, cuyo ciclo de vida es muy largo —en algunas especies pueden alcanzar un año (Rivera, 2001).

1.3.4. Amenazas del genero *Espeletia*.

Páramos son sensibles a las perturbaciones por un sin número de razones. Su distribución en parcelas relativamente pequeñas las hace especialmente vulnerables a los efectos de borde. Actualmente este es un ecosistema sometido a una fuerte influencia humana con un régimen de disturbios que incluye tanto naturales como antrópicos. Entre los disturbios antrópicos que afectan los páramos y por lo tanto al género *Espeletia*, son: el cambio climático, la quema, la ganadería extensiva, la agricultura, turismo y la minería (Hofsdete, Segarra & Mena, 2003). Entre las amenazas naturales tenemos herbívora por animales de alta montaña e infecciones causados por individuos patógenos (Buitrago, Vanegas, & Ramos, 2015).

1.3.5. SiB Colombia.

“El SiB Colombia es una iniciativa nacional, de carácter colaborativo, que usa tecnologías de punta con el propósito de brindar acceso libre a información sobre la diversidad biológica del país para la construcción de una sociedad sostenible. Esta iniciativa facilita la publicación en línea de datos sobre biodiversidad y su acceso a una amplia variedad de audiencias a través de su portal de datos: <http://data.sibcolombia.net>.

El SiB Colombia fue creado como respuesta a los compromisos adquiridos por el país con la ratificación del Convenio sobre Diversidad Biológica y en consecuencia con el Código de Recursos Naturales (Decreto 2811 de 1974) y con la Ley 99 de 1993, los cuales determinan la creación del Sistema de Información Ambiental para Colombia (SIAC). Su concepción partió también de la necesidad de rescatar y aprovechar el trabajo previo y la experiencia de otras personas y entidades en cuanto a gestión de información sobre biodiversidad, como los demás institutos de investigación del Sistema Nacional Ambiental (SINA) y la comunidad académica y científica. Así mismo, el desarrollo y la coordinación del SiB fueron encomendados al Instituto Humboldt desde el momento mismo de su creación (Decreto 1603 de 1994).

Como alianza nacional, el SiB Colombia está liderado por un Comité Directivo que convoca a directores y representantes del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, el INVEMAR, el Instituto SINCHI, el IIAP, el IDEAM, el Instituto Humboldt, y la Universidad Nacional de Colombia, e integra a una red de entidades (universidades, ONGs, colecciones

biológicas, entre otras) que publican, administran y/o usan datos sobre la diversidad biológica del país.” Tomado de <http://www.humboldt.org.co/es/servicios/sib-colombia>.

1.4. OBJETIVOS.

1.4.1 GENERAL.

Realizar una revisión bibliográfica acerca la distribución geográfica, amenazas a las que se ven enfrentadas y el papel en el ecosistema; de las poblaciones del género *Espeletia* en los páramos de Colombia.

1.4.2. ESPECIFICOS.

Analizar la distribución en el gradiente altitudinal de las especies del género *Espeletia* con más reportes en Colombia en la plataforma SiB, de instituto Alexander Von Humboldt.

Relacionar la anatomía y morfología de las especies del género *Espeletia* en Colombia con su rango de distribución altitudinal a partir de información bibliográfica.

Entender el papel de las especies del género *Espeletia* en los ecosistemas tropicales de alta montaña (páramos) en Colombia.

Reconocer las amenazas a las que están sometidas las especies del género *Espeletia* en los páramos de Colombia a partir de una revisión de los diferentes estudios sobre este género.

2. METODOLOGÍA

2. METODOLOGÍA.

2.1. Revisión de registros biológicos reportados sobre el género *Espeletia* en Colombia.

Desde la SiB, del instituto Humboldt se descargaron los registros del genero *Espeletia* en Colombia correspondientes a los nodos del instituto de ciencia naturales de la universidad nacional de Colombia (ICN), el instituto de investigación de recursos biológicos Alexander Von Humboldt, jardín Botánico de Medellín y La Asociación Red colombiana de recursos naturales de la sociedad civil (RESNATUR).

2.2. Verificación de registros obtenidos.

Ingresamos a la colección de algunos herbarios por internet, para confirmar la veracidad de algunos datos sobre las especies de genero *Espeletia* reportados en la plataforma del SiB.

2.3. Selección de las especies del género *Espeletia* con mayor número de registros.

Se seleccionaron 19 especies del genero *Espeletia* que presentaban mayor número de registros (por lo menos 30 registros), las especies que tenían registros menores a 30, no es significativo para el análisis de su distribución altitudinal.

2.4. Comparación del rango de distribución altitudinal.

Para comparar el rango de distribución altitudinal para cada uno de los registros seleccionados del género *Espeletia* reportadas en el SiB, se utilizó el programa PAST, en el cual se hizo una prueba de normalidad de datos, se aplicó una prueba estadística y se realizó diagramas de cajas para su respectivo análisis.

2.4.1. Prueba de normalidad

Se realiza la prueba Normal Probability plot para ver si los datos seleccionados presentan una distribución normal (datos paramétricos o no paramétricos), la prueba arrojo

$P= 0.993$, es decir el 90 % de los datos no tienen una distribución normal. Por lo tanto, se buscó una prueba estadística para datos no paramétricos.

2.4.2. Análisis estadístico

Todos los análisis estadísticos se realizaron en el programa PAST, para analizar la distribución altitudinal de los datos, se realizaron pruebas estadísticas para datos no paramétricos, en la que los valores $P \leq 0.05$ fueron aceptados como significativos.

Para el analizar la diferencia altitudinal de las especies seleccionadas, se aplicó esta prueba Kruskal-Wallis para ver si existían diferencias significativas en los datos reportados de la plataforma de SiB, en la distribución altitudinal de las especies del genero *Espeletia*.

2.4.3. Diagramas de cajas

Se realizaron 5 diagramas de cajas con su respectivo análisis en Kruskal –Wallis. Se hizo un diagrama en donde se veía la distribución altitudinal de las 19 especies por separado ($P= 9, 564 E-116$) y uno en el que se agrupaban todas en una sola caja ($P= 3,263 E-125$), luego se realiza tres diagramas de caja para los registros de las especies con mayor altitud ($P= 0,0005674$), otro con los registros de las especies con menor altitud ($P= 1,219 E- 11$) y finalmente los registro de las especies con rangos intermedios($P=3,341 E-12$).

2.5. Elaboración de mapa de distribución geográfica de los registros con más reportes encontrados.

Con los datos suministrados de ubicación biográfica (de latitud y altitud) de las especies que estaban georreferenciadas en la plataforma del SIB se subieron a ArcGis (sistema de información Geográfica), en total fueron 510 puntos los que se representaron en el mapa. Los puntos fueron cargados sobre dos mapas de Colombia uno con los departamentos y otro con las cordilleras. Luego se hace un esquema de agrupación geográfica de los datos georreferenciados en la plataforma del SiB de los reportes del genero *Espeletia* en Colombia.

2.6. Revisión bibliográfica sobre anatomía y morfología de los registros encontrados.

Se realizó una revisión bibliográfica sobre la anatomía y morfología, en revistas científicas indexadas nacionales e internacionales; repositorios y trabajos de grado de las Universidades de los Andes, Javeriana y Nacional; libros de Instituciones ambientales como IDEAM, Instituto Alexander Von Humboldt y corporaciones autónomas regionales, de los estudios realizados sobre especies del género *Espeletia* en Colombia. También se realizó la revisión bibliográfica en la plataforma del Instituto de ciencias de la Universidad de los Andes de Mérida Venezuela, investigaciones de los páramos del Ecuador y otros países que comparten ecosistemas similares a los páramos colombianos, sobre la vegetación de las especies del género *Espeletia*.

2.7. Revisión bibliográfica sobre el papel ecológico.

Se realizará una revisión bibliográfica sobre papel ecológico del género *Espeletia* en el ecosistema de páramo, en revistas científicas indexadas nacionales e internacionales; repositorios y trabajos de grado de Universidades de los Andes, Javeriana y Nacional; libros de Instituciones ambientales como IDEAM e Instituto Alexander Von Humboldt y corporaciones autónomas regionales, de los estudios realizados sobre especies del género *Espeletia* en Colombia, también se realizó la revisión bibliográfica en la plataforma del Instituto de ciencias de la Universidad de los Andes de Mérida Venezuela e investigaciones de la vegetación de ecosistemas de otros países con similitud a los paisajes de alta montaña de Colombia.

2.8. Revisión bibliográfica sobre amenazas.

Se realizará una revisión bibliográfica sobre amenazas humanas y ambientales a las que están siendo sometidas, en revistas científicas indexadas nacionales e internacionales; repositorios y trabajos de grado de Universidades de los Andes, Javeriana y Nacional; libros de Instituciones ambientales como IDEAM, Instituto Alexander Von Humboldt, de los estudios realizados sobre especies del género *Espeletia* en Colombia, también se realizó la revisión bibliográfica en la plataforma del Instituto de ciencias de la Universidad de los Andes de Mérida Venezuela e investigaciones de la vegetación de ecosistemas de otros países con similitud a los paisajes de alta montaña de Colombia.

3. RESULTADOS

3.1. Distribución del género *Espeletia* en Colombia.

Se obtuvieron registros de 74 especies desde la plataforma SIB del Instituto Von Humboldt y de estas se seleccionaron las 19 especies con un mayor número de registros para analizar su distribución altitudinal. Según los resultados obtenidos el rango altitudinal de las 19 especies seleccionadas del género *Espeletia* va desde los 1950 msnm a los 4500 msnm (Figura. 1a) aunque el 50 % de los registros se encuentra en un rango que va desde los 3100 hasta los 3600 msnm. Adicionalmente se presentan diferencias en la distribución altitudinal (figura 1b) y geográfica (Figura 2a), entre las diferentes especies y se puede apreciar que algunas especies presentan un rango de distribución altitudinal amplio y otras un rango restringido (Figura 1b). Gran parte de las especies se encuentran concentradas en algunos departamentos de Colombia (figura 2b).

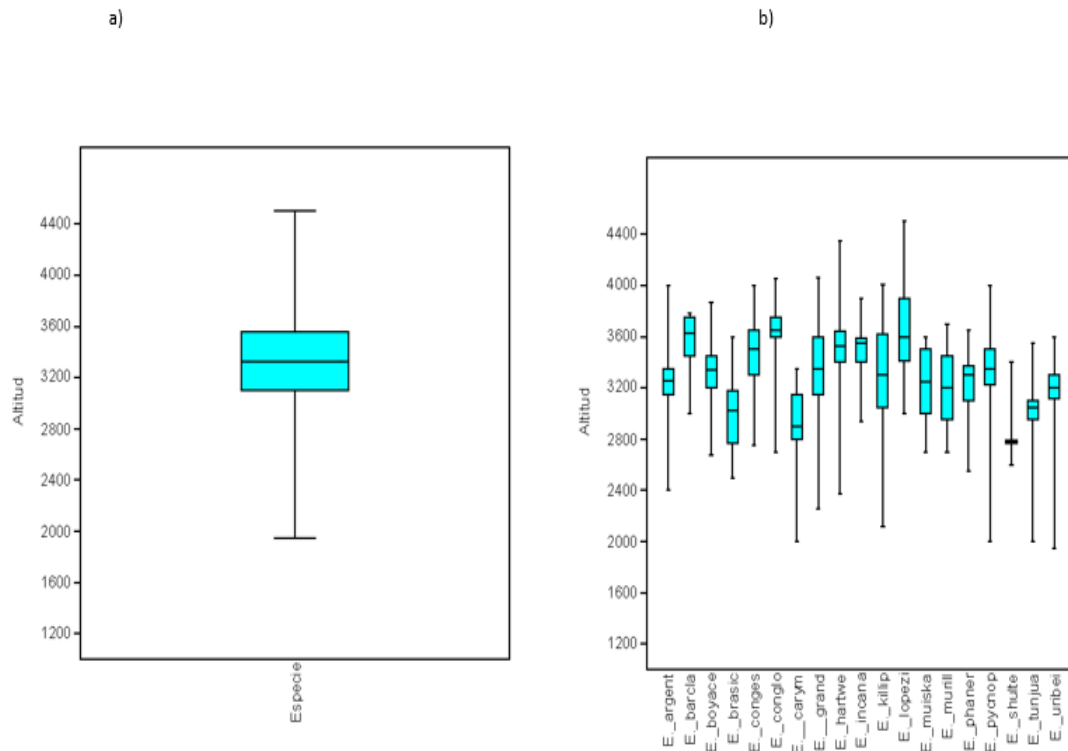


Figura 1. a) Rango de distribución altitudinal del género *Espeletia* teniendo en cuenta solo las 19 especies con mayor número de registro en las bases de datos de la plataforma SIB. b) Distribución

altitudinal de las 19 especies de *Espeletia* con mayor número de registro en las bases de datos de la plataforma SIB. Para algunas especies el epíteto específico no aparece completo debido a limitaciones del estadístico PAST para graficar. Las especies en orden de aparición de izquierda a derecha son, *Espeletia argétea*, *E. barclayana*, *E. brasicoidea*, *E. congestiflora*, *E. conglomerata*, *E. corymbosa*, *E. grandiflora*, *E. hartwegiana*, *E. incana*, *E. killipi*, *E. lopezii*, *E. muisca*, *E. murilloi*, *E. phaneractis*, *E. pycnophylla*, *E. shultesiana*, *E. tunjuana*, *E. uribei*.

La mayor parte de las especies *E. brasicoidea*, *E. corymbosa*, *E. shultesiana* y *E. tunjuana* se distribuyen en rangos altitudinales bajos (Figura 2a), siendo *E. shultesiana* la que presenta el rango de menor altitud, (2750- 2800) m.s.n.m, mientras que la mayor parte de las especies, *E. barclayana*, *E. hartwegiana*, *E. lopezii*, *E. congestiflora*, *E. conglomerata* presentan los rangos de mayor altura, siendo *E. lopezii* la que presenta el rango altitudinal más alto (3400- 3900) msnm) (figura 2b). En los rangos intermedios se encuentran la mayoría de registros de las otras especies: *E. argétea*, *E. boyacensis*, *E. grandiflora*, *E. killipii*, *E. incana*, *E. muisca*, *E. murilloi*, *E. phaneractis*, *E. uribei* y *E. pycnophylla* (Figura 2c).

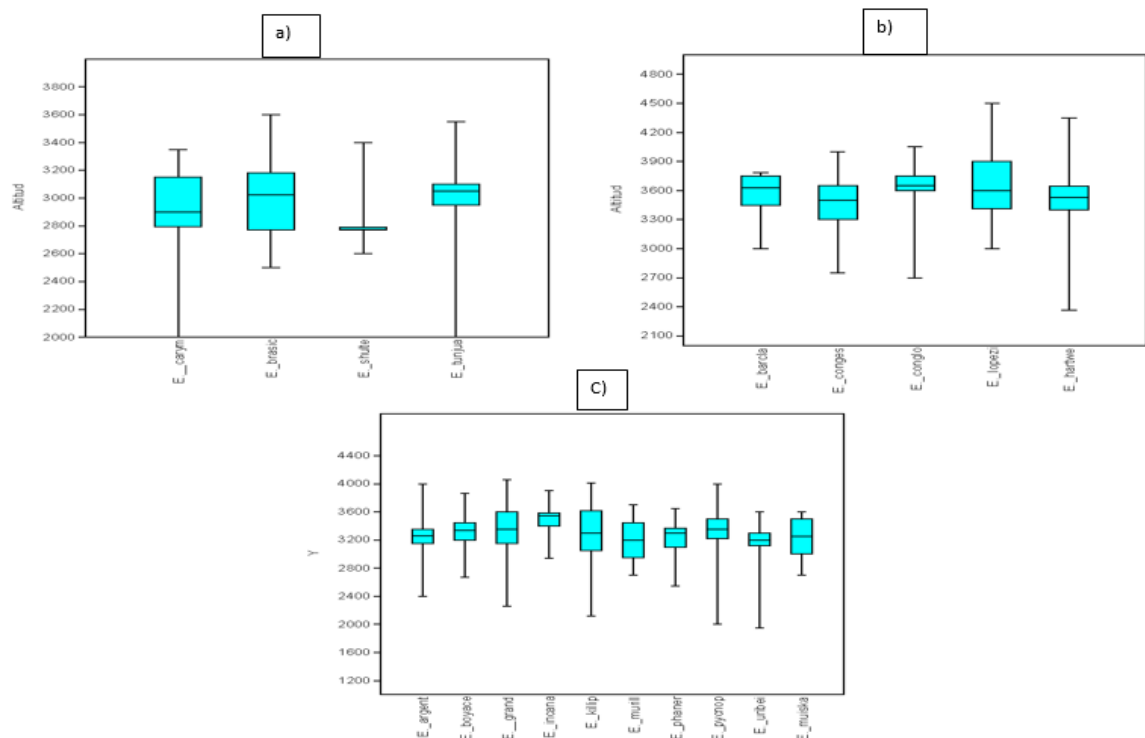


Figura 2. a) Rango de distribución altitudinal de los reportes con los registros más bajos, Las especies en orden de aparición de izquierda a derecha son, *E. brasicoidea*, *E. carymbosa*, *E. shutelsiana* y *E. tunjuana*. b) Rango de distribución de los reportes con los registros más altos, las especies en orden de aparición de izquierda a derecha son, *E. barclayana*, *E. congestiflora*, *E. conglomerata*, *E. lopezii*, *E. hartwegiana*. c) Rango de distribución altitudinal de los reportes con registros intermedios, especies en orden de aparición de izquierda a derecha son, *E. argéntea*, *E. boyacensis*, *E. grandiflora*, *E. incana*, *E. killipi*, *E. murilloi*, *E. phaneractis*, *E. pycnophylla*, *E. uribei* y *E. muiska*.

Los datos reportados de las especies del género *Espeletia* en la plataforma la SIB presentan una distribución anormal (datos no paramétricos), y las pruebas analítica realizadas con Kruskal-Wallis, mostro que existen diferencias significativas en el rango de distribución altitudinal entre las especies del género *Espeletia* registradas en la plataforma del SIB.

En cuanto a distribución geográfica se evidencia que *E. pycnophylla* y *E. shutelsiana* se distribuyen hacia la parte sur de los Andes, en el departamento de Nariño; *E. hartwegiana* en la parte occidental en el departamento del Tolima y en el sur de los Andes entre los departamentos del Cauca y Huila; hacia el norte de los andes en Santander encontramos *E. brasicoidea* y *E. conglomerata*; *E. uribei*, *E. killipii*, *E. grandiflora*, *E. phaneractis*, *E. argéntea*, *E. corymbosa*, *E. barclayana* y *E. murilloi* hacia la parte central de la cordillera oriental de los andes en Cundinamarca y *E. phaneractis*, *E. boyacensis*, *E. congestiflora*, *E. lopezii*, *E. muiska*, *E. incana*, *E. tunjuana*, *E. Conglomerata*, *E. brasicoidea*, *E. argéntea* y *E. murilloi* están distribuidas en la parte norte de la cordillera Oriental los Andes en Boyacá (figuras 3a, 3b y 4).

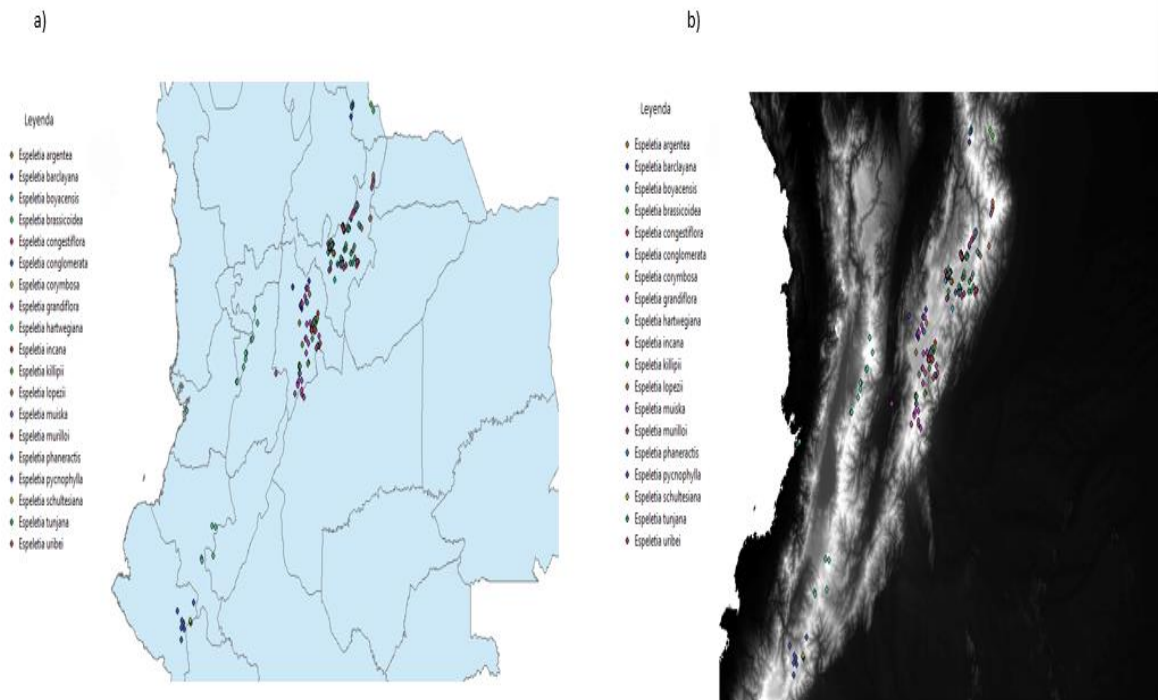


Figura 3. Mapa de distribución geográfica de las 19 especies de *Espeletia* con mayor número de registro en las bases de datos de la plataforma SIB. a) Distribución en los departamentos de Colombia. b) Distribución en la región Andina de Colombia.

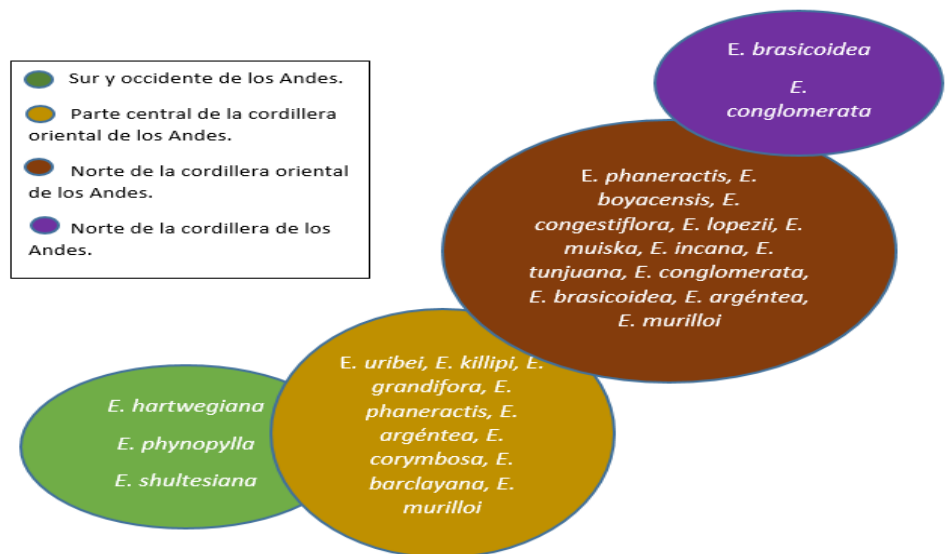


Figura 4. Esquema de distribución geográfica de las 19 especies de *Espeletia* con mayor número de registros en las bases de datos de la plataforma SIB.

3.2. Morfología y anatomía.

Las condiciones adversas de la alta montaña tropical han llevado a la evolución de características morfológicas y fisiológicas propias de los organismos que la habitan (Azocar y Rada, 1993). Entre las características de los climas tropicales de alta montaña se destacan: las variaciones diurnas de temperatura (sarmiento, 1986), la entrada de energía radiante y bajas temperaturas del aire. Otras variaciones que se presentan son: reducción de la evapotranspiración y el incremento de nubosidad y la niebla (Körner 2000, 2007; Young, 2011). Estos cambios obedecen principalmente a la elevación sobre el nivel del mar. A una mayor altitud la temperatura promedio disminuye, pero el rango diario puede aumentar (Young, 2011). Sin embargo, no solo condiciones físicas se ven afectadas con el aumento de altura, características bióticas también cambian, tal es el caso de la riqueza, la cual disminuye a medida que aumenta la elevación (Kessler et al., 2011), además con la variación altitudinal la composición florística cambia y con ello estructura anatómica de las plantas.

El páramo es uno de los ecosistemas característicos de la alta montaña. El régimen térmico de este ecosistema, determina que el agua no esté siempre disponible para cubrir las demandas evaporativas durante la mayor parte del año y principalmente en las horas de la mañana, cuando el agua del suelo está congelada o su absorción es limitada por la baja permeabilidad de las membranas de las raíces (Azocar y Rada, 1993). Por supuesto las plantas tienen que contrarrestar el efecto de estas condiciones y esto se ve reflejado en la estructuración anatómica de sus órganos.

Existen pocos estudios sobre la anatomía y morfología de las plantas de páramo, incluidos las especies del género *Espeletia*. Los páramos son ecosistemas que se distribuyen en cinco países neotropicales (Costa Rica, Perú, Ecuador, Venezuela y Colombia). La información anatómica de las plantas que se encuentran en estos ecosistemas es muy escasa, los primeros que empezaron a suministrarla fueron: Goebel (1891) para los de Venezuela,

Weberbauer (1905) para los páramos de Perú y Spiner (1936) para páramos de Ecuador y Perú.

En Colombia los primeros estudios sobre la anatómica de las plantas de páramo se realizaron en 1994 por Mora- Osejo, en este capítulo revisaremos algunos estudios sobre la morfología y anatomía sobre los frailejones del género *Espeletia* en Colombia y otros países donde se encuentran.

El género *Espeletia* de la familia Asterácea, es el representante más característico de la vegetación de páramo de la alta cordillera Andina de Colombia y Venezuela. En estas regiones muchas son endémicas y tienen características morfológicas y anatómicas importantes en común (Roht, 1973).

Los frailejones presentan diferentes formas de crecimiento, que van desde verdaderos árboles ramificados, de tallos leñosos, que sobrepasan los 8 m de altura, hasta pequeñas rosetas sésiles, sin un tallo evidente y cuya altura no sobrepasa los 20 cm., (Rivera, 2001). Su evolución es un claro ejemplo de adaptación a la alta montaña tropical; mientras en los frailejones más primitivos y de tipo arborescente, la base de las hojas o peciolo tiene forma tubular, en los más evolucionados se da la tendencia a desarrollar un peciolo más aplanado y reducido, que favorece la existencia de una cobertura muy entretejida, para proteger el cuerpo del tallo. La mayoría de los frailejones o caulirrosetas tienen un tallo único (Rivera 2001). Caracteres morfológicos como : la gruesa capa e hojas muertas que rodea el tallo, formas de rosetas , hojas un poco anchas , pero más largas , con presencia de una especie de resina, que provoca un olor característico en esta planta (Roht, 1973), y la voluminosa medula central; son características adaptativas relacionadas con mecanismos para evitar el congelamiento (Bonilla, Sebastian, & Trujillo, 2005) y por otro lado se piensan que influyen en la economía hídrica y de carbono de estas plantas (Azocar & Rada, 1993).

La necromasa de la *Espeletia*, es decir la capa de hojas muertas que rodea el tallo de estas plantas, actúa como aislante térmico, manteniendo su temperatura siempre por encima de 0 C°, aun cuando la temperatura en este por debajo de este valor. También, se ha sugerido, que este cilindro de hojas muertas podría servir para mantener un sistema cerrado de adquisición de nutrientes, sin necesidad de pasar por el suelo (Monasterio, 1986). Se

considera la necromasa es esencial para la supervivencia de las especies de la *Espeletia*. Por otra parte estudios han evidenciado que la posibilidad de presentar necromasa solo está dada para las plantas, cuando estas alcanzan cierta madurez; las plantas pequeñas tendrán que soportar las condiciones drásticas del ambiente, utilizando otros mecanismo como presencia de osmolitos o de sustancias anticongelantes (Bonilla, Sebastian, & Trujillo, 2005). No obstante, Fagua (2002) encontró que la mayor tasa de mortalidad en la *Espeletia grandiflora* se presentó en individuos menores de 37 cm, plantas que aún no desarrollaban necromasa. Adicionalmente, las hojas marcescentes, es habidad para la fauna y microflora altamente diversa y única (Sendoya & Bonilla, 2005; y Anacona *et al.* 2005).

La *Espeletia* presenta hojas xeromorficas. El xeromorfismo se refiere al conjunto de caracteres morfoanatomicos que protegen a las plantas de la pérdida del agua. Este síndrome es muy frecuente en las plantas de páramo (Vargas y Zuluaga, 1985).

En trabajos previos a los de Mora-Osejo *et al.* (1994), ya se hablaba de características xeromórficas en las hojas de las plantas de páramo, que les dan una mayor eficiencia para el almacenamiento de agua (Vargas y Zuluaga, 1985; Sturm y Rangel, 1985). Pero en ninguno de estos trabajos se precisaba sobre la estructura anatómica.

En el trabajo de Mora-Osejo y colaboradores anteriormente referenciado, hacen una descripción anatómica de cada una de las 49 especies que estudiaron. Tipifican las hojas de acuerdo a la diferenciación entre haz y envés y la densidad estomática, describen la cobertura de las hojas y los diferentes tejidos internos; como los son la epidermis, el mesófilo y los haces vasculares. De cada especie muestran un esquema con diferentes grados de detalle.

En el caso de la *Espeletia*, presentan hojas cartáceas, tipo de hojas más abundantes en los paisajes paramunos, que son menos engrosadas en las paredes y con menor lignificación que las hojas coriáceas, tienen laminas delgadas, bifacial, con estomas situados solo en el envés foliar, cubiertos por varios tipos de pelos, se evidencia gran número de criptas en cara adaxial, delimitados por nervios prominentes y densos. Hay tres tipos de pelos que caracterizan estas plantas: pluricelulares, uniseriados, ondulados, vivos, muy largos, ligeramente espiralados, con las paredes gruesas y lignificadas levemente, son numerosas y aumentan aún más con el grosor de la lámina, contribuyen a la regulación de la transpiración

y protegen a los estomas del clima y los cambio de la temperatura de la hoja; pelos uniseriados cortos propios de las criptas, que cubren los estomas y pelos glandulares, encargados de las secreciones de la hoja (Mora-Osejo, Becerra, & Coba, 1994).

La epidermis adaxial presenta características xeromorficas: estratificación del parénquima empalizada, compactación del parénquima esponjoso, y presencia de esclereidas; homogeneidad o compartimentalización del mesófilo; resistencia estomática; presencia de la cámara anterior, epistomática, y posterior y tamaño de la cámara subestomática; espesor de las paredes externas; y de la cutícula de las células de la epidermis adaxial y abaxial; presencia de caracteres estabilizantes en la cámara límite y presencia de tejidos acuíferos en la lámina foliar (Mora-Osejo, Becerra, & Coba, 1994).

Otra característica que se encuentra con frecuencia en las hojas del genero *Espeletia*, es el almacenamiento de agua en diferentes tejidos como la epidermis adaxial, la hipodermis, la vaina parenquimática de los haces conductores, el hidrenquima e incluso en el clorénquima (Mora-Osejo, 1994).

Aparentemente el mayor volumen de área foliar, se presentan en especies con mayor altitud, esto es relacionado con el incremento de la eficiencia de almacenamiento de agua. En estas plantas la presencia de un reservorio de agua (tallo), protegido por una capa de hojas muertas, asegura la presencia de agua, durante periodos de baja disponibilidad debido a las bajas temperaturas (Azocar & Rada, 1993).

La pubescencia foliar, es la característica más xerofítica de estas plantas, por tal razón tiene gran valor adaptativo para las plantas del páramo, les ha permitido su permanencia en estos ecosistemas (Monasterio & Sarmiento, 1991). En la *Espeletia* la pubescencia aumenta con el gradiente altitudinal, pues estos pelos evitan la pérdida de calor en las hojas en los ambiente de los ecosistemas paramunos, es decir, actúa como regulador térmico que mantiene los niveles de temperatura óptimos para procesos como la fotosíntesis y el crecimiento foliar (Goldstein, Rada, Canales, & Zabala, 1989). Llega a reflejar más del 20 % de la radiación incidente, reduciendo cerca de un 10 % la cantidad de radiación asimilada por la hoja; aumenta el grosor de la capa límite, al disminuir la pérdida de calor por

convección durante la transpiración, y retiene humedad, al reducir el efecto abrasivo y la desecación a causa del viento (Azocar & Rada, 1993).

La mayor parte de las *Espeletia* tienen flores periféricas con láminas bien desarrolladas, que la hacen bastantes vistosas al ojo humano y generalmente las glándulas nectáreas están bien desarrolladas (Sturm, 1990). En las inflorescencias o tallos portadores de flores, además de la propensión a reducir su tamaño, se presentan dos grandes estrategias reproductivas: frailejones con floración continua o policárpicos que florecen en ciclos anuales o polianuales y frailejones de una sola floración o monocárpicos; estos individuos, después de muchos años de crecimiento vegetativo, cambian repentinamente a una fase sexual en la que después de florecer mueren (Rivera, 2001). Sánchez en el 2004 encontró variación en las inflorescencias según la elevación, en el caso de las especies de *Espeletia* el número de capítulos disminuía al aumentar la altitud.

Estudios reproductivos en *Espeletia* encontraron que es el principal sistemas reproductivo en estas especies de plantas es la xenogamia, no presenta autopolinización, polinización anemofilia y existe un fuerte sistema de autoincompatibilidad, para que suceda la polinización es necesario vectores bióticos que cumplan esta función (Fagua & Bonilla, 2005).

Sierra y Mora- Osejo realizaron estudios sobre la morfología radical de las plantas de páramos, la *Espeletia* presentó un sistema radical alorríco y raíces límite con ramificaciones hasta el quinto orden, corresponden a la clase uno (plantas bipolares) de (GROFF & KAPLAN, 1988) ya que concuerdan con la definición "plantas de sistema caulinar y radical procedentes de embrión bipolar. Las raíces de primer orden son gruesas en la base y poco a poco se adelgazan hasta casi el estrangulamiento, vuelven luego a ensancharse; en la región distal presentan cicatrices donde se generan raíces de tercer orden lar gas, que reemplazan a la de primero. La ramificación de la mayoría de las raíces de primer orden ocurre en la región distal; las raíces de cuarto orden son de regular longitud y las de quinto orden son braquirrizas, pequeñas y escasas; en general, las raíces gruesas de cualquier orden son ortótropas, es decir que crecen verticalmente y por tanto tienden a profundizar en el sustrato. Mientras que las pequeñas son siempre plagiótropas, es decir son poco sinuosas,

frágiles, de textura suave y color pardo muy pálido. Estas raíces, en cambio, crecen en dirección oblicua u horizontal y tienden a ser superficiales (Sierra & Mora- Osejo, 1995).

La mayoría de los sistemas radicales para las plantas de páramo, se localizan en profundidades entre tres y treinta centímetros y extensiones que alcanzan hasta dos metros (Sierra & Mora- Osejo, 1995).

Otros estudios sobre anatomía de *Espeletia* y plantas afines se han llevado a cabo en ecosistemas de alta montaña de África y Venezuela.

Carlquist (1994) realiza una descripción anatómica tanto de las especies de los páramos como de las presentes en los ecosistemas de alta montaña de África.

Para las rosetas arborescentes al comparar tres géneros *Espeletia* (Las especies presentes en los Andes), *Senecio* (las especies presentes en volcanes de África) y *Lobelia* encuentra similitudes en cuanto a que poseen médula amplia y corteza gruesa, la médula amplia tiene como función el almacenamiento de agua y permite la formación de un cilindro de diámetro ancho que es capaz de soportar un mayor número de hojas que un tallo estrecho. Según el autor las características del xilema no muestran xeromorfia en los tres géneros, aunque *Lobelia* y *Espeletia* tienen elementos del vaso cortos que pueden estar relacionados indirectamente al hábito de roseta.

En cuanto a los tallos se obtuvo en su estudio que las áreas de los rayos vistos en cortes transversales de *Espeletia* y *Lobelia* son grandes y el carecen de pared secundaria en estos rayos se le atribuye una función de almacenamiento de agua. En los tres géneros encontró ausencia de anillos de crecimiento. Para la anatomía de la hoja sugiere xeromorfismo y se propone que para estos géneros el almacenamiento de agua se produce en las hojas más gruesas. Sin embargo no se identifica en este estudio qué células se encargan del almacenamiento y en qué medida lo hacen. Sin embargo, plantea la hipótesis de que la hipodermis (presente en *Senecio* y *Espeletia*) puede servir para almacenamiento. Por último, resalta que los tres géneros poseen hojas nictinastica, lo que hace asumir al autor que posiblemente el parénquima del peciolo en la superficie adaxial se llene de agua por las noches.

En Venezuela Roth (1973) hizo el estudio de la anatomía foliar de las plantas de páramo, analiza algunas características anatómicas de la hoja y su adaptación. Describe las estructuras más xerofíticas para la *Espeletia*, observa tres tipos de pelos diferentes para: el tipo ondulado con membranas engrosadas y paredes transversales en forma de "criba"; el tipo glandular que está representado por pelos gemelos, y el pelo pluricelular que llena las criptas. La base de los pelos ondulados está además rodeada por una "copa" formada de células epidérmicas adyacentes. Dentro de las criptas se hallan pelos pluricelulares y estomas sobre la superficie de la epidermis. También describió el número de nervios del haz y el envez de la hoja, el raquis y los tejidos. El género *Espeletia* muestra, por lo tanto, un gran número de caracteres xerofíticos tan eficaces que la planta puede sobrevivir en un clima tan adversario como los poseen los páramos andinos. Sin embargo, al comparar las características xerofíticas entre dos especies de *Espeletia* (*E. timotensis* y *E. atropurpurea*) encontró mayores características xerofíticas en la especie que vive a una mayor altura.

Todas las características anteriormente descritas, han surgido como estrategias adaptativas por parte de las plantas para contrarrestar las condiciones ambientales adversas que se presentan en los páramos y principalmente el déficit hídrico.

3.3. Papel ecológico de la *Espeletia*.

Los páramos son considerados ecosistemas estratégicos, gracias a sus servicios ambientales como la regulación hídrica (Hofstede, 2003), asimismo el aislamiento topogeográfico en la que se encuentran permitió procesos de especiación, por ende, estos ecosistemas presentan alta tasa de endemismo en su flora y fauna (Cuatrecasas, 1958). Los frailejones, son una de las plantas más representativas y significativas de los ecosistemas de paramunos, ya que mantienen procesos ecológicos, y en general enriquecen los bienes y servicios que ofrecen estos paisajes (Rivera Ospina, 2001). Se caracterizan por su gran tamaño sus hojas son generalmente lanosas, de forma arrosetada e inflorescencias muchas veces vistosas (Sturm, 1990). Gracias a que pueden de captar y secuestrar el agua de rocío y a sus componentes abióticos como bajas temperaturas y la estructura del suelo que retrasan

la evaporación del agua (Villegas & Sesane, 2007), prestan servicios ecosistémicos como evitar la erosión, almacenamiento y captación de agua (Pineda, 2000), en cuanto a su necromasa, las hojas vivas de la roseta e inflorescencias, es usada por microorganismos, insectos y artrópodos para mantener la microfauna del ecosistema (Sturm & Rangel, 1985). También son importantes para algunas aves de alta montaña como *Carduelis spinescens*, las cuales se alimentan de sus semillas (Brand, 1995).

Los artrópodos están dentro de los organismos más representativos en los páramos, pues gracias a su tamaño y plasticidad se adaptan a condiciones ambientales difíciles, como bajas temperaturas y asociaciones a plantas donde obtienen alimento y protección (Somme, 1986); los frailejones han mostrado una rica variedad de individuos, especies y grupos de artropofauna. Estas poblaciones de *Espeletia* sirven de refugio, alimentación y vivienda para varias especies (Sturm & Rangel, 1985), que se encuentran en diferentes secciones a lo largo de la necromasa de la *Espeletia* (Sendoya & Bonilla, 2005), igualmente se encuentran frecuentemente en las rosetas y las inflorescencias (Sturm, 1990).

En algunos frailejones que crecen en los Páramos cerca de la ciudad de Bogotá, más de 80 especies de artrópodos están asociados al abrigo de las hojas muertas, y muchas de estas especies han vivido allí durante todo su ciclo de vida; en las rosetas de las hojas vivas se encuentran más de 10 especies, que pueden causar algún daño en las hojas, aunque en menor cantidad que el causado por el ganado; en las inflorescencias se han descubierto más de 35 especies de artrópodos, de los cuales algunos visitan las flores por corto tiempo para consumir su néctar o polen y esto a la vez contribuyen a los procesos de polinización de estas plantas (Sturm, 1990).

3.3.1. Fauna en la necromasa.

Los grupos característicos de artrópodos asociados a las hojas muertas de la *Espeletia* en casi todos los páramos son: Acari, Collembola, Aranea, larvas de Coleópteras y Lepidóptera, Pseudococcidae y Curculionidae, en el anillo de las hojas muertas, en las bases foliares de las hojas muertas y hojas vivas y recientemente muertas; a lo largo de la necromasa casi siempre se encuentra saprófagos como el Acari en mayor abundancia y constancia y Callembola (Sturm & Rangel, 1985) y (Sendoya & Bonilla, 2005). Las mejores

condiciones microclimáticas y la mayor disponibilidad de recursos para la comunidad de artrópodos se encuentra en la necromasa más cercana al suelo, gracias probablemente al mayor tiempo de la necromasa en esa zona, siendo esta sección la de mayor abundancia y diversidad (Sendoya & Bonilla, 2005). Las hojas muertas de los frailejones pueden cumplir el papel de hojarasca de los bosques montanos, pues se han encontrado semejanzas importantes entre la fauna que albergan (Sturm, 1990). También en el abrigo de las hojas muertas, que por lo general persiste durante mucho tiempo, presenta en el interior un sistema de espacios, formado por las partes basales que dejan solamente hendiduras pequeñas entre sí y por la posición inclinada retienen el agua lluvia, por tal razón son más húmedas (Sturm, 1990).

En el estudio realizado por (Eraso & Ángela, 2016) se encontró interacciones entre las plantas *Espeletia argéntea* y *E. grandiflora* con insectos, y se comprobó que hay una mayor diversidad de artrópodos asociados a las especies encontradas en áreas con menor intervención antrópica, ya que la vegetación que lleva mayor tiempo establecida en un lugar ofrece una mayor estabilidad ambiental y mayor diversidad específica de artrópodos (Brown, 1984), por tal razón los frailejones en áreas sin intervención del hombre a gran escala, presentan asociaciones propias del páramo, las cuales han estado allí durante mucho tiempo, asociados con artrópodos específicos (Sturm & Rangel, 1985). La mayor riqueza de artropofauna encontrada por Eraso en la necromasa de la *Espeletia* (*E. argéntea* y *E. grandiflora*) fue de las familias de Himenóptero y Coleóptera.

Hasta el momento no se han encontrado daños causados por la fauna del abrigo, al parecer la corteza del tronco, el contenido de dipertenos y el anillo de las bases foliares que conservan estas especies durante mucho tiempo, los protegen contra los daños de la fauna del abrigo exterior (Sturm, 1990).

3.3.2. Fauna en las rosetas.

La fauna de artrópodos en las rosetas es mucho más pobre en especies y taxas mayores, que las encontradas asociadas al abrigo de la necromasa, solo un grupo alcanza abundancias grandes, los *Oribatei* (Acari). Se pueden encontrar hasta 100 individuos por hoja; en menor cantidad se encuentran *Callembola*, *Arthropleona*, *Pseudococcidae*,

Membracidae. Esporádicamente en diferentes páramos se encuentran larvas de Lepidóptera y Coleóptera; algunas especies de Díptera y Hymenoptera visitan por tiempos cortos las hojas de las rosetas (Sturm, 1990); y se complementa la fauna con algunos visitantes nocturnos (Sturm & Rangel, 1985).

Aquí se presenta hasta un 10% de daño causado por algunos hospedantes de las hojas, generalmente por *Exorides sp*, que comen las láminas por debajo de los pelos y por orugas de Lepidópteros, que comen la superficie de las hojas (Sturm, 1990).

3.3.3. Fauna en las inflorescencias.

Se pueden distinguir varios grupos de animales asociados a las inflorescencias: las especies de importancia como los polinizadores (insectos y algunas aves); especies que producen daños y flores antes de la madurez de los achenios (*Hymenoptera parasítica*) y *Carduelis spinescens* se alimentan de los achenios de *Espeletia sp*, que pueden causar daño a las inflorescencias (Brand, 1995). Pero a la vez ayudan a la dispersión de semillas; y especies que comen frutos en proceso de maduración o maduros (Sturm, 1990). Hay muchos animales que aprovechan la fauna estacionaria para alimentarse como es el caso de algunos arácnidos y aves que visitan los capítulos en busca de insectos.

Es de gran importancia la fauna en las inflorescencias porque influyen en el proceso de reproducción de estas, ya que las especies de *Espeletia* son xenógamas, no presentan autopolinización ni polinización anemofilia y son autoincompatibles, depende de vectores bióticos que entre en contacto con las estructuras reproductoras y visiten los capítulos de otras plantas, los animales polinizadores cumplen esta función (Fagua & Bonilla, 2005), y a la vez estos obtienen beneficios alimenticios. Tanto en los páramos de Venezuela como en Colombia los polinizadores más eficientes son las abejas grandes (abejorros) del género *Bombus* (Berry & Calvo, 1994), (Fagua, 2002) y (Bonilla, 2002).

La fauna de las inflorescencias y en especial la de los capítulos es muy específica y abundante. Los grupos de insectos más abundantes específicos en las inflorescencia son Coleoptera, Larvas de Díptera y Lepidóptera es la más alta en toda la región del páramo de Monserrate (Sturm, 1990). En cuanto la fauna estacionaria floral se ha encontrado un amplio grupo de animales que visitan la *Espeletia* durante tiempos cortos, entre los cuales se

encuentra insectos como el *Bombus ssp.*, Tachnidae, Syrphidae, Tephritidae, Lepidópteras y otras (Berry, 1986), (Sturm, 1990) y (Fagua & Bonilla, 2005). Entre los visitantes nocturnos se encuentran polillas de la familias de los Lepidópteras, los cuales son considerados polinizadores con eficiencia media (Fagua & Bonilla, 2005).

También varias especies de colibríes visitan los capítulos, (Snow, 1983) encontró cuatro especies de colibríes estrechamente relacionadas con la *Espeletia* (*Ramphomicron microrhynchum*, *Oxypogon guerinii*, *Chalcostigma heteropogon* y *Lesbia victoriae*), Son colibríes pequeños o medianos con picos cortos, rectos y puntiagudos y colas largas. La *Espeletia* les proporciona comida a las cuatro especies en sus visitas a la planta ya sea de polen, néctar o en el mayor de los casos insectos que están disponibles en los capítulos, los cuales son principal fuente de alimentación. Además, el *Oxipogon* utiliza para construcción de sus nidos los pelos de hojas y las inflorescencias de la *Espeletia*, material que solo lo proporciona esta planta. Por lo tanto, se puede concluir que la *Espeletia* es esencial para cualquier anidación de colibríes en el páramo abierto. No obstante en ausencia de *Espeletia*, utilizan las hojas del *Senecio*, al compartir similitud con la *Espeletia* (Snow, 1983). Muchos nidos de colibrí están camuflados dentro de los fustes de los frailejones (*Lesbia nuna*). La especie *Aglaeactis cupripennis* es frecuente observarlo en los frailejones, aunque tiene un pico largo se alimenta con facilidad de la *Espeletia lopezii* (Salamanca, Botia, & Ardila, 2008).

Hay otras aves que se alimentan de los frutos y de algunos insectos que se encuentran en la necromasa y rosetas de la *Espeletia*, *Phrygilus unicolor*(gorrión paramuno) y *Bolborhynchus ferrugineifrons* (lorito cadillero) se alimentan de los frutos, a estos se les atribuyen de algunos daños causados a los frailejones al momento de alimentarse (Sturm, 1990); *Leptasthenura andicola* se le puede encontrar entre los frailejones buscando y capturando insectos (Salamanca, Botia, & Ardila, 2008). Asimismo, se pueden encontrar aves que simplemente habitan en la vegetación densa de frailejones.

El daño causado por organismos del grupo artrópoda en las inflorescencias de la *Espeletia* es de un promedio 5%, mientras que el daño causado por algunas aves es del 10%, que se podría aumentar con la madurez media de los frutos, pero a estos últimos se le

reconoce un importante papel en la propagación de frutos de *Espeletia*, que carecen de especializaciones de propagación (Sturm, 1990).

3.3.4. Hongos asociados al género *Espeletia*.

Se han encontrados hongos endófitos, que actúan como herramienta biológica para el control de Fitopatógenos que podrían atacar las plantas de *Espeletia*, estos hongos se caracterizan por liberar una gran variedad de metabolitos secundarios al medio (Prada, Avila, & otros, 2009), cuando el endófito ya ha colonizado empieza a sintetizar sustancias benéficas para la planta y recibe protección y carbohidratos. Varios estudios han establecido que el *Penicillium sp.* Y *Paecilomyces sp.*, y algunas especies de *Fusarium* pueden estar confiriendo resistencia a los frailejones y tendrían potencial para ser utilizados como controladores biológicos en producción de metabolitos secundarios contra insectos u otros hongos y competencia entre géneros que impide una colonización de los hongos fitopatógenos (Cepero, 2000). El índice de diversidad de hongos endófitos en los frailejones es de 4.39 % lo que indica una riqueza muy alta.

Los suelos de los páramos presentan baja concentración de fosforo disponible, por ende existen muchos microorganismos que solubilizan fosfatos inorgánicos no asimilables en formas solubles, algunos hongos asociados a la rizófora de la *Espeletia* cumplen esta función, como las especies del genero *Penicilium* y *Aspergillus*. Estos microorganismos rizosféricos se relacionan con el crecimiento y la nutrición vegetal, al realizar la degradación de la materia orgánica y la fijación de nitrógeno y solubilización de elementos minerales, entre otras funciones. Esta simbiosis entre los microorganismos y los frailejones contribuyen a los mecanismos de estrategias de adaptación de esta planta y a la estabilidad del suelo en los que habita (Cepeda, Gamboa, Valencia, & Lozano, 2005).

Igualmente se han encontrado hongos asociados a la roseta, hojas verde y hojas muertas representada por la necromasa inferior, media y superior, esta última sección presenta mayor riqueza fúngica, gracias a la disponibilidad de nutrientes en la necromasa (Anacona, Sabogal, & Garcés, 2005). La descomposición de la necromasa la realizan hongos asociados tanto a la planta como a los suelos; los géneros de hongos encontramos están

Trichoderma sp, *Pythium* y *Aspergillus sp*. (Garcés, Anacona, Sabogal, Navarrete, & Diaz, 2005).

La *Espeletia* alberga en diferentes partes gran variedad de organismos, el merotopó más diverso y abundante es el abrigo de la necromasa; las actividades antrópicas, en especial la quema, lleva a la extinción de muchas especies de *Espeletia* y con ellas toda la diversidad de fauna asociada.

Además de albergar fauna, la *Espeletia* hace parte de las plantas de páramo que funcionan como reguladoras hídricas, gracias a sus características morfológicas (xeromorficas); es probable que las células epidermales de la *Espeletia* con sus paredes relativamente finas sean capaces de tomar directamente parte de la humedad que se encuentra en los pelos y luego el tronco la almacena, actuando como un reservorio de agua (Sturm & Rangel, Ecología de los Páramos Andinos, 1985).

También en Cruz Verde, registraron a la *Espeletia argétea* como planta pionera, en áreas anteriormente intervenidas con papa, y las describieron como fases del proceso de sucesión (Camilo & Schnetter, 1976), igualmente la encontraron en vertientes escarpadas, en sitios húmedos y en áreas erosionadas, por lo cual le asignaron un papel importante en el proceso de colonización y de sucesión, en parcelas relacionadas con actividades agropecuarias (Avella, Torres, Gomez, & Pardo, 2014). De igual modo se le asigna este papel a la *Espeletia boyacensis*. Estas especies tienen un amplio rango de distribución; son localmente muy abundantes y forman poblaciones densas; y se desarrollan bien en cultivos abandonados.

En ocasiones algunas especies de *Espeletia* (*Espeletia schultzii* en Mérida) forman densos frailejones en zonas alteradas, que pueden convertirse en un limitante para el crecimiento de otros frailejones (Cortes & Sarmiento, 2013).

3.4. Amenazas.

Los frailejones solo crecen en zonas altas y frías de los Andes de Colombia, Venezuela y Ecuador; desde el límite superior de los bosques andinos hasta el páramo (Cuatrecasas, 1986), por lo tanto son estas las plantas las más representativas de este paisaje.

En esta medida si el páramo es afectado, la población de frailejones también. Los Páramos colombianos están sometidos a fuertes impactos antrópicos. Hay dos tipos de impactos que afectan los páramos, impactos globales e impactos locales. (Hofstede, Segarra, & Mena, 2003) a nivel global el calentamiento del planeta y a nivel local el cambio del uso de los suelos de los ecosistemas paramunos. Entre las amenazas naturales tenemos herbívora por animales de alta montaña e infecciones causados por individuos patógenos.

3.4.1. Impacto global.

El impacto global que afecta los Páramos es el cambio climático, por calentamiento global. Recientemente se toma en serio este problema para los ecosistemas de alta montaña, ya que, por su fragilidad y su espacio reducido, son considerados vulnerables ante este fenómeno. Esto se debe a que el aislamiento de los páramos genera procesos de especiación (Cuatrecasas, 1986) ,por ello encontramos tantas especies endémicas del genero *Espeletia* en Colombia, en la zona húmeda de páramo encontramos exclusivamente la *Espeletia* (Van der Hammen, Pabón, Gutierrez, & Alarcon, 2002) esta biota es generalmente sensible a los cambios climáticos de larga duración, ya que su fisiología es altamente especializada (endemismo). Estudios recientes indican fuertes amenazas a los sistemas de montañas, pero en especial los daños se han calificados de extremos y significativos en la alta montaña tropical del planeta, más notoriamente en el norte de los andes (Castaño Uribe, 2002). Donde encontramos dos fenómenos climáticos marcados, en el día condiciones de verano y condiciones de invierno en la noche y parte del día, clima al que durante mucho tiempo animales y plantas han desarrollado mecanismos propios de adaptación para su supervivencia.

Castaño (2002) ha observado un aumento de la temperatura 2.5 a 3 oC y un descenso en la precipitación hasta del 20 % de los páramos de Cundinamarca, Tolima y Boyacá, este cambio de temperatura y precipitación podría provocar en los ecosistemas azonales la pérdida de la saturación de agua y en los ambientes secos se produciría una mayor oxidación de los suelos, cambiando sus características ecológicas. (Biocolombia, 2002) Esto implica problemas serios para la población de frailejones, ya que este cambio climático se está dando en periodos de tiempos muy cortos, lo cual no permiten una adaptabilidad de estas plantas y de muchos otras especies del ecosistema paramuno (IDEAM, 2001). Además,

durante los últimos 100 años, las sociedades andinas han generado una gran transformación en el paisaje al destinar muchas áreas a producción agrícola, asentamientos humanos y obras asociadas de infraestructura. Estos cambios han incrementado el grado de fragmentación y aislamiento de los parches remanentes, confiriéndoles un mayor grado de vulnerabilidad frente a los impactos del cambio climático. (Cuestas, Peralvo, & Vlarez, 2009)

Varias funciones ecosistémicas de páramo serán alteradas como es el caso del ciclo hidrológico, afectando directamente a la vegetación, es probable que la tasa de evatranspiración aumente, restringiendo la posibilidad a las plantas de captar el agua lluvia o rocío, ya que muchas plantas incluyendo los del género *Espeletia* han adaptado características fisiológicas que les permiten captar y retener agua de esta forma para su procesos vitales. (Buytaert, Sevink, & Cuestas, 2014)

Si el clima sigue con esta dinámica habría una transición de una zona a otra a nivel altitudinal. El bioma de páramo tendería a desplazarse hacia arriba en casi su totalidad y se reduciría fuertemente hasta una cuarta parte de la extensión actual, esto también llevará al desplazamiento de otros organismos como mamíferos en buscar de un lugar seguro para su existencia lo que aumentaría el hervivorismo. Las especies endémicas con requerimientos ecosistémicos especiales como las del género *Espeletia* estarían en peligro de extinción. (Castaño Uribe, 2002) . Además, estas nuevas condiciones climáticas, han incrementado el cambio en el uso del suelo, al presentarse condiciones favorables para que el hombre los habite y los explote.

3.4.2. Impacto locales

En Colombia los ejemplos más notables de transformación de páramos por actividades antrópicas están en Boyacá, Santander y Norte de Santander (Hofstede, Segarra, & Mena, 2003).

La amenazas más frecuentes a nivel local a los que se enfrenta la vegetación de páramos son: la agricultura, que es el mayor impacto sobre todos los páramos asociado con la quemadas para abrir campo para los monocultivos como papa y cultivos ilícitos ; la ganadería, el páramo es un espacio abierto que facilita su uso para la ganadería, pues no es necesario tumbarlo como los bosques para poder usarlo, aun así cada verano se quema

grandes proporciones de páramo para abastecer al ganado con retoños, esto implica una gran amenaza para biodiversidad, los animales domésticos más utilizados son las ovejas y el ovino; minería, esta actividad en Colombia cubre el 14% de la extensión de los Páramos Andino en Colombia, Ecuador y Perú, la minería en los Páramos de Colombia es básicamente de carbón. (Guerrero, 2009); Deforestación y reforestación, la deforestación en los Páramos se han dado por diversas razones, la quema, la agricultura, la ganadería minería, etc., los procesos de reforestación no han sido exitosos por la falta de experiencia técnica con especies nativas (plantaciones de pino y eucalipto); y otras menos frecuentes pero con el mismo impacto se encuentra la recolección de leña y el turismo. (Hofstede, Segarra, & Mena, 2003)

3.4.2.1. La quema

La quema es una de las actividades que más afecta la vegetación y al suelo paramuno, la utilización del fuego se usa por varias razones: abrir campo para la expansión agrícola, eliminar la vegetación existente para el uso pecuario (Boada & Campaña, 2008), para la caza y por creencias míticas (para que llueva). (Hosftede, 2001).

En Colombia la utilización del fuego se relaciona especialmente con el pastoreo intensivo, se hace en grandes extensiones sin ningún control en la época seca, esto ocasiona la pérdida de la cubierta vegetal, dejando el suelo desnudo, lo cual provoca sequedad, erosión y pérdida de los nutrientes del suelo (Vargas, Premauer, & Cárdenas, 2002). El fin de la quema es quitar la paja muerta y provocar rebrotes tiernos para poder ser consumidos por los animales domésticos, las plantas que vuelven a surgir de las tierras son gramíneas que han desarrollado estrategias que le permiten sobrevivir al fuego. Mientras que las plantas de páramos son muy susceptibles a la mortalidad por las quemas. El predominio de la morfología de las plantas de páramos son rosetas caulescentes o acaulescentes están adaptadas a sobrevivir a bajas temperaturas y a una alta radiación, que al fuego (Vargas & Rivera, 1991). Gracias a sus estructuras morfológicas el frailejón logra tolerar el fuego, sin embargo, la mayor abundancia de meso y macrofauna se encuentra en los suelos y en la necromasa acumulada de rosetas y macollas. En la *Espeletia* ha evolucionado una fauna muy especializada, más específicamente la entomofauna asociada a la necromasa y los capítulos de las inflorescencia (Sturm, 1978), los cuales son arrasados por el fuego.

Estas especies que al parecer son tolerantes a la quema, como el Frailejón, se están viendo gravemente afectados, al quemarse el Páramo se alteran los ciclos de los nutrientes que mantienen el equilibrio global del ecosistemas, porque la necromasa cumple un papel importante en el aporte de nutrientes para el crecimiento de las plantas; las rosetas y las hojas protegen el tallo y los meristemos de la congelación, al quemarse estos quedan expuestas a los cambios diarios de temperatura. Muchos muestran mortalidad en sus estructuras centrales, ocasionando un crecimiento fragmentado. (Hosftede, 2001) Los frailejones más altos presentan mayor índice de mortalidad, pues al estar sus tallos desprotegidos, sus hojas están disponibles para la herbívora y sus troncos son fácilmente tumbados por el ganado. (Cleef, 2008).

Los frailejones muestran una mayor mortalidad después de las quemas, en especial cuando se realizan quemas repetidas, porque los adultos no alcanzan a ser reemplazados por los pequeños. Debido al lento crecimiento de estas especies. La mortalidad aumenta con la altura y aumenta el doble en la edad adulta (Werweij & Kok, 1992). Generalmente esto va seguido del pastoreo, lo que ocasiona que las nuevas plantas sean pisoteadas por los animales domésticos, más específicamente el ganado vacuno. Además, al presentarse baja producción de nutrientes por las repetidas quemas, muy difícilmente las nuevas semillas logran brotar, por lo que la tasa de mortalidad también aumenta en esta edad. (Hosftede, 2001). Un caso en particular De *Espeletia kiliipi* se acentúa con el inicio de procesos de disturbio por la quema y pastoreo, las rosetas pequeñas son las más afectadas por ende no prosperan; no obstante, mientras la población de adultos exista, la proporción de semillas que se implanta y de juveniles que se germinan siguen igual, pero si el proceso de disturbio continua, pueden llegar a perderse los adultos productores de semillas, por lo tanto, la población se extingue localmente (Premauer, 1999). Esto hace a los frailejones venerables a la extinción ante los procesos de disturbios que se llevan a cabo en los páramos de Colombia (Calderón, Galeano., & García, 2005).

3.4.2.2. La ganadería

La ganadería es otro agente con mayor impacto en la cobertura de la vegetación de ambientes de alta montaña, por su fácil acceso y la utilización de fuego para abastecer de retoños a los animales asentados allí y abrir la frontera a una ganadería extensiva (Jaramillo,

2002). En Colombia no hay páramo sin influencia de esta actividad. La introducción de animales domésticos como equinos, caprinos, lanar y ovinos, especialmente este último han ocasionado la hervidora masiva y el pisoteo permanente del ganado sobre el suelo, la corta historia del pastoreo en los ambientes de páramos, ha causado la perdida de muchas especies nativas en su mayoría endémica, en tanto que no han adquirido habilidades que les ayude a adaptarse a estas nuevas presiones selectivas de corto tiempo (Molinillo & Monasterio, 2002).

La herbívora masiva en los páramos es de tiempos muy recientes, los herbívoros que siempre han estado en estos paisajes han sido venados dantas, conejos y osos, en su mayoría con un estilo de vida solitaria, que viven esta vegetación, pero no representan una amenaza; nunca han existido herbívoros grandes y pesados que vivan en manada, por tal razón la vegetación nativa de los páramos no está adaptada al hervivorismo y al pisoteo. La mayoría de estas plantas no resiste bien cuando se le pisa o les falta alguna parte, hay especies de plantas que logran sobrevivir gracias a las adaptaciones que tienen para tolerar altas temperatura en la que habitan, como los frailejones, sin embargo las rosetas del tronco descubierto son menos vitales y mueren más temprano, en el mayor de los casos estos animales grandes y pesados terminan tumbando los troncos que quedan, y las plántulas que han sobrevivido son comidas o arrancados por el ganad, ya que estos animales gustan de las hojas más tiernas, arrancan y buscan material vegetal para encontrar estas hojas. (Hosftede, 2001).

El pisoteo continuo del ganado sobre el suelo genera erosión laminar y fragmentada, además desintegra las macollas de gramíneas (Rivera, 2001) genera la pérdida gradual de formaciones arbustivas y frailejones, la pérdida de la capacidad de almacenamiento e infiltración de agua en los suelos así como la contaminación del agua por los desechos producidos por estos animales y el cambio de la cobertura vegetal por especies foráneas, como pastos para alimento para el ganado. (Morales & Estévez, 2006) Además con el fin de equilibrar pastos y carga ganadera se ha recurrido al fuego para eliminar matorrales y favorecer la salida del pasto. (Lasanta, 2010)

3.4.2.3. La agricultura

La agricultura es una de las prácticas más cotidianas de los seres humanos, el aumento de la población asentada en la cordillera de los andes ha provocado la disminución progresiva de los ecosistemas naturales de alta montaña y se ha convertido en una de las grandes amenazas para los páramos. Con la llegada de los españoles se introdujeron prácticas de apropiación del suelo. La ganadería como la agricultura, han generado la pérdida de formaciones arbustivas y frailejones, puesto que en estas actividades se emplean métodos alternos para la preparación del terreno destinado al cultivo, como la quema, la deforestación y la utilización de insumos químicos (Jaramillo, 2002).

Los cultivos en los páramos causan un mayor impacto en el suelo, que se da desde la preparación del terreno; se elimina toda la vegetación (arbustos pequeños y frailejones) con machete y se voltea el suelo con el arado que por general se utiliza bueyes o tractor, este libera todos los nutrientes, que son aprovechados en los primeros años por el cultivo, después de la primera cosecha, el efecto de liberación de nutrientes termina, con la exitosa producción agrícola. Cuando los agricultores dejan la tierra en barbecho, esta difícilmente es recolonizada por la vegetación nativa de páramo (Hosftede, 2001). Los cultivadores tratan de compensar la pérdida de nutrientes de los suelos con agroquímicos, rotando los cultivos y dejándolo descansar por periodos cortos de tiempo (Casanova, 2005). De esta forma se altera la composición natural del suelo paramuno, las partículas del suelo cambian su estructura, nunca vuelven a tener su estructura original, esto hace que la recuperación del suelo sea difícil al igual que la vegetación. Las características de los suelos del páramo, relacionadas con contenidos de aluminio y valores de pH bajos, han permitido, durante mucho tiempo, la adaptabilidad de especies vegetales, los cuales, reflejan las condiciones naturales de éste ecosistema y, por esta condición, se hace más frágil, una vez es intervenido y pierde sus características naturales (Estupiñan, Gomez, Barrantes, & Frenando, 2009).

Los cultivos que se encuentran según las regiones, son la papa, la amapola, el maíz, habas, trigo y cebada. En la cordillera oriental se trata principalmente de papa y algunos otros productos como cubios e ibias que han llegado a altitudes aproximadamente de 3650 a 3750 m., (Van Der Hammen, Daniel, Gutierrez, & Alarcon, 2002). Especialmente la papa encuentra en el páramo beneficios climáticos para su desarrollo, pero la tecnología utilizada

deja los suelos inestables propensos a procesos de: reptación, solifluxión, sofucción, subsidencia deslizamientos y derrumbes. El drenaje de los suelos hidromórficos y las quemas afectan la función reguladora en la alta montaña y la materia orgánica, su flora y fauna (Jaramillo, 2002).

La papa se encuentra cultivada básicamente en la región Andina, en los departamentos de Boyacá, Cundinamarca, Nariño, Antioquia y Santander desde 1500 a 4000 m.s.n.m., desde hace algunos años han cambiado el manejo de la papa, cada vez se siembra a altitudes mayores, gracias a la influencia del cambio climático y las nuevas variedades de papas con resistencia a temperaturas bajas. Esto va acompañado de la utilización de maquinaria pesada por los grandes cultivadores de papa, quienes compran áreas grandes o alquilan áreas de campesinos, para luego arrasar con la vegetación nativa con sus frailejones y luego sembrar. Es un fenómeno que se presenta en casi todo el país y que tiende a acabar con la vegetación paramuna y su biodiversidad (Van Der Hammen, 2008).

En papa como muchos otros cultivos, es frecuente la utilización de insumos químicos que afectan gravemente el suelo de los ecosistemas de alta montaña, en especial el uso de fungicidas e insecticidas, que ante el fenómeno de la tolerancia de algunas plagas, exige mayores ciclos de aplicación, mayores dosis y mezcla de productos para su control. De igual manera, la aplicación de fertilizantes por calendario, unido a excesos en los volúmenes de agua para aplicación de agroquímicos en superficie, contribuyen al arrastre y lavado de productos, que afectan no solo las condiciones físico-químicas sino biológicas de los cuerpos de agua residuales provenientes de las fincas y/o lotes regados. La carga de sólidos y residuos de plaguicidas para el control de malezas, insectos plaga y enfermedades no son monitoreados ni eliminados y estas aguas no reciben ningún tratamiento previo a su derrame como efluentes a los cuerpos de agua superficiales naturales (Jaramillo, 2002). Además de contaminar los cuerpos de agua, también tiene efectos a largo plazo, sobre las cadenas tróficas, la acumulación de tóxicos en los componentes naturales, favorece la desaparición progresiva de la fauna y flora silvestre que actúa como reguladora natural de diferentes interacciones y poblaciones de plagas (Jaramillo, 2002).

Otro problema ambiental que enfrenta los ecosistemas paramunos son los cultivos ilícitos como la coca y la amapola, los cuales destruyen por una hectárea sembrada, tres

hectáreas de bosque (Pinzon Uribe & Sotelo Rojas, 2002). Los cultivadores de grandes extensiones de amapola han encontrado en las regiones marginales el escenario perfecto para este tipo de plantaciones, por considerarse una producción rentable y fuera del alcance legal (Jaramillo, 2002).

Un cultivo ilícito se comporta en cierta forma igual a los otros cultivos, en tanto que después de la tala y quema de bosques se procede con la implementación del cultivo. Este proceso conlleva a las etapas inherentes a la siembra, cuidado y cosecha de los plantíos y para obtener la mayor productividad se introducen al ambiente una gran cantidad de bioestimulantes, abonos y pesticidas (Uribe, 2000 y Velaidez, 2000). Sumado a esto, las estrategias de erradicación de los cultivos ilícitos en su mayoría se han realizado con glifosato, este químico no actúa de manera específica a la planta a atacar, lo cual causa la destrucción no solo el cultivo de amapola y coca, también al resto de la vegetación cercana (Velaidez, 2000).

En Colombia, las principales concentraciones de este cultivo se encuentran en el Macizo Colombiano y la Serranía del Perijá, en zonas correspondientes a bosques de niebla, lo cual dificulta su detección satelital y el reconocimiento aéreo (Ortiz, 2004), encontrándose cultivos hasta 3100 m.s.n.m. Las coberturas vegetales propias de ecosistemas de alta montaña afectadas por la implementación de estos cultivos son 7,4 % arbustos de páramos, 5.9 % páramo, 26,5 % bosque alto andino y el resto en cultivos agrícolas y pastos (Jaramillo, 2002).

En el territorio nacional los cultivos de amapola han afectado principalmente las zonas de alta montaña pluviales, y secas a semi-húmedas. En menor proporción a las áreas húmedas a semi-húmedas. En cuanto a cultivos agrícolas el área más afectada desde los 70s, es el suelo de los páramos secos, especialmente con papa, estos son los más atractivos para estas actividades por sus condiciones climáticas y edáficas, también estos suelo eran los que soportaban más biodiversidad (Alarcón, 2002).

3.4.2.4. La minería.

En ciertas partes de Colombia la actividad minera es una amenaza muy fuerte para los paisajes de alta montaña, tiene un efecto directo sobre sus ecosistemas (Hofstede, Segarra,

& Mena, 2003), como se ha mencionado anteriormente estos son sistemas estratégicos, por lo que cualquier cambio, tendría graves consecuencias en su equilibrio natural. En Colombia, la minería ha sido básicamente de carbón desde hace muchos años. De igual manera se presentan actividades mineras relacionadas con metales como el oro y canteras para materiales utilizados en construcción. La minería puede ser a cielo abierto y túnel o socavón (Osorio, 2015).

Las técnicas que emplean para esta actividad es la causante del impacto negativo en estos ecosistemas frágiles. Entre los impactos negativos que genera esta actividad, se destacan la contaminación de aguas superficiales y subterráneas principalmente con mercurio y cianuro (lixiviación por cianuro para extracción de oro) (Greenpeace, 2013), además de las grandes cantidades de agua que consume esta actividad provienen de humedales o lagunas cercanas; la contaminación atmosférica (gases liberados en esta actividad); impacto sobre el suelo, la minería a cielo abierta conlleva a un fuerte impacto sobre la estructura y dinámica biológica de los suelos (remoción de cobertura vegetal y suelo, compactación y desecamiento) (Van der Hammen, Pabón, Gutierrez, & Alarcon, 2002) y (Fidel, 2005), pérdida de las propiedades químicas de los suelos, a causa de la contaminación por los metales pesados, afectación sobre la capacidad de retención de agua en el suelo y la vegetación rastrera; impacto sobre la biodiversidad en los ecosistemas afectación en las integraciones ecológicas, en las especies, disminución de las poblaciones y extinción local (Guerrero, 2009). Además, otro impacto es la infraestructura asociada a esta actividad (construcción de carreteras y campamentos).

La minería en los páramos no solo contamina las fuentes de agua y los suelos, sino también la vegetación nativa que se encuentre allí. En la ilustración 1, nos muestra el panorama de la vegetación del Páramo de Pisba –Boyacá, una de las zonas más golpeadas por la minería en Colombia. Junto con la ganadería y la agricultura este es un factor crítico en la degradación de los ecosistemas paramunos (Guerrero, 2009).



Ilustración 1: contaminación del recurso hídrico y afectación a población vegetal: consecuencias de las actividades mineras. Fuente tomada de Greenpeace 2013.

3.4.2.5. Recolección de leña.

En los páramos habitan comunidades indígenas y campesinas, que viven de los servicios ambientales que les ofrece estos territorios, hay prácticas domésticas como el empleo de plantas para uso medicinal y cultural, que no tienen un impacto fuerte sobre la diversidad paramuna, sin embargo la utilización de leña como fuente de combustible es un poco más polémico, pues en problema de la recolección de madera como uso doméstico se enfoca en que hay mucho páramo sin fragmentos de bosque, de esta manera recolectar una cantidad mínima de leña puede acabar con los pocos árboles. Y al no encontrar otra fuente de combustible comienzan a utilizar la vegetación que encuentren disponibles para el mismo fin, como los arbustos y frailejones, este impacto esté ligado al nivel de deforestación que se presente (Hofstede, Segarra, & Mena, 2003).

3.4.2.6. Turismo.

El turismo pretende fomentar la conservación de los páramos, en lo relacionado a especies animales, vegetales y recursos naturales en general y puede llegar a ser una fuente de ingresos para muchos habitantes de la zona. No obstante esto puede ocasionar el deterioro progresivo, pues el aumento de turismo aumenta la demanda de bienes y servicios, construcción de infraestructuras como carreteras y alojamiento, aumenta la demanda de recursos alimenticios, para los cuales la oferta, que antes era suficiente para abastecer a la población residente de campesinos, ahora debe incrementarse para el sostenimiento de la nueva población de turistas; lo que a su vez se expresa fundamentalmente en un aumento de los cultivos y la ganadería. El ecoturismo no se ha reglamentado, por lo cual no hay control de la cantidad de visitantes y de los desechos provocado por los turistas durante los recorridos (Ariza, 2014).

3.4.2.7. Patologías en frailejones

Las alteraciones antrópicas (cambio climático y cambio de usos de los suelos) sobre los páramos, aumentan la posibilidad de que las plantas sean atacadas por organismos patógenos y colonizar nuevos nichos. Estudios recientes han encontrado la presencia de insectos y hongos en frailejones que han aumentado en gran medida la reducción y mortalidad en estas poblaciones (Salinas, Fuentes, & Hernández, 2013; Andrés, 2012).

Entre los insectos que afectan a los frailejones, se han encontrado gorgojos *Epistrophus cristulatus* y *Pseudanthonus sp.* (Coleoptera: Curculionidae) (Trujillo Motta, García, & Vargas, 2002), el primero se alimenta de tejidos vivos y blandos de la *Espeletia*, como las partes basales de las hojas y el punto vegetativo, el segundo consume las bases de las hojas muertas que quedan adheridas a los troncos de la *Espeletia* (Trujillo Motta, García, & Vargas, 2002). Los disturbios como la quema y pastoreo alteran las condiciones naturales de los frailejones, esto favorece el crecimiento de *E. cristulatus* en estos. También se sabe que las larvas de estos insectos sirven de alimento para algunas especies de pequeños mamíferos como el coatí de montaña (*Nasuella olivácea*), los cuales destruyen los frailejones en busca de larvas (Trujillo Motta, García, & Vargas, 2002).

También se han encontrado lepidópteros fitófagos en las hojas del meristemo apical de los frailejones, una polilla (polilla pluma), la cual corresponde a *Hellinsia* de la familia *Pterophoridae*, la mayoría de las plantas hospederas suelen ser de la familia *Asteraceae*, familia a la cual pertenece la *Espeletia*, sobre todo por sus hojas jóvenes que tienen bajo contenido de celulosa y alto contenido de nutrientes, hojas pubescentes, que facilitan el microclima para las larvas, la forma arrosetada los protege ante condiciones extremas (Salinas, Fuentes, & Hernandez, 2013). También se encuentra en las *solanaceae*, familia a la cual pertenece la papa, que como ya se mencionó es uno de los cultivos en este momento que predomina en los páramos.

La *Hellinsia sp* afecta el meristemo apical, el daño que ocasiona comienza con la formación de la galería de hojas, pérdida de los tejidos del meristemo, clorosis severa, entorchamiento y deja las plantas susceptibles a otros vectores como hongos (Torres Quimbaya, 2012). La mayor incidencia de la enfermedad causada por la polilla se presenta en el área de subpáramos con respecto a la región de páramo, y la herbívora se presenta en los meses de baja precipitación (Salinas, Fuentes, & Hernandez, 2013).

En cuanto a hongos patógenos de los frailejones están *fusarium*, *Botrytis* y *Alternaría*, especies con alta capacidad patógena. *Fusarium* causa pudrición en la base de la vena principal de hoja, se ha encontrado la presencia de *F. oxysporum* lo que indica que los frailejones se encuentran debilitados, ya que el mecanismo de infección de este hongo solo es efectivo cuando puede penetrar por heridas o por tejido debilitado (Buitrago, Vanegas, & Ramos, 2015). *Botrytis* causa manchas necróticas sobre las hojas, las características climáticas de los páramos en época húmeda promueven la infección de este hongo (Buitrago, Vanegas, & Ramos, 2015). Las enfermedades causadas por estos organismos junto con los disturbios antrópicos, llevan a la muerte a las poblaciones de frailejones.

Según el libro rojo de plantas de Colombia, se conocen 68 especies de Espeletiinae, 45 pertenecen al género *Espeletia* de las cuales 24, es decir 53%, se encuentran en alguna categoría de amenaza y de estas 15 se encuentran en categorías de alta amenaza, es decir en peligro crítico o en peligro, todas a excepción de la *Espeletia brasicoidea* son exclusivas de Colombia. La principal amenaza que está operando sobre los frailejones es la

transformación de su hábitat natural, en zonas de uso agrícola y ganadero junto al cambio climático (Calderón, Galeano., & García, 2005).

4. DISCUSIÓN

Los registros de *Espeletia* a bajas alturas (<2800msnm) y alturas muy altas (>3800msnm) representan solo el 25 %. Y aquellos que presentan los datos más extremos son pocos. Solo 3 registros de *E. uribei* registran una altitud de 1950msnm y la localidad parque nacional de los guacharos y cerro punta en el Huila. Este es un dato muy inusual ya que el género *Espeletia* se distribuye desde el Páramo bajo y hasta los límites de las nieves perpetuas (Rangel 2000a), es decir entre los 3000 y 4600msnm aproximadamente.

Siguiendo la clasificación de subzonas del páramo de Rangel (2000a), la mayor parte de los registros se encuentran en las franjas altoandina-subparamo (3000-3200 m), subparamo (3201-3500 m) y paramo propiamente dicho (3501-4100 m). Existen algunos registros para superpáramo, pero no es un número significativo. Las condiciones abióticas como el clima y los tipos de suelo varían en cada una de estas franjas conforme aumenta la altitud (Castro & Roa, 2000; Rangel 2000a, 2000b), sin duda estas variaciones influyen en la composición florística de los páramos. Algunas especies están restringidas a una sola franja, otras tienen un rango de distribución más amplio y pueden encontrarse en dos franjas (Figura 1b). En la franja altoandino- subparamo se presentan las temperaturas más altas del páramo, el régimen de distribución de lluvias es bimodal-tetraestacional y la precipitación anual es de 1703.97 mm (Rangel, 2000a, 2000b) en esta franja encontramos 4 especies: *E. corymbosa*, *E. brasicoidea*, *E. shultesiana* y *E. tunjuna* (figura 2a), esta última es exclusiva de esta zona. La *E. shultesiana* presenta el rango de distribución más bajo 2750-2800 m.s.n.m, fuera del área de paramo, es frecuente encontrarla desde 2500 m.s.n.m hasta 3500 m.s.n.m.; Díaz, (2013) en algunas ocasiones encontramos especies del género *Espeletia* fuera del área de subparamos, como resultados de procesos de disturbios antrópicos, fenómeno conocido como paramización. En el altiplano cundiboyacense es común ver este fenómeno con la *E. argentea* y *E. boyacensis*. En el subparamo las temperaturas disminuyen, el régimen de lluvia es unimodal biestacional, y las precipitaciones anuales son 1716.07 y 1644.33 respectivamente en esta franja hay una mayor concentración de datos reportados, se encontraron 10 especies en esta zona: *E. argentea*, *E. boyacensis*, *E. incana*, *E. grandiflora*, *E. phaneractis*, *E. pycnophylla*, *E. uribei*, *E. muiska*, *E. killipi* y *E. murilloi* (Figura 2b). En la zona de paramo

propiamente dicho, de las tres franjas de páramo, es la más extensa y la mejor consolidada ecológicamente. En ella imperan condiciones extremas de temperatura y clima, el paisaje es aparentemente uniforme y tranquilo, con la presencia de fuertes vientos (Rivera, 2001) las temperaturas tienen fluctuaciones entre 10 y -2°C ; tales variaciones se hacen mucho más intensas durante los veranos, diciembre a febrero, debido a que, por la ausencia de nubes, los rayos del sol inciden más directamente sobre la superficie y durante las noches despejadas el calor se escapa con mayor facilidad. Presenta un régimen de lluvia como la zona de subpáramo (Rivera, 2001), en esta zona encontramos *E. barclayana*, *E. congestiflora*, *E. conglomerata*, *E. lopezii*, *E. hartwegiana* (Figura 2c).

Algunas especies de *Espeletia* comparten la misma distribución altitudinal (Figura 1b), esto puede ser un limitante para las diferentes poblaciones de *Espeletia*, pues habría una competencia por los recursos, sin embargo en muchas ocasiones no comparten la misma área geográfica; la mayoría de estas plantas se encuentran aisladas bajo fuertes presiones ambientales y sufren procesos de especiación, como los mecanismos de dispersión son escasos, un valle o una montaña alta son barreras eficaces para la dispersión de semillas (Cuatrecasas, 1986), por ende vemos un alto grado de endemismo de frailejones en diferentes zonas de la región andina. En cuanto a las especies que comparten distribución altitudinal y misma zona geográfica (figura 1b y 4), poseen características morfológicas que les confieren ventajas para competir por los recursos, *E. uribei* se encuentra entre 3100- 3300 m.s.n.m (figura 2c y 4) en la parte central de la cordillera de oriental de los Andes en el departamento de Cundinamarca (Figura 3a y 3b), presentan un tallo totalmente desnudo (sin presencia de necromasa) que alcanza hasta 10 metros de altura, hojas grandes y coriáceas, inflorescencias cortas y cubiertas por la roseta de hojas (Vargas y Pedraza, 2003); *E. grandiflora* presenta un rango de distribución altitudinal más amplio que *E. uribei* de 3100- 3600 m.s.n.m se encuentra en la misma zona geográfica que la *E. uribei*, La médula está protegida por necromasa ubicada sobre el fuste. Las hojas son normalmente lanceoladas cubiertas por un indumento denso y lanoso. Produce inflorescencias axilares y compuestas, generalmente más largas que las hojas, su altura no sobrepasa los 2 m (Moreno, 2008). Hay poca competencia interespecífica con otras poblaciones del género *Espeletia*.

La altitud tiene un efecto en la estructura poblacional y ecológica de la *Espeletia* (Berry & Calvo, 1989), algunas poblaciones cambian su tamaño al aumentar la altitud (Smith, 1989), aumenta las características xeromórficas, que surgen como estrategias adaptativas para soportar las condiciones ambientales en las que se encuentran (Roht, 1973) se incrementa la pubescencia foliar, que evita la pérdida de temperatura en las hojas y hay mayor presencia de hojas muertas o necromasa que protegen al tallo de las fuertes heladas (Bonilla, Sendoya, Trujillo & Díaz, 2005) y actúan como refugio de gran diversidad de microflora y fauna. Al contrario, las inflorescencias disminuyen el número de capítulos al aumentar la altitud (Sánchez, 2004).

Las franjas bajas y medias de los páramos son las más afectadas por disturbios antrópicos. La *E. brasicoidea* (2700- 3150 msnm) *E. tunjuana* (2900- 3100 msnm) y *E. conglomerata* (3600-3750 msnm) (Figura 2a y 2b) correspondientes a la zona de bosque altoandino-subparamo y páramo medio, se categorizaron en Peligro en el libro rojo de plantas de Colombia, su mayor amenaza es por el pastoreo, agricultura y la quema. Y en categoría global Vulnerable se encuentran *E. incana* (3300-3500 msnm) y *E. shultesiana* (2750-2800 msnm) su amenaza es por actividades agropecuarias y la quema.

5. CONCLUSIONES

Cada una de las franjas de paramo aparecen diferentes especies de *Espeletia* y esto se debe a que la topografía, la temperatura, los niveles y distribución de la precipitación y características del suelo cambian en cada franja. La altitud es un factor clave en la distribución de *Espeletia*, pero no es el único, otros como la posición geográfica cumplen un papel importante, pues el complejo sistema montañoso de la región andina impone barreras para dispersión del género *Espeletia* y además las condiciones climáticas y características del suelo también varían en las tres cordilleras y sus vertientes (Castro & Roa, 2000; Rangel, 2000a, 2000b).

Las plantas del genero *Espeletia* presentan una anatomía adaptada para soportar las altas radiaciones, almacenar agua y evitar su pérdida por evapotranspiración. Tanto plantas de páramo como plantas de alta montaña presentan tejidos similares como parénquima empalizada (para contrarrestar la radiación y evitar la pérdida de agua) y estructuras para el almacenamiento de agua, estas convergencias se dan por la similaridad en las condiciones ambientales a las que están expuestas. Es de resaltar que los estudios anatómicos de las plantas de tierras altas tanto de nuestro país como de otras latitudes son escasos, por lo tanto, se hace necesario realizar estudios más profundos sobre estas adaptaciones y la relación de éstas con las condiciones únicas de estos ecosistemas.

Las especies de género *Espeletia* son uno de los componentes importantes para los páramos, contribuyen a la regulación, evitar la erosión y albergan una amplia diversidad de microflora y fauna asociada a las diferentes partes de la planta: inflorescencia, rosetas, tallo y raíz.

Las amenazas más frecuentes a las poblaciones del género *Espeletia* son las actividades antrópicas como: la ganadería, la agricultura la minería, la quema y el turismo. Y algunas fitopatologías causadas por algunos hongos, estrechamente relacionados con los monocultivos y la incidencia de cambio climático.

6. RECOMENDACIONES

Sin lugar a dudas las condiciones abióticas influyen la composición florística, en los páramos estas condiciones varían con la altitud y la posición geográfica. Sería interesante poder ver como especies del género *Espeletia* que comparten un mismo rango de distribución altitudinal se relacionan de acuerdo a sus características morfológicas y fisiológicas, ya que al estar enfrentadas a condiciones ambientales similares podrían presentar expresiones adaptativas parecidas. Desafortunadamente en Colombia son muy pocos los estudios eco fisiológicos que se han realizado para la región de Paramuna y por lo tanto se dificulta realizar este análisis. Por otro lado, aunque los resultados presentados en este trabajo presentan una aproximación de la distribución del género *Espeletia* en Colombia, es importante resaltar que aún falta información sistematizada disponible para los páramos que se distribuyen hacia la parte norte de Colombia (sierra nevada de Santa Marta) y la cordillera oriental principalmente, incluso el nivel de muestreo para estas zonas es menor que el de los Andes centrales. Además algunos de los registros disponibles en la plataforma SIB no están georeferenciados. Es por eso que recomiendo que para tener un estudio con resultados más confiables se deben georeferenciar los datos que carecen de esta información con los datos de localidad proporcionados y no solamente hacer los análisis con las bases de datos que se encuentren en digital, sino que se debe acudir a los herbarios para complementar la información.

7. AGRADECIMIENTOS

Agradezco a los biólogos Fredy Vargas y María de Mar Gallego por su colaboración en el manejo del Sistema de Información sobre Biodiversidad (SiB) y el manejo del programa PAST; para poder realizar los mapas de distribución geográfica que aparecen en el trabajo a Diego Antonio Rodríguez estudiante de ingeniería Forestal y al profesor Gustavo Giraldo por su asesoría durante el desarrollo de este trabajo.

8. BIBLIOGRAFIA

- Alarcón, J. C. (2002). Transformación y cambio del uso del suelo en los Páramos de Colombia. En C. Castaño Uribe, *Libro sobre Páramos y Ecosistemas Altoandinos de Colombia en Condición Hotspot y Global Climatic Tensor* (págs. 211-). Bogotá, Colombia: 333.
- Anaconda, A., Sabogal, S., & Garcés, E. (2005). Distribución de las especies de hongos asociadas al abrigo de hojas muertas de *Espeletia grandiflora*, en el páramo el Granizo. En M. A. Bonilla, *Estrategias adaptativas de las plantas de páramo y bosque altoandino de la cordillera Oriental de Colombia* (págs. 108- 122). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia , Facultad de Ciencias. Departamento de Biología.
- Andres, G. C. (2012). *Estudio Preliminar de la composición de hongos endófitos en la Espeletia Argentea en la Cuenca De la Quebrada Calostros Parque Nacional Chingaza*. Bogotá: Pontificia Universidad Javeriana.
- Ariza, M. P. (2014). Minería del oro contra el derecho Humano al agua. *Caso del paramo de Saturbán* (pág. 138). Bogotá: Universidad Santo Tomas.
- Avella, A., Torres, S., Gomez, W., & Pardo, M. (2014). Los páramos y bosques altoandinos del pantano de Monquentiva. *Redalyc. Org . Biota Colombiana Volumen 15*, 3-39.
- Azocar, A., & Rada, F. (1993). Respuestas Ecofisiológicas de plantas de ecosistemas tropicales . *Universidad de los Andes, Mérida Venezuela*, 82-110.
- Berry, P. (1986). Los sistemas reproductivos y mecanismos de de polinización del genero *Espeletia* en venezuela . *Congreso latinoamericano de de botanica. Medellin, Colombia*, 25-33.
- Berry, P., & Calvo, R. (1994). An overview of the Reproductive Biology of *Espeletia* (Asteraceae) in the Venezuela Andes. En P. Rundhel, & A. Smith, *Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function* (págs. 229-248). 1994: Cambridge Univerity Press.
- Biocolombia. (2002). En C. Castaño Uribe, *Paramos y ecosistemas alto andinos* (págs. 71-160). Colombia: Ministerio medioambiente, IDEAM,Pnud.
- Boada, C., & Campaña, J. (2008). Amenazas registradas y estrategias de conservacion propuestas pra los Páramos y Los Bosque de cuatro localidades del Carchi dentro del area de intervencion del proyecto Gisrena. En U. r. rapidas, *Composición y diversidad*

- de cuatro localidades de la provincia de Carchi* (págs. 109-123). Quito, Ecuador: Ecociencia y GPC.
- Bonilla, A. (2002). Organismos tropicales de Alta Montaña. En G. Nates Parra, *Libro de Resúmenes I Encuentro Colombiano sobre Abejas Silvestres* (págs. 14-20). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia .
- Bonilla, M. A., Sebastian, S., & Trujillo, L. (2005). Relaciones alométricas en la roseta y la necromasa de la *Espeletia grandiflora*. En M. A. Bonilla, *Estrategias adaptativas de las plantas de Páramo y bosque altoandino de la Cordillera Oriental, de Colombia* (págs. 324-343). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia . Facultad de Ciencias. Departamento de Biología.
- Bonilla, M., & Zuloaga, G. (1994). *Fenología de algunas especies de plantas del páramo El granizo, Monserrate. Estudios ecologicos del paramo y del bosque altoandino de la Cordillera Colombiana. Tomo1*. Bogotá, Colombia.: Academia Colombiana de Ciencias exactas Fisica y Naturales. .
- Brand, M. (1995). Inventario y observaciones del avifauna del Páramo el Granizo, Cundinamarca, Colombia. En L. E. Mora-Osejo, & H. Sturm, *Estudios ecologicos del Páramo y el Bosque altoandino, Cordillera Oriental de Colombia* (págs. 648-661). Bogotá. D.C: Academia Colombiana de ciencias exactas, Fisicas y naturales. Colección Jorge Alvarez Lleras N 6.
- Brown, V. (1984). Secondary Succession: Insect-Plant Relationships. *American Institute of Biological Sciences*, 710-716.
- Buitrago, S., Vanegas, L., & Ramos, C. (2015). Perdida de la pubescencia foliara y sus efectos fisiológicos en la roseta en peligro de extinción (*Espeletia paipana*) Boyaca-Colombia. *Revista De Biología Tropical*, 845-858.
- Buytaert, W., Sevink, J., & Cuestas, F. (2014). *Cambio climatico la nueva Amenaza de los Paramos*. Amsterdam: Repository of the University of Amsterdam.
- Calderón, E., Galeano., G., & García, N. (2005). *Libro rojo de las plantas de Colombia*. Bogotá: Panamericana S.A.
- Carlquist S. Anatomy of tropical alpine plants. Tropical Alpine Environment, Plant Form and Function. Cambridge University Press. 1994.
- Camilo, L., & Schnetter, R. (1976). Estudios ecológicos en el páramo Crus Verde. *Caldasia*, 53-68.
- Casanova, E. (2005). *Introducción a la ciencia del suelo*. Caracas: Universidad Central de Venezuela .

- Castaño Uribe, C. (2002). Libro sobre Páramos y Ecosistemas Altoandinos de Colombia en Condición Hotspot y Global Climatic Tensor. En C. Castaño Uribe, *Colombia Altoandina y la significancia ambiental del Bioma Paramo en el contexto de los Andes tropicales :Una aproximación a los efectos de un tención adicional por el cambio climático global* (págs. 27-71). Colombia: Ideam/ Ministerio de medio Ambiente/Pnud.
- Cepeda, M., Gamboa, A., Valencia, H., & Lozano, A. (2005). Hongos solubilizadores de fosfatos minerales aislados de la rizósfera de la *Espeletia grandiflora* del páramo el Granizo. En A. Bonilla, *Estrategias adaptativas del páramo y bosque altoandino de la cordillera Oriental de Colombia* (págs. 90-106). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia , Departamento de Biología , Facultad de ciencias.
- Cepero, M. (2000). Estudio preliminar de biodiversidad de microhongos de la población de *Espeletia grandiflora* en el paramo de Cruz Verde. *Departamento de ciencias biológicas. Universidad de los Andes*, 21.
- Cleef, A. (2008). Influencia Humana en los Páramos. En Cleef, & Antoine, *Panorama Y perspectivas de la gestión Ambiental de los ecosistemas de Páramo* (págs. 26-33). Bogotá: Procuraduría General de Nación.
- Cortes, J., & Sarmiento, E. (2013). *Visión socioecosistémica de los páramos y la alta montaña colombiana: memorias del proceso de definición de criterios para la delimitación del páramo*. Bogotá: Instituto Humbolt. Ministerio de Medio Ambiente.
- Cuatrecasas, J. (1958). Aspectos de la vegetación de Colombia. *Investigator for National Science Foundation*, 221-264.
- Cuatrecasas, J. (1986). Speciation and Radiation of the Espeletiinae in the Andes. *Hgh Altitude Tropical Biogeography. Oxford University Press*, 267-302.
- Cuatrecasas, J. (1986). *Speciation and Radiation Of the Espelittiina in the Andes*. New York: Oxfor University Press.
- Cuestas, F., Peralvo, M., & Vlarezo, N. (2009). *Bosque montanos de los Andes Tropicales*. Lima: ECOBONA.
- Díaz, M. (2013). Aportes a la delimitación de los páramos desde el estudio de los frailejones. En *Visión socioecosistémica de los paramos y las alta montaña colombiana: memorias de procesos de delimitación de páramos* (págs. 23-39). Bogotá: Instituto de Investigaciones y Recursos Biológicos Alexander Von Humbolt.

- Eraso, L., & Ángela, A. (2016). Artrópofauna en necromasa de dos especies de frailejones en diferentes estados sucesionales de Páramo Andino. *Revista Colombiana de Entomología*, 81-90.
- Estupiñan, L. E., Gomez, J. E., Barrantes, V., & Frenando, L. L. (2009). EFECTO DE ACTIVIDADES AGROPECUARIAS EN LAS CARACTERÍSTICAS DEL SUELO EN EL PÁRAMO EL GRANIZO, (CUNDINAMARCA - COLOMBIA). *Scielo*, 79-89.
- Fagua, C. (2002). Estrategias de reproducción sexual de una población de *Espeletia grandiflora* H y B. en el Parque Natural El Chigaza. *Tesis de grado . Departamento de biología . Univesidad Nacional de Colombia .*
- Fagua, J., & Bonilla, A. (2005). Ecología de la polinización de *Espeletia Grandiflora* en el Parque Chingaza. En M. A. Bonilla, *Estrategias adaptativas de plantas de Páramo y Bosque altoandino en la cordillera Oriental de Colombia* (págs. 247-271). Bogotá, Colombia: Universidad Nacional de Colombia , Facultad de Ciencias, Departamento de Biología.
- Fidel, T. (2005). Destificación por minería metálica en Páramos y Bosques de neblina de nacientes de cuenca en el Norte de Perú. *Zonas Áridas*, 71-92.
- Garcés, E., Anacona, A., Sabogal, P., Navarrete, D., & Diaz, J. (2005). El sistema suelo-planta en *Espeletia grandiflora*, como un refugio para la comunidad de hongos de páramo. En B. M. Argenis, *estrategias adaptativas de las plantas de páramo y los bosques altoandinos de la cordillera Oriental de Colombia* (págs. 124-131). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Biología. Departamento de Biología.
- Garreaud, R. D. & P. Aceituno. Atmospheric circulation and climatic variability. Pp. 45-59
En *The physical geography of South America*, edited by T. T. Veblen, K. R. Young, and A. R. Orme. Oxford: Oxford University Press. 2007.
- Greenpeace. (2013). Páramo en peligro: Caso de minería de carbón en Pisba. *Greenpeace Colombia*, Campaña Páramos.
- Guerrero, E. (2009). *Implicaciones de la Minería en los paramos de Colombia , Ecuador y Perú*. Quito: Consultoría Proyecto Paramo Andino.
- Goldstein, G., Rada, F., Canales, M. O., & Zabala, O. (1989). Leaf gas exchange of two giant caulescent rosette species. *Acta Oecologica (Oecologia Plantarum)*, 10(4), 359-370
- Goebel, K.P flanzbiologische schuilderungen II teil, I. Leifereung Marbug, Elwert. 1981.

- Groff, P. A. & D. R. KAPLAN. 1988. The Relation of Root Systems to Shoot Systems in Vascular Plants. *The Bot. Rev.* 54(4):387-422
- Hofstede, R., Segarra, P., & Mena, P. (2003). *Los Paramos del Mundo. Proyecto Atlas Mundial de los Paramos*. Quito: Global Peatlan Initiative/NC-UICN/EcociEncia.
- Hosftede, R. (2001). El Impacto de la actividades humanas Sobre el Páramo. En R. Hosftede, *Loa Páramos del Ecuador , particularidades, problemas y perspectivas* (págs. 161-182). Quito: Abya-Yala. Proyecto Páramos.
- Hastenrath, S. *Climate dynamics of the tropics*. New York: Kluwer. 1982
- IDEAM. (2001). *Colombia primera comunicacion nacional ante la convencion marco de las naciones unidas sobre el cambio climático*. Bogotá.
- Jaramillo, C. A. (2002). Congreso mundial de Páramos . *Memorias Tomo 2* (pág. 204). Bogotá, Colombia: IDEAM, CAR , Ministerio de Medio Ambiente.
- Lasanta, T. (2010). Pastoreo en áreas de montaña: Estrategias e impactos en el territorio. *Estudios Geograficos*, 203-233.
- Kessler et al. Pp 204-219. En Herzog s, Martínez R, Jorgensen P & Tiessen H. editores. *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes*. IAE and SCOPE. . 2011.
- Kessler. The elevational gradient of Andean plant endemism: varying influences of taxon-specific traits and topography at different taxonomic levels. *Journal of Biogeography*. 2002; 29:1159–1165.
- Körner C. Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer. *Trends in Ecology and Evolution*. 2000; 15:513-514.
- Körner, C.. The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 2007. Pp 569-574
- Körner, C. 2007. The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22:569-574.
- Molinillo, M., & Monasterio, M. (2002). Patrones de vegetación y pastoreo en ambientes de Páramo. *Ecotropicos*, 19- 34.
- Monasterio, M. (1986). Adaptative Strategies of *Espeletia* in the Andean Desert Páramo. *High Altitude tropical Biogeography. Oxford University Press. New York*, 49-80.

- Monasterio, M., & Lina, S. (1991). Adaptive Radiation of *Espeletia* in the cold Andean Tropics. *Trends in ecology and evolution*. Vol 6, 387-391.
- Morales, J. A., & Estévez, J. V. (2006). El Páramo: ¿ un ecosistema en vía de extinción? *Revista luna Azul*, 1-13.
- Mora-Osejo, L., & Becerra, N. (1994). Anatomía foliar de plantas de pramo. En J. A. Lleras., *Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino Cordilera oriental de Colombia. Tomo 1* (págs. 257-348.). Bogotá, Colombia: Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales.
- Morillo, G., & Briceño, B. (2000). DISTRIBUCIÓN DE LAS ASTERACEAE DE LOS PÁRAMOS VENEZOLANOS. *Jstor*, 47-67.
- Ortiz, C. (2004). Agricultura, cultivos ilícitos y Medio Ambiente en Colombia. *library.fes*, 1-56.
- Osorio, Y. (2015). Explotación minera en el Páramo de Pisba -Boyacá. *Universidad Militar Nueva Granada*, 1-21.
- Pineda, V. (2000). Flora fúngica presente en las hojas de la planta *Espeletia killipii* y su capacidad de transformar el ácido kaur-9 (11)16-dien-19-oico. . *Trabajo de grado de Maestría, Facultad de Ciencias Básicas. Universidad Javeriana*, 87.
- Pinzon Uribe, L. f., & Sotelo Rojas, H. (2002). Efectos de los cultivos ilícitos sobre el medio natural de Colombia . *Scielo*, 42-52.
- Prada, H., Avila, L., & otros, y. (2009). Caracterización morfológica y molecular del antagonismo entre el endofito *Diaporthe sp.* aislado del frailejos y el fitopatógeno *Phytophthora infestans* . *Revista Iberoamerica de Micología*, 198-201.
- Premauer, J. (1999). *Efecto de diferentes regimenes de disturbio por quema y pastoreo sobre la estructura vertical y horizontal de la vegetación de páramo* . Bogotá: Parque Natural Nacional el Chingaza. Trabajo de grado, Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.
- Rivera Ospina, D. (2001). *Páramos de Colombia*. Bogotá: Colección Ecológica del Banco De Occidente.
- Roht, I. (1973). Anatomía de las plantas de páramos Venezolanos. *Espeletia* (Compositae). *Acta botánica Venezuelica. Jstor Home*, 281-310.
- Salamanca, J., Botia, J., & Ardila, A. (2008). *Aves de Páramo de Sicunsi*. Sogamoso, Boyacá: Asociación para la investigación y conservación de la vida silvestre neotropical.

- Salinas, C., Fuentes, L. S., & Hernandez, 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 de la Universidad Jorge Tadeo Lozano*, 1-22.
- Sanchez, A. (2004). Análisis morfométrico y demográfico de *Espeletia pycnophylla* Cuatrecasas, en un gradiente altitudinal provincia de Carchi-Ecuador. *Tesis de Grado. Biología Universidad de los Andes*, 101.
- Sarmiento, C. E., & León Moya, O. A. (2015). *Transición Bosque páramo. Bases conceptuales y métodos para su identificación en los Andes Colombianos*. Bogotá: Instituto de Investigación y Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt. 156 pag.
- Sendoya, S., & Bonilla, M. A. (2005). La necromasa de la *Espeletia grandiflora* como habitat para la artropofauna del páramo. En M. A. Bonilla, *Estrategias Adaptativas de las plantas del Páramo del Bosque alto andino en la cordillera Oriental de Colombia* (págs. 198-224). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia . Facultad de ciencias . Departamento de Biología.
- Sinner, H. stomates et altitude. *Berichte der schweizer botanische Gesellschaft*. 1936. Pag. 12-27.
- Sierra, A., & Mora- Osejo, L. E. (1995). Estudio morfológico del sistema radical de las plantas y del bosque altoandino. En L. e. Mora-Osejo, & H. Sturm, *Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino , Cordillera Oriental de Colombia, Tomo II* (págs. 353- 405). Bogotá, Colombia: Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y naturales, colección Jorge Alvarez LLeras N° 6 .
- Snow, D. W. (1983). The use of *Espeletia* by paramo hummingbirds in the Eastern Andes of Colombia. *Bulletin of The British Ornithologists' Club*, 89- 94.
- Somme, L. (1986). Tolerance to low temperatures and desiccation insects from Andean Páramos. *Arctic and Alpine Research*, 253-259.
- Sturm, H. (1990). Contribución al conocimiento de las relaciones entre los frailejones (*Espeletia* y *Asteraceae*) y los animales en la región del paramo andino. *Revista de la academia Colombiana de ciencias exactas físicas y naturales* 17 , 667-690.
- Sturm, H., & Rangel, O. (1985). *Ecología de los Páramos Andinos*. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales , Museo de Historia Natural, Universidad Nacional.
- Sturm, H., & Rangel, O. (1985). *Ecología de páramos Andinos: una visión preliminar integrada*. Bogotá, Colombia.: Instituto de ciencias Naturales - Museo histórico Nacional.

- Torres Quimbaya, J. M. (2012). Evaluación del grado de entorchamiento y hervivoría en una población de *Espeletia grandiflora* Hum. y Bonpl. de la cuanca alta de la quebrada calostros en el Parque Nacional el Chingaza. *Tesis de grado uNiversidad Javeriana*, 34.
- Troll, W. 1935-1943. Vergleichende Morphologie der hOheren Pflanzen. Gebrrtder Bomtraeger, Berlín
- Trujillo Motta, D. M., García, G., & Vargas, O. (2002). Efectos de disrubios antrópicos en las interacciones bioticas en un Páramo húmedo de Colombia. *ResearchGate*, 969-981.
- Uribe, S. (2002). Costo de produccion de pequeños cutivadores de coca en el Putumyo , Caqueta y Guaviare. En M. d. foro, *Cultivos Ilícitos en Colombia* (págs. 75-84). Bogotá: UNDCP.
- Van Der Hammen, T. (2008). El Páramo : de destrucción a la conservación. En C. Serrano, *Panoramas y perspectivas sobre la gestión Ambiental de los ecosistemas de Páramo* (págs. 10-15). Bogotá. Colombia: Procuraduria General De la Nación.
- Van der Hammen, T., Pabón, J., Gutierrez, H., & Alarcon, J. C. (2002). El Cambio Global y los ecosistemas de lata montaña de Colombia. En U. C. Castaño, *Libro sobre Páramos y Ecosistemas Altoandinos de Colombia en Condición Hotspot y Global Climatic Tensor* (págs. 163-209). Colombia: Ministerio de Meio Ambiente /IDEAM/Pnud.
- Vargas, O., & Rivera, D. (1991). El Páramo un ecosisema fragil. *Resvista de la Universidad del Tolima* , 1-172.
- Vargas, O., Premauer, J., & Cárdenas, C. (2002). Efecto del pastoreo sobre la estrictura de vegetación en un Páramo Humedo en Colombia . *Ecotropicos, sociedad Vezzolana de ecologia* , 35-50.
- Velaidez, R. (2000). Impacto de los cultivos Ilícitos y las Fumigaciones aereas con Glifosfato Sobre el medio Ambiente. En M. d. Ilícito, *Costos de producción de pequeños y medianos cultivadores de coca en* (págs. 143-152). Bogotá: UNDCP .
- Villegas, B., & Sesane, L. (2007). Colombia Natural Parks. *Villegas Asociados S.A*, 448-450.
- Werweij, P., & Kok, K. (1992). effects of fire and grazing on *Espeletia hartwegiana* populations. *Journal Article*, 216-229.
- Young, K. En Herzog s, Martínez R, Jorgensen P & Tiessen H. editores. *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes*. IAE and SCOPE. 2011. Pp 128-140.

