

# Efecto altitudinal sobre la estructura poblacional de *Espeletia pycnophylla* Cuatrec. en el páramo del Santuario de Fauna y Flora Volcán Galeras (Nariño, Colombia)♦

Fecha de recepción: 20/02/2017  
Fecha de revisión: 01/08/2017  
Fecha de aprobación: 08/02/2018

**Cómo citar este artículo / To reference this article / Para citar este artículo:** Bolaños-Guaranguay, A., Patiño, A. y Calderón-Leytón, J. (2018). Efecto altitudinal sobre la estructura poblacional de *Espeletia pycnophylla* Cuatrec. en el páramo del Santuario de Fauna y Flora Volcán Galeras (Nariño, Colombia). *Revista Criterios*, 25(2), 111-128. Doi: <https://doi.org/10.31948/rev.criterios/25.2-art5>



DOI: <https://doi.org/10.31948/rev.criterios/25.2>

\*Artículo Resultado de Investigación. Hace parte del trabajo de investigación titulado: "Variación de la estructura poblacional de *Espeletia pycnophylla* Cuatrec. en un gradiente altitudinal, desarrollada desde febrero a junio de 2013 en el páramo del Santuario de Fauna y Flora Volcán Galeras – sector Laguna de Telpis, Nariño, Colombia".

\*\*<sup>✉</sup> Bióloga, Universidad de Nariño; Integrante Grupo de investigación en Ecología Evolutiva, San Juan de Pasto, Nariño, Colombia. Correo electrónico: alexiajn@hotmail.com

\*\*\*Magíster en Ciencias - Biología, Universidad Nacional de Colombia; Bióloga con énfasis en Ecología, Universidad de Nariño. Profesora catedrática, Universidad de Nariño, San Juan de Pasto, Nariño, Colombia. Correo electrónico: aylupa@hotmail.com

♦ Magíster en Ciencias Biológicas, Universidad del Valle; Licenciado en Biología, Universidad de Nariño; Profesor titular Universidad de Nariño; Director del Grupo de Investigación de Ecología Evolutiva, San Juan de Pasto, Nariño, Colombia. Correo electrónico: jjcalderl@gmail.com

Alexandra Bolaños-Guaranguay\*\*<sup>✉</sup>  
Ayda Lucía Patiño C.\*\*\*  
Jhon Jairo Calderón-Leytón\*\*\*\*

## Resumen

El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto que la altitud genera sobre la estructura y densidad poblacional de *Espeletia pycnophylla* Cuatrec en el páramo Galeras. El muestreo se realizó en tres cotas altitudinales, en cada una de las cuales fueron establecidos diez cuadrantes de 25m<sup>2</sup> y registrado el número de individuos, la altura total e información referente al estado de las estructuras reproductivas de la planta. Los resultados indican una relación lineal negativa entre la altura de las plantas y la elevación y una relación lineal positiva que favorece el establecimiento de individuos juveniles a mayores alturas. Además, se evidenció una zona óptima que favorece el establecimiento de un alto número de individuos adultos con evidencias de estructuras reproductivas. La alta representatividad de individuos juveniles y de plantas con evidencia reproductiva permite inferir que esta población se encuentra en crecimiento constante.

**Palabras clave:** Densidad poblacional, factor ambiental, gradiente altitudinal, ventaja competitiva.

## Altitudinal effect on the population structure of *Espeletia pycnophylla* Cuatrec. in the wasteland of Volcán Galeras Flora and Fauna Sanctuary (Nariño, Colombia)

### Abstract

The objective of this study was to evaluate the effect that altitude generates on the structure and population density of *Espeletia pycnophylla* Cuatrec in the Galeras wasteland. The sampling was carried out in three altitudinal elevations, in each of which ten squares of 25m<sup>2</sup> were established and the number of individuals, the total height and information regarding the state of the reproductive structures of the plant were recorded. The results indicate a negative linear relationship between the height of the plants and the elevation and a positive linear relationship that favors the establishment of juvenile individuals at higher altitudes. In addition, an optimal area was found that favors the establishment of a high number of adult individuals with evidence of reproductive structures. The high representativeness of juvenile individuals and plants with reproductive evidence allows us to infer that this population is in constant growth.

**Key words:** Population density, environmental factor, altitudinal gradient, competitive advantage.

## Efeito da altitude sobre a estrutura populacional de *Espeletia pycnophylla* Cuatrec. no páramo do Santuário de Fauna e Flora Vulcão Galeras (Nariño – Colômbia)

### Resumo

O objetivo deste estudo foi avaliar o efeito que a altitude gera sobre a estrutura e a densidade populacional de *Espeletia pycnophylla* Cuatrec na páramo Galeras. A amostragem foi realizada em 3 altitudes, em cada uma delas foram estabelecidos dez quadrantes de 25m<sup>2</sup> e foi cadastrado o número total de indivíduos, a altura total e a informação sobre o estado das estruturas reprodutivas da planta. Os resultados indicam uma relação linear negativa entre a altura das plantas e a elevação e uma relação linear positiva que favorece o estabelecimento de indivíduos jovens em altitudes mais elevadas. Além disso, foi encontrada uma área ideal que favorece o estabelecimento de um número elevado de indivíduos adultos com evidências de estruturas reprodutivas. A alta representatividade de indivíduos jovens e plantas com evidências reprodutivas nos permite inferir que essa população está em constante crescimento.

**Palavras-chave:** Densidade populacional, fator ambiental, gradiente da altitude, vantagem competitiva.

## 1. Introducción

El páramo es un bioma neotropical de alta montaña delimitado por el bosque altoandino y las nieves perpetuas. Es considerado un ecosistema estratégico por ofrecer importantes funciones ecológicas, presentar alta biodiversidad, alto grado de endemismo y un suelo que tiene gran capacidad de fijar el carbono atmosférico, retener y almacenar agua (Cabrera y Ramírez, 2014).

La vegetación predominante de este ecosistema está constituida por grandes rosetas del género *Espeletia*, una de las plantas más representativas y emblemáticas en el suroccidente colombiano (Díaz-Piedrahita y Pedraza, 2001). Típicamente, sus poblaciones están distribuidas por encima de los 3000 metros de altura y su distribución y estructura están condicionadas por las complejas interacciones entre factores físicos y biológicos (Mazzola, Kin, Morici, Babinec y Tamborini, 2008; Castrillo, 2006).

Las condiciones adversas de los ecosistemas paramunos han ocasionado la evolución de características morfológicas y fisiológicas en las plantas del género *Espeletia* (Vargas, 2016); sin embargo, factores como la elevación, el grado de exposición a la radiación solar, la temperatura del aire, la velocidad del viento, la precipitación y posición en el relieve, pueden influir en el establecimiento y supervivencia de plántulas, en la tasa de crecimiento y en el éxito reproductivo de estas especies (Mazzola et al., 2008; Smith, 1980).

Benavides-Martínez, Burgano-Martínez, Urbano-Apráez, Solarte-Cruz (2007), Venegas (2011), entre otros, han descrito en sus estudios los factores que están afectando la densidad y el tamaño de la población de los frailejones en un gradiente altitudinal. Smith (1980) sostuvo que la elevación produce un efecto negativo sobre la densidad poblacional de los individuos juveniles debido a que la temperatura del aire y del suelo, la tasa de descomposición orgánica y la disponibilidad de agua y nutrientes se reducen, generando una ventaja competitiva por espacio y recursos sobre los individuos adultos, quienes incrementan su altura (Molina-Montenegro y Lohengrin, 2010). Sánchez (2004), por su parte, encontró que el único carácter que se correlaciona con la elevación, es el número de capítulos por inflorescencia, donde a mayores alturas, menor productividad reproductiva. Benavides-Martínez et al., sostienen que no es posible hacer generalizaciones acerca de la influencia de la elevación sobre la autoecología de estas plantas y que se requiere de estudios que involucren otros factores ambientales, como la historia de vida de cada páramo.

En el presente estudio se evaluó la relación de la altitud sobre la estructura y la densidad de la población de *E. pycnophylla* en el Páramo Galeras. Se encontró una relación lineal negativa entre la altura de las plantas y la elevación, lo que sugiere que las condiciones ambientales son un limitante para el crecimiento de la planta, puesto que a mayores alturas se presenta una disminución en la temperatura del aire y del suelo, así como en la disponibilidad de agua y

nutrientes, lo que afecta el crecimiento en tamaño de las plantas (Molina, 2008; Tobón, 2011). La densidad poblacional siguió una relación lineal positiva con la variable 'Elevación', favoreciendo el establecimiento de individuos juveniles a mayores alturas. Esto se explica porque a mayores elevaciones, la escasez de nutrientes, las bajas tasas de descomposición, la mayor densidad de la niebla, las heladas y el viento, limitan drásticamente la tasa de crecimiento de las plantas (Bedoya y Morillo, 2001). El efecto de la altitud también se puede evidenciar en la producción de estructuras reproductivas; en poblaciones establecidas a mayores altitudes, la floración presenta una velocidad más lenta (Tobón, 2011). Así, el número de individuos con evidencia reproductiva indica que la disponibilidad de nutrientes y las condiciones ambientales son las óptimas para garantizar el crecimiento y la reproducción (Sánchez, 2004).

## 2. Materiales y Métodos

### 2.1 Área de estudio

El estudio se realizó en el páramo Galeras, que hace parte del Santuario de Fauna y Flora Galeras (SFFG), ubicado en el ramal centro oriental de la Cordillera de Los Andes, nudo de los Pastos, en el extremo sur occidental del departamento de Nariño, municipio de Yacuanquer a  $01^{\circ} 10' 33.9''$  N y  $077^{\circ} 23' 56.3''$  W (Figura 1).

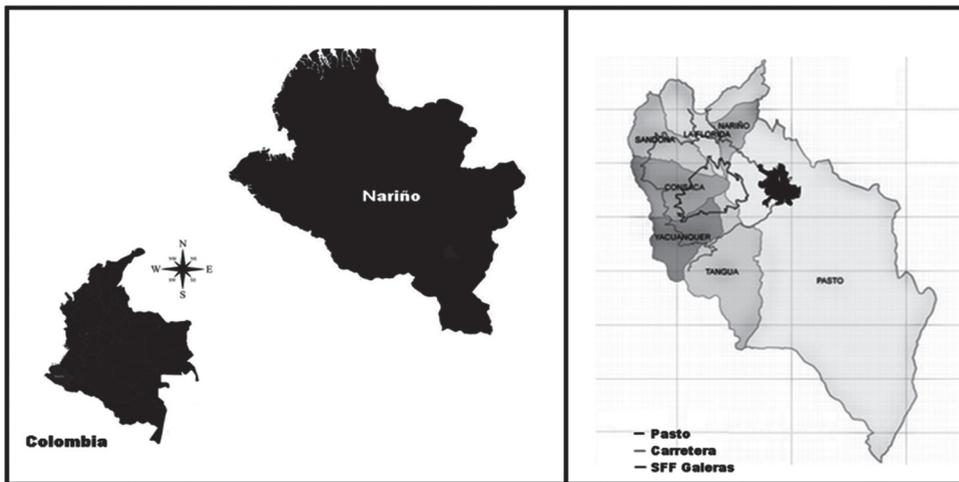


Figura 1. Localización del páramo Galeras en el SFFG en el departamento de Nariño y localización en el Sector Telpis, Yacuanquer.

Fuente: Ministerio de Ambiente y Parques Nacionales Naturales de Colombia (2005).

El patrón de vegetación por encima de los 3500 metros de altitud en el páramo Galeras, sector Telpis, es de tipo pajonal-frailejónal, siendo las especies más representativas *Calamagrostis* sp., *Espeletia pycnophylla* Cuatrec., *Hipchoeris* sp., *Lachemilla* sp., entre otras. Tiene una temperatura media anual que oscila entre los  $3^{\circ}\text{C}$  y  $13^{\circ}\text{C}$ , siendo las más bajas las de los meses de octubre y noviembre. La precipitación anual promedio es de 790 y 2000 mm, presentándose mayores

lluvias entre marzo y mayo, y octubre y noviembre. El suelo del área de estudio es de origen volcánico y se cataloga, según la taxonomía como ‘histosoles’ (Ministerio de Ambiente y Parques Nacionales Naturales de Colombia, 2005).

## 2.2 Especie de estudio

*Espeletia pycnophylla* Cuatrec., es una especie perenne, caulescente, de fuste simple con una roseta gigante terminal, de hojas sésiles altamente pubescentes de forma obovada, oblongas, con inflorescencias desnudas, laterales y más largas que la hoja (Cuatrecasas, 1986), con una longitud en estado maduro entre 30 y 40 cm. Es el único taxón del género reportado para el suroccidente de Colombia y Ecuador, y es considerada como uno de los componentes más conspicuos del ecosistema páramo y como la especie de flora emblemática del departamento de Nariño. Presenta poblaciones geográficamente aisladas constituidas en tres subespecies: *E. pycnophylla* ssp *pycnophylla*, distribuida en el suroccidente colombiano, *E. pycnophylla* ssp *angelensis*, en el norte de Ecuador y *E. pycnophylla* ssp *llanganatensis* en la Cordillera de los Llanganates (Cuatrecasas, 1986).

## 2.3 Diseño y Muestreo

De acuerdo con la distribución de *Espeletia pycnophylla* en el páramo, fueron establecidas tres cotas de estudio denominadas C1 (3600 m.), C2 (3700 m.) y C3 (3800 m.), ubicadas en línea recta y separadas por 100 metros de elevación. Siguiendo la propuesta de Ramsay (2001) y Rangel y Velásquez (1997), en cada cota fueron instaladas diez parcelas de 25m<sup>2</sup> (5 x 5 m) denotados como P1, P2, hasta P10, distribuidos aleatoriamente y separados cada uno al menos por 20 metros de distancia para evitar la intercepción entre las unidades muestrales. En cada cuadrante y cota altitudinal se anotó el número de individuos, la altura total y la información referente al estado de las estructuras reproductivas de la planta: floración, botón o semilla.

## 2.4 Medición de Variables y Análisis estadístico

Se registró la altura total de cada uno de los individuos presentes en cada cuadrante y cota altitudinal. Se estableció cinco clases de tamaños en intervalos de 30 cm de acuerdo con las propuestas de Armero (2004) y Kovar (2001); plantas con alturas inferiores a 31 cm fueron catalogadas como juveniles, y alturas por encima de 31 cm fueron clasificadas en cuatro clases de adultos: Adultos 1 (31 - 60 cm), Adultos 2 (61 - 90 cm), Adultos 3 (91 - 120 cm) y Adultos 4 (alturas > 121 cm).

Teniendo en cuenta las evidencias reproductivas encontradas en los individuos adultos se estableció tres estados fenológicos de acuerdo con Erazo (2007): Adultos infértiles o vegetativos, Adultos en estado reproductivo (floración, fin de floración, botón y semillas) y Adultos senescentes o muertos. La densidad poblacional de *espeletia pycnophylla* se estimó con el número de individuos totales encontrados por área muestreada, así como en cada clase de edad y estado fenológico.

El análisis estadístico se realizó con el programa *Paleontological Statistics* (PAST) versión 2.17c y en Microsoft Excel 2010. Para probar la normalidad de los datos se realizó un test de Shapiro-Wilk. De acuerdo al origen de los datos, se aplicó pruebas paramétricas y no paramétricas y se consideró valores de  $P < 0.05$  como significativos.

Se elaboró pruebas de Kruskal-Wallis (Hc) y comparaciones múltiples por Tukey para encontrar diferencias estadísticas en la altura total de los individuos entre cada cota altitudinal. Con el índice de correlación no paramétrico de Spearman ( $r_s$ ) y el análisis de regresión se determinó las relaciones de la altura total del individuo entre cada cota altitudinal.

Las comparaciones entre la densidad poblacional y las áreas muestreadas fueron probadas con un análisis de varianza simple (F) después de hacer la transformación de datos a logaritmo natural. La relación de esta variable con la elevación se calculó con el índice de correlación de Pearson ( $r$ ) y un análisis de regresión.

Para determinar las diferencias entre la densidad de individuos en cada clase de tamaños y estado fenológico, se realizó un análisis de varianza complejo (Fc). Establecidas las diferencias entre las variables, se aplicó un análisis de Varianza simple (F) y una prueba de Kruskal-Wallis para detectar las diferencias de la densidad dentro de cada categoría.

### 3. Resultados

#### 3.1 Comportamiento de la población

Se encontró un total de 1558 individuos en 750 m<sup>2</sup> de área muestreada, lo que corresponde a una densidad de 2.08 ind/m<sup>2</sup>. El mayor número de individuos se registró a los 3800 m de elevación (C3) con 707 individuos. En la elevación intermedia (C2), ubicada a 3700 m, se encontró 705 individuos, mientras que a 3600 m (C1) se halló 164 individuos.

Del total de individuos, el 1,16 % que corresponde a 18 individuos, fueron senescentes y 98,84 %, que significa 1540 individuos, fueron agrupados de acuerdo con su estado fenológico, así: 71,95 % -1108 ind.- no presentaron evidencias de floración y 28,05 % -432 ind.- presentaron al menos uno (Figura 2).

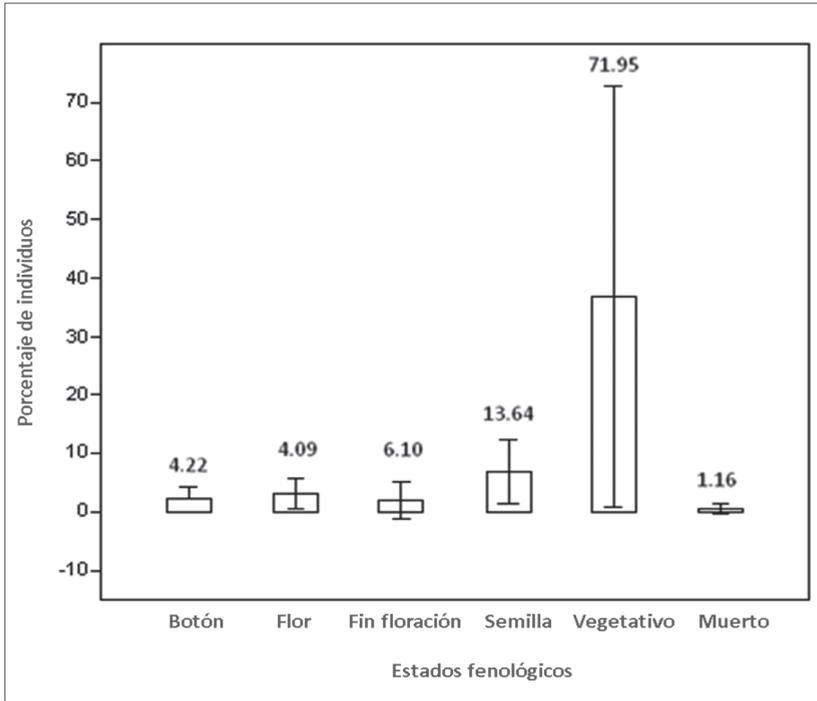


Figura 2. Porcentaje de individuos según clases de tamaño de *Espeletia pycnophylla* en el páramo Galeras, sector Telpis.

Según la estructura de tamaños, en la población de *Espeletia pycnophylla* el 59,62 % -929 ind.- fueron individuos juveniles con alturas inferiores a 30 cm., y el 40,37 % -629 ind.- fueron agrupados en cuatro categorías de adultos (Figura 3).

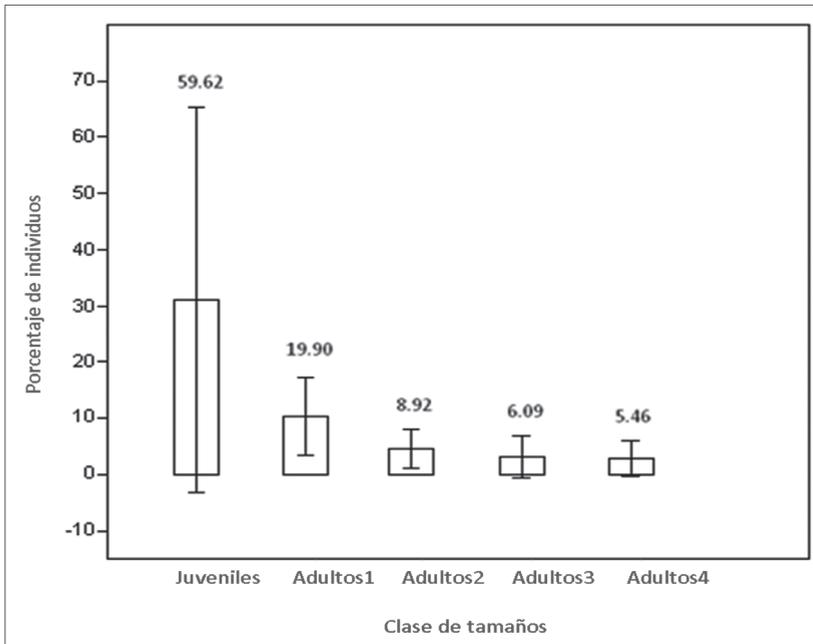


Figura 3. Porcentaje de individuos según el estado fenológico de *Espeletia pycnophylla* en el páramo Galeras, sector Telpis.

### 3.2 Altura total y promedio de los individuos

Se encontró diferencias estadísticas en la altura promedio de las plantas de *Espeletia pycnophylla* en cada elevación (Figura 4). Sobre los 3600 m de altitud (C1) las plantas presentaron una altura promedio de 61 cm, mientras que a 3700 m (C2) y a 3800 m (C3) las alturas promedio fueron de 26 cm y 23 cm respectivamente.

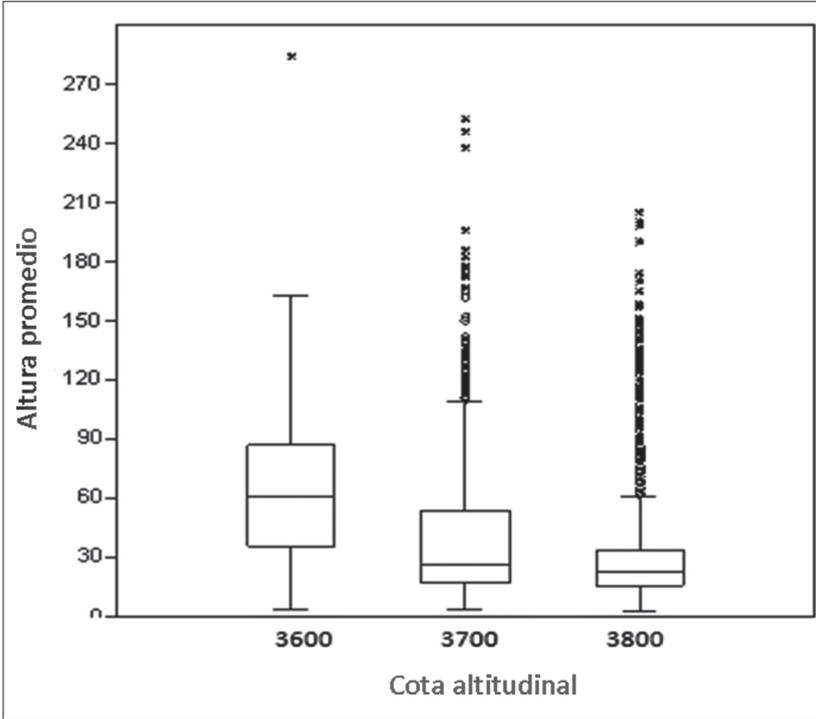


Figura 4. Alturas promedio de individuos de *Espeletia pycnophylla* en cada cota altitudinal en el páramo Galeras.

Con respecto a la altura total de los individuos, se observó diferencias altamente significativas ( $N = 1558$ ,  $H_c = 99.84$ ,  $p < 0,05$ :  $2.09E-22$ ) entre cota altitudinal y se evidenció una relación lineal negativa entre estas variables ( $r_s = -1$ ,  $R^2 0.93$ ) lo que muestra que el aumento de la elevación está acompañado por la disminución en la altura de las plantas (Figura 5).

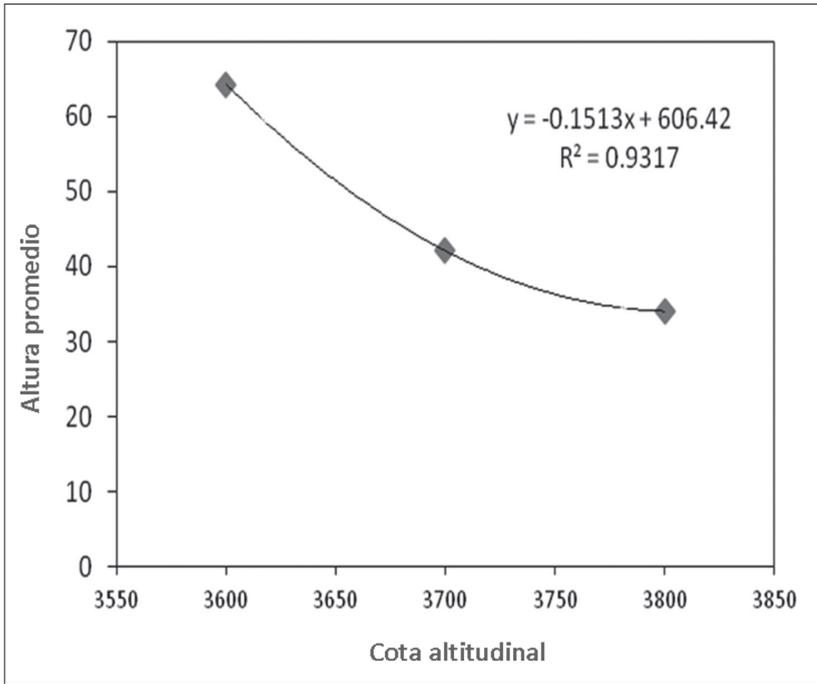


Figura 5. Variación de la altura promedio de *Espeletia pycnophylla* en cada cota altitudinal en el páramo Galeras.

### 3.3 Densidad poblacional

La densidad poblacional en cada una de las cotas altitudinales evaluadas presentó diferencias estadísticas ( $N = 1558$ ,  $F = 26.4$ ,  $p < 0.05$ ;  $4.422e-07$ ). Se encontró que la menor densidad se registró a 3600 metros de altitud, lo que diferencia muy significativamente ( $p < 0.05$ ) a este punto altitudinal de las demás áreas muestreadas. Por otra parte, existe un grado de asociación positiva entre las dos variables ( $r_s = 0.8$ ), ya que el número de individuos por área muestreada incrementa con la elevación (Figura 6).

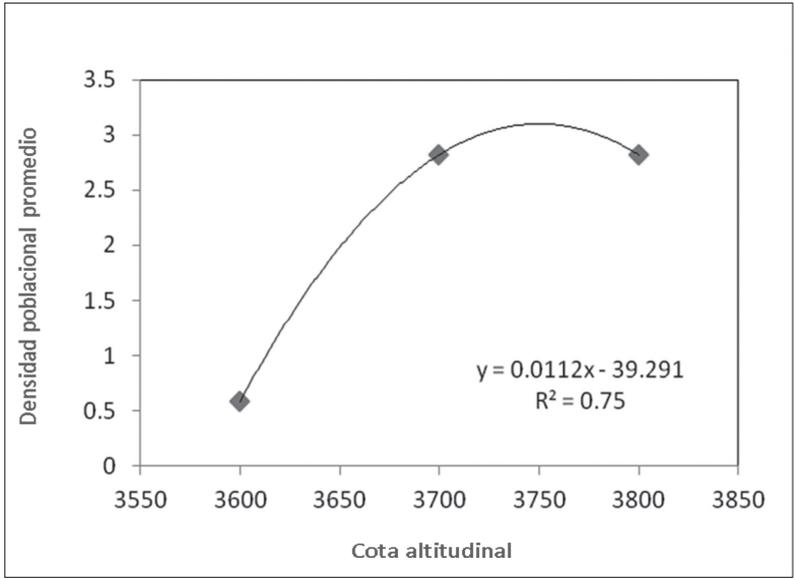


Figura 6. Densidad poblacional promedio de *Espeletia pycnophylla* según clase de tamaños.

### 3.4 Densidad poblacional según clases de tamaños

La densidad poblacional para cada clase de tamaño mostró diferencias significativas ( $N = 1558$ ,  $F = 12.01$ ,  $p < 0.001$ ;  $1.57167E-05$ ). La Figura 7 indica que a 3600 m la densidad promedio de individuos juveniles es menor ( $0.12 \text{ ind. } /750\text{m}^2$ ) que a 3700 m ( $1.60 \text{ ind. } /750\text{m}^2$ ), mientras que a 3800 m la densidad aumenta significativamente ( $1.98 \text{ ind. } /750\text{m}^2$ ); se evidencia, entonces, una tendencia que relaciona el incremento en el número de individuos juveniles por área muestreada a mayores elevaciones.

En el caso de los frailejones adultos, en la cota intermedia (3700 m) se presentó mayor densidad de adultos en todas sus categorías, mientras que a 3800 m la densidad de los individuos adultos fue menor para todas las clases de tamaños (Figura 8).

<sup>1</sup>Visitar la siguiente dirección: <https://phet.colorado.edu/es/simulation/fraction-matcher>

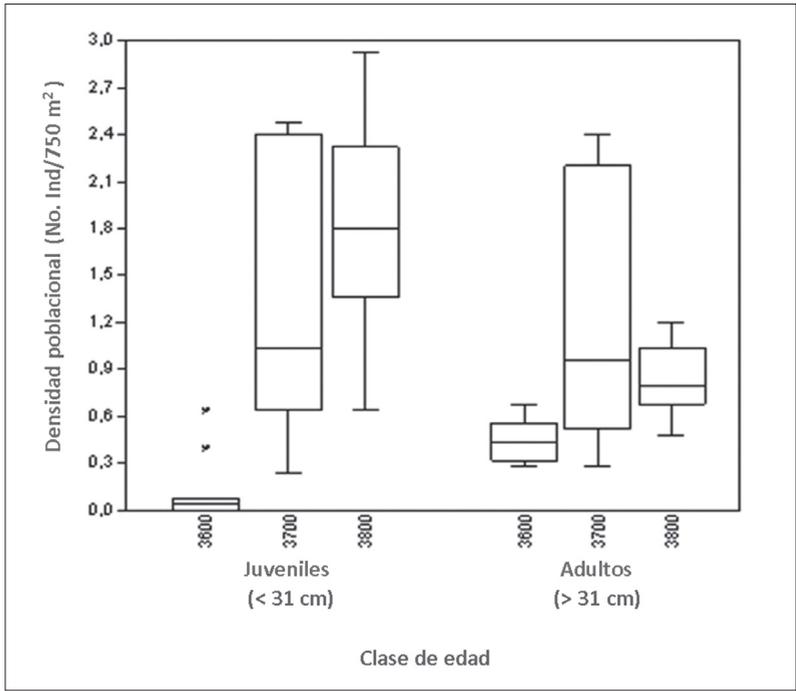


Figura 7. Densidad poblacional de *Espeletia pycnophylla* según clases de tamaños Juvenil y Adulto.

La densidad según las clases de tamaños presentó diferencias significativas para cada cota altitudinal ( $F = 24.39$ ,  $p < 0.05$ ;  $3.32E-15$ ). El análisis de varianza simple indica que las clases de tamaños en las que se presenta mayores diferencias son: Juvenil ( $H_c = 18.28$ ,  $p < 0.05$ ;  $0.0001072$ ), Adultos 1 ( $F = 11.28$ ,  $p < 0.05$ ;  $0.0002748$ ) y Adultos 4 ( $H_c = 6.62$ ,  $p < 0.05$ ;  $0.0365$ ), mientras que Adultos 2 y Adultos 3 no evidencian diferencias para esta variable ( $p > 0.05$ ). Por otra parte, no existe relación entre la densidad de plantas en las clases de tamaños y la elevación ( $F_c = 6.25$ ,  $p < 0.05$ ;  $7.19E-7$ ).

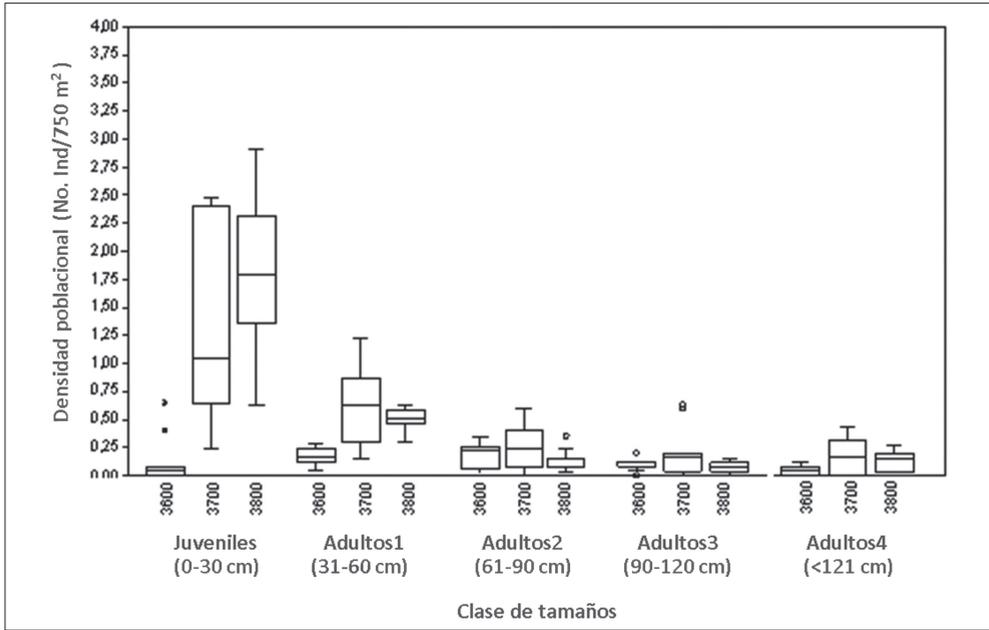


Figura 8. Densidad poblacional de *Espeletia pycnophylla* según clases de tamaños en el páramo Galeras.

### 3.5 Densidad poblacional según estado fenológico

La densidad poblacional de los frailejones, con relación a su estado fenológico, mostró diferencias estadísticas altamente significativas ( $N = 1558$ ,  $F = 42.02$ ,  $p < 0.05$ ;  $3.35E-27$ ). Los estados fenológicos con mayores diferencias son: botón ( $F = 4.08$ ,  $p < 0.05$ ;  $0.0283$ ), flor ( $H_c = 7.68$ ,  $p < 0.05$ ;  $0.0214$ ), fin de floración ( $H_c = 6.46$ ,  $p < 0.05$ ;  $0.03942$ ) y el estado vegetativo ( $H_c = 18.86$ ,  $p < 0.05$ ;  $8.01E-5$ ), mientras que el número de individuos muertos y con semilla no presentan diferencias ( $p > 0.05$ ). Las variables definidas como densidad en los diferentes estados fenológicos y la altitud no muestran relación ( $F_c = 8.94$ ,  $p < 0.05$ ;  $1.20815-11$ ).

Los estados fenológicos referentes a botón, flor y fin de floración presentaron mayor densidad en la segunda cota altitudinal (3700 m). El estado vegetativo mostró mayor densidad promedio a mayores alturas (3800 m). Individuos muertos y con presencia de semillas evidenciaron promedios similares en todas las cotas altitudinales; sin embargo, a mayores alturas (3800 m), mayor incremento del número de individuos muertos por área muestreada, mientras que la densidad promedio de individuos con semilla se asemejó sobre los 3700 y 3800 metros de elevación (Figura 9).

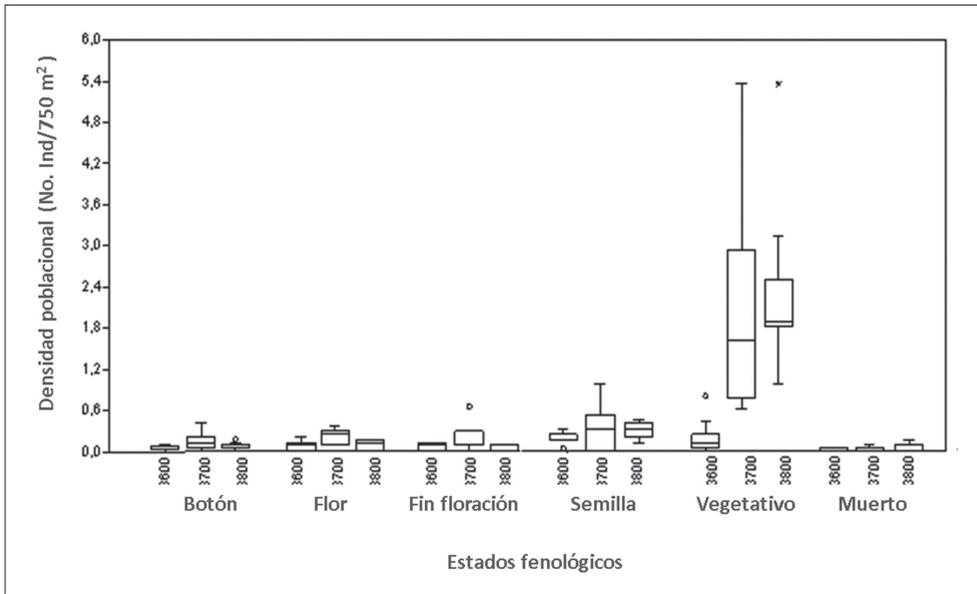


Figura 9. Densidad poblacional de *Espeletia pycnophylla* según el estado fenológico en el páramo Galeras.

#### 4. Discusión

Las condiciones abióticas varían drásticamente a lo largo de gradientes altitudinales; la temperatura, la radiación solar, la humedad y la disponibilidad de nutrientes en el suelo están fuertemente influenciadas por la altitud y generan efectos directos sobre la actividad de las plantas (Molina, 2008).

En este estudio se evidencia que el tamaño promedio de las rosetas disminuyó de manera muy significativa al aumentar la elevación, resultado que indica que las condiciones ambientales son un fuerte limitante para el crecimiento de las plantas. Referente a este resultado, Molina y Lohengrin (2010) plantean que, dado que la temperatura disminuye a mayores alturas, por lo tanto, la actividad metabólica, el crecimiento celular y la tasa fotosintética se reducen y ocasionan una disminución en el crecimiento de las plantas.

Resultados similares fueron encontrados por Benavides-Martínez et al., (2007) quienes demostraron que la elevación produce un efecto negativo sobre el tamaño de los individuos debido a factores como la densodependencia y la competencia intraespecífica. No obstante, estas evidencias no son suficientes para afirmar que la altitud ocasiona un efecto negativo sobre el crecimiento de las plantas de esta especie.

La densidad poblacional de *Espeletia pycnophylla* encontrada en el páramo Galeras no se ajustó a la tendencia lineal generalizada por Smith (1980), en la que se explica la disminución en el establecimiento de plántulas a mayores altitudes; por el contrario, se observó que la densidad de individuos juveniles en la primera cota altitudinal fue menor. Este resultado se puede explicar por el efecto de los factores bióticos, en este caso, la gran cobertura de especies vegetales como *Calamagrostis effusa*, *Hypericum laricifolium*, *Diplostephium glandulosum*, *Loricaria thuyoides*, *Blechnum loxense*, entre otras, encontradas a 3600 metros;

zona de ecotonía entre el bosque altoandino y el páramo, generan una ventaja competitiva con relación a la obtención de los recursos, agua, luz y nutrientes (Tobón, 2011).

Otras investigaciones muestran que la competencia intraespecífica e interespecífica modifica la disponibilidad de recursos en el medio, lo que retrasa el crecimiento, interrumpe el desarrollo de los individuos y disminuye la densidad de frailejones juveniles y adultos en el gradiente (Kovar, 2001; Sánchez, 2004).

En el páramo Galeras existen otros factores ecológicos que explican la baja densidad de individuos juveniles y adultos a menores elevaciones. En la primera cota altitudinal, por ejemplo, las pronunciadas pendientes del terreno aumentan la escorrentía y disminuyen la temperatura del suelo, ocasionando daño parcial o atrofia en las raíces de las plantas y, aunque se conoce que las plantas del páramo están adaptadas para soportar la variación de la temperatura de este ecosistema, constantes exposiciones a temperaturas bajo cero afectan el establecimiento y la supervivencia de los individuos (Suárez y Chacón-Moreno, 2011).

Al igual que en esta investigación, Sánchez (2004) encontró que en un ecosistema natural y estable, la densidad de adultos disminuye a mayor elevación, mientras que la densidad de los juveniles se incrementa. Esta tendencia del ecosistema páramo hacia la reducción del número de individuos adultos a mayores elevaciones se explica por la adversidad de las condiciones abióticas, escasez de nutrientes, bajas tasas de descomposición, mayor densidad de la niebla, heladas y viento (Bedoya y Morillo, 2001). A mayores elevaciones, factores ambientales como la temperatura, precipitación, humedad atmosférica, velocidad del viento, radiación, estrés mecánico y escasez del agua repercuten en la tasa de crecimiento y en la velocidad de floración (Armero, 2004; Tobón, 2011).

En contraste, en la zona intermedia, la densidad de individuos juveniles y adultos fue mayor, hecho directamente relacionado con la topografía del terreno. En el páramo Galeras sobre los 3700 metros de altitud, los terrenos planos concentran gran cantidad de agua y humedad, aumentando la eficiencia en la captación de calor y regulación de la energía térmica. Tal como lo plantean Molina-Montenegro y Lohengrin (2010), en un terreno plano el almacenamiento de agua se favorece y por ende la retención de calor en el suelo; esta característica propicia las condiciones óptimas para el crecimiento y el desarrollo de los individuos.

Una tendencia similar fue encontrada en el estudio realizado por Benavides-Martínez et al., (2007) para *E. pycnophylla* spp *angelensis* en el páramo El Infiernillo, donde el efecto de la altitud sobre la densidad de individuos adultos responde a un fenómeno ecológico denominado variación coenoclínica. Este fenómeno explica que las plantas presentan un punto óptimo de tolerancia frente a las condiciones del ambiente en donde se encuentra la máxima abundancia, mientras se presenta una disminución hacia los lados del gradiente. Teniendo en

cuenta este resultado, en el páramo Galeras, tanto a 3800 como a 3600 metros, la densidad de individuos adultos fue menor en relación a la cota intermedia, hecho que favorece el establecimiento de juveniles, puesto que la ausencia de estas clases de tamaños resulta en menor competencia por espacio, lo que puede garantizar que semillas y plántulas sean más eficientes en la obtención de nutrientes necesarios para crecer (Sánchez, 2004).

El efecto del gradiente altitudinal no solo se evidencia en el crecimiento y el establecimiento de los organismos en un ecosistema, sino que también puede tener un efecto en la reproducción, pues las condiciones ambientales determinan la velocidad en el proceso de formación de estructuras reproductivas (Erazo, 2007).

La población de *E. pycnophylla* en el páramo Galeras presentó individuos en diferentes estados fenológicos en las diferentes alturas; sin embargo, a 3700 metros, la densidad de individuos que evidenciaron alguna estructura reproductiva fue mayor que a otras elevaciones, lo que permite inferir que en este punto, las condiciones para que la especie realice el proceso de formación de estructuras reproductivas son las óptimas, pues la disponibilidad de recursos en esta zona garantiza el completo ciclo de crecimiento y la reproducción (Sánchez, 2004). Además, a esta altura la topografía plana favorece la formación de ciénagas, lo que conduce a presentar mayor humedad, capacidad hídrica y a garantizar las condiciones necesarias para el establecimiento de plantas y el desarrollo de las mismas.

Sánchez (2004) estudió el número de inflorescencias y capítulos de *E. pycnophylla* en el páramo El Infiernillo y encontró un patrón similar: la relación que plantea es que, a mayores elevaciones, hay una disminución del número de inflorescencias y capítulos en las rosetas, debido a que el proceso de formación de estructuras reproductivas es exigente en cuanto a la disponibilidad de nutrientes, con lo que se podría sugerir que a esta altura no se encuentra este requerimiento.

Benavides-Martínez et al., (2007) reportaron un caso contrario: en la cota altitudinal, donde la densidad de individuos adultos fue mayor, se presentó menor número de plantas con evidencias reproductivas. Este resultado se representó como una curva coenocónica inversa y se explicó como el efecto de las intervenciones antrópicas; específicamente, fueron los disturbios ocasionados por la quema de áreas del páramo los que generaron esta respuesta en la ecología de la especie.

Por otra parte, la densidad de individuos muertos a 3800 m incrementó, dado que, a mayores elevaciones, los recursos tienden a ser más escasos; la descomposición y la absorción de nutrientes es más lenta. Además, ciertas características físicas y químicas y las complejas condiciones del ambiente afectan el funcionamiento biológico de los organismos. Así, a mayores alturas, más frío es el aire; el contenido de agua, la presión tanto de oxígeno como

de dióxido de carbono y la temperatura disminuyen, ocasionando sequedad fisiológica y la muerte del individuo (Bedoya y Morillo, 2001).

En este caso particular, la población de *Espeletia pycnophylla* del páramo Galeras está integrada por individuos de diferentes grupos de edad, en su mayoría por individuos juveniles y en estado vegetativo, 71,95 %, lo que permite inferir que la población de frailejones se encuentra en crecimiento y se mantendrá estable en el tiempo.

## 5. Conclusiones

Las condiciones ambientales presentes en el gradiente altitudinal en el páramo Galeras generaron un efecto directo sobre el crecimiento de los frailejones. Se encontró que a mayor elevación, se da una disminución en la altura de los frailejones, como respuesta a que las plantas, como estrategia de adaptación en condiciones extremas, únicamente mantienen atributos morfo-fisiológicos que permitan su supervivencia.

Aunque se esperaba mayor densidad de frailejones juveniles a menores elevaciones, se encontró que la densidad disminuyó debido a la competencia interespecífica por la obtención de recursos como agua, luz y nutrientes, vitales para la supervivencia de las plántulas. Por otra parte, la topografía del terreno, al favorecer la escorrentía, acentuó las bajas temperaturas, lo cual influyó en el establecimiento y supervivencia de juveniles en elevaciones menores.

Se encontró un gradiente óptimo para el establecimiento de plantas adultas y juveniles, debido a que los factores ambientales favorecen el mantenimiento de las condiciones propicias para completar el ciclo de crecimiento de las plantas y la formación de estructuras reproductivas.

## 6. Agradecimientos

A Darío Paz y al Señor Luis Popayán por prestarnos su ayuda en la fase de campo y a Parques Naturales Nacionales de Colombia por darnos el aval para desarrollar este proyecto en el páramo del Santuario de Fauna y Flora Galeras, sector Laguna de Telpis.

## 7. Conflicto de intereses

Los autores de este artículo declaran no tener ningún tipo de conflicto de intereses sobre el trabajo presentado.

## Referencias

Armero, S. (2004). *Efecto de la quema sobre algunos aspectos poblacionales de Espeletia pycnophylla* Cuatrec. en el páramo El Infiernillo (Mallama-Nariño) (Trabajo de Grado). Universidad de Nariño, Pasto, Nariño, Colombia. Recuperado de [http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci\\_nlinks&ref=000111&pid=S0304-3584200700010000400002&lng=en](http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_nlinks&ref=000111&pid=S0304-3584200700010000400002&lng=en)

- Bedoya, P. y Morillo, M. (2001). *Evaluación de la transpiración de Espeletia pycnophylla durante las épocas húmeda y seca en la zona del páramo del Santuario de Flora y Fauna Galeras* (Trabajo de Grado). Universidad de Nariño, Pasto, Nariño, Colombia.
- Benavides-Martínez, I., Burgano-Martínez, D., Urbano-Apráez, S. y Solarte-Cruz, M. (2007). Efecto del gradiente altitudinal sobre aspectos autoecológicos de *Espeletia pycnophylla* SSP. *Angelensis* Cuatrec. (Asteraceae) en el Páramo El Infiernillo (Nariño-Colombia). *Actualidades Biológicas*, 29(86), 41-53.
- Cabrera, M. y Ramírez, W. (Eds.). (2014). *Restauración ecológica de los páramos de Colombia: transformación y herramientas para su conservación*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Castrillo, M. (2006). Fotosíntesis en tres poblaciones altitudinales de la planta andina *Espeletia schultzei* (Compositae). *Revista de Biología Tropical*, 54(4), 1143-1149.
- Cuatrecasas, J. (1986). Speciation and radiation of the Espeletiinae in the Andes. En Vuilleumier, F. & Monasterio, M. (Eds.), *High altitude tropical biogeography* (pp. 267-303). U.S.A.: New York.
- Díaz-Piedrahita, S. y Pedraza, P. (2001). Dos nuevas especies de *Espeletia* (Asteraceae – Heliantheae) de Colombia. *Revista Académica Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales*, 25(94), 11-15.
- Erazo, D. (2007). *Estudio fenológico de Espeletia pycnophylla* Cuatrec. en los páramos El Infiernillo, Reserva Natural Pueblo Viejo, municipio de Mallama y Cerro Negro, municipio de Puerres (Trabajo de Grado). Universidad de Nariño, Pasto, Nariño, Colombia.
- Kovar, P. (2001). Effects of burning on *Espeletia pycnophylla* stands in the páramo of Volcán Chiles, Ecuador -a short-term case. En Ramsay, P. M. (Ed.), *The ecology of Volcán Chiles: high altitude ecosystems on the Ecuador-Colombia border*. (pp. 113-118). United Kingdom: Pebble & Shell Publications.
- Mazzola, M., Kin, A., Morici, E., Babinec, F. y Tamborini, G. (2008). Efecto del gradiente altitudinal sobre la vegetación de las sierras de Lihue Calel (La Pampa, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 43, 1-2.
- Ministerio de Ambiente y Parques Nacionales Naturales de Colombia. (2005). Plan de manejo 2006–2010 Santuario de Flora y Fauna Galeras. Recuperado de [http://190.109.167.188:83/imagenes/SIAD/EC\\_APROT\\_DOC\\_PM\\_SFF\\_GALERAS\\_2006\\_2010.PDF](http://190.109.167.188:83/imagenes/SIAD/EC_APROT_DOC_PM_SFF_GALERAS_2006_2010.PDF)
- Molina-Montenegro, M. (2008). Variación de la pubescencia foliar en plantas y sus implicaciones funcionales a lo largo de gradientes altitudinales. *Ecosistemas*, 17(1), 146-154.
- Molina-Montenegro, M. y Lohengrin, A. (2010). Variación altitudinal de los atributos morfo-fisiológicos en dos especies de plantas alto-andinas y sus implicancias contra la fotoinhibición. *Gayana Botánica*, 67(1), 1-11.

- Ramsay, P. (2001). *The ecology of Volcán Chiles: high-altitude ecosystems on the Ecuador-Colombia border*. United Kingdom: Pebble & Shell Publications.
- Rangel, J. y Velázquez, A. (1997). *Métodos de estudio de la vegetación*. Recuperado de <https://es.scribd.com/document/91241304/Rangel-y-Velasquez-Metodos-de-Estudio-de-La-Vegetacion>
- Sánchez, A. (2004). *Análisis morfológico y demográfico de *Espeletia pycnophylla* Cuatrecasas en un gradiente altitudinal provincia de Carchi-Ecuador* (Trabajo de Grado). Universidad de Los Andes, Bogotá D. C. Recuperado de <https://repositorio.uniandes.edu.co/bitstream/handle/1992/20814/u245674.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Smith, A. (1980). The Paradox of plant height in an Andean giant rosette species. *Journal of Ecology*, 68, 63-73.
- Suárez, P. y Chacón-Moreno, E. (2011). Modelo espacial de distribución del ecotono bosque-páramo en los andes venezolanos. Ubicación potencial y escenarios de cambio climático. *ECOTRÓPICOS*, 24(1), 3-25.
- Tobón, A. (2011). *Caracterización de la fenología floral de *Espeletia grandiflora* Humb. y Bonpl. en tres elevaciones en el Parque Nacional Natural Chingaza* (Trabajo de Grado). Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá D. C., Colombia. Recuperado de <https://repository.javeriana.edu.co/handle/10554/8881>
- Vargas, O. (2016). *Distribución altitudinal, papel en el ecosistema y amenazas de las poblaciones del género *Espeletia* (Asteraceae) en Colombia* (Trabajo de Grado). Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá D. C., Colombia. Recuperado de <http://repository.udistrital.edu.co/bitstream/11349/5453/1/VargasCardenasOlgaLucia2016.pdf>
- Venegas, S. (2011). *Evaluación de tasas de crecimiento de *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. en tres elevaciones en el Parque Nacional Natural Chingaza* (Trabajo de Grado). Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. Recuperado de <https://repository.javeriana.edu.co/bitstream/handle/10554/11871/VenegasCarrilloSergioAndres2011.pdf?sequence=1>