

Handwritten marks or initials in the top right corner.

**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
INSTITUTO DE CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLOGICAS
POSTGRADO EN ECOLOGIA TROPICAL**

**ESTUDIO ECOLOGICO DE UNA SUCESION SECUNDARIA Y RECUPERACION
DE LA FERTILIDAD EN UN ECOSISTEMA DE PARAMO**

Bióloga

VILMA ISABEL JAIMES SANCHEZ

TRABAJO PRESENTADO ANTE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES COMO
REQUISITO PARA OPTAR AL TITULO DE MAGISTER SCIENTIAE EN ECOLOGÍA
TROPICAL.

SERBIULA
Tulio Febres Cordero

Tutora: Dra. LINA SARMIENTO MONASTERIO

DONACION

Mérida, Marzo de 2000

VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado, de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre el trabajo de grado presentado por **JAIMES SÁNCHEZ VILMA ISABEL** para optar al título de **Magíster Scientae en Ecología Tropical** y que se titula:

“ESTUDIO ECOLÓGICO DE UNA SUCESIÓN SECUNDARIA Y DE LOS MECANISMOS DE RECUPERACIÓN DE LA FERTILIDAD EN UN ECOSISTEMA DE PÁRAMO”.

Hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: que hoy 22 de marzo de 2000, a las 3:30 p.m, nos constituimos como jurado en el Salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo Presidente del Jurado la Dra. Lina Sarmiento. **SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir si se llevaba a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones y críticas de cada miembro del jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 4:00 pm. de éste mismo día, el jurado se reunió en el salón de Postgrado en Ecología Tropical y se dio curso al acto público de sustentación de trabajo de grado presentado a requerimiento del jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente el presidente del jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación, el jurado procedió a su deliberación final y concluyo que: **SE APRUEBA EL TRABAJO DE GRADO DE MAESTRÍA PRESENTADO A NUESTRA CONSIDERACIÓN Y SE RECOMIENDA PARA SU PUBLICACIÓN.**

Lina Sarmiento

Dra. Lina Sarmiento
Tutor

Dr. Carlos Estrada

Dr. Carlos Estrada
Jurado

Dra. Maximina Monasterio

Dra. Maximina Monasterio
Jurado.

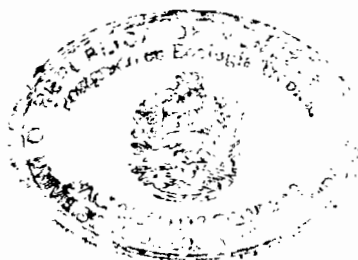


TABLA DE CONTENIDO

Agradecimientos	
Lista de Tablas	
Lista de Figuras	
Lista de Anexos	
RESUMEN	
INTRODUCCION	
CAPITULO 1. CARACTERISTICAS DEL AREA DE ESTUDIO.....	1
1.1 Localización.....	1
1.2 Geología.....	1
1.3 Suelos.....	1
1.4 Clima.....	3
1.5 Aspectos ecológicos.....	5
1.6. Vegetación.....	5
CAPITULO 2. SISTEMA DE PRODUCCION.....	10
2.1 INTRODUCCION.....	10
2.2 METODOS.....	10
2.3 RESULTADOS.....	11
2.3.1 Descripción del sistema de producción.....	12
CAPITULO 3. CARACTERISTICAS FISICO-QUIMICAS DEL SUELO.....	21
3.1 INTRODUCCION.....	21
3.2 METODOS.....	22
3.2.1 Análisis físico y químico de las muestras de suelo.....	24
3.2.2 Análisis estadístico.....	24
3.3 RESULTADOS.....	25
3.3.1 Propiedades físicas.....	25
3.3.2 Propiedades químicas.....	28
3.4 DISCUSION.....	41
CAPITULO 4. COMPORTAMIENTO DEL NITRÓGENO MINERAL Y DE LA BIOMASA MICROBIANA A LO LARGO DE LA SUCESIÓN.....	44
4.1 INTRODUCCION.....	44
4.2 METODOS.....	46
4.2.1 Nitrógeno mineral.....	46
4.2.2 Contenido de nitrógeno en la biomasa microbiana.....	47
4.2.3 Análisis estadístico.....	50
4.3 RESULTADOS.....	50
4.3.1 Comportamiento del Nitrógeno mineral.....	50
4.3.2 Nitrógeno en la biomasa microbiana.....	53
4.4 DISCUSION.....	59
4.4.1 Análisis del nitrógeno mineral.....	59
4.4.2 Comportamiento del nitrógeno en la biomasa microbiana.....	61
CAPITULO 5. ANALISIS DE LOS CAMBIOS DE LA VEGETACION A TRAVES DE LA SUCESION.....	67
5.1 INTRODUCCION.....	67
5.2 METODOS.....	71
5.2.1. Diversidad.....	72
5.2.2 Análisis por formas de vida.....	72

5.2.3. Cambios en la vegetación en el gradiente de recursos ambientales a través de la sucesión.....	73
...5.2.4 Análisis estadístico.....	74
5.3 RESULTADOS.....	76
5.3.1 Diversidad de las Especies.....	76
5.3.2 Análisis por Formas de Vida.....	80
5.3.3 Cambios de la vegetación en el gradiente de recursos a través de la sucesión.....	87
5.4 DISCUSION.....	101
5.4.1 Diversidad.....	101
5.4.2 Formas de vida.....	104
5.4.3 Cambios en la vegetación a través de la sucesión.....	105
CAPITULO 6. BANCO DE SEMILLAS Y SU RELACION CON LA VEGETACION.....	110
6.1 INTRODUCCION.....	110
6.2 METODOS.....	116
6.2.1. Determinación de la densidad del banco de semillas.....	116
6.2.2. Análisis estadístico.....	117
6.3. RESULTADOS.....	119
6.3.1 Densidad del banco de semillas y distribución vertical.....	120
6.3.2 Cambios en la riqueza y diversidad del banco de semillas.....	121
6.3.3 Composición del banco de semillas.....	127
6.3.4 Relación entre la vegetación y el banco de semillas.....	131
6.4. DISCUSION.....	134
6.4.1 Cambios sucesionales en el banco de semillas.....	134
6.4.2 Estrategias de las especies en el banco de semillas.....	142
CAPITULO 7. CONCLUSIONES GENERALES.....	149
8. BIBLIOGRAFIA.....	155
9. ANEXOS.....	164

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo pudo ser culminado con éxito gracias a las siguientes personas y entidades que confiaron y apoyaron su realización, a todas ellas quiero expresarles mis más sinceros agradecimientos:

- A la Doctora Lina Sarmiento Monasterio, mi reconocimiento más sincero por la acertada dirección de este proyecto, por su apoyo y paciencia durante todo el desarrollo de mi tesis.
- Al Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico CDCHT por la financiación otorgada a este proyecto.
- A la Pontificia Universidad Javeriana por permitirme usar el Laboratorio de Ecología para el análisis del banco de semillas.
- Al Biólogo David Rivera por su colaboración en la identificación del material botánico y especialmente por su apoyo incondicional en la búsqueda de nuestro camino.
- Al Biólogo Orlando Vargas por sus comentarios y su constante ánimo para seguir trabajando en estos temas.
- Al Biólogo Edgar Linares por la ayuda en la determinación de los briofitos.
- Al doctor Francisco González por su colaboración en la fase de campo y por su amable hospitalidad.
- A Patricia Jaimes que siempre estuvo disponible para brindarme su colaboración.
- A Zulay Mendez por su colaboración en el laboratorio durante el análisis del nitrógeno y de la biomasa microbiana.
- A las familias del páramo de Cruz Verde que de una forma desinteresada compartieron sus labores diarias y me permitieron trabajar en sus fincas.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.1. Valores de precipitación total mensual en mm para la Estación El Verjon, Municipio de Bogotá, 3.250 msnm. Medidas para el periodo 1945-1998, Valores máximos y mínimos registrados en dicho periodo y valores para el año de estudio (1996).....	8
Tabla 3.1. Porcentaje promedio de arena, limo y arcilla según la edad sucesional.....	25
Tabla 3.2. Densidad aparente en gr/cm^3 según la edad sucesional.....	26
Tabla 3.3. Contenido de humedad relativa para dos épocas del año según la edad sucesional.....	28
Tabla 3.4. Variación del pH promedio según la edad sucesional. Las letras minúsculas distintas en los promedios indican diferencias significativas entre las edades.....	29
Tabla 3.5. Variación del contenido de aluminio (meq/100 gr) y % de saturación de aluminio con la edad sucesional. Las letras minúsculas distintas en los promedios indican diferencias significativas entre las edades.....	31
Tabla 3.6. Variación de la capacidad de intercambio catiónico (meq/100g) con la edad sucesional.....	33
Tabla 3.7. Valores promedio del contenido de bases intercambiables según la edad sucesional.....	34
Tabla 3.8. Relaciones Ca/Mg, Mg/K, Ca/K y Ca/MgK según la edad sucesional y comparación con las relaciones ideales según IGAC, 1995.....	35
Tabla 3.9. Variación del contenido de fósforo en ppm según la edad sucesional.....	36
Tabla 3.10. Contenido del porcentaje de carbono orgánico según la edad sucesional.....	38
Tabla 3.11. Valores promedio para el porcentaje de nitrógeno total y de la relación C/N según la edad sucesional.....	39
Tabla 4.1. Comparación del contenido promedio del nitrógeno mineral total y de las formas de amonio y nitratos-nitritos entre las épocas de lluvias y seca utilizando la prueba t.....	51
Tabla 4.2. Comparación del contenido promedio del nitrógeno mineral total y de las formas de amonio y nitratos-nitritos según la edad de la sucesión.....	52
Tabla 4.3. Comparación de los porcentajes de amonio y nitratos-nitritos en la época de lluvias y en la época seca.....	53
Tabla 4.4. Contenido promedio del nitrógeno en la biomasa microbiana según la edad sucesional para la época de lluvias y la época seca. Las letras minúsculas distintas en los promedios indican diferencias significativas entre las edades de sucesión según la prueba de Duncan ($p=0.05$).....	56
Tabla 4.5. Porcentaje del nitrógeno en la biomasa microbiana respecto al porcentaje del nitrógeno total de acuerdo a la edad sucesional y a la época climática. Las letras minúsculas distintas en los promedios indican diferencias significativas entre las edades de sucesión según la prueba de Duncan ($p=0.05$).....	57
Tabla 4.6. Contenido de nitrógeno en la biomasa microbiana en g/m^2 de acuerdo a la edad sucesional. Las letras minúsculas distintas en los promedios indican diferencias significativas entre las edades de sucesión según la prueba de Duncan ($p=0.05$).....	59
Tabla 4.7. Contenidos y tasas de renovación del Nitrógeno en la biomasa microbiana para suelos cultivados (Adaptado de Paul y Voroney, 1983).....	64
Tabla 5.1. Índices de diversidad de acuerdo a la edad sucesional. Valores promedio \pm 1SD. Las letras minúsculas distintas en los promedios indican diferencias significativas entre las edades según la prueba de Duncan ($p= 0.05$).....	76
Tabla 5.2. Valores promedio de cobertura por forma de vida según la edad sucesional.....	84
Tabla 5.3. Listado de códigos y especies utilizadas en el ordenamiento de DECORANA.....	90
Tabla 5.4. Autovalores (valores "eigen") y porcentajes de la varianza explicada para las variables edáficas consideradas en el muestreo.....	93
Tabla 5.5. Análisis de Componentes Principales para las variables ambientales. Resultados de las correlaciones entre los ejes principales.....	94
Tabla 5.6. Comunidades florísticas según la clasificación de TWINSPAN Páramo de Cruz Verde. Colombia.....	96
Tabla 5.7. Comparación del número de especies nativas e introducidas para cada edad sucesional. Los resultados son expresados en números absolutos y en proporciones relativas respecto al total.....	103
Tabla 6.1. Resultados de las pruebas de ANOVA para la Densidad promedio de semillas, Densidad de semillas germinadas, Densidad de semillas vacías.....	120
Tabla 6.2. Comparación de promedios para la densidad total del banco de semillas, las semillas germinadas y las semillas vacías entre edades sucesionales. Las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las edades según el Test de Duncan ($p<0.05$).....	123
Tabla 6.3. Índices de diversidad para el banco de semillas de acuerdo a la edad sucesional. Las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las edades según el Test de Duncan ($p<0.05$).....	124

Tabla 6.4 Correlación de Pearson entre la cobertura de la vegetación y la densidad del banco de semillas para las dos profundidades evaluadas y de acuerdo a la edad sucesional.....	132
--	-----

6-

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1. Localización del área de estudio en el páramo de Cruz Verde, Municipio de Choachí – Cundinamarca. 1,2,3 Sitios de muestreo.	6
Figura 1.2. Climadiagrama elaborado a partir de los datos de la estación La Bolsa para el periodo de 1987-1995. Páramo de Cruz Verde. Municipio de Choachí Cundinamarca.	7
Figura 1.3. Variación de la temperatura y de la humedad relativa. Estación La Bolsa (1987-1995). Páramo de Cruz Verde. Municipio de Choachí. Cundinamarca.	8
Figura 2.1. Esquema del ciclo de uso de la tierra en el páramo de Cruz Verde.	14
Figura 2.2. Calendario de actividades agrícolas-pecuarias en relación a la distribución de lluvias y a la probabilidad de heladas.	15
Figura 3.1. Mosaico de parcelas durante el desarrollo de la sucesión secundaria después de la cosecha del cultivo de papa. Páramo de Cruz Verde, 3200 msnm.	23
Figura 3.2. Correlación entre la densidad aparente (g/cm^3) y la edad sucesional para muestras de suelo de 10 a 20 cm de profundidad.	27
Figura 3.3. Variación del valor de pH con la edad sucesional.	30
Figura 3.4. Variación del contenido de aluminio meq/100g en función de la edad sucesional.	32
Figura 3.5. Variación del contenido de sodio meq/100g de suelo según la edad sucesional.	35
Figura 3.6. Variación del contenido de fósforo (ppm) según la edad sucesional.	37
Figura 3.7. Regresión lineal del porcentaje de Nitrógeno total y porcentaje de carbono orgánico para 18 parcelas de estudio. Los puntos están identificados con la correspondiente edad de sucesión.	40
Figura 4.1. Variación de los valores promedio de nitrógeno mineral total, amonio y nitratos-nitritos respecto a la edad sucesional.	54
Figura 4.2. Variación del contenido de nitrógeno en la biomasa microbiana en mg/Kg de acuerdo a la edad sucesional para la época de lluvias y la época seca.	55
Figura 4.3. Variación del porcentaje de nitrógeno en la biomasa microbiana respecto al nitrógeno total según la edad sucesional.	58
Tabla 5.1. Índices de diversidad de acuerdo a la edad sucesional. Valores promedio \pm ISD. Las letras minúsculas distintas en los promedios indican diferencias significativas entre las edades según la prueba de Duncan ($p=0.05$).	76
Figura 5.1. Variación del número de especies de acuerdo a la edad sucesional.	77
Figura 5.2. Variación del Índice de Shannon según la edad sucesional.	78
Figura 5.3. Variación del Índice de Equidad según la edad sucesional.	79
Figura 5.4. Variación de las formas de vida para cada una de las edades sucesionales. En el eje y se muestra el promedio de la cobertura para cada forma de vida en 100 m^2	81
Figura 5.5. Variación de la cobertura de las especies tempranas más abundantes según la edad sucesional.	84
Figura 5.6. Variación del porcentaje de cobertura para las especies intermedias más importantes según la edad sucesional.	85
Figura 5.7. Variación del porcentaje de cobertura para las especies tardías más abundantes según la edad sucesional.	86
Figura 5.9. Diagrama de ordenación de las especies por DCA. Páramo de Cruz Verde, Colombia.	88
Figura 5.10. Diagrama de ordenación de las parcelas por DCA. Páramo de Cruz Verde. Colombia.	89
Figura 5.11. Biplot de los tres primeros ejes del análisis de componentes Principales (ACP) de las variables ambientales y las edades sucesionales.	92
Figura 5.12. Promedios ponderados y tolerancia de las principales especies según la edad de sucesión.	100
Figura 5.13. Cobertura promedio por especie, diferenciadas en especies nativas e introducidas para cada una de las edades sucesionales.	104
Figura 6.1. Modelo general sobre la dinámica del banco de semillas.	111
Figura 6.2. Procedimiento utilizado en la determinación de la densidad del banco de semillas en el suelo.	118
Figura 6.3. Contribución porcentual de las categorías que conforman la densidad total del banco de semillas para las dos profundidades estudiadas.	121
Figura 6.4. Densidad del banco de semillas diferenciada en cada una de sus categorías y de acuerdo a la edad de la sucesión. Profundidad de 0-5cm. Valores promedio \pm ISD.	122

Figura 6.1. Modelo general sobre la dinámica del banco de semillas.....	111
Figura 6.2. Procedimiento utilizado en la determinación de la densidad del banco de semillas en el suelo.....	118
Figura 6.3. Contribución porcentual de las categorías que conforman la densidad total del banco de semillas para las dos profundidades estudiadas.....	121
Figura 6.4. Densidad del banco de semillas diferenciada en cada una de sus categorías y de acuerdo a la edad de la sucesión. Profundidad de 0-5cm. Valores promedio \pm 1SD.....	122
Figura 6.5 Densidad del banco de semillas diferenciada en cada una de sus categorías y de acuerdo a la edad de la sucesión. Profundidad de 5-10cm. Valores promedio \pm 1SD.....	122
Figura 6.6. Variación del número promedio de especies presentes en el banco de semillas según la edad sucesional. Valores promedio \pm 1SD.....	125
Figura 6.7. Variación del índice de Shannon para el banco de semillas según la edad sucesional. Valores promedio \pm 1SD.....	126
Figura 6.8. Variación del Índice de Equidad para el banco de semillas según la edad sucesional. Valores promedio \pm 1SD.....	126
Figura 6.9. Densidad total promedio de semillas para las cinco especies más abundantes en cada edad sucesional y para las dos profundidades.....	128
Figura 6.10. Variación de la densidad de semillas para las seis primeras especies en las dos profundidades analizadas.....	129
Figura 6.11. Abundancia en la vegetación y en el banco de semillas de especies tempranas de la sucesión.....	133
Figura 6.12. Abundancia en la vegetación y en el banco de semillas de especies que aparecen a partir de los 6 años de la sucesión.....	135
Figura 6.13. Abundancia en la vegetación y en el banco de semillas de especies tardías de la sucesión que aparecen a partir de los 8 años.....	136
Figura 6.14. Especies tempranas en la sucesión con banco de semillas persistente.....	144
Figura 7.1 Modelo explicativo de los procesos y comportamientos analizados a nivel del agroecosistema durante el desarrollo de la sucesión secundaria.....	150

LISTA DE ANEXOS

1	Listado general de especies.....	164
2	Comparación del % de cobertura y de la densidad del banco de semillas en cada edad sucesional para las dos profundidades: 0-5 cm y de 5-10 cm.....	166

RESUMEN

El presente trabajo se desarrolló en el páramo de Cruz Verde, Colombia, a 3.200 msnm y el problema central de investigación de este trabajo fue realizar una interpretación ecológica de algunos procesos involucrados en la sucesión secundaria luego del cultivo de papa y en la que se incluye pastoreo durante la fase de descanso. En particular nos interesamos en encontrar algunos de los mecanismos que están determinando los periodos de descanso y por lo tanto la recuperación de la fertilidad. Los resultados corresponden al muestreo de seis edades sucesionales (10 meses después de la cosecha, parcelas de 3 años, de 6-8 años, de 8-12 años, en sucesión avanzada de 12-15 años y parcelas de páramo natural sin evidencias de uso desde por lo menos más de 20 años) en tres fincas diferentes para un total de 18 parcelas, a excepción del banco de semillas que se realizó en una finca y se muestrearon 15 replicas por cada edad. El problema fue abordado en cuatro aspectos: 1) se realizó una caracterización del sistema de producción; 2) se evaluó la variación de las propiedades fisico-químicas y 3) del contenido de nitrógeno mineral y de la biomasa microbiana en muestras de suelo; a nivel de la vegetación 4) se estudió la recuperación de los cambios en cobertura, formas de vida, riqueza y diversidad de las especies, también 5) se estudió la variación en la densidad y composición del banco de semillas en el suelo.

No se observó ninguna tendencia al aumento o disminución de los nutrientes, a excepción del fósforo, ni de la materia orgánica, ni de las variables físicas a lo largo de la sucesión por lo que se concluye que la recuperación de la fertilidad no se explica por la acumulación sucesional de los nutrientes en el suelo. Tampoco se encontró evidencia de acumulación del nitrógeno mineral con la sucesión caso contrario ocurrió con la biomasa microbiana que presentó un comportamiento exponencial con aumentos significativos después de los 12 años. Nuestros resultados muestran que el aumento de la edad sucesional y la disminución de los efectos del disturbio (arado y pastoreo) permiten cambios estructurales en los que la recuperación de la fertilidad del sistema parece residir en el aumento de una población de microorganismos que acumulan y hacen más rápidamente disponible el nitrógeno mineral para las plantas, las cuales también muestran una tendencia clara de cambio hacia una mayor diversidad, composición y reemplazo de especies con mayores adaptaciones para la acumulación de nutrientes y de energía en la biomasa vegetal. Aunque la densidad de semillas disminuye con la edad, la diversidad incrementa. El banco de semillas fue muy diverso en especies y varias de éstas faltaron en la vegetación o sucedió lo contrario. Parte de estas semillas pudieron haber entrado al banco de semillas a través de dispersión reciente, lo cual es probable para el caso de semillas dispersadas por el viento como fue el caso de algunas compuestas. Otras especies que son raras o totalmente ausentes en los alrededores de la vegetación, probablemente germinaron de semillas dormantes almacenadas en el suelo.

El descanso largo no solamente implica una recuperación de la fertilidad del suelo sino que también conllevan una serie de beneficios para la estabilidad ecológica del ecosistema ya que crea un mosaico de etapas sucesionales que favorecen la regeneración y aumentan la diversidad del páramo además permite la existencia de una alta heterogeneidad espacial dando como resultado una alta diversidad de especies, funcional y del paisaje.

INTRODUCCION

Actualmente el ecosistema páramo está experimentando un acelerado proceso de disturbio y fragmentación causado por los diferentes usos ya sea de tipo agrícola, ganadero o minero al que ha sido sometido. Uno de los problemas más urgentes de investigación es el efecto de estos disturbios generados por la disminución de los periodos de descanso luego del cultivo de papa, el aumento de la frecuencia de las quemas y el sobrepastoreo sobre la vegetación natural, los cuales conducen a una degradación de las condiciones originales o aún al total reemplazo de los ecosistemas originales por formaciones secundarias que frecuentemente se mantienen en disclimax por efecto de la acción humana. Estos factores llevan aceleradamente a la fragmentación de hábitats y a la pérdida de la diversidad biológica.

El sistema de cultivo que se utilizó inicialmente, basado en la recuperación de la fertilidad a través de descansos largos, creó un mosaico de etapas sucesionales que probablemente favorecía la regeneración del páramo y aumentaba la diversidad. El manejo campesino tradicional del uso de la tierra es similar a lo largo de todos los altos Andes tropicales, desde Venezuela hasta Bolivia, e incluye descansos muy largos de las parcelas (10 a 30 años) alternando con periodos cortos de cultivo (1 a 4 años). El descanso conlleva a la recuperación de la fertilidad y al control de plagas. La tendencia actual, a medida que la presión de uso se intensifica, es a la introducción masiva de fertilizantes y otros insumos y a la reducción de los periodos de descanso por lo que la sucesión no llega a regenerar el páramo.

Desafortunadamente, los conocimientos sobre la estructura, el funcionamiento y la dinámica de los ecosistemas tropicales de alta montaña son todavía fragmentarios, tanto en referencia a los ecosistemas primarios, como a las más extensas y generalizadas formaciones secundarias, o incluso, a los principales tipos de agroecosistemas (Monasterio y Celesia, 1991).

Vargas y Rivera (1990) señalan los siguientes factores que están influyendo aceleradamente en la destrucción de los páramos en Colombia: quemas indiscriminadas, ganadería extensiva, erosión hídrica fuerte y alteración de los movimientos naturales del

agua, sedimentación y eutrofización de las lagunas, corte de matorrales y bosques enanos para la leña, extinción de fauna y flora nativas, pérdida de endemismos, cambios en la dirección natural de las sucesiones, pérdida del potencial de regeneración natural, explotación de minas, poblamiento acelerado, establecimiento de plantaciones forestales con especies exóticas (*Cupressus*, *Pinus*) y apertura de carreteras.

Es por estas razones que el ecosistema páramo amerita particular atención puesto que además de ser un sistema natural de gran complejidad su área de influencia se encuentra en su mayor parte considerablemente poblada. Estudios ecológicos del desarrollo de la sucesión secundaria nos podrían suministrar información sobre indicadores a nivel del ecosistema que nos permitan planificar el uso actual y sus potencialidades en el futuro.

La función más importante del descanso en estos ecosistemas es la de permitir la recuperación de la fertilidad de las parcelas agotadas luego de su uso para agricultura y pastoreo. De acuerdo con los resultados de Sarmiento (1995) la necesidad del descanso no es suprimida por la incorporación de fertilizante en las prácticas de cultivo de tal forma que el sistema puede ser caracterizado por una pérdida rápida y una recuperación lenta de la fertilidad. El mantenimiento de la práctica de descansos largos es también importante desde un punto de vista ecológico ya que permite la existencia de una alta heterogeneidad espacial de parcelas con diferente edad sucesional, parcelas en cultivo, parcelas con pastoreo y áreas con páramo natural. Esta característica de mosaico permite mantener una alta diversidad de especies, funcional y de paisaje.

Así, se hace entonces importante conocer que mecanismos operan durante la sucesión, como ocurre la recuperación de la fertilidad y que efectos ejercen los disturbios causados por las prácticas de manejo sobre el desarrollo de la sucesión secundaria. El presente trabajo se desarrolló en el páramo de Cruz Verde, Colombia, a 3.200 msnm y el problema central de investigación fue realizar una interpretación ecológica de algunos procesos involucrados en la sucesión secundaria luego del cultivo de papa y en la que se incluye pastoreo durante la fase de descanso. En particular nos interesamos en encontrar algunos de los mecanismos que están determinando los periodos de descanso y por lo tanto la recuperación de la fertilidad. Para ésto se plantearon las siguientes preguntas e hipótesis:

1. *¿ Durante la fase de descanso existe una recuperación de los nutrientes en el suelo?.* Los resultados disponibles hasta ahora muestran diferentes tendencias. Contrariamente a lo esperado, Sarmiento y Monasterio (1993) encontraron una disminución de todos los nutrientes analizados, a excepción del calcio, luego de 12 años de sucesión. Aranguren, (1988) estudió la dinámica del nitrógeno mineral en el suelo a lo largo de la sucesión (hasta 12 años de descanso) sin encontrar ninguna tendencia. Llambí y Sarmiento (1998) estudiaron 36 parcelas con edades entre 1 y 9 años y no lograron identificar una tendencia sucesional pero sí fue posible observar cambios significativos entre las parcelas en descanso y las del páramo natural nunca cultivado, donde se encontraron mayores valores para el N, C totales, pH, Mg, Ca y saturación de bases. En Colombia Moreno y Mora-Osejo (1994) tampoco encuentran ninguna tendencia a la acumulación de nutrientes después de 15 años de sucesión.
2. *El aumento de la fertilidad del suelo durante el descanso puede ser explicado por un aumento del nitrógeno en la biomasa microbiana a lo largo de la sucesión.* Como lo sugiere Sarmiento (1995) al encontrar mayores valores de la biomasa microbiana en una parcela recuperada con 16 años de descanso (73.1 mgNkg^{-1}) respecto a una parcela agotada con 3 años seguidos con cultivo de papa (35.6 mgNkg^{-1}). Por otro lado, Llambí y Sarmiento (1998) hallaron mayores valores del nitrógeno en la biomasa microbiana en las parcelas del páramo natural.
3. *El potencial de la nitrificación disminuye a lo largo de la sucesión.* La hipótesis de disminución de la nitrificación a lo largo de la sucesión es sugerida por los resultados de Sarmiento (1995) de una acumulación de amonio y una disminución de nitrato en las parcelas recuperadas respecto a las agotadas.
4. *En el desarrollo de la sucesión secundaria existen cambios en la estructura de la comunidad vegetal por reemplazo de especies, aumento en el porcentaje de cobertura, en la diversidad de especies y de las formas de vida.* Algunas especies pueden ser indicadoras y podrían relacionarse con los cambios en el contenido de nutrientes y marcar estados de recuperación de la fertilidad.

Los resultados de los estudios de Ferwerda (1987) y de Moreno y Mora-Osejo (1994) muestran la diferenciación de fases de la sucesión con la presencia de especies

características. En las etapas más avanzadas se diferencian muy bien tres estratos: arbustivo, herbáceo y rasante. El mayor porcentaje de cobertura lo aporta el estrato herbáceo.

5. *El contenido del banco de semillas en el suelo constituye un componente modulador de la regeneración de las especies durante el desarrollo de la sucesión y a través de los cambios en su densidad, composición y diversidad se pueden detectar especies indicadoras que estén determinándolos.*

Existen pocos estudios sobre los bancos de semillas en el páramo y los pocos que hay han mostrado que las especies propias del páramo del género *Fspeletia* tienen la capacidad de permanecer viables por más de un año (Guariguata y Azócar, 1988 y Ochoa, 1994).

Posada y Cárdenas (1999) estudiaron el efecto del disturbio por quema y pastoreo y encontraron que la densidad de semillas y la diversidad de especies es considerablemente mayor en la zona con pastoreo intensivo.

CAPITULO 1

CARACTERISTICAS DEL AREA DE ESTUDIO

1.1 Localización

El área de estudio se localiza en el Páramo de Cruz Verde a 3.200 msnm, jurisdicción del municipio de Choachí, departamento de Cundinamarca; está situada a 4⁰36' latitud norte y 74⁰00' longitud oeste, a 5 km al Noreste de la vía que va de Santafé de Bogotá a Choachí (Figura 1.1). Forma parte de la cuenca alta del río Téusaca y el uso actual de la tierra es principalmente el cultivo de papa, levantamiento de ganado de doble propósito y de lidia, áreas de protección forestal y urbanización de casas de descanso de habitantes de la ciudad de Santafé de Bogotá.

1.2 Geología

La geología del área corresponde al Terciario, Formación Guaduas y Formación Bogotá integradas por arcillolitas limosas con capas intercaladas de areniscas y en algunos sitios con mantos de carbón. Posteriormente, esta área fue recubierta por cenizas volcánicas como consecuencia de repetidas erupciones en la Cordillera Central. También se presentan depósitos morrénicos ocurridos durante el Cuaternario (IGAC, 1985).

1.3 Suelos

Los suelos corresponden a Inceptisoiles y pertenecen a la Asociación DIEGO LARGO, Conjunto DIEGO LARGO, Subgrupo Typic Placandep. Estos suelos se han desarrollado a partir de cenizas volcánicas depositadas sobre arcillas. Son profundos pero limitados por alta saturación de aluminio; presentan erosión hídrica ligera y son imperfectamente drenados. Presentan relieves fuertemente ondulados, con sectores fuertemente quebrados y muy escarpados, con pendientes de 12, 25-50 y 75%. En cuanto a sus propiedades químicas son suelos de reacción ácida a ligeramente ácida, con muy alta capacidad de intercambio catiónico, muy bajo contenido de bases totales, muy alto carbono orgánico, alta saturación de aluminio y fertilidad muy baja (IGAC, 1985).

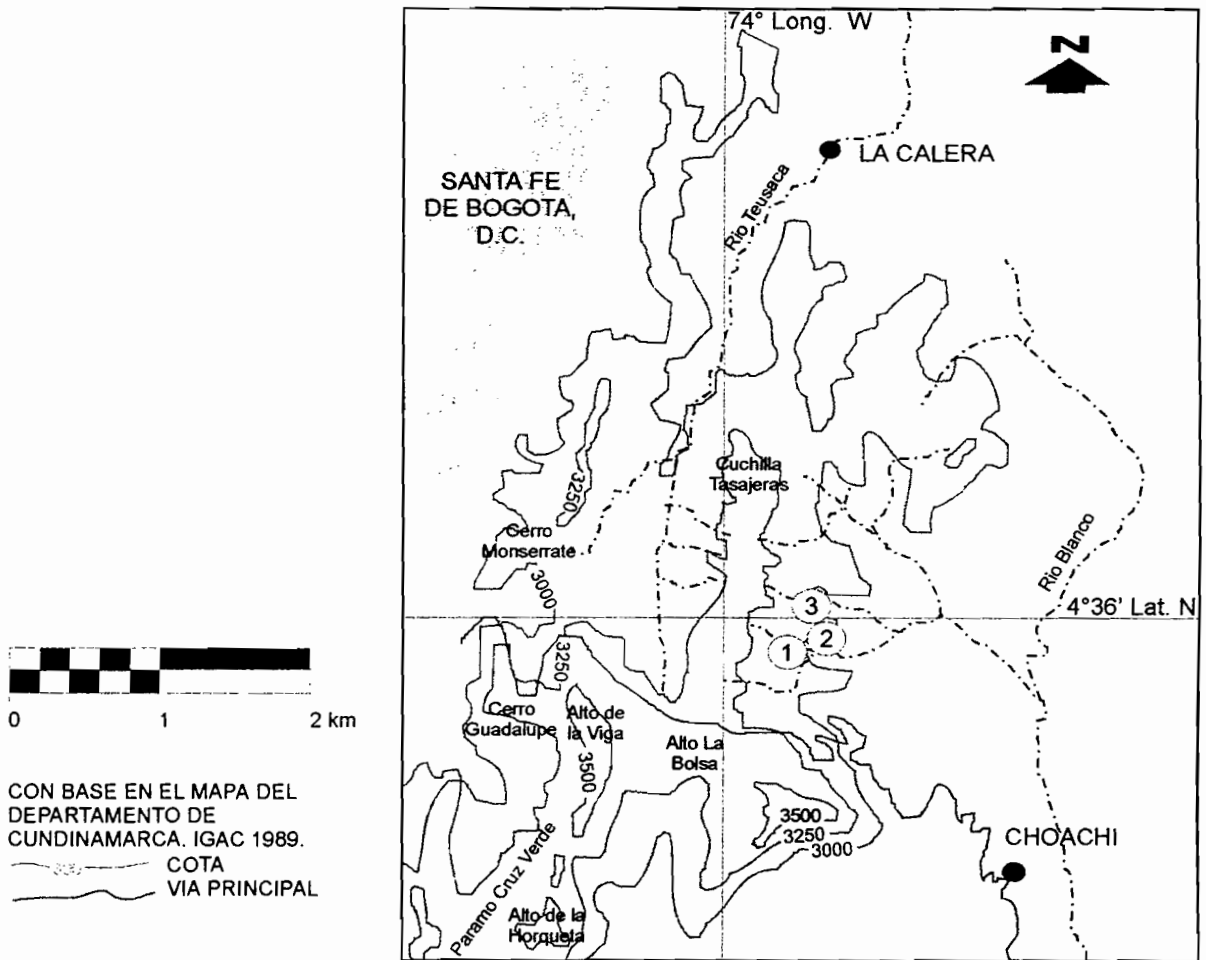


FIGURA 1.1. Localización del área de estudio en el Páramo de Cruz Verde, Municipio de Choachí - Cundinamarca. 1, 2, 3 Sitios de Muestreo.

Respecto a la fertilidad estos suelos presentan alta capacidad reguladora y como consecuencia altos requerimientos de cal para modificar el pH. Tienen bajos niveles de fósforo explicados por la abundancia de aluminio activo y materiales amorfos propios de estos suelos (IGAC; 1995).

Trabajos llevados a cabo en el Páramo de Cruz Verde, indican que el estrato húmifero de estos suelos poco profundos, con un espesor entre 10 a 15 cm, se encuentra directamente sobre la roca o encima de un estrato arenoso que yace sobre la roca (Schnetter *et al.*, 1976).

1.4 Clima

Según los registros suministrados por la Estación La Bolsa para un periodo de 8 años comprendidos entre 1987-1995 la precipitación promedio anual es de 1.254 mm. La región presenta un régimen monomodal de lluvias con una estación lluviosa entre los meses de marzo a diciembre y un periodo seco entre los meses de enero y febrero (Figura 1.2).

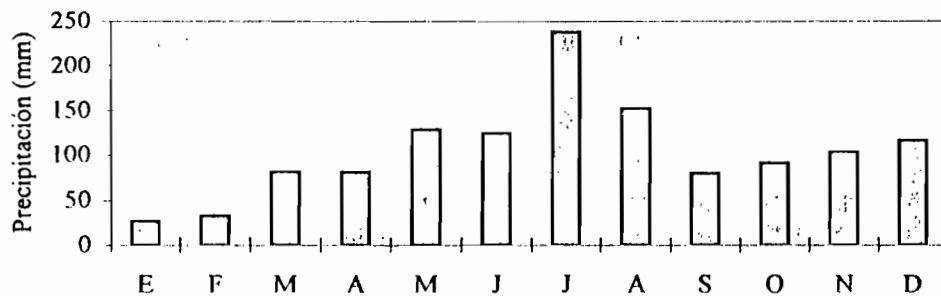


Figura 1.2. Precipitación media mensual de la estación La Bolsa para el periodo de 1987-1995. Páramo de Cruz Verde. Municipio de Choachí. Cundinamarca.

La temperatura media anual es de 8.4°C y varía mensualmente entre 6 a 10°C. El promedio de temperatura máxima es de 14.1°C y el promedio de la temperatura mínima de 2.6°C. La humedad relativa todos los meses está por encima de 80% y presenta un promedio de 91.7% (Figura 1.3).

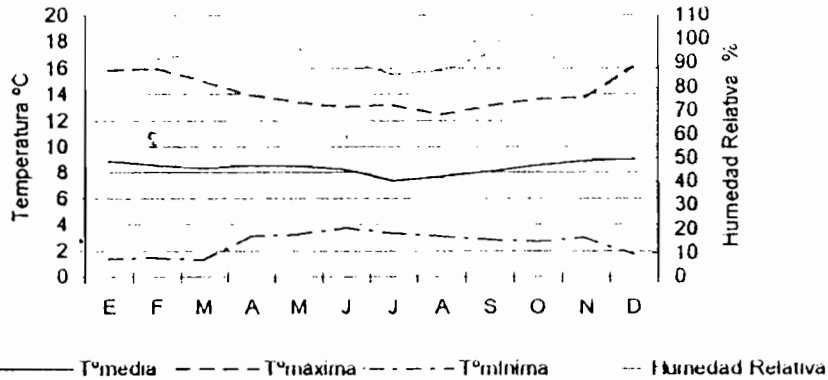


Figura 1.3. Temperatura y humedad relativa en la estación La Bolsa (1987-1995), Páramo de Cruz Verde. Municipio de Choachí. Cundinamarca.

Los datos de precipitación registrados en la Estación El Verjon, ubicada a 3.250 msnm, correspondientes a un periodo de 52 años (1946-1998) (Tabla 1.1) dan un promedio de precipitación anual de 1123.1 mm. El año en el que se realizaron los muestreos 1996, correspondió a un año muy lluvioso en el que se presentó una precipitación total de 1527.7 mm, valor que estuvo por encima de la media anual. Particularmente en este año llovió mucho durante la estación seca.

Tabla 1.1. Valores de precipitación total mensual en mm para la Estación El Verjon, Municipio de Bogotá, 3.250 msnm. Medidas para el periodo 1945-1998, valores máximos y mínimos registrados en dicho periodo y valores para el año de estudio (1996).

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	TOTAL
MEDIA	40.6	45.7	85.5	94.8	118.8	129.9	148.8	114	75.7	120.1	115.2	62.9	1123
MAXIMA	158.6	160.5	228.3	176.7	293	221.4	325	280.3	141.4	276	225	173.5	
MINIMA	0	0	2.3	13.6	12.1	40	58	21.3	26	38.7	30.6	2	
Año 1996	51	160.5	177.1	89	144.7	203.5	225.5	111.5	72	114.7	99.5	78.7	1528

1.5 Aspectos ecológicos.

En el páramo las condiciones ambientales son drásticas y por consiguiente predomina un tipo de selección abiótica. Las principales características de los páramos son: la posición orográfica que junto con la intensidad y distribución de las precipitaciones condiciona la presencia de páramos atmosféricamente húmedos y atmosféricamente secos (Cleef, 1981; Sturm y Rangel, 1985). La presencia de un régimen isotérmico anual y alternancia térmica diaria con temperaturas por debajo de los cero grados, lo cual produce heladas, principalmente en la época seca en donde los días con temperaturas por debajo de cero grados son entre 60 y 150 (Rangel, 1989). Estos factores, junto con las bajas temperaturas en el suelo y la alta radiación solar de las montañas tropicales, son los principales limitantes ecológicos para las plantas. Los vientos fuertes producen un efecto desecante en la vegetación.

La presión atmosférica es baja y en consecuencia existen bajos niveles de concentración de oxígeno. Los suelos son humíferos con predominio de inceptisoles y entisoles (Malagón, 1982), con gran capacidad de almacenamiento de agua (Schnetter *et al.*, 1976). Los anteriores factores han originado una vegetación con biomasa relativamente baja, crecimiento lento, productividad primaria baja, descomposición lenta de materia orgánica y acumulación de necromasa en pie.

1.6. Vegetación

Lozano y Schnetter (1976) caracterizaron de manera global la vegetación del páramo de Cruz Verde y registraron como comunidad dominante la de *Espeletia grandiflora* y *Calamagrostis effusa*, también están presentes las comunidades de *Espeletia argentea* y *Espeletiopsis corymbosa*.

CAPITULO 2

SISTEMA DE PRODUCCION

2.1 INTRODUCCION

Al páramo se le han dado diferentes usos de tipo agrícola, ganadero, extractivo (leña, caza) y minero. En Colombia la mayoría de páramos son reservas naturales cuyo fin es preservar la diversidad biológica y la generación de agua para diversos usos. El uso del fuego unido al sistema de producción, es una práctica que se realiza en algunos sectores donde se practica la agricultura itinerante y la ganadería extensiva en los páramos andinos de Colombia y Ecuador (Vargas y Rivera, 1990; Laegaard, 1992; Verweij, 1995; Hofstede, 1995; Molano, 1995; González y Cárdenas, 1995).

El monocultivo de la papa involucra los procesos de tumba y quema de la vegetación natural, el arado con bueyes o con tractor y la preparación del suelo en donde se usan intensivamente agroquímicos. Una vez recogida la cosecha, el periodo de descanso oscila entre 2 y 20 años. La tendencia actual es a una reducción del periodo de descanso, hecho que trae como consecuencia que la sucesión vegetal esté dominada por especies foráneas.

El cultivo también incluye un alto consumo de insumos agrícolas con el fin de mejorar la productividad, tales como pesticidas, herbicidas, exfoliantes y fertilizantes que generan contaminación de suelos y aguas. El uso de insumos químicos ha aumentado debido a la especialización del cultivo en unas pocas variedades de papa, lo cual conlleva a disminuir la resistencia a las plagas, especialmente a nuevas razas de hongos.

La papa es uno de los productos agrícolas de clima frío de mayor importancia en Colombia por diferentes razones: por la superficie cultivada, el valor de producción, el número de familias dedicadas al cultivo y por constituir uno de los principales alimentos de la canasta familiar.

En Colombia la papa es un producto de alto consumo per cápita; en 1997 la producción nacional fue de 2.716.997 toneladas, el área sembrada de 166.765 hectáreas y el rendimiento promedio de 16.292 Kg/ha. Se cultiva prácticamente en toda la región andina, en

los departamentos de Boyacá, Cundinamarca, Nariño, Antioquia, Caldas, Cauca, Tolima y los Santanderes (Ministerio de Agricultura, 1997). Es el cultivo que consume mayores cantidades de fertilizantes compuestos (30-40% del total del consumo nacional según Martínez, 1989).

Las rotaciones de cultivos en el sistema de producción de papa más representativas en Colombia, especialmente en el altiplano cundiboyacense son (IDEADI, 1992):

- PAPA-PAPA-PASTOS: este sistema de producción generalmente lo utilizan los productores grandes o medianos que poseen tecnología como sistemas de riego artificial.
- PAPA-HORTALIZAS-PAPA (arveja, frijol, maíz): lo utilizan los medianos y pequeños productores con cierto grado de tecnología (algunos usan riego), para el control de plagas y evadir las heladas.
- PAPA-PAPA-HORTALIZAS: es usado por productores pequeños no tecnificados, con poca utilización de insumos y mano de obra familiar.
- PAPA-PASTOS: este sistema es practicado por pequeños, medianos y grandes productores. Cuando el cultivo de papa se establece con rotación de pastos, da origen a una explotación de bovinos de doble propósito o de ovinos.

En este capítulo se realiza una caracterización del sistema de producción y se establecen semejanzas y diferencias con los utilizados en los páramos de Venezuela y en las áreas de puna en el norte de Perú y Bolivia.

2.2 METODOS

La caracterización del uso de la tierra se realizó mediante encuestas con los pobladores de la región y observaciones en campo durante todo el ciclo agrícola en tres fincas escogidas para el estudio y por un periodo de dos años.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Descripción del sistema de producción

2.3.1.1 La fase de cultivo de papa

En el Páramo de Cruz Verde el cultivo de la papa es el renglón dominante. Se comercializan dos variedades de papa: La variedad “parda-pastusa” que es una variedad mejorada, cuyo origen genético es var. Quincha x var. Tocana-Colorada, de tubérculo redondo, ligeramente aplanado, con ojos medianamente profundos, piel rosada y de color blanco-crema, de aspecto seco y arenoso. Se la conoce como variedad tardía y según el sitio donde se siembre su periodo vegetativo dura de seis y medio a ocho meses, es la variedad más sembrada en el país y se la encuentra en todas las regiones productoras. Presenta susceptibilidad a la gota de la papa (*Phytophthora infestans*) y a la costra negra o Rhizoctoniasis (*Rhizoctonia solani*) a diferentes enfermedades virales y a las heladas (Martinez, 1989). Otra variedad cultivada es la “papa criolla”, de ciclo corto de aproximadamente cinco meses, piel lisa y de color amarillo y aspecto arenoso.

En esta región conviven toda una gama de sistemas agrícolas que van desde aquellos de aspecto más tradicional o familiares, pasando por una serie de sistemas transicionales, hasta los netamente modernos, mecanizados y con altos insumos. En el Páramo de Cruz Verde, las transformaciones ocurridas en los últimos años en el uso de la tierra han sido muchas y muy rápidas debido a su cercanía a la ciudad, aunque no han llegado a eliminar totalmente la práctica en la que se fundamenta la agricultura tradicional: los largos periodos de descanso de la tierra, asociados con pastoreo de ganado vacuno, equino y en menor proporción de ovejas.

En el área predomina la pequeña propiedad, explotada generalmente con la mano de obra familiar y en épocas de mayor actividad agrícola con mano de obra contratada. Otra forma de trabajo también utilizada es “la socia” donde el dueño de mayor capital económico, que vive en la ciudad y acostumbra realizar este tipo de inversión paga la mano de obra, la semilla, las horas de tractor, el abono, la cal y los insecticidas; el campesino solo pone la tierra y obtiene al final un porcentaje de la producción, generalmente el 50%. Una vez terminada la cosecha, alrededor de los 10 meses, se entrega la tierra al propietario.

Una variación de “la socia” es la mano de obra en compañía, donde el propietario prepara la tierra y la deja lista para la siembra y el otro compra la semilla y todos los insumos. La siembra y la cosecha se hacen en compañía. También se presenta la modalidad de arriendo del terreno.

En el cultivo de la papa se distinguen las siguientes actividades a lo largo del año (Figura 2.1):

La elección y preparación del terreno

El periodo de cultivo se inicia al arar una parcela de páramo natural o que haya pasado por un periodo largo de sucesión-regeneración. El campesino escoge el terreno con base a su conocimiento de la vegetación, cuando existe suficiente cobertura vegetal y aparecen especies indicadoras: el “fraylejón plateado” (*Espeletia argentea*) y “la lama” sobre el suelo, diferentes especies de musgos. También intervienen otros criterios como la cantidad y calidad de las tierras disponibles.

La parcela se trabaja siguiendo una serie de prácticas asociadas a un calendario agrícola anual (Figura 2.2). Comienza con la preparación del terreno durante la época seca (diciembre-febrero), se ara la tierra con el uso de tractor; el arado con yunta de bueyes ya casi no se utiliza y cuando se emplea se hace solo para “levantar los surcos”. El tractor rompe la vegetación y remueve la capa superficial del suelo, luego, después de 8 a 15, días el tractor pasa nuevamente y “el retobo” pica y muele todo el material vegetal, después la yunta de bueyes hace y levanta los surcos. En el área estudiada, desde hace más de 20 años, el fuego no es utilizado en la preparación del terreno.

Siembra

Se realiza desde enero hasta marzo, los tubérculos son enterrados a unos 10 cm de profundidad con una separación de 30-40 cm. Para el caso de la papa criolla, el campesino compra la semilla y en el caso de la variedad “pastusa” se siembra semilla seleccionada de la cosecha anterior o se le compra a vecinos ubicados en zonas más bajas. La fertilización química y el encalado se realizan simultáneamente cuando se siembran los tubérculos.

PARAMO NATURAL Ó PARCELA RECUPERADA

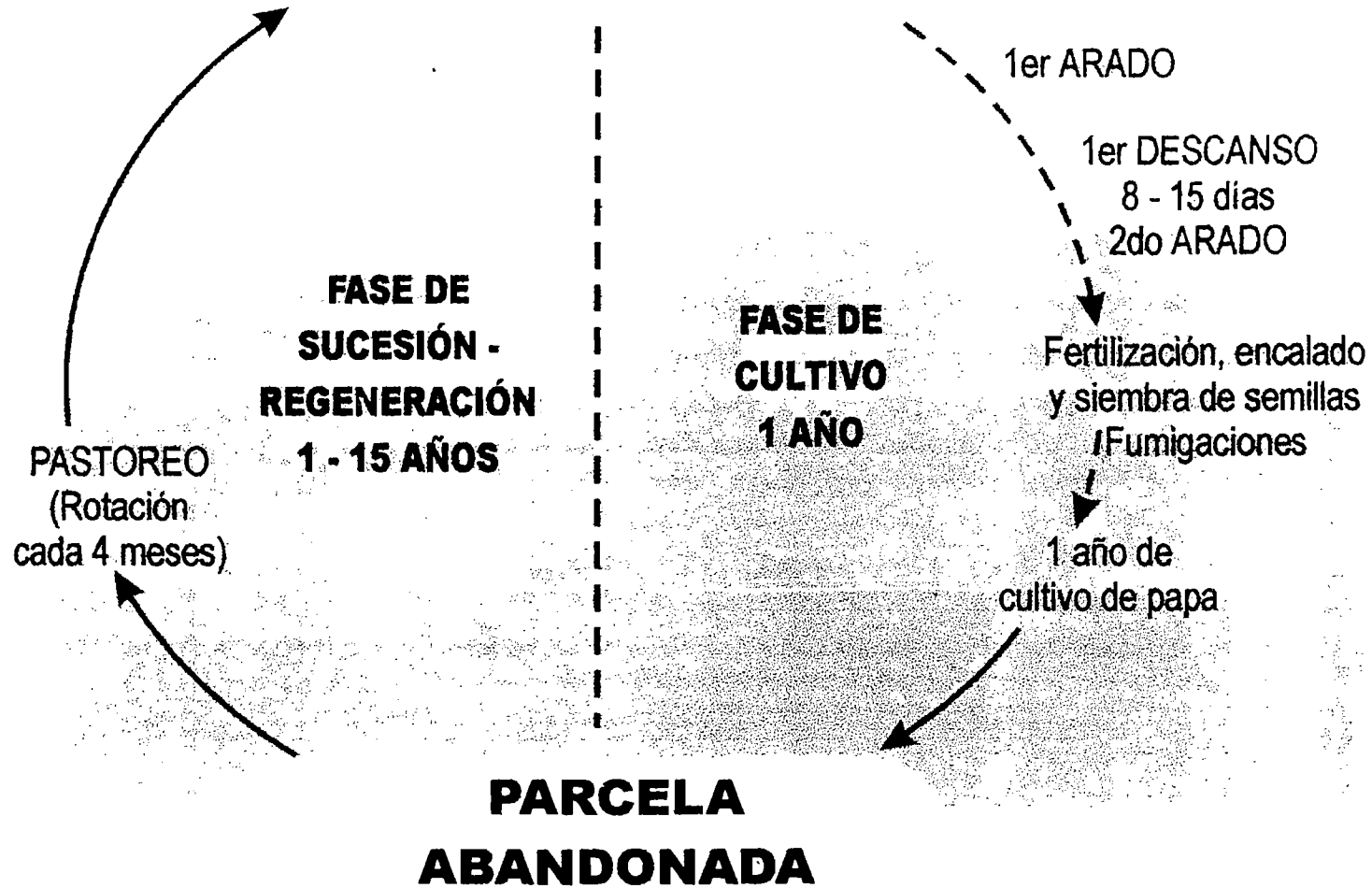


FIGURA 2.1. Esquema del ciclo de uso de la tierra en el Páramo de Cruz Verde.

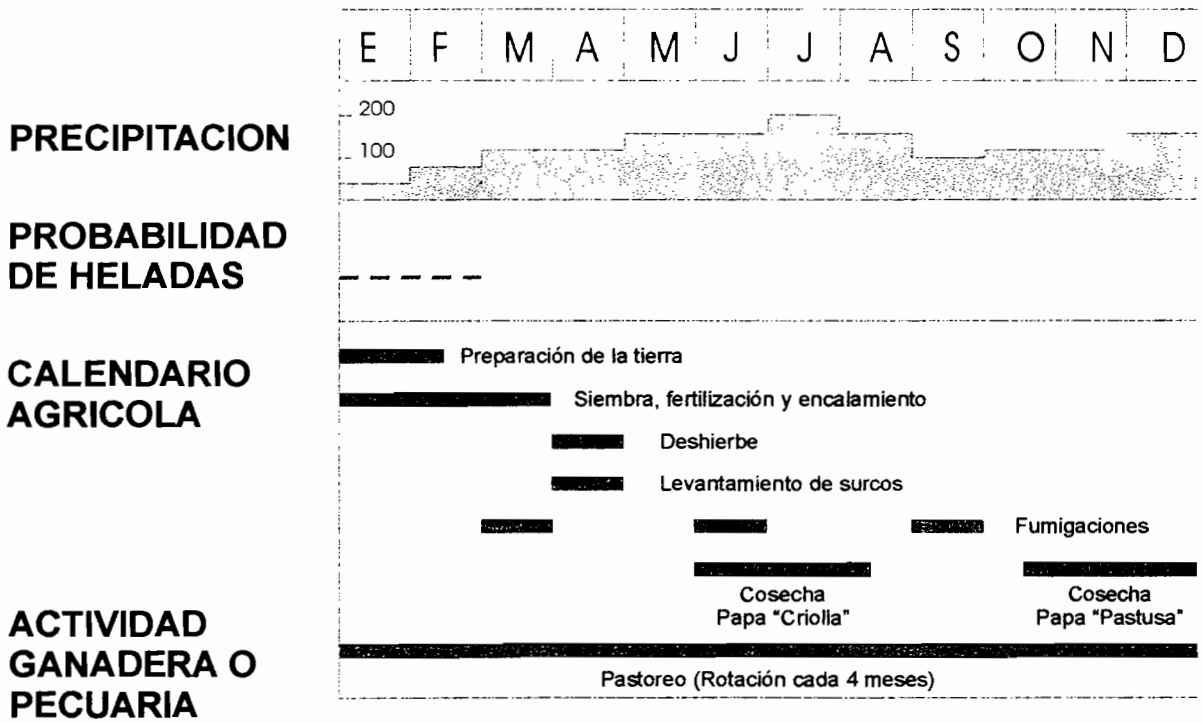


FIGURA 2.2. Calendario de actividades Agrícolas - Pecuarias en relación a la distribución de lluvias y a la probabilidad de heladas.

Como fertilizante se utiliza NPK (10-30-10), el cual consiste de 7.7% de NH_4 ; 2.3% NO_3 ; 24% P_2O_5 soluble en agua; 6% P_2O_5 soluble en citrato y 10% de K_2O . Algunas veces cuando las plantas se ven con hojas muy amarillas se aplica un desarrollo foliar de grado 30-7-6 con la siguiente composición:

- N total 30%.
- N orgánico 29%.
- N amoniacal 1%.
- Fósforo asimilable (P_2O_5) 7%.
- Potasio soluble en agua (K_2O) 6% y como fuente Cloruro de Potasio.
- Para “encalar” se utiliza “cal viva” que es piedra caliza o carbonato de calcio, se llama oxido de calcio y en el mercado se encuentra en terrones más o menos grandes.

El criterio de aplicación es de 1 bulto (125 lbs.) de fertilizante por 1 bulto de semilla de papa sembrada. En promedio se siembra 1-3 fanegadas (1 fanegada = 0.64 ha) por finca. Durante el cultivo se realizan tres fumigadas con Benzate y es común mezclar insecticidas y fungicidas en una aplicación. Por ejemplo un campesino comentó del uso de la siguiente mezcla: Reomil, Manzate, Antracol (contra la gota) y Furacrom (contra el mosco). La primera aplicación se hace al mes, en el momento de la emergencia de las primeras hojas; la segunda a los tres meses y la última en la etapa final cuando las plantas ya inician la madurez.

En la dosificación de los productos fitosanitarios se presentan tanto subdosificaciones como sobredosificaciones, respondiendo a varias razones en las que se pueden señalar:

- Las condiciones económicas de los campesinos.
- El nivel de información que se tenga sobre el manejo de los diferentes productos y el precio de éstos.
- El escaso asesoramiento técnico.

Deshierbe-aporque y cosecha

Alrededor de los tres meses cuando la planta ha crecido unos 30 cm se realiza el “deshierbe” y el “aporque” (levantamiento de los surcos). Esta práctica tiene como finalidad tapar los tallos más superficiales de la planta para que se pueda dar una buena formación de los tubérculos. Tanto para esta labor como para la cosecha se utiliza una herramienta de mano conocida como azadón.

La primera cosecha se realiza a los cinco meses después de sembrada la papa, para junio-agosto y corresponde a la variedad “criolla”, la segunda se obtiene para octubre-diciembre y corresponde a la papa de la variedad “pastusa”.

También se siembran otras especies de tubérculos como “cubios” (*Tropaeolum tuberosum*), “ibias” (*Oxalis tuberosa*) y los “ullucus” (*Ullucus tuberosus*) en huertas pequeñas o en los surcos de donde se ha sacado la papa; más para autoconsumo o para la venta en la plaza de mercado. Para su cuidado se utilizan los mismos insumos usados en el cultivo de la papa pero generalmente se les aplica muy poco abono. Los “cubios” se pueden cosechar a los cuatro meses y las “ibias y ullucus” al año de sembrados.

La fase de sucesión regeneración pastoreada

Después de la cosecha, como complemento de la producción en el ciclo agrícola se realiza también la cría de ganado vacuno para leche y carne, algunos equinos para carga, unos pocos ovinos para lana y algunos campesinos crían cerdos. Algunos habitantes con mayores ingresos económicos se dedican a la cría de ganado para lidia.

Después de la cosecha se deja en descanso la tierra y algunas veces se siembra semilla del pasto *Antoxantum odorantum* (pasto oloroso) para que disminuya la alta competencia que realiza *Rumex acetosella* (pasto rojo) y que es considerada una maleza muy agresiva y muy poco palatable para el ganado. La semilla es colectada en potreros vecinos y las inflorescencias se reparten al voleo sobre el suelo. Como pasto de forraje también se siembra *Holcus lanatus* (pasto azul) y *Poa pratensis* (poa) pero son pastos más delicados en su manejo. Si no se siembra la semilla de estos pastos, la regeneración natural lleva a que aproximadamente a los 3 años ya domine *Antoxantum odorantum*.

El ganado debe ser rotado de potrero cada 4 meses. Cuando se requiere mejorar el potrero se ara la tierra y se le aplica cal nuevamente. En las fincas estudiadas se alcanzaron a encontrar entre 7 y 16 cabezas de ganado por fanegada que no son mantenidas siempre en el mismo número ni permanentemente en el mismo potrero. El subsidio energético a los animales es mínimo, representado principalmente en la sal no mineralizada.

¿Por qué los descansos largos?

El descanso prolongado después de una fase de cultivo es una práctica muy difundida en la agricultura tropical y ha sido ampliamente descrita y estudiada en el trópico de baja altitud (Uhl y Jordan, 1984; Ewel, 1986; Saldarriaga, 1994). Es al parecer una práctica condicionada por la pobreza en nutrientes, sumada a la facilidad con que estos se pierden una vez alterado el funcionamiento normal del ecosistema. Otra razón del abandono es la invasión de malezas (Hervé, 1994).

El descanso es definido por Hervé (1994) como un estado temporal del suelo, sin cultivos, dentro de una sucesión de cultivos. La duración depende de limitaciones edafoclimáticas como la altitud que condiciona la temperatura mínima, la posición topográfica que determina los riesgos de helada, la pendiente y la exposición que influyen sobre la resistencia de los suelos a la sequía (Greslou y Vacher, 1980 citados por Hervé, 1994). También depende de la presión demográfica y de la distancia entre las habitaciones y las parcelas cultivadas.

El sistema de cultivo estudiado es similar al descrito por Hervé (1994) para las áreas de puna y presente desde el norte de Perú hasta el norte de Bolivia. Este sistema de descanso largo (2 a 13 años) incorpora luego de la papa, uno a tres años de cultivo, variando la especie según los límites altitudinales: tubérculos andinos (*Oxalis tuberosa*, *Ullucus tuberosus*, *Tropaeolum tuberosum*), quenopodiáceas (quinua), cereales (cebada, avena) y leguminosas por debajo de 3.800 msnm (haba, tarwi). El descanso es pastoreado por ovinos y vacunos y está regido por normas comunales.

También existen algunos rasgos comunes con los páramos venezolanos, donde el sistema de manejo del cultivo de la papa también incluye largos períodos de descanso de las parcelas. De la descripción del sistema de producción realizado por Sarmiento y Monasterio

(1993) en el páramo de Gavidia (Venezuela) el número de cosechas consecutivas depende de las características de la parcela y del tiempo de descanso. Generalmente en un terreno que ya ha descansado lo suficiente es posible hacer dos o tres cultivos consecutivos de papa (un cultivo por año) y finalizar el período agrícola con la siembra de un cereal, trigo, avena o cebada; productos que son utilizados localmente para alimentación o forraje. Luego la parcela es abandonada entre 3-20 años o más, dependiendo de sus características, de la disponibilidad de tierras del campesino y sobre todo del grado de transformación que ha sufrido el sistema.

Esto es diferente a lo encontrado en el Páramo de Cruz Verde, donde no es posible mantener más de dos cosechas de papa en la misma parcela. La calidad y producción disminuyen notoriamente y no se recupera el capital invertido además de que aumenta la probabilidad de ataque por plagas. No se realiza la rotación con cereales y se emplean otras variedades de papa y de tubérculos así como también la aplicación de cal que no es utilizada en los páramos venezolanos. En Venezuela el pastoreo de ganado vacuno o equino se da en forma extensiva en los páramos ubicados por encima del límite de los cultivos y solo en forma restringida en los terrenos cercanos a las casas. También se explotan pequeños rebaños de ovejas que pastorean en las parcelas que se encuentran en el período de sucesión-regeneración.

De acuerdo con Robert (1993) quien trabajó en un páramo muy aislado de los Andes venezolanos el primer arado que se realiza durante la preparación del terreno rompe la estructura de la capa arable del suelo, al mismo tiempo que la vegetación se destruye y se mezcla con el suelo. Luego el terreno permanece en descanso durante 4 a 5 meses. Durante este período se presenta una activación de la descomposición, tanto por el aporte de residuos vegetales accesibles a los microorganismos como por el efecto del arado que rompe los agregados del suelo favoreciendo su aireación y aumentando la degradación biológica. Por otra parte, la materia orgánica incorporada al suelo podría tener un efecto regulador del recurso agua, mejorando su repartición en el perfil así como la capacidad de retención de agua de los suelos; pues ella favorece la agregación de las partículas minerales del suelo, aumentando así su porosidad, gracias a la acción de los microorganismos e invertebrados (de Robert, 1993).

Sarmiento y Monasterio (1993) demostraron que aproximadamente el 50% de la biomasa vegetal enterrada se descompone durante el primer año de cultivo, lo cual posiblemente permite una sincronización entre los picos de absorción de nutrientes por el cultivo y la disponibilidad de nutrientes en el suelo.

Entonces, azar a principios de la estación seca permitirá:

- Que se liberen nutrientes para el futuro desarrollo de los cultivos, permitiendo cierta sincronización entre la concentración de elementos disponibles y las necesidades del cultivo.
- Que los nutrientes queden protegidos del lavado conservándose en el suelo a la llegada de las primeras lluvias (de Robert, 1993).

Por otra parte Sarmiento (1995) encontró que los rendimientos en parcelas cultivadas con papa, disminuyen de 18.3 t/ha promedio para el primer año, a 9.9 t/ha y 1.7 t/ha para el segundo y tercer año. Esta disminución tiene lugar aún utilizando abundante fertilización mineral, lo que demuestra que la necesidad del descanso del suelo no es suprimida por la incorporación de fertilizante en las prácticas del cultivo. Así, el sistema puede ser caracterizado por una pérdida rápida de la fertilidad y una recuperación lenta, que obligan al descanso prolongado y limitan la intensificación agrícola aun en presencia de fertilización química.

CAPITULO 3

CARACTERISTICAS FISICO-QUIMICAS DEL SUELO

3.1 INTRODUCCION

El páramo es un ecosistema en el cual las condiciones ambientales son drásticas: relieve muy quebrado a escarpado, vientos fuertes, temperaturas inferiores a 10°C, heladas frecuentes, lloviznas periódicas, alta nubosidad y poca luminosidad. Además las condiciones del suelo, como bajos niveles de fertilidad, fuerte acidez, temperatura edáfica baja, alta pedregosidad, alta retención de humedad, escaso desarrollo genético y evolución muy lenta, crean una serie de factores limitantes para su uso agrícola (Cortés, 1995).

Los mecanismos que operan en la sucesión a nivel del suelo y que permiten explicar la recuperación de la fertilidad durante el descanso son poco conocidos. Los resultados disponibles hasta ahora muestran diferentes tendencias.

Durante la fase de sucesión-regeneración sólo ocurren pequeñas variaciones de la concentración de nutrientes en el suelo. Llambí y Sarmiento (1998) en el páramo de Gavidia, Venezuela, estudiaron 36 parcelas entre 1 y 9 años y no encontraron ninguna tendencia con la sucesión pero al comparar estas parcelas con el páramo natural encontraron mayores valores para el N, C, pH, Mg, el Ca y la saturación de bases. Sarmiento *et al.* (1993), también en Gavidia, estudiaron el restablecimiento de los reservorios de nutrientes durante el descanso y encontraron que la concentración de los nutrientes más importantes en el suelo, a excepción del calcio, disminuyen después de 12 años de sucesión. Tampoco se presentó una tendencia clara hacia la acumulación del nitrógeno total en el suelo luego de 15 años de descanso. En el mismo lugar, Aranguren (1988) estudió la dinámica del nitrógeno mineral en el suelo a lo largo de la sucesión (hasta 12 años de descanso) sin encontrar ninguna tendencia. Robert (1993) en el páramo de Apure, Venezuela, analizó el contenido de nutrientes en una secuencia de parcelas y no encontró ninguna tendencia.

En Colombia, para páramos de la Cordillera Oriental se encuentran los trabajos de Ferwerda (1887) que estudió 11 parcelas entre 3 meses y más de 25 años sin encontrar

tendencia. Moreno y Mora-Osejo (1994) tampoco encuentran ninguna tendencia a la acumulación de nutrientes después de 15 años de sucesión.

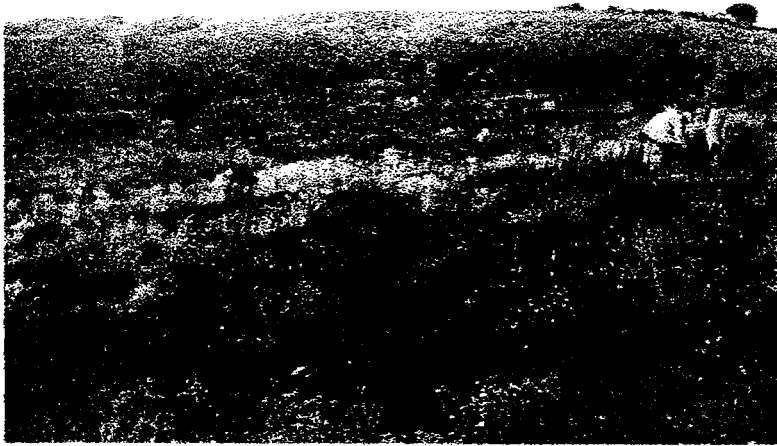
Hervé (1994) estudió 54 parcelas de diferentes edades de 0 a 20 años de descanso en una comunidad del altiplano boliviano, encontrando alta variabilidad entre las edades y sin una recuperación clara del stock de los nutrientes durante el descanso.

En este capítulo se analiza la variación en las propiedades físico-químicas del suelo en parcelas con diferente tiempo de descanso en el páramo de Cruz Verde. Los estudios realizados hasta ahora no muestran ninguna tendencia a la acumulación de nutrientes más importantes con la sucesión. Al parecer la recuperación de la fertilidad no se explica por la acumulación sucesional de los nutrientes en el suelo, por lo tanto la clave podría estar más relacionada con cambios en la distribución de estos nutrientes entre distintos compartimentos del ecosistema donde presentan diferente disponibilidad. De hecho, en los suelos de páramo que presentan altos contenidos de materia orgánica (11-15%) y el reservorio total de nitrógeno excede ampliamente las necesidades nutricionales del cultivo.

Los altos contenidos de materia orgánica del suelo (C y N totales) sería un compartimento poco sensible a la escala de tiempo del descanso estudiado por lo cual se espera pocos o ningún cambio en el contenido de nutrientes. Por otra parte, las bajas temperaturas limitan los procesos de descomposición.

3.2 METODOS

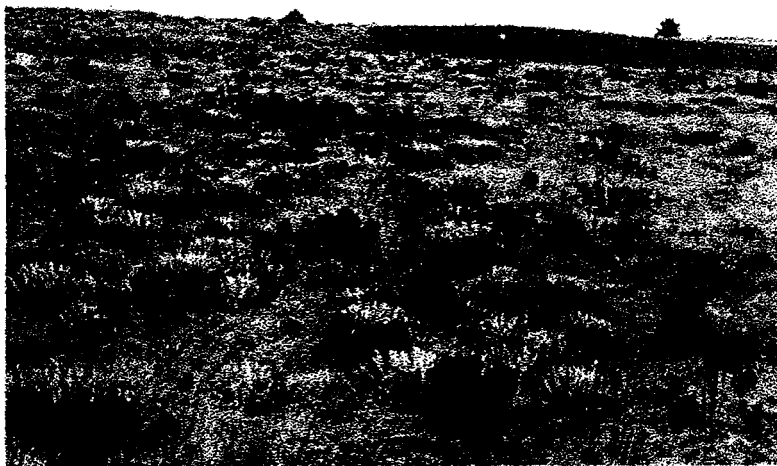
Se trabajó siguiendo una cronosecuencia en una misma unidad de suelo y clima y se seleccionaron una serie de parcelas de vegetación en diferentes edades de sucesión que incluían una muestra de la comunidad original. Se escogieron 3 fincas cada una con 6 edades, una recién cosechada (10 meses después de la cosecha), una de 3 años, otra de 6-8 años, otra entre 8 y 12 años, otra parcela ya recuperada en sucesión avanzada de 12-15 años y una parcela de páramo natural sin evidencias de uso desde por lo menos más de 20 años (Figura 3.1). En la elección se buscaron condiciones muy similares respecto a la historia pasada, intensidad de uso, tipos de suelo y topografía. Los resultados corresponden al muestreo de 6 edades sucesionales en tres fincas diferentes para un total de 18 parcelas.



A. Edad 10 meses después de la cosecha de papa. El color rojo dominante lo da la especie *Rumex acetosella*. En flor amarilla, *Bidens triplinervia*. Las gramíneas *Anthoxantum odoratum* y *Holcus lanatus* comienzan a aparecer.



B. Edad 3 años. En esta edad el pastoreo 4 meses. Dominan las gramíneas *humboldtiana*.



D. Edad 8-10 años. En esta edad la influencia del pastoreo disminuye. Dominan las especies *Espeletia argentea*, *Anthoxantum odoratum* y *Geranium sibbaldioides*. Empiezan a dominar los arbustos de *Hypericum spp.*

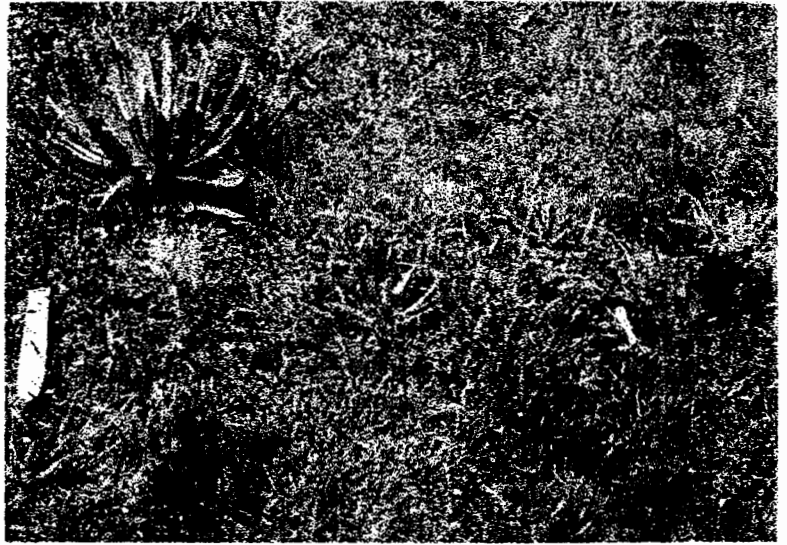


E. Edad 12-15 años. Páramo *Calamagrostis effusa*, el arbusto *muticum* y *Espeletia argentea*. A los individuos de *Espeletia grandiflora*.

FIGURA 2.1. Mosaico de parcelas durante el desarrollo de la sucesión secundaria después de la cosecha del cultivo de papa. Páramo de Cruz Verde, 3200 msnm. Cada foto muestra las características de la vegetación para las 6 sucesionales evaluadas en este estudio.



En esta edad el pastoreo es más intenso y con rotación cada 6 años. Dominan las gramíneas *Anthoxanthum odoratum* y *Agrostis*



C. Edad 6-8 años. En esta edad continúa la influencia del pastoreo en menor intensidad. Dominan las gramíneas *Anthoxanthum odoratum*, *Paspalum hirtum*. Inician su aparición las plantas en roseta *Espeletia argentea* y *Acaena cylindristachya*.



En esta edad el pastoreo es más intenso y con rotación cada 6 años. Páramo regenerado. Domina la gramínea *Calamagrostis effusa*, el arbusto en forma de cojín *Arcytophyllum acaenoides* y *Acaena cylindristachya*. A la derecha de la foto se observa algunos *Espeletia grandiflora*.



F. Edad > 20 años. Páramo natural. Dominan las especies *Calamagrostis effusa*, *Espeletia grandiflora* y el musgo *Brentelia chrysea*.

Recolección de muestra para el cultivo de
 para las 6 edades

3.2.1 Análisis físico y químico de las muestras de suelo

En cada una de las parcelas escogidas se tomaron al azar 10 muestras de suelo entre 10 y 20 cm de profundidad, para luego obtener una muestra compuesta de un kilo de suelo por cada una de las parcelas estudiadas. En estas muestras se realizaron los siguientes análisis:

- Textura: por el método de Boyucos.
- Densidad aparente: método del terrón.
- Humedad: por gravimetría.
- pH: potenciómetro, relación 1:2.
- CIC y Bases: extracción en acetato de amonio, 1N, pH 7.
- % C: Walckley-Black.
- Fósforo disponible: Bray II.
- Aluminio: colorimetría con KCl 1N (método de Yuan).
- N total: Kjeldahl.

Los análisis se realizaron en el Laboratorio de Suelos del Instituto Geográfico Agustín Codazzi las muestras se colectaron durante los meses de agosto y noviembre correspondientes a la estación húmeda. Para el contenido de humedad en el suelo se realizó una comparación entre épocas, efectuando un segundo muestreo en el mes de febrero.

3.2.2 Análisis estadístico

Para determinar los cambios y las diferencias de cada una de las variables físico-químicas en las muestras de suelo según la edad de sucesión, se evaluaron estadísticamente las diferencias mediante análisis de ANOVA paramétrico de dos vías. Cuando las variables no cumplieron los criterios de normalidad se transformaron con $\log(y+1)$ (Zar, 1984). Las comparaciones de promedios se realizaron mediante la prueba de comparaciones de Duncan. La diferencia entre épocas climáticas se estableció mediante una prueba de t-student (Zar, 1984).

Además se realizaron análisis de correlación y regresión simple para estudiar las relaciones entre las variables y la edad sucesional.

3.3 RESULTADOS

Los resultados del análisis físico-químico de suelos han sido interpretados con base en los criterios del Laboratorio de Suelos del Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC, 1979).

3.3.1 Propiedades físicas^c

3.3.1.1 Textura

En la tabla 3.1 se presentan los valores generales y promedios para todas las parcelas estudiadas. La fracción arena presentó un valor promedio de 57.1% \pm 7.3 y el rango de valores estuvo entre 50-71%. La fracción arcilla presentó un promedio de 18.1% \pm 6.4 y un rango entre 10-38%.

Tabla 3.1 Porcentaje promedio de arena, limo y arcilla según la edad sucesional

Edad sucesional Años	%ARENA		% LIMO		% ARCILLA	
	Promedio	SD	Promedio	SD	Promedio	SD
10 meses	57.33	3.06	19.33	10.26	23.33	13.32
3	52.67	3.06	28.67	5.03	18.67	4.16
6-8	54.67	1.15	26	2	19.33	3.06
8-12	52.67	2.31	30.67	2.31	16.67	2.31
12-15	58.67	7.57	24.67	3.06	16.67	5.03
> 20	66.67	12.7	19.33	5.77	14	6.93
ANOVA	Edad: F=2.74, p=0.08	Fincas: F=3.00, p=0.95	Edad: F=2.07, p=0.15	Fincas: F=0.71, p=0.51	Edad: F=1.22, p=0.36	Fincas: F=6.54, p=0.01

Los limos presentaron un valor medio de 24.7 ± 6.4 y un rango entre 8-34%. Los anteriores porcentajes permiten clasificar los suelos en la clase textural de francos y varían entre franco-arcillo-arenosos y franco-arenosos.

El análisis de varianza de dos vías encontró diferencias muy significativas para el porcentaje de arcilla entre las fincas ($p=0.015$), la diferencia se encontró entre la finca 1 y 3 ($p= 0.004$), el mayor promedio se presentó en la finca 1 (23.3) en comparación con la 3 (13.6). Respecto a la edad sucesional no se presentaron diferencias en ninguna de las fracciones.

2.1.2. Densidad aparente

Las muestras de suelos para el análisis de densidad aparente se tomaron durante la época seca. El valor promedio encontrado fue de $0.54 \text{ g/cm}^3 \pm 0.11$ y los valores fluctuaron entre 0.32 y 0.78. Son valores muy bajos que reflejan el alto contenido de materia orgánica del suelo.

En la Tabla 3.2 y en la Figura 3.1 se presentan los promedios por edad para la densidad aparente. No se presentaron diferencias significativas con la edad ni entre las fincas. El mayor valor promedio se encontró en la edad de 10 meses después del descanso (0.63 ± 0.15) y el menor valor en la edad $>$ de 20 años de edad (0.41 ± 0.09).

Tabla 3.2. Densidad aparente en gr/cm^3 según la edad sucesional.

Edad sucesional Años	Densidad aparente gr/cm^3	
	Promedio	\pm SD.
10 meses	0.63	0.15
3	0.55	0.05
6-8	0.52	0.09
8-12	0.5	0.07
12-15	0.6	0.09
$>$ 20	0.41	0.09
ANOVA	Edad: $F_{(5,10)} = 2.39,$ $P = 0.11$	Fincas: $F_{(2,10)} = 2.67,$ $P = 0.11$

Aunque las diferencias no son significativas es de hacer notar que el valor más alto corresponde a las parcelas con menos tiempo de descanso y el más bajo a las parcelas con más tiempo de descanso. Es así como se encontró una correlación negativa y significativa entre el tiempo sucesional y la densidad aparente (Figura 3.1).

3.3.1.3 Humedad del suelo

El promedio del contenido relativo de humedad fue de $133.2\% \pm 25.4$ y $124.21\% \pm 28.7$ para las épocas húmeda y seca respectivamente. Los valores máximos de 177.1 y 180.4% y los valores mínimos de 98.7 y 78.8 en la época húmeda y en la época seca respectivamente.

Los valores promedio para cada edad sucesional se muestran en la tabla 3.3. No se presentaron diferencias para la humedad del suelo respecto a la edad sucesional ni en época húmeda ni en la época seca pero entre épocas si se presentaron diferencias significativas.

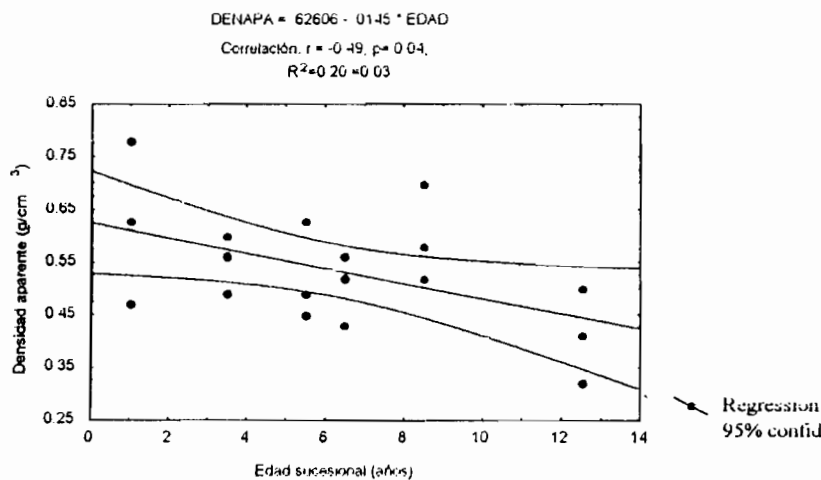


Figura 3.1. Correlación entre la densidad aparente (g/cm^3) y la edad sucesional para muestras de suelo de 10 a 20 cm de profundidad.

Tabla 3.3. Contenido de humedad relativa para dos épocas del año según la edad sucesional.

Edad sucesional Años	Epoca húmeda		Epoca seca	
	Promedio	± SD	Promedio	± SD
10 meses	129.66	14.9	116.6	28.84
3	128.53	38.9	111.46	38.33
6-8	127.6	24.04	118.36	34.65
8-12	136.6	39.3	128.2	21.38
12-15	139.36	27.2	139.5	35.53
> 20	146.4	-	145.1	-
ANOVA	Edades: $F_{(5,10)}=0.11, p=0.98$ Fincas: $F_{(2,13)}=4.62, p=0.03$		Edades: $F_{(5,10)}=0.37, p=0.85$ Fincas: $F_{(2,13)}=5.96, p=0.01$	
Entre épocas t-test	$t\text{-test}_{(15)}=2.73, p=0.015$			

Como se observa en la tabla 3.3 los valores promedio para todas las edades fueron mayores del 100% y se presentó un exceso de humedad en el suelo como consecuencia del excedente de lluvias de los meses anteriores a la toma de muestras. También hay que anotar que el año en el que se realizaron los muestreos fue muy lluvioso incluso en la época de verano.

Además se encontraron diferencias significativas entre las fincas en las dos épocas. La finca 1 presentó mayores valores promedio en las dos épocas (151.05 y 144.72 época de lluvias y época seca respectivamente) respecto a la finca 2 (112.7 y 98.06 época de lluvias y época seca respectivamente).

3.3.2 Propiedades químicas

3.3.2.1 pH del suelo

Se encontraron diferencias significativas del pH entre las edades de sucesión. En la Tabla 3.4 se presentan los promedios de pH en función del tiempo de descanso, el valor promedio más alto se presentó para la edad de 3 años (4.87 ± 0.35) y el más bajo en la edad > de 20 años (4 ± 0.17) en el páramo natural.

Tabla 3.4 Variación del pH promedio según la edad sucesional. Las letras minúsculas distintas en los promedios indican diferencias significativas entre las edades.

Edad sucesional Años	pH	
	Promedio	± SD
10 meses	4.53ab	0.38
3	4.87 ^a	0.35
6-8	4.63a	0.06
8-12	4.63a	0.06
12-15	4.47ab	0.06
> 20	4.00b	0.17
ANOVA	Edad: $F_{(5,10)}=5.11$, p=0.014	Fincas: $F_{(2,10)}=1.23$, p=0.33

La prueba de comparación de promedios de Duncan encontró diferencias muy significativas ($p=0.005$) para el pH entre la edad 3 y la edad > de 20 años y diferencias significativas entre la edad > de 20 años y las edades 6-8 y 8-12 años ($p=0.04$); igual valor para ambos casos. Entre las fincas no se hallaron diferencias significativas. Los suelos analizados presentaron reacción muy ácida con un promedio de 4.52 ± 0.33 y valores entre 3.8-5.2, extremadamente ácidos (valores menores 4.5) como los encontrados en parcelas del páramo regenerado (3.8) (> de 20 años de edad) y en una parcela de 10 meses en descanso (4.1). (Figura 3.2).

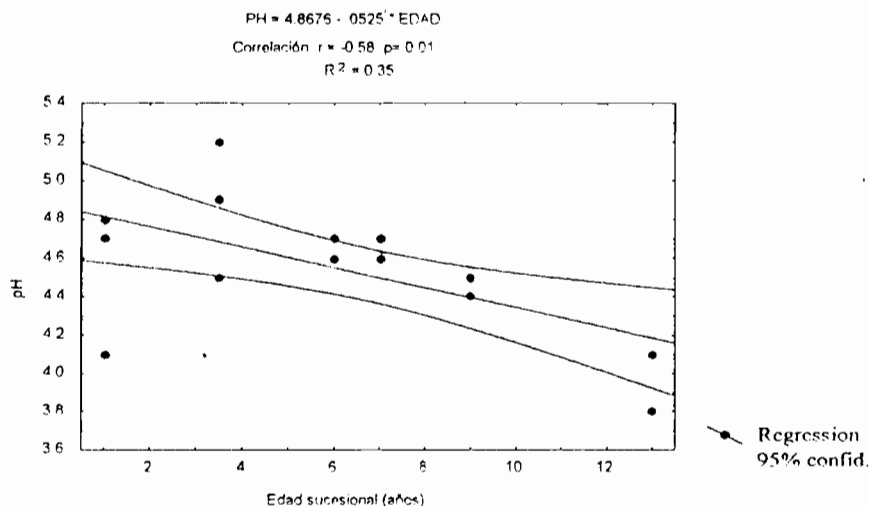


Figura 3.2 Variación del valor de pH con la edad sucesional

Se presentó una correlación negativa y significativa ($r = -0.58$, $p = 0.01$) y un ajuste de los datos a un modelo lineal ($R^2 = 0.35$, $p = 0.01$) en el comportamiento del pH con la edad sucesional (Figura 3.3).

3.3.2.2 Aluminio

El efecto directo del Aluminio de cambio consiste en su acumulación en las raíces y su acción sobre la traslocación de Ca y P en los tejidos de las plantas. Se estima que saturaciones de Al inferiores al 30% no repercuten en el metabolismo de las plantas, entre 30 y 60% afectan las plantas susceptibles y más del 60% interfieren en el desarrollo de la mayoría de los cultivos.

Todos los niveles encontrados en los suelos analizados son altos, tóxicos para la mayoría de cultivos (6.1–12.1) y todos los suelos presentaron niveles mayores de 60% para saturación de aluminio. El valor promedio fue de $7.77 \text{ meq}/100\text{g} \pm 2.35$.

En la tabla 3.5 se presentan los valores promedios para el contenido de aluminio en $\text{meq}/100 \text{ g}$ de suelo y el % de saturación del aluminio para cada una de las edades sucesionales. Se presentaron diferencias significativas con la edad de la sucesión. La comparación de promedios solo encontró diferencias muy significativas entre las edades 10 meses y > de 20 años de edad ($p = 0.014$). Entre las fincas también se encontraron diferencias

muy significativas, con mayor contenido de aluminio en la finca 1 (9.53) respecto a la finca 3 (5.83). El mayor valor promedio se obtuvo para la edad > de 20 años (10.33 ± 1.86) y el menor valor en las parcelas de 3 años (6.1 ± 3.56).

Además se presentó correlación positiva y significativa y un ajuste a un comportamiento lineal pero con un porcentaje de varianza explicada bastante bajo ($R^2 = 0.19$, $p = 0.03$) (Figura 3.2).

Tabla 3.5. Variación del contenido de aluminio (meq/100 gr) y % de saturación de aluminio con la edad sucesional. Las letras minúsculas distintas en los promedios indican diferencias significativas entre las edades.

Edad sucesional Años	Aluminio meq/100gr		Saturación de Aluminio meq/100 gr	
	Promedio	± SD	Promedio	± SD
10 meses	6.93 ^a	2.27	74.63	4.22
3	6.1ab	3.56	61.5	18.47
6-8	8.15ab	2.47	77.63	9.05
8-12	8.03ab	1.48	84.27	4.52
12-15	7.2ab	1.39	84	1.68
> 20	10.33b	1.86	79.00	8.61
ANOVA	$F_{(5,10)}=3.75$, $p=0.035$	Fincas: $F_{(5,10)}=12.3$, $p=0.002$	$F_{(5,10)}=3.25$, $p=0.05$	Fincas: $F_{(5,10)}=3.29$, $p=0.07$

El porcentaje de saturación de aluminio no presentó diferencias significativas con la edad de la sucesión ni entre las fincas.

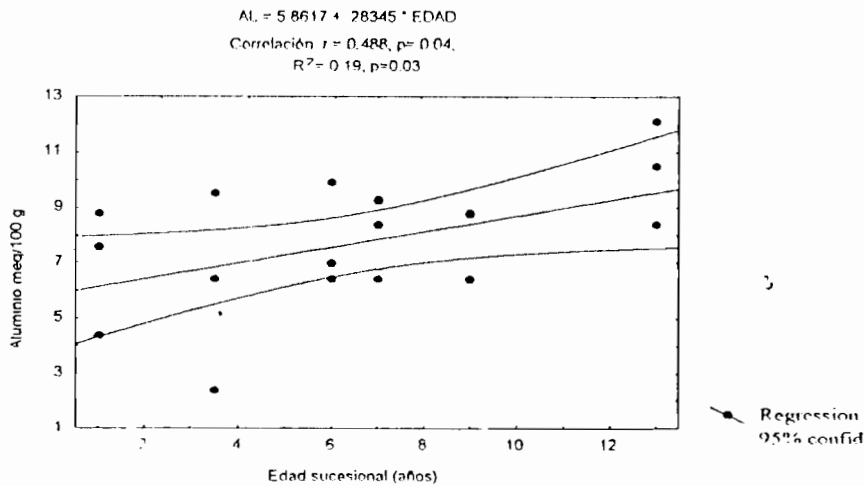


Figura 3.2 Variación del contenido de aluminio meq/100g en función de la edad sucesional

3.3.2.3 Capacidad de Intercambio catiónico

Es una de las características más importantes del suelo ya que determina la capacidad de retención de la mayoría de los elementos requeridos para la nutrición vegetal, controlando su pérdida en las aguas de drenaje. Su valor depende principalmente del contenido y naturaleza tanto de la materia orgánica como de las arcillas.

El valor promedio en todos los suelos analizados fue de 72.37 ± 14 meq/100g y el rango fue de 44.8-93.7, los cuales son valores muy altos. En la tabla 3.6 se presentan los valores promedio para la capacidad de intercambio catiónico según la edad sucesional. La capacidad de intercambio catiónico no presentó diferencias significativas con la edad sucesional ni entre las fincas.

Tabla 3.6 Variación de la capacidad de intercambio
 cationico (meq/100g) con la edad sucesional

Edad sucesional	Capacidad de intercambio cationico me/100 gr	
	Promedio	± SD
10 meses	75.43	8.99
3	71.07	19.65
6-8	70.73	23.03
8-12	71.03	16.35
12-15	70.73	11.04
> 20	75.21	15.5
ANOVA	Edad $F_{(5,10)}=0.079$, n=0.92	Fincas $F_{(2,10)}=3.15$, n=0.08

3.3.2.4 Saturación de bases

Las cargas negativas existentes en el complejo de intercambio son neutralizadas por cationes, entre los cuales Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , H^+ y Al^{3+} son los más importantes. El porcentaje de saturación de bases es una medida de la proporción relativa de cationes básicos (Ca, Mg, K y Na). Entre más ácido sea el suelo, menor será el porcentaje de saturación de bases.

En la tabla 3.7 se presentan los valores promedio del contenido de bases intercambiables según la edad sucesional. Los valores encontrados son muy bajos, menores de 5% (2.1-3.6) y con un promedio de 3.16 ± 1.71 . En lo que respecta al contenido de cada una de las bases, los resultados indican que el calcio y el magnesio oscilan en un rango amplio, 0.2-2.1 meq/100 g para el Ca y 0.4-1.6 para el Mg. El sodio y el potasio varían entre 0.04-0.7 meq/100 g.

En ninguna de las bases se encontraron diferencias significativas con la edad (Tabla 3.7). Entre las fincas solo se presentaron diferencias significativas cuando se compara el % de saturación de bases. Los valores promedio para cada una de las bases fueron: Ca $0.76 \text{ meq/100g} \pm 0.62$, Mg $0.65 \pm 0.3 \text{ meq/100g}$, Na $0.12 \pm 0.05 \text{ meq/100g}$ y para K 0.54 ± 0.13

meq/100g. De acuerdo con el IGAC (1979) los valores de potasio son altos y para el magnesio y calcio bajos y muy bajos respectivamente.

Tabla 3.7. Valores promedio del contenido de bases intercambiables según la edad sucesional.

Edad sucesional Años	Ca meq/100 g		Mg meq/100 g		Na meq/100 g		K meq/100 g		Bases Totales meq/100 g		% SB	
	X	±SD	X	±SD	X	±SD	X	±SD	X	±SD	X	±SD
	10 mcses	0.9	0.26	0.67	0.29	0.1	0	0.6	0.1	2.27	0.4	3.07
3	1.47	0.71	1.03	0.49	0.13	0.06	0.57	0.15	3.2	0.95	4.9	2.23
6-8	0.93	0.87	0.63	0.06	0.1	0	0.5	0.1	2.17	0.74	3.63	2.67
8.12	0.4	0.1	0.47	0.06	0.11	0.08	0.5	0.17	1.48	0.39	2.07	0.06
12.15	0.27	0.06	0.5	0.1	0.13	0.06	0.47	0.15	1.37	0.25	1.93	0.32
> 20	1.19	0.99	0.58	0.11	0.21	0.05	0.78	0.26	2.76	1.34	3.67	1.38
ANOVA	Edad:	Fincas	Edad:	Fincas	Edad:	Fincas	Edad:	Fincas	Edad:	Fincas	Edad:	Fincas
	$F_{(5,10)}$	$F_{(2,10)}$	$F_{(5,10)}$	$F_{(2,10)}$	$F_{(5,10)}$	$F_{(2,10)}$	$F_{(5,10)}$	$F_{(2,10)}$	$F_{(5,10)}$	$F_{(2,10)}$	$F_{(5,10)}$	$F_{(2,10)}$
	2.47	4.17	2.34	1.67	1.54	0.58	1.46	1.08	3.14	2.5	2.35	4.31
p=0.10	p=0.05	p=0.12	p=0.24	p=0.2	p=0.57	p=0.29	p=0.38	p=0.06	p=0.13	p=0.12	p=0.04	

Entre fincas se hallaron diferencias significativas para el contenido de Ca entre las fincas 1 y 2 (0.48 y 1.31 respectivamente) y en el % de saturación de bases (2.23 y 4.35 respectivamente).

Respecto a las relaciones del Ca, Mg y K en comparación con las relaciones ideales en un suelo según el IGAC (1995) se encontraron los valores que se presentan en la tabla 3.8.

Tabla 3.8. Relaciones Ca/Mg, Mg/K, Ca/K y Ca/MgK según la edad sucesional y comparación con las relaciones ideales según IGAC, 1995.

Edad sucesional Años	Ca/Mg	Mg/K	Ca/K	Ca+MgK
10 meses	1.34	1.12	1.5	1.3
3	1.43	1.81	2.58	2.06
6-8	1.48	1.26	1.86	1.24
8-12	0.85	0.94	0.8	1.37
12-15	0.54	1.06	0.57	0.51
> 20	2.05	0.74	1.53	1.64
Relación ideal (IGAC, 1995)	2-4	3	6	10

Según los resultados los suelos presentaron deficiencia en magnesio y la relación Ca/Mg solo se hace igual a la relación ideal (2-4) en el páramo regenerado, en la edad > de 20 años.

El sodio aunque no presentó diferencias entre las edades si tiene correlación positiva ($r=0.52$, $p=0.03$) y significativa con la edad y además los datos se ajustaron a una regresión lineal ($R^2=0.23$, $p=0.03$) (Figura 3.3).

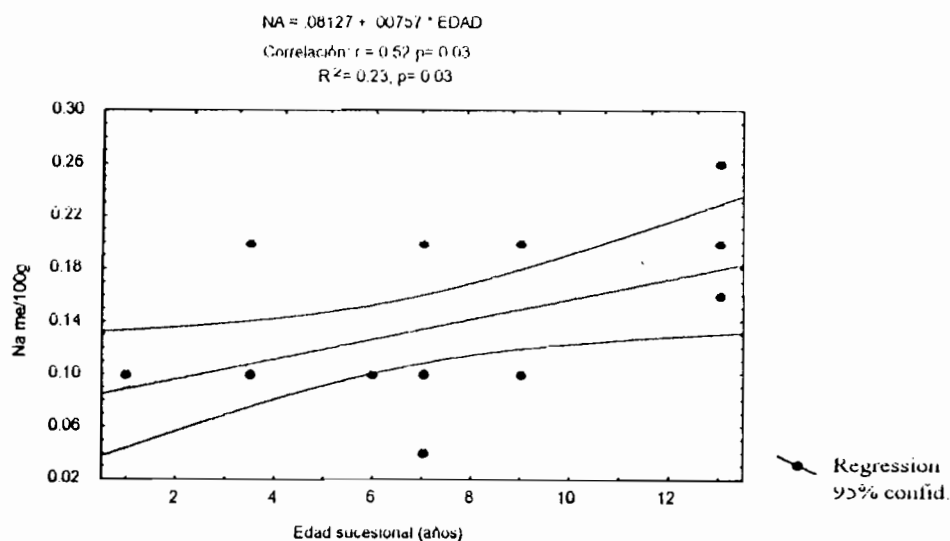


Figura 3.3 Variación del contenido de sodio meq/100g de suelo según la edad sucesional.

3.3.2.5 Fósforo disponible

El fósforo se halla en el suelo formando compuestos muy variados porque tiene la propiedad de reaccionar con otros elementos y convertirse rápidamente en formas no asimilables. Su aprovechamiento por las plantas depende de características como pH, actividad de los iones en solución y mineralogía de la fracción arcilla.

De acuerdo con los niveles críticos establecidos para fósforo por el Instituto Colombiano Agropecuario ICA (1971), para el método Bray II los valores para la mayoría de parcelas varían de medios a bajos (2-23 ppm) aunque se encontraron algunos valores altos para unas parcelas de 10 meses (27.67 ± 5.51) y 3 años de edad (28.67 ± 19.22). Los valores presentaron alta heterogeneidad y un valor promedio de 16.22 ± 13.29 ppm. En la tabla 3.9 se presentan los valores medios para el contenido de fósforo según la edad sucesional.

El análisis de varianza no encontró diferencias significativas entre las edades de sucesión ni entre las fincas. Aunque en la figura 3.3 se observa una disminución en el contenido de fósforo presentándose correlación negativa y significativa ($r = -0.61$, $p = 0.01$) y regresión lineal significativa ($R^2 = 0.28$, $p = 0.01$) aunque en el gráfico se observa que el

Tabla 3.9. Variación del contenido de fósforo en ppm según la edad sucesional

Edad sucesional	Fósforo ppm	
	Promedio	\pm SD
10 meses	27.67	5.51
3	28.67	19.22
6-8	14.0	9.0
8-12	12.33	16.2
12-15	4	2
> 20	10.65	4.98
ANOVA	Edad: $F_{(5,10)}=2.44$, $p=0.11$	Fincas: $F_{(5,10)}=1.46$, $p=0.28$

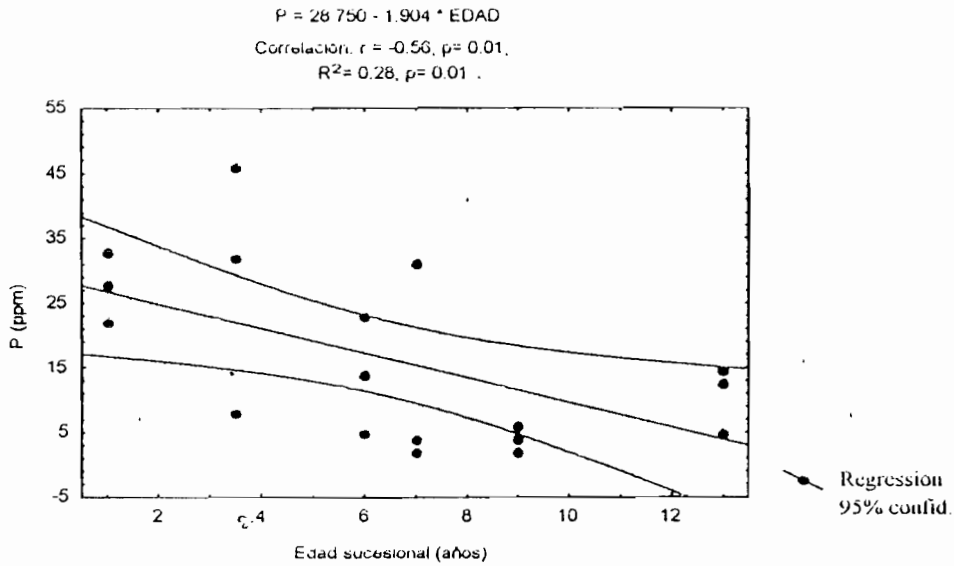


Figura 3.6. Variación del contenido de fósforo (ppm) según la edad sucesional.

contenido de fósforo parece disminuir con la edad sucesional y empezar a recuperarse después de los 20 años.

3.3.2.6 Carbono orgánico

El carbono constituye el elemento fundamental de la materia orgánica. Conociendo su contenido se puede calcular la cantidad de materia orgánica del suelo, la cual además de suministrar nutrientes a las plantas, mejora algunas propiedades físicas como la estructura y la porosidad proporcionando la energía y el carbono a los microorganismos del suelo encargados de la degradación, mineralización y humificación de la misma.

Los suelos analizados presentan un porcentaje alto de carbono orgánico con niveles entre (11.88-18.9%) y un valor promedio de 14.35 ± 1.64 %. Los valores promedio y sus desviaciones se presentan en la tabla 3.10.

Tabla 3.10. Contenido del porcentaje de carbono orgánico según la edad sucesional

Edad sucesional Años	Contenido de Carbono orgánico %	
	Promedio	± SD
10 meses	14.61	0.65
3	13.06	1.82
6-8	14.37	1.22
8-12	13.87	1.78
12-15	14.28	0.98
> 20	15.92	2.61
ANOVA	Edad: $F_{(5,10)}=0.93$, $p=0.503$	Fincas: $F_{(2,10)}=0.61$, $p=0.561$

El análisis de varianza no encontró diferencias significativas para el contenido de materia orgánica respecto a la edad de sucesión ni entre las fincas, sin embargo cabe mencionar que el valor más alto corresponde al páramo natural >20 años.

3.3.2.7 Nitrógeno total y relación C/N

Al igual que el fósforo y el potasio, el nitrógeno desempeña un papel importante en la nutrición de las plantas, por lo que el diagnóstico de la disponibilidad de este elemento en el suelo es importante para analizar su fertilidad. Más adelante se hará énfasis en la disponibilidad de este elemento cuando se analice el nitrógeno mineral y el contenido en la biomasa microbiana.

En la tabla 3.11 se presentan los valores promedio para el % de nitrógeno total y la relación C/N. El porcentaje de nitrógeno total promedio fue de 1.35 ± 0.23 % y los valores oscilaron entre 0.98 y 1.78 %. Según el IGAC (1979) corresponden a valores altos para los climas fríos. Para la relación C/N de la materia orgánica del suelo, se obtuvo un promedio de 10.78 ± 1.12 , con un mínimo de 8.42 y un valor máximo de 12.53.

Tabla 3.11 Valores promedio para el porcentaje de nitrógeno total y de la relación C/N según la edad sucesional

Edad sucesional Años	% Nitrógeno Total		Relación C/N	
	Promedio	± SD	Promedio	± SD
10 meses	1.44	0.30	10.35	1.68
3	1.31	0.36	10.19	1.29
6-8	1.41	0.22	10.27	0.86
8-12	1.26	0.25	11.12	0.88
12-15	1.28	0.21	11.25	1.14
> 20	1.39	0.22	11.47	0.95
ANOVA	Edad: $F_{(5,10)}=0.35$, $p=0.871$	Fincas: $F_{(2,10)}=3.68$, $p=0.063$	Edad: $F_{(5,10)}=1.56$, $p=0.256$	Fincas: $F_{(2,10)}=8.31$, $p=0.007$

No se detectaron diferencias significativas de los valores de % N total y de la relación C/N entre edades. Entre fincas si se presentaron diferencias muy significativas para la relación C/N. Las diferencias se encontraron entre la finca 1 (9.86) y 2 (11.71).

Como se observa no se presentan mayores diferencias en el contenido total de nitrógeno a lo largo de la sucesión, lo que no sucede cuando se comparan las formas de nitrógeno mineral y soluble como se mostrará más adelante.

Se encontró una correlación positiva y altamente significativa ($r=0.76$, $p<0.001$) entre el % de N total y el % de C orgánico para el conjunto de las 18 parcelas lo cual refleja la asociación en el ciclaje de ambos elementos (Figura 3.7). Sin embargo hay puntos que se desvían de la recta como en el caso de valores altos de C orgánico, 18.9% (parcela 2 de la edad > 20 años) y valores entre 14.99 y 15.99% (que se presentaron en parcelas de diferentes edades). Los contenidos más altos de materia orgánica no necesariamente implicaron contenidos más altos en el nitrógeno total, por ejemplo las parcelas del páramo regenerado > 20 años de edad presentaron el valor promedio más alto de % de C orgánico (15.92) y de la

relación C/N (11.47) pero no en el contenido de %N total donde tiene el segundo valor más alto (1.39).

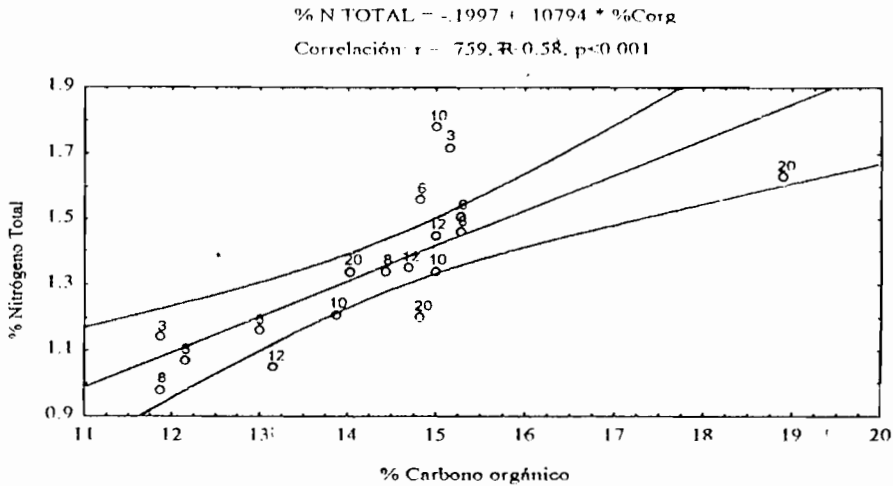


Figura 3.7. Regresión lineal del porcentaje de Nitrógeno total y porcentaje de carbono orgánico para 18 parcelas de estudio. Los puntos están identificados con la correspondiente edad de sucesión.

-3-

En resumen, los suelos analizados respecto a las características físicas presentan alto porcentaje de arena, alto contenido de humedad relativa incluso por encima del 100% con pequeñas diferencias entre la época húmeda y la época seca. Respecto a las características químicas se encontraron diferencias entre las edades sucesionales para el pH, el contenido de aluminio y el fósforo mientras que la CIC, C y N y el contenido de las bases no responden al tiempo sucesional.

Entre fincas se presentaron diferencias en el % de arcillas, el contenido de aluminio y en la relación C/N. En todas las variables estudiadas se presentó alta heterogeneidad en las muestras por lo que se encontraron altos valores de desviaciones estándar.

Los suelos tienen un alto contenido de materia orgánica, pH extremadamente ácido, bajo contenido de bases intercambiables excepto para los niveles de potasio, alta capacidad de intercambio catiónico, toxicidad en aluminio para las plantas y muy bajos niveles de fósforo asimilable.

3.4 DISCUSION

Las características químicas de los suelos coinciden con las encontradas para otros suelos del páramo. Son suelos de reacción ácida a ligeramente ácida, con muy alta capacidad catiónica de cambio, muy bajos los contenidos en bases totales, muy altos contenidos en carbono orgánico, alta saturación de aluminio y fertilidad muy baja. Tienen bajos niveles de fósforo, explicados por la abundancia de aluminio activo y por el contenido de cenizas volcánicas (IGAC, 1985).

No se observó ninguna tendencia al aumento o a la disminución de los nutrientes, a excepción del fósforo, ni de la materia orgánica, ni de las variables físicas a lo largo de la sucesión. Estos resultados coinciden con los encontrados por varios autores que han estudiado los sistemas de descanso largo en el páramo (Llambí y Sarmiento, 1998; Sarmiento, 1995; Moreno y Mora-Osejo, 1994, Robert, 1993; Aranguren, 1988). Este comportamiento se explica porque el compartimento de la materia orgánica (C y N) es muy grande para presentar una respuesta a la escala de tiempo de la sucesión estudiada, siendo difícil detectar los pequeños cambios que pueden producirse en el tiempo relativamente corto que dura el descanso. Por otra parte las bajas temperaturas y la estabilización por los altos contenidos de aluminio limitan los procesos de descomposición.

La mayoría de variables presentaron alta variabilidad que reflejan la heterogeneidad espacial y diferencias en las historias de manejo de las fincas por parte de los campesinos.

La densidad aparente presentó una correlación negativa con el tiempo sucesional que podría ser efecto de la compactación del suelo cuando el tractor realiza la preparación del terreno y del pisoteo del ganado que se concentra al inicio de la sucesión.

La humedad del suelo presentó valores muy altos y no se detectó una real época seca debido al exceso de lluvias durante el año de muestreo en el que no se presentó déficit hídrico.

La disminución del pH con la edad puede ser la respuesta de un efecto residual del encalado que tiene lugar durante la fase del cultivo de papa. El objetivo principal del encalado es neutralizar el aluminio intercambiable elevando el valor de pH, también ayuda a estimular la descomposición de la materia orgánica, mejora la estructura del suelo, mejora la disponibilidad de nutrientes y las condiciones de vida de los microorganismos (Sánchez, 1981).

El aluminio intercambiable es el cation dominante asociado con la acidez del suelo (Sánchez, 1981). De acuerdo con los estudios de suelos para áreas de páramo realizados por el IGAC, (1988) indicaron que cerca del 80% de la acidez intercambiable es propiciada por el aluminio. El aluminio proviene de la alteración química de los minerales silicatados que al aumentar su concentración relativa en la solución del suelo desplaza las bases intercambiables, las cuales se agotan muy rápidamente en el suelo a causa del continuo lavado. El pH extremadamente ácido, los altos niveles de aluminio intercambiable y la presencia de alófanos (aluminosilicatos amorfos) en la fracción arcillas propician alta capacidad de retención fosfórica y de por lo tanto muy bajos niveles de fósforo disponible IGAC, (1988).

La disminución del aluminio después del cultivo y su progresivo aumento en la sucesión no puede asociarse con la recuperación de la fertilidad ya que este elemento tiene un efecto negativo sobre el cultivo y puede también estar ligado al encalado que desplazó los iones Al^{+3} del complejo de intercambio catiónico.

La alta capacidad de intercambio catiónico está asociada con el alto contenido de materia orgánica. Cuando se analizó el contenido de bases cambiables se observó un incremento a los 3 años de edad para el contenido de calcio, magnesio y en el porcentaje de bases totales. Sin embargo, el análisis de varianza no encontró diferencias significativas con la variación de la edad sucesional. Este pequeño cambio puede estar asociado con el incremento del pH que mejora las condiciones para la descomposición y liberación de nutrientes.

La baja saturación de bases y la no acumulación en el suelo de nitrógeno y fósforo podría explicarse por ser éstos rápidamente absorbidos por la vegetación sucesional en pleno desarrollo, acumulándose de esta manera en la biomasa vegetal y no en el suelo. Los resultados de Sarmiento et al. (1993) demostraron que la vegetación que se desarrolla a lo largo del periodo de descanso es importante en la recuperación de la fertilidad, si se analizan las cantidades de nutrientes en la biomasa vegetal aérea e hipógea a lo largo de la sucesión se observa una acumulación progresiva durante el descanso.

La disminución en el contenido de fósforo puede ser explicado por una alta fijación con compuestos de la materia orgánica que lo convierten en formas no asimilables. También puede estar relacionada con su aporte por la fertilización del cultivo y con el hecho de que el fósforo tiende a perderse muy lentamente por lavado.

En conclusión ninguno de los parámetros edáficos analizados puede relacionarse directamente con la recuperación de la fertilidad lo que confirma lo encontrado por otros autores: las tendencias se relacionan más con las prácticas de manejo durante el cultivo que con la recuperación de la fertilidad.

Entonces, la recuperación de la fertilidad no se explica por la acumulación sucesional de los nutrientes en el suelo, los cambios que podrían estar ocurriendo en este compartimento son pequeños en relación al gran tamaño de la materia orgánica, principal fuente de nutrientes y por lo tanto son difíciles de detectar. La clave debe estar más relacionada con cambios en la distribución de los nutrientes en compartimentos del ecosistema donde están más disponibles y en tiempos menores como lo serían la biomasa microbiana o la vegetación.

CAPITULO 4

COMPORTAMIENTO DEL NITRÓGENO MINERAL Y DE LA BIOMASA MICROBIANA A LO LARGO DE LA SUCESIÓN

4.1 INTRODUCCION

Recientemente se ha desarrollado un creciente interés por el estudio de los cambios en la cantidad, calidad, composición y dinámica de la materia orgánica del suelo (MOS) y del papel de los microorganismos como moduladores de la disponibilidad de carbono, nitrógeno y fósforo. Los microorganismos del suelo no representan la mayor proporción del conjunto de nutrientes en el ecosistema pero pueden ser considerados como el principal agente transformador en el movimiento de los nutrientes a través del suelo y como una fuente importante de nutrientes para las plantas durante sus ciclos de renovación (Duxbury *et al.*, 1989).

Los conceptos modernos de mineralización e inmovilización del N, P y S en los suelos reconocen que la MOS es heterogénea respecto a la actividad biológica, que estos procesos ocurren simultáneamente y que la biomasa microbiana por sí misma representa a la vez una fuente y sumidero importante de nutrientes (Duxbury *et al.*, 1989). El doble papel de los microorganismos del suelo como descomponedores y como fuente-sumidero en las transformaciones de los nutrientes es hoy día ampliamente aceptado. Medidas directas de la biomasa microbiana indican que del 1 al 5% del total del C orgánico y del N es almacenado en este compartimento (Duxbury *et al.*, 1989).

Aunque la biomasa microbiana puede ser una fracción relativamente pequeña del total de la biomasa del sistema, la actividad microbiana es muy importante en la circulación de los nutrientes (Richards, 1984). El nitrógeno mineral representa una pequeña proporción del contenido total de nitrógeno (no superior al 5%) pero es de gran importancia ya que es un nitrógeno potencialmente asimilable por las plantas. El nitrógeno mineral es el compartimento directamente asimilable por plantas y microorganismos, sin embargo su medición directa poco nos indica sobre la disponibilidad de este elemento debido a que lo que determina la

disponibilidad son los flujos de producción y consumo de las formas minerales (mineralización, inmovilización, absorción, lavado, pérdidas gaseosas etc.).

Es importante separar el contenido del nitrógeno mineral del suelo en amonio y nitratos más nitritos ya que por la carga del ión tienen propiedades diferentes. El amonio se incorpora rápidamente al complejo de intercambio catiónico disminuyendo la probabilidad de ser lavado.

La transformación de un ecosistema natural a un sistema agrícola, la tala de un bosque (u otro disturbio) hace que una fracción de esta MOS sea susceptible a la mineralización, se rompe el ciclo interno de los nutrientes y se incrementa el potencial de pérdidas de nitrato y de otros nutrientes del sistema (Duxbury *et al.*, 1989).

Biomasa microbiana edáfica

La biomasa microbiana edáfica está constituida por todos los organismos vivos menores de $5 \times 10^3 \mu\text{m}^3$ que habitan en el suelo, incluye: bacterias, actinomicetos, hongos, algas y protozoos (Jenkinson y Ladd, 1981). La contribución relativa de cada grupo microbiano a la biomasa total del suelo es muy variable. Las bacterias y los hongos son agentes potentes en los cambios químicos del suelo porque por su pequeño tamaño, estos tienen una relación superficie-volumen que les permite un rápido intercambio de materiales entre sus células y el ambiente y tasa extremadamente rápidas de reproducción (Richards, 1984).

En los últimos años se ha evidenciado que la cantidad de nutrientes inmovilizados en la biomasa microbiana es considerable y presenta valores del mismo orden que las cantidades requeridas por un cultivo (Jenkinson y Ladd, 1981).

Entonces, un mayor entendimiento de la biomasa microbiana y de su actividad, así como estudios de mineralización de la materia orgánica pueden llevar a un mejor manejo de la fertilidad de los suelos.

En este capítulo se estudió el comportamiento del contenido de nitrógeno mineral y del nitrógeno de la biomasa microbiana a lo largo de la sucesión. Las hipótesis de trabajo son.

- Siguiendo la hipótesis planteada por Sarmiento (1995) que encontró mayores valores de nitrógeno en la biomasa microbiana en una parcela recuperada con 16 años, esperamos un

aumento de la biomasa microbiana a lo largo de la sucesión, el cual se relacionaría con la recuperación de la fertilidad.

- En condiciones de alta precipitación el nitrógeno mineral no se acumularía en el suelo sino que tiende a ser lavado o absorbido rápidamente por las plantas, por lo cual no esperamos una tendencia sucesional.
- Se espera encontrar una disminución de la nitrificación con base en los resultados de Llambí y Sarmiento (1998) y de Sarmiento (1995) que encuentran una disminución de los nitratos en las parcelas recuperadas.

4.2 METODOS

Se escogieron 3 fincas cada una con parcelas de 6 edades: recién cosechada (10 meses después de la cosecha), 3 años, 6-8 años, 8 y 12 años, otra parcela en sucesión avanzada de 12-15 años y una parcela de páramo natural sin evidencias de uso desde por lo menos más de 20 años. En la elección se buscaron condiciones muy similares respecto a la historia pasada, intensidad de uso, tipos de suelo y topografía. Los resultados corresponden al muestreo de 6 edades sucesionales en tres fincas diferentes para un total de 18 parcelas, las mismas en las que se realizó el análisis físico-químico de las muestras de suelo para la determinación del nitrógeno mineral.

4.2.1. Nitrógeno mineral

En cada parcela se tomaron 10 muestras de suelo hasta 20 cm de profundidad para las épocas de lluvias y sequía. Para cada época se obtuvo una muestra compuesta de un kilo por la mezcla de las 10 muestras individuales. En total se realizaron 108 análisis. En el término de uno a dos días las muestras se transportaron hasta la ciudad de Mérida, Venezuela y se guardaron en refrigerador a 4° centígrados. Los análisis se realizaron en el Laboratorio del CIELAT. En forma resumida se realizó el siguiente procedimiento:

1. Tamizado de las muestras a 4 mm.
2. Determinación del contenido relativo de humedad de 3 réplicas para cada edad de 10 g por suelo que fueron secadas por 24h a 105°C.

3. Preparación de un extracto de suelo utilizando el peso húmedo equivalente a 45 g de peso seco y 180 ml de una solución extractora de K_2SO_4 1N. Agitación de la mezcla por 30 minutos y centrifugación por 10 minutos a 6000 rpm. En esta etapa de extracción se busca pasar al medio líquido extractante todo el nitrógeno mineral que se encuentra tanto en la solución del suelo como en su sistema de intercambio catiónico. Esto se logra por la acción conjunta de la sal que provee un ion más fuerte que desplaza al ion amonio de los espacios intercambiables y por el efecto mecánico de agitación se rompen los agregados del suelo dispersando toda la fracción mineral y orgánica del mismo.
4. Recuperación del extracto filtrado y almacenamiento a $-15^{\circ}C$.
5. El N mineral fue determinado por destilación de 100 ml del extracto. Se realizan dos destilaciones sucesivas para obtener la forma reducida del nitrógeno, el amonio y luego las formas oxidadas, nitratos y nitritos. La primera destilación consiste en pasar el amonio (NH_4^+) a amoniaco (NH_3) añadiendo óxido de magnesio (MgO) en exceso al extracto. En la segunda destilación lo que ocurre es una reducción de los nitratos y nitritos a amonio con aleación Dewarda (Cu, 50%; Al, 45%; Zn, 5%). El amonio producido pasa a amoniaco.
6. Se recogen 100ml de destilado en una trampa de ácido bórico al 2% p/v y luego se realiza la valoración de las formas del nitrógeno por titulación con H_2SO_4 0.001N.

4.2.2 Contenido de nitrógeno en la biomasa microbiana

Antes de la explicación del método es importante aclarar la definición de nitrógeno soluble y nitrógeno microbiano. El nitrógeno soluble es aquel que se encuentra en forma inorgánica en la solución del suelo y en su sistema de intercambio catiónico más el nitrógeno en forma orgánica que se disuelve en la solución extractante y que proviene principalmente los exudados radicales y de la actividad de los microorganismos. En cambio, el nitrógeno microbiano es el que está constituyendo las diferentes estructuras de los microorganismos vivos.

La determinación se realizó por el método de fumigación-extracción, técnica inicialmente desarrollada por Jenkinson y Powelson (1976) y Brookes y colaboradores (1985). Se basa en fumigar el suelo con cloroformo con la finalidad de producir la lisis de las paredes celulares de los microorganismos y de vaciar su contenido citoplasmático a la solución.

Posteriormente se hace una extracción del suelo fumigado y del suelo sin fumigar. La diferencia o “flush” entre los dos extractos obtenidos será la cantidad de nitrógeno que estaba formando parte de la biomasa microbiana. Este método está siendo aplicado en el Laboratorio del CIELAT en Mérida, Venezuela, donde ya está estandarizado. Un resumen del procedimiento seguido es el siguiente:

1. Tamizado de las muestras a 4 mm.
2. Determinación del contenido relativo de humedad utilizando 3 réplicas de 10 g por suelo y secadas por 24h a 105°C.
3. Preparación de una muestra de suelo húmedo equivalente a 45 g de peso seco para los controles y 25 g para los suelos fumigados. La diferencia de peso se debe a que sobre el mismo extracto control se realiza la medición de nitrógeno mineral.
4. Las muestras de suelo para fumigar se colocan en cajas de petri que luego son ubicadas en un desecador de vacío.
5. La fumigación se realiza con 50 ml de cloroformo libre de etanol que se coloca en una caja de petri en el fondo del desecador. Las muestras de suelo se colocan unas sobre otras haciendo pisos separados por mallas plásticas. Se tapa muy bien el desecador y se aplica vacío por 20 minutos, además con la ayuda de un mechero se calienta el fondo del desecador para ayudar a una mejor volatilización del cloroformo. Se quita el vacío y se dejan las muestras en el ambiente saturado de cloroformo por 18 horas. Luego se permite la entrada de aire en el desecador, se retira la caja que contenía cloroformo y se lava muy bien el desecador. Se colocan nuevamente las cajas con las muestras de suelo fumigados y se aplica nuevamente vacío. Este proceso se repite hasta que el suelo no huelga a cloroformo.
6. Los suelos fumigados son extraídos con 100 ml de K_2SO_4 1N y los controles con 180 ml, respetando en ambos casos la proporción 1:4.
7. Luego se realiza una digestión de Kjendahl de 20 ml del extracto filtrado más 2.5 ml de la solución digestora (Acido sulfúrico, Sulfato de potasio, Sulfato de cobre, Oxido de mercurio y Selenito de sodio) en presencia de calor. En esta etapa ocurre la oxidación de la materia orgánica y la transformación del nitrógeno en sulfato de amonio.

8. Luego se realiza una destilación con NaOH y se recogen 100 ml de destilado en una trampa de ácido bórico al 2% p/v y finalmente se realiza la valoración de las formas del nitrógeno por titulación con H_2SO_4 0.001N.

Cálculos:

Para el cálculo de los mg de nitrógeno por Kg de suelo para los suelos controles y fumigados se procede utilizando la siguiente fórmula:

$$\text{mgN/lit} = \frac{(\text{ml ácido muestra} - \text{ml ácido blanco}) * \text{Normalidad del ácido} * 14.01 * 1000}{\text{Volumen extracto analizado}}$$

ml ácido muestra: ml de ácido sulfúrico gastados en la valoración de la muestra

ml ácido blanco: ml de ácido sulfúrico gastados en la valoración del blanco

Normalidad del ácido sulfúrico: 0.001N

14.01 es el peso atómico del nitrógeno

Volumen extracto para análisis: 20ml

$$\text{mg N/Kg} = \text{mgN/lit} * Kc$$

Kc es el factor de corrección por dilución y se calcula de la siguiente forma:

$$Kc = \frac{(\text{Peso húmedo} - \text{Peso seco}) + \text{Volumen } K_2SO_4}{\text{Peso seco}}$$

Peso húmedo y peso seco del suelo

Volumen de K_2SO_4 , volumen de la solución extractante añadido

Cálculo para la Biomasa microbiana por gramo de suelo seco:

$$\text{BM (mg de N/g suelo)} = \frac{\text{mgN/Kg suelo fumigado} - \text{mgN/Kg suelo control}}{0.5}$$

0.5 es otro factor de corrección que expresa el porcentaje de biomasa microbiana extraída por este método con base a experimentos realizados con biomasa microbiana marcada.

4.2.3 Análisis estadístico

Los cambios en el contenido del nitrógeno mineral y del nitrógeno en la biomasa microbiana entre edades sucesionales se evaluaron estadísticamente mediante análisis de varianza de una vía. En los casos en que se presentaron diferencias significativas se realizó una prueba de comparación de medias mediante la prueba de Duncan (Zar, 1984).

Por no cumplir con los supuestos de normalidad en los datos, la variable del porcentaje de NH_4 para la época seca se transformó con $\arcsin\sqrt{x}$. Para la variable del porcentaje de NO_3 para la época seca se realizó el análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis (Zar, 1984).

La comparación entre épocas climáticas para cada una de las edades de la sucesión se realizó mediante una prueba t, para comparación de promedios.

4.3 RESULTADOS

4.3.1 Comportamiento del Nitrógeno mineral

4.3.1.1 Comparación entre época de lluvias-época seca

En la tabla 4.1 se presentan los valores promedio obtenidos para el nitrógeno mineral total y para las formas de amonio y nitratos-nitritos. Los resultados se muestran para la época de lluvias y para la época seca. Los valores no son superiores a 13 ppm y los contenidos de nitrógeno mineral son siempre mayores en la época de lluvias.

Respecto al contenido de nitrógeno mineral total solamente se encontró diferencias altamente significativas entre épocas climáticas en la edad >20 años.

En el contenido de amonio se registraron diferencias significativas en la edad: 10 meses y diferencias altamente significativas en la edad: >20 años (Tabla 4.1).

En el contenido de nitratos no se presentaron diferencias para ninguna de las edades sucesionales. En el páramo natural, > de 20 años de edad, no se registró la presencia de esta forma de nitrógeno en ninguna de las épocas (Tabla 4.1).

4.3.1.2 Comparación entre edades sucesionales

3

En la tabla 4.2 se presentan los valores promedio para el nitrógeno mineral y su composición como amonio y nitratos-nitritos en las diferentes edades sucesionales. No se encontraron diferencias significativas entre las edades sucesionales para ninguna de las épocas climáticas.

Tabla 4.1. Comparación del contenido promedio del nitrógeno mineral total y de las formas de amonio y nitratos-nitritos entre las épocas de lluvias y seca utilizando la prueba t.

Edad Sucesional Años	Nitrógeno mineral total (NH ₄ +NO ₃) (ppm)		NH ₄ (ppm)		NO ₃ (ppm)	
	E. de lluvias	E. Seca	E. de lluvias	E. Seca	E. de lluvias	E. Seca
10 meses						
Promedio	12.26	1.19	8.16	0.92	4.11	0.27
± DS	4.65	1.22	4.57	0.78	5.46	0.46
t-test (4)	p=0.02		p=0.05		p=0.34	
3 Años						
Promedio	6.12	2.01	5.45	1.71	0.67	0.28
± DS	2.84	1.15	1.64	1.42	1.15	0.48
t-test (4)	p=0.08		p=0.04		P=0.62	
6-8 Años						
Promedio	4.86	0.78	3.38	0.78	1.48	0
± DS	3.54	0.73	2.14	0.73	1.71	0
t-test (4)	p=0.12		p=0.12		p=0.21	
8-12 Años						
Promedio	12.73	0.83	8.55	0.83	4.18	0
± DS	9.19	1.44	5.84	1.44	3.68	0
t-test (4)	p=0.09		p=0.09		p=0.12	
12-15 Años						
Promedio	5.86	2.34	4.14	0.24	1.72	1.32
± DS	5.23	3.26	3.73	0.39	1.56	2.28
t-test (4)	p=0.18		p=0.18		p=0.81	
> 20 Años						
Promedio	2.74	0	2.74	0	0	0
± DS	1.58	0	1.58	0	0	0
t-test (4)	P<0.001		P<0.001			

Los resultados de los valores de significancia se presentan en la tabla 4.2. En las dos épocas climáticas, los contenidos de amonio siempre son mayores y son el doble o más de los contenidos de nitratos. (Figura 4.1) y (Tabla 4.2).

Tabla 4.2. Comparación del contenido promedio del nitrógeno mineral total y de las formas de amonio y nitratos-nitritos según la edad de la sucesión.

EPOCA DE LLUVIAS			
Edad sucesional	NH4 ppm	NO3 ppm	Nm ppm
10m	8.16 ± 4.57	4.11 ± 6.20	12.26 ± 4.65
3	5.45 ± 1.64	0.67 ± 1.15	6.12 ± 2.84
6-8	3.38 ± 2.14	1.48 ± 1.71	4.86 ± 3.54
8-12	8.55 ± 5.84	4.18 ± 3.68	12.73 ± 9.19
12-15	4.14 ± 4.18	1.72 ± 1.56	5.86 ± 5.23
> 20	2.74 ± 1.58	0	2.74 ± 1.58
ANOVA	$F_{(5,10)} = 0.93, p = 0.64$	$F_{(5,10)} = 0.63, p = 0.68$	$F_{(5,10)} = 0.97, p = 0.47$
EPOCA SECA			
Edad sucesional	NH4 ppm	NO3 ppm	Nm ppm
10m	0.92 ± 0.78	0.27 ± 0.46	1.19 ± 1.22
3	1.73 ± 1.42	0.28 ± 0.48	2.01 ± 1.14
6-8	0.78 ± 0.73	0	0.78 ± 0.73
8-12	0.83 ± 1.44	0	0.83 ± 1.44
12-15	0.24 ± 0.4	1.32 ± 2.28	2.34 ± 3.26
> 20	0	0	0
ANOVA	$F_{(5,10)} = 0.77, p = 0.58$	$F_{(5,10)} = 0.53, p = 0.74$	$F_{(5,10)} = 0.38, p = 0.85$

Respecto a las relaciones en porcentajes del nitrógeno mineral. En la época de lluvias el amonio representa entre el 67 y el 100% y en la época seca entre el 55 y el 100 % (Figura 4.1). Para la época de lluvias, en el páramo regenerado el nitrógeno mineral está totalmente (100%) en forma de amonio y en la época seca no se detectó nitrógeno mineral (Tabla 4.3) y (Figura 4.1).

Se hallaron diferencias altamente significativas entre épocas para el porcentaje de amonio solamente en la edad >20 años ($p < 0.001$). Entre edades de la sucesión no se presentaron diferencias significativas (Tabla 4.3).

A excepción de la edad de 3 y 12-15 años, los porcentajes de nitratos-nitritos siempre son menores en la época seca. En el páramo natural a los 20 años los valores se hacen cero y en la época de lluvias todo el nitrógeno mineral está en forma de amonio (Figura 4.1).

A excepción de la edad de 3 y 12-15 años, los porcentajes de nitratos-nitritos siempre son menores en la época seca. En el páramo natural a los 20 años los valores se hacen cero y en la época de lluvias todo el nitrógeno mineral está en forma de amonio (Figura 4.1).

Tabla 4.3 Comparación de los porcentajes de amonio y nitratos-nitritos en la época de lluvias y en la época seca.

Edad Sucesional	% de Amonio		% de Nitratos y Nitritos	
	Epoca de Lluvias	Epoca Seca	Epoca de Lluvias	Epoca Seca
10 meses				
Promedio	72.18	89.15	27.82	10.84
± DS	35.02	17.68	35.02	17.68
t-test (4)	p=0.25		p=0.25	
3				
Promedio	92.88	80.55	7.12	19.44
± DS	12.34	33.68	12.34	33.68
t-test (4)	p=0.29		p=0.29	
6-8				
Promedio	72.19	100	27.81	0
± DS	24.42		24.42	
t-test (4)	p=0.06		p=0.06	
8-12				
Promedio	76.39	100	23.62	0
± DS	21.46		21.46	
t-test (4)	p=0.06		p=0.06	
12-15				
Promedio	67.24	57.53	32.57	42.47
± DS	36.49	53.9	36.49	49.04
t-test (4)	p=0.40		p=0.41	
>20				
Promedio	100	0	0	0
t-test (3)	p<0.001			
ANOVA	$F_{(5,10)}= 0.45,$ p= 0.80	$F_{(5,10)}= 2.02,$ p=0.16	$F_{(5,10)}= 0.45,$ p=0.80	$H_{(5,10)}= 4.22,$ p=0.52

4.3.2 Nitrógeno en la biomasa microbiana.

Los valores promedio de N en la biomasa microbiana obtenidos en este estudio fueron de 293.57 ± 84.4 mg/Kg en la época de lluvias y 329 ± 101.49 mg/Kg en la época seca. Los valores más altos se observaron para las edades \geq de 20 años de descanso (434.19 ppm en la época de lluvias y 515.28 ppm en la época seca) y el valor mínimo se encontró para la edad de

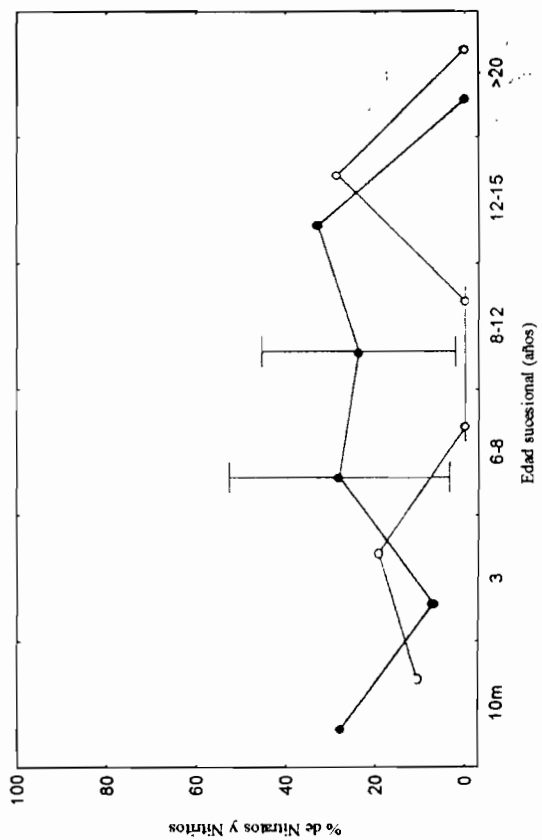
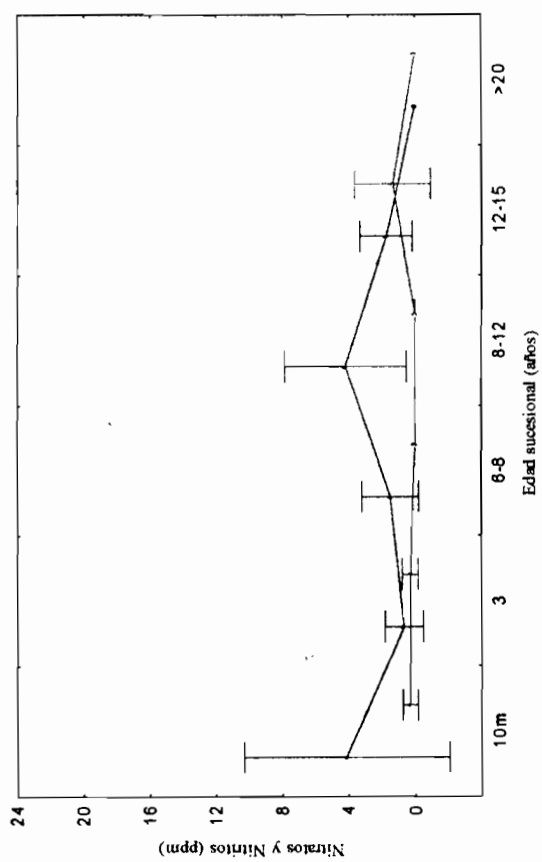
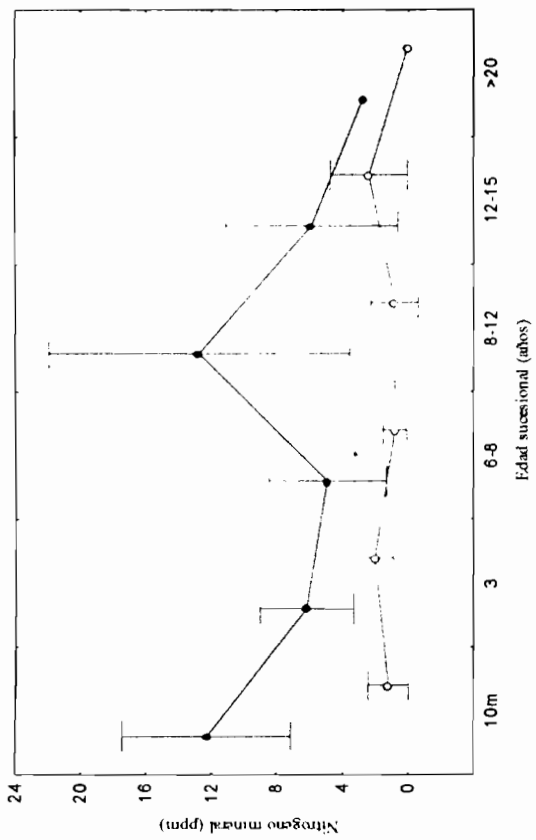
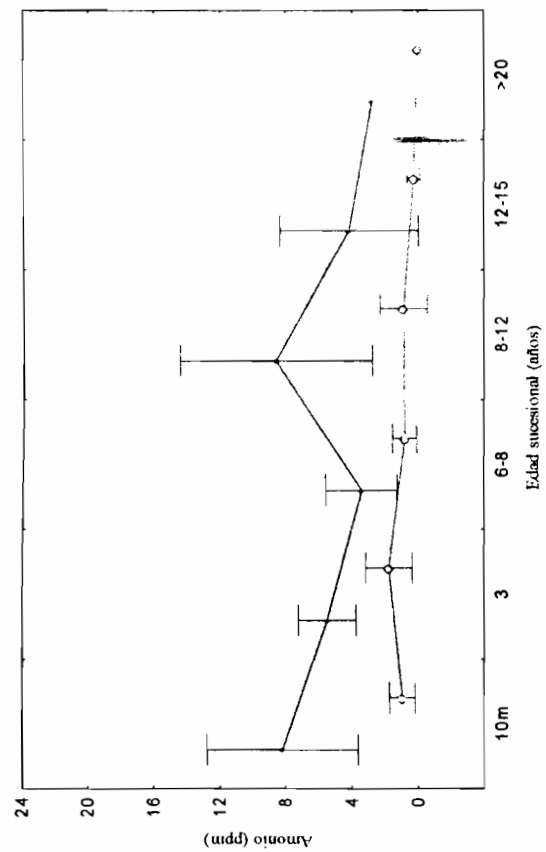


Figura 4.1. Variación de los valores promedio de nitrógeno mineral total, amonio y nitratos-nitritos respecto a la edad sucesional. (promedio \pm ISD). Los valores corresponden a la época de lluvias (●) y a la época seca (○).

3 años de descanso en la época de lluvias (226.89 ppm) (Figura 4.2). En la tabla 4.4 se presentan los resultados promedio del contenido de N en la biomasa microbiana respecto a la edad sucesional.

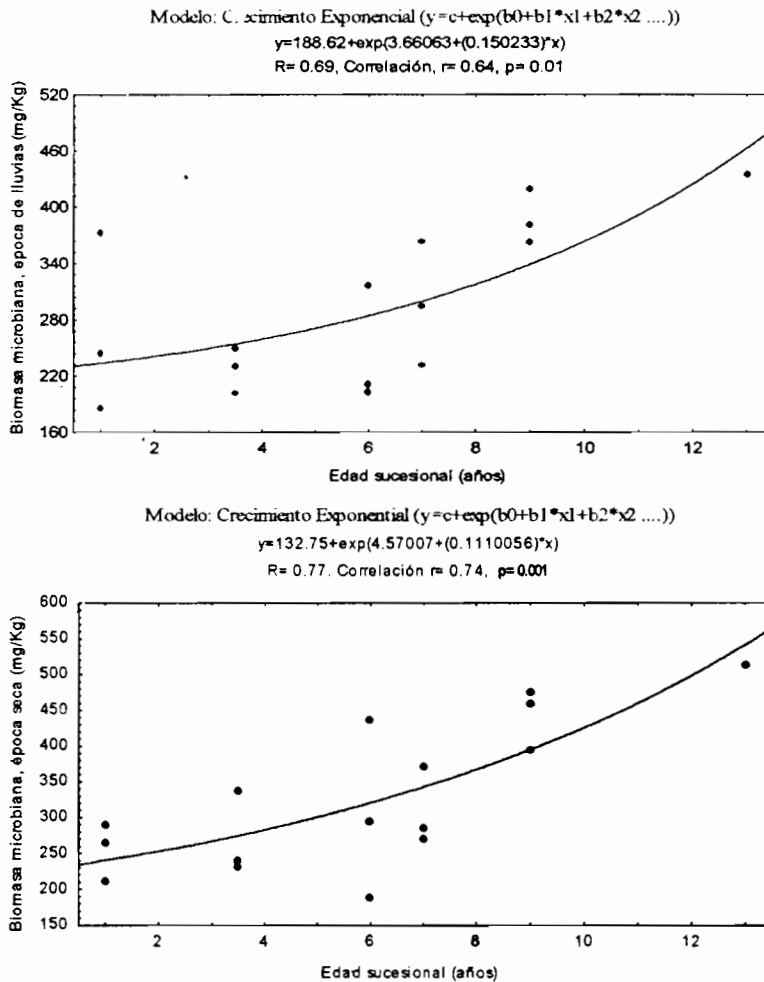


Figura 4.2. Variación del contenido de nitrógeno en la biomasa microbiana en mg/Kg de acuerdo a la edad sucesional para la época de lluvias y la época seca.

Se hallaron diferencias significativas entre edades sucesionales para las dos épocas climáticas.

La prueba de comparaciones múltiples de Duncan encontró diferencias entre los promedios de las siguientes edades (Tabla 4.4):

- Época Humeda: se presentaron diferencias muy significativas entre la edad > de 20 años y las edades 3 y 6-8 años. Diferencias significativas entre la edad de 12-15 años y las edades 3 y 6-8 años y entre la edad > de 20 años y las edades de 10 meses y 8-12 años.
- Época seca: se presentaron diferencias muy significativas entre la edad > de 20 años y las edades 10m, 3, 6-8 y 8-12. Diferencias significativas entre la edad 12-15 años y las edades 10m y 3 años.

Para los suelos fumigados también se presentaron diferencias significativas entre las edades y para las dos épocas climáticas, los resultados de las significancias se expresan en la tabla 4.4.

Tabla 4.4. Contenido promedio del nitrógeno en la biomasa microbiana según la edad sucesional para la época de lluvias y la época seca. Las letras minúsculas distintas en los promedios indican diferencias significativas entre las edades de sucesión según la prueba de Duncan ($p=0.05$).

NITROGENO EN LA BIOMASA MICROBIANA, EPOCA DE LLUVIAS			
Edad sucesional	CONTROLES (mgN/Kg)	FUMIGADOS (mgN/Kg)	NITROGENO BM (mgN/Kg)
10m	59.82 ± 15.32	193.53 ± 63.05 ac	267.41 ± 95.58 a
3	57.77 ± 4.77	171.21 ± 15.69 a	226.89 ± 23.9 a
6-8	59.05 ± 7.04	180.77 ± 36.48 ac	243.44 ± 63.44 a
8-12	63.14 ± 15.04	211.16 ± 30.90 bc	304.24 ± 67.2 a
12-15	70.62 ± 5.36	264.27 ± 13.93 b	393.05 ± 28.46 b
> 20	78.21	295.31 b	434.19 b
ANOVA	$F_{(5,10)}= 1.00, p=0.46$	$F_{(5,10)}= 3.58, p=0.04$	$F_{(5,10)}= 3.65, p=0.04$
NITROGENO EN LA BIOMASA MICROBIANA, EPOCA SECA			
Edad sucesional	CONTROLES (mgN/Kg)	FUMIGADOS (mgN/Kg)	NITROGENO BM (mgN/Kg)
10m	56.38 ± 5.47	184.04 ± 24.94 a	255.32 ± 39.96 a
3	56.04 ± 6.16	190.59 ± 34.20 a	269.09 ± 57.85 a
6-8	54.97 ± 3.77	208.25 ± 62.67 a	306.57 ± 124.45 a
8-12	61.89 ± 17.89	216.28 ± 33.94 a	308.77 ± 54.77 a
12-15	70.12 ± 7.67	291.71 ± 30.15 b	443.17 ± 45.05 b
> 20	66.21	323.85 b	515.28 b
ANOVA	$F_{(5,10)}= 1.12, p=0.41$	$F_{(5,10)}= 4.21, p=0.03$	$F_{(5,10)}= 4.07, p=0.03$

La comparación mediante la prueba t no encontró diferencias significativas para el contenido de nitrógeno en la biomasa microbiana entre épocas climáticas en ninguna edad de la sucesión.

En la época seca se presentaron diferencias muy significativas ($p= 0.001$) entre las edades de la sucesión y la prueba de comparación de promedios mostró diferencias muy significativas ($p< 0.01$) entre las edades 10 meses, 3, 6-8, 8-12 años y las edades de mayor tiempo sucesional 12-15 y >20 años (Tabla 4.5).

La correlación entre la edad y contenido de nitrógeno en la biomasa microbiana fue significativa en las dos épocas climáticas y mediante el análisis de regresión se encontraron mejores ajustes a modelos exponenciales (Figura 4.2). En la época de lluvias el modelo explicó el 47.2% de la varianza y en la época seca el 58.9%.

En cuanto a la proporción de N en la biomasa microbiana respecto al contenido de N total se obtuvo un promedio de $2.3\% \pm 0.77$ y $2.5\% \pm 0.76$ para la época húmeda y la época seca respectivamente. En la tabla 4.5 se presentan los valores promedio del % de N en la biomasa microbiana con relación al N total respecto a la edad de la sucesión. Nuevamente se observa mayor porcentaje de nitrógeno en la biomasa microbiana para las edades más avanzadas en la sucesión y proporciones ligeramente mayores en la época seca.

Tabla 4.5. Porcentaje del nitrógeno en la biomasa microbiana respecto al porcentaje del nitrógeno total de acuerdo a la edad sucesional y a la época climática. Las letras minúsculas distintas en los promedios indican diferencias significativas entre las edades de sucesión según la prueba de Duncan ($p=0.05$).

Edad sucesional Años	% del N en la Biomasa Microbiana respecto al N total			
	Epoca húmeda		Epoca seca	
	Promedio	\pm SD	Promedio	\pm SD
10 m	1.91	± 1	1.80 a	± 0.3
3	1.79	± 0.3	2.07 a	± 0.1
6-8	1.73	± 0.3	2.13 a	± 0.6
8-12	2.40	± 0.6	2.49 a	± 0.4
12-15	3.08	± 0.6	3.48 b	± 0.2
> 20	3.24	-	3.84 b	-
ANOVA	$F_{(5,10)}= 2.43, p=0.11$		$F_{(5,10)}= 9.63, p=0.001$	

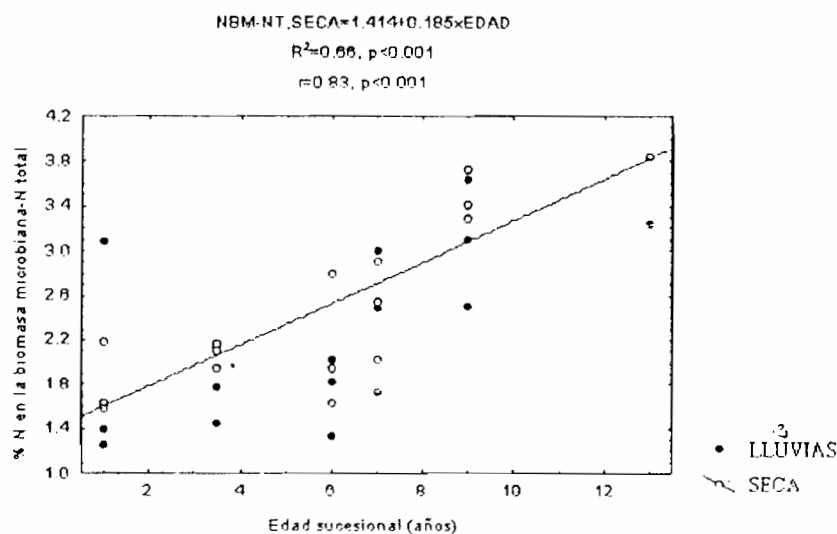


Figura 4.3 Variación del porcentaje de nitrógeno en la biomasa microbiana respecto al nitrógeno total según la edad sucesional. La regresión lineal solo es significativa para la época seca.

En la figura 4.3 se observa el comportamiento del porcentaje de nitrógeno en la biomasa microbiana respecto al nitrógeno total y su variación con la edad sucesional. Para la época seca se encontró ajuste lineal significativo ($R^2 = 0.66, p < 0.001$).

El cálculo del contenido de N en la biomasa microbiana expresado en g/m^2 (Tabla 4.6) se realizó teniendo en cuenta la densidad aparente y 20 cm como profundidad promedio del horizonte orgánico del suelo. El promedio total de todas las parcelas fue $32.7 g/m^2 \pm 11.93$ para la época de lluvias y de $36.1 g/m^2 \pm 11.09$ para la época seca. Estos valores exceden los requerimientos mínimos de N para el cultivo de la papa ($11.87 g/m^2$, según Sarmiento 1995). Los mayores valores promedio se observan en las edades más avanzadas de la sucesión. Diferencias muy significativas entre las edades solo se encontraron en la época seca y la prueba de comparación de promedios nuevamente solo encuentra diferencias muy significativas ($p = 0.01$) entre las edades 10 meses, 3, 6-8, 8-12 años y las edades de mayor tiempo sucesional 12-15 y >20 años.

Tabla 4.6. Contenido de nitrógeno en la biomasa microbiana en $\mu\text{g}/\text{m}^2$ de acuerdo a la edad sucesional. Las letras minúsculas distintas en los promedios indican diferencias significativas entre las edades de sucesión según la prueba de Duncan ($p=0.05$).

Edad sucesional Años	N en la Biomasa Microbiana ($\mu\text{g}/\text{m}^2$)			
	Epoca húmeda		Epoca seca	
	Promedio	\pm SD	Promedio	\pm SD
10 meses	34.23	\pm 20.79	31.75 a	\pm 8.18
3	24.76	\pm 0.77	29.20 a	\pm 3.54
6-8	25.29	\pm 6.51	31.03 a	\pm 10.3
8-12	20.39	\pm 4.73	30.67 a	\pm 2.15
12-15	46.30	\pm 6.15	52.72 b	\pm 4.14
> 20	43.40	-	51.5 b	-
ANOVA	$F_{(5,10)} = 1.99, p=0.17$		$F_{(5,10)} = 6.9, p=0.005$	

4.4 DISCUSION

4.4.1 Análisis del nitrógeno mineral

Variación con la edad sucesional

En este trabajo no se encontró una acumulación del nitrógeno mineral con la sucesión este comportamiento se espera ya que el nitrógeno mineral no se acumula sino que es rápidamente lavado o inmovilizado por la vegetación y por los microorganismos lo que hace que este no sea un parámetro interesante para analizar la recuperación de la fertilidad.

Los resultados encontrados en el páramo de Gavidia por Sarmiento (1995) y por Llambí y Sarmiento (1998) no presentaron una tendencia clara hacia la acumulación del nitrógeno mineral en el suelo luego de 16 años de descanso. En el mismo lugar, Aranguren (1988) estudió la dinámica sucesional del nitrógeno mineral en el suelo y después de 12 años de descanso no encontró una tendencia.

Entonces, se podría pensar que el nitrógeno mineral sería un compartimento muy pequeño en cuanto a su tamaño pero con una alta tasa de recambio y lo más interesante desde el punto de vista de la fertilidad no es estudiar su tamaño sino su tasa de recambio.

La hipótesis de una disminución sucesional de la nitrificación no se cumplió. En el páramo de Cruz Verde la forma amonio siempre fue mayor a la de nitratos en todas las edades de la sucesión. No se observó ninguna tendencia clara a la disminución de nitratos, pero en el páramo natural no se hallaron contenidos de esta forma para ninguna de las épocas climáticas

y además existe un gran solapamiento de las desviaciones estándar en todas las edades. Hay dos condiciones que no favorecen la producción de nitratos, el pH ácido y las bajas temperaturas. Algunos autores señalan que la nitrificación es inhibida en los suelos ácidos (Muller et al., 1980 citado por Sarmiento, 1995). En el páramo de Cruz Verde se encontraron valores de pH muy ácidos (4.1-4.8) que disminuyen con la edad sucesional.

Nuestros resultados no permiten apoyar esta hipótesis ya que no fueron detectados cambios sucesionales en la proporción nitrato/amonio. En los suelos estudiados predomina ampliamente el amonio como forma de nitrógeno mineral, lo cual nos estaría indicando que el proceso de nitrificación está limitado. Esto contrasta con los resultados obtenidos por Llambí y Sarmiento (1998) en Venezuela donde la forma predominante de nitrógeno mineral fue el nitrato. Sin embargo, para poder concluir sobre este aspecto sería necesario medir directamente el proceso de nitrificación y el lavado.

Rice y Pancholy (1972) propusieron que la nitrificación y la oxidación microbiana del amonio a nitratos y nitritos progresivamente disminuían con el curso de la sucesión y el mecanismo causante de esta disminución sería una inhibición aleloquímica de la actividad de los nitrificadores. Esta inhibición resultaría ventajosa para el ecosistema porque disminuye las pérdidas de nitrógeno por denitrificación y por lavado ya que el amonio pasa a formar parte del complejo de intercambio catiónico mientras que el nitrato no. Además, las plantas pueden incorporar el amonio directamente en los aminoácidos mientras que la asimilación del nitrato involucra dos pasos de reducción que son energéticamente costosos.

La inhibición podría estar dada por la producción de sustancias aleloquímicas por las plantas características de los ecosistemas maduros; éstas sustancias suprimen la nitrificación y así favorecen la retención del nitrógeno y de otros elementos. Otros mecanismos alternativos incluyen la deficiencia en fósforo y la competencia por el amonio entre raíces, micorrizas y bacterias nitrificantes (Gorham *et al.*, 1979).

Sin embargo, Robertson y Vitousek (1981) indican que inferir una disminución de la nitrificación a partir de una baja concentración de nitratos no es adecuado ya que la actividad nitrificante podría ser alta y la concentración de nitratos mantenerse baja por una alta actividad denitrificante o por una alta tasa de consumo. Por esto los autores recomiendan medir el potencial de nitrificación (diferencia del nitrato final e inicial en incubaciones de suelo). El potencial de nitrificación es una medida de la capacidad de la microflora de un suelo de oxidar

el nitrógeno mineral desde amoníaco NH_3 a nitratos y nitritos. Se mide la diferencia en incubaciones de suelo del nitrato final menos el inicial.

La disminución de la nitrificación con la sucesión puede explicarse también por un aumento de la inmovilización respecto a la mineralización que causaría una menor disponibilidad de amonio (que es el sustrato de la nitrificación). De manera que la disminución de la nitrificación podría ser un buen indicador de una mayor inmovilización en las etapas más avanzadas de la sucesión y en general permitiría predecir un aumento del nitrógeno potencialmente mineralizable.

Los resultados de Sarmiento (1995) en el páramo de Gavidia mostraron un aumento sucesional del nitrógeno potencialmente mineralizable que es una estimación del nitrógeno contenido en la materia orgánica potencialmente lábil del suelo (y que incluye la biomasa microbiana y sus metabólitos). Luego de las incubaciones de suelos encontró cantidades importantes de nitrógeno potencialmente mineralizable, 178 y 129 mg/kg en la parcela recuperada y agotada respectivamente. La relación C/N para la mineralización acumulada es de 8.3 en PR y de 10.4 en la PA. La cantidad total de nitrógeno mineralizable es respectivamente 2.8 y 1.9 % del nitrógeno total del suelo. Estos valores son más importantes cuando se expresan por unidad de superficie, 17.8 y 12.9 g/m² para la parcela recuperada y agotada respectivamente. Llambí y Sarmiento (1998) tampoco encuentran una acumulación del nitrógeno mineral con la sucesión y además obtienen valores promedio muy bajos (0.33 g/m²).

4.4.2 Comportamiento del nitrógeno en la biomasa microbiana

Variación con la edad sucesional

De acuerdo con Sarmiento (1995) la recuperación de la fertilidad no se explica por la acumulación sucesional de los nutrientes en el suelo, por lo tanto la clave podría estar más relacionada con cambios en la distribución de estos nutrientes entre distintos compartimentos del ecosistema donde presentan diferente disponibilidad. De hecho, en los suelos de páramo que presentan altos contenidos de materia orgánica (11-15%) el reservorio total de nitrógeno es alto. Sin embargo, este nitrógeno no está disponible para las plantas por encontrarse fundamentalmente en compuestos húmicos recalcitrantes. Dado que ni el nitrógeno mineral ni

el nitrógeno total se acumulan a lo largo de la sucesión, deben existir otros compartimentos en donde se produzca la acumulación de nutrientes que permitan explicar la recuperación de la fertilidad

En este trabajo se confirmó la hipótesis de Sarmiento (1995): el nitrógeno contenido en la biomasa microbiana aumenta con la edad sucesional y además se demostró que la biomasa microbiana es un reservorio importante de nitrógeno potencialmente disponible.

Durante los primeros años de la sucesión se presenta un aumento muy bajo en el nitrógeno de la biomasa microbiana y solo a partir de los 12 años comienza a ser significativo el aumento, lo cual podría ser una explicación de que los descansos deban ser tan largos para recuperar la fertilidad

Sarmiento y colaboradores (1993) también encontraron que existe un aumento del nitrógeno contenido en la biomasa microbiana del suelo durante el descanso. Durante la estación seca se presentó un incremento de 2.3 gN/m² en el primer año hasta 4.2 gN/m² después de 15 años. Durante la estación de lluvias el nitrógeno microbiano fue de 9 gN/m² en la parcela de 15 años de descanso. Este último valor es comparable al total de los requerimientos de nitrógeno para el cultivo de papa (11.87 g/m²).

Llambi y Sarmiento (1998) encontraron un valor promedio de nitrógeno en la biomasa microbiana de 9.1 g/m², con un amplio rango de variación entre 1.5 y un máximo de 23.1 g/m². También encontraron que el páramo virgen presentó un promedio de biomasa microbiana significativamente mayor que el resto de parcelas con edades entre 1-9 años. En los resultados de este trabajo se hallaron valores bastante mayores, 32.79 g/m² en la época de lluvias y 36.1 g/m² en la época seca. Por otra parte, en ecosistemas tropicales de bosques secos y húmedos, sabanas y pastizales se han encontrado rangos entre 2.6 a 19.1 g/m² (Brown *et al.* 1994). Los resultados para el páramo de Cruz Verde amplían significativamente este rango.

Sarmiento (1995) encuentra una relación estrecha entre la biomasa microbiana y la disponibilidad de nutrientes para el cultivo y propone que puede ser utilizada como un indicador de la fertilidad del suelo. Esta relación también la mencionan Powlson y colaboradores (1987) citados por Sarmiento (1995), al afirmar que la biomasa microbiana responde más rápidamente a los cambios por los aportes orgánicos al suelo que el carbono y en nitrógeno total del suelo. No obstante, es importante tener en cuenta los costos que

demandaría realizar este tipo de análisis que solo pueden ser realizados en laboratorios especializados.

Aumentos en la biomasa microbiana en sucesiones secundarias para ecosistemas templados también han sido reportados por Insam y Hasselwandder (1989) para sitios con influencia glacial en Austria y Canadá a 3400-2400 msnm.

Es importante también resaltar la tendencia lineal significativa del % de nitrógeno en la biomasa microbiana respecto al nitrógeno total encontrada en la época seca donde también se encontraron los mayores valores entre edades, resultado que refuerza la hipótesis de explicar la recuperación de la fertilidad a través del aumento sucesional de la biomasa microbiana.

Efectos del clima sobre la biomasa microbiana.

Existen pocos estudios del cálculo de la biomasa microbiana para el trópico. No hay una evidencia o razón para sugerir que el tamaño del reservorio de nutrientes en la biomasa microbiana podría ser diferente en los suelos de las regiones tropicales y templadas. Es probable que la tasa de renovación de los nutrientes en la biomasa pudiera verse más acelerada en los climas húmedos tropicales, particularmente donde la productividad primaria es más alta. Debería esperarse una mayor mineralización e inmovilización en suelos tropicales. Estas hipótesis son sustentadas por los resultados de Paul y England (1983) citado por Duxbury *et al.*, (1989) de suelos cultivados en Canada, Brasil e Inglaterra (Tabla 4.7). El nitrógeno microbiano fue más bajo en los suelos de Brasil, aunque no muy diferente del contenido en suelos de Inglaterra. El flujo de nitrógeno a través de la biomasa microbiana fue cerca de diez veces más alto en los suelos del Brasil. Al parecer hay una tendencia de mayores valores de la biomasa microbiana en zonas con climas en los que se presentan bajas temperaturas y alta acumulación de materia orgánica. Sin embargo, existe alta variación en los valores encontrados en el páramo. Los valores encontrados para el páramo de Cruz Verde exceden en casi 10 veces los encontrados en el páramo de Gavidia. Este comportamiento revela que diferencias en las características físico-químicas del suelo, en la topografía del terreno, en el contenido de humedad del suelo así como pequeños cambios que ocurren durante la fase del cultivo influyen significativamente en los valores de la biomasa microbiana.

Tabla 4.7 Contenidos y tasas de renovación del Nitrógeno en la biomasa microbiana para suelos cultivados (Adaptado de Paul y Voroney, 1983).

Determinación	Zonas templadas		Zona Tropical		
	Inglaterra	Canadá	Brasil	Páramo Gavidia Venezuela ¹	Páramo Cruz verde Colombia ²
N microbiano (kg/ha)	95.00	300.00	84.00	13.8-212.1	327-361
Tiempo de renovación (años) *	2.50	6.80	0.24	-	-
Flujo de N estimado a través De la biomasa microbiana (kg/ha año)	34.00	53.00	350.00	-	-

*Derivado de un modelo de simulación

¹ Datos de Lambi y Sarmiento (1998)

² Datos del presente estudio.

Pocos estudios han medido directamente los efectos climáticos en la distribución de los nutrientes entre los diferentes reservorios de la materia orgánica del suelo aunque es claro que los tiempos de ciclado de nutrientes en la materia orgánica lábil y la biomasa microbiana podrían ser más rápidos en climas cálidos, húmedos (pero no para regiones tropicales secas). Esto como consecuencia de condiciones más favorables para la descomposición y mayores entradas de carbono en los ambientes húmedos (Duxbury *et al.*, 1989). Insam *et al.* (1989) e Insam (1990) mencionan que la biomasa microbiana y la tasa de respiración basal tienden a aumentar con el incremento de la temperatura.

El efecto de la humedad es más impreciso, en general la estación más seca conlleva a una disminución de la biomasa microbiana (Campbell y Beiderbeck, 1976, McGill *et al.*, 1986, Insam, 1990, Wardle y Parkinson, 1990, Van Gestel *et al.*, 1992 citados por Sarmiento 1995). Sarmiento (1995) también encuentra una dinámica estacional marcada para la biomasa microbiana que es mayor en época de lluvias y disminuye durante la época seca en la que disminuye a menos de la mitad. En el presente trabajo se encontró un valor promedio más alto para la biomasa microbiana en la época seca y se encontró alta correlación positiva con el contenido de humedad en el suelo ($r = 0.69$, $p = 0.003$ para la época seca, estos resultados se muestran en el siguiente capítulo). El hecho de que en esta época se presenten temperaturas más altas y no se presente déficit de humedad en el suelo favorece un mejor desarrollo de la actividad microbiana del suelo. En nuestro estudio no se encontraron diferencias significativas

en la biomasa microbiana entre épocas climáticas, posiblemente como efecto de exceso de humedad en el suelo y de la inexistencia de déficit hídrico en ningún mes del año.

De acuerdo con Duxbury *et al.* 1989 no es claro como una acelerada renovación de la biomasa microbiana puede afectar la competencia entre plantas y microbios por los nutrientes. Se podría pensar que una mayor y más acelerada inmovilización podría resultar en una mayor presión para las plantas en términos de adquisición de nutrientes. Así la presión de selección puede favorecer la simbiosis entre planta-microbios como mecanismo de adquisición de nutrientes (micorrizas, fijadores simbióticos de nitrógeno). Además la mineralización neta de nutrientes por la biomasa microbiana es probablemente más significativa que lo que son las tasas de renovación. Una hipótesis alternativa es que las temperaturas más altas y menos variables podrían hacer un flujo de nutrientes a través de la biomasa microbiana más rápido y constante.

En el páramo de Gavidía, Sarmiento (1995) encuentra que el suelo recuperado contiene un reservorio de nitrógeno potencialmente mineralizable más importante en el suelo agotado. Sin embargo, los balances de nitrógeno (entradas-salidas) indicaron una descomposición del nitrógeno orgánico más grande en la parcela agotada. Un aspecto interesante es que el excedente del nitrógeno mineralizado en esta parcela es enteramente absorbido por las malezas sin ningún efecto en la absorción para el cultivo ni que halla pérdidas por lavado. Todo parece indicar que este nitrógeno mineralizado es exclusivamente para las malezas. Además también encontró una relación lineal entre la descomposición neta de la materia orgánica del suelo y la absorción de nitrógeno por las malezas. Entonces, Sarmiento (1995) propone como hipótesis que *Rumex acetosella*, la maleza más dominante favorece la descomposición del nitrógeno orgánico del suelo. El mecanismo de esta inducción podría ser la liberación de exudados radiculares, que probablemente favorecen una mineralización del nitrógeno en la proximidad de las raíces. Esta hipótesis explicaría porque la mineralización del nitrógeno en la parcela agotada no se relaciona a la producción del cultivo. El nitrógeno mineralizado sería absorbido rápidamente y en consecuencia estaría disponible solamente para las especies que inducen la mineralización. Este comportamiento también sería una explicación de la aptitud de *R. acetosella* para colonizar las parcelas dejadas en descanso, en general en suelos pobres.

En conjunto, el enriquecimiento en nitrógeno de la biomasa microbiana a lo largo de la sucesión puede estar relacionado con un aumento en la capacidad de los microorganismos de

extraer nitrógeno de los compartimentos menos lábiles de la materia orgánica y con un aumento en el aporte de nitrógeno de la biomasa proveniente de las especies. Este resultado es confirmado por Sarmiento y Monasterio (1993) que encontraron a lo largo de una sucesión de 1 a 12 años una acumulación de nutrientes en la biomasa aérea y subterránea de la vegetación sucesional, especialmente del nitrógeno.

Además, los resultados anteriores también concuerdan con los resultados de Montilla y colaboradores (1992) en el páramo de Gavidia, quienes realizaron estudios del comportamiento de las micorrizas a lo largo de la sucesión. Las especies tempranas de la sucesión como *Rumex acetosella* no son micorrizógenas, mientras que especies tardías de edades más avanzadas como *Espeletia schultzii* e *Hypericum laricoides* son altamente micorrizógenas. En el páramo de Monserrate, Colombia, Caba y Coguá (1994) y Valencia y otros (1994), también hallaron micorrizas asociadas a las raíces de *Espeletia grandiflora*, *Espeletiopsis corymbosa*, *Calamagrostis effusa*, todas especies dominantes de estados muy avanzados de la sucesión y propias del páramo natural. Estos resultados muestran un aumento sucesional de la actividad microbiológica del suelo.

CAPITULO 5

ANALISIS DE LOS CAMBIOS DE LA VEGETACION A TRAVES DE LA SUCESION

5.1 INTRODUCCION

El estudio de la sucesión secundaria es inseparable del estudio del disturbio, ya que casi siempre es el disturbio el que inicia la sucesión e influye en las condiciones bajo el cual ocurre la sucesión; como resultado, la diversidad de las especies de una localidad específica está usualmente aumentando o disminuyendo, pero rara vez permanece constante. Existe un considerable debate en la definición de lo que es el disturbio y en lo que constituye y no constituye un disturbio en una comunidad o en un ecosistema dado (ver Rykiel, 1985).

Grime (1979) define el disturbio como un proceso que remueve o daña la biomasa. Sousa (1984) lo define como el causante de la heterogeneidad espacial y temporal en la estructura y dinámica de las comunidades naturales, al determinar la expresión diferencial de los atributos de las historias de vida de las plantas persistentes a los diferentes regímenes de disturbios o por lograr la destrucción, daño o desplazamiento de uno o más individuos (o colonias) que directa o indirectamente crean una oportunidad para que se establezcan nuevos individuos (o colonias).

Pickett y White (1985) lo definen como “ un evento relativamente discreto en el tiempo que interrumpe la estructura del ecosistema, de las comunidades o de las poblaciones y cambia los recursos, la disponibilidad de sustratos o de ambientes físicos” y proponen caracterizar el disturbio a través del reconocimiento de la distribución, frecuencia, intervalo de retorno, predictibilidad, área, magnitud (intensidad y severidad) y sinergismo del disturbio. Petrais et al.(1989) citado por Hobbs y Huenneke (1992) amplía esta definición para incluir un “ proceso que altera las tasas de nacimiento y muerte de los individuos presentes en el parche” por la muerte directa de individuos o porque afecta la disponibilidad de recursos, los enemigos naturales, o los competidores en vías que alteran la supervivencia y fecundidad.

En las comunidades de plantas los disturbios incluyen eventos como fuegos, tormentas, inundaciones, viento. Otros cambios como intensidades de pastoreo o entradas de nutrientes

también son clasificados como disturbio si afectan los niveles de recursos y los procesos demográficos (Hobbs y Huenneke, 1992).

La frecuencia del disturbio es también importante; el intervalo de tiempo entre disturbios sucesivos puede tener efectos significativos en la respuesta de la comunidad. Esto porque la composición de especies cambia en el tiempo después del disturbio, y muchas especies requieren algún tiempo después del disturbio para alcanzar la madurez reproductiva. Si un segundo disturbio ocurre antes de alcanzar este estado, no habrá ningún propágulo disponible para colonizar el parche. La respuesta de una comunidad al disturbio se puede predecir con base a las respuestas de las historias de vida de aquellas especies disponibles para el reclutamiento o la invasión (Noble y Slatyer, 1980).

La concepción de los disturbios como fuerzas que liberan espacios y que por lo tanto se oponen a la competencia, han llevado al desarrollo del **Modelo del Disturbio Intermedio**. La hipótesis del **disturbio intermedio** (Connell, 1978) propone que la diversidad más elevada es mantenida por los niveles intermedios de disturbio. Poco después de un disturbio grave llegan al espacio abierto los propágulos de unas pocas especies pioneras. Si los disturbios se producen con frecuencia, los vacíos no pasarán más allá de la fase pionera y la diversidad del conjunto de la comunidad permanecerá baja. A medida que aumenta el intervalo entre las perturbaciones, aumentará también la diversidad, ya que existe el tiempo necesario para que otras especies invadan el espacio. Esta es la situación cuando las perturbaciones se producen con una frecuencia intermedia. Si la frecuencia de la perturbación es muy baja, la mayor parte de la comunidad alcanzará el clímax durante la mayor parte del tiempo, y permanecerá en este estado en el que la exclusión competitiva reduce la diversidad (Begon *et al.* 1995).

A la vez, el disturbio también puede tener efectos no deseados, puede actuar incrementando la probabilidad de invasión en la comunidad. Para que esto ocurra debe haber por ejemplo propágulos disponibles de especies invasoras capaces de dispersarse en una comunidad de plantas dada y luego establecerse en micrositios apropiados para su germinación (Johnstone, 1986 citado por Hobbs y Huenneke, 1992). El disturbio usualmente actúa primero afectando la disponibilidad de micrositios apropiados, aunque algunas formas de disturbio pueden afectar la disponibilidad de propágulos invasores (Hobbs y Huenneke, 1992).

En los páramos de los Andes de Colombia, Venezuela y Ecuador la agricultura tradicional de producción de papa utiliza la práctica del descanso prolongado como estrategia de recuperación de la fertilidad de los suelos, durante este proceso el ecosistema pasa a través de varios disturbios. El monocultivo de la papa involucra los procesos de tumba de la vegetación natural, el arado con tractor y la preparación del suelo en donde se usan intensivamente agroquímicos. Una vez recogida la cosecha el periodo de descanso oscila entre 3 y 20 años pero generalmente el periodo de descanso se acorta, hecho que desvía la sucesión vegetal hacia la dominancia de especies foráneas.

Una vez terminado el ciclo del cultivo, el terreno deja de ser utilizado, permitiéndose el desarrollo de una sucesión secundaria. Durante este periodo se incluye el pastoreo de ganado vacuno que en los primeros 3-5 años se hace más intenso y luego el pastoreo de equinos en las parcelas de hasta 8 años de edad. El sistema de descansos largos también crea un mosaico de parcelas en diferentes edades sucesionales que probablemente facilitan la colonización de especies y permiten la aceleración de la sucesión y el aumento de la diversidad y heterogeneidad del paisaje.

Incremento de la diversidad de especies con la heterogeneidad.

La heterogeneidad ambiental se correlaciona fuertemente con la diversidad de especies. Gran parte de su incremento durante una sucesión es debida a la heterogeneidad espacial causada por organismos, particularmente por plantas. Otro factor que contribuye son las modificaciones ambientales causadas por la adición de nitrógeno. En la sucesión secundaria, al principio existe una combinación de alta disponibilidad de nutrientes minerales, tasas de crecimiento rápido y ciclos de vida cortos de muchas de las especies colonizadoras lo que conduce a un mayor reemplazo de especies que el que ocurre en una sucesión tardía. Sin la entrada de propágulos durante la sucesión el número de especies en competencia inevitablemente puede disminuir. Con la entrada de propágulos, la riqueza puede incrementar en los estados intermedios pero generalmente podría disminuir cuando la comunidad se aproxima al equilibrio competitivo. Mientras que la diversidad entre los competidores dominantes en la comunidad casi siempre disminuye durante la sucesión tardía, el total de diversidad de la comunidad frecuentemente continua aumentando, como resultado de especies

intersticiales que son capaces de sobrevivir en condiciones ambientales alteradas y en la heterogeneidad ambiental creada por las plantas dominantes (Huston, 1994).

Diversidad y formas de crecimiento en el ambiente de páramo.

De acuerdo con Luteyn (1992) florísticamente el páramo es un ecosistema único y extremadamente diverso: hasta 60% de sus 3000-4000 especies de plantas vasculares son endémicas. Los elementos florísticos del páramo son principalmente derivados de la flora neotropical holártica y del sur del área Austral-antártica.

Las adaptaciones de las especies vegetales al ambiente pueden adoptar una gran variedad de formas de crecimiento. Para definir las formas de crecimiento se han desarrollado varios sistemas basados en combinaciones de caracteres morfológicos, anatómicos y fenomorfológicos, tales como altura de la planta, protección de las yemas, estacionalidad, etc. El sistema de Raunkiaer (Raunkiaer, 1934) se basa en un solo carácter, el cual corresponde esencialmente en la manera como sobreviven al largo período invernal (nieve), dependiendo de la altura y protección de las yemas. Algunos autores han aplicado esta clasificación a las formas de vida de las plantas de los páramos en Colombia (Sturm, 1978; Vargas y Zuluaga, 1985).

En los páramos se pueden distinguir diferentes tipos de comunidades dominantes por una o varias formas de vida. En este trabajo se utilizó el término forma de vida como la apariencia morfológica de una planta. Una comunidad de plantas dominada por una forma de vida determinada hace un tipo fisonómico único, por ejemplo, pajonal, pajonal-frailejónal, arbustal etc. Las plantas se clasificaron en las siguientes formas de vida: rosetas caulescentes, rosetas acaulescentes, macollas, bambusoides, cojines, hierbas, hierbas radicales o estoloníferas, y arbustos.

En este capítulo se analizan los cambios en la vegetación del páramo a través de la sucesión secundaria luego de un período de cultivo de papa. Se busca conocer el ritmo de la recuperación a lo largo de la sucesión para determinar la duración óptima del descanso que permite reestablecer la riqueza y la diversidad del páramo. Para desarrollar ello se plantearon los siguientes objetivos:

- Evaluar los cambios en la cobertura, diversidad de especies y composición florística a través de la sucesión secundaria, determinando el período de tiempo requerido para la recuperación de las características de la vegetación natural.
- Evaluar los cambios en la composición y distribución de las formas de vida a través de la sucesión.
- Determinar el efecto del disturbio en los cambios de la vegetación y en la relación especies nativas-especies introducidas.
- Mediante el uso de técnicas de análisis multivariado determinar cuáles son las variables edáficas (análisis físico-químicos y de nitrógeno mineral en el suelo) que controlan la distribución de las especies en cada una de las edades sucesionales.

De acuerdo a la hipótesis del disturbio intermedio se esperan mayores valores de riqueza y diversidad de especies en las etapas intermedias de la sucesión donde la frecuencia del disturbio disminuye

Respecto a la cobertura y el número de formas de vida deben aumentar al final de la sucesión. Además esperamos un cambio secuencial en las abundancias de las especies dominantes en cada una de las etapas sucesionales.

5.2 METODOS

Los resultados corresponden al muestreo de 6 edades sucesionales en tres fincas diferentes para un total de 18 parcelas. Los estados corresponden a las siguientes edades: parcelas después de la cosecha (10 meses después de la cosecha), parcelas de 3 años, de 6-8 años, de 8-12 años, en sucesión avanzada de 12-15 años y parcelas de páramo natural sin evidencias de uso desde por lo menos más de 20 años. En la elección se tuvo en cuenta la información más completa con respecto a su historia pasada, intensidad de uso, tipos de suelo y topografía más o menos similares.

Para medir los cambios en la estructura de la vegetación a través de la sucesión, en cada edad se delimitaron tres sub-parcelas de un área de 10 x 10m y por medio del método del cuadrado puntuado (Greig-Smith, 1983) se determinó la cobertura de 100 puntos escogidos al azar. Con la ayuda de una varilla, en cada punto se registró si había o no contacto de las

diferentes especies o de suelo desnudo. El número de puntos en los que la especie está presente sobre el número total de puntos, expresado en porcentaje equivale a la cobertura de dicha especie.

5.2.1. Diversidad

La comparación del número de especies y los cambios en diversidad entre edades sucesionales se realizó mediante los siguientes índices:

- **Riqueza absoluta de especies:** expresado por el número total de especies para cada edad sucesional.
- **Índice de Shannon (H).**

Definido en términos de la abundancia a través de la información de cobertura de las especies por:

$$H = \ln N - \frac{1}{N} \sum_{i=1}^s (p_i \ln p_i) n_i$$

donde p_i = la proporción de contactos de la especie "i"; n_i = el número total de contactos de la especie "i"; N= el número total de contactos.

➤ **Equidad J**

Equidad o uniformidad se refiere al patrón de distribución de los individuos entre las diferentes especies. Esta medida de equidad compara el índice Shannon observado con la distribución de individuos en las especies observadas, lo que llevaría la diversidad al máximo.

Si H es el índice Shannon observado, el máximo valor que este podría tomar es $\ln(S)$, donde S es el número total de especies en el hábitat :

$$J = H/\ln(S).$$

La equidad oscila entre 0 y 1.0, donde 1.0 representa la situación en la que todas las especies son igualmente abundantes (Magurran 1998).

5.2.2 Análisis por formas de vida

A partir de la matriz total de cobertura de especies se le asignó a cada una la forma de crecimiento y luego se calculó el número de contactos por cada forma de vida y el promedio para cada edad sucesional.

5.2.3 Cambios en la vegetación en el gradiente de recursos ambientales a través de la sucesión.

El estudio de la sucesión secundaria en esta etapa se realizó mediante un enfoque ecosistémico donde se relacionó la distribución de las especies en relación con el medio ambiente. Mediante un análisis multivariado con técnicas de ordenamiento y clasificación se puede aproximar el conocimiento de la estructura y funcionamiento del ecosistema.

Al igual que la clasificación, la ordenación comprende un conjunto de técnicas que tienen por objeto ubicar variables u observaciones provenientes de un espacio multidimensional, en unas pocas dimensiones manteniendo sin embargo una alta calidad de información. La mayor proximidad de unos u otros en un plano de coordenadas cartesianas, permite establecer los grupos afines entre sí. Cuando las especies están relacionadas linealmente con un único gradiente ambiental, se espera que el primer eje de ordenación contenga toda la *varianza*, pero lo cierto es que en ecología esto casi nunca sucede y se necesita la expresión de un segundo o tercer eje de ordenación (Ramírez, 1999).

El método de clasificación permitió agrupar los censos similares simplificando el conjunto de observaciones, al igual que provee información acerca de los patrones de distribución de las especies.

Adicionalmente, para visualizar la secuencia de las especies de mayor cobertura a lo largo de la sucesión y establecer más claramente especies indicadoras para cada edad se realizó un análisis de Promedios ponderados o de la relación *varianza-promedio* (Jongman *et al.* 1995).

El promedio ponderado se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$\mu = \frac{\sum_{i=0}^n Y_i X_i}{\sum_{i=0}^n y_i}$$

Donde Y_i = abundancia de la especie en la parcela i
 X_i = tiempo en descanso de la parcela i .

Para la tolerancia:

$$Tolerancia = \sqrt{\frac{\sum_{i=0}^n Y_i(X_i - \mu)^2}{\sum_{i=0}^n Y_i X_i}}$$

Los cálculos se realizaron solamente para las especies que estuvieron presentes en más de una parcela.

5.2.4 Análisis estadístico,

Para determinar los cambios y las diferencias de la diversidad según la edad de la sucesión, se evaluaron estadísticamente las diferencias mediante análisis de ANOVA paramétrico de dos vías. Las comparaciones de promedios se realizaron mediante la prueba de comparaciones de Duncan. Los índices de diversidad se calcularon con la ayuda del programa DIVERSITY AND RICHNESS de Henderson.

En el análisis por forma de vida y porcentaje de cobertura se establecieron los valores promedio y su variación con la edad sucesional. Para las primeras 5 especies con mayor porcentaje de cobertura se realizó una comparación de especies tempranas, intermedias y tardías en la sucesión.

Análisis multivariado.

A partir de las matrices de cobertura y de las variables ambientales provenientes de los análisis físico-químicos y de nitrógeno mineral del suelo se realizó un análisis conjunto mediante los siguientes métodos de análisis multivariados con la ayuda del programa de computación BIOSTAT II, ver. 3.5.

Mediante un análisis de gradiente con la técnica de ordenación (DCA) "*Detrended Correspondence Analysis*" se procedió a deducir las variables ambientales que controlan la distribución de las especies en cada edad sucesional. En el análisis se utilizaron los datos de cobertura por especie y los datos de factores ambientales provenientes de cada unidad de muestreo es decir de cada parcela que en este caso corresponde a una edad sucesional.

Se evaluaron 33 variables edáficas y 133 especies, de la matriz se retiraron las especies con valores de cobertura menores de 0,5% y que solo estuvieron presentes en una de la réplicas, de este modo el total de especies consideradas en el análisis de vegetación se redujo a 102 especies de las 133 originales y 18 el número de censos.

El método DECORANA permite ordenar simultáneamente censos y especies, y por tal motivo, es posible observar la interrelación entre unos y otras. Está basado en el desarrollo del promedio recíproco. Las unidades de muestreo o las especies y los vectores señalan el sentido y la magnitud de las correlaciones de la variable externa con los ejes de ordenamiento. Este método se utilizó a partir de los valores de correlación de Pearson entre los pares de especies (Jongman et al. 1995).

Mediante la técnica de Análisis de Componentes Principales (ACP) se realizó una comparación de las variables físicoquímicas del suelo y del contenido de nitrógeno mineral y nitrógeno en la biomasa microbiana con cada una de las muestras. Estas corresponden a edades sucesionales diferentes. También se detectaron cuales variables ambientales son las que presentan mayor variación con la edad sucesional y sus relaciones entre sí.

El ACP es una técnica de ordenación que construye una variable teórica que minimiza el total de la suma de los cuadrados de los residuos después de ajustar líneas rectas a los datos. El ACP fue realizado para seleccionar las mejores variables que explican la variación de las 33 variables disponibles. El ACP permite sintetizar la información contenida en el conjunto de edades, en un número reducido de variables construidas como combinación lineal de las variables originales. También permite reconocer las edades más disímiles en cuanto a las variables ambientales del suelo (Jongman et al. 1995).

La estructura de la vegetación también fue clasificada según el método de TWINSpan (*two-way indicator species analysis*) (Hill et al., 1979) que realiza una clasificación política divisible de los censos (edades sucesionales) con base en la presencia de las especies, que son así mismo clasificadas gracias a su distribución. Posteriormente y acorde con el valor asignado, genera para cada especie y censo un número de *pseudoespecies*, a partir de las cuales realiza la clasificación. Por tratarse de un método divisible, el total de censos se disocia inicialmente en dos grupos y así, sucesivamente; en cada división se indican las especies responsables de la misma según su presencia en unas y otras entidades. Estas especies son llamadas especies diagnóstico y son definidas como especies exclusivas o casi exclusivamente

encontradas únicamente en un solo grupo, donde estas especies presentan un desarrollo óptimo (Jongman, et al. 1995). Las comunidades están indicadas con un número romano y con los nombres de dos especies, la primera especie (especie diagnóstico) se encuentra exclusivamente en las parcelas que forman parte de la comunidad; la segunda especie tiene una alta abundancia y frecuencia en las parcelas de la comunidad.

5.3 RESULTADOS

5.3.1 Diversidad de las Especies

El número total de especies encontradas incluyendo los musgos, hepáticas y líquenes fue 133. Están distribuidas en 29 familias de las cuales dos familias son las mejor representadas tanto en géneros como en especies: Asteraceae (25 especies) y Poaceae (17 especies) (Anexo). La riqueza de especies y los índices de diversidad encontrados en cada una de las edades sucesionales se presentan en la Tabla 5.1. El menor número de especies (13) se encontró en la edad de 10 meses de sucesión y aumentó a un máximo de 28 especies en el páramo natural a la edad >de 20 años (Figura 5.1). Entre edades sucesionales se presentaron diferencias muy significativas en el número de especies.

Tabla 5.1. Índices de diversidad de acuerdo a la edad sucesional. Valores promedio \pm 1SD. Las letras minúsculas distintas en los promedios indican diferencias significativas entre las edades según la prueba de Duncan ($p=0.05$)

Edad sucesional años	Número de especies	Índice Shannon	Equidad
10 m	12.67 \pm 6.75 a	1.34 \pm 0.45 a	0.27 \pm 0.09 a
3	17.44 \pm 2.55 ab	2.05 \pm 0.25 b	0.42 \pm 0.05 b
6-8	20.33 \pm 4.72 abc	2.19 \pm 0.35 b	0.45 \pm 0.07 b
8-12	22.56 \pm 2.88 bd	2.39 \pm 0.20 b	0.49 \pm 0.04 b
12-15	26.89 \pm 4.31 cd	2.39 \pm 0.14 b	0.49 \pm 0.03 b
> 20	27.78 \pm 4.38 d	2.45 \pm 0.16 b	0.51 \pm 0.03 b
ANOVA	$F_{(5,10)}= 6.6, p=0.01$	$F_{(5,10)}= 6.1, p=0.01$	$F_{(5,10)}= 6.61, p=0.01$

La comparación de los promedios mediante la prueba de Duncan registró diferencias altamente significativas ($p\leq 0.001$) entre la edad de 10 meses y las edades de mayor edad sucesional: 12-15 y >de 20 años. Diferencias muy significativas ($p\leq 0.01$) entre la edad 10

meses y la edad de 8-12 años y entre las edades 3 y >de 20 años. Diferencias significativas ($p < 0.05$) se encontraron entre las edades 3 y 12-15 años y entre las edades 6-8 y >de 20 años.

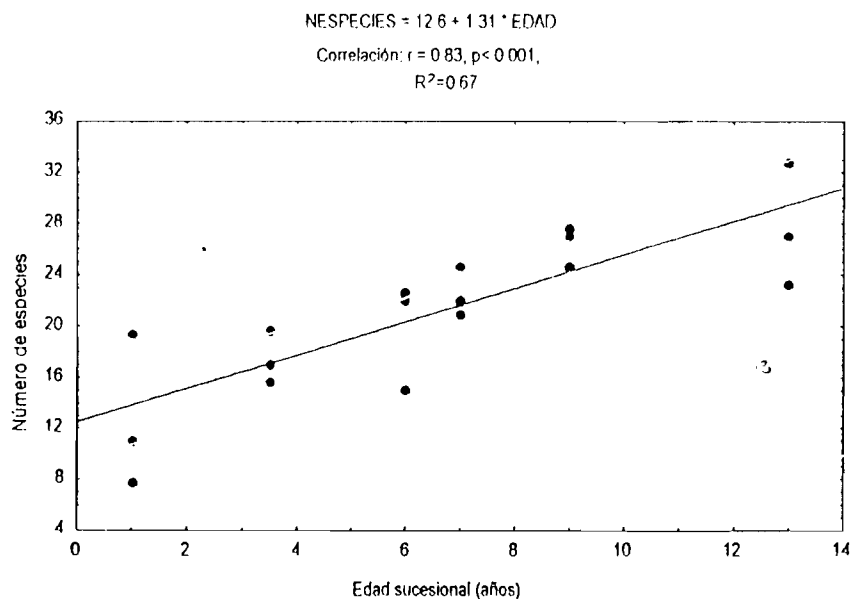


Figura 5.1 Variación del número de especies de acuerdo a la edad sucesional.

Por otra parte, se presentó un ajuste lineal altamente significativo ($R^2 = 0.67, p < 0.001$) entre el número de especies y la edad sucesional (Figura 5.1).

Los resultados de diversidad obtenidos a partir de la estimación del índice de Shannon también aumentan su valor con la edad sucesional (Tabla 5.1). En las edades de 8-12 y 12-15 años los valores se igualan para luego aumentar nuevamente en la edad >20 años donde alcanza la mayor diversidad (2.45) (Figura 5.2). Se hallaron diferencias muy significativas entre las edades aunque según la prueba de comparación de promedios de Duncan solamente son significativas las diferencias entre la edad de 10 meses y las otras cinco edades así: diferencias muy significativas ($p \leq 0.01$) con las edades 3 y 6-8 años y diferencias altamente significativas ($p < 0.001$) con las edades 8-12, 12-15 y >20 años.

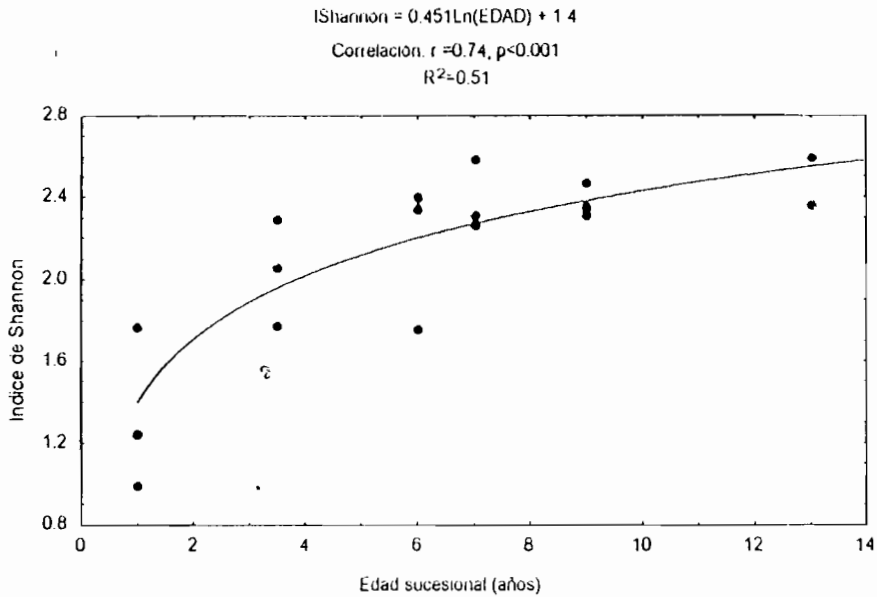


Figura 5.2. Variación del Índice de Shannon según la edad sucesional.

Además se presentó una correlación positiva altamente significativa entre el índice de Shannon y la edad de la sucesión. El mejor ajuste de los datos por estimación logarítmica correspondió a una curva exponencial con un aumento muy rápido de la diversidad en las primeras edades y luego más lento a partir de los 8 años (Figura 5.2).

La uniformidad de la distribución del número de individuos en cada especie representada por los resultados de equidad mostró para todas las edades valores intermedios (0.3 - 0.5) (Tabla 5.1).

Igualmente, en los valores de equidad se presentaron diferencias muy significativas entre las edades sucesionales (Figura 5.3) y la prueba de comparación de promedios solo encontró diferencias muy y altamente significativas entre la edad de 10 meses y las demás edades. A partir de los 8 años los valores de equidad son iguales 0.5 lo que estaría indicando un patrón igual de distribución de los individuos entre las diferentes especies.

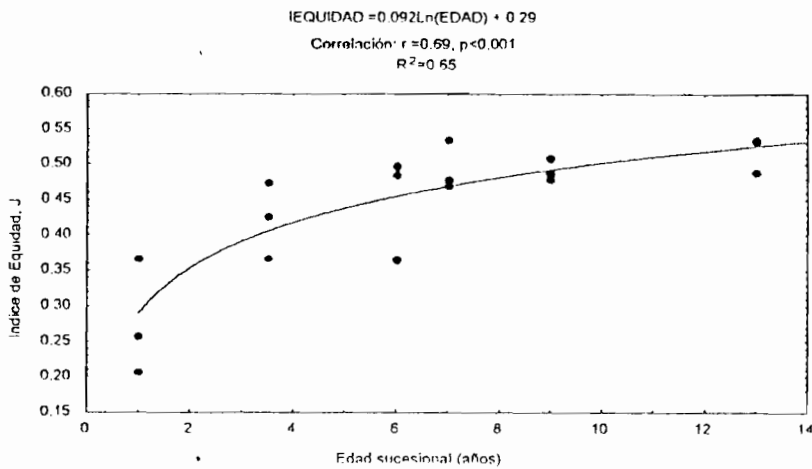


Figura 5.3 Variación del Índice de Equidad según la edad sucesional.

En la equidad también se presentó una correlación positiva altamente significativa con la edad de la sucesión y el mejor ajuste de los datos por estimación logarítmica correspondió a una curva exponencial con un aumento muy rápido de la diversidad en las primeras edades y luego más lento a partir de los 8 años (Figura 5.3).

Los resultados mostraron que la diversidad aumenta con la edad de la sucesión y hay mayor diversidad en las edades de 12-15 y > 20 años correspondientes a las comunidades más maduras y se presentó una tendencia al aumento del número de especies con la edad sucesional.

La riqueza de especies mostró un crecimiento lineal y el índice de Shannon y la equidad mostraron una tendencia a un aumento exponencial, con puntos de inflexión entre 8 y 15 años, lo que implica que con descansos menores la riqueza, diversidad y equidad se verían afectadas. El parámetro más sensible, que tarda más tiempo en reestablecerse es la riqueza.

Especies exclusivas para una sola edad sucesional.

Igualmente, el número de especies exclusivas fue alto a los 10 meses, luego disminuyó y volvió a aumentar a partir de los 12 años: 12 especies en la edad 10 meses, 2 en los 3 años, 4 para la edad 6-8 años, 1 en la edad 8-12 años, 13 para la edad 12-15 años y 18 en la edad > 20 años.

Las especies exclusivas para cada una de las edades son:

- Edad 10 meses: las hierbas *Ageratina gracilis*, *Arenaria serpyllifolia*, *Cerastium spl*, *Cerastium sp2*, *Galinsoga sp.*, *Plantago sp.*, *Stellaria recurvata*, *Spergula arvensis*. Las gramíneas *Eragrostis sp.*, *Lolium sp.*. La juncaceae *Juncus bogotensis* y retoños de algunas semillas de restos de la cosecha de papa *Solanum tuberosum*.
- Edad 3 años: las hierbas *Gnaphalium af. paramorum* y *Gnaphalium sp.*
- Edad 6-8 años: la gramínea *Agrostis breviculmis* y las hierbas *Gratiola bogotensis*, *Salvia palaeifolia* y *Veronica serpyllifolia*.
- Edad 8-12 años: la hierba *Pentacalia gracilis*.
- Edad 12-15 años: las hierbas *Castilleja integrifolia*, *Pentacalia sp.*, *Senecio abietinus*, los arbustos *Pernettya hirta* y *Gautheria hapalotrichia*. Las gramíneas *Agrostis toluensis* y *Cortaderia nitida*. La hepática *Heteroscyphus potyblepharis*. El musgo *Hypnum sp.*. Los licopodios *Huperzia*, *Lycopodium sp.*, *Lycopodium clavatum* y el líquen *Cladonia rangiferina*.
- Edad > 20 años: los arbustos *Aragoa abietina*, *Diplostegium phyticoides*, *Diplostegium revolutum*, *Pentacalia abietina*, *Pentacalia gynoxioides*, *Pentacalia nitida*. Las hierbas, *Eryngium humile*, *Lobelia tenera*, *Oritropium peruvianum*, *Orthrosanthus chimboracensis*, *Puya goudotiana*, *Puya nitida*. La cyperacea *Carex tristicha*. Las hepáticas *Breutelia spl.*, *Hepaticae spl.*, *Lepidozia sp.*. Los musgos *Racocarpus sp.* y *Sphagnum magellanicum*.

5.3.2 Análisis por Formas de Vida

En los páramos se pueden distinguir diferentes tipos de comunidades dominantes por una o varias formas de vida. Aquí se utilizó el término forma de vida como la apariencia morfológica de una planta. Una comunidad de plantas dominada por una forma de vida determinada hace un tipo fisonómico único de vegetación, por ejemplo, pajonal, pajonal-frailejónal, arbustal etc. Los resultados de los valores promedio para cada forma de vida y su variación con la edad sucesional se presentan en la Figura 5.4 y en la Tabla 5.2. Las plantas se clasificaron en las siguientes formas de vida.

1. ROSETAS CAULESCENTES (Caulirrósulas).

Esta forma de vida presenta una roseta terminal de hojas grandes, coriáceas, densamente pubescentes, pelos multiestratificados (Gobel, 1981), tallo recto, hasta dos metros de altura, cubierto por hojas muertas, en diferentes grados de descomposición, semileñoso, con médula gruesa; inflorescencias laterales, sistema radicular bien ramificado, semileñoso en la base, extenso y superficial. Presenta esta forma *Espeletia grandiflora* que solo está presente como adulto en edades avanzadas de la sucesión después de los 20 años (Figura 5.4 y 5.7).

2. PLANTAS DE ROSETA ACAULESCENTE (Acaulirrósula).

Este conjunto de forma de vida presenta gran variación (Figura 5.4). Son de tallos carnosos cortos y muy reducidos como en *Espeletia argentea*, *Paepalanthus columbiensis* y *Acaena cylindristachia* o muy ramificados y de hojas reducidas como en *Paepalanthus karstenii*. De hojas herbáceas o coriáceas, pubescentes o glabras, inflorescencia terminal o lateral, acumulación de materia orgánica entre los tallos o como necromasa en pie. La especie *Lachemilla aphanoides* también presentó mayor cobertura en las primeras edades de la

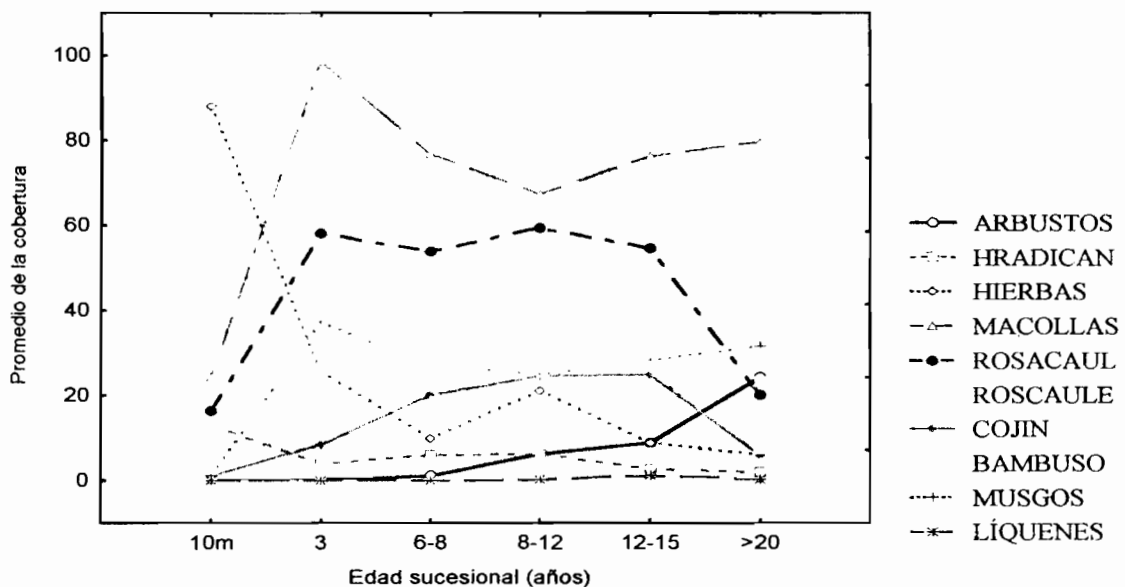


Figura 5.4. Variación de las formas de vida para cada una de las edades sucesionales. En el eje y se muestra el promedio de la cobertura para cada forma de vida en 100 m².

sucesión 3, 6-8 años (Figura 5.5).

3. PLANTAS FORMADORAS DE MACOLLAS.

Es la forma de vida dominante en todas las etapas de la sucesión a excepción de los 10 meses y junto con las formas en roseta caracterizan la fisonomía de la vegetación del páramo (Figura 5.4). Las macollas constituyen formas herbáceas de tallos y hojas que crecen densamente compactos a partir de la planta inicial. Se caracterizan por tener hojas acintadas o filiformes, generalmente xeromorfas, lámina convoluta y numerosas inflorescencias que se originan en el centro de la macolla. Comprende el grupo de las gramíneas, por ejemplo: *Calamagrostis effusa*, *Agrostis humboldtiana*, *Agrostis breviculmis*.

4. PLANTAS BAMBUSOIDES

En la vegetación estudiada solo se presentó *Chusquea tessellata*, de tallos duros arqueados o rectos, hojas esclerófilas, presenta poca altura, aproximadamente 50-80 cm, y se presenta sólo en los ambientes más húmedos. La dominancia de esta forma de vida en la fisonomía de la vegetación es indicador de páramos húmedos (Cleef, 1981). Esta forma solo está presente en edades avanzadas de la sucesión, después de los 20 años (Figura 5.7).

5. PLANTAS FORMADORAS DE COJINES.

Este grupo está compuesto por un conjunto de especies que forman pequeños cojines o grandes masas compactas. Por ejemplo *Oreobulus venezuelensis*, de hojas cortas y rígidas, el arbusto *Arcytophyllum muticum*, formador de cojines laxos, de hojas xeromorfas, muy reducidas, raíces adventicias dispersas entre la materia orgánica acumulada entre los tallos semileñosos y en *Geranium sibbaldioides*. Cleef (1980) estudió los aspectos fitogeográficos, ecología y florística de las principales comunidades formadoras de cojines del páramo. Las formas en cojín están presentes en todas las edades pero son más importantes en las edades de 8-12 y 12-15 años, al final de la sucesión disminuyen en importancia. (Figura 5.4).

6. HIERBAS.

En esta clase se incluyen las plantas no lignificadas en todos sus órganos, tanto aéreos como subterráneos, como: *Stellaria recurvata*, *Stachys elliptica*, *Halenia asclepiadae*, *Bidens*

triplinervia, etc. Constituye la forma de vida dominante en el inicio de la sucesión (Figura 5.4 y 5.5).

7. HIERBAS RADICANTES.

Esta forma de vida incluye las plantas que crecen extendiendo los tallos rasantes sobre el suelo y/o con rizomas o estolones bajo los primeros centímetros del suelo. Presentan raíces adventicias como en *Rumex acetosella*, *Sysirinchum jamesonii*, *Carex pygmaea*, *Carex bonplandii* y *Rhynchospora macrocheta*. Es notoria su mayor abundancia al inicio de la sucesión, en la edad de 10 meses, donde alcanza coberturas de más del 80% (Figura 5.4). *Rumex acetosella* es la especie que alcanza mayor cobertura, con un promedio de 87% a la edad de 10 meses para luego disminuir drásticamente a 24% a los 3 años y luego desaparecer (Figura 5.5).

8. ARBUSTOS

Forma un conjunto de plantas con tallos leñosos o semileñosos, frecuentemente ramificados desde la base, hojas esclerófilas en la mayoría de las especies, glabras o densamente pubescentes, altura variable entre 20 cm a 1 metro. En este grupo están plantas como *Aragoa abietina*, *Hypericum juniperinum*, *H. goyanesii*, *Arcytophyllum nitidum*. Solo incrementan su cobertura a más del 20% en la edad >20 años (Figura 5.4).

En las primeras edades de la sucesión se reconocieron 5 formas de vida las que incrementan a 9 en las edades de 12-15 y >20 años, aumentando también en diversidad de especies y a la vez presentando una mayor estratificación (Figura 5.4).

También es importante llamar la atención sobre la presencia de los musgos durante todo el desarrollo sucesional (Tabla 5.2). Los mayores valores promedio de cobertura se encontraron en la edad de 3 años (37.44) y en la edad >20 años (31.67) donde *Breutelia chrysea* es la especie más importante porque aporta mayor cobertura (Figura 5.6).

Tabla 5.2. Valores promedio de cobertura por forma de vida según la edad sucesional. A= arbustos, H= hierbas, HR= hierbas radicantes, MA= macollas, RA= rosetas acaules, RC= rosetas caulescentes, C= formas en cojin, B= formas bambusoides, M= musgos. L= líquenes.

Edad Sucesional Años	A	H	HR	MA	RA	RC	C	B	M	L
10m	0.33	13.22	88.11	24.33	16.56	0.00	1.22	0.00	1.11	0.00
3	0.11	4.00	26.00	98.67	58.22	0.00	8.56	0.11	37.44	0.00
6-8	1.22	6.00	9.89	76.78	53.78	0.00	20.11	0.00	27.11	0.11
8-12	6.22	6.22	21.22	67.44	59.44	0.00	24.67	0.00	25.22	0.22
12-15	8.89	2.78	9.00	76.22	54.67	0.11	25.00	0.00	28.33	1.11
>20	24.44	1.89	6.00	79.67	20.22	23.56	6.00	7.11	31.67	0.33

Las macollas están presentes durante todas las edades sucesionales con altos porcentajes de cobertura y están representadas principalmente por gramíneas en las que hay un reemplazo de especies según la edad. A los 10 meses y a los 3 años los mayores porcentajes de cobertura lo aportan *Anthoxanthum odoratum* y *Agrostis humboldtiana* (Figura 5.5). En las edades 6-8 y 8-12 años sigue siendo importante en cobertura *Anthoxanthum odoratum* y aumentan las especies *Paspalum hirtum* y *Agrostis trichodes* (Figura 5.6). Al final de la sucesión y en las parcelas del páramo regenerado la mayor cobertura de las macollas lo aportan las especies nativas *Calamagrostis effusa* y *Festuca dolicochylla* (Figura 5.7).

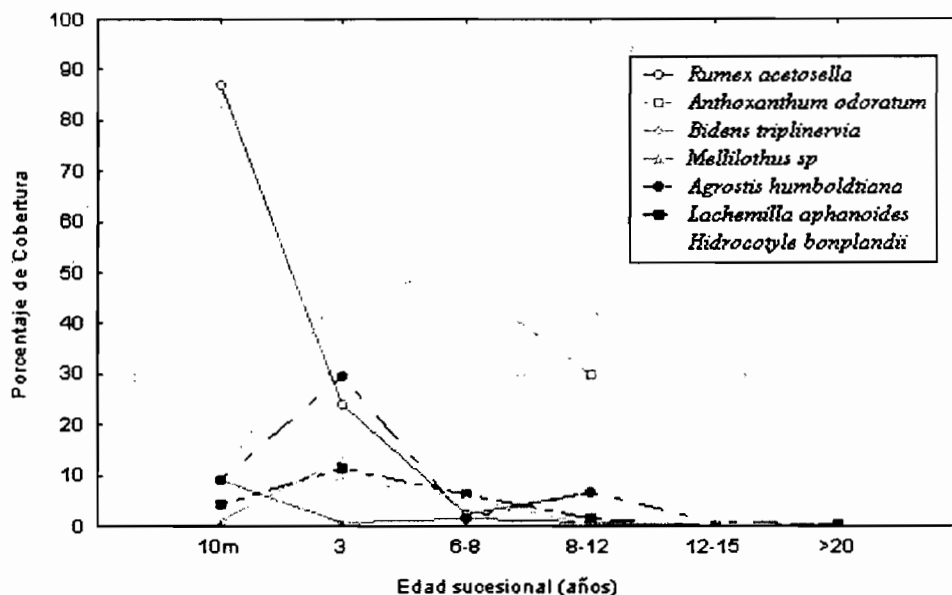


Figura 5.5. Variación de la cobertura de las especies tempranas más abundantes según la edad sucesional.

La cobertura de los arbustos es más importante en la edad >20 años, los pocos contactos evaluados a los 10 meses corresponden a retoños de sepas que permanecen después del arado, como fue el caso de *Ageratina gracilis* y *Pentacalia vaccinioides*. Las especies con mayor cobertura al final de la sucesión fueron *Pernettya prostrata* y *Aragoa abietina*.

Los líquenes presentaron porcentajes muy bajos de cobertura y están presentes al final de la sucesión (Figura 5.4).

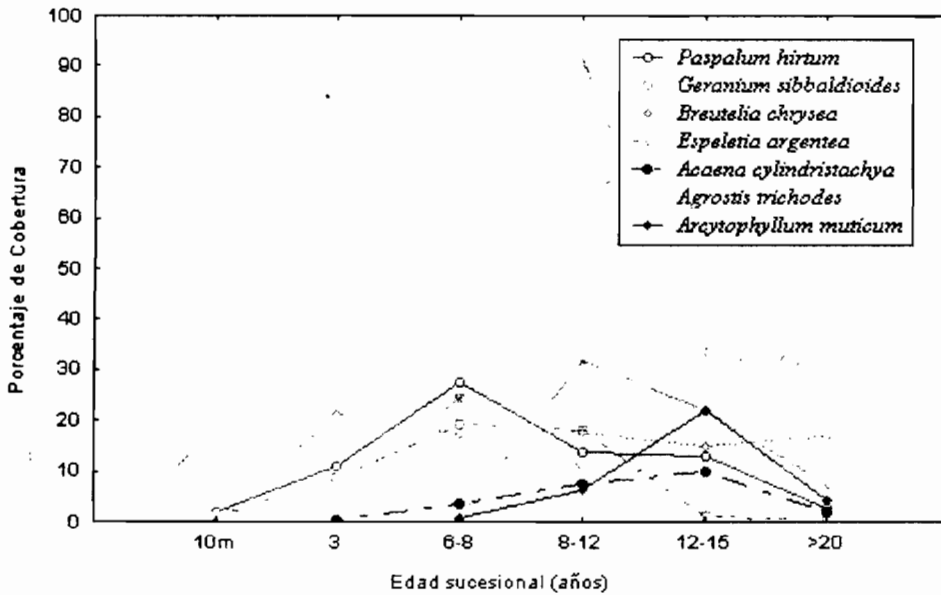


Figura 5.6. Variación del porcentaje de cobertura para las especies intermedias más importantes según la edad sucesional.

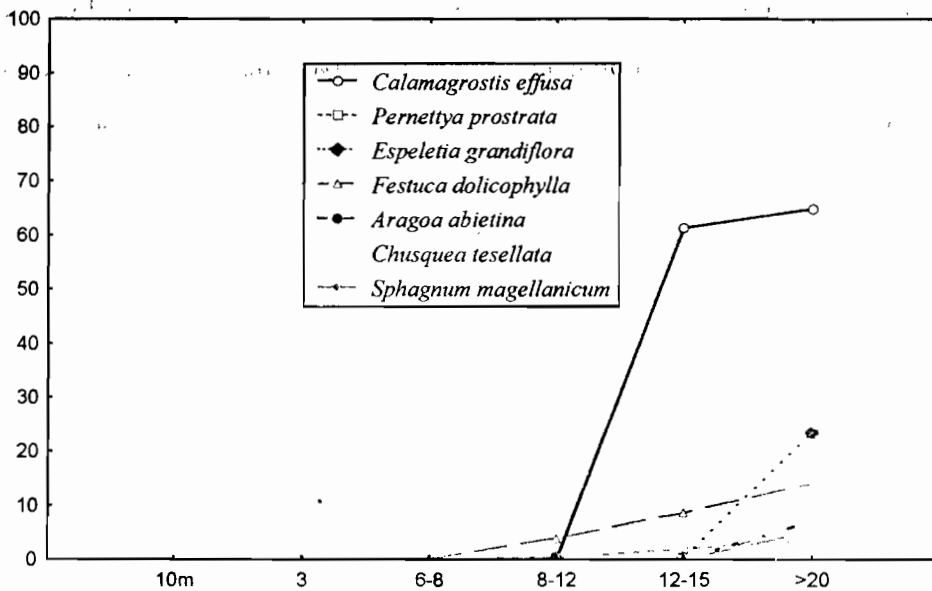


Figura 5.7. Variación del porcentaje de cobertura para las especies tardías más abundantes según la edad sucesional.

Al analizar la cobertura total por edad se encontró mayor cobertura a los 3 años, pero debe tenerse en cuenta que la evaluación se realizó cuando aún no se había incluido el pastoreo, luego la cobertura disminuye a los 6 años para comenzar a recuperarse a los 8 años de edad y luego disminuir lentamente (Figura 5.8).

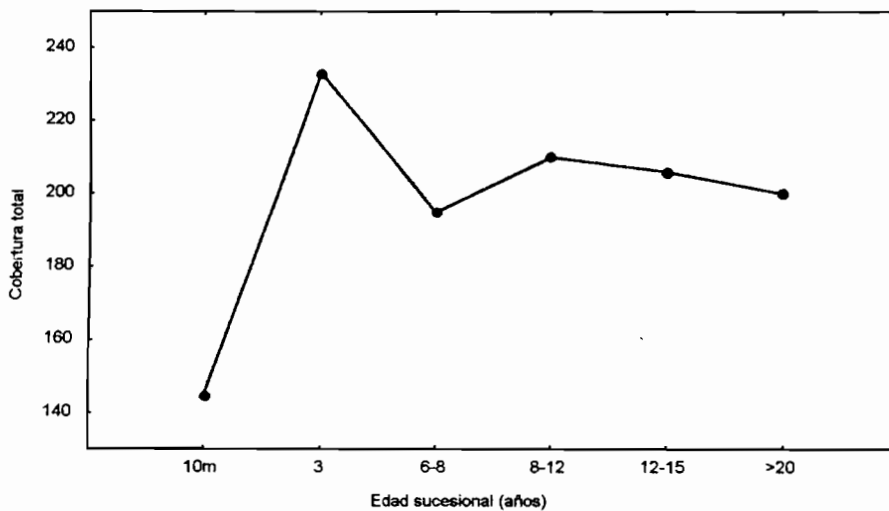


Figura 5.8. Variación de la cobertura total por edad sucesional

5.3.3 Cambios de la vegetación en el gradiente de recursos a través de la sucesión

El análisis de ordenación fue llevado a cabo con los datos de cobertura de las especies encontradas en cada una de las edades sucesionales. La Figura 5.9 muestra la ordenación de las especies y la Figura 5.10 la ordenación de las parcelas obtenidas por el método DECORANA. El listado de los códigos y las especies empleados en la figura se presentan en la Tabla 5.3. El autovalor más alto correspondió al primer eje 0.73 y su longitud (de 4.6 desviaciones estándar) implicó una buena separación de las especies tempranas de la sucesión y las especies que caracterizan el páramo regenerado y natural. En el extremo derecho del primer eje se ubicaron especies tempranas como *Rumex acetosella*, *Poa pratensis*, *Lolium sp.*, *Stachys elliptica*, *Gnaphalium sp.*, *Lupinus colombiensis*, *Mellilothus sp.* (Figura 5.9a). La ubicación de estas especies coincide con la ordenación de las parcelas de 10 meses y una replica de 3 años que corresponden con las primeras edades de la sucesión (Figura 5.10a).

En contraste, las especies tardías asociadas con las parcelas de mayor edad sucesional se ubicaron en el extremo izquierdo del primer eje. Especies como: *Calamagrostis effusa*, *Espeletia grandiflora*, *Paepallanthus karstenii*, *Hypericum goyanesii*, *Pernettya prostrata*, *Arcytophyllum muticum*; otras gramíneas como *Festuca dolichophylla* y *Calamagrostis planifolia*; también aparece *Lycopodium clavatum*. (Figura 5.9a) Igualmente, las parcelas de mayor edad sucesional, las de 12-15 y >20 años se ubican en este extremo del gráfico (Figura 5.10a).

En el centro se ubicaron las parcelas de edades intermedias 3, 6-8 y 8-12 años y las especies *Anthoxanthum odoratum*, *Lachemilla aphanoides*, *Trifolium repens*, *Holcus lanatus*, *Geranium sibbaldioides*, el musgo *Breutelia chrysea* y *Espeletia argentea*. Estas edades corresponden a las parcelas donde está presente el efecto del pastoreo (Figura 5.9a).

El segundo eje de ordenamiento con un autovalor de 0.18 y una longitud de 1.75 desviaciones estándar separó en extremos opuestos la réplica de >20 años de la finca 1 (E201) de las otras dos replicas de esta edad (E202 y E201) (Figura 5.10a). En la primera, las especies asociadas son *Pentacalia ledifolia*, *Oreobulus obtusangulus* y el líquen *Cora pavonia*. Las otras dos réplicas están más asociadas a las especies *Bartsia santolinaefolia*,

Chusqueatessellata, el helecho *Blechnum loxense*, el musgo *Campylopus sp2* y la hepática *Lepidozia sp.* (Figura 5.9 a y b).

TIEMPO

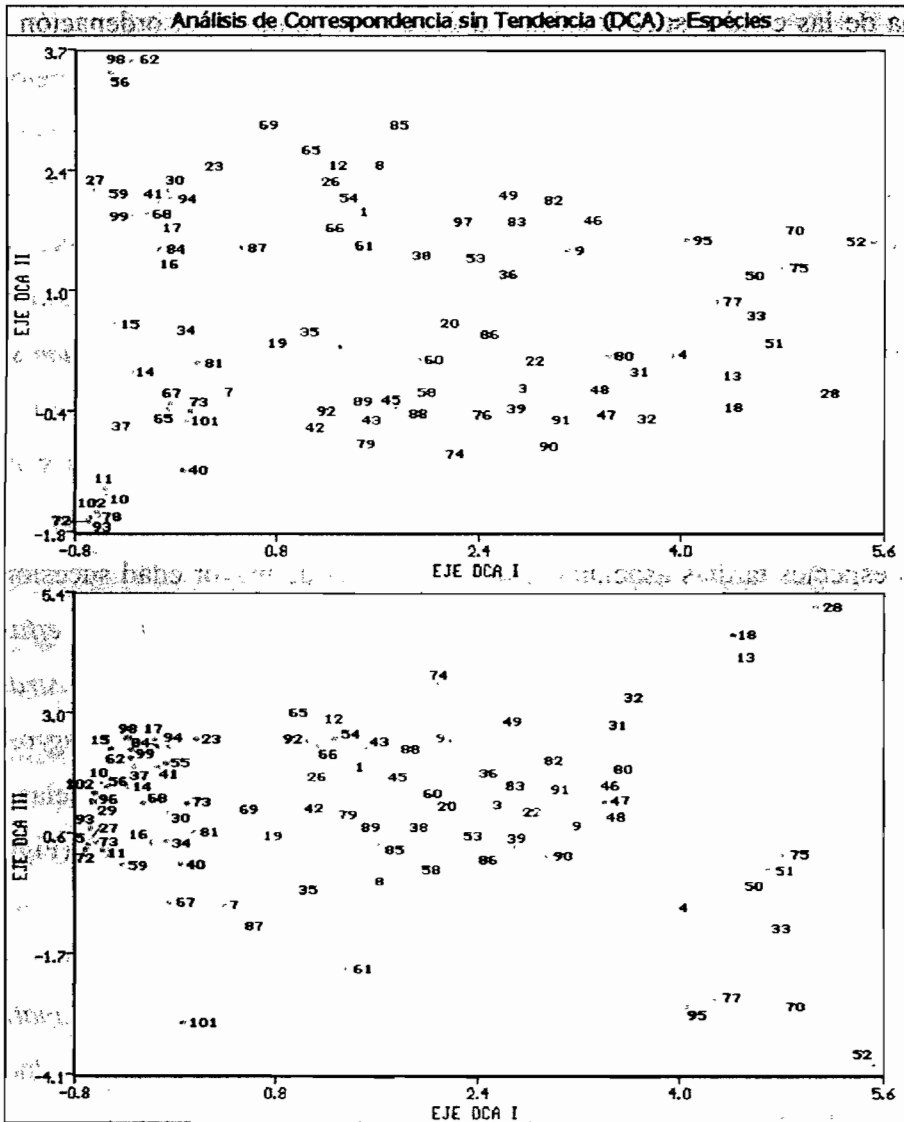


Figura 5.9. Diagrama de ordenación de las especies por DCA. Páramo de Cruz Verde, Colombia.

El análisis realizó una buena separación de las especies tempranas de la sucesión y las especies que caracterizan el páramo regenerado y natural. En el extremo derecho del primer eje se ubicaron las especies tempranas, *Rumex acetocella* (75), *Poa pratensis* (70), *Lolium* sp. (52), *Stachys elliptica* (77), *Gnaphalium* sp. (33), *Mellilothus* sp. (51). Las especies tardías se ubicaron en el extremo izquierdo del primer eje, *Calamagrostis effusa* (14), *Espeletia grandiflora* (27), *Paepallanthus karstenii* (59), *Hypericum goyanésii* (41), *Pernettya prostrata* (68), *Arcytophyllum muticum* (7), *Festuca dolichophylla* (30), *Calamagrostis planifolia* (16), *Lycopodium clavatum* (84). En el centro se ubicaron las parcelas de edades intermedias con efecto de pastoreo y con las especies *Anthoxanthum odoratum* (9), *Lachemilla aphanoides* (48), *Trifolium repens* (80), *Holcus lanatus* (47), *Geranium sibbaldioides* (36), el musgo *Breutelia chrysea* (89) y *Espeletia argentea* (26). El código y la respectiva especie se presentan en la siguiente página.

Tabla 5.3. Listado de códigos y especies utilizadas en el ordenamiento de DECORANA

CODIGO	ESPECIE	CODIGO	ESPECIE
1.	<i>Acaena cylindristachya</i>	52.	<i>Lolium sp.</i>
2.	<i>Agrostis breviculmis</i>	53.	<i>Niphogeton glaucescens</i>
3.	<i>Agrostis trichodes</i>	54.	<i>Nertera granadensis</i>
4.	<i>Agrostis humboldtiana</i>	55.	<i>Oreobolus venezuelensis</i>
5.	<i>Aragoa abietina</i>	56.	<i>Oreobolus obtusangulus spp. rubrovaginatus</i>
6.	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	57.	<i>Oritrophium peruvianum</i>
7.	<i>Arcytophyllum muticum</i>	58.	<i>Paepalanthus columbiensis</i>
8.	<i>Arcytophyllum nitidum</i>	59.	<i>Paepalanthus karstenii</i>
9.	<i>Anthoxantum odoratum</i>	60.	<i>Paspalum hirtum</i>
10.	<i>Bartsia santolinaefolia</i>	61.	<i>Pentacalia acutetina</i>
11.	<i>Blechnum loxense</i>	62.	<i>Pentacalia ledifolia</i>
12.	<i>Bacharis tricuneata</i>	63.	<i>Pentacalia gynoxioides</i>
13.	<i>Bidens triplinervia</i>	64.	<i>Pentacalia nitida</i>
14.	<i>Calamagrostis effusa</i>	65.	<i>Pentacalia vaccinioides</i>
15.	<i>Calamagrostis bogotensis</i>	66.	<i>Pentacalia flor blanca</i>
16.	<i>Calamagrostis planifolia</i>	67.	<i>Pernettya hirta</i>
17.	<i>Castilleja integrifolia</i>	68.	<i>Pernettya prostrata</i>
18.	<i>Cerastium arvense</i>	69.	<i>Pernettya prostrata var postrata</i>
19.	<i>Carex pygmaea</i>	70.	<i>Poa pratensis</i>
20.	<i>Carex bonplandii</i>	71.	<i>Puya goudotiana</i>
21.	<i>Carex tristicha</i>	72.	<i>Puya nitida</i>
22.	<i>Compuesta flor lila, blanca</i>	73.	<i>Rhynchospora macrocheta</i>
23.	<i>Danthonia secundiflora</i>	74.	<i>Relbunium hipocarpicum</i>
24.	<i>Diplostephium phyllicoides</i>	75.	<i>Rumex acetosella</i>
25.	<i>Diplostephium revolutum</i>	76.	<i>Salvia palaeifolia</i>
26.	<i>Espeletia argentea</i>	77.	<i>Stachys elliptica</i>
27.	<i>Espeletia grandiflora</i>	78.	<i>Chusquea tessellata</i>
28.	<i>Eragrostis sp.</i>	79.	<i>Sysirinchum jamesonii</i>
29.	<i>Eryngium humile</i>	80.	<i>Trifolium repens</i>
30.	<i>Festuca dolicophylla</i>	81.	<i>Valeriana hirta</i>
31.	<i>Gamocheta americana</i>	82.	<i>Veronica serphyllifolia</i>
32.	<i>Galium trianae</i>	83.	<i>Viola stipularis</i>
33.	<i>Gaphalium lanudo</i>	84.	<i>Lycopodium clavatum</i>
34.	<i>Gautheria hapalotrichia</i>	85.	<i>Leptodontium cf. wallisii</i>
35.	<i>Gentianella corymbosa</i>	86.	<i>Polytricum</i>
36.	<i>Geranium sibbaldoides</i>	87.	<i>Pleurozium shreberi</i>
37.	<i>Geranium santanderensis</i>	88.	<i>Polytricum juniperinum</i>
38.	<i>Halenia asclepiadae</i>	89.	<i>Breutelia chrysea</i>
39.	<i>Hydrocotyle bonplandii</i>	90.	<i>Didymodon sp.</i>
40.	<i>Hydrocotyle splenobba</i>	91.	<i>Bryum argenteum</i>
41.	<i>Hypericum goyanesii</i>	92.	<i>Campylopus</i>
42.	<i>Hypericum juniperinum</i>	93.	<i>Campylopus</i>
43.	<i>Hypericum mexicanum</i>	94.	<i>Hypnum amabile</i>
44.	<i>Hypericum strictum</i>	95.	<i>Thuidium peruvianum</i>
45.	<i>Hypochoeris sessiliflora</i>	96.	<i>Sphagnum magallanicum</i>
46.	<i>Hypochoeris radicata</i>	97.	<i>Peltigera</i>
47.	<i>Holcus lanatus</i>	98.	<i>Cora pavonia</i>
48.	<i>Lachemilla aphanoides</i>	99.	<i>Cladonia</i>
49.	<i>Lachemilla orbiculata</i>	100.	<i>Cladonia rangiferina</i>
50.	<i>Lupinus colonbiensis</i>	101.	<i>Heteroscyphus polyblepharis</i>
51.	<i>Mellilothus sp</i>	102.	<i>Lepidozia</i>

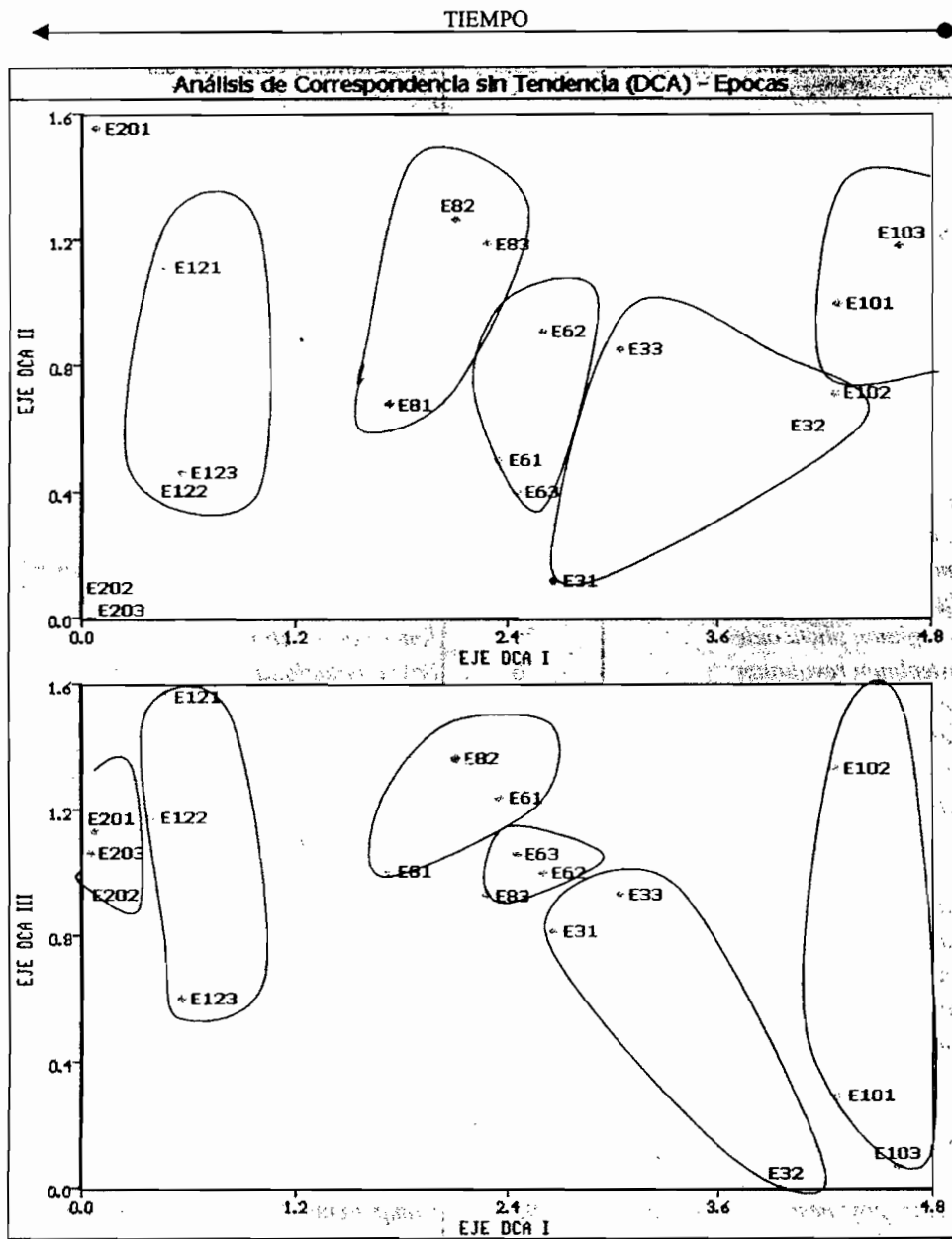


Figura 5.10. Diagrama de ordenación de las especies por DCA. Páramo de Cruz Verde, Colombia. E10= parcelas con 10 meses de edad después de la cosecha, E3= parcelas con tres años, E6= parcelas entre 6-8 años, E8= parcelas entre 8-12 años, E12= parcelas entre 12-15 años, E20= parcelas >20 años, páramo natural.

En la Figura 5.10 b donde se representó la ordenación del primer y tercer eje de ordenamiento (autovalor = 0.09 y longitud = 0.97) se mantienen las mismas separaciones de las edades anteriormente mencionadas. El tercer eje separa la réplica 2 de 10 meses de edad (E102) de las réplicas (E101, E103 y E32). La primera réplica está asociada a la presencia de las especies *Cerastium arvense*, *Bidens triplinervia* y la gramínea *Eragrostis sp.* mientras que en las otras réplicas son más importantes las especies *Stachys elliptica*, *Gnaphalium sp.*, las gramíneas *Poa pratensis*, *Lolium perenne*, *Agrostis humboldtiana* y el musgo *Thuidium peruvianum* (Figura 5.9b).

Para explicar la ubicación de las especies y las edades respecto a las variables ambientales, es decir las variables edáficas evaluadas, se aplicó un Análisis de Componentes Principales obteniéndose los siguientes resultados:

Con los primeros 4 ejes principales se explica el 74.84% de la variación total de los datos (Tabla 5.4). Con un 98% de confiabilidad ($\alpha=0.02$) las variables pH y fósforo (P) están correlacionadas positivamente (0.58 y 0.62 respectivamente) con el primer componente principal I (Tabla 5.5). Las variables del contenido de nitrógeno en la biomasa microbiana para la época de lluvias (BMH) y para la época seca (BMS) están correlacionadas negativamente (-0.61 y -0.70). El porcentaje de arena (AR) está correlacionado negativamente (-0.63) con el segundo componente principal II. El fósforo (P) y el contenido de amonio en la época seca (NH4S) están correlacionados negativamente (-0.65 y -0.58) con el tercer componente III (Tabla 5.5).

Las variables que más contribuyen en la variación del primer componente son en orden: los contenidos de nitrógeno en la biomasa microbiana en la época seca y en la época húmeda (BMS, BMH) y el fósforo (P). En el biplot (Figura 5.11) se observa que los vectores de estas variables están dirigidos hacia la izquierda coincidiendo con la ubicación de las parcelas de mayor edad, entre 8 y >20 años (E201, E123, E121, E81). Las réplicas de las edades E82 y E83 hay una excepción ya que se ubican al extremo derecho de la gráfica y están más relacionadas con mayor contenido de limos y menor valor de pH respectivamente.

Tabla 5.4. Autovalores (valores "eigen") y porcentajes de la varianza explicada para las variables edáficas consideradas en el muestreo.

Eje.	Autovalor	Porcentajes (%)	
		Observado	Acumulado
1.	8.49	32.64	32.64
2.	5.26	20.25	52.89
3.	3.08	11.84	64.72
4.	2.63	10.12	74.84
5.	1.94	7.48	82.31
6.	1.22	4.70	87.01
7.	1.09	4.17	91.19
8.	0.85	3.25	94.44
9.	0.66	2.54	96.98
10.	0.48	1.87	98.85
11.	0.26	0.99	99.84
12.	0.22	0.87	> 100%
13.	0.17	0.66	> 100%

Las parcelas de edades tempranas en la sucesión: 10 meses y 6 años se ubican en el extremo derecho del gráfico (Figura 5.11 a y b) y los vectores de las variables de pH y fósforo (P) aumentan hacia la derecha indicando que éstas variables disminuyen con el aumento de la edad sucesional. La variable con más peso en el componente II es el porcentaje de arena (AR) que se correlacionan positivamente con la parcela E31. En el tercer componente principal III vuelve a ser el fósforo (P) la variable con más peso seguida por la variable del contenido de amonio para la época seca (NH₄S).

Del análisis fueron excluidas las variables: relación C/N por presentar alta correlación con el porcentaje de nitrógeno total. Las variables nitrógeno mineral total en las épocas de lluvias y seca y las variables porcentaje del contenido de amonio y nitratos respecto al nitrógeno mineral total para las épocas de lluvias y seca por presentar porcentajes de correlación altos con los contenidos de amonio y de nitratos.

De la matriz de correlación (Tabla 5.6) se destacan las correlaciones positivas entre el porcentaje de nitrógeno total y la capacidad de intercambio catiónico (0.89), entre el contenido relativo de humedad en el suelo en la época de lluvias y la capacidad de intercambio catiónico (0.87), el porcentaje de carbono (0.78), el porcentaje de nitrógeno total (0.74) y el contenido de aluminio (0.51).

Correlaciones positivas menos fuertes se presentaron entre el nitrógeno en la biomasa microbiana con el porcentaje de saturación del aluminio (0.57 para la época de lluvias y 0.59

para la época seca). Entre el contenido de fósforo y el porcentaje de arcillas (0.39), el contenido de magnesio (0.63) y el contenido de bases totales (0.48). El contenido de nitrógeno en la biomasa microbiana para la época seca presentó correlación positiva con el contenido relativo de humedad (0.69), de sodio (0.42) y de carbono (0.39) (Tabla 5.6).

Las mayores correlaciones negativas se encontraron entre el porcentaje de saturación del aluminio y el porcentaje de saturación de bases (-0.77), el contenido de bases totales (-0.72) y el calcio (-0.75). El nitrógeno en la biomasa microbiana para las épocas seca y de lluvias con el pH (-0.52 y -0.72 respectivamente) y el pH con el contenido de aluminio (-0.68) y con el porcentaje de carbono (-0.60). (Tabla 5.6).

Adicionalmente, el contenido de nitrógeno en la biomasa microbiana para la época de lluvias presentó correlación negativa con el fósforo (-0.42) y con el porcentaje de saturación de bases (-0.42) y para la época seca con el fósforo (-0.46), con el porcentaje de saturación de bases (-0.61) y con el contenido de calcio (-0.65) (Tabla 5.6).

Análisis de la vegetación con TWINSpan.

Los resultados del análisis con TWINSpan se presentan en la Tabla 5.7 que muestra la secuencia de las divisiones correspondientes a cada etapa sucesional. En total se formaron 5 grupos con patrones semejantes. Hacia la derecha se encuentran las parcelas de menor edad sucesional que corresponden a parcelas con 10 meses después de la cosecha del cultivo de papa (E101, E102, E103) y una de las replicas con 3 años de edad (E32). En posición opuesta, al extremo derecho se encuentran las parcelas con mayor edad sucesional que corresponden a las parcelas del páramo natural y de páramo regenerado en las cuales no hay presencia de pastoreo.

Existen también especies que muestran una distribución muy dispersa, lo que da como resultado frecuencia muy bajas. En total 34% de las especies tienen una frecuencia de 1 (especies únicas). Los grupos florísticos creados por el análisis según el gradiente de edad sucesional y de vegetación con especies tardías a vegetación más temprana son los siguientes:

Tabela 5.6. Matriz de los coeficientes de correlación lineal entre las variables ambientales consideradas para las diferentes estaciones del muestreo. Valores en negrilla indican variables significativamente correlacionadas al 95% de confiabilidad ($P = 0,05$; $g.l. = 24$)

	AR	L	ARC	DENA	pH	Al	Sal.	CO	N	MO	CIC	Ca	Mg	Na	K	ST	SB	p	SMH	SMS	NH4H	NH4S	NO3H	NO3S	CHRH	CHRS
AR	1,00																									
L	-0,58	1,00																								
ARC	-0,57	-0,36	1,00																							
DENA	-0,25	0,23	0,05	1,00																						
pH	-0,55	0,48	0,28	0,22	1,00																					
Al	0,10	-0,31	0,20	-0,48	-0,68	1,00																				
Sal	0,03	-0,17	0,14	-0,17	-0,44	0,69	1,00																			
CO	0,55	-0,42	-0,20	-0,64	-0,60	0,48	0,27	1,00																		
N	0,10	-0,39	0,27	-0,58	-0,16	0,36	0,21	0,76	1,00																	
MO	0,56	-0,42	-0,20	-0,64	-0,60	0,48	0,27	1,00	0,76	1,00																
CIC	0,08	-0,19	0,09	-0,53	-0,22	0,46	0,33	0,75	0,88	0,75	1,00															
Ca	0,23	-0,24	-0,02	-0,09	-0,02	-0,22	-0,76	0,02	-0,10	0,02	-0,28	1,00														
Mg	-0,19	0,38	0,14	0,13	0,13	-0,04	-0,47	-0,19	-0,14	-0,19	-0,05	0,58	1,00													
Na	0,40	-0,07	-0,39	-0,44	-0,37	0,17	-0,23	0,49	0,25	0,49	0,32	0,26	-0,04	1,00												
K	0,20	-0,21	-0,20	-0,62	-0,43	0,35	-0,11	0,82	0,66	0,82	0,66	0,22	-0,04	0,64	1,00											
ST	0,20	-0,30	-0,04	-0,17	-0,08	-0,10	-0,72	0,15	0,57	0,14	-0,08	0,96	0,71	0,35	0,37	1,00										
SB	0,05	-0,06	0,00	0,11	0,10	-0,30	-0,77	-0,25	-0,34	-0,25	-0,51	0,93	0,64	0,13	-0,01	0,88	1,00									
p	-0,19	-0,18	0,39	-0,10	0,23	0,03	0,26	0,09	0,29	0,09	0,28	0,38	0,63	-0,09	0,14	0,48	0,34	1,00								
SMH	0,07	-0,05	0,00	0,09	-0,72	0,54	0,57	0,14	-0,06	0,14	0,09	-0,49	-0,22	-0,30	-0,09	-0,44	-0,42	-0,42	1,00							
SMS	0,12	-0,02	-0,06	-0,31	-0,52	0,50	0,59	0,39	0,28	0,39	0,41	-0,66	-0,34	0,42	0,15	-0,56	-0,61	-0,46	0,82	1,00						
NH4H ^e	0,07	-0,25	0,20	-0,21	0,35	-0,21	-0,03	-0,14	-0,14	-0,14	0,04	-0,06	-0,15	-0,23	-0,09	-0,12	-0,16	-0,06	-0,26	0,38	1,00					
NH4S	-0,22	0,01	0,14	-0,12	0,50	-0,41	-0,46	-0,20	0,01	-0,20	-0,01	0,48	-0,21	-0,26	-0,06	0,53	0,38	0,37	-0,50	-0,38	0,26	1,00				
NO3H	0,44	0,29	-0,56	0,25	0,14	-0,50	-0,06	-0,01	-0,21	-0,01	-0,17	-0,21	-0,34	-0,26	0,02	-0,29	-0,21	-0,23	-0,33	-0,29	0,35	0,10	1,00			
NO3S	0,44	-0,35	0,04	0,31	-0,17	-0,08	0,20	-0,10	-0,14	-0,09	-0,09	-0,18	-0,22	-0,16	-0,38	-0,28	-0,22	-0,15	0,21	0,15	-0,25	0,00	1,00			
CHRH	0,15	-0,14	0,04	-0,47	-0,39	0,51	0,48	0,78	0,74	0,78	0,87	-0,48	-0,15	0,46	0,48	-0,31	-0,56	0,19	0,37	0,56	-0,12	-0,24	-0,33	-0,02	1,00	
CHRS	0,23	-0,26	0,09	-0,58	-0,28	0,48	0,60	0,72	0,73	0,72	0,84	-0,67	-0,38	0,39	0,40	-0,55	-0,74	-0,05	0,37	0,89	-0,13	-0,25	-0,23	0,04	0,89	1,00

Tabla 5.7. Comunidades florísticas según la clasificación de TWINSPLAN. Páramo de Cruz Verde, Colombia.

ESPECIE	EIDADES SUCESIONALES													PRESENCIA		FRECUENCIA		ABUNDANCIA				
	E202	E203	E121	E122	E123	E201	E81	E92	E83	E33	E61	E62	E63	E31	E101	E102	E103	E32	f	(%)	Total	Media
Het po					1.0														1	5.6	1.0	0.06
Gla m					1.7														1	5.6	1.7	0.09
Cor po						0.3													1	11.1	0.7	0.04
Hyp am					1.7														2	11.1	2.7	0.15
Lyc cl					1.7	1.7	0.7												3	16.7	7.0	0.39
Pen hi						0.3	0.3												2	11.1	0.7	0.04
Cam ha					1.0	2.3	2.0												3	16.7	5.3	0.30
Cac in					0.3	0.7													2	11.1	1.0	0.06
Chi 2	0.3				0.3	0		0.3											4	22.2	1.7	0.09
Val bir		0.3			0.7	2	3.0		0.7										5	27.8	6.3	0.35
Ore ab	0.3				0.3	0.3		3.0											4	22.2	3.0	0.17
Lep ich		3.3																1	5.6	3.3	0.19	
Spa ma	2.3	13.7																	2	11.1	16.0	0.89
Cam 2	0.3	0.3																	2	11.1	0.7	0.04
Chu we	15.7	5.7							0.3										3	16.7	21.7	1.20
Par ni	1.3																		1	5.6	1.3	0.07
Par ge	1.3	0.3																	2	11.1	1.7	0.09
Pen ni	1.0																		1	5.6	1.0	0.06
Pen ge	2.3	1.0																	2	11.1	3.3	0.19
Ori pe		1.7																	1	5.6	1.7	0.09
Hyp st	4.7	1.0																	2	11.1	5.7	0.32
Ery hu	0.3	1.3																	2	11.1	1.7	0.09
Dip re	0.3	0.3																	2	11.1	0.7	0.04
Dip ph	5.3	0.7																	2	11.1	6.0	0.33
Cam tr	0.3	1.3																	2	11.1	1.7	0.09
Am ab	14.0	7.3																	2	11.1	21.3	1.19
Ger os	0.3	0.3			1.3														3	16.7	2.0	0.11
Esp ge	18.3	16.3	0.3			36.0													4	22.2	71.0	3.94
Ble le	3.3	4.7			0.3	1.0	0.3												5	27.8	9.7	0.54
Par ha	1.7	0.3			0.3	0.7	2.3	0.3											6	33.3	5.7	0.31
Ore re	1.0	1.3			0.7	3.7													5	27.8	7.3	0.41
C. pl	2.3	2.7			2.3	0.7	3.0	2.7											7	38.9	14.7	0.82
Col ba	0.7	1.3			1.0														4	22.2	3.7	0.20
Col of	60.3	60.3	60.3	71.7	52.0	47.3													6	33.3	361.0	20.06
Bar os					0.3														2	11.1	2.0	0.11
Par pp					0.3	0.7	1.0												4	22.2	3.0	0.17
Pen le					3.7	1.3	0.3	0.7	0.3										6	33.3	15.7	0.87
Par pr	1.7	0.7			2.3	1.3	2.0	5.0	0.3	0.7									9	50	17.3	0.96
Cam ra	0.7	0.3			0.7	1.3	1.7	0.3						0.3					9	50	7.0	0.39
Dan se					5.7	2.3		1.7											6	33.3	12.3	0.69
Cam pi	0.3	1.3			6.0	1.3	10.7	2.0	1.0	0.3				1.3					12	66.7	39.0	2.17
Hyp ge		3.3			1.7	0.3	0.3	3.0	0.3					0.3					9	50	10.0	0.55
Ery do	13.0	1.0			12.7	3.0	9.0	25.3	11.7	0.3				0.3					10	55.6	81.0	4.50
Aer mu	5.7	6.0			1.3	23.0	12.0	1.0	5.3	1.7	12.0			2.0					11	61.1	100.3	5.57
Sys ja		0.3				0.3								0.7					3	16.7	1.3	0.07
Rhy ma	2.0	1.7			0.3	0.7	1.0	1.0	0.3					0.3					10	55.6	8.0	0.44
Pen ni	0.3	0.3					1.3								0.7				4	22.2	2.7	0.15
Hyp ju	3.0	0.3			0.3		0.3	0.3	1.7	1.0				1.3					9	50	8.7	0.48
Plc th	2.7				1.0	0.3	25.7	9.0	1.0	0.3	3.0			4.0					11	61.1	50.3	2.80
Pen						0.3													2	11.1	0.7	0.04
Pen an						0.3													2	11.1	0.7	0.04
Esp ar	1.0				30.7	15.3	11.3	22.0	38.3	30.3	27.0			3.0					9	50	188.0	10.44
Bac ts					1.3														2	11.1	2.7	0.15
Hyp me	0.3				0.3				0.3										4	22.2	2.0	0.11
Hyl sp	1.0													0.3					2	11.1	1.3	0.07
Aer ni	0.7				1.0	1.3		1.0						10.0					5	27.8	14.0	0.78
Thu pe	0.3					0.3	0.3							0.3					6	33.3	4.7	0.26
Cam sl	1.3					0.7													4	22.2	3.7	0.20
Rel hip		0.3																	2	11.1	0.7	0.04
Par ab	28.7	10.7			8.7	17.7	18.7	3.3	39.7	8.7	5.3	18.0	12.0	11.7	28.0	45.7			16	88.9	267.4	14.85
Par hi	3.3	1.7			6.7	13.3	19.0	3.3	20.7	11.7	8.7	15.3	52.7	25.0	5.3	17.3	1.0	2.0	17	94.4	210.7	11.70
Hyp se	0.7	3.0			1.0	2.0	0.3	0.3	2.3	0.7	1.7	2.0	12.3		1.0				13	72.2	29.3	1.63
Aer er					15.3	5.0	9.3	1.0	0.3	9.0	13.3	1.0	8.0	0.3	2.3				12	66.7	65.7	3.65
Nor ge	0.3				3.7									3.0					7	38.9	9.0	0.50
Lep wa						0.3		0.3		2.0	6.7			7.7	0.3				7	38.9	28.0	1.56
Hal as	1.3	0.7			0.3	1.3	0.7	0.3	1.0	5.0	7.3	0.3	1.3		1.7				13	72.2	25.7	1.43
Cor bo		0.7			0.7	1.7	2.0	0.3	1.3		2.7	1.7		6.0	19.7	1.3			12	66.7	32.7	1.82

ESPECIE	EIDADES SUCESIONALES														PRESENCIA		FRECUENCIA		ABUNDANCIA										
	E202	E203	E121	E122	E123	E201	E81	E82	E83	E84	E61	E62	E63	E21	E101	E102	E103	E32	i	%	Total	Media							
<i>Podige</i>								0.7					0.3						0	0	1	1	1	2	11.1	1.0	0.06		
<i>Palte</i>							4.7							1.0					0	0	1	1	1	3	16.7	9.3	0.52		
<i>Viu se'</i>									0.3				1.0	0.3					0	0	1	1	1	3	16.7	1.7	0.09		
<i>Pue ro</i>							0.7												0	0	1	1	1	2	11.1	1.0	0.06		
<i>Ver se</i>													1.0						0	0	1	1	0	1	1	5.6	1.0	0.06	
<i>Sal pa</i>												0.3							0	0	1	1	0	1	1	5.6	0.3	0.02	
<i>Age br</i>													0.3						0	0	1	1	0	1	1	5.6	0.3	0.02	
<i>Dry ur</i>												1.0							0	0	1	1	0	0	4	22.2	20.0	1.11	
<i>Pbu el</i>																			0	0	1	1	0	0	1	5.6	28.0	1.56	
<i>Com sl</i>									0.7	0.7	1.0			0.7	0.3				0	0	1	1	0	0	5	27.8	3.3	0.19	
	1.7	0.3						1.7		0.3	3.0	1.7	0.3					0.3	0	0	1	0	1	8	44.4	9.3	0.52		
<i>Cor sl</i>		0.3			1.3	2.3	0.3	9.3	25.3	19.7	14.0	25.3	10.3	22.3	4.7	1.7	2.0		5.0	0	0	1	0	1	13	83.3	146.0	8.11	
<i>Tri re</i>												9.3	5.7	3.0	0.7	3.0			0	0	1	0	0	1	9	50	26.3	1.46	
<i>Lau er'</i>								1.7				0.3	0.7						0	0	1	0	0	1	4	22.2	3.0	0.17	
<i>Hil bo</i>						3.3				1.3		10.0	3.0	3.3	27.0	1.3	0.3	0.3	1.0	0	0	1	0	0	1	10	55.6	51.0	2.83
<i>Ant od</i>							1.7	34.7	53.7	81.0	41.0	76.3	27.3	51.3	16.0	4.3	7.3	14.3	0	0	1	0	0	1	12	66.7	409.0	22.72	
<i>Age tr</i>				0.7	0.3	0.3	14.7	17.7	8.0	19.3	14.3	40.0	35.3		0.3	3.0		3.7	0	0	1	0	0	1	13	72.2	157.7	8.76	
<i>Lau up</i>		1.3				0.3	0.7	2.0	1.7	8.0	6.3	1.3	11.7	21.0	7.3	4.3	1.3	5.0	0	0	1	0	0	0	14	77.8	72.3	4.02	
<i>Tal la</i>							0.7	0.3	1.0				6.3	7.7			1.3	5.3	0	0	1	0	0	0	7	38.9	22.3	1.24	
<i>Gal tr</i>											0.3						0.3		0	0	1	0	0	0	3	16.7	1.0	0.06	
<i>Hyp ru</i>							0.3	0.7	0.7	2.0					0.3	0.3		0.3	0	0	0	1	1	8	44.4	5.0	0.28		
<i>Sta el</i>													6.3	0.7	1.3		0.3		0	0	1	0	1	4	22.2	2.7	0.15		
<i>Gum um</i>				0.3				0.7		1.0	0.3	0.3	1.3	0.7		2.0	0.3		0	0	1	0	1	9	50	7.0	0.39		
<i>Rosa uc</i>							2.7	2.3	15.7	31.7	2.0	2.0	3.3		95.0	67.7	98.3	40.0	0	0	0	1	0	0	11	61.1	360.7	20.04	
<i>Yoa pr</i>									0.3	0.7					0.3		2.0		0	0	0	1	0	0	4	22.2	3.3	0.19	
<i>Sal pa</i>																	2.0		0	0	0	1	0	0	1	5.6	2.0	0.11	
<i>Alciblo</i>																	3.0		0	0	0	1	0	0	2	11.1	41.7	2.32	
<i>Exp bu</i>								0.3					0.3		1.0	0.3	0.3		0	0	0	1	0	0	5	27.8	2.3	0.13	
<i>Cimp la</i>																	1.0		0	0	0	1	0	0	1	5.6	1.0	0.06	
<i>Cru sp</i>															2.0				0	0	0	1	0	0	1	5.6	2.0	0.11	
<i>Bid tr</i>						0.3	0.3	1.3	1.0	2.0	4.0		1.0	0.7	1.3	25.3			0	0	0	1	0	0	10	55.6	37.3	2.07	
<i>Are se</i>																	1.3		0	0	0	1	0	0	1	5.6	1.3	0.07	
<i>Nip gl</i>		1.0				0.3		1.0	2.7							0.3		1.3	0	0	0	0	0	7	38.9	7.3	0.41		
<i>Cor ur</i>		0.3							0.3							3.0			0	0	0	0	0	3	16.7	3.7	0.20		
<i>Age bu</i>		5.0		2.0		1.0	13.7	1.0	5.7	1.0	3.3		1.0	16.0	16.7	3.7	7.3	71.3	0	0	0	0	0	14	77.8	148.7	8.26		
	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
							0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
							0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TOTAL ESPECIES	46	44	38	40	36	35	29	31	37	25	29	20	35	23	16	29	13	19											

I *Calamagrostis effusa*-*Espeletia grandiflora*.

Edades: E202, E203.

Este grupo está representado por dos muestras, corresponden a edades >20 años de sucesión y tomadas como parcelas con páramo natural. Corresponde a la comunidad dominante de *Espeletia grandiflora* y *Calamagrostis effusa* descrita por Lozano y Schnetter (1976) en el páramo de Cruz Verde. No existe efecto de pastoreo. El mayor porcentaje de cobertura lo aportan las especies *Calamagrostis effusa* (65%) y *Espeletia grandiflora* (17.3%), le siguen en importancia el musgo *Breutelia chrysea*, *Chusquea tessellata*, *Festuca dolicophylla*, *Aragoa abietina* y *Arcythophyllum muticum*.

II *Calamagrostis effusa*-*Espeletia argentea*.

Edades: E121, E122, E123, E201

Corresponde a las parcelas con vegetación de páramo regenerado, con edades entre 12-15 años y una de las réplicas de la edad >20 años. Sin influencia de pastoreo. La especie *Calamagrostis effusa* aporta el mayor porcentaje de cobertura (58%) seguida por *Espeletia argentea* (22.1%). También están presentes *Arcythophyllum muticum*, *Festuca dolicophylla*, *Breutelia chrysea*, *Paspalum hirtum*, *Acaena cylindristachya* y *Carex pygmaea*.

3

III *Espeletia argentea*-*Anthoxantum odoratum*.

Edades: E81, E82, E83

Las parcelas de este grupo presentan entre 8 y 12 años de edad en la sucesión y en algunas fincas se incluye ocasionalmente el pastoreo de mulas.

El mayor porcentaje de cobertura lo aportó la especie *Espeletia argentea* (31.87%) seguida por *Anthoxantum odoratum* (30.03%). Otras especies que aparecen son: *Geranium sibbaldoides*, el musgo *Breutelia chrysea* sigue siendo importante en cobertura así como, *Paspalum hirtum*, *Arcythophyllum muticum* y *Acaena cylindristachya*.

IV *Anthoxantum odoratum*-*Agrostis trichodes*.

Edades: E33, E61, E62, E63, E31.

En este grupo están presentes las parcelas de 6-8 años de sucesión y dos réplicas de la edad de 3 años. En estas edades la influencia del pastoreo es mayor, en las edades de 3 años se

llegaron a contar entre 7-16 cabezas de ganado el cual es rotado de potrero cada 4 meses. La vegetación en estas edades está dominada por pastos y hierbas rasantes con alta cobertura total. Los mayores porcentajes de cobertura corresponden a las especies *Anthoxanthum odoratum* (55.4%) y *Agrostis trichodes* (23.4%). Le siguen en importancia *Paspalum hirtum*, *Breutelia chrysea*, *Geranium sibbaldoides*, *Lachemilla aphanoides*, *Hydrocotyle bonplandii*, *Rumex acetosella* y *Trifolium repens*.

V *Rumex acetosella*-*Agrostis humboldtiana*.

Edades: E101, E102, E103, E32.

Las parcelas de este grupo corresponden al inicio de la sucesión secundaria, con edades de 10 meses después de la cosecha del cultivo de papa. También quedó incluida la réplica 2 de la edad de 3 años. Las especies diagnósticas para esta edad son *Rumex acetosella* que aporta el 75.3% de cobertura y *Agrostis humboldtiana* con 24.8%. También aparecen *Anthoxanthum odoratum*, *Mellilothus sp.*, *Bidens triplinervia*, *Lachemilla aphanoides* y *Trifolium repens*.

Análisis de las especies con promedio ponderados.

En la figura 5.12 se observa la distribución de las 36 especies más importantes según la ordenación de los promedios. El valor promedio de cada especie indica el máximo de su distribución o la edad óptima en la que aparece y la tolerancia la dispersión entorno a la edad promedio.

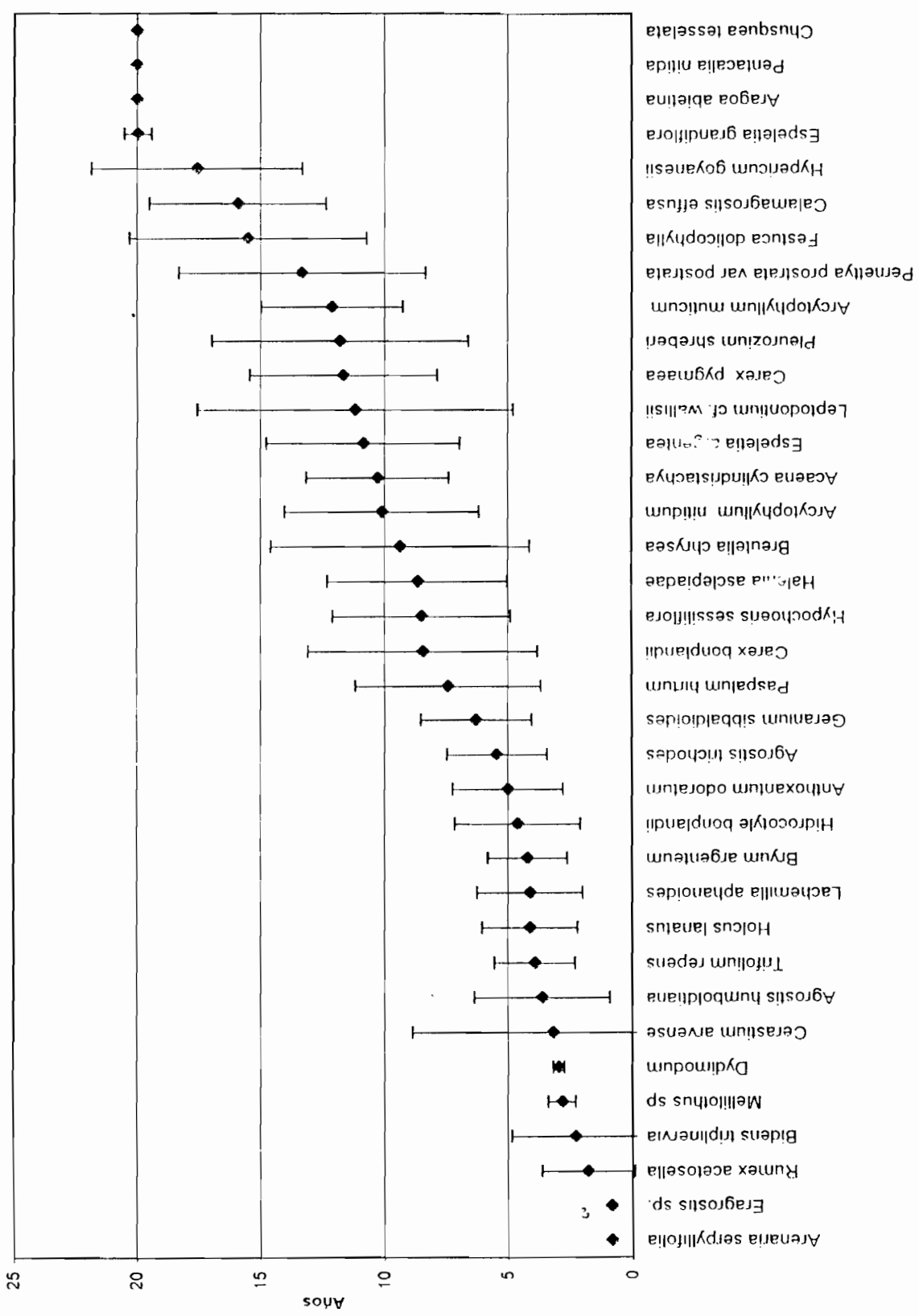
Entre las especies raras que tienen un rango de tolerancia pequeño se encuentran *Arenaria serpypholia* y *Eragrostis sp.* a los 2 años. *Mellilothus sp.* y el musgo *Dydimodum sp.* a los 3 años y *Espeletia grandiflora*, *Aragoa abietina*, *Pentacalia nitida* y *Chusquea tessellata* en la edad de 20 años.

Las especies más características por edad son las siguientes:

2 años: *Rumex acetosella* y *Bidens triplinervia*.

3 años. *Cerastium arvensis*.

Figura 5.12. Promedios ponderados y tolerancia de las principales especies según la edad de sucesión.



4 años: *Lachemilla aphanoides*, *Agrostis humboldtiana*, *Trifolium repens* y el musgo *Bryum argenteum*.

5 años: *Hydrocotyle bonplandii*, *Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis trichodes*.

6 años: *Geranium sibbaldioides*.

7 años: *Paspalum hirtum*.

8 años: *Carex bonplandii* y *Hypochoeris sessiliflora*.

9 años: *Halenia asclepiadae* y *Breutelia chrysea*.

10 años: *Arcytophyllum nitidum*, *Acaena cylindristachya* y *Espeletia argentea*.

12 años: *Arcytophyllum muticum*, *Carex pygmaea*, y los musgos *Pleurozium shreberi* y *Leptodontium cf. wallisii*.

15 años: *Festuca dolichophylla*.

16 años: *Calamagrostis effusa*.

18 años: *Hypericum goyanesii*.

20 años: *Espeletia grandiflora*, *Aragoa abietina*, *Pentacalia nitida* y *Chusquea tessellata*.

Las especies con más amplia tolerancia fueron *Cerastium arvensis* en la edad de 3 años y los musgos *Leptodontium cf. wallisii* en la edad de 6 años, *Breutelia chrysea* a los 9 años y *Pleurozium shreberi* a los 5 años.

5.4 DISCUSION

El aumento de la edad sucesional y los cambios en la intensidad de disturbio por pastoreo tienen gran efecto sobre la estructura de la vegetación y de las comunidades del páramo estudiado. Las tendencias de los cambios estructurales están relacionadas con cambios en la riqueza, dominancia, cobertura y reemplazo de especies de acuerdo al avance de la sucesión y cambios en el disturbio.

5.4.1 Diversidad

La riqueza de especies mostró un crecimiento lineal y el índice de Shannon y la equidad mostraron una tendencia a un aumento exponencial, con un crecimiento muy rápido al inicio de la sucesión y luego más lento con puntos de inflexión entre 8 y 15 años, lo que

implica que con descansos menores la riqueza, diversidad y equidad se verían afectadas. El parámetro más sensible, que tarda más tiempo en reestablecerse es la riqueza.

Las parcelas con edades sucesionales entre 3 y 6-8 años que tienen la mayor influencia de pastoreo presentan diversidades muy cercanas a las encontradas en el páramo regenerado, pero la presencia de especies endémicas y típicas exclusivas del páramo natural solo se da luego de 12-15 años de sucesión. En las edades tempranas e intermedias dominan las especies exóticas que colonizan rápidamente ambientes bajo disturbio.

Es así como en las edades 8-12 y 12-15 años se presentó igual valor de diversidad del Índice de Shannon, 2.39 y 2.38 respectivamente y a partir de los 8 años de edad los valores de Equidad son iguales, 0.5. Entonces podría pensarse que bajo las condiciones de manejo actual la diversidad del páramo se recupera a los 8 años de descanso. Lo que no es cierto cuando se analiza la proporción entre especies nativas-especies introducidas.

Para analizar este problema se realizó una comparación entre especies introducidas respecto a las nativas para cada una de las edades sucesionales (Anexo 1). La distinción se realizó con base en la clasificación de especies presentada por Verweij (1995). Se calculó el número promedio de contactos por edad para cada tipo de especies introducidas y nativas y se expresó en números absolutos y en proporciones relativas al número total. Los resultados son presentados en la tabla 5.7.

Se observó que en etapas intermedias (8-12 años) con intensidades bajas de pastoreo existe una ligera tendencia a aumentar el número de taxa. Sin embargo en las edades 3 y 6-8 años con pastoreo intenso a moderado la riqueza de especies es menor y el porcentaje de especies introducidas mayor (Tabla 5.7). En la figura 5.13 se observa como en las edades con influencia de pastoreo existe una buena proporción de especies introducidas (23-13%) que solo disminuyen a un 0.8-0.4% después de los 12 años de sucesión.

Esta tendencia también podría ser explicada por mayor diversidad de especies pioneras con mejores atributos para una rápida colonización en las etapas tempranas y no necesariamente podría estar influyendo el pastoreo, para dilucidar esta pregunta sería necesario adelantar estudios con exclusión de pastoreo.

Tabla 5.7 Comparación del número de especies nativas e introducidas para cada edad sucesional. Los resultados son expresados en números absolutos y en proporciones relativas respecto al total.

Edad sucesional Años	Número Total de especies Promedio ± DS	Número de especies introducidas Promedio ± DS	Proporción de especies introducidas %	Número de especies nativas Promedio ± DS	Proporción de especies nativas %
10m	12.67 ± 6.74	4.22 ± 1.92	33.31	8.44 ± 5.27	66.61
3	17.44 ± 2.55	4.55 ± 1.74	26.11	12.77 ± 2.95	73.22
6-8	19.90 ± 4.28	3.67 ± 0.87	18.44	16.22 ± 4.35	81.51
8-12	22.55 ± 2.88	2.89 ± 0.78	12.81	19.67 ± 2.64	87.23
12-15	26.44 ± 4.33	0.22 ± 0.44	0.83	26.22 ± 4.24	99.17
>20	27.67 ± 4.47	0.11 ± 0.33	0.41	27.55 ± 4.36	99.57

Este aspecto es muy importante cuando se consideran opciones de manejo del páramo, ya que no solo es importante mantener una diversidad alta sino que el tipo de especie tiene más valor

Ayoyando la hipótesis de que el pastoreo es en parte responsable de la mayor proporción de especies exóticas, Verweij (1995) analizó en un páramo de la Cordillera Central en Colombia, la variación de la estructura de la vegetación y de la composición florística en relación con el manejo (quema y pastoreo). Encontró que hay una débil tendencia a incrementarse la diversidad bajo intensidades de pastoreo livianas. Sin embargo bajo pastoreo moderado a intenso la riqueza de especies es menor. Este es también el caso cuando ocurren incendios frecuentemente; las intensidades más altas están relacionadas a altas proporciones de especies introducidas (hasta un 30%) y una disminución en el número total de taxa.

Huston (1994) describió la siguiente teoría respecto a la invasión de especies exóticas: “ Los ecosistemas con baja productividad y un alto grado de endemismos son fácilmente invadidos por especies exóticas. Pero sin embargo, las mismas condiciones que permiten la evolución y supervivencia de especies de plantas endémicas también evitan la dominancia de especies invasoras bajo condiciones naturales”.

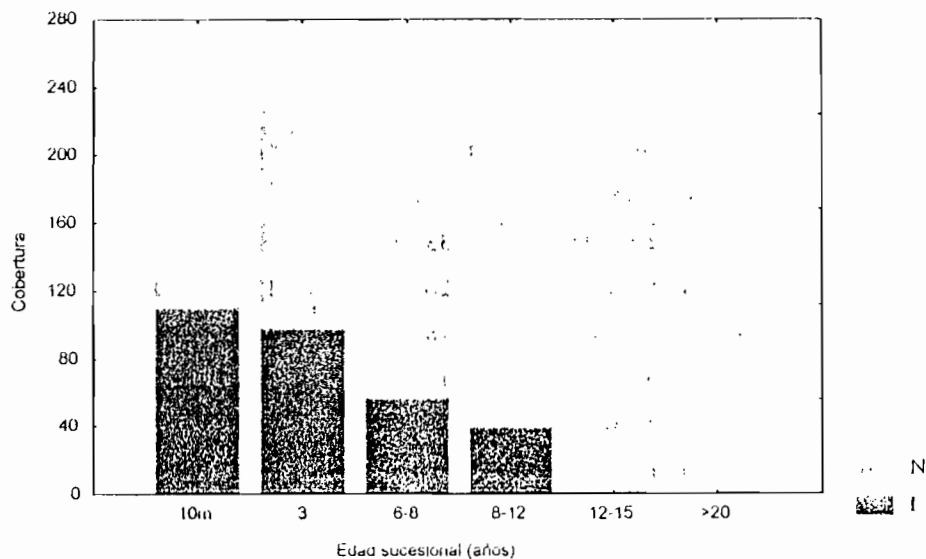


Figura 5.13 Cobertura promedio por especie, diferenciadas en especies nativas e introducidas para cada una de las edades sucesionales

Verweij y Budde (1992) en su estudio en el páramo de la Cordillera Central en Colombia registran las siguientes especies que se ven favorecidas por el pastoreo: *Taraxacum officinale*, *Poa subspicata*, *Colymbagrostis coarctata*, *Lachemilla orbiculata*, *Poa annua*, *Veronica serpyllifolia*, *Lachemilla mandomana*, *Rumex acetosella*, *Agrostis toluensis*, *Ranunculus sp.*, *Luzula racemosa*, *Bidens triplinervia*. Premauer (2000), en su estudio sobre el efecto de diferentes regímenes de disturbio por fuego y pastoreo en el páramo de Chingaza en la Cordillera Oriental de Colombia también encontró que las especies *Lachemilla orbiculata*, *Paspalum bonplandianum*, *Trifolium repens* y *Bidens triplinervia* están asociadas a los sitios con alta intensidad de pastoreo. Algunas de estas especies también se encontraron en este trabajo en las primeras etapas de la sucesión, donde es más intenso el disturbio.

5.4.2 Formas de vida.

A medida que avanza la sucesión existe la tendencia a un aumento en el número de formas de crecimiento y una dominancia de las formas de vida que tienen adaptaciones al ambiente páramo. Presentan adaptaciones especializadas a nivel de todas las estructuras aéreas y subterráneas como respuesta a las fuerzas selectivas que operan en el páramo. Las rosetas acaules y caulescentes, las macollas y los arbustos se presentan como formas de alta

especialización en la captura, alocaión, mecanismos de protección de los meristemas, de acumulación de necromasa en pie y liberación lenta de nutrientes.

La recuperación de la diversidad y el mayor número de formas de vida solo se presenta después de los 12 años de edad sucesional.

La concepción de los disturbios como fuerzas que liberan espacios y que por lo tanto se oponen a la competencia, han llevado al desarrollo del **Modelo del Disturbio Intermedio**. La hipótesis del **disturbio intermedio** (Connell, 1978) propone que la diversidad más elevada es mantenida por los niveles intermedios de disturbio. Si los disturbios se producen con frecuencia, los vacíos no pasarán más allá de la fase pionera y la diversidad del conjunto de la comunidad permanecerá baja. A medida que aumenta el intervalo entre las perturbaciones, aumentará también la diversidad, ya que existe el tiempo necesario para que otras especies invadan el espacio. Si la frecuencia de la perturbación es muy baja, la mayor parte de la comunidad alcanzará el clímax durante la mayor parte del tiempo, y los competidores más eficaces desplazarán a las especies menos competitivas, reduciéndose así la diversidad.

Los resultados de la recuperación de la vegetación y de las comunidades naturales del páramo interpretados a luz de la teoría del disturbio podrían ser explicados por disminución del disturbio inicial como el arado y el pastoreo, causante de una heterogeneidad espacial y temporal en la estructura de la comunidad inicial que favorece a unas especies y logra la destrucción, daño o desplazamiento de otras especies y a la vez proporciona nuevos espacios para que se establezcan nuevas especies aumentando de esta forma la diversidad y equidad sin observarse una disminución con la edad de la sucesión. La hipótesis del disturbio intermedio en este caso no se cumple debido probablemente a que las perturbaciones solo se presentan en las fases iniciales luego están más desfasadas en el tiempo y su intensidad es menor. Estas producen un mosaico de hábitats y de parcelas en etapas distintas de la sucesión dando como resultado una comunidad de especies también en mosaico y con una diversidad muy superior a la que pueda tener un área más extensa.

5.4.3 Cambios en la vegetación a través de la sucesión.

El remplazo de las especies durante el desarrollo de la sucesión en el páramo se presenta en una forma muy ordenada, presentando una secuencia de especies donde es posible identificar con mucha nitidez las especies pioneras, intermedias y tardías.

De igual forma a los resultados encontrados en los cambios de las especies, el estudio realizado en Colombia en un páramo de la región de Tausa, Cordillera Oriental encontró que las primeras fases sucesionales típicas luego de un cultivo están caracterizadas por el establecimiento de especies pioneras como *Rumex acetosella*, *Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis trichoides* y *Holcus lanatus*. En parcelas de tres años aparecen *Lachemilla sp.*, *Calamagrostis effusa* *Hypocheris radicata* y *Espeletia argentea*. En barbechos de quince años las plantas colonizadoras tienden a desaparecer y predominan las especies del páramo natural como *Rhynchospora aristata*, *Calamagrostis effusa* e *Hypericum mexicanum* (Moreno y Mora-Osejo, 1994).

Ferwerda (1987) en el páramo de Laguna Verde, también en la Cordillera Oriental de Colombia, igualmente menciona la presencia de *R. acetosella* y *Lachemilla sp.* como especies pioneras. Después aparece el pasto *Anthoxanthum odoratum*, luego a los 4-7 años siguen las fases con *Agrostis trichodes*, *Geranium sibbaldoides* y *Espeletia argentea* y los arbustos *Hypericum juniperinum* e *Hypericum mexicanum*, *Pernettya prostrata* y *Pernettya hirta*. Una fase especial incluye a *Castilleja fissifolia*. La gramínea nativa *Calamagrostis effusa* se establece en el mismo tiempo que *Espeletia argentea*, pero tiene su máximo años después. Siguiendo el método para estudios fitosociológicos de la escuela Zurich-Montpellier encontró nueve fases de sucesión en un orden cronológico. Este autor estima que se requieren alrededor de 70 años después de la cosecha de papa para que se restablezca la vegetación natural de páramo con frailejones de *Espeletia barclayana*, *Espeletopsis corymbosa* y las macollas de *Calamagrostis effusa* y para que una parcela alcance la fisonomía de la vegetación natural deben transcurrir por lo menos 15 años. Este autor registró la presencia de 132 especies en la sucesión vegetal.

En el páramo de Gavidia, con una precipitación menor, alrededor de los 1000 mm anuales, Sarmiento et al. 1993 registran otras especies que pueden dominar las primeras etapas de la sucesión. Entre éstas la mostaza (*Brasica nigra*), una maleza del cultivo de papa que no siempre está presente pero cuando lo está continúa desarrollándose al año siguiente de la cosecha. Otra especie que aparece temprano en la sucesión y continúa siendo dominante

durante varios años es *Rumex acetosella*. *Lupinus meridanus* también puede aparecer en los primeros años de la sucesión. A los seis o siete años de abandono dominan *Senecio formosus*, *Trisetum sp.*, *Stevia elongata*, *Acaena elongata*, *Hypericum laricifolium* y *Baccharis prunifolia*. A los doce años comienza a ser dominante *Espeletia schultzei*.

Organización de las comunidades en el gradiente de recursos

Los estudios sobre la competencia de las especies recientemente han conducido a plantear modelos basados en la competencia por los recursos, específicamente en las tasas de disponibilidad y en la dinámica de la adquisición que son características para cada una de las especies (Tilman, 1985, 1988, 1990, Inouye y Tilman, 1995).

La hipótesis de la razón de recursos de la sucesión (Tilman, 1985) asume que todas las especies compiten por recursos limitados (similar a lo expresado por la teoría de Clements) y en la importancia de los cambios en el ambiente, específicamente en las tasas de los recursos limitantes requeridas por las especies para el crecimiento. Tilman enfatiza en la estrategia de aloca³ción de recursos y en los intercambios de ajuste entre los tejidos que crecen por debajo del suelo (requeridos para obtener recursos del suelo, principalmente nitrógeno) y los tejidos que crecen por encima del suelo (requeridos para obtener luz).

Inouye y Tilman (1995) estudiaron 11 años de una sucesión secundaria entre campos abandonados y en una sabana nativa en Minesota. En su diseño experimental utilizaron un gradiente de nitrógeno (nitrato de amonio) para probar la hipótesis de que la disponibilidad del recurso en cantidades similares debería influir en forma similar en la composición de especies. En sus resultados encontraron que los cambios en similaridad en las parcelas que recibieron la misma cantidad de nitrógeno fueron debidos a la composición inicial de especies, a la cantidad de nitrógeno añadido y a la tasa de colonización por especies que inicialmente no estaban presentes en las parcelas.

Con el análisis multivariado del contenido de nutrientes, del contenido del nitrógeno mineral y del nitrógeno en la biomasa microbiana nuevamente se confirman las tendencias encontradas en los capítulos anteriores. Las variables con alguna tendencia de cambio de acuerdo al aumento de la edad sucesional son el contenido del nitrógeno en la biomasa microbiana que aumentó en las dos épocas climáticas, el contenido de fósforo y el valor del pH que disminuyen.

El aluminio intercambiable es el cation dominante asociado con la acidez del suelo (Sánchez, 1981). De acuerdo con los estudios de suelos para áreas de páramo realizados por el IGAC, (1988) indicaron que cerca del 80% de la acidez intercambiable es propiciada por el aluminio. El pH extremadamente ácido, los altos niveles de aluminio intercambiable y la presencia de alófanas (aluminosilicatos amorfos) en la fracción arcillas propician alta capacidad de retención fosfórica y de por lo tanto muy bajos niveles de fósforo disponible IGAC, (1988). Es así como el contenido de aluminio y el pH presentaron un coeficiente de correlación negativo alto (-0.68) y un coeficiente de regresión lineal muy significativo ($p=0.002$). Y el contenido de fósforo, aluminio y valor del pH disminuyeron con la edad sucesional.

Moreno y Mora-Osejo (1994) también encontraron disminución en los valores del contenido de fósforo y valores de pH con el aumento de la edad sucesional.

Con los resultados presentados hasta este capítulo se demuestra que el descanso y el mantenimiento de un mosaico de parcelas en diferentes edades sucesionales que crean una heterogeneidad espacial se garantiza la nueva recuperación de las especies del páramo. El tiempo mínimo necesario para recuperar una parte significativa de la vegetación de páramo sería de 12 años, a ésta edad se presenta más del 90% de recuperación de la riqueza de especies nativas y endémicas del páramo.

Si se acorta el tiempo de descanso tenderían a desaparecer especies características de la comunidad del páramo natural como:

- Las hierbas: *Castilleja integrifolia*, *Pentacalia sp.*, *Senecio abietinus*, *Eryngium humile*, *Lobelia tenera*, *Oritrophium peruvianum*, *Orthrosanthus chimboracensis*, *Puya goudotiana*, *Puya nitida*. La cyperacea *Carex tristicha*.
- Las gramíneas *Calamagrostis effusa*, *Agrostis toluensis*, *Festuca dollicophyla*, *Chusquea tessellata* y *Cortaderia nitida*.
- Los arbustos *Aragoa abietina*, *Arcytophyllum muticum*, *Diplostephium phyllicoides*, *Diplostephium revolutum*, *Pentacalia abietina*, *Pentacalia gynoxioides*, *Pentacalia nitida*, *Pernettya hirta* y *Gautheria hapalotrichia*.
- La roseta caulescente *Espeletia grandiflora*.

➤ La hepática *Heteroscyphus polyblepharis*. Los musgos *Hypnum sp.*, *Racocarpus sp.* y *Sphagnum magellanicum*. Los licopodios *Huperzia*, *Lycopodium sp.*, *Lycopodium clavatum* y el líquen *Cladonia rangiferina*.

Las características de un ecosistema relativamente estable y sus procesos reflejan una progresión que se refleja en la comunidad microbiana del suelo como también en la comunidad de plantas. Este es el caso de las comunidades de *Calamagrostis effusa-Espeletia grandiflora* y *Calamagrostis effusa-Espeletia argentea* que mostraron un notable desarrollo de la biomasa microbiana que presentó cambios significativos también a partir de los 12 años en comparación con las comunidades presentes en las edades más tempranas de la sucesión. Respecto otras variables edáficas relacionadas con la fertilidad no mostraron ninguna tendencia a la acumulación o disminución a través del desarrollo de la sucesión indicando que la recuperación de la fertilidad del sistema reside en la recuperación de una población de microorganismos que acumulan y hacen más rápidamente disponible el nitrógeno mineral para las plantas que también muestran una tendencia clara de cambio en diversidad, composición y reemplazo de especies con mayores adaptaciones para la acumulación de nutrientes y de energía en la biomasa vegetal

CAPITULO 6

BANCO DE SEMILLAS Y SU RELACION CON LA VEGETACION

6.1 INTRODUCCION

En general la vegetación de un lugar está formada por un componente real y un componente potencial, el primero representado por los individuos de las especies presentes en el área y el segundo por las semillas y propágulos existentes en el suelo. El banco de semillas está formado por a) especies representativas de la vegetación actual, b) especies de etapas sucesionales anteriores y c) especies no presentes en el área pero que forman parte del banco, debido a su capacidad de dispersión. Las propiedades de viabilidad y latencia debidas al efecto inducido por los factores bióticos (inhibición química, periodo de latencia, actividad de microorganismos, etc.) y abióticos (luz, temperatura, humedad, etc.) condicionan el posterior desarrollo de la vegetación como respuesta a las perturbaciones ocasionadas al hábitat (Guevara -Sada y Gomez-Pompa, 1983). De esta manera, los bancos de semillas son parte integrante del ciclo de vida de las especies y de la dinámica de las comunidades vegetales.

Definición.

Un banco de semillas se define como una población o conjunto de poblaciones de semillas que tiene la capacidad de permanecer dormante en el suelo durante un tiempo variable, dependiendo de las condiciones ambientales externas y de las características endógenas de las semillas (Harper, 1982).

Los bancos de semillas ofrecen una herramienta para la recuperación de ecosistemas alterados y degradados, ya que son reservas naturales de semillas en el suelo que pueden ser utilizados en la restauración de la vegetación natural (van der Valk y Pederson, 1989).

Dinámica del Banco de Semillas.

La densidad del banco de semillas, su composición y su reserva genética es controlada por diversos factores. La Figura 6.1 ilustra la posición e interrelación del banco de semillas dentro de la compleja dinámica de la regeneración natural.

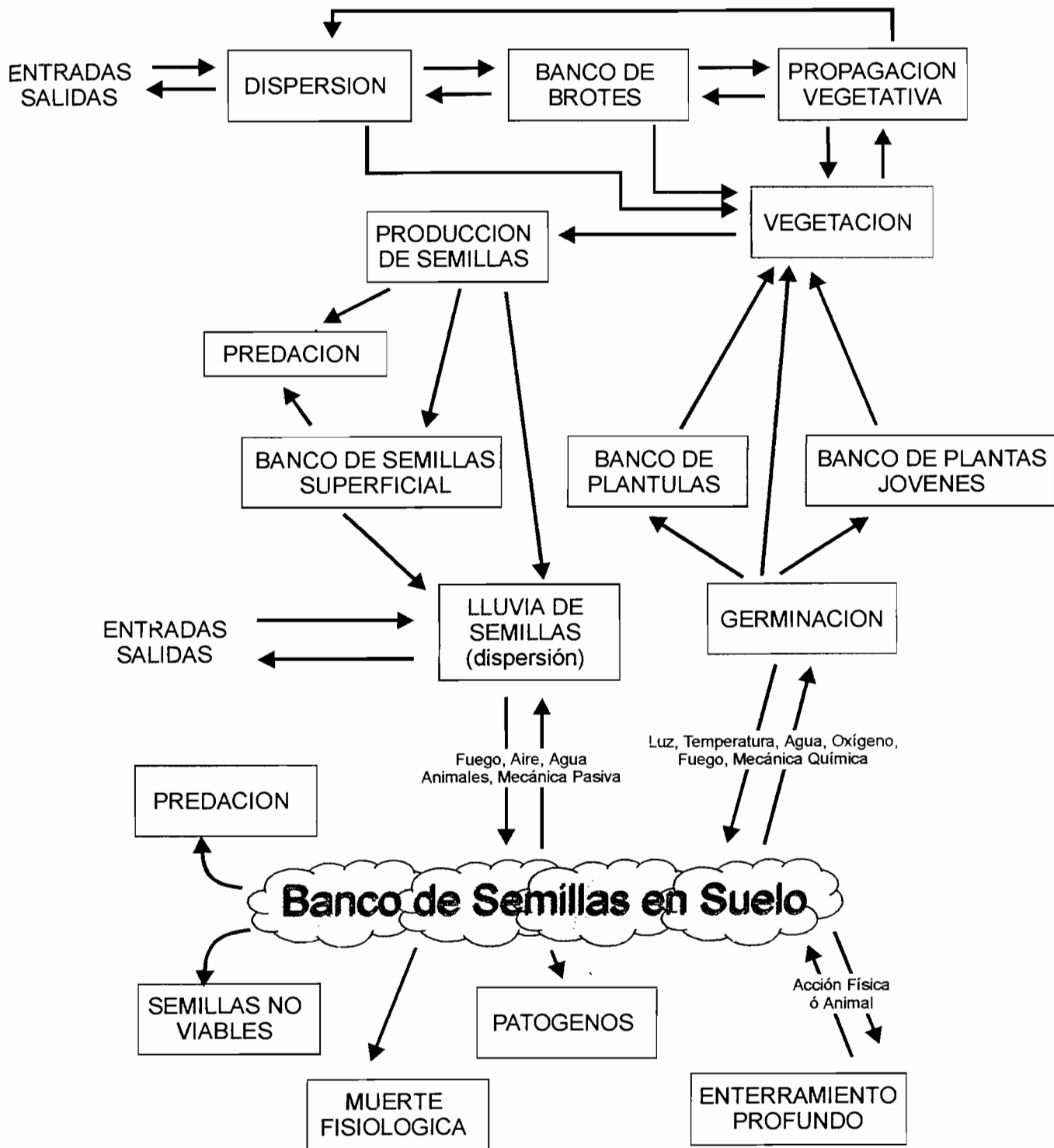


FIGURA 6.1. Modelo general sobre la dinámica del banco de semillas. (Según Simpson *et al.*, 1989).

Un factor o mecanismo de entrada es la lluvia de semillas. Dentro de una comunidad puede dominar la dispersión local o la dispersión a distancias considerables, estas dos maneras pueden darse por acción mecánica, por el fuego, viento, agua o animales. Dentro de un contexto ecológico se considera la dispersión como (1) un evento de expansión e incremento de la población con especies invasoras en un área nueva y como (2) parte de un proceso en el cual una población se mantiene por sí misma dentro de un hábitat con vegetación ya establecida. Como mecanismos de salida están las respuestas fisiológicas al medio ambiente, procesos de herbivoría o ataques por patógenos, o por senescencia natural que conlleva a una muerte fisiológica (Simpson et al., 1989).

Sin embargo, la reproducción de las plantas también puede ocurrir por propagación vegetativa. Incluso en algunas especies domina este tipo de propagación. De esta manera se puede llegar a formar un “**banco de brotes**”, con acumulación de bulbos, tubérculos, rizomas y tallos. A diferencia de los bancos de semillas, los “**bancos de brotes**” conservarán el genotipo paterno, pero su dispersión también dependerá de condiciones espacio temporales adecuadas para iniciar su crecimiento. Otra forma de asegurar la permanencia de la especie o comunidad, es a través de los Bancos de plántulas que para su establecimiento dependen de condiciones favorables de luz, temperatura, humedad, etc. (Simpson *et al.*, *op.cit.*).

Clasificación de los bancos de semillas.

La regeneración de la vegetación a partir de las semillas se da de dos formas: (1) dispersión a distancias amplias o enterramiento *in situ* con propiedades de latencia y viabilidad prolongada y (2) semillas con alta capacidad de germinación que establecen un banco de plántulas en microambientes cercanos al de su progenitor (Grime, 1982).

Según estas características, Thompson y Grime (1979), Grime (1980) y Fenner (1995) diferencian dos grupos estratégicos de bancos para las zonas templadas:

- Un banco **transitorio**: posee una rápida capacidad de germinación y una baja viabilidad de las semillas (no más de un año). Se localizan en el horizonte superficial y están adaptadas para invadir claros por disturbios “predecibles”.
- Un banco **persistente**: la viabilidad de las semillas puede ser mayor de un año y pueden estar enterradas a mayor profundidad y poseer un potencial de regeneración adaptado a

disturbios “no predecibles” tanto temporal como espacialmente. Las semillas presentan dormancia lo que asegura que las especies van a estar presentes en el lugar y tiempo indicados cuando se dé la oportunidad para germinar (Grime, 1979).

Para la región tropical y con base a estudios realizados principalmente para comunidades de bosques, Garwood (1989) diferencia más tipos que se basan en los patrones de germinación y dispersión de semillas. Esta clasificación se aplica a especies primarias y pioneras (de vida corta y de vida larga) y a especies de tipo herbáceo y arbustivo, con estrategias de regeneración como la lluvia de semillas, banco de semillas, bancos de juveniles, banco de plántulas y brotes vegetativos.

El banco de semillas **transitorio** se compone de semillas no dormantes de vida corta que son dispersadas en periodos cortos durante el año. En algunas especies primarias con este tipo de bancos, puede establecerse un banco de plántulas de vida larga.

Los bancos **persistentes** presentan semillas de vida larga con dormancia facultativa. Esta dormancia está regulada por el efecto del espectro de luz roja sobre el fitocromo y por la permeabilidad de la testa. También pueden estar regulados por una dormancia estacional.

Los bancos **Pseudo-persistentes** (algunas especies herbáceas y pioneras de vida corta) están compuestos por semillas de vida corta y no-dormantes, con dispersión anual continua. Si la dispersión es frecuente pero no continua, el tamaño del banco fluctuará.

Los bancos de semillas **estacionales-transitorios** están compuestos por semillas de dormancia estacional con una longevidad intermedia y con dispersión durante periodos cortos y largos. Pueden ocurrir en cualquier estrategia de regeneración.

Los bancos **tardíos-transitorios** (especies climax y secundarias tardías) poseen semillas de germinación tardía (en su mayoría no sincrónica) no asociada con condiciones medio ambientales desfavorables. Pueden persistir en el banco por 1 o 2 años (Garwood, 1989).

Los bancos de semillas en el manejo y restauración de la vegetación natural.

Los bancos de semillas han sido explotados en dos aspectos: para manejar la composición y estructura de la vegetación existente y para restaurar o establecer vegetación nativa. La comprensión de su funcionamiento son una clave para obtener bases para el manejo

práctico de la tierra en actividades agrícolas o de conservación; ya que cumplen una función importante en el mantenimiento, restauración, creación de hábitats y conservación de especies.

Modelos predictivos que explican los cambios en la sucesión y hacen uso de la información del banco de semillas, más información acerca de otras características reproductivas y de crecimiento de las especies han sido desarrollados para bosques por Noble y Slatyer (1980) y para áreas de pantanos por van der Valk y Pederson (1989). Estos modelos se han desarrollado para situaciones en las que el principal disturbio ha sido el fuego o la inundación.

El análisis de los bancos de semillas provee información acerca de la nueva vegetación en tres aspectos: (1) en la composición de especies (2) en la abundancia relativa de especies "reclutadas" recientemente y (3) sobre la distribución potencial de cada una de las especies (Welling et al., 1988). El exámen de esta composición, puede revelar cuáles especies deseables o no deseadas podrían establecerse, y cuáles especies deseables no están presentes .

En el trópico todos los estudios realizados hasta el momento, llegan a una conclusión similar: las semillas más abundantes en el suelo corresponden a plantas herbáceas y arbóreas heliófitas de crecimiento rápido, típicas de los amplios claros de la selva o de la vegetación secundaria temprana. Las semillas de la mayoría de los árboles de la selva madura no forman parte del banco de semillas del suelo más que por periodos muy breves de tiempo, ya que tienden a germinar o a ser predadas muy rápidamente (Garwood, 1989).

Existen pocos estudios relacionados con la dinámica del bancos de semillas en el Páramo. Guariguata y Azócar (1988) evaluaron en el Páramo Las Cruces (Venezuela) el banco de semillas de *Espeletia timotensis* almacenadas en el suelo durante un año y realizaron pruebas de laboratorio para caracterizar algunos requerimientos de la germinación. Después de un año encontraron que solo el 55% de las semillas permanecieron viables.

En Colombia, Jaimes y Rivera (1991) evaluaron la densidad de semillas en el suelo de un Bosque Altoandino en la región de Monserrate, estableciendo la presencia de tres conjuntos florísticos y la importancia del banco de semillas en el proceso de regeneración del bosque. El banco de semillas presentó especies dominantes de la comunidad de *Weinmannia tomentosa* y *Drymis granadensis*. Esta última especie presentó como principal estrategia la formación de un banco de plántulas. La mayor concentración de semillas se encontró en los primeros 5 cm de suelo orgánico, disminuyendo con la

profundidad. En el suelo mineral se encontraron especies típicas de la vegetación del páramo adyacente, *Paepalanthus sp.*, *Rhynchospora spp.*, entre otras.

Rivera y Vargas (1990) realizaron observaciones sobre bancos de semillas en suelos de dos comunidades del páramo en el Parque Nacional Chingaza, encontrando abundantes hierbas rizomatosas y estoloníferas en los primeros 5 cm de suelo superficial.

Ochoa (1994) estudió la dinámica del banco de semillas en condiciones naturales y aspectos ecofisiológicos de la germinación de *Ispeletia grandiflora* en el páramo del Granizo, Colombia. Esta especie posee como estrategia de regeneración un banco de semillas persistente con capacidad de permanencia en el suelo por un periodo mayor de un año. La fertilidad de las semillas fue variable durante todo el año, la germinación fue asincrónica y fue inducida por cambios en la temperatura y la humedad.

Posada y Cárdenas (1999) estudiaron el banco de semillas germinable y el efecto del disturbio por quema y pastoreo en el páramo de Chingaza, Colombia. La densidad de semillas y la diversidad de especies es considerablemente mayor en la zona con pastoreo intensivo y le sigue en abundancia el sitio sin disturbio. Así mismo la similitud entre el banco de semillas y la vegetación en pie aumenta con la intensidad del disturbio.

En este capítulo se estudia el contenido del banco de semillas en muestras de suelo de 6 edades sucesionales, analizándose los cambios en densidad, composición, diversidad de especies y una comparación con la vegetación en pie. Explicaciones biológicas más detalladas sobre la autoecología y las historias de vida de las especies que también determinan el comportamiento de los bancos de semillas se abordan solo para algunas especies ya que hasta hoy existe muy poca información. Se plantearon los siguientes objetivos:

- Evaluar los patrones de abundancia, riqueza y diversidad del banco de semillas para cada edad sucesional.
- Determinar si existe correlación entre las especies que forman parte del banco de semillas con la vegetación en pie para cada edad sucesional.
- Determinar si existe algún efecto del disturbio sobre el comportamiento del banco de semillas causado por el arado y pastoreo en las primeras edades de la sucesión.

- Determinar si la mayor densidad del banco de semillas está en la superficie (0-5cm) o a mayor profundidad (5-10cm).

Para desarrollar los anteriores objetivos se plantearon las siguientes hipótesis:

- El contenido del banco de semillas en el suelo del páramo constituye un componente modulador de la regeneración de las especies durante el desarrollo de la sucesión. Se espera que las especies pioneras con atributos “r” produzcan un banco de semillas más abundante pero menos persistente que las especies tardías tipo “K” propias del páramo regenerado
- Se espera que el banco de semillas presente la capacidad de regenerar las especies del páramo.

3

6.2 METODOS

6.2.1. Determinación de la densidad del banco de semillas.

El muestreo del banco de semillas se limitó a una de las tres fincas estudiadas e incluyó las 6 edades sucesionales. El muestreo se realizó después de la época de dispersión de semillas (febrero-marzo). En cada fase de la sucesión se tomaron al azar 15 muestras de suelo con la ayuda de un cilindro metálico de un volumen total de 282,7 cm³ en dos profundidades: una muestra superficial entre 0-5 cm de profundidad y una muestra subsuperficial entre 5-10 cm de profundidad.

Las muestras de suelo se trasladaron en bolsas plásticas al laboratorio y se almacenaron en oscuridad (Roberts, 1981). Cada muestra se pasó a través de 3 tamices con diferente ojo de malla y las semillas se extrajeron manualmente con la ayuda de esteroscopio. Para permitir la germinación se colocaron las semillas en cajas de petri con papel de filtro humedecido a una temperatura promedio de 19°C y luz blanca proveniente de tubos fluorescentes y de luz día proveniente de una ventana por un periodo de 12 horas.

A las semillas en las que no se observó germinación se les aplicó una prueba de viabilidad con el test 2.3.5 cloruro de trifenil tetrazolium (Simpson et al., 1989). A cada semilla se le retiró un extremo de la testa y se dejó por 48 horas en un algodón embebido

con la solución. La viabilidad se determinó según el patrón de coloración y con base en el criterio de Yacubson (1981):

- Teñido homogéneo: semillas viables.
- Parcialmente teñido, en manchas irregulares: semillas dudosas.
- Embriones blancos: semillas no viables.
- Semillas vacías.
- Semillas dañadas: semillas descompuestas.

El suelo tamizado de cada unidad muestral se colocó en bandejas de aluminio con tapa de plástico transparente y en condiciones de buena humedad y luz para observar nuevas germinaciones de semillas. Las plántulas se identificaron a nivel de especie, cuando no fue posible se asignaron a grupos de morfoespecies. Algunas plántulas se transplantaron para permitir su desarrollo y posterior identificación. Las plántulas que no se transplantaron, se retiraron para permitir la germinación de nuevas semillas.

Un resumen del método utilizado en la determinación del banco de semillas se presenta en la Figura 6.2.

6.2.2. Análisis estadístico.

Densidad

El número de semillas por m^2 fue estimado para cada profundidad teniendo en cuenta el área del cilindro, 45 cm^2 y calculada como $(\text{Num. de plántulas germinadas} + \text{semillas viables} + \text{semillas no viables} + \text{semillas dudosas} + \text{semillas no viables} + \text{semillas dañadas} + \text{semillas vacías})/45 \text{ cm}^2) \times 10000$.

Diversidad.

La comparación del número de especies y los cambios en diversidad de la abundancia total de semillas entre edades sucesionales se realizó mediante los siguientes índices ya explicados en el capítulo anterior:

- **Riqueza absoluta de especies.**
- **Índice de Shannon (H).**
- **Equidad J**.



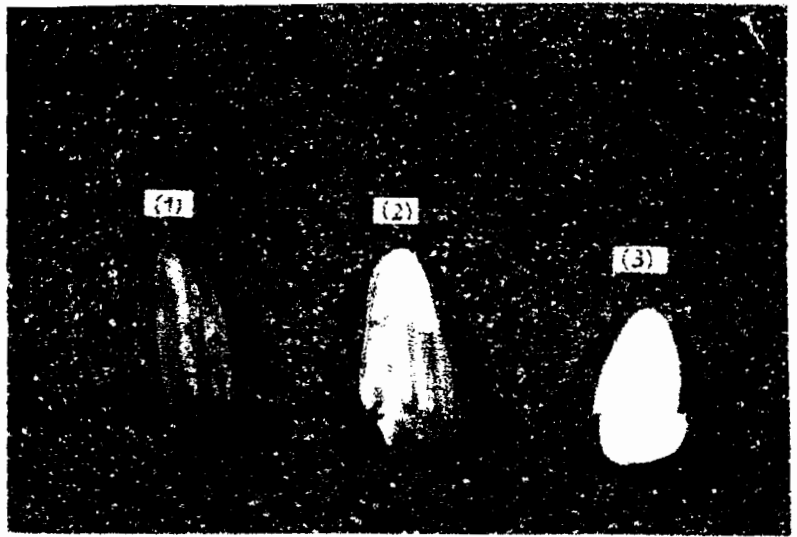
A. Toma de muestras de suelo a las profundidades de 0-5 y 5-10 cm., Volumen de suelo para cada muestra = 26 cm³



B. Tamizado y separación de semillas para su germinación en condiciones de Laboratorio.

FIGURA 6.2. Procedimiento utilizado en la determinación de la densidad del banco de semillas en el suelo.

C. A las semillas sin respuesta se les aplicó la prueba de viabilidad con el Test 2.3.5. Cloruro de Trifenil-Tetrazolium. Patrón de coloración (1) Teñido homogéneo: Semillas viables (fértils). (2) Parcialmente teñido, en manchas irregulares: Semillas no viables. (3) Semillas blancas no viables (infértiles).



D. Siembra y seguimiento de las especies sin identificar.



E. Siembra de cada muestra de suelo para observación de nuevas germinaciones.



Para determinar los cambios en la densidad del banco de semillas según la edad de la sucesión, se evaluaron estadísticamente las diferencias mediante análisis de ANOVA paramétrico de dos vías. Según los resultados de las pruebas de normalidad y de homogeneidad de varianzas se realizó la transformación con $\log(x)$ (Zar 1984).

Los índices de diversidad se calcularon con la ayuda del programa DIVERSITY AND RICHNESS de Henderson (1997). Las diferencias en la riqueza y diversidad de especies según la edad de la sucesión, se evaluaron estadísticamente mediante análisis de ANOVA paramétrico de una vía y realizado para cada una de las profundidades.

Las comparaciones de promedios se realizaron mediante la prueba de comparaciones de Duncan.

En la comparación entre profundidades se realizó una Prueba t de student.

Comparación Vegetación-Banco de semillas.

Con el fin de encontrar la similitud de las especies comunes entre banco de semillas y la vegetación en cada edad sucesional estudiada, se realizó una matriz de doble entrada en donde en las filas están las especies, y en las columnas en el primer nivel, está la cobertura promedio de la vegetación, y en el segundo nivel, la densidad promedio para el banco de semillas. La similitud se evaluó mediante el índice de correlación de Pearson (r).

Las morfoespecies que no lograron ser determinadas se incluyeron en sus respectivos géneros o familias. De la matriz también se excluyeron las pocas especies que quedaron sin identificar y todas las especies inferiores ya que éstas no se evaluaron en el banco de semillas. La comparación se realizó independientemente para las dos profundidades. El número de réplicas para el porcentaje de cobertura de las especies fue de tres sub-parcelas de 10 x 10m en las que por medio del método del cuadrante puntuado (Greig-Smith, 1983) y con la ayuda de una varilla se determinó el número de contactos de las diferentes especies de 100 puntos escogidos al azar para un total de 300 por cada edad sucesional. La proporción de puntos en los que la especie está presente sobre el número total de contactos expresado en porcentaje equivale a la cobertura de la especie. Para el banco de semillas el número de réplicas fue de 15 muestras por edad sucesional.

6.3. RESULTADOS

6.3.1 Densidad del banco de semillas y distribución vertical.

La densidad promedio total de semillas encontradas en la profundidad de 0-5cm fue de 104341 ± 130348 semillas/m² y para la profundidad de 5-10cm de 37921 ± 61451 semillas/m². La contribución en porcentaje para cada una de las categorías se muestran en la Figura 6.3 a y b. El mayor porcentaje en las dos profundidades está dado por las categorías de semillas germinadas más las viables el porcentaje de semillas vacías es escasamente inferior.

La densidad de semillas para las categorías de total semillas, semillas germinadas y semillas vacías presentaron diferencias altamente significativas entre edades sucesionales y entre profundidades (Tabla 6.1). Para las otras categorías no se realizó el análisis de ANOVA ya que se desviaron de la normalidad.

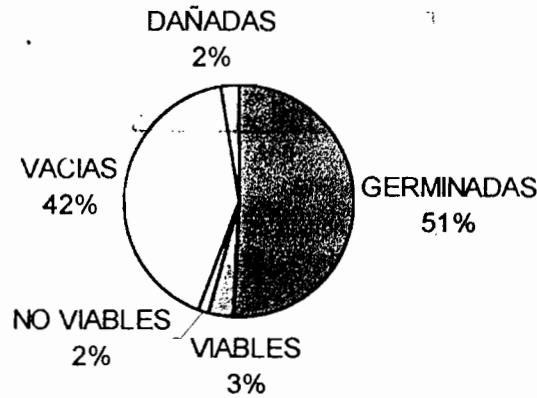
Tabla 6.1 Resultados de las pruebas de ANOVA para la Densidad promedio de semillas, Densidad de semillas germinadas, Densidad de semillas vacías.

VARIABLES	Entre Edades de la sucesión	Entre profundidades
Densidad total de semillas	$F_{(2,168)} = 14.62, p < 0.001$	$F_{(1,168)} = 85.11, p < 0.001$
Densidad semillas germinadas	$F_{(3,168)} = 9.62, p < 0.001$	$F_{(1,168)} = 61.64, p < 0.001$
Densidad de semillas vacías	$F_{(5,168)} = 22.63, p < 0.001$	$F_{(1,168)} = 68.88, p < 0.001$

En las figuras 6.4 y 6.5 se observa la variación de las densidades para cada una de las categorías en las que se separó el banco de semillas según la edad de sucesión y para las dos profundidades. Se observa que para la profundidad de 0-5cm la mayor densidad de semillas se presenta en la edad de 6-8 años y en la profundidad de 5-10cm en la edad de 3 años. Las proporciones de semillas germinadas y semillas vacías en todas las edades se mantienen muy semejantes y en las edades de los 10 meses y 8-12 años la proporción de semillas vacías es mayor. Además la densidad de semillas disminuye marcadamente al final de la sucesión después de los 12 años.

Los resultados de las pruebas de comparación de promedios (Tablas 6.2) mostraron que la edad de 6-8 años en la profundidad de 0-5cm presentó diferencias altamente significativas con las otras cinco edades e igual comportamiento se obtuvo para la densidad total de semillas, las semillas germinadas y las semillas vacías.

a. PROFUNDIDAD 0-5cm



b. PROFUNDIDAD 5-10cm

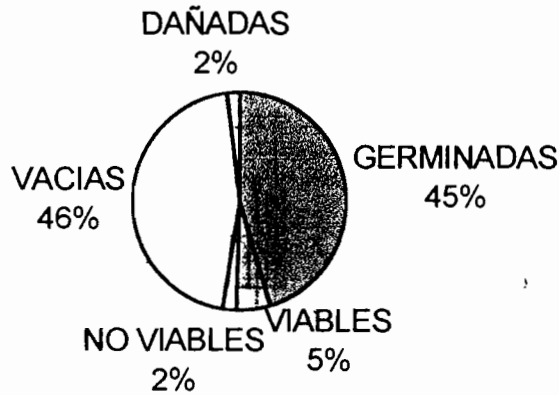


Figura 6.3. Contribución porcentual de las categorías que conforman la densidad total del banco de semillas para las dos profundidades estudiadas.

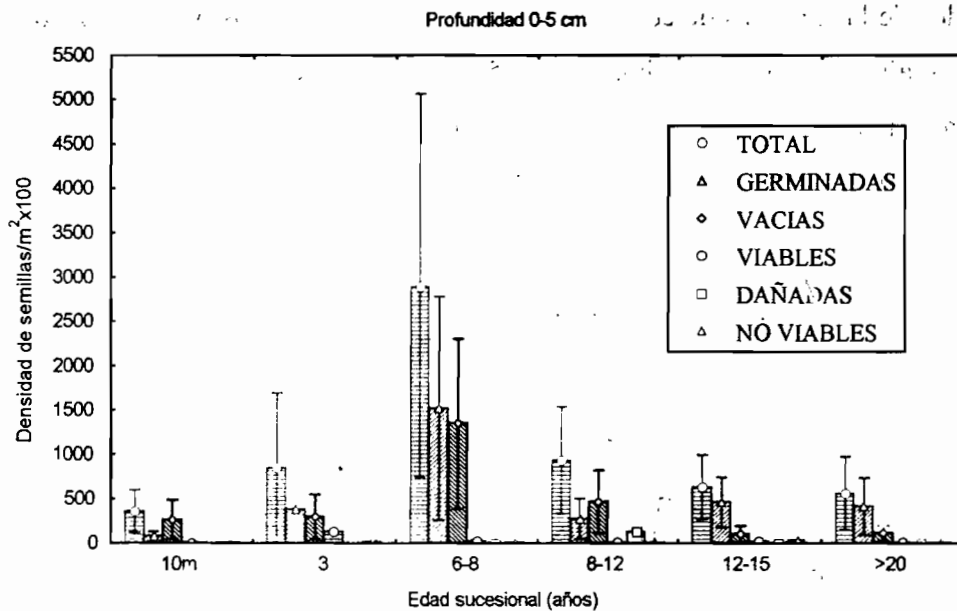


Figura 6.4. Densidad del banco de semillas diferenciada en cada una de sus categorías y de acuerdo a la edad de la sucesión. Profundidad de 0-5cm. Valores promedio \pm 1SD.

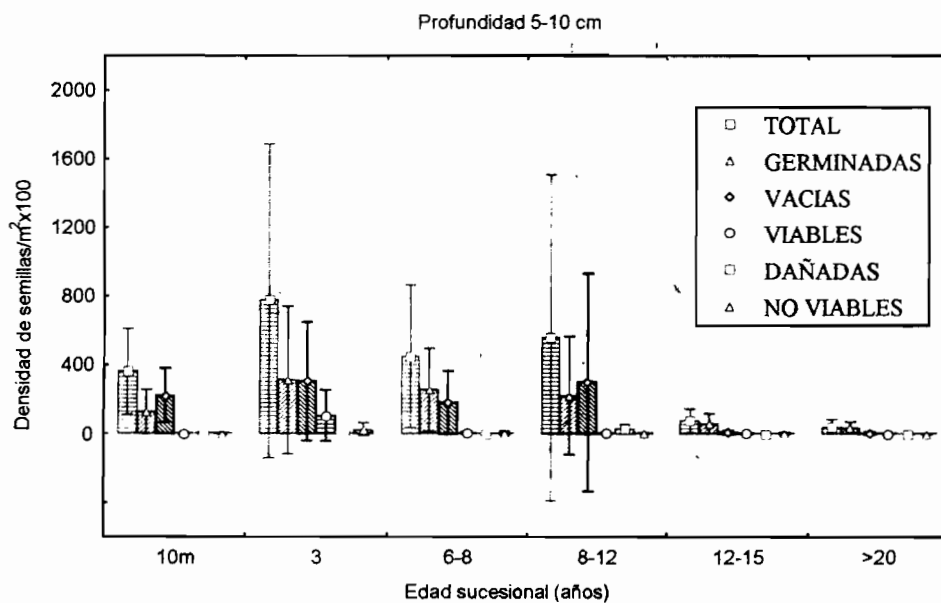


Figura 6.5 Densidad del banco de semillas diferenciada en cada una de sus categorías y de acuerdo a la edad de la sucesión. Profundidad de 5-10cm. Valores promedio \pm 1SD.

Tabla 6.2 Comparación de promedios para la densidad total del banco de semillas, las semillas germinadas y las semillas vacías entre edades sucesionales. Las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las edades según el Test de Duncan ($p < 0.05$).

Edad Sucesional (años)	DENSIDAD TOTAL SEMILLAS		SEMILLAS GERMINADAS		SEMILLAS VACIAS	
	Profundidad 0-5 cm	Profundidad 5-10cm	Profundidad 0-5 cm	Profundidad 5-10cm	Profundidad 0-5 cm	Profundidad 5-10cm
10m	36015 a	36237 ab	8370 a	12889 a	26652 a	22518 ab
3	85393 a	77555 b	38844 a	31244 a	30118 a	30667 b
6-8	290563 b	45393 ab	151970 b	25837 a	134978 b	18326 ab
8-12	93970 a	56044 b	27526 a	22400 a	46948 a	22955 b
12-15	63333 a	7704 a	46296 a	5970 b	11052 a	977 a
> 20	56770 a	4523 a	41896 a	3763 b	11659 a	667 a

En la profundidad de 5-10cm la edad de 3 años presentó diferencias altamente significativas con las edades más avanzadas, 12-15 y >20 años para la densidad total de semillas. Diferencias significativas se presentaron para las mismas edades con las variables semillas germinadas y semillas vacías.

También se presentaron diferencias significativas entre la edad 8-12 años con las edades de 12-15 y >20 años y entre las edades de 6-8 años y >20 años.

6.3.2 Cambios en la riqueza y diversidad del banco de semillas.

El número total de especies encontradas en el banco de semillas fue 105. Las familias mejor representadas tanto en géneros como en especies fueron: Poaceae (14 especies) y Cyperaceae (27 especies, de las cuales 21 fueron morfotipos que no se pudieron identificar exactamente). La riqueza de especies y los índices de diversidad encontrados en cada una de las edades sucesionales se presentan en la Tabla 6.3. El menor número promedio de especies en la profundidad de 0-5cm se encontró en la edad de 3 años (9) y aumentó a un máximo de 14 especies en la edad de 8-12 años. En la profundidad de 5-10cm el menor número de especies se presentó en el páramo natural (>de 20 años (5)) y aumentó a un máximo de 10 especies en la edad de 8-12 años (Figura 6.6). Entre edades sucesionales se presentaron diferencias altamente significativas en el número promedio de especies para las dos profundidades (Tabla 6.3).

Tabla 6.3 Índices de diversidad para el banco de semillas de acuerdo a la edad sucesional. Las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las edades según el Test de Duncan ($p < 0.05$).

Edad sucesional años	Profundidad 0-5cm			Profundidad 5-10cm		
	Número de especies	Índice Shannon	Equidad	Número de especies	Índice Shannon	Equidad
10 m	10.33±2.09 a	1.27±0.46 a	0.31±0.11 a	8.8±2.01 a	1.08±0.32	0.33±0.10
3	8.93±1.71 a	0.77±0.34 b	0.21±0.09 b	7.13±2.92 ac	1.29±0.33	0.39±0.10
6-8	13.53±3.27 b	0.89±0.35 b	0.25±0.1 b	8.93±2.69 a	1.19±0.42	0.37±0.13
8-12	14.27±4.45 b	1.35±0.32 a	0.38±0.09 c	10.2±4.2 b	1.4±0.6	0.39±0.17
12-15	13.73±3.73 b	1.62±0.51 bc	0.41±0.13 c	6.0±2.85 cd	1.3±0.36	0.37±0.10
> 20	13.60±3.92 b	1.59±0.41 bc	0.44±0.11 c	4.8±2.60 d	1.18±0.52	0.37±0.17
ANOVA	$F_{(5,84)} = 6.5$, $p < 0.001$	$F_{(5,84)} = 11.3$, $p < 0.001$	$F_{(5,84)} = 10.8$, $p < 0.001$	$F_{(5,84)} = 7.1$, $p < 0.001$	$F_{(5,84)} = 10.8$, $p = 0.43$	$F_{(5,84)} = 0.46$, $p = 0.81$

La comparación de los promedios para la riqueza de especies mediante la prueba de Duncan registró para la profundidad de 0-5cm diferencias altamente significativas ($p \leq 0.001$) entre la edad de 10 meses y la edad de 8-12 años y entre la edad de 3 años y las edades: 6-8, 8-12, 12-15 y >de 20 años. Diferencias muy significativas ($p \leq 0.01$) entre la edad 10 meses y la edad de 6-8 años y entre las edades 12-15 y >de 20 años. Para la profundidad de 5-10 cm se encontraron diferencias altamente significativas entre: la edad de 10 meses y la edad >de 20 años, entre la edad de 6-8 años y la edad >de 20 años y además entre la edad 8-12 años con las edades de 12-15 y >de 20 años. Diferencias muy significativas se presentaron entre las edades: 10meses-12-15 años, 3-8-12 años, 6-8 y 12-15 años y diferencias significativas se encontraron entre las edades 3 y >de 20 años.

La diversidad según el índice de Shannon aumenta su valor con la edad sucesional para la profundidad de 0-5cm. El menor valor se presentó a los 3 años (0.77) seguido por la edad de 6-8 años (0.89). En las edades de 12-15 años y >20 años los valores alcanzan la mayor diversidad (1.62 y 1.59 respectivamente) (Figura 6.7). Entre las edades se hallaron diferencias altamente significativas (Tabla 6.3).

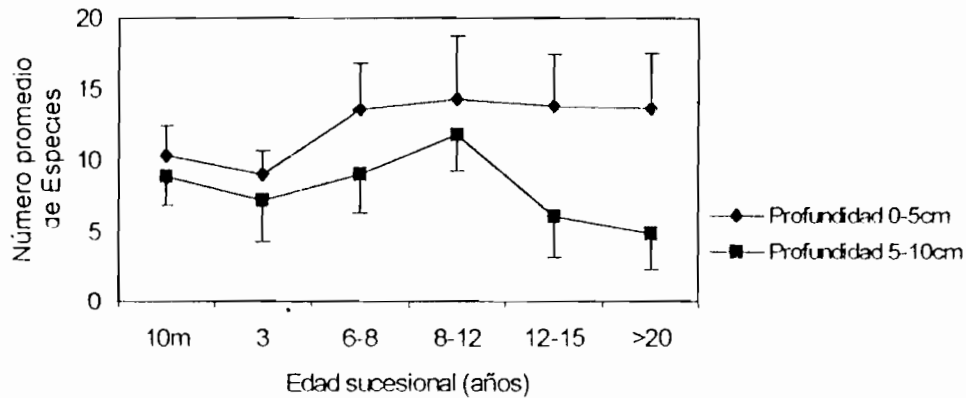


Figura 6.6 Variación del número promedio de especies presentes en el banco de semillas según la edad sucesional. Valores promedio + 1SD.

En la profundidad de 5-10cm el menor valor para el índice de Shannon se encontró en la edad de 10 meses (1.08) y el mayor valor a los 8-12 años de edad (1.4). Como se observa en la Figura 6.7 los valores son muy cercanos y además no se presentaron diferencias significativas entre las edades (Tabla 6.3).

La prueba de comparación de promedios de Duncan encontró diferencias altamente significativas entre las edades: 3 años y las edades 10 meses, 8-12, 12-15 y >20 años y entre la edad 8-12 años con las edades 3 y 6-8 años. Diferencias muy significativas se presentó entre la edad de 10 meses y la edad de 6-8 años y diferencias significativas con las edades 12-15 y >20 años (Tabla 6.3).

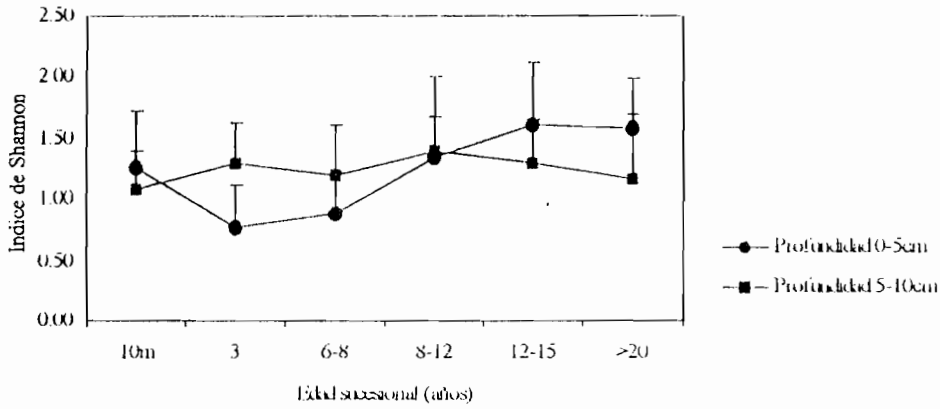


Figura 6.7 Variación del índice de Shannon para el banco de semillas según la edad sucesional. Valores promedio \pm 1DS.

La uniformidad de la distribución del número de individuos en cada especie representada por los resultados de equidad mostró para todas las edades valores intermedios (0.21 – 0.4) (Tabla 6.3 y Figura 6.8). En la profundidad de 0-5cm el menor valor se presentó a los 3 años (0.21) y el mayor valor en la edad $>$ 20 años (0.44) y entre edades se encontraron diferencias altamente significativas (Tabla 6.5).

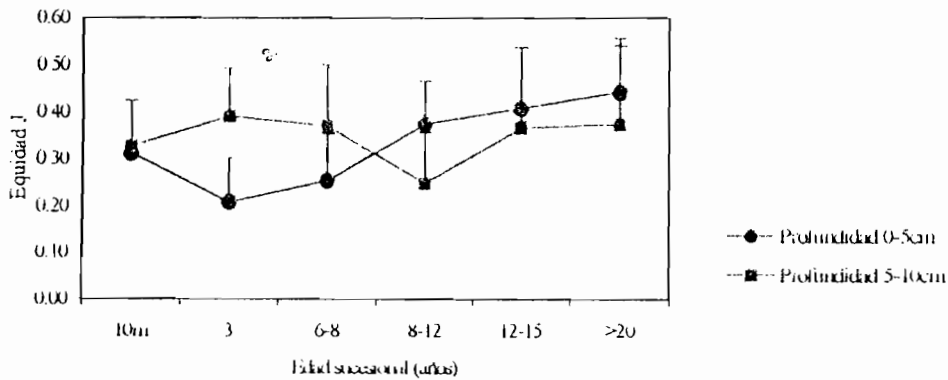


Figura 6.8. Variación del Índice de Equidad para el banco de semillas según la edad sucesional. Valores promedio \pm 1DS.

La prueba de comparación de promedios encontró diferencias altamente significativas entre la edad de 10 meses y la edad del páramo natural >20 años, entre la edad de 3 años y las edades 8-12, 12-15 y >20 años y además entre la edad de 6-8 años y las mismas edades (Tabla 6.3). Diferencias muy significativas se presentó entre la edad 10 meses y 3 años y diferencias significativas entre las edades 10 meses y 12-15 años.

Para la profundidad de 5-10cm no se presentaron diferencias significativas entre las edades sucesionales, los valores son muy cercanos. El menor valor se halló para la edad de 10 meses (0.33) y el mayor valor en la edad de 8-12 años (0.39) (Figura 6.8)

Para la profundidad de 5-10cm no se presentaron diferencias significativas entre las edades sucesionales (Figura 6.8 y Tabla 6.3).

6.3.3 Composición del banco de semillas.

La composición de especies del banco de semillas por profundidad se presenta Figura 6.9 a-f, para las cinco especies más abundantes en cada edad sucesional.

En las edades 10 meses, 3, 6-8 y 8-12 años se comparten la mayoría de las especies. Las más abundantes fueron *Lachemilla aphanoides* y *Rumex acetosella* que se encontraron en las dos profundidades. En las edades de 12-15 y >20 años también están presentes estas especies pero disminuyen drásticamente su densidad (Figura 6.10).

Otras especies presentes pero que disminuyeron sus densidades en forma contrastante con las más abundantes fueron:

Edad de 10 meses: También se encontró la gramínea *Paspalum hirtum* y las cyperaceas *Rynchospora macrocheta* y *Carex pygmaea* en la profundidad de 0-5cm y la *Cyperacea sp.4*, *Phytolacca sp.2*, y *Geranium sibbaldioides* en la profundidad de 5-10cm (Figura 6.9 a).

Edad de 3 años: En la profundidad más superficial también están presentes *Stellaria recurvata*, *Phytolacca sp.1* y la gramínea *Agrostis breviculmis*. En la profundidad de 5-10cm además se encontraron una categoría de *Gramínea* sin identificar y la *Cyperacea sp.4* (Figura 6.9 b).

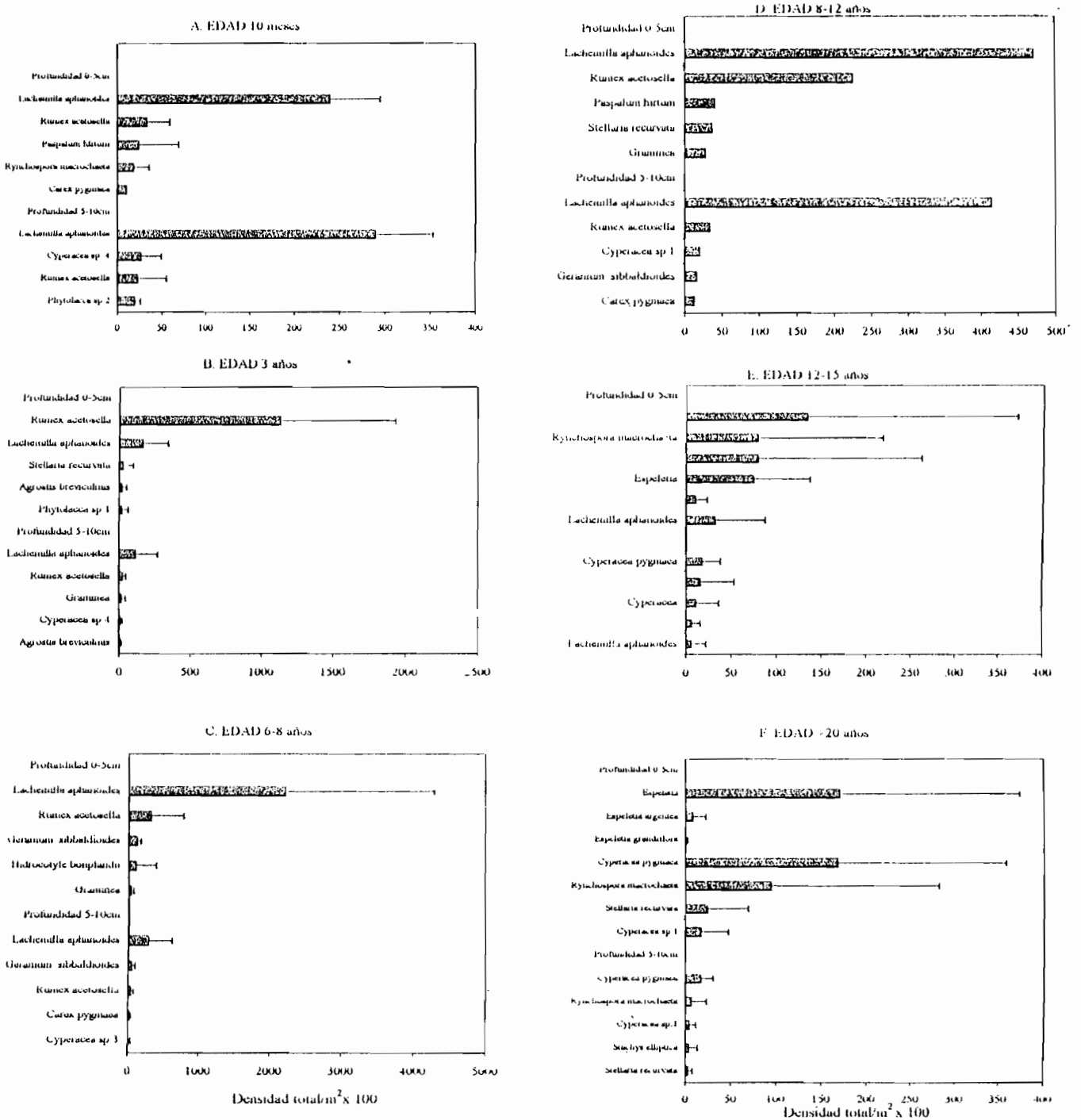


Figura 6.9. Densidad total promedio de semillas para las cinco especies más abundantes en cada edad sucesional y para las dos profundidades. A. Edad 10 meses, B. Edad 3 años, C. Edad 6-8 años (Valor promedio \pm 1SD)

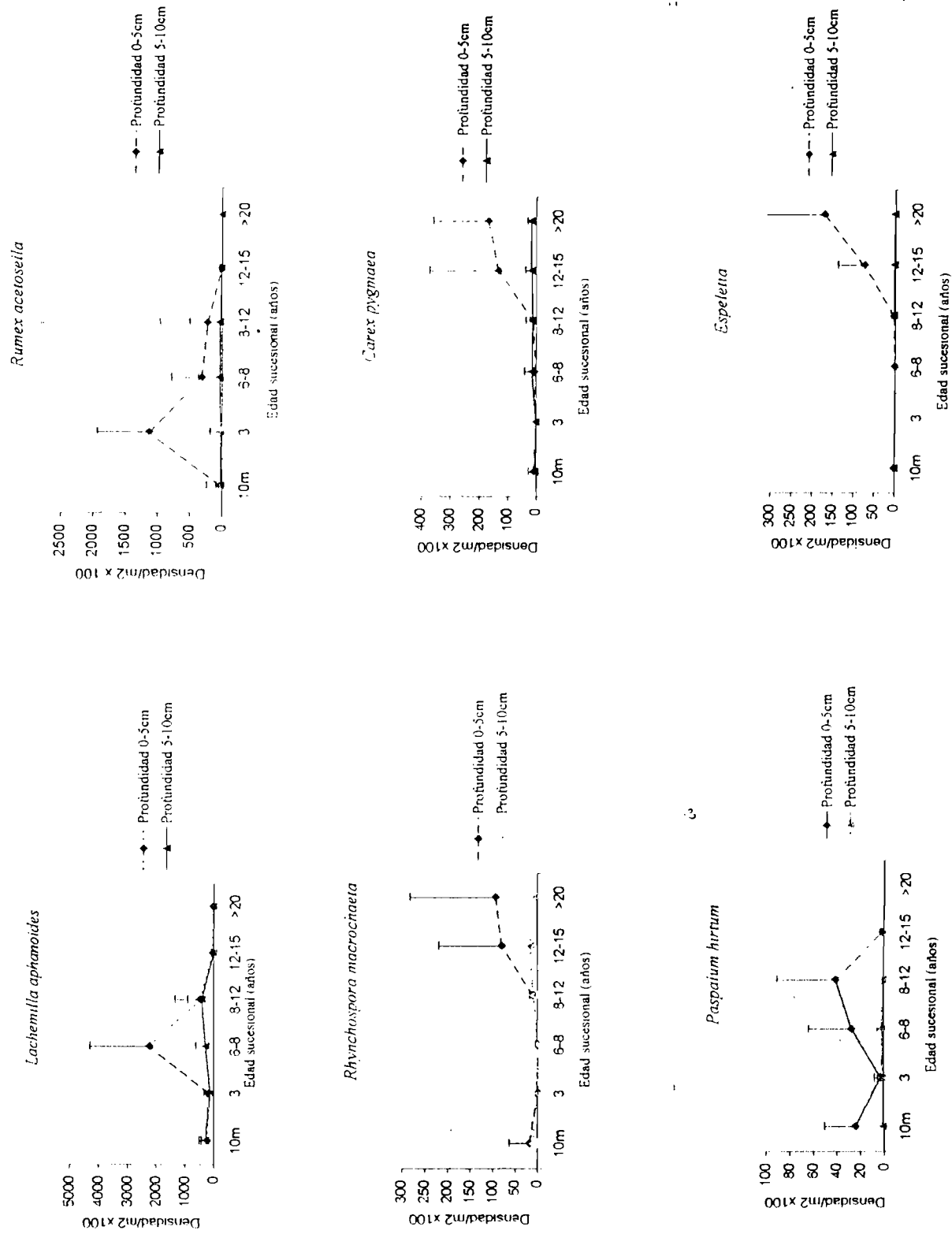


Figura 6.10. Variación de la densidad de semillas para las seis primeras especies en las dos profundidades analizadas. (valores promedio \pm 1SD).

Edad de 6-8 años. En la profundidad de 0-5cm también estuvieron presentes *Geranium sibiricum*, *Hydrocotyle bonplandii* y una especie de *Gramínea*. En la profundidad de 5-10cm vuelve a ser abundante *Geranium sibiricum* además de *Carex pygmaea* y la *Cyperaceae sp.3* (Figura 6.9 c).

Edad de 8-12 años: También se hallaron las especies *Paspalum hirtum*, *Stellaria recurvata* y la categoría de *Gramínea* en la profundidad de 0-5cm y la *Cyperaceae sp.1*, *Geranium sibiricum* y *Carex pygmaea* en la profundidad de 5-10cm (Figura 6.9 d)

Edad de 12-15 años. En la profundidad de 0-5cm dominaron las especies *Carex pygmaea*, *Rhynchospora macrochaeta*, *Espeletia argentea*, estas especies aumentaron su densidad al final de la sucesión a partir de esta edad (Figuras 6.9 e y 6.10 c,d,f). También están presentes la *Cyperaceae sp.3*.

En la profundidad de 5-10cm igualmente son más abundantes *Carex pygmaea*, *Rhynchospora macrochaeta* y una categoría de *Cyperaceae*. También aparecen semillas del arbusto *Arcytophyllum muticum* (Figura 6.9 e).

Edad >20 años: En la profundidad de 0-5cm las semillas más abundantes fueron las de *Espeletia* con las especies *E. argentea* y *E. grandiflora* (Figura 6.9 f). También se encontraron *Carex pygmaea*, *Rhynchospora macrochaeta*, *Stellaria recurvata* y la *Cyperaceae sp.1*.

En la profundidad de 5-10cm las especies más abundantes fueron *Carex pygmaea*, *Rhynchospora macrochaeta*, *Cyperaceae sp.1*, *Stachys elliptica* y *Stellaria recurvata* (Figura 6.9 f).

Es importante recordar la alta proporción de semillas vacías que se presentaron en las especies más abundantes. Por ejemplo la especie *Lachenilla aphanioides* presentó mayor densidad en la edad 6-8 años. Del total $2225,93 \pm 2063,62$ semillas/m², un 48.7 % ($1084 \pm 1208,23$) correspondió a semillas germinadas y un 51.29 % ($1141,63 \pm 904,97$) correspondió a semillas vacías.

De igual forma sucedió con *Rumex acetosella* que registró mayor densidad en la edad de 3 años. De la densidad total $1131,7 \pm 798,11$, un 46.17 % ($522,52 \pm 394,13$) correspondió a semillas germinadas y un 28.18 % correspondió a semillas vacías.

Las pocas semillas de *Espeletia* halladas en la edad de 10 meses eran vacías y solamente germinaron dos plántulas encontradas en la profundidad de 5-10cm. Las semillas de

Rumex acetosella que se presentaron en la edad >20 años en la profundidad 5-10cm fueron solo de dos semillas germinadas.

Como se observa en las gráficas 6.9 y 6.10 solo unas pocas especies mostraron una gran densidad de semillas en el banco (especies dominantes) seguido por un gran número de especies con una abundancia muy baja. Las densidades del banco de semillas disminuyen por debajo de los 5cm de profundidad y existe una gran variabilidad entre las muestras que se reflejó en grandes valores de las desviaciones estándar.

6.3.4 Relación entre la vegetación y el banco de semillas.

Los resultados de las correlaciones entre la cobertura de la vegetación y la densidad del banco de semillas para cada edad sucesional se presentan en la Tabla 6.4. Solo se encontraron correlaciones significativas aunque con valores muy bajos en la profundidad de 0-5cm en la edad de 10 meses y en la profundidad de 5-10cm en la edad de 3 años. Estas edades corresponden a las primeras fases de la sucesión en donde es mayor la influencia del pastoreo.

En el Anexo 2 se muestra el comportamiento comparado de la distribución de las especies en la vegetación y en el banco de semillas de acuerdo a la edad sucesional.

Entre las especies que **únicamente se encontraron en el banco de semillas** están: *Carex pinchunchensis*, *Niphogeton glaucesencis*, *Phytolacca spp.* (especie que solo está presente en las dos primeras edades pero en el muestreo no se registró), *Viola stipularis* (en los muestreos de las otras fincas si se encontró en la vegetación), *Scirpus inundatus*, *Spergula arvensis*, *Stellaria recurvata*, las dos últimas especies se registraron con escasa cobertura solo en la vegetación de la edad de 10 meses. También se presentaron otras semillas de la familia Cyperaceae para las cuales no se logró mayor identificación (Anexo 2).

Tabla 6.4 Correlación de Pearson entre la cobertura de la vegetación y la densidad del banco de semillas para las dos profundidades evaluadas y de acuerdo a la edad sucesional.

Correlaciones	Edad Sucesional					
	10 meses	3 años	6-8 años	8-12 años	12-15 años	>20 años
Profundidad 0-5cm						
R	0.19	0.014	0.09	0.035	0.043	- 0.012
P	0.05	0.89	0.36	0.72	0.66	0.91
N	104	104	104	104	104	104
Profundidad 5-10cm						
R	0.13	0.24	0.11	- 0.011	- 0.002	- 0.024
P	0.21	0.02	0.31	0.92	0.98	0.82
N	93	93	93	93	93	93

De las especies que solamente se hallaron en la vegetación se podría decir que no forman banco de semillas, que varias de ellas son raras y por lo tanto menor la probabilidad de encontrarlas en el banco o que sus semillas germinan rápido y no tienen adaptaciones para permanecer en el suelo. Se presentaron los siguientes grupos: *Bidens triplinervia*, *Hypochoeris radicata*, *Juncus bogotensis*, *Plantago sp.*, *Salvia palaefolia*, *Galium trianae*, *Gentianella corymbosa*, *Trifolium repens* como especies tempranas y *Castilleja integrifolia*, algunas especies de *Hypericum*, las especies de *Pentacalia*, las especies de *Pernettya*, *Paepallanthus columbiensis* y *Valeriana hirta* como especies tardías (Anexo 2).

Las otras especies se encontraron tanto en la vegetación como en el banco de semillas pero su comportamiento varió dependiendo de la edad. *Rumex acetosella* se encontró en la vegetación hasta los 12 años pero con una cobertura muy escasa después de los 8 años. En la edad de 3 años no se presentó cobertura en la vegetación pero si estaba presente con clones que se encontraban ya muriendo, en el banco correspondió a la edad en donde mayor densidad de semillas se presentó (Figura 6.11).

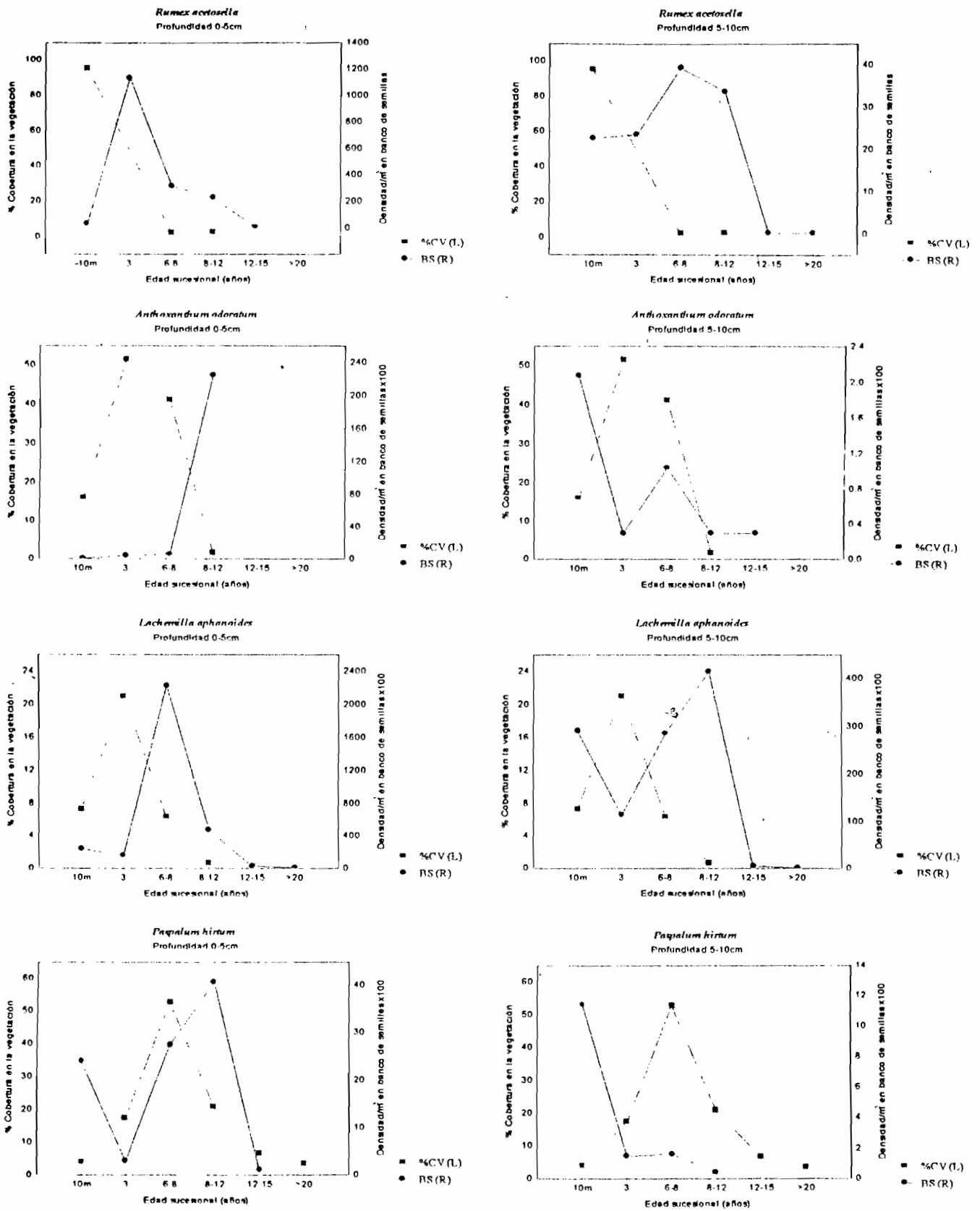


Figura 6.11. Abundancia en la vegetación y en el banco de semillas de especies tempranas de la sucesión.

Anthoxanthum odoratum y *Lachemilla aphanoides* están presentes hasta los 8 años de sucesión. Se encontraron algunas semillas de *L. aphanoides* en las edades de 12-15 y >20 años de las cuales germinó un porcentaje muy bajo. *Paspalum hirtum* estuvo presente durante toda la sucesión y en la edad >20 años solo se encontró en la vegetación (Figura 6.11).

Entre otras especies tardías que comenzaron a aparecer en la vegetación a partir de los 6 años y luego también en el banco de semillas se registraron: *Arcytophyllum muticum*, *Acaena cylindristachya*, *Dantonía secundiflora* y *Festuca dolicophylla* (Figura 6.12). *Espeletia argentea*, *Espeletia grandiflora* (a partir de los 8 años), *Oreobulus obtusangulus*, *O. venezuelensis* y las gramíneas *Calamagrostis effusa*, *C. planifolia*, (Figura 6.13). Existen otras especies tardías que solo presentaron cobertura en la vegetación al final de la sucesión aunque en el banco de semillas se encontraron desde el inicio de la sucesión. Son *Paepallanthus karstenii*, *Rynchospora macrochaeta* y *Carex pygmaea* que se registraron en la vegetación a partir de los 8 años (Anexo 2 y Figura 6.13).

6.4. DISCUSION

6.4.1 Cambios sucesionales en el banco de semillas.

El fenómeno de la abundancia del banco de semillas es muy complejo ya que es consecuencia de lo que ocurre en la vegetación en pie y está relacionado con las características particulares del desarrollo de cada especie, por ejemplo requerimientos de germinación, interacciones de dispersión, producción de semillas, etc.

Algunas especies tienen una gran cantidad de semillas en el banco, mientras que un gran número de especies tienen abundancias intermedias o muy bajas. Desde el punto de vista del disturbio, este orientaría de manera azarosa la llegada de especies, favoreciendo algunas con características especiales, lo que hace variar el patrón fortuito, a otro con alguna regularidad. También puede ser el reflejo de la existencia de uno o pocos factores (recursos) que determinan de esta manera la estructura del banco de semillas.

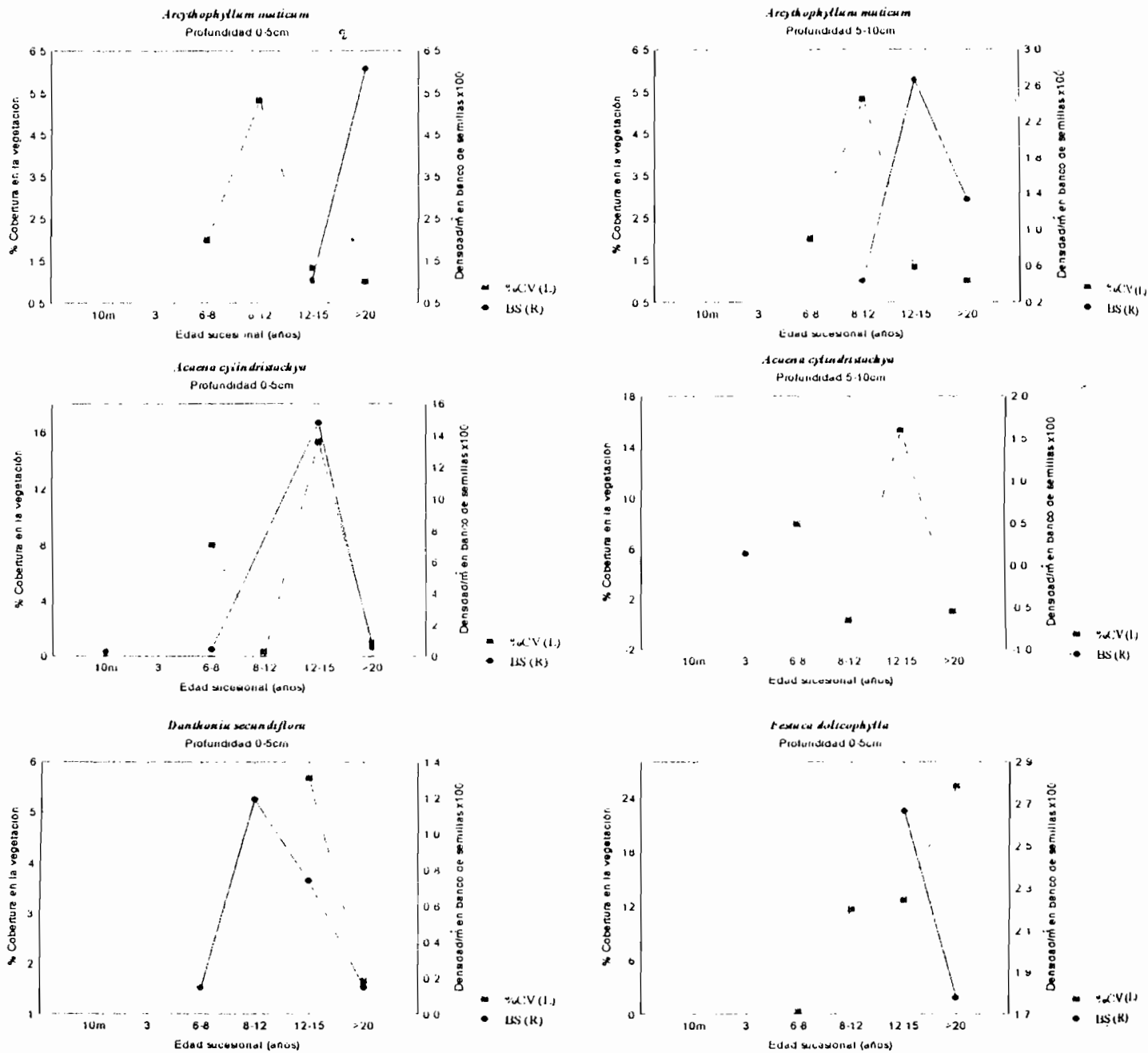
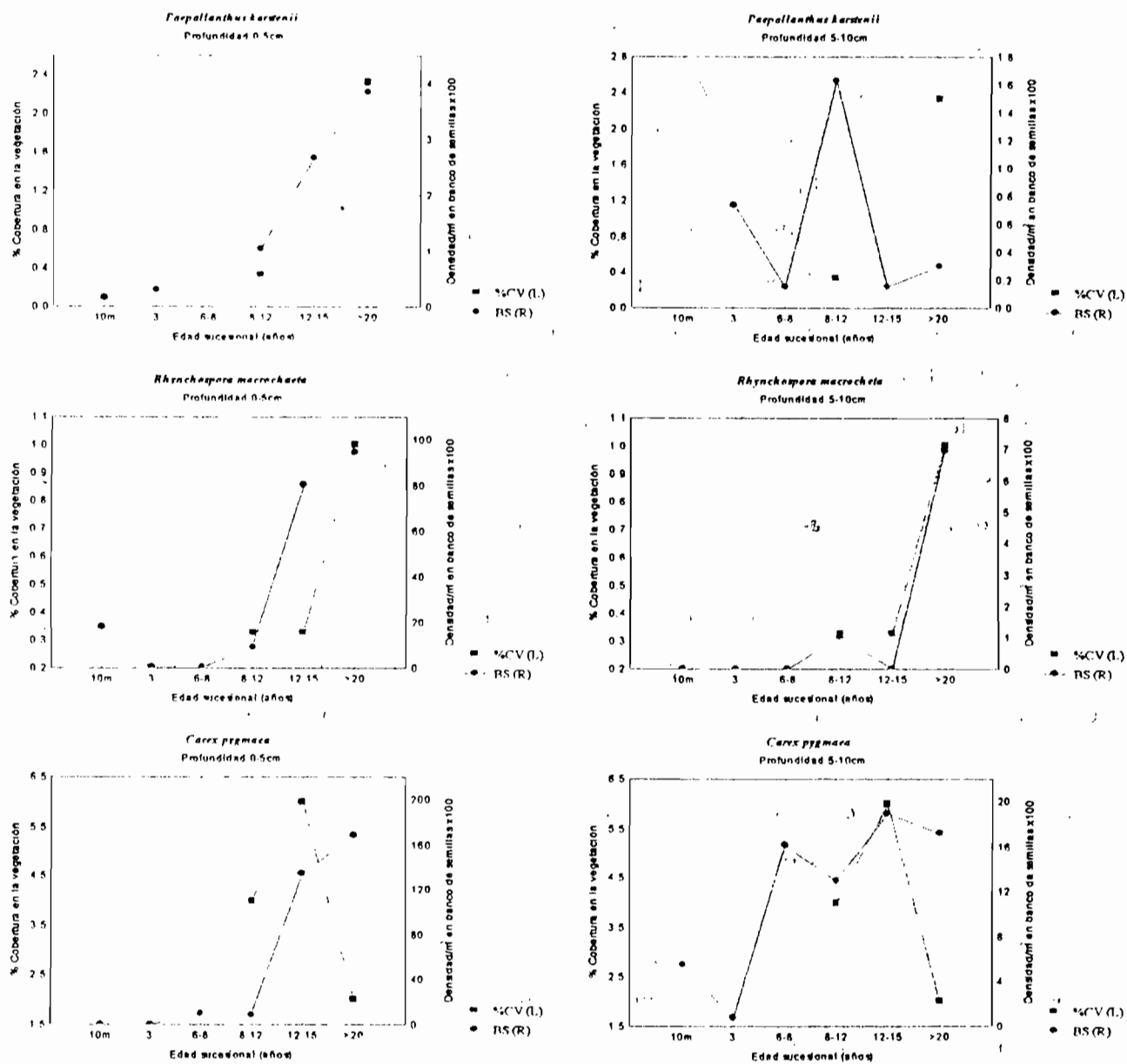


Figura 6.12. Abundancia en la vegetación y en el banco de semillas de especies que aparecen en la sucesión a partir de los 6 años.



Continuación de la Figura 6.13. Abundancia en la vegetación y en el banco de semillas de las especies tardías que presentaron aumento en la cobertura después de los 8 años y están en el banco de semillas desde el inicio de la sucesión.

Distribución vertical y horizontal

La distribución vertical de las semillas en el suelo se caracteriza por la acumulación en los primeros centímetros. La mayoría de los estudios indican que en sitios sin disturbio la mayor densidad de semillas se encuentra en los primeros 2-5 cm, con una rápida disminución en profundidad (Fenner, 1995; Jaimes y Rivera, 1991; Garwood, 1989; Cavers y Benoit, 1989). En sitios donde hay labranza del suelo se presenta una tendencia a homogeneizar la densidad de semillas a profundidades superiores a los 5 cm (Cavers y Benoit, 1989). Se puede decir que el banco de semillas de los suelos del páramo es superficial ya que la mayor abundancia de semillas y de especies se presentó en los primeros 5 cm de profundidad. Sin embargo, la cantidad de semillas en profundidad no es despreciable.

La distribución horizontal es extremadamente agregada y puede estar concentrada alrededor de los parentales debido a una dispersión pobre, ya que la mayoría de semillas del banco carecen de estructuras de dispersión. También se distribuyen en conglomerados por deposición de heces de animales, montículos de suelo hechos por hormigas o por acumulación local de semillas en depresiones superficiales (Thompson et al., 1998). Esta distribución puede tener consecuencias importantes en la distribución espacial de las plantas en la vegetación (Fenner, 1995). Los altos valores de desviaciones estándar encontrados en todas las muestras recolectadas para una misma parcela reflejaron esta tendencia al agrupamiento.

Cambios en la densidad, riqueza y diversidad.

La densidad promedio total del banco de semillas encontrada en este estudio (Profundidad 0-5cm: 104341 y en la Profundidad 2: 37921 semillas/m²) sobrepasa los valores encontrados para el páramo de Chingaza (12974 semillas/m²) (Posada y Cardenas, 1999) y es mayor que la registrada para ecosistemas cercanos, como un bosque altoandino 1813 semillas/m² (Jaimes y Rivera, 1991) o la de ecosistemas alpinos méxicos (1-3957 semillas/m²) y ecosistemas alpinos más húmedos (0-2802 semillas/m²) (Chambers, 1995). Estas diferencias tan altas en los rangos también es debida a los métodos empleados en la determinación ya que solo incluyen el banco de semillas germinable en las muestras de suelo.

Las altas densidades puede ser la causa de condiciones particulares de los suelos del páramo como bajas temperaturas y pH bajos, similares a los de áreas alpinas, de las cuales

dicen se espera un alto grado de longevidad en las semillas de estas zonas. Los bancos de semillas con altas densidades, también obedecen a que las especies formadoras del banco tienen una alta producción de semillas, aunque investigaciones específicas sobre este tema recién ahora comienzan a realizarse para las especies del páramo.

Según Fenner (1995) se requieren tres condiciones para que las semillas formen un banco y retengan la viabilidad durante un periodo de tiempo hasta que un disturbio las ponga en un sitio favorable para la germinación:

- Debe existir algún medio para que puedan enterrarse, ya sea activo (lombrices, fauna del suelo) o pasivo (escorrentia, pendiente, presencia de grietas).
- Poseer mecanismos de dormancia que prevengan la germinación a profundidades demasiado grandes como para permitir la emergencia.
- Poseer la habilidad para detectar y responder a señales apropiadas para germinar que estén asociadas a un sitio o tiempo favorable para tener éxito en el establecimiento.

El banco de semillas fue muy diverso en especies y varias de estas faltaron en la vegetación o al contrario. Parte de estas semillas pudieron haber entrado al banco de semillas a través de dispersión reciente, lo cual es probable para el caso de semillas dispersadas por el viento como lo fue el caso de algunas compuestas. Otras especies que son raras o totalmente ausentes en los alrededores de la vegetación, probablemente germinaron de semillas dormantes almacenadas en el suelo, por ejemplo, *Scirpus inundatus*, *Juncus bogotensis*, *Stellaria recurvata*. Las hierbas anuales o perennes de corta vida estuvieron muy representadas y forman un banco persistente ya que son especies que dependen más de la regeneración por semillas, son el caso de *Rumex acetosella*, *Lachemilla aphanoides*, *Geranium sibbaldioides* y las especies de gramíneas y Cyperaceas. Especies de larga vida como arbustos de compuestas e Hypericaceae que se encontraron en la vegetación no están presentes en el banco o lo hacen en muy bajas densidades. Otras especies como *Bidens triplinervia*, *Hypochoeris radicata*, *Juncus bogotensis*, *Plantago sp.*, *Salvia palaefolia*, *Galium trianae*, *Gentianella corymbosa*, *Trifolium repens* como especies tempranas y *Castilleja integrifolia*, algunas especies de *Hypericum*, las especies de *Pentacalia*, las especies de *Pernettya*, *Paepallanthus columbiensis* y *Valeriana hirta* como especies tardías tampoco se encontraron en el banco de semillas.

La ausencia de bancos de semillas de algunas especies que dominan la vegetación ha sido registrada en varios estudios de praderas (Viragh y Gerencser, 1998, Graham y Hutchings, 1988; Angela et al., 1988; Rice, 1989; Milberg, 1992 citados por Milberg y Hansson, 1993). Es posible que las características biológicas de éstas especies, como ausencia de endospermo abundante, prevengan la acumulación de semillas en el suelo o que por el azar en las muestras evaluadas no estuvieron representadas.

Estos resultados indicarían que a nivel de la comunidad existen especies que necesariamente necesitan de los descansos largos para iniciar su establecimiento y que su mantenimiento en el tiempo a escala de la región y del paisaje dependería de la permanencia de un mosaico de parcelas con edades muy avanzadas en la sucesión y con páramo natural que garanticen su dispersión normal, factor crítico para la viabilidad de estas poblaciones de especies a largo plazo.

Rumex acetosella tiene muy poca probabilidad de estar presente en edades avanzadas de la sucesión y solo permanecieron muy bajas densidades. Las pocas semillas están en las capas profundas del suelo entonces su éxito en cobertura luego de la fase de cultivo dependería del aporte de semillas por dispersión de parcelas vecinas y zonas aledañas y de sus características como especie pionera con rápido crecimiento, fructificación masiva y fragmentación de sus raíces adventicias con capacidad de formar nuevos individuos.

El impacto del pastoreo es difícil de predecir. Según Harper (1977) el pisoteo del ganado favorece y aumenta el banco de semillas pero cambiando las especies que lo componen, y creando condiciones en las cuales las semillas retienen su viabilidad. Sin embargo, dado que el páramo no forma parte de un ecosistema que evolucionó con herbívoros de gran tamaño el efecto podría ser diferente.

El aumento de la densidad de los bancos de semillas con el pastoreo intensivo indicaría que éste selecciona especies que forman grandes bancos de semillas como estrategia ante el disturbio. El pastoreo puede afectar de varias formas: mientras que las plantas pequeñas y no palatables se pueden beneficiar de la disminución en la competencia, el pastoreo reduce la cobertura superficial de hojarasca, y esto, junto con el pisoteo, que a la vez produce disturbio en el suelo, arranca las plantas, permite a la lluvia de semillas entrar más fácil y aumentar el banco de semillas (Archibold, 1981).

Grime (1982) menciona que los bancos de semillas son especialmente comunes en la vegetación como los pastizales y tendrían la capacidad de permanecer y tolerar el disturbio. Llama la atención la mayor diversidad en las familias de gramíneas y cyperáceas en el banco de semillas con muchas especies adaptadas al pastoreo.

En los resultados del estudio en el páramo de Chingaza, el disturbio por pastoreo aumentó la densidad, el número de especies y la diversidad (Posada y Cardenas, 1999). El efecto del pisoteo produce cambios en la microtopografía del suelo lo que afecta la estructura cambiando las condiciones para la germinación de semillas (Vargas-Ríos y Rivera, 1990).

También remueve permanentemente el suelo, produciendo una vegetación abierta (Verweij y Budde, 1992) lo que facilita procesos de apertura de microclaros además del papel de afloramiento de semillas por parte de los escarabajos estercoleros asociados a las fecales del ganado.

La fisonomía de la vegetación de la edad 3 y 6-8 años coincide con la descrita para zonas de páramo con pastoreo intensivo, en donde las macollas son remplazadas por pastos cortos y por dicotiledóneas herbáceas (Cleef, 1981; Hofstede et al., 1995). También coincide con los resultados en áreas planas con pastoreo, en las que domina *Lachemilla orbiculata* (Verweij, 1995).

En cuanto al efecto del pastoreo sobre la diversidad del banco de semillas se ha visto el incremento de la diversidad de especies. Iverson y Walli (1982) citado por Posada y Cárdenas (1999) demostraron que el pastoreo intenso lleva a un incremento en el tamaño del banco de semillas y proponen que es el producto del incremento de especies anuales que poseen grandes bancos de semillas persistentes. Estos autores también mencionan que habría una tendencia a que el banco de semillas y la vegetación en pie sean similares en sitios con alto grado de disturbio, debido a que van quedando las especies con banco de semillas, que pueden mantenerse a pesar del disturbio.

En las zonas con pastoreo intensivo, el estrato rasante está conformado por especies que en su mayoría tienen como estrategia de crecimiento tallos rasantes sobre el suelo, y/o rizomas o estolones bajo los primeros centímetros del suelo. Esta estrategia les permite sobrevivir al ramoneo y pisoteo del ganado (Hofstede et al. 1995, Verweij 1992).

Al analizar los cambios en diversidad a través del desarrollo de la sucesión secundaria y teniendo en cuenta que podría presentarse una sobreestimación en el número de especies ya

que las morfoespecies diferenciadas en el caso de las cyperaceas podrían no ser diferentes no se presenta una tendencia de aumento en la diversidad de especies con el disturbio. Es así como el número promedio de especies y el índice de diversidad de Shannon aumentaron con la edad sucesional y los valores de equidad también fueron mayores en la edad >20 años indicando mayor uniformidad en la distribución de los individuos en cada especie lo que no sucede a la edad de 3 años y 6-8 años donde se encontraron valores más bajos. Al comparar el número total de especies por edad si se presentaron mayores valores en las edades con efecto de mayor disturbio, 10 meses y 3 años aunque a los 12-15 años también se presentó un valor alto. En la profundidad de 5-10 cm no se observó la misma tendencia. El número total de especies por profundidad fue:

- Profundidad 0-5 cm: 10 meses (57), 3 años (40), 6-8 años (35), 8-12 años (36), 12-15 años (52) y >20 años (36).
- Profundidad 5-10cm: 10 meses (27), 3 años (27), 6-8 años (25), 8-12 años (37), 12-15 años (35) y >20 años (23).

La similitud entre la vegetación y el banco de semillas en las parcelas pastoreadas es mayor que las parcelas sin pastorear (correlaciones significativas para las edades 10 meses y 3 años). Resultados semejantes también los encontraron Milberg y Hansson (1993) para praderas con diferentes regímenes de manejo de pastoreo en Suecia y Posada y Cárdenas (1999) en el páramo de Chingaza donde hallaron una correlación más alta en el sitio con mayor disturbio por pastoreo intenso. Esto también indica que las especies en sitios alterados pueden permanecer en el banco pese a que ocurran cambios en la vegetación.

6.4.2 Estrategias de las especies en el banco de semillas.

Los cambios en la densidad del banco de semillas a través de la sucesión y su respuesta al disturbio están relacionados con los cambios en la vegetación y con el comportamiento diferencial de las especies dependiendo de la fisiología y de las estrategias de historias de vida que posean (Noble y Slatyer, 1980). Las características reproductivas incluyendo el tiempo de madurez sexual vs. alocación a estructuras vegetativas-reproductivas, dispersión, persistencia de semillas y características del establecimiento de plántulas son especialmente importantes en determinar las respuestas de las especies (Pickett y White, 1985).

De los patrones de abundancia en el banco de semillas junto con su variación en la cobertura de la vegetación y a su viabilidad se pueden diferenciar en dos modelos que presentan diferentes tendencias:

Modelo 1. Especies tempranas con banco de semillas persistente.

Estas especies disminuyen su cobertura o desaparecen en las etapas finales de la sucesión, son dominantes en las edades con influencia de pastoreo y poseen altas densidades de semillas en el suelo. Su competitividad es baja, pues a medida que se presenta un reemplazo de especies y se recupera la cobertura de un estrato herbáceo más desarrollado, aparecen los arbustos y cesa el disturbio, su cobertura disminuye o desaparece (Figura 6.14).

Además, presentan la estrategia de regeneración vegetativa por tallos rastreros y rizomas lo que favorece la rápida colonización de nuevos espacios. Dado que el banco de semillas permanece por varios años y aún después de que no se registró la presencia de individuos en la vegetación estas especies forman bancos persistentes donde la viabilidad de las semillas es mayor de un año. En este grupo se presentaron tres tendencias: en la Figura 6.14 a corresponde a especies que presentaron su máxima densidad de semillas después del máximo de cobertura en la vegetación en pie y luego desaparecen rápidamente en la vegetación y en el banco de semillas en las últimas etapas de la sucesión, permaneciendo con muy pocas semillas en las capas más profundas del suelo. En la Figura 6.14 b el banco de semilla aumenta hasta un máximo después del máximo de cobertura en la vegetación en pie y desaparecen rápidamente antes en las últimas edades de la sucesión. En la Figura 6.14 c el comportamiento de las curvas es de tipo unimodal, el máximo en la densidad del banco de semillas se da en la etapa sucesional siguiente a la del máximo de cobertura en la vegetación en pie. Los mínimos valores se presentan en el inicio y hacia el final de la sucesión. El banco de semillas es de carácter persistente con bajas densidades.

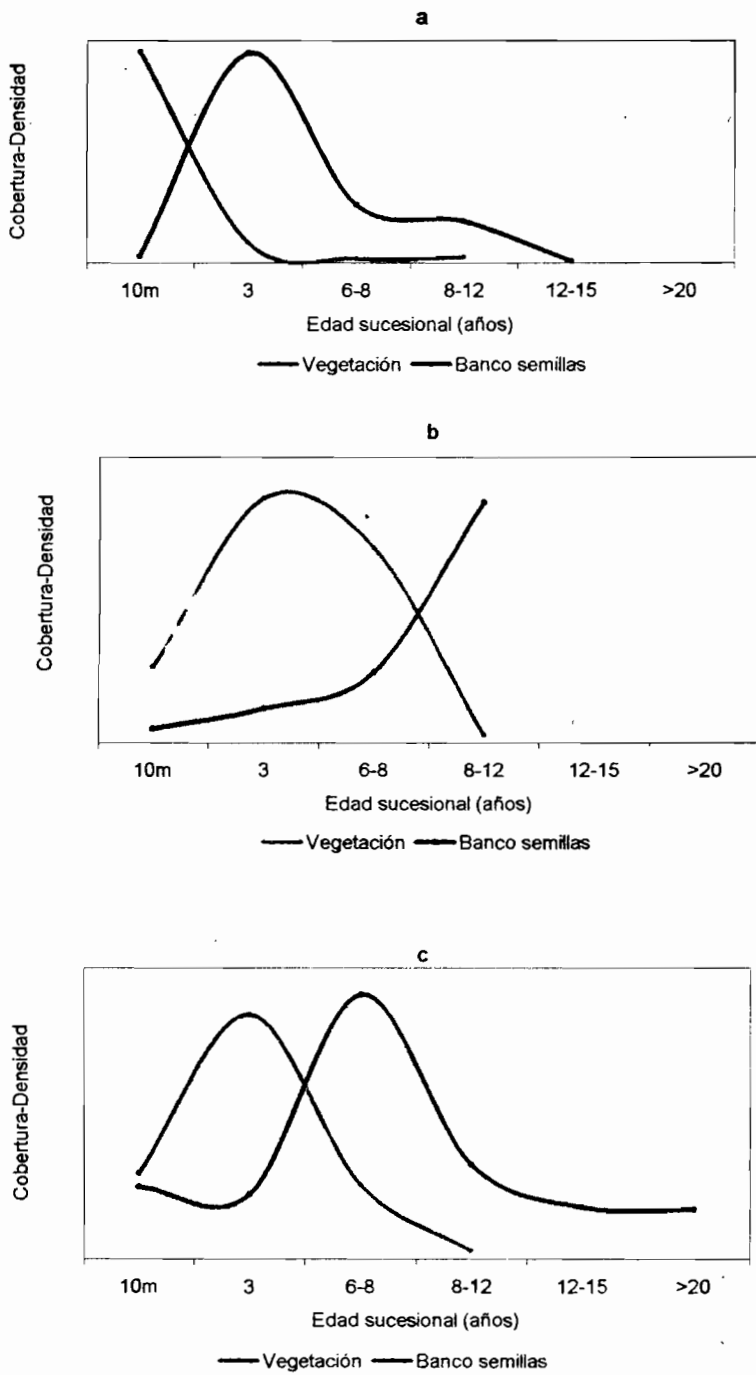


Figura 6.14. Especies tempranas en la sucesión con banco de semillas persistente. (a) especies que presentaron su máxima densidad de semillas después del máximo de cobertura en la vegetación y luego desaparecen rápidamente en las últimas etapas de la sucesión. (b) especies en las cuales el banco de semillas aumenta hasta un máximo después del máximo de cobertura en la vegetación y desaparecen al final de la sucesión. (c) especies con comportamiento unimodal, el máximo en la densidad del banco de semillas se presenta en la etapa sucesional siguiente a la del máximo de cobertura en la vegetación.

Modelo 2. Especies tardías con banco de semillas persistente.

Corresponde a especies con bancos permanentes que comienzan a aparecer desde los 6 años y en la vegetación disminuyen su cobertura al final de la sucesión. La densidad de semillas puede disminuir o aumentar (Figura 6.15 a, b, c).

Otra situación se dió para las especies que aparecen en la vegetación después de los 8 años pero en el banco de semillas están desde el inicio (Figura 6.16). En este caso el banco de semillas no es una estrategia de colonización sino una estrategia de permanencia y el disturbio por pastoreo no favorece la presencia de estas especies en la vegetación. Se encontraron dos situaciones una en la que la cobertura en la vegetación va aumentando en las etapas finales de la sucesión (Figura 6.16 a) y otra en la que la cobertura comienza a disminuir después de los 20 años de sucesión (Figura 6.16 b). Otro caso se presentó en especies que solo aparecen después de los 12 años tanto en la vegetación como en el banco de semillas y aumentan en la siguiente edad (Figura 6.16 c). Estas especies no toleran disturbios, solo aparecen en la últimas etapas de la sucesión tanto en la vegetación como en el banco, en densidades bajas. Podría decirse que estas especies pueden desaparecer totalmente de la vegetación si la intensidad o la frecuencia del disturbio aumenta.

Es difícil valorar la importancia de la persistencia del banco de semillas en los procesos de la vegetación (Thompson, 1992) y más aun establecer una relación entre la tasa de renovación en la vegetación y en el banco de semillas primero porque existe alta variabilidad en el comportamiento entre las parcelas y entre las especies y segundo porque las especies varían en su habilidad para germinar y establecerse desde semillas. Por lo tanto una alta densidad del banco de semillas no indica automáticamente un número grande de plántulas y de adultos.

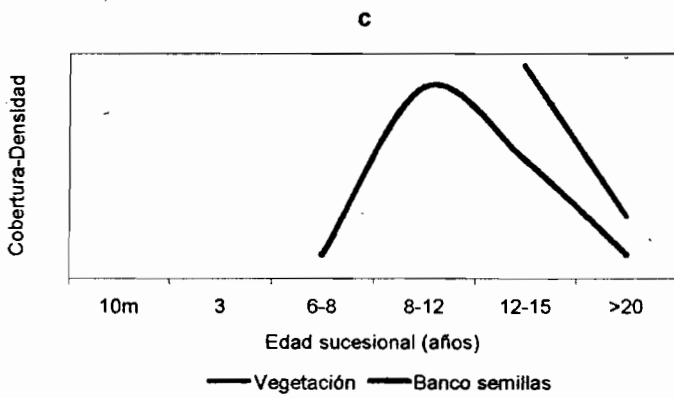
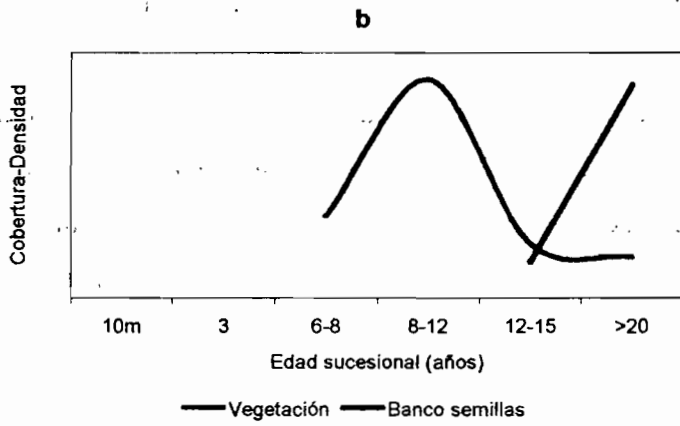
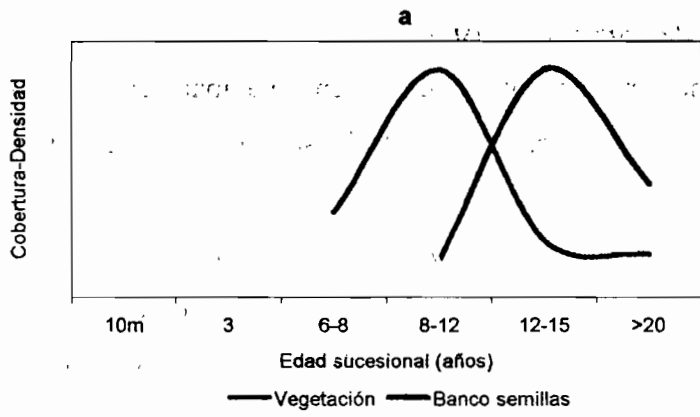


Figura 6.15. Especies tardías que aparecen en la sucesión después de los 6 años y en la vegetación disminuyen su cobertura al final de la sucesión. La densidad de semillas puede aumentar o disminuir. Especies susceptibles de desaparecer ante disturbios recurrentes.

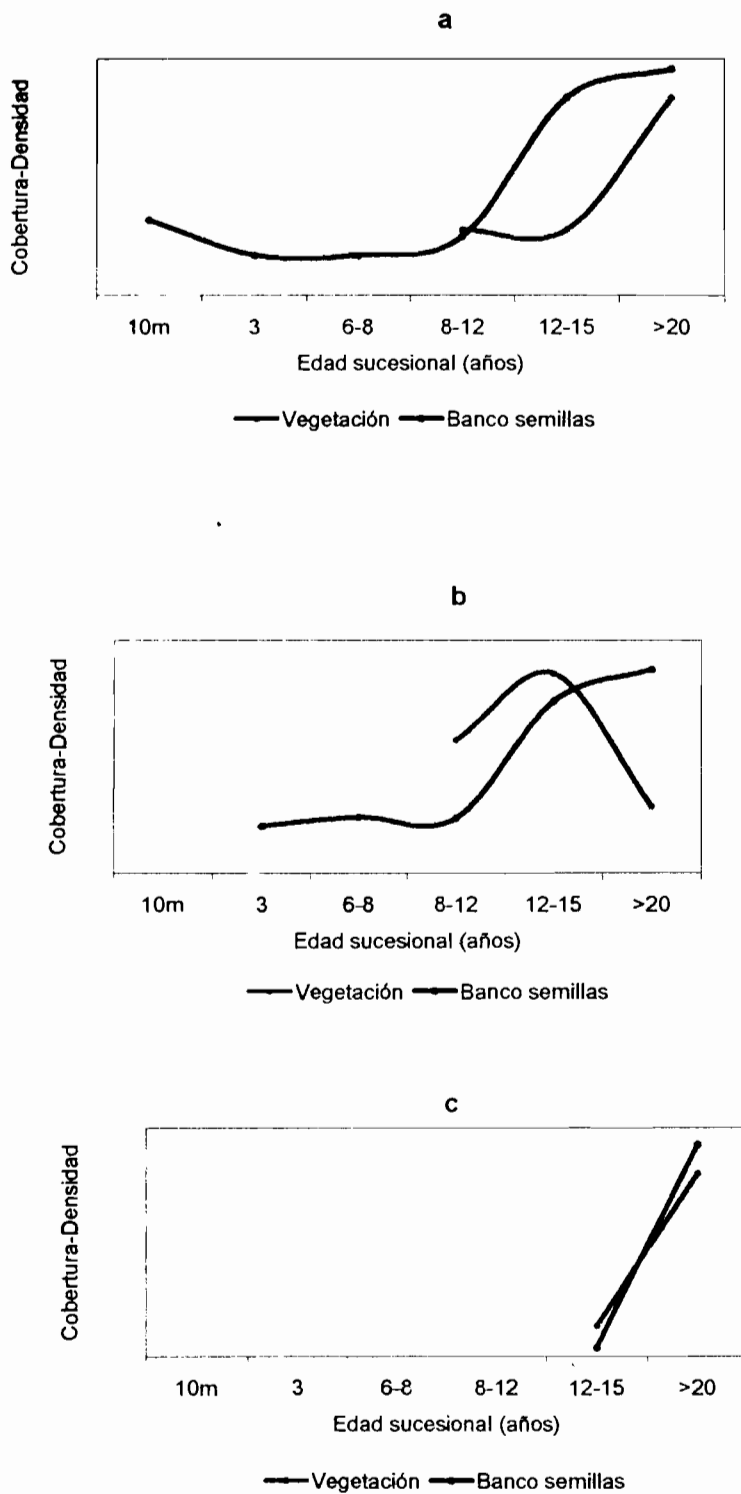


Figura 6.16. Especies tardías aparecen en la vegetación después de los 8 años. (a) especies en las que la cobertura de la vegetación aumenta en las etapas finales de la sucesión, (b) especies en la que la cobertura empieza a disminuir después de los 20 años, (c) especies que solo aparecen después de los 12 años en la vegetación y el el banco de semillas. El banco se convierte en una estrategia de permanencia.

CAPITULO 7

CONCLUSIONES GENERALES

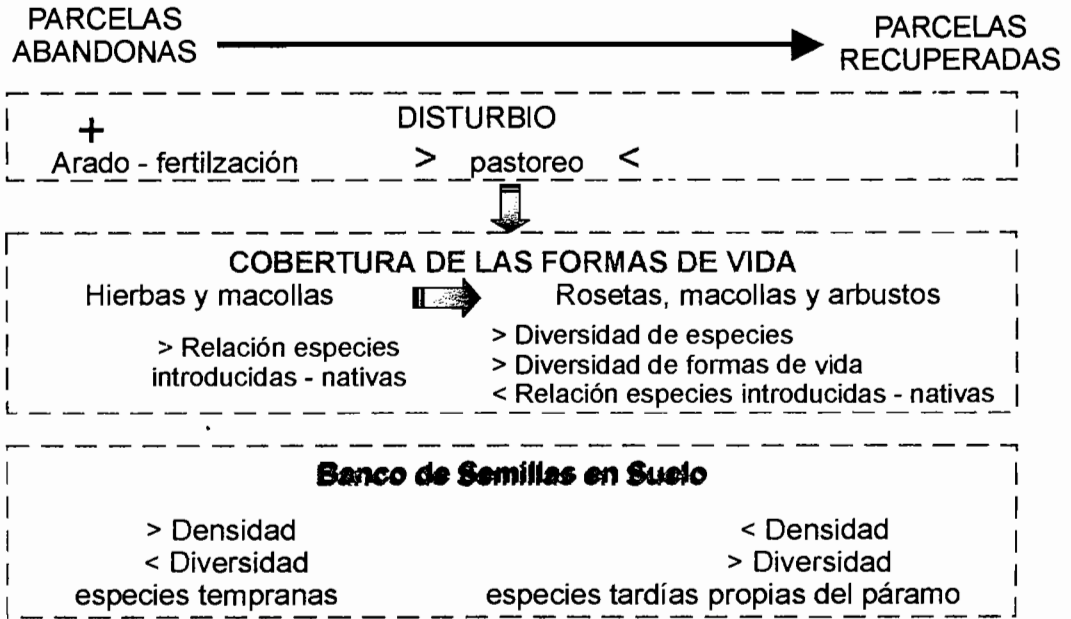
En este capítulo se realiza una síntesis de los resultados más sobresalientes en función de los dos objetivos principales de investigación: 1) realizar una interpretación ecológica de algunos procesos involucrados en la sucesión secundaria luego del cultivo de papa y 2) encontrar algunos mecanismos a nivel del suelo y de la vegetación que puedan estar determinando la recuperación de la fertilidad durante los periodos de descanso.

En la figura 7.1 se presenta un resumen de los resultados más sobresalientes y de las principales tendencias sucesionales que son responsables de la recuperación de la fertilidad. Este modelo complementa los resultados previamente encontrados por Sarmiento (1995) y por Llambi (1997).

Un aspecto importante y que ha sido demostrado en diversos estudios es que la recuperación de la fertilidad en los agroecosistemas de páramo no se explica por la acumulación sucesional de nutrientes en el suelo. Esto se explica en el caso del nitrógeno porque el compartimento de la materia orgánica es muy grande para presentar una respuesta a la escala de tiempo de la sucesión estudiada. Por otra parte, las bajas temperaturas y la estabilización por los altos contenidos de aluminio, limitan los procesos de descomposición.

De hecho, los suelos de páramo se caracterizan por presentar altos contenidos de materia orgánica y por ello el reservorio total de nitrógeno es alto. Sin embargo, este nitrógeno no está disponible para las plantas por encontrarse fundamentalmente en compuestos húmicos recalcitrantes. Dado que ni el nitrógeno mineral ni el nitrógeno total se acumulan a lo largo de la sucesión, la clave debe estar más relacionada con cambios en la distribución de los nutrientes entre los compartimentos del ecosistema, pasando a través de la sucesión hacia compartimentos donde están más disponibles como lo son la biomasa microbiana y la vegetación.

SUCESION - REGENERACION



Restauración de la Fertilidad

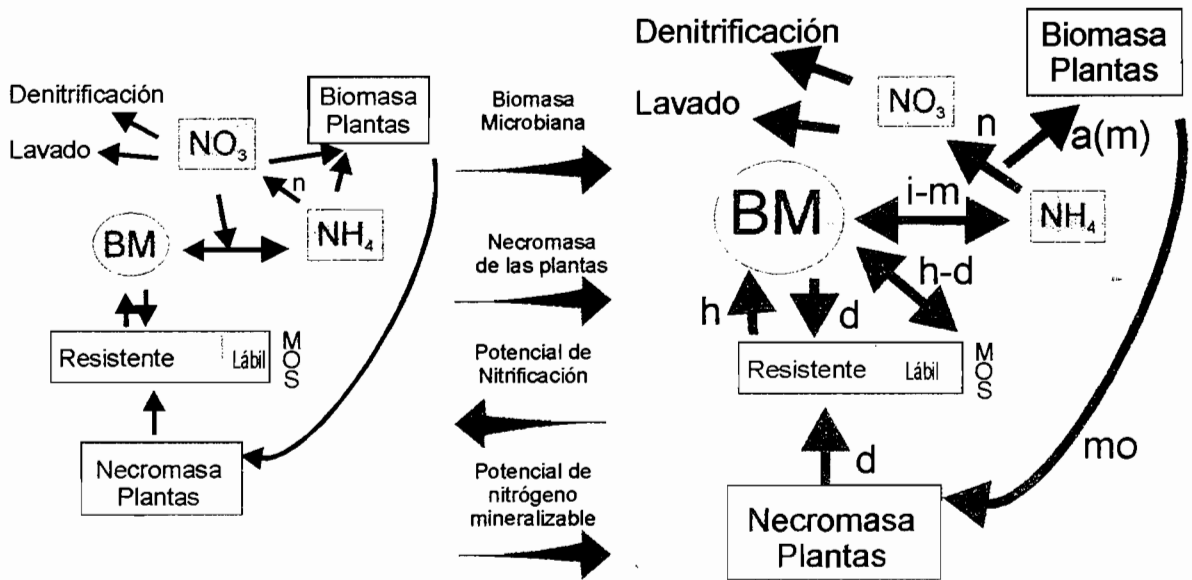


FIGURA 7.1. Modelo explicativo de los procesos y comportamientos analizados a nivel del agroecosistema durante el desarrollo de la sucesión secundaria. Los cambios en el tamaño de las flechas y cajas indican modificaciones en los flujos y compartimientos. En el centro se indican algunos mecanismos importantes en la recuperación de la fertilidad. MB = Biomasa microbiana; SOM = Materia orgánica del suelo; d = descomposición; h = humificación; i = inmovilización; m = mineralización; n = nitrificación; a = absorción; mo = mortalidad. Los resultados presentados en el compartimento suelo con base a Llambí (1997).

La hipótesis que plantean Llambí y Sarmiento (1998) es que el aporte de necromasa durante el descanso tiende a aumentar, lo que permite el aumento de la biomasa microbiana (BM) y de su actividad. Al aumentar la BM aumentaría también el flujo de carbono y de nutrientes desde el compartimento poco lábil de la materia orgánica del suelo (MOS) hacia el compartimento lábil, aumentando a su vez el nitrógeno potencialmente mineralizable (No). Además la biomasa microbiana *per se* constituye un compartimento que contiene nitrógeno y otros nutrientes en formas relativamente disponibles.

Esta hipótesis no pudo ser probada por Llambí y Sarmiento (1998) debido probablemente a la alta heterogeneidad ambiental de las 36 parcelas que compararon. Sin embargo, en el presente estudio si se comprueba un aumento de la biomasa microbiana, lo que permite reforzar la idea de que:

1. Los únicos parámetros que muestran tendencias sucesionales son los biológicos (vegetación y biomasa microbiana) y no los físico-químicos.
2. La biomasa microbiana aumenta a lo largo de la sucesión y ésta podría explicar la recuperación de la fertilidad. En este sentido nuestro trabajo es el primero que logra encontrar una tendencia sucesional clara a nivel del suelo en estos ecosistemas de altura.
3. El aumento de la biomasa microbiana se relaciona claramente con los cambios en la vegetación a nivel de riqueza y de diversidad florística y de formas de vida.
4. La biomasa microbiana en los suelos estudiados representa un reservorio de nitrógeno que puede ser importante para el cultivo, por lo que el aumento en este compartimento puede explicar un aumento de la fertilidad del suelo.
5. El aumento significativo de la biomasa microbiana se da a partir de los 12 años de sucesión. Si este parámetro realmente se relaciona con la recuperación de la fertilidad esto quiere decir que realmente se necesitan descansos largos en la recuperación de la vegetación del páramo.

Si aumenta la biomasa microbiana a lo largo de la sucesión y esto representa un aumento en el nitrógeno potencialmente disponible cabe entonces preguntarse porque no hay evidencia de acumulación del nitrógeno mineral con la sucesión. Este comportamiento se espera ya que el nitrógeno mineral no se acumula sino que es rápidamente lavado o

inmovilizado por la vegetación y por los microorganismos lo que hace que este no sea un parámetro interesante para analizar la recuperación de la fertilidad.

En este sentido el nitrógeno mineral sería un compartimento muy pequeño pero con una alta tasa de recambio y lo interesante desde el punto de vista de la fertilidad no es estudiar su tamaño sino su tasa de recambio. Lo mismo puede ser válido para otros nutrientes como el fósforo o las bases cambiables.

Sarmiento (1995) también propone como hipótesis una disminución sucesional de la nitrificación, la cual contribuiría a disminuir las pérdidas de nitrógeno por desnitrificación y lavado, permitiendo una mejor economía de este nutriente a nivel del ecosistema. Sin embargo, nuestros resultados no permiten apoyar esta hipótesis ya que no fueron detectados cambios sucesionales en la proporción nitrato/amonio. En los suelos estudiados predomina ampliamente el amonio como forma de nitrógeno mineral, lo cual nos estaría indicando que el proceso de nitrificación está limitado. Esto contrasta con los resultados obtenidos por Llambí y Sarmiento (1998) en Venezuela donde la forma predominante de nitrógeno mineral fue el nitrato. Sin embargo, para poder concluir sobre este aspecto sería necesario medir directamente el proceso de nitrificación y el lavado.

En resumen nuestros resultados muestran que el aumento de la edad sucesional y la disminución de los efectos del disturbio (arado y pastoreo) permiten cambios estructurales en los que la recuperación de la fertilidad del sistema parece residir en el aumento de una población de microorganismos que acumulan y hacen más rápidamente disponible el nitrógeno mineral para las plantas, las cuales también muestran una tendencia clara de cambio hacia una mayor diversidad, composición y reemplazo de especies con mayores adaptaciones para la acumulación de nutrientes y de energía en la biomasa vegetal.

Este es el caso de las comunidades de *Calamagrostis effusa-Espeletia grandiflora* y *Calamagrostis effusa-Espeletia argentea* que mostraron un notable desarrollo de la biomasa microbiana en comparación con las comunidades presentes en las edades más tempranas de la sucesión.

Durante el transcurso de la sucesión existe un reemplazo de las especies muy evidente siendo la secuencia de especies bastante predecible lo que permite identificar especies indicadoras de las diferentes etapas de la sucesión. La estructura final de la vegetación puede ser entendida como el resultado de la máxima expresión de los mecanismos de facilitación y

tolerancia (Connell y Slatyer, 1977) de las especies tempranas que brindan las posibilidades para la incorporación de nuevas especies y el establecimiento de las especies propias de la vegetación del páramo natural.

Estas especies presentan adaptaciones especializadas a nivel de todas las estructuras aéreas y subterráneas como respuesta a las fuerzas selectivas que operan en el páramo. Los cambios florísticos pueden ser también explicados como una función de los rasgos diferenciales de las historias de vida (tiempo de llegada y tasa de crecimiento) y de la capacidad diferencial de las especies sucesionales tardías a tolerar las condiciones iniciales del ambiente.

A medida que pasa el tiempo, el espacio es invadido por más especies, a menudo por aquellas que tienen un menor poder de dispersión. Estas alcanzan luego la madurez, dominando en las etapas centrales de la sucesión y muchas de las especies pioneras desaparecen o permanecen con muy bajas densidades formando parte del banco de semillas. Más adelante, la comunidad recupera el estado de madurez en el que los competidores más eficaces desalojan a las especies vecinas.

En esta secuencia la diversidad empieza con un nivel bajo, aumenta rápidamente hacia las etapas intermedias de la sucesión y se mantiene al final de la sucesión con una menor relación de especies nativas-introducidas y con la presencia de especies endémicas características del páramo natural.

Los aumentos en la riqueza de especies en las últimas etapas verifican el aumento en el grado de coexistencia entre las especies debido a un mejoramiento de las condiciones edáficas y microclimáticas. El aumento del grado de complejidad se refleja también en el éxito de un mayor número de formas de crecimiento donde dominan las rosetas, macollas y arbustos, formas de alta especialización en la captura, aloca³ción, acumulación y liberación de recursos, y mecanismos de protección de meristemas.

Los cambios en la estructura a nivel de la comunidad y del ecosistema están orientados a la acumulación de energía como necromasa, acumulada en pie y reciclaje de nutrientes más rápido favorecido por la asociación con micorrizas (Montilla, *et al.* 1992).

Aunque la densidad de semillas disminuye con la edad, la diversidad incrementa. El banco de semillas fue muy diverso en especies y varias de éstas faltaron en la vegetación o sucedió lo contrario. Parte de estas semillas pudieron haber entrado al banco de semillas a

través de dispersión reciente, lo cual es probable para el caso de semillas dispersadas por el viento como fue el caso de algunas compuestas. Otras especies que son raras o totalmente ausentes en los alrededores de la vegetación, probablemente germinaron de semillas dormantes almacenadas en el suelo.

Estos resultados indican que a nivel de la comunidad existen especies que necesariamente necesitan de los descansos largos para iniciar su establecimiento y que su mantenimiento en el tiempo a escala de la región y del paisaje dependerá de la permanencia de un mosaico de parcelas con edades muy avanzadas en la sucesión y con páramo natural que garanticen su dispersión normal, factor crítico para la viabilidad de estas poblaciones de especies a largo plazo.

El descanso largo no solamente implica una recuperación de la fertilidad del suelo sino que también conllevan una serie de beneficios para la estabilidad ecológica del ecosistema ya que crea un mosaico de etapas sucesionales que favorecen la regeneración y aumentan la diversidad del páramo además permite la existencia de una alta heterogeneidad espacial dando como resultado una alta diversidad de especies, funcional y del paisaje.

Finalmente investigaciones complementarias a los resultados obtenidos en este trabajo son necesarias desde un punto de vista ecosistémico es importante estudiar las tasas de recambio del nitrógeno mineral y microbiano así como de otros nutrientes como el fósforo y las bases cambiables.

Son también necesarios estudios de la sucesión vegetal bajo diferentes intensidades de pastoreo con el fin de aclarar el efecto real en este tipo de sucesión secundaria. A escala del paisaje sería interesante evaluar como el tamaño o la forma de las parcelas y su estado sucesional influye en el proceso de sucesión y en la dispersión de las especies del páramo natural. El diseño de experimentos en los que se manipulen especies indicadoras de diferentes etapas podría establecer si se puede modificar o acelerar la sucesión.

Respecto a los bancos de semillas es necesario abordar las propiedades de germinación y las condiciones necesarias para su establecimiento así como estudiar las tasas de producción de semillas respecto a la de los bancos de semillas y sus tasas de recambio para especies claves o indicadoras.

8. BIBLIOGRAFIA

- ANDERSON, J.P.E. and DOMSCH, K.H. 1980. Quantities of plants nutrients in the microbial biomass of selected soils. *Soil Sci.*, 130, 211-216.
- ANDERSON, M.J., P. FLANAGAN, E. CASWELL, D. COLEMAN, E. CUEVAS, D. FRECKMAN, J. A. JONES, P. LAVELLE and P. VITOUSEK. 1989. Biological processes regulating organic matter dynamics in tropical soils. In: D. Coleman, J. Malcolm Oades and G. Uehara. *Dynamics of soil organic matter in tropical ecosystems*. NIFTAL. Hawaii.
- ARANGUREN, A. 1988. Aspectos de la dinámica del nitrógeno en parcelas con diferente tiempo de descanso en el Páramo de Gavidia. Tesis de Grado, Facultad de Ciencias, ULA. Mérida. Venezuela. 149 p.
- BROOKES, P.C., A. LANDMAN, G. PRUDEN and D.S. JENKINSON. 1985. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: A rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil. Biol. Biochem.* 17 (6): 837-842.
- BROWN, S., J.M. ANDERSON, P.L. WOOMER, M.J. SWIFT and E. BARRIOS. 1994. Soil biological processes in tropical ecosystems. In: *The biological management of tropical soil fertility*. (P.L. Woomer and N.H. Swift eds.). A Wiley-Sayce Publication. 15-45 p.
- BULOW-OLSEN, A. 1980. Changes in the species composition in an area dominated by *Deschampsia flexuosa* as a result of cattle grazing. *Biological Conservation* 18:257-270.
- CANALES, G.J.M. 1992. El efecto del fuego y otros disturbios sobre una población de una gramínea anual de las sabanas (*Andropogon brevifolius Swartz*). Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones de Los Andes Tropicales. Universidad de Los Andes. 162 p.
- CAVERS, P.B. and D.L. BENOIT. 1989. Seed banks in arable land. In: M.A. Leck, V.T. Parker and R.L. Simpson (eds.). *Ecology of soil seed banks*. pp 309-327. Academic Press, London
- CHAMBERS, J.C. 1995. Disturbance, life history strategies and seed fates in alpine herbfield communities. *Am.J.Bot.*, 82: 421-433.
- CLEEF, A. M. 1981. The vegetation of the páramos de Colombian Cordillera Oriental. *Dissertationes Botanicae* 61. J. Cramer, Vaduz, 320 pp.
- COBA DE GUTIERREZ, B. Y J. COGUA. 1994. Reconocimiento de micorrizas vesículo-arbusculares (MVA) en el páramo y bosque altoandino de la región de Monserrate. En: Mora-Osejo, L. E., H. Sturm (Eds). *Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino, Cordillera Oriental de Colombia*. Tomo II, pp. 439-448. Academia colombiana de Ciencias. Colección J. A. Lleras No. 6. Santafé de Bogotá, D.C.
- CONNELL, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: Evidence from field experiments. *Am. Nat.* 122(5): 661-695.
- CONNELL, J.H. and SLATYER, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and the role in community stability and organisation. *American Naturalist* 111:1119-1144.
- DENSLOW, J.S. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. In: Pickett, S.T.A. y P.S. White (eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press. pp. 307-323.
- DENSLOW, J.S. 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia* 46:18-21.

- DETHIER, M.N. 1984. Disturbance and recovery in intertidal pools: maintenance of mosaic patterns. *Ecological Monographs* 54(1):99-118.
- DUXBURY, J.M., SMITH, M.S. and DORAN, J.W. 1989. Soil organic matter as a source and sink of plant nutrients. In: Coleman, D.C: Oades, J.M: and Uehara, G. (eds). *Dynamics of Soil Organic Matter in Tropical Ecosystems*. Honolulu, Hawaii, USA. University of Hawaii Press.
- EWEL, J.J. 1986. Designing agricultural ecosystems for the humid tropics. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 17:245-271.
- FENNER, M. 1995. Ecology of seed banks. Seed dormancy and germination. In: J. Kigel & G. Galili (eds.). *Seed development and germination*. Marcel Dekker, Inc. New York. 507-528.
- FERWERDA, W. 1987. The influence of potato cultivation on the natural bunchgrass paramo in the Colombian Cordillera Oriental. Internal Report No. 220. Hugo de Vries Laboratory. Department of Palynology and Palaeo/Actuo-Ecology. university of Amsterdam. 83 p.
- FRECKMAN, J. A. JONES, P. LAVELLE and P. VITOUSEK. 1989. Biological processes regulating organic matter dynamics in tropical soils. In: D. Coleman, J. Malcolm Oades and G. Uehara. *Dynamics of soil organic matter in tropical ecosystems*. NIFTAL. Hawaii.
- GARWOOD, N.C. 1989. Tropical soil seed banks: a review. In: M.A. Leck et al. (eds), *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego, California, pp. 149-209.
- GOBEL, K. 1981. Die vegetation der venezolanischer paramos. Traducido del Alemán por: L. VARESCHI and Y. STEFENS. *Acta Botánica Venezolana*. 10(1-4): 337-395.
- GONZALEZ, F. Y F. CARDENAS. 1995. El páramo un paisaje deshumanizado: el caso de las provincias del Norte y Gutierrez (Boyacá, Colombia) En: *El Páramo. Ecosistema de Alta Montaña. Serie Montañas Tropoandinas. Vol. 1. Fundación Ecosistemas Andinos*. Pp 64-81
- GORHAM, E., P.M. VITOUSEK and W.A. REINERS. 1979. The regulation of chemical budget over the course of terrestrial ecosystem succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:53-84.
- GREIG-SMITH, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. University of California. Great Britain.
- GRIME, J.P. 1980. An ecological approach to management. In: *Amenity grassland An Ecological Perspective*. I.H. Rorloşon and R. Hunt (eds.). Wiley, New York. pp. 13-35.
- GRIME, J.P. 1982. *Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación*. Edit. Limusa. México.
- GUARIGUATA, R.M. y A. AZOCAR. 1988. Seed bank dynamics and germination ecology in *Espeletia timotensis* (Compositae) an Andean giant rosette. *Biotropica*. 20(1): 54-59.
- GUEVARA-SADA, S. Y A. GOMEZ-POMPA, 1976. Determinación del contenido de semillas en muestras de suelo superficial de una selva tropical de Veracruz, México. In: Gómez-Pompa, A. et al. (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas en Veracruz*, CECSA, CNEB, INIREB. México, D.F. pp. 203-232.
- HAINES, B.L. 1977. Nitrogen Uptake. Apparent pattern during old field succession in
- HARPER, L.J. 1982. *Population Biology of Plants*. Academic Press. New York.

- HERVÉ, D. 1994. Desarrollo sostenible en los Andes. Altos: los sistemas de cultivos con descanso largo pastoreado. En: D. Hervé, D. Genin y G. Riviere (Eds.). *Dinámicas del descanso de la tierra en los Andes*. IBTA-ORSTOM. La Paz. pgs 155-169.
- HILL, M.O. 1979. TWINSPAN-FORTRAN Program for Arranging Multivariate Data in an Ordered two way table by classification of the individuals and the Attributes. Cornell University, Department of Ecology and Systematics, Ithaca, new York.
- HOBBS, R.J. and L.F. HUENNEKE. 1992. Disturbance, diversity and invasion: Implications for Conservation. *Conservation Biology*. 6(3):324-337.
- HOFSTEDE, R. 1995. Effects of burning and grazing on a Colombian paramo ecosystem. PHD Thesis, Hugo the Vries Laboratory. University of Amsterdam. 199 p.
- HUENNEKE, L.F., S.P. HAMBURG, R. KOIDE, H.A. MOONEY, and P.M. VITOUSEK. 1990. Effects of soil resources on plant invasion and community structure in Californian serpentine grassland. *Ecology* 71:478-491.
- HUSTON, M.A. 1994. *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press.
- HUSTON, H. and T. SMITH. 1987. Plant succession: life history and competition. *Am. Nat.* 130 (2): 91-101.
- INSTITUTO COLOMBIANO AGROPECUARIO (ICA). 1979. Algunos aspectos del análisis de suelos. Boletín de divulgación No. 16. Bogotá. 55p.
- INOUYE, S.R. and TILMAN. 1995. Convergence and divergence of old-field vegetation after 11 YR of nitrogen addition. *Ecology*, 76 (6): 1872-1887.
- INSAM, H. And K. HASELWANDTER. 1989. Metabolic quotient of the soil microflora in relation to plant succession. *Oecologia* 79:174-178
- INSTITUTO DE ESTUDIOS AMBIENTALES PARA EL DESARROLLO. IDEADE. Facultad de Ciencias Económicas y Administrativas. Pontificia Universidad Javeriana. 1992. *Formulación de un Plan de Desarrollo Regional para las provincias del Norte y Gutiérrez (Boyacá)*. Diagnóstico Regional Integrado. Santafé de Bogotá. Informe Interno. 309 pág.
- INSTITUTO GEOGRAFICO AGUSTIN CODAZZI (IGAC). 1995. *Suelos de Colombia. Origen, evolución, clasificación, distribución y uso*. Santafé de Bogotá. Subdirección de Agrología. Canal Ramírez Antares Ltda. 632 pp
- INSTITUTO GEOGRAFICO AGUSTIN CODAZZI (IGAC). 1985. *Estudio general de suelos del oriente de Cundinamarca y municipio de Umbita (Boyacá)*. Bogotá. Subdirección Agrología. 620 pp.
- INSTITUTO GEOGRAFICO AGUSTIN CODAZZI (IGAC). 1979. *Métodos analíticos del Laboratorio de suelos*. Subdirección agrológica. Cuarta edición. 664p.
- INSAN, H. 1990. Are the soil microbial biomass and basal respiration governed by the climatic regime?. *Soil biology and biochemistry* 22: 225-532.
- INSAN, H., D. PARKINSON and K. H. DOMSCH. 1989. Influence of macroclimate on soil microbial biomass. *Soil biology and biochemistry* 21: 211-221
- JAIMES, V y D. RIVERA, 1991. Banco de semillas y tendencias en la regeneración natural de un bosque altoandino en el Páramo de Monserrate. *Perez-Arbelaezia*. 3(9):3-35.

- JENKINSON, D. S. And LADD, J.N. 1981. Microbial biomass in soil. In: Soil Biochemistry. Vol.5. Paul, E.A. and Ladd, J.N. (eds.). Marcel Dekker, New York.
- JENKINSON, D. S. And POWLSON, D.A. 1976. The effect of biocidal treatments on metabolism in soil. V.A method for measuring soil biomass. Soil Biology and Biochemistry. 8: 209-213.
- JONGMAN, R.H.G., C.J.F. TER BRAAK and O.F.R. VAN TONGEREN. 1995. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press. Great Britain at Biddles.
- JOHNSON, W.D. 1992. Nitrogen Retention in forest soils. Journal of environmental quality 21 (1):1-12. J. Environ. Qual.
- LAEGAARD, S. 1992. Influence of fire in the grass páramo vegetation of Ecuador. En: H. Baslev y J.L. Luteyn (eds). Páramo. An andean ecosystem under human influence. Academic Press pp. 151-170.
- LLAMBI, L.D. 1997. Recuperación de la fertilidad en una sucesión de páramo: biomasa microbiana y ciclaje de nitrógeno. Tesis de pregrado en Biología Universidad Simón Bolívar. Sartenejas, 116 pag.
- LLAMBI, L.D. and SARMIENTO L. 1998. Biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria de los páramos venezolanos. Ecotropicos 11(1): 1-14.
- LOZANO, G. Y R. SCHNETTER. 1976. Estudios ecológicos en el Páramo de Cruz Verde, Colombia. II. Las comunidades vegetales. Caldasia 11(54): 54-68.
- LUTEYN, J.L. 1992. Páramos: Why study them?. In: H. Balslev and J.L. Luteyn. Páramo. An Andean Ecosystem under Human Influence. Academic Press.
- MAGURRAN, A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- MARRS, R.H. 1993. Soil fertility and nature conservation in Europe: theoretical considerations and practical management solutions. Advances in Ecological Research 24: 241-300.
- MARTINEZ, A.B. 1989. Respuesta de la papa (var parda pastusa) a la fertilización de tres dosis de N,P,K en Usme. Tesis de grado. Facultad de Agronomía. Universidad Nacional de Colombia. 134p.
- MILBERG, P. and M.L. HANSSON. 1993. Soil seed bank and species turnover in a limestone grassland. Journal of vegetation Science 4: 35-42.
- MINISTERIO DE AGRICULTURA. 1997. Encuesta Nacional Agropecuaria. Resultados 1997. Sistema de Información del sector Agropecuario SISAC. Modulo: Area, Producción y Rendimiento. Santafé de Bogotá. 192p.
- MLADENOFF, J.D. 1987. Dynamics of nitrogen mineralization and nitrification in hemlock and Hard wood tree fall gaps. Ecology, 68 (5): 1171-1180.
- MOLANO, J. 1995. Paisajes de la alta montaña ecuatorial. En: el Páramo. Ecosistema de Alta Montaña. Serie Montañas Tropandinas. Vol. I. Fundación Ecosistemas Andinos.
- MOLINILLO, M. 1992. Pastoreo en Ecosistemas de Páramo: Estrategias culturales e impacto sobre la vegetación en la Cordillera de Mérida, Venezuela. Tesis de Maestría, Postgrado de Ecología Tropical. Universidad de Los Andes. Mérida. Venezuela. 192 p.
- MONASTERIO, M. Y J. CELECIA. 1991. El norte de los Andes tropicales, Sistemas naturales y agrarios en la Cordillera de Mérida. Separata UNESCO. Revista a/mbiente No. 68, 6 pp. La plata Argentina.

- MONTILLA, M., R. A. HERRERA Y M. MONASTERIO. 1992. Micorrizas vesículo-arbusculares en parcelas que se encuentran en sucesión-regeneración en los Andes tropicales. *Suelo y Planta* 2: 59-70.
- MORENO, O.C. y L.E. MORA-OSEJO. 1994. Estudio de los agroecosistemas de la región de Sabaneque (Municipio de Tausa, Cundinamarca) y algunos de sus efectos sobre la vegetación y el suelo. En: Estudios ecológicos del Páramo y del Bosque Altoandino, Cordillera Oriental de Colombia. T II. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.
- NOBLE, I.R. and R.O. SLATYER. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43: 5-21.
- NOY-MEIR, I. 1990. The effect of grazing on the abundance of wild wheat, barley and oat in Israel. *Biological Conservation* 51:299-310.
- OCHOA, K.. 1994. Banco de semillas y aspectos ecofisiológicos de la germinación de *Espeletia grandiflora* H.B.K. en el páramo el Granizo (Cundinamarca). Tesis de grado Universidad Pontificia Javeriana. Bogotá, Colombia. 234 p.
- PEET, R.K. and N.L. CHRISTENSEN. 1980. Succession: a population process. *Vegetatio* 43: 131-140.
- PICKETT, S.T.A. 1976. Succession: an evolutionary interpretation. *Am.Nat.* 110:107-119.
- PICKETT, S.T.A. AND P.S. WHITE, 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press.
- PICKETT, S.T.A., and J.N. THOMPSON. 1978. Patch dynamics and the design of nature reserves. *Biological Conservation* 13:27-37.
- PICKETT, S.T.A.; S.L. COLLINS; J.J. ARMESTO. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio*. 69:109-114.
- POSADA V.C. y C.A. CARDENAS. 1999. Banco de semillas germinable de una comunidad vegetal de páramo sometida a quema y pastoreo (Parque Nacional Natural Chingaza). Tesis de grado. Universidad Nacional de Colombia. Santafé de Bogotá, Colombia.
- PREMAUER, M. J.M. 2000. Efecto de diferentes regímenes de disturbio por fuego y pastoreo sobre la estructura horizontal y vertical de la vegetación del páramo (Parque Nacional Natural Chingaza). Tesis de pregrado en Biología. Universidad Nacional de Colombia. Santafé de Bogotá. 230 pag.
- RAMIREZ G.A. 1999. Ecología aplicada. Diseño y análisis estadístico. Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. 325 p.p.
- RANGEL, J.O. 1989. Características bioecológicas y problemática de manejo de la región paramuna de Colombia. *Rev. Suelos Ecuatoriales*. Vol. 19 (1): 11-18. Revista de la Sociedad Colombiana de la Ciencia del Suelo. Memorias del Seminario sobre Los Páramos de Colombia.
- RAUNKIAER, C. 1934. The life form of plants and statistical geography. Clarendon Press, Oxford.
- RICE, E.L. and S.K. PANCHOLY. 1972. Inhibición of nitrification by climax ecosystems. II. Additional evidence and possible role of tannins. *Amer. J. Bot.* 59(10):1033-1040.
- RICHARDS, B.N. 1987. The microbiology of terrestrial ecosystems. Logman Scientific y Technical.

- ROBERT DE., P. 1993. Prácticas campesinas en el Páramo de Apure: Fundamentos ecológicos, económicos y sociales de un sistema de producción andino (Cordillera de Mérida, Venezuela). Tesis de Doctorado, Postgrado de Ecología tropical, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. 341 pp.
- ROBERTSON, G. P. 1984. Nitrification and nitrogen mineralization in lowland rainforest succession in Costa Rica, Central America. *Oecologia* (Berlin) 62: 99-104.
- ROBERTSON, P.G. AND P.M. VITOUSEK. 1981. Nitrification potentials in primary and secondary succession. *Ecology*, 62(2): 376-386.
- ROBINSON, G.R. and J.F. QUINN. 1988. Extinction, turnover and species diversity in an experimentally fragmented California annual grassland. *Oecologia* (Berlin) 76:71-82.
- RYKIEL, E.J. 1985. Towards a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology* 10:361-365.
- SALDARRIAGA, G.I; D.C. WEST; M.L. THARP. C. UHL. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper río negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology* 76:1-21.
- SALDARRIAGA, J.G. 1994. Recuperación de la selva de tierra firme en el alto río negro amazonía colombiana-venezolana. *Tropenbos. Estudios de la Amazonía Colombiana V*, 201 pp.
- SALE, P.F. 1979. Recruitment, loss and coexistence in a guild of territorial coral reef fishes. *Oecologia* 42: 159-177.
- SALE, P.F. and DOUGLAS, W.A. 1984. Temporal variability in the community structure of fish on coral patch reef and the relation of community structure to reef structure. *Ecology* 65: 409-422.
- SALE, P.F. 1977. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *American Naturalist*, 111: 337-359.
- SANCHEZ, A.P. 1981. Suelos del Trópico. IICA, San José. Costa Rica. 634p.
- SARMIENTO, G. 1990. Las sabanas americanas. Aspecto de su biogeografía, ecología y utilización. CIELAT, Mérida, Venezuela.
- SARMIENTO, L. 1995. Restauration de la fertilité dans un système agricole à jachère longue des hautes Andes du Venezuela. Tesis de Doctorado. Universidad de París XI. 237 p.
- SARMIENTO, L. y M. MONASTERIO. 1993. Elementos para la interpretación ecológica de un sistema agrícola campesino de los páramos venezolanos. Pp. 55-77, En: M. Rabey (ed.): *El Uso Tradicional de los Recursos Naturales en Montañas: Tradición y Transformación*. UNESCO-ORCYT, Montevideo.
- SARMIENTO, L.; M. MONASTERIO and M. MONTILLA. 1990. Succession, regeneration and stability in high andean ecosystems and agroecosystems: the rest-fallow strategy in the "páramo Gavidia". Venezuela. *Geographica Bernensia. African Studies series. A8*. pp.197-210.
- SAUNDERS, D.A., R.J. HOBBS and C.R. MARGULES. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation. *Conservation Biology* 5:18-32.
- SCHMITZ, P. YUSTE, F. BERMUDEZ DE CASTRO and F.D. PINEDA. 1989. Microorganisms of carbon and nitrogen cycles: variation during succession in a Mediterranean pasture. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 26 (4): 371-389.
- SCHNETTER, R. G., M. L. LOZANO, M. L. SCHNETTER Y H. CARDOZO. 1976. Estudios ecológicos en el páramo de Cruz Verde, Colombia. I. Ubicación geográfica, factores climáticos y edáficos. *Caldasia* 11 (54) 25-52, Bogotá.

- SCHOFIELD, E.K. 1989. Effects of introduced plants and animals on island vegetation: examples from the Galapagos Archipelago. *Conservation Biology* 3:227-238.
- SIMBERLOFF, D. and N. GOTELLI. 1984. Effects of insularization on species richness in the prairie-forest ecotone. *Biological Conservation* 29:27-46.
- SIMPSON, L.; M.A. LECK and V.T. PARKER, 1989. Seed bank: General concepts and methodological concepts. In: *Ecology of soil seed bank*. M.A. Leck, V.T. Parker, and R.L. Simpson, (eds). Academic Press. New York. pp. 3-9.
- SIVILA DE CARY, R y HERVE, D. 1994. El estado microbiológico del suelo, indicador de una restauración de la fertilidad. En: Hervé, D., D. Genin y G. Riviére (Eds). *Dinámica del descanso de la tierra en los Andes*. IBTA - ORSTON, La Paz. Pg. 185-197.
- SOUSA, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:353-391.
- STURM, H. Y J.O. RANGEL-CH. 1985. *Ecología de los páramos andinos: Una visión preliminar integrada*. Biblioteca J. Jerónimo Triana. Instituto de Ciencias naturales-MHN., No. 9. 292 pp. Bogotá.
- STRUM, H. 1978. Zur Ökologie der Andinen Paramoregion. *Biogeographica* 14: 1-121.
- TILMAN, D. 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *The American Naturalist*. 125(6):827-852.
- THOMPSON, K. And GRIME, J.P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* 67, 893-921.
- UHL, C. and C. JORDAN. 1984. Vegetation and nutrient dynamics during five years of succession following forest cutting and burning in the Río Negro region of Amazonia. *Ecology* 65: 1476-1490.
- VALENCIA, H., M. MURILLO Y Y. MOYANO. 1994. Micorrizas vesículo-arbusculares (MVA) asociadas con tres especies nativas de páramo y bosque altoandino de la región de Monserrate, Colombia. En: Mora-Osejo, L. E., H. Sturm (Eds). *Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino, Cordillera Oriental de Colombia*. Tomo II, pp. 449-455. Academia colombiana de Ciencias. Colección J. A. Lleras No. 6. Santafé de Bogotá, D.C.
- VAN DEN BOS, J., and J.P. BAKKER. 1990. The development of vegetation patterns by cattle grazing at low stocking density in the Netherlands. *Biological Conservation* 51:263-272.
- VAN DER MAAREL, E. 1988. Vegetación dynamics: patterns in time and space. *Vegetatio* 77:7-19
- VAN DER VALK, A.G. and PEDERSON, R.L. 1989. Seed banks and management and restoration of natural vegetation. In: M.A. Leck et al. (eds), *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego, California, pp. 309-327.
- VARGAS, R. O. Y D. RIVERA. 1990. El Páramo un ecosistema frágil. Cuadernos de agroindustria y economía rural No. 25, pp. 145-163. Universidad javeriana. Bogotá.
- VARGAS, R. O. Y S. ZULUAGA. 1981. Estudio fitoecológico de la región de Monserrate, Bogotá. Tesis de grado. Universidad Nacional de Colombia.
- VERWEIJ, P. and BUDE. 1992. Burning and grazing gradients in paramo vegetation: Initial ordination analyses. In: *Paramo an Andean ecosystem under human influence*. Academic Press.

- VERWEIJ, P.A. 1995. Spatial and temporal modelling of vegetation patterns. Burning and grazing in the paramo of Los Nevados National Park, Colombia. ITC. The Netherlands.
- VITOUSEK, P.M. 1985. Community turnover and ecosystem nutrient dynamics. In: Pickett, P.M. and P.S., White, (eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press. 325-332 p.
- WELLING, C.H.; R.L. PEDERSON and A.C. van der VALK. 1988. Recruitment from the seed bank and the development of emergent zonation during a drawdown in a prairie wetland. *J. Ecol.* 76: 483-496.
- WHITE, P.S., and S.T.A. PICKETT. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In S.T.A. Pickett and P.S. White (eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando, Florida.
- ZAR, H.J. 1984. *Biostatistical Analysis*. Segunda Edición. Prentice-Hall Inc. U.S.A.

9. ANEXOS

ANEXO 1. LISTADO DE PLANTAS. A= arbustos, H= hierbas, HR= hierbas rasantes, MA= macollas, RA= rosetas acutiles, RC= rosetas caulescentes, C= formas en cojin, B= formas bambusoides, M= musgos, L= líquenes. N= especie nativa, I= especie introducida.

ESPECIE	FAMILIA	FORMA DE VIDA	NATIVA/ INTRODUCIDA
<i>Acaena cylindristachya</i>	Rosaceae	Ra	N
<i>Ageratina gracilis</i>	Compositae	A	N
<i>Agrostis breviculmis</i>	Poaceae	Ma	I
<i>Agrostis humboldtiana</i>	Poaceae	Ma	N
<i>Agrostis toluensis</i>	Poaceae	Ma	N
<i>Agrostis trichodes</i>	Poaceae	Ma	N
<i>Anthoxantum odoratum</i>	Poaceae	Ma	I
<i>Aragoa abietina</i>	Scrophulariaceae	A	N
<i>Arcytophyllum nitidum</i>	Scrophulariaceae	A	N
<i>Arcytophyllum muticum</i>	Scrophulariaceae	C	N
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	Caryophyllaceae	II	N
<i>Bacharis tricuneata</i>	Compositae	A	N
<i>Bartsia santoliniaefolia</i>	Scrophulariaceae	H	N
<i>Bidens triplinervia</i>	Compositae	H	N
<i>Blechnum loxense</i>	Blechnaceae	Ra	N
<i>Breutelia chrysea</i>	Hepaticae	M	N
<i>Bryum argentum</i>	Bryaceae	M	N
<i>Bryum f3s3</i>	Bryaceae	M	N
<i>Calamagrostis bogotensis</i>	Poaceae	Ma	N
<i>Calamagrostis effusa</i>	Poaceae	Ma	N
<i>Calamagrostis planifolia</i>	Poaceae	Ma	N
<i>Campylopus sp.</i>	Dicranaceae	M	N
<i>Carex pygmaea</i>	Cyperaceae	HR	N
<i>Carex bonplandii</i>	Cyperaceae	HR	N
<i>Carex pinchinchensis</i>	Cyperaceae	HR	N
<i>Carex tristicha</i>	Cyperaceae	HR	N
<i>Castilleja integrifolia</i>	Scrophulariaceae	II	I
<i>Cerastium arvense</i>	Caryophyllaceae	II	I
<i>Cerastium hoja fina</i>	Caryophyllaceae	H	I
<i>Cerastium hoja pequeña</i>	Caryophyllaceae	H	N
<i>Chusquea tessellata</i>	Bambusaceae	B	N
<i>Cladonia sp.</i>	Cladoniaceae	L	N
<i>Cladonia rangiferina</i>	Cladoniaceae	L	N
<i>Compuesta flor lila, blanca</i>	Compositae	H	N
<i>Cora pavonia</i>	Parmeliaceae	L	N
<i>Cortaderia nitida</i>	Cyperaceae	Ma	N
<i>Danthonia secundiflora</i>	Poaceae	Ma	N
<i>Diplostephium phycoides</i>	Compositae	A	N
<i>Diplostephium revolutum</i>	Compositae	A	N
<i>Dydimodum sp.</i>	Pottiaceae	M	N
<i>Eragrostis sp.</i>	Poaceae	Ma	N
<i>Eryngium humile</i>	Umbelliferae	Ra	N
<i>Espeletia argentea</i>	Compositae	Ra	N
<i>Espeletia grandiflora</i>	Compositae	RC	N
<i>Festuca dolicophylla</i>	Poaceae	Ma	N
<i>Galinsoga af.</i>	Compositae	II	N
<i>Galium trianae</i>	Scrophulariaceae	H	N
<i>Gamocheta af. paramorum</i>	Compositae	H	N
<i>Gamocheta americana</i>	Compositae	H	I
<i>Gaphalium lanudo</i>	Compositae	H	N
<i>Gautheria hapalotrichia</i>	Ericaceae	A	N
<i>Gentianella corymbosa</i>	Gentianaceae	H	N
<i>Geranium santanderensis</i>	Geraniaceae	HR	N
<i>Geranium siboldioides</i>	Geraniaceae	C	N
<i>Gratiola bogotensis</i>	Scrophulariaceae	H	N
<i>Halenia asclepiadae</i>	Aclepiadaceae	II	N
<i>Hepaticae</i>	Hepaticae	M	N
<i>Heteroscyphus polyblepharis</i>	Hepaticae	M	N
<i>Hidrocotyle bonplandii</i>	Umbelliferae	Ra	N
<i>Holcus lanatus</i>	Poaceae	Ma	I

...Continuación ANEXO 1...

<i>Huperzia</i> sp.	Lycopodiaceae	Ra	N
<i>Hydrocotyle splenobba</i>	Umbelliferae	Ra	N
<i>Hypericum goyanesii</i>	Hypericaceae	A	N
<i>Hypericum juniperinum</i>	Hypericaceae	A	N
<i>Hypericum mexicanum</i>	Hypericaceae	A	N
<i>Hypericum strictum</i>	Hypericaceae	A	N
<i>Hypnum amabile</i>	Hypnaceae	M	N
<i>Hypochoeris radicata</i>	Compositae	Ra	I
<i>Hypochoeris sessiliflora</i>	Compositae	Ra	N
<i>Juncus bogotensis</i>	Juncaceae	Hr	N
<i>Lachemilla aphanoides</i>	Rosaceae	Ra	N
<i>Lachemilla orbiculata</i>	Rosaceae	Ra	N
<i>Lepidozia</i> sp.	Lepidoziaceae	M	N
<i>Leptodontium cf. wallisii</i>	Bryaceae	M	N
<i>Lobelia tenera</i>	Campanulaceae	Ra	N
<i>Lolium</i> sp.	Poaceae	Ma	I
<i>Lupinus colombiensis</i>	Fabaceae	Ra	N
<i>Lycopodium cilindrigo</i>	Lycopodiaceae	Ra	N
<i>Lycopodium clavatum</i>	Lycopodiaceae	Ra	N
<i>Melilotus</i> sp.	Fabaceae	Ra	I
<i>Nertera granadensis</i>	Rubiaceae	Ra	N
<i>Niphogeton glaucescens</i>	Apiaceae	Ra	N
<i>Oreobolus venezuelensis</i>	Cyperaceae	C	N
<i>Oreobolus obtusangulus spp. rubro</i>	Cyperaceae	C	N
<i>Oritrophium peruvianum</i>	Compositae	Ra	N
<i>Orthosanthus chimboracensis</i>	Iridaceae	Ma	N
<i>Paepalanthus columbiensis</i>	Eriocaulaceae	Ra	N
<i>Paepalanthus karstenii</i>	Eriocaulaceae	Ra	N
<i>Paspalum hirtum</i>	Poaceae	Ra	N
<i>Peltigera</i> sp.	Peltigeraceae	L	N
<i>Pentacalia abietina</i>	Compositae	A	N
<i>Pentacalia andicola</i>	Compositae	A	N
<i>Pentacalia flor blanca</i>	Compositae	A	N
<i>Pentacalia gracilis</i>	Compositae	A	N
<i>Pentacalia gnaxioides</i>	Compositae	A	N
<i>Pentacalia hbordemorado</i>	Compositae	A	N
<i>Pentacalia ledifolia</i>	Compositae	A	N
<i>Pentacalia nitida</i>	Compositae	A	N
<i>Pentacalia vaccinioides</i>	Compositae	A	N
<i>Pernettya hirta</i>	Ericaceae	A	N
<i>Pernettya prostrata</i>	Ericaceae	A	N
<i>Pernettya prostrata var prostrata</i>	Ericaceae	A	N
<i>Plantago</i> sp.	Plantaginaceae	Ra	N
<i>Pleurozium shreberi</i>	Hylocomiaceae	M	N
<i>Poa pratensis</i>	Poaceae	Ma	I
<i>Polytricum</i> sp.	Polytrichaceae	M	N
<i>Puya goudotiana</i>	Bromeliaceae	Ra	N
<i>Puya nitida</i>	Bromeliaceae	Ra	N
<i>Racocarpus purpurascens</i>	Bryaceae	M	N
<i>Relbunium hipocarpicum</i>	Rubiaceae	Hr	N
<i>Rhynchospora macrocheta</i>	Poaceae	Hr	N
<i>Rumex acetosella</i>	Polygonaceae	Hr	I
<i>Salvia palaeifolia</i>	Labiatae	H	N
<i>Senecio abietinus</i>	Compositae	A	N
<i>Solanum tuberosum</i>	Solanaceae	H	N
<i>Spergula arvensis</i>	Caryophyllaceae	H	I
<i>Sphagnum verde</i>	Sphagnaceae	M	N
<i>Stachys elliptica</i>	Labiatae	H	N
<i>Stellaria recurvata</i>	Campanulaceae	H	N
<i>Sysirinchium jamesonii</i>	Iridaceae	Hr	N
<i>Thuidium peruvianum</i>	Thuidiaceae	M	N
<i>Trifolium repens</i>	Fabaceae	Ra	I
<i>Valeriana hirta</i>	Valerianaceae	Ra	N
<i>Veronica serpyllifolia</i>	Scrophulariaceae	H	I
<i>Viola stipularis</i>	Violaceae	Ra	N

