Dinámica de la vegetación después de fuegos recientes en los páramos de Buenavista y Chirripó, Costa Rica[1]

Sally P. Horn

Department of Geography, University of Tennessee,
Knoxville TN 37996, Estados Unidos de América
Correo electrónico: shorn@utk.edu

RESUMEN. Estudios de campo efectuados después de incendios en los páramos de Buenavista (macizo de La Muerte) y Chirripó, indican que las especies leñosas responden de diferentes maneras al fuego. La caña o bambú *Chusquea subtessellata* y los arbustos de ericáceas *Vaccinium consanguineum* y *Pernettya prostrata* generalmente producen retoños de manera vigorosa después del fuego, pero raramente recolonizan sitios quemados mediante semillas. El arbusto *Hypericum irazuense*, en contraste, usualmente sufre de alta mortalidad durante los incendios paramunos, sin embargo, a través de la germinación de semillas se restablece exitosamente después de un incendio, excepto los más grandes.

La vegetación preexistente, las características del incendio y las diferencias del sitio, tanto antes como después, parecen afectar las tasas de supervivencia de arbustos y hierbas, la colonización y el crecimiento en los sitios quemados del páramo, pero se requieren más estudios comparativos para poder documentar las influencias. Entre las especies leñosas, *Chusquea subtessellata* muestra la mayor tasa de crecimiento postfuego; grupos de este bambú que tenían de 1 a 2 m de altura antes del incendio, alcanzarán alturas parecidas a la situación prefuego en un lapso de unos 10 años. Especies asociadas de arbustos quizás necesiten una década o más para poder recuperar sus estaturas de la situación prefuego. Mientras que algunas alcanzarán alturas prefuego en una década, la mayoría de los arbustos si requiere más tiempo para obtener tallos que tengan diametros similares a los de la situación prefuego. Los parches de suelo desnudo pueden persistir durante una década o más entre los arbustos y grupos de bambúes que se están regenerando después de un incendio.

ABSTRACT. Field studies following fires in the Buenavista (La Muerte Massif) and Chirripó páramos demonstrate that woody species show varying responses to fire. The bamboo

1. Este capítulo es una actualización de: Horn, S.P. *Postfire Vegetation Development in the Costa Rican Páramos*, publicado en *Madroño* 36: 93-114. 1989. Partes originales del texto y de los cuadros se publican con el permiso de la Editorial de la California Botanical Society. Traducido por Marta E. Juárez Ruiz y revisado por Maarten Kappelle.

Páramos de Costa Rica
Editado por M. Kappelle y S. P. Horn
ISBN 9968-927-09-0

Copyright © 2005, Editorial INBio
Todos los derechos reservados

Chusquea subtessellata and the ericaceous shrubs *Vaccinium consanguineum* and *Pernettya prostrata* typically resprout vigorously after fire, but rarely if ever recolonize burn sites by seeding. The shrub *Hypericum irazuense*, in contrast, generally suffers high mortality in páramo fires, but successfully reestablishes by seed following all but the largest fires. Preexisting vegetation, fire characteristics, and site differences both before and after burning likely affect rates of shrub and herb survival, colonization, and growth in páramo burn sites, but more comparative studies are necessary to document influences. Among woody species, *Chusquea subtessellata* shows the fastest postfire growth rates; clumps of bamboo that were 1-2 m high prior to burning will have regained their prefire heights within 10 years. Associated shrub species may require a decade or more to recover comparable postfire statures; some will have regained prefire height within a decade but most will not have regained their prefire stem diameter. Bare patches of ground between regenerating shrubs and bamboo clumps may persist for a decade or more following burning.

Introducción

Los registros escritos, las fotografías y la evidencia en el campo, como tallos carbonizados, documentan los numerosos incendios que ocurrieron en los páramos de Buenavista (macizo de La Muerte) y Chirripó (Fig. 1) a partir de la década de 1950 (Horn 1989a,b, 1990, 1997). Los páramos menos visitados de Cuericí, situado entre Buenavista y Chirripó, y de sitios más pequeños y aislados hacia el este, entre el Cerro Chirripó y la frontera con Panamá (Fig. 1), también sufrieron incendios en ese período (Weston 1981). La mayoría de estos incendios, y tal vez todos, han sido inducidos por el ser humano, como resultado del descuido, accidentes con avionetas o fuegos agrícolas incontrolados en elevaciones menores, que subieron hacia el páramo. Los incendios y fuegos más grandes desde 1950 ocurrieron durante la época seca, cuando los niveles de precipitación estaban por debajo del promedio (Horn 1991, Herrera, este libro).

Solamente existen un par de registros escritos de incendios paramunos del período anterior a 1950, pero la presencia de carbón en los suelos y de sedimentos son una clara evidencia de fuegos anteriores. En el macizo del Chirripó, los fragmentos de carbón en un perfil de suelo (Islebe & Hooghiemstra 1997) y en núcleos de sedimentos recuperados de lagos glaciales (Horn 1989c, 1993; League & Horn 2000, Horn & League, este libro), documentan muy bien los fuegos periódicos que se presentaron durante los 10.000 años radiocarbono que pasaron desde el último retiro del hielo de ese macizo. La evidencia del polen fósil indica que la vegetación paramuna ocupó las partes altas durante el período postglacial (Horn 1993), coexistiendo con incendios periódicos cuya frecuencia puede haber estado determinada por la variabilidad climática del Holoceno (League & Horn 2000, Horn & League, esta publicación).

Este capítulo resume los resultados de los estudios que se hicieron sobre la regeneración postfuego de varios taxones vegetales paramunos, con énfasis en *Chusquea subtessellata* -el bambú que predomina en el páramo- y en especies

leñosas asociadas de dicotiledóneas. Dada la importancia del fuego como agente de perturbación durante el Holoceno, es de mucho interés que se exploren las estrategias regenerativas que pueden haber evolucionado en parte como respuesta a los incendios periódicos. Es fundamental saber cómo la densidad y la composición de la vegetación de páramo cambian con el tiempo, ya que el fuego también tiene una importancia práctica: tal información nos puede ayudar a predecir mejor las consecuencias de las actividades de manejo que tratan de reducir la ocurrencia de fuegos, o que tratan de inducir una biodiversidad máxima (Horn 1998a,b).

Este capítulo se concentra en cinco estudios efectuados en los páramos de Buenavista y Chirripó. La mayoría de los datos y las observaciones incluidos ya se presentaron en otras publicaciones (Horn 1989a, 1990, 1991, 1997, 1998a,b), pero no de manera integrada como en este trabajo.

Existe un número limitado de estudios publicados por otros investigadores sobre la dinámica postfuego en los páramos de Costa Rica. Trabajos importantes han sido presentados por Janzen (1973), Chaverri *et al.* (1976) y Williamson *et al.* (1986). Los participantes en cursos de campo organizados por universidades costarricenses y la Organización de Estudios Tropicales (OET/OTS) muchas veces visitan el páramo de Buenavista y a veces incluyen entre sus tareas la recolección de datos de vegetación en sitios quemados. Los estudios mencionados de Janzen y Williamson *et al.* se hicieron en el marco de tales cursos, sin embargo, hasta donde sabe la autora de este capítulo, no se hicieron más publicaciones sobre esta temática a raíz de los cursos de la OET/OTS.

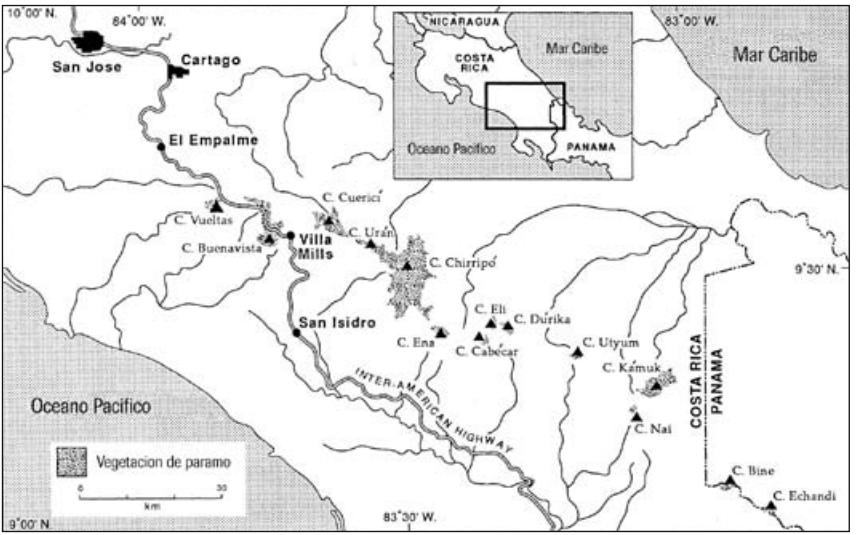


Figura 1. Los páramos de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. La extensión de la vegetación de páramo se basa en el mapa de Gómez (1986) y en hojas topográficas con una escala de 1:50.000, publicadas por el Instituto Geográfico Nacional. Reproducido de Horn (1993) con el permiso de Quaternary Research Center.

Metodología

Durante las épocas secas de los años 1984 y 1985 se recogieron datos sobre la recuperación del páramo después del fuego en un solo sitio en el páramo de Chirripó (Conejos) y en tres sitios en el páramo de Buenavista (Torre 65, Cerro Zacatales y Cerro Sábila). En 1992 se agregó un cuarto sitio más en el páramo de Buenavista (Cerro Asunción), después de un incendio que quemó este cerro y el Cerro Zacatales. La recolección de datos en estos sitios en 1994 y 1997 solo se enfocó en la recuperación de arbustos leñosos seleccionados.

La metodología de campo usada en 1984 y 1985 incluyó la estimación de la cobertura de hierbas y arbustos, utilizando una técnica conocida como intercepción de línea (*line intercept method*; Bauer 1943) y la clasificación y medición de tallos leñosos vivos y muertos en transectos de faja (*belt transects*), para evaluar la respuesta al fuego y la recuperación. La baja tasa de pudrimiento de los tallos en los sitios quemados fue una ventaja para este estudio, ya que se pudieron utilizar los tallos persistentes de arbustos y bambúes que perecieron a raíz del incendio, para reconstruir la composición de especies y la estatura general de la vegetación leñosa de la situación prefuego.

La cobertura postfuego de arbustos en los sitios Conejos, Zacatales y Sábila fue estimada a lo largo de seis transectos de 100 m de largo, ubicados al azar y establecidos paralelamente a la pendiente; mientras que la cobertura postfuego de hierbas fue estudiada a lo largo de cinco (Conejos) o seis transectos de 200 m de largo, jerarquizado (*nested*) al azar. Se utilizaron 20 transectos de 20 m para estimar la cobertura de arbustos, dentro del pequeño sitio quemado de Torre 65, y seis para estimar la cobertura de hierbas. Las estimaciones de la cobertura del estrato herbáceo incluyeron todas las hierbas, helechos, licopodiáceas y briófitas, junto a los arbustos próstratas de *Pernettya prostrata* (~10-20 cm de alto). Las estimaciones de la cobertura del estrato arbustivo incluyeron individuos mayores de esta especie, junto a todos los otros arbustos y el bambú. Los especímenes de referencia (*vouchers*) se depositaron en los herbarios de CR, UC, WISC, e ISC (en este último caso sólo poáceas). La nomenclatura de las especies en este capítulo sigue la recomendada por Vargas y Sánchez (este libro), lo cual significa una actualización de la nomenclatura utilizada en publicaciones anteriores.

Los datos de la respuesta al fuego fueron recogidos en transectos de faja de 2 m de ancho, centrados sobre los transectos de la cobertura de arbustos, con excepción del sitio Torre 65, donde se recolectaron datos dentro de cinco transectos de faja de 5 x 20 m. La metodología siguió la de Williamson *et al.* (1986). Cada tallo leñoso vivo o muerto con un tamaño igual a/o mayor de 40 cm, se clasificó en una de cuatro categorías de respuesta: 1) "planta muerta" para plantas que perecieron por el fuego; 2) "productor de retoños (o rebrotes)" para plantas que sufrieron la pérdida de su copa pero se pudieron regenerar mediante retoños; 3) "colonizador postfuego" para plantas que no mostraron evidencia postfuego de ninguna quema y que aparentemente se establecieron después del fuego; y 4) "superviviente del fuego"

para plantas que habían sobrevivido con una pérdida mínima de su copa. Las plantas en esta última categoría mostraron evidencias de haber sido abrasadas por el fuego, lo cual las distinguió de los colonizadores postfuego. Las plantas muertas pudieron ser identificadas hasta el nivel de especie, con base en la arquitectura de los tallos y el color y la textura de la corteza y la madera. Las plantas que murieron en incendios anteriores fueron separadas, con base en la meteorización de su corteza y madera y sus cicatrices de fuego; se contaron por aparte, igual que las plantas raras muertas que parecían haber perecido por otra causa diferente al fuego.

Para las dicotiledóneas leñosas, cada grupo distinto de tallos se consideró como un individuo aparte, excepto aquellos casos en los cuales las conexiones entre las raíces estaban claramente presentes. Para el bambú *Chusquea subtessellata*, que forma grupos, cada grupo distinto se contó como una planta individual. Los grupos que se encontraban muy cerca uno del otro se contaron como individuos apartes, siempre que estuvieran separados por una distancia mínima de 75 cm de suelo libre de cañas vivas o muertas. Estos criterios probablemente causaron una sobreestimación del número de plantas individuales, pues puede haber conexiones entre raíces de grupos de bambúes más distantes o entre grupos de tallos de dicotiledóneas. Sin embargo, no fue posible determinar la presencia de tales conexiones entre raíces sin excavar cada planta. Por lo mismo, se tuvo que tomar una decisión acerca de la presencia de uno o más individuos con base en el espacio presente entre los tallos por encima del nivel del suelo.

Se midió la altura (hasta el cm más cercano) de la hoja o del tallo más alto de cada planta perteneciente a una de las categorías "colonizador postfuego", "productor de retoños" y "superviviente de fuego", con el fin de obtener alturas postfuego de las plantas; las alturas prefuego se estimaron a través de la medición del tallo muerto más alto de cada planta en una de las categorías "planta muerta" y "productor de retoños". Las verdaderas alturas prefuego de cada planta pueden haber sido un poco mayores, debido a la pérdida de las ramitas más pequeñas durante el último fuego. Las alturas de los tallos muertos que estaban quebrados se registraron separadamente y se excluyeron de los cálculos. Los diámetros basales de los tallos más grandes, vivos y muertos, de cada planta leñosa se midieron con detalle hasta 0,1 cm.

Para algunos sitios, tanto los registros publicados como los inéditos presentan edades de fuegos pasados. Para otros sitios, se pudo estimar el tiempo que pasó después del último incendio, o entre el último y el penúltimo, mediante el estudio de anillos de crecimiento en los tallos de *Vaccinium consanguineum* que habían producido retoños después de tales incendios. Los conteos de anillos en tallos de edades conocidas que regeneraron después de incendios, sugieren que esta especie sí puede producir anillos de crecimiento bajo el régimen estacional de precipitación que ocurre en los páramos talamanqueños. Como no todos los tallos producen retoños en el primer año después de un fuego, y como existe la posibilidad de un comportamiento irregular en los anillos (anillos faltantes o anillos punzados), los conteos de anillos sólo indican intervalos mínimos aproximados entre fuegos recurrentes.

En marzo de 1992, un incendio quemó unas 100 ha en el sitio Zacatales y una superficie similar en la falda sur del Cerro Asunción, en áreas que se habían quemado en 1969 y después fueron estudiadas por Janzen (1973). Se hizo un censo al azar de los arbustos vivos y de los que perecieron por el fuego pertenecientes a las especies *Hypericum irazuense* y *Vaccinium consanguineum*, utilizando la técnica del "investigador ignorante" (*ignorant researcher technique*, *ignorant man technique*; Ward 1974), para comparar los resultados con estudios anteriores. En marzo de 1994, dos años después del incendio de 1992, se seleccionaron al azar unos 100 arbustos quemados de cada especie en cada sitio, para examinar la presencia de retoños en la base de las plantas. Luego, en marzo de 1997, cinco años después del incendio, se midieron en cada sitio las alturas de los tallos vivos y muertos por el fuego de unos 50 arbustos de *Vaccinium consanguineum*, seleccionados al azar.

Descripción de los sitios de estudio

Sitio Conejos

El sitio quemado, llamado Conejos (3.480-3.500 ms.n.m.), se encuentra sobre la falda sur dentro de la amplia cuenca conocida como Valle de los Conejos, en el lugar donde nace el río Talari en el Parque Nacional Chirripó (Fig. 2). Este sitio sufrió su último incendio en marzo de 1976, cuando se quemaron unas 5.000 ha (Chaverri *et al.* 1976). En el momento del muestreo, la edad de la vegetación regenerada fue de unos nueve años. De acuerdo con la información del botánico y montañista Arthur Weston (citado en Kohkemper 1976), el Valle de los Conejos se había quemado antes, en 1961.

Los tallos quemados de bambúes y arbustos que fueron muestreados en el sitio indicaron que, antes del incendio de 1976, la vegetación estaba dominada por el bambú *Chusquea subtessellata*, con una baja presencia de arbustos dicotiledóneos dispersos. Parece que este también fue el caso antes del incendio de 1961, según indica una descripción de la inmensa área del macizo de Chirripó que estaba cubierta por formaciones de bambú con arbustos dicotiledóneos dispersos (Weber 1959). Sin duda, la importancia del bambú en el sitio Conejos (páramo de Chirripó) antes del incendio de 1976 fue mayor que en los sitios quemados del páramo de Buenavista (ver abajo) antes de los últimos incendios ocurridos allí. Esta conclusión es válida para los macropatrones de vegetación en general. Algunas áreas del páramo de Chirripó sostuvieron mayores densidades de arbustos de dicotiledóneas, ahora o en el pasado, pero en la actualidad la importancia general del bambú es mucho mayor en el páramo de Chirripó que en el de Buenavista. Las descripciones y fotos disponibles, más los datos de campo, indican que éste puede haber sido el caso al menos para las últimas décadas. De manera que las composiciones prefuego de las especies en los sitios de estudio, aunque diferentes entre sí, son en general representativas de los patrones dentro de cada respectiva área de páramo.

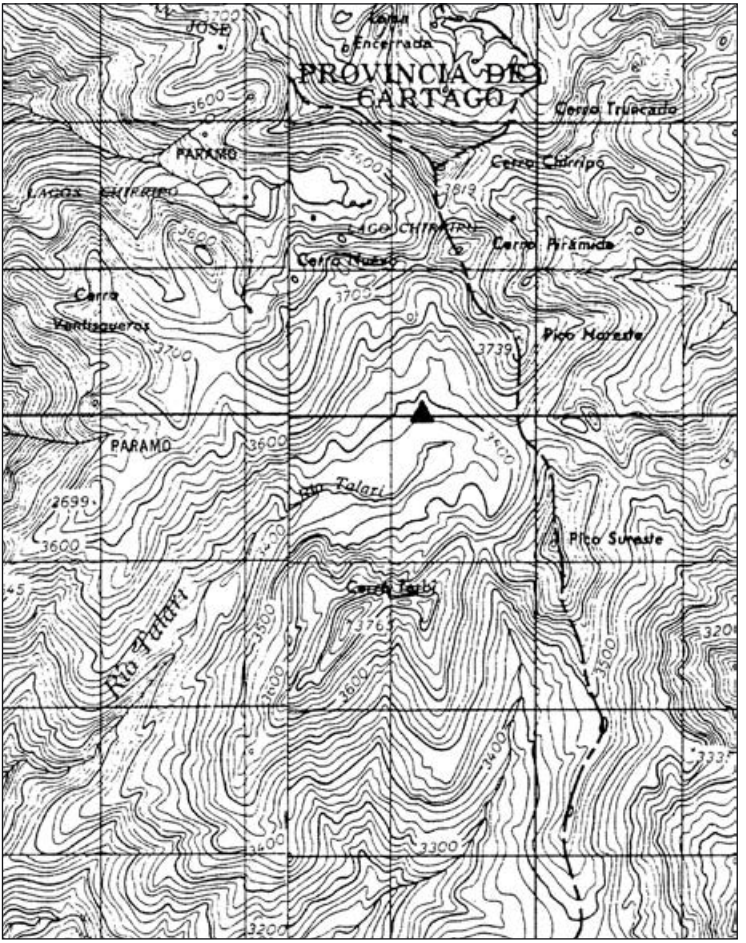


Figura 2. Ubicación del sitio quemado Conejos en el páramo de Chirripó. Mapa base derivado de las hojas topográficas Cuericí y San Isidro, con una escala de 1: 50.000, publicadas por el Instituto Geográfico Nacional.

Sitio Torre 65

El pequeño sitio Torre 65 (0,1 ha) se encuentra a 3.310 m de elevación, sobre una cresta que se extiende hacia el noreste desde el Cerro Buenavista (Fig. 3), justamente al oeste de la torre número 65 del sistema eléctrico que cruza el páramo de Buenavista en su ruta desde Cartago hacia San Isidro del General en Pérez Zeledón. El sitio tiene una pendiente que baja hacia el noreste. La evidencia de campo indica que el incendio bajo estudio ocurrió durante la primera parte de 1984 (Horn 1989a). Durante el muestreo realizado por la autora, la regeneración de la vegetación tenía una edad de 1 año. Los anillos de crecimiento presentes en los tallos muertos por el fuego -tallos de *Vaccinium consanguineum*- indican que la vegetación en sí tenía una edad de por lo menos 16 años

cuando ocurrió el incendio. Los rodales adyacentes de vegetación paramuna no quemada tenían una composición dominada por una mezcla de arbustos de dicotiledóneas e individuos de bambú, con coberturas de arbustos hasta del 100% en algunas áreas.

Sitio Zacatales

De acuerdo con Williamson *et al.* (1986), la falda sur del Cerro Zacatales en el páramo de Buenavista (Fig. 3) se había quemado en febrero o marzo de 1973. En 1984 y 1985, la autora hizo transectos entre 3.340 y 3.370 m en la misma área donde Williamson *et al.* hicieron su muestreo en 1982. En el momento del fuego de 1973 en el sitio Zacatales, la densidad de los arbustos dentro del área quemado era mucho menor que en los otros sitios estudiados.

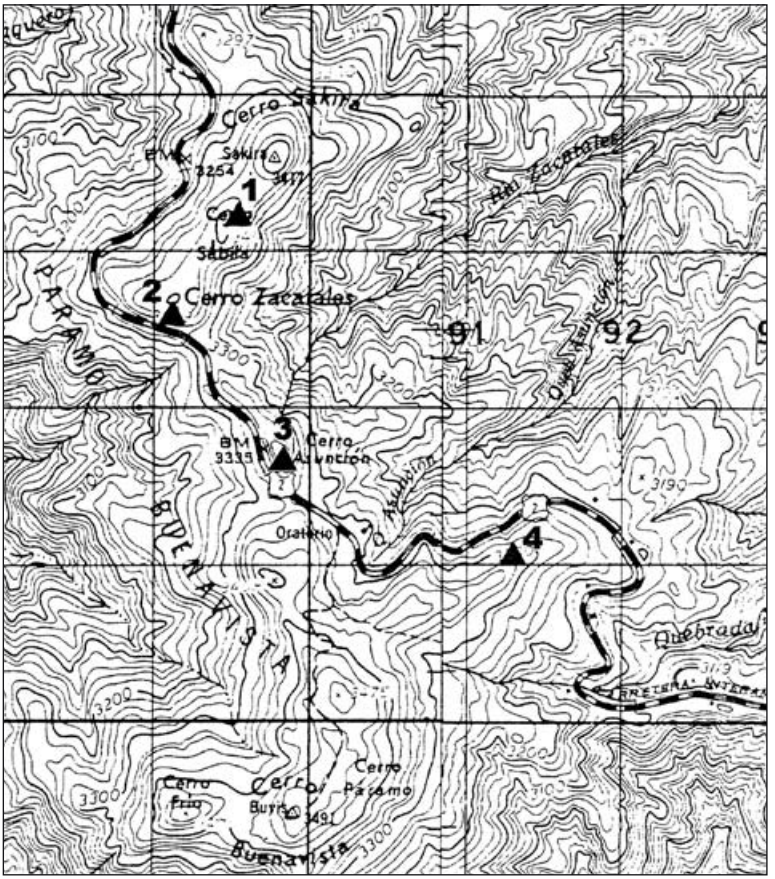


Figura 3. Ubicación de los sitios quemados Sábila (1), Zacatales (2), Asunción (3) y Torre 65 (4) en el páramo de Buenavista. Mapa base derivado de las hojas topográficas Vueltas y Cuericí, con una escala de 1:50.000, publicadas por el Instituto Geográfico Nacional.

Williamson *et al.* (1986) describen este sitio como un pastizal con arbustos dispersos. Las especies *Hypericum irazuense*, *Vaccinium consanguineum* y *Pernettya prostrata* eran especialmente comunes dentro del área abierta que se quemó y dentro de la vegetación adyacente dominada por arbustos que no se quemaron. Según conteos de los anillos de crecimiento de tallos muertos por el fuego de *Hypericum irazuense* (Williamson *et al.* 1986) y *Vaccinium consanguineum* (Horn 1989a), el último incendio en este sitio ocurrió quizás 10 ó 12 años antes. Los tallos arbustivos que perecieron por el fuego se encontraban usualmente en dos fases de pudrimiento en el sitio quemado, lo cual indica la presencia de otro incendio más, quizás una década antes (Williamson *et al.* 1986, Horn 1989a).

En marzo de 1992, la vertiente sur del Cerro Zacatales se quemó de nuevo (Moya 1992). Durante este incendio, la vegetación que estaba en proceso de regeneración tenía unos 19 años. Los datos acerca de la producción postfuego de retoños de *Hypericum irazuense* y *Vaccinium consanguineum*, dos años después del incendio, y los datos de la recuperación de la altura de *V. consanguineum*, cinco años después, habían sido recogidos en la misma área de muestreo que se había estudiado en 1984 y 1985.

Sitio Sábila

Este sitio, ubicado sobre la falda sureste del Cerro Sábila (3.370-3.410 ms.n.m.; Fig. 3) se quemó en 1973 o antes, con base en las estimaciones de los conteos de anillos en tallos de *Vaccinium consanguineum* que se estaban regenerando (Horn 1989a). No se sabe exactamente el año, pero existe una posibilidad de que el incendio ocurriera en 1969, cuando Daniel H. Janzen (com. pers.) observó varios fuegos a lo largo de la Carretera Interamericana, además del incendio que ocurrió en el Cerro Asunción y que él estudió después. Durante el período de estudio, la vegetación que se había recuperado tenía una edad de al menos 12 años. El tallo más grande de *V. consanguineum* que murió por el fuego, y que fue evaluado dentro de los transectos, tenía unos 29 anillos de crecimiento; esto sugiere que la vegetación tenía por lo menos una edad similar o mayor al momento del incendio más reciente. La vegetación se caracterizaba por una mezcla de arbustos siempreverdes y bambúes, aparentemente con mayor presencia de bambú del que existía en el cercano sitio Zacatales antes del último incendio.

Sitio Asunción

Janzen (1973) estudió la vegetación que se estaba recuperando después de un incendio, en marzo de 1969, que afectó la vertiente sur del Cerro Asunción en el páramo de Buenavista (Fig. 3). En el momento del fuego de 1969, la vegetación tenía una edad de al menos 18 años, de acuerdo con el conteo de anillos de un tallo vivo de *Vaccinium consanguineum* que fue cortado para medir la biomasa (Janzen 1973). En 1992, la falda sur del Cerro Asunción se quemó otra vez (Fotos 1-5).



Foto 1. Un incendio en el páramo en la falda sur del Cerro Asunción, macizo de Buenavista, Costa Rica. La foto muestra la actividad de los bomberos sobre la Carretera Interamericana Sur, justamente al suroeste del Cerro Asunción. Foto tomada por Maarten Kappelle, en marzo de 1992.



Fotos 2 y 3. Detalles del incendio en el páramo en la falda sur del Cerro Asunción, Costa Rica. En la foto 1 (izq.) se nota la presencia de arbustos de *Escallonia myrtilloides* var. *patens* debajo del humo. La foto 2 (der.) muestra cenizas entre pequeños arbustos leñosos con ramitas torcidas. Fotos tomadas por Maarten Kappelle, en marzo de 1992.



Foto 4. Detalle del incendio en el páramo del Cerro Asunción, Costa Rica. En primer plano se nota la presencia de cañas quemadas del bambú *Chusquea subtessellata*. Foto tomada por Maarten Kappelle, en marzo de 1992.



Foto 5. Detalle de la regeneración del bambú *Chusquea subtessellata*. Mediante retoños que salen de los rizomas de la especie. Foto tomada por Maarten Kappelle, en mayo/junio de 1992.

En aquel momento, la edad de la vegetación era de 23 años. Tanto durante el incendio de 1969 como durante el de 1992, la vegetación estaba dominada por arbustos de dicotiledóneas siempreverdes (sobre todo *Hypericum irazuense* y *V. consanguineum*), con solo unos cuantos bambúes dispersos (Janzen 1973; S.P. Horn, com. pers.). En 1994, dos años después del incendio, se evaluaron las plantas quemadas de *H. irazuense* y *V. consanguineum* entre 3.340 y 3.370 ms.n.m., para determinar la extensión de la producción de retoños en la base de las mismas (Horn 1997). En 1997, se midieron las alturas de los tallos vivos y muertos de *V. consanguineum*, para evaluar la recuperación de la altura (Horn 1998b).

Resultados

Cobertura postfuego

El Cuadro 1 muestra los datos de cobertura recopilados en 1984 y 1985, en los cuatro principales sitios quemados. Los datos se agrupan solo con fines de comparación, y su organización no implica una secuencia sucesional. La cobertura varía desde mínima en el sitio Torre 65, donde la mayor parte del suelo estaba desnudo un año después del incendio, hasta casi completa en el sitio Zacatales, 12 años después del fuego que ocurrió allí. Los parches de suelo desnudo fluctuaron entre 0,1 y 0,5 m² en los sitios Conejos y Sábila, incluso en aquellas áreas donde no había sombra por la presencia de un estrato arbustivo. Zonas desnudas de tamaños similares o mayores también se presentaron en los sitios Zacatales y Asunción, dos y cinco años después del incendio de 1992.

Respuesta de las especies leñosas al fuego

La quema fue total o casi total en todos los sitios investigados en todos los años de estudio, y la mayoría de las plantas sufrió la pérdida total de su copa. Arbustos con copas supervivientes se encontraban en los bordes de las zonas quemadas o en pequeñas islas de vegetación no quemada. Pruebas de Chi-cuadrado, de los datos sobre la respuesta al fuego, recogidos en 1984 y 1985, indicaron una heterogeneidad significativa (Cuadro 2). El bambú *Chusquea subtessellata* mostró la mayor tasa de producción de retoños (Fotos 4 y 5), con vástagos vivos en el 99-100% de todos los grupos quemados estudiados. Las especies de ericáceas *Vaccinium consanguineum* (90-98% con retoños) y *Pernettya prostrata* (93-96% con retoños) también presentaron una producción vigorosa de retoños. En contraste, el arbusto *Hypericum irazuense* mostró tasas muy bajas (4-14%) en la producción de retoños a nivel basal a lo largo de las cuatro sitios, igual que *Hypericum strictum* (0%) y *Pentacalia firmipes* (4%), dos especies comunes solo en el sitio Torre 65. Se encontraron tasas de producción de retoños bajas a moderadas en los arbustos *Myrsine dependens* (15-25%) y *Escallonia myrtilloides* var.

Cuadro 1

Cobertura vegetal postfuego (datos en %) en los sitios quemados en el páramo. Solo se incluyen las especies que alcanzan por lo menos una cobertura del 1% del total del estrato arbustivo o herbáceo en uno de los sitios

Sitio	Torre 65	Conejos	Zacatales	Sábila
Años postfuego	1	9	12	≥12
Estrato arbustivo				
Chusquea subtessellata	5,5	31,8	2,9	34,7
Vaccinium consanguineum	3,0	1,0	5,1	9,5
Pernettya prostrata.	2,0	1,0	17,1	17,5
Hypericum irazuense	<1,0	<1,0	13,5	2,5
Escallonia myrtilloides var. *patens*	nr [1]	nr	3,9	3,3
Castilleja sp.	<1,0	nr	2,0	1,2
Hesperomeles obtusifolia var. *obtusifolia*	<1,0	<1,0	1,0	1,7
Taxones raros (individualmente <1%)	1,8	1,0	0,7	2,4
Cobertura total, excl. traslape	11,4	33,8	40,2	62,6
Estrato herbáceo				
Agrostis sp.	2,2	3,2	12,9	3,0
Calamagrostis intermedia	nr	nr	nr	2,8
Calamagrostis sp.	nr	<1,0	10,1	nr
Muhlenbergia flabellata	nr	32,5	nr	nr
Gramíneas no identificadas	1,2	<1,0	<1,0	1,0
Carex donnell-smithii	nr	nr	nr	3,6
Carex sp.	1,5	13,1	13,4	nr
Pernettia prostrata	1,1	4,5	12,2	2,8
Valeriana prionophylla	nr	2,1	<1	nr
Eryngium humile	nr	1,1	<1	nr
Acaena cylindristachya	<1	nr	10,5	<1
Lachemilla sp.	<1	<1	7,6	1,0
Rubus sp.	<1	nr	2,1	<1
Senecio oerstedianus	nr	nr	1,7	<1
Lycopodium sp.	<1	nr	nr	1,5
Taxones raros (individualmente <1%)	2,7	2,7	3,6	1,5
Cobertura total, excl. traslape	8,7	59,0	70,4	17,2

[1] nr = no registrado en los transectos de cobertura.

patens (50-57%). El análisis estadístico de la asociación entre la estatura prefuego de las plantas y la respuesta al fuego, reveló unas cuantas relaciones fuertes y consistentes; véase Horn (1989a) para mayores detalles.

En los sitios estudiados se observaron pocos colonizadores postfuego de carácter arbustivo no pertenecientes a *Hypericum irazuense*. El abundante reclutamiento de *H. irazuense* ocurrió en Zacatales y Sábila, pero no en los sitios quemados de menor edad.

Cuadro 2

Respuesta de los arbustos leñosos al fuego en los sitios quemados en el páramo

Solo se incluyen aquellas especies de las cuales se muestrearon más de 20 individuos en cada sitio quemado. El área evaluada fue de 500 m² en el sitio Torre 65, 1.200 m² en el sitio Conejos, 400 m² en el sitio Zacatales y 600 m² en el sitio Sábila. Para medir la producción de retoños únicamente de las plantas leñosas, se hicieron después unos transectos, acumulando un área total de 800 m² (véase la Fig. 4). La heterogeneidad de las respuestas al fuego fue indicada por las estadísticas obtenidas con la prueba de Chi-cuadrado. Tales estadísticas no pudieron ser calculadas para un solo sitio, debido al bajo número de celdas contadas. Las abreviaturas entre paréntesis son las mismas utilizadas en la Fig. 4.

Sitio	**Torre 65**				**Conejos**				**Zacatales**				**Sábila**			
Resp.[1]	**M**	**R**	**S**	**C**	**M**	**R**	**S**	**C**	**M**	**R**	**S**	**C**	**M**	**R**	**S**	**C**
Especie [2]																
Cs	0	68	3	0	5	386	0	4	-	-	-	-	0	41	0	8
Vc	2	113	10	0	2	19	0	5	2	48	10	15	1	65	2	6
Pp	7	88	15	0	-	-	-	-	3	72	14	22	5	100	4	15
Hi	100	4	15	0	80	5	0	1	240	34	43	434	147	23	13	98
Hs	51	0	11	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pf	22	1	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Md	12	4	5	0	-	-	-	-	-	-	-	-	17	3	1	2
Em	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	12	0	1
Est. [3]	c^2=419, df=12, p<0.001				c^2=463, df=4, p<0.001				c^2=429, df=6, p<0.001				NC			

1. *Resp.* = Respuestas al fuego: M = planta muerta; R = productor de retoños; S = sobreviviente del fuego; C = colonizador postfuego.
2. *Especie:* Cs = *Chusquea subtessellata*; Vc = *Vaccinium consanguineum*; Pp = *Pernettya prostrata*; Hi = *Hypericum irazuense*; Hs = *Hypericum strictum*; Pf = *Pentacalia firmipes*; Md = *Myrsine dependens*; Em = *Escallonia myrtilloides* var *patens*
3. *Est.*= Estadísticas obtenidas con la prueba de Chi-cuadrado (c 2); NC = no se pudo calcular

El establecimiento de plántulas de taxones leñosos asociados fue raro o inexistente. Los arbustos comunes de las ericáceas *Vaccinium consanguineum* y *Pernettya prostrata* y el bambú *Chusquea subtessellata* producen raíces y rizomas ampliamente divergentes. La mayoría de las plantas calificadas de colonizadoras postfuego probablemente representaron individuos con retoños en nuevos lugares sobre las redes de raíces y rizomas preexistentes, más que individuos genéticamente nuevos, que germinaron a partir de semillas.

Las observaciones hechas en el páramo de Buenavista después del incendio de 1992 son concordantes con los resultados de estudios previos (Horn 1997). Arbustos quemados de Vaccinium consanguineum mostraron altas tasas de producción de retoños en los sitios Asunción (88%) y Zacatales (96%), mientras que Hypericum irazuense reveló tasas muy bajas (0% en Asunción y 9% en Zacatales).

Cambios en la densidad de las especies leñosas

Las variables tasas de mortalidad de arbustos y bambú y el reclutamiento postfuego de los sitios quemados, causaron cambios marcados en las densidades de las especies leñosas (Fig. 4). Lo más notable fue la reducción de la densidad de *Hypericum irazuense* en los sitios Torre 65 y Conejos.

La especie congenérica *Hypericum strictum*, con sus hojas más angostas, también presentó una reducción marcada de su densidad en el sitio Torre 65, donde no se pudieron observar individuos con retoños o plántulas recién germinadas, un año después del incendio.

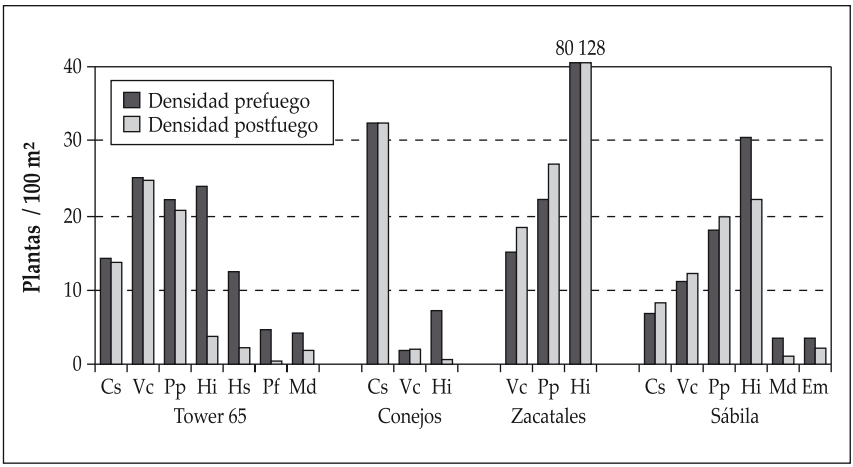


Figura 4. Densidad prefuego y postfuego del bambú y de arbustos en los sitios quemados en el páramo. Véase el Cuadro 2 para las abreviaturas de las especies. La densidad prefuego y postfuego de los arbustos de *Hypericum irazuense* en el sitio Zacatales excede la escala del diagrama; se notan los valores arriba de las barras.

Tasas de crecimiento postfuego

La Fig. 5 resume los datos sobre las alturas, antes y después del incendio, del bambú de páramo y de tres arbustos comunes asociados. Estos datos fueron recogidos por la autora un año después del incendio de 1984 en el sitio Torre 65, dos y cinco años después del incendio de 1992 en los sitios Asunción y Zacatales, nueve años después del incendio de 1976 en el sitio Conejos, 12 años después del incendio de 1973 en el sitio de Zacatales, y 12 o más años después del incendio de ~1969-1973 en el sitio Sábila. También se incluye información recolectada por Janzen (1973), tres años después del incendio de 1969 en el Cerro Asunción. La Fig. 6 resume los datos disponibles sobre los diámetros pre y postfuego de los tallos, para los mismos taxones y los mismos incendios.

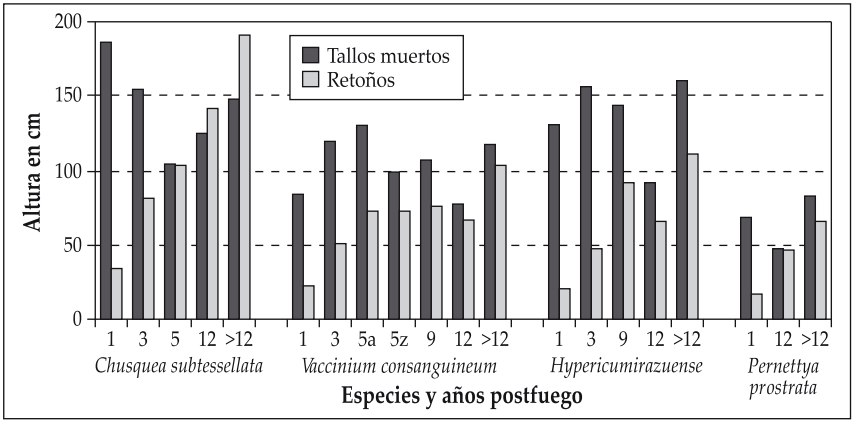


Figura 5. Alturas de los tallos muertos por el fuego y de los que regeneraron del bambú *Chusquea subtessellata* y de especies asociadas de arbustos, después de los últimos incendios que ocurrieron en el siglo XX en los páramos de Costa Rica. No todas las especies estaban presentes o fueron observadas en los sitios quemados. Los números sobre el eje X indican, para cada especie, el tiempo en años después del último incendio. Los sitios de estudio son: 1 – sitio Torre 65, incendio de 1984, Horn 1989a; 3 – sitio Asunción, incendio de 1969, Janzen 1973; 5A — sitio Asunción, incendio de 1992, Horn 1998b; 5Z — sitio Zacatales, incendio de 1992, Horn 1998b; 9 — sitio Conejos, incendio de 1976, Horn 1989a; 12 — sitio Zacatales, incendio de 1973, Horn 1989a; > 12 — sitio Sábila, incendio de ≤1973, Horn 1989a. Véanse las publicaciones originales citadas aquí para los tamaños de muestreo, los promedios y las desviaciones estándar.

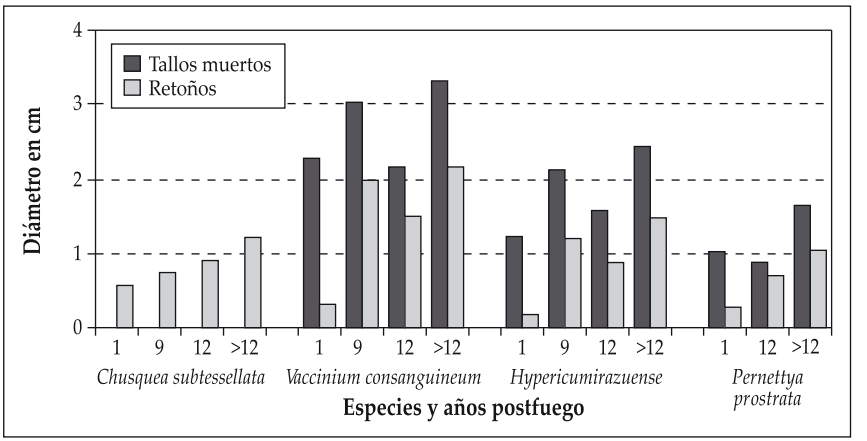


Figura 6. Diámetro de los tallos que regeneraron del bambú *Chusquea subtessellata*, de tallos muertos por el fuego y de tallos que regeneraron de tres arbustos asociados, después de los últimos incendios que ocurrieron en el siglo XX en los páramos de Costa Rica. No hay datos para los diámetros de los tallos prefuego del bambú. Los números sobre el eje X indican, para cada especie, el tiempo en años después del último fuego. Los sitios de estudio son: 1 - sitio Torre 65, incendio de 1984 fire, Horn 1989a; 9 - sitio Conejos, incendio de 1976, Horn 1989a; 12 - sitio Zacatales, incendio de 1973, Horn 1989a; > 12 - sitio Sábila, incendio de ≤ 1973, Horn 1989a. Véanse las publicaciones originales citadas aquí para los tamaños de muestreo, los promedios y las desviaciones estándar.

El bambú *Chusquea subtessellata* mostró de manera consistente la más alta tasa de crecimiento postfuego. En el sitio Torre 65, los nuevos y suaves vástagos de este bambú habían sido afectados por el pastoreo de conejos nativos y una vaca, de tal forma que los datos registrados pueden representar una subestimación del incremento anual de crecimiento ocurrido durante el primer año. Poca o ninguna evidencia de pastoreo fue clara en aquellos sitios donde se habían presentado incendios más viejos, aunque podría haber ocurrido en el pasado. Raramente se observó que otras plantas diferentes al bambú fueran dañadas por el pastoreo.

Los tallos con retoños de los arbustos *Vaccinium consanguineum* y *Hypericum irazuense* mostraron una similar recuperación de su altura, pero el factor anterior incrementó el diámetro del tallo de una manera mucho más rápida. En los sitios Zacatales y Sábila, las plántulas de *H. irazuense* fueron un 10% más pequeñas que los retoños de las plantas rebrotadas. La ericácea *Pernettya prostrata*, una planta más pequeña, creció más lentamente. Sin embargo, en los sitios Zacatales y Sábila, los arbustos *V. consanguineum* y *H. irazuense*, ampliamente distribuidos, al crecer fueron superados en altura y diámetro del tallo por arbustos menos comunes de *Myrsine dependens* y *Escallonia myrtilloides* var. *patens*. A la vez, en el sitio Conejos, al recuperarse, fueron superados en altura por *Garrya laurifolia* y *Mahonia volcania* (Horn 1989a, 1990; y datos no publicados).

Discusión

En el primer estudio publicado sobre los efectos del fuego sobre la vegetación del páramo, Janzen (1973) notó la persistencia de parches de suelo no colonizados y de tallos muertos de arbustos, unos tres años después del incendio de 1969 que tuvo lugar en el Cerro Asunción. Estudios posteriores y observaciones que se siguen haciendo en los sitios Conejos, Zacatales y Sábila muestran que los parches de suelo desnudo y la presencia de tallos erectos, pero muertos por el fuego, pueden persistir por más de una década luego de un incendio. Las bajas tasas de crecimiento vegetal y de descomposición en los rodales paramunos de Costa Rica contrastan fuertemente con la situación en otros sitios de alta y mediana elevación en el trópico, donde la madera muerta por el fuego se descompone más rápidamente y las aberturas son colonizadas velozmente por especies rastreras secundarias de crecimiento rápido (Janzen 1973, Ewel 1980).

Después de una perturbación, el ampliamente distribuido bambú paramuno y sus especies arbustivas asociadas se recuperan directamente, por lo general mediante la producción de retoños o rebrotes a partir de yemas protegidas. Las especies leñosas perennes que comprenden la vegetación madura ya están presentes en un sitio quemado un año después del fuego. Una vez que se ha establecido la población del primer año, se inicia un proceso limitado de colonización por parte de otras especies. El proceso de recuperación de la vegetación se asemeja más al modelo sucesional de

florística inicial (*initial floristics model of succession*), descrito por Egler, que al modelo de *relay floristics* (Egler 1954). Ecólogos que estudiaron la recuperación postfuego de los chaparrales utilizaron el término "autosucesión" para describir procesos similares de recuperación (Hanes 1971).

La producción de retoños en la base de los arbustos y bambúes

Los datos de la respuesta al fuego presentados en el Cuadro 2 confirman y amplían los resultados de Williamson *et al.* (1986). Este último registró que más del 90% de los arbustos de ericáceas en el Cerro Zacatales formaron retoños después del incendio de 1973, en comparación con apenas un 11% de los arbustos de *Hypericum irazuense*. Sin embargo, los patrones sí difieren marcadamente de las observaciones hechas por Janzen (1973), después del incendio de 1969 en el Cerro Asunción. El desarrollo postfuego de la vegetación después de este incendio se caracterizó por la producción de retoños de *Hypericum irazuense*, una especie identificada por Janzen como *Hypericum caracasanum*.

Esta diferencia puede ser el resultado de: (1) las condiciones ambientales al momento del incendio (que pueden haber afectado la temperatura del fuego); (2) la precipitación u otras variables climáticas en los años postfuego; ó (3) la historia del sitio en relación con la historia del recurso cosecha de las poblaciones de arbustos. Tal diferencia también puede ser el resultado de las diferencias entre poblaciones con respecto a su sensibilidad al fuego, como se ha sugerido para algunas especies de arbustos pertenecientes al chaparral de California (Keeley 1981). El incendio que ocurrió en las zonas altas de Buenavista en 1992 ofreció una oportunidad para probar si los arbustos de *Hypericum irazuense* que produjeron retoños después del incendio de 1969 y que se habían quemado en el sitio de Asunción, no eran menos sensibles al fuego que plantas de *H. irazuense* en otros sitios. La alta mortalidad (100%) de las plantas quemadas evaluadas indicó que los arbustos de *H. irazuense* no eran genéticamente menos sensibles al fuego que aquellos que crecieron en otros lados de los páramos de Buenavista y Chirripó.

Crecimiento y recuperación de arbustos y bambúes con retoños

Los datos sobre alturas y diámetros de los tallos de bambú y de los arbustos (Figs. 5, 6) sugirieron que el crecimiento de las especies leñosas perennes fue el más rápido en los primeros años después del incendio. Las mayores tasas de crecimiento inicial pueden reflejar, en parte, una mejoría de la fertilidad del suelo después del descargo de nutrientes por la quema. Sin embargo, solo existen datos preliminares de los efectos del fuego sobre los suelos paramunos costarricenses (Leftwich 1973).

Las alturas consistentemente mayores de los vástagos de *Chusquea subtessellata*, en comparación con las de los arbustos de dicotiledóneas, confirman la hipótesis de Janzen (1973) de que el bambú presenta una de las tasas más rápidas de

recuperación en la vegetación paramuna. Sin embargo, vale la pena destacar que el crecimiento del bambú es de todos modos bastante lento; los datos de campo apoyan la observación de Janzen (1983) de que se requieren unos 8 a 10 años para que las plantas quemadas recuperen su estatura adulta de la situación prefuego. Las dicotiledóneas leñosas asociadas quizás necesiten una década o más para alcanzar su altura prefuego, de 1 a 2 m. Mediciones de los diámetros de los tallos indican que la recuperación del diámetro basal (que puede ser un mejor indicador de la recuperación de la biomasa) es mucho más lenta, en comparación con la recuperación de la altura en el caso de todas las especies, excepto *Myrsine dependens* y *Escallonia myrtilloides* var. *patens* (Horn 1991).

La regeneración paramuna, que es lenta en comparación con la de los bosques tropicales de tierras bajas, ocurre a tasas comparables a aquellas medidas en bosques tropicales montanos de Costa Rica y Puerto Rico. Cerca de Ojo de Agua (3.000 ms.n.m.), en la Cordillera de Talamanca costarricense, Ewel (1980) limpió de manera artificial ocho parcelitas de bosque montano lluvioso, con el fin de monitorear la recuperación de la vegetación. Después de un año, la altura promedio de las tres plantas más altas fue de apenas 70 cm (Ewel 1980). En este estudio (sitio Torre 65), la altura promedio de las tres plantas más altas (todos grupos de *Chusquea subtessellata*) fue de unos 85 cm. Byer y Weaver (1977) notaron tasas de crecimiento igualmente bajas en sitios artificialmente talados en la zona de bosque enano (*elfin woodland*) en las montañas de Luquillo, Puerto Rico. Un año después de la tala, la altura máxima promedio de retoños leñosos en tres sitios fue de 33,6 cm, un valor muy cercano al de la altura máxima promedio de todos los grupos de *Chusquea subtessellata* presentes en el sitio Torre 65.

La regeneración postfuego en el sitio Torre 65 ocurrió de manera más lenta que la recuperación postfuego de una ciénaga o turbera montana (*montane mire*) a los 2.690 ms.n.m. cerca de Tres de Junio en la Cordillera de Talamanca (Horn 1988). En un solo año, el arbusto de mayor crecimiento, *Hesperomeles obtusifolia* var. *obtusifolia*, había producido retoños con una altura promedio de 68 cm, es decir, dos veces el tamaño promedio de las cañas más altas de *Chusquea subtessellata* en el sitio Torre 65.

Colonización por arbustos y hierbas

La larga persistencia de parches de suelo desnudo después de un fuego paramuno refleja tanto la lenta producción de nuevos vástagos de rizomas supervivientes, como las muy bajas tasas de colonización a través del establecimiento de plántulas. La observada escasez de plántulas de arbustos y hierbas un año después del incendio en el sitio Torre 65, y su rareza en el Cerro Asunción tres años después del incendio de 1969 (Janzen 1973), sugieren que los bancos de semillas en el suelo son más pequeños o que las semillas sufren una mayor mortalidad a raíz del fuego. A diferencia de las comunidades de arbustos propensos al fuego en las regiones con climas mediterráneos, los páramos de Talamanca no albergan un banco de semillas durmientes de especies

herbáceas que proliferan después de los incendios. De manera similar, los arbustos del páramo y los bambúes muestran poca dependencia de un banco de semillas en el suelo o de una germinación inducida por el fuego. Al contrario, la colonización postfuego por plántulas de especies leñosas perennes depende de la producción de semillas de plantas que sobrevivieron al fuego, o de la llegada de semillas de plantas de áreas no quemadas de los alrededores. En algunos casos, la colonización por plántulas quizás no tiene lugar sino hasta que las yemas de las plantas que regeneraron después del fuego alcanzan su madurez y empiezan la producción de semillas en el sitio quemado.

El predominio de pastos con macollas y de ciperáceas en la cobertura herbácea postfuego, puede ser el resultado de la capacidad de esas plantas de sobrevivir al fuego, más que de su capacidad de recolonizar áreas quemadas mediante el establecimiento de plántulas. Las yemas perennes de estas especies graminoides están generalmente protegidas del fuego por su posición subterránea o dentro de las bases de las hojas persistentes, y la mayoría de las plantas presentes son capaces de rebrotar rápidamente después del fuego. Chaverri *et al.* (1976) notaron que las ciperáceas quemadas en el páramo de Chirripó habían producido retoños de 15 cm de largo en el curso de un mes después del incendio de 1976. Entre las especies de dicotiledóneas herbáceas y semileñosas, *Acaena cylindristachya* y especies de *Castilleja* y *Rubus* produjeron retoños vigorosamente después del incendio; y su importancia en la cobertura herbácea en los sitios recién quemados se debe probablemente tanto a su supervivencia durante el incendio como al establecimiento postfuego de plántulas.

De las especies leñosas perennes estudiadas en los sitios quemados en 1984 y 1985, solo *Hypericum irazuense* había establecido una gran cantidad de plántulas. Doce años después del último fuego en el sitio Zacatales, el reclutamiento de plántulas había compensado de sobra la gran mortalidad de esta especie por el fuego ocurrido. Es interesante anotar que Williamson *et al.* (1986), en su evaluación en 1982 del sitio Zacatales, contaron pocas plántulas con alturas mayores de 40 cm. Estos autores indicaron que la mayoría de los individuos reclutados y observados de *Hypericum* tenían estaturas de apenas 10 a 25 cm. El hecho de que la mayor parte de las plántulas fueran al menos dos veces más altas en 1985, sugiere que las plantas observadas por Williamson y sus colegas se habían establecido hacía poco y que, por ende, el impulso mayor del establecimiento de las plántulas aún no había ocurrido antes de que hubiera pasado un par de años después del incendio de 1973.

Un reclutamiento sustancial de *Hypericum irazuense* también fue el caso en el sitio quemado Sábila, pero no en el sitio Conejos. Visitas posteriores al sitio Conejos, en 1989 y 1998, revelaron que había un poco más de plantas reclutadas que las que fueron observadas en 1985, pero la especie era aún bastante rara en el sitio de estudio. Aparentemente, la baja tasa de recolonización por parte de *Hypericum irazuense* refleja la gran magnitud del incendio de 1976 y la escasez de plantas con flores en aquel momento para resembrar el sitio quemado. Si la repoblación de sitios quemados por *H. irazuense* depende principalmente de la llegada de semillas desde la adyacente

vegetación no quemada, la tasa de la colonización por plántulas debería ser menor si el fuego fuera mayor y la quema más completa.

La casi completa dependencia en la regeneración vegetativa de las especies leñosas perennes, comunes en los páramos costarricenses, implica que las aberturas creadas por el fuego son muy lentamente colonizadas. Incluso el prolífico productor de retoños *Chusquea subtessellata* parece ser incapaz de dispersarse rápidamente. Casi todos los grupos de bambú en los sitios quemados tenían cañas carbonizadas, lo cual indica que estuvieron presentes antes de la ocurrencia de los fuegos estudiados. Algunos grupos habían crecido después del incendio por la producción de tallos en posiciones laterales dentro de los mismos grupos. Algunas plantas se habían establecido después de los fuegos, probablemente mediante la producción de vástagos en sitios más distantes a lo largo de las extensas redes preexistentes de rizomas. Sin embargo, también en los sitios quemados más tiempo atrás, el bambú no había podido dispersarse hacia los claros creados por el incendio. La relativamente pobre capacidad de colonización por parte de *Chusquea subtessellata* es una consecuencia del hecho de que esta especie raramente produce semillas (Pohl 1980). La baja tasa de producción de semillas se debe quizás a la incompatibilidad polínica dentro de los clones, siendo la viabilidad de polen un posible factor determinante en algunas poblaciones (Horn & Clark 1991).

Estrategias regenerativas y cambio de vegetación postfuego

Cuando se evalúa la dinámica de la vegetación después del fuego en los páramos de Costa Rica, puede tener sentido el comparar estrategias regenerativas de especies leñosas perennes, utilizando el esquema de clasificación propuesto por Zedler *et al.* (1983) en la descripción de comunidades de arbustos propensos al fuego, presentes en el chaparral de California. El bambú *Chusquea subtessellata* y los arbustos de ericáceas *Vaccinium consanguineum* y *Pernettya prostrata* son ejemplos de la modalidad de "productor de retoños y no de semillas" (*sprouter-nonseeder*): la mayoría de las plantas quemadas sobrevive al fuego mediante la formación de rebrotes en sus bases, pero ninguna o pocas plántulas se establecen. El arbusto *Hypericum irazuense* sigue el patrón de "productor de semillas y retoños" (*sprouter-seeder*): el arbusto sí forma retoños, aunque de manera poco frecuente, pero sostiene una reproducción a través de un reclutamiento abundante de plántulas. Sin embargo, el reservorio de semillas depositadas y la germinación estimulada por el fuego, que hacen que esta estrategia sea tan eficaz en las comunidades del chaparral, parecen estar ausentes en las comunidades del páramo. Aunque no hay suficientes datos para caracterizar el comportamiento reproductivo de arbustos menos comunes del páramo, la mayoría de los arbustos parece depender fuertemente de la reproducción vegetativa. El arbusto *Hypericum strictum* sufrió una mortalidad completa en un solo sitio donde era común (Torre 65) y puede ser un productor obligatorio de semillas.

Los datos actualmente disponibles de los sitios quemados en los páramos de Costa Rica indican que los productores de retoños más resistentes al fuego tienen una clara ventaja durante los primeros 5 a 10 años después del incendio. La aparente ausencia de un banco de semillas en el suelo coloca a la especie *Hypericum irazuense*, sensible al fuego, en una distinta situación de desventaja durante los primeros años postfuego. A través del tiempo, el retrasado reclutamiento de plántulas puede compensar la alta mortalidad inducida por el fuego, pero se requiere un intervalo sin fuego de por lo menos dos décadas para que los individuos reclutados alcancen tamaños similares a los de las plantas muertas por el fuego, a las cuales sustituyen.

Influencia de las condiciones del sitio e historia del desarrollo postfuego de la vegetación

La capacidad de los arbustos paramunos y del bambú de sobrevivir a los fuegos y producir rebrotes, o de restablecerse mediante la germinación de semillas, está determinada en parte por las especies mismas, y es por esta razón que en este capítulo se evaluaron las estrategias regenerativas antes mencionadas. Sin embargo, tanto para las especies leñosas como para las herbáceas, un número de factores diferentes puede haber influenciado la respuesta al fuego y, por ende, los patrones generales del desarrollo de la vegetación postfuego. Estos factores incluyen: (a) características biofísicas de los sitios relacionadas con el clima, el microclima, los suelos y la vegetación preexistente; (b) características físicas y espaciales de los fuegos mismos, que, a su vez, son influenciados por las características del sitio; y (c) la historia del sitio, incluyendo la ocurrencia de fuegos anteriores y otros tipos de perturbación, incluyendo la historia climática prefuego y postfuego.

Los datos actualmente disponibles muestran que estos factores sí tienen cierta importancia, pero son insuficientes como para tratarlos por aparte y con detalle. Por ejemplo, la anormalmente baja mortalidad de los arbustos de *Hypericum irazuense* en el Cerro Asunción, después del incendio de 1969, estudiada por Janzen (1973), parece ser el resultado de características muy favorables del fuego y/o de la historia del sitio, ¿pero cuáles son esas características? El hecho de que los tallos de *Vaccinium consanguineum*, con una edad de nueve años, en el sitio Conejos, no fueran más altos que aquellos de solo cinco años de edad, en los sitios Zacatales y Asunción, puede haber sido causado por la mayor elevación del sitio Conejos, aunque parece que la cantidad y la distribución de la precipitación también varían entre estos sitios y pueden ser importantes.

Los incendios recientes en el páramo han ofrecido la oportunidad de entender mejor algunos aspectos del desarrollo de la vegetación después del fuego, aunque se necesitan más estudios detallados. El análisis comparativo de la vegetación postfuego en los sitios quemados, estratificados por elevación, exposición y otros factores biofísicos, puede aumenta considerablemente nuestro conocimiento de la dinámica de la vegetación postfuego en los páramos de Costa Rica. Chaverri *et al*. (1976) dieron los primeros pasos hacia tal estudio, mediante el establecimiento de 13 parcelas de

estudio en diferentes áreas del páramo de Chirripó, después del gran incendio de 1976. Es lamentable que Chaverri *et al.* no pudieran continuar su monitoreo periódico de esas parcelas, de la manera que lo habían planeado originalmente. Estudios adicionales sobre la vegetación presente en el área de Chirripó quemada por el incendio de 1976, así como de**?** aquellas áreas del páramo de Buenavista quemadas durante la última parte del siglo XX, son posibles y deseables. Sin embargo, los sitios quemados más recientemente ya pasaron por un proceso de regeneración de más de una década. De manera que serán los futuros incendios en los páramos de Costa Rica los que ofrecerán las mejores oportunidades a los investigadores, de estudiar la dinámica postfuego en relación con la influencia de las condiciones y la historia de cada sitio. Mientras tanto, nuestro conocimiento de la dinámica entre la vegetación y el fuego puede ser ampliado, sobre todo por estudios sobre la cobertura vegetal y la composición de especies, en las numerosas áreas del páramo de Buenavista que han estado libres de fuego desde la segunda mitad de la década de 1960.

Agradecimientos

Estoy muy agradecido con el fallecido James J. Parsons, por darme la idea de estudiar los fuegos en los páramos y su historia como tema de mi tesis de doctorado. Mi agradecimiento a Roger Horn, Lisa Northrop, Thomas Wallin, Lisa Kennedy y Brandon League, por su asistencia en el campo; a Daniel Janzen, Jon Keeley, Richard Corlett, Bruce Williamson, Adelaida Chaverri, Arthur Weston, Luis Diego Gómez, Maarten Kappelle, George Schatz, Lisa Kennedy, Kenneth Young, Karl Zimmerer, Roger Byrne, Theodore Oberlander y varios revisores anónimos, por sus valiosos comentarios sus discusiones sobre los datos y las ideas presentados aquí. El trabajo de campo en 1984 y 1985 fue financiado con becas de la *U.S. Information Agency (Fulbright Program)*, *University of California*, Berkeley, California, y la *Association of American Geographers*; el muestreo de campo y las observaciones posteriores se hicieron con fondos de la *National Geographic Society*, la *National Science Foundation*, la *A.W. Mellon Foundation* y la *University of Tennessee*.

Agradezco al Ministerio del Ambiente y Energía de Costa Rica y a su precursor, el Servicio de Parques Nacionales, por el permiso concedido para hacer investigaciones científicas en las áreas silvestres protegidas.

Referencias

Bauer, H.L. 1943. The statistical analysis of chaparral and other plant communities by means of transect samples. Ecology 21: 45-60.

Byer, M.D. & P. L. Weaver. 1977. Early secondary succession in elfin woodland in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. Biotropica 9: 35-47.

Chaverri, A., C. Vaughan & L.J. Poveda. 1976. Informe de la gira efectuada al macizo de Chirripó al raíz del fuego ocurrido en marzo de 1976. Revista de Costa Rica 11: 243-279.

Egler, F. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. Vegetatio 14: 412-417.

Ewel, J. 1980. Tropical succession: manifold routes to maturity. Tropical Succession (Supplement to Biotropica 12): 2-7.

Gómez, L.D. 1986. Vegetación de Costa Rica. Editorial Universidad Estatal a Distancia (EUNED). San José. 327 pp.

Hanes, T.L. 1971. Succession after fire in the chaparral of southern California. Ecological Monographs 41: 27-52.

Herrera, W. 2005. Clima de los páramos de Costa Rica. *In:* Kappelle, M. & S.P. Horn (eds.). Páramos de Costa Rica. Editorial INBio. Santo Domingo de Heredia, CR.

Horn, S.P. 1988. Effect of burning on a montane mire in the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. Brenesia 30: 81-92.

Horn, S.P. 1989a. Postfire vegetation dynamics in the Costa Rican páramos. Madroño 36(2): 93-114.

Horn, S.P. 1989b. The Inter-American highway and human disturbance of páramo vegetation in Costa Rica. Yearbook of the Conference of Latin Americanist Geographers 15: 13-22.

Horn, S.P. 1989c. Prehistoric fires in the Chirripó páramo of Costa Rica: sedimentary charcoal evidence. Rev. Biol. Trop. 37: 139-148.

Horn, S.P. 1990. Vegetation recovery after the 1976 páramo fire in Chirripó National Park, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 38 (2): 267-275.

Horn, S.P. 1991. Fire history and fire ecology in the Costa Rican páramos. Pp. 289–296. *In:* Nodvin, S.C. & T.A. Waldrop (eds.). Fire in the environment: Ecological and cultural perspectives: Proceedings of an international symposium. General Technical Report SE-69. U.S. Department of Agriculture Forest Service, Southeastern Forest Experiment Station. Asheville, Carolina del Norte.

Horn, S.P. 1993. Postglacial vegetation and fire history of the Chirripó páramo of Costa Rica. Quaternary Research 40: 107-116.

Horn, S.P. 1997. Postfire resprouting of *Hypericum irazuense* in the Costa Rican páramos: Cerro Asunción revisited. Biotropica 29: 529-531.

Horn, S.P. 1998a. Fire management and natural landscapes in the Chirripó páramo, Chirripó National Park, Costa Rica. Pp. 125-146. *In:* Zimmerer, K.S. & K.R. Young (eds.). Nature's geography: New lessons for conservation in developing countries. University of Wisconsin Press. Madison, Wisconsin.

Horn, S.P. 1998b. Postfire regrowth of *Vaccinium consanguineum* (Ericaceae) in the Costa Rican páramos. Rev. Biol. Trop. 46(4): 1117-1120.

Horn, S.P. & L.G. Clark. 1991. Pollen viability in *Chusquea subtessellata* (Poaceae: Bambusoideae). Biotropica 24(4): 577-579.

Horn, S.P. & B.L. League. 2005. Registros de sedimentos lacustres de la vegetación del Holoceno e historia del fuego en el páramo de Costa Rica. *In:* Kappelle, M. & S.P. Horn (eds.). Páramos de Costa Rica. Editorial INBio. Santo Domingo de Heredia, CR.

Islebe, G.A. & Hooghiemstra, H. 1997. Vegetation and climate history of montane Costa Rica since the last glacial. Quaternary Science Reviews 16: 589-604.

Janzen, D.H. 1973. Rate of regeneration after a tropical high elevation fire. Biotropica 5: 117-122.

Janzen, D.H. 1983. *Swallenochloa subtessellata* (chusquea, bamboo, matamba). Pp. 330-331. *In:* Janzen, D.H. (ed.). Costa Rican natural history. University of Chicago Press. Chicago, Illinois.

Keeley, J.E. 1981. Reproductive cycles and fire regimes. Pp. 231 237. In: Mooney, A.H. et al. (technical coordinators). Fire regimes and ecosystem properties. USDA Forest Service General Technical Report WO-26.

Kohkemper M., M. 1976. Sexta expedición al macizo del Chirripó. Instituto Geográfico Nacional de Costa Rica. Informe Semestral (Instituto Geográfico Nacional de Costa Rica). Enero-Junio: 63-69.

League, B.L. & S.P. Horn. 2000. A 10 000 year record of páramo fires in Costa Rica. Journal of Tropical Ecology 16: 747-752.

Leftwich, V. 1973. Soil characteristics at the various field sites in Costa Rica. Pp. 598-602. In: Tropical Biology: an ecological approach, Organization for Tropical Studies coursebook 73.2. Organization for Tropical Studies. Durham, North Carolina.

Moya Ch., R. 1992. Gran incendio en Cerro de la Muerte. La Nación, 27 marzo 1992, p. 10A.

Pohl, R. 1980. Flora costaricensis: family number 15, Gramineae. Fieldiana, Botany, n.s. 4: 1-608.

Vargas R., G. & J. Sánchez. 2005. Las plantas con flores de los páramos de Costa Rica y Panamá: el páramo ístmico. *In:* Kappelle, M. & S.P. Horn (eds.). Páramos de Costa Rica. Editorial INBio. Santo Domingo de Heredia, CR.

Ward, D.B. 1974. The "ignorant man" technique of sampling plant populations. Taxon 23: 325-330.

Weber, H. 1959. Los Páramos de Costa Rica y su Concatenación Fitogeográfica con los Andes Suramericanos. Instituto Geográfico Nacional. San José, Costa Rica. 67 pp.

Weston, A.S. 1981. Páramos, cienagas, and subpáramo forest in the eastern part of the Cordillera de Talamanca. Unpublished report prepared for the Tropical Science Center, San José, Costa Rica. 25 p.

Williamson, B., G.E. Schatz, A. Alvarado, C.S. Redhead, A.C. Stam, & R.W. Sterner. 1986. Effects of repeated fires on tropical páramo vegetation. Tropical Ecology 27: 62-69.

Zedler, P.H., C.R. Gautier & G.S. McMaster. 1983. Vegetation response to extreme events: the effect of a short interval between fires in California chaparral and coastal scrub. Ecology 64: 809-818.