



INFORME DEL JURADO NOMBRADO POR EL CONSEJO DE LA FACULTAD DE CIENCIAS DE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES PARA CONSIDERAR EL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO DEL BACHILLER MORALES MARQUEZ JIMMY ANTONIO

En Mérida a los 16 días del mes de noviembre de 2000, a las 10:00 AM se reunieron los Profesores: Lina Sarmiento, Samuel Segnini y Mario Fariñas de la Facultad de Ciencias, miembros del jurado nombrado por el Consejo de la Facultad de Ciencias, para revisar el Trabajo Especial de Grado que sobre el tema: "Macroinvertebrados Edáficos en una Sucesión Secundaria y su Relación con las Propiedades del Suelo y la Vegetación en el Páramo de Gavidia. Mérida Venezuela", presentado por el Bachiller Morales Márquez Jimmy Antonio. Titular de la Cédula de Identidad N° V-13229210, para optar al título de:

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes. Acto seguido se procedió a oír la exposición que sobre el tema arriba mencionado realizó el Bachiller Morales Márquez Jimmy Antonio.

Después del correspondiente interrogatorio, el Jurado procedió a deliberar sobre la calificación del trabajo sometido a su consideración.

Finalmente el Jurado lo declaró aprobado con la Calificación de veinte (20) PUNTOS y recomendado para su publicación.

Prof. Lina Sarmiento
Tutor

Prof. Samuel Segnini
Cotutor

Prof. Mario Fariñas
Jurado

República Bolivariana de Venezuela

Universidad de Los Andes – Facultad de Ciencias.

Departamento de Biología

Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas

**MACROINVERTEBRADOS EDÁFICOS EN UNA SUCESIÓN SECUNDARIA
Y SU RELACIÓN CON LAS PROPIEDADES DEL SUELO Y LA
VEGETACIÓN EN EL PÁRAMO DE GAVIDIA. MÉRIDA VENEZUELA.**

Br. Jimmy Morales

Tutores:

Dra. Lina Sarmiento

Dr. Samuel Segnini

Mérida, noviembre 2000.

RESUMEN

Se investigaron algunos aspectos ecológicos de los macroinvertebrados edáficos, tanto del páramo no cultivado como de la sucesión secundaria, que tiene lugar a lo largo del descanso de las parcelas cultivadas en el Páramo de Gavidia. Se trabajó en 4 series de 4 parcelas cada una. Las parcelas de cada serie estaban ubicadas a igual altitud, exposición solar, pendiente y con similares características edafológicas, incluyendo páramo natural y tres periodos de descanso (inicio, temprano y tardío). La macrofauna se colectó manualmente en 6 monolitos de 25x25x30 cm por parcela. El muestreo de fauna fue complementado con censos de vegetación y análisis de suelo en cada parcela. Se partió de la hipótesis de que la densidad, riqueza y diversidad de macroinvertebrados edáficos aumentaría con el período de descanso, llegando al "máximo" en las áreas de páramo nunca antes cultivadas, asociándose con la recuperación de la vegetación y de las propiedades del suelo. Los resultados obtenidos muestran una alta heterogeneidad espacial en el valle, indicando que éste es un factor a tomar en cuenta para estudios en ambientes de montañas. Se encontró que la comunidad de macroinvertebrados edáficos está formada por 20 taxa pertenecientes a los *phyla* Nematoda, Mollusca, Annelida y Arthropoda, con una densidad promedio de 310 ind.m⁻², una riqueza de 104 morfotipos y una diversidad de 14,3 morfotipos (según el N₁ de Hill). Dentro de estos taxa se encontró a Coleoptera como el más dominante, con 118 ind.m⁻² seguido de Diptera, con 99 ind.m⁻² y de Oligochaeta, con 36 ind.m⁻². Los resultados revelan una relación positiva entre la densidad de esta comunidad y

algunas propiedades del suelo: capacidad de campo ($r = 0,34$; $p = 0,019$. $n = 48$), la materia orgánica ($r = 0,36$; $p = 0,011$. $n = 48$) y la relación carbono-nitrógeno ($r = 0,43$; $p = 0,002$. $n = 48$). Así mismo se encontró una relación positiva entre la riqueza de morfotipos animales y especies vegetales ($r^2 = 0,53$; $p = 0,007$. $n = 12$) y entre la diversidad de la macrofauna y de la vegetación (N_1 : $r^2 = 0,65$; $p = 0,001$; N_2 : $r^2 = 0,75$; $p < 0,001$. $n = 12$). Se verifica que la perturbación del páramo natural tiene efectos negativos sobre la comunidad de macroinvertebrados edáficos; reduce drásticamente los parámetros: densidad, riqueza de morfotipos y diversidad, de los cuales, solo la densidad se recupera totalmente a los 6 años de descanso. Así mismo, se evidencia un impacto negativo sobre la comunidad vegetal, cuyo biovolumen, riqueza de especies y diversidad, no llega a recuperarse a los 6 años de descanso. Además, el impacto también afecta al pH del suelo, encontrándose los valores más bajos en parcelas recién cosechadas. Se encontró que existen morfotipos animales característicos de cada etapa sucesional y del páramo no intervenido, por lo que se recomienda un estudio más profundo a fin de establecer posibles bioindicadores de calidad ambiental. Así mismo, se recomienda estudiar etapas sucesionales con descansos más largos a 6 años, para tratar de establecer cuantos años de descanso serán suficientes para que la comunidad biótica se recupere totalmente, en lo que a densidad, biovolumen, riqueza y diversidad se refiere; y trabajar con un mayor número de unidades de muestreo por parcela y de parcelas a fin de disminuir el efecto de la heterogeneidad espacial.

Soil Macroinvertebrates in a Secondary Succession and its Relationship with Soil Properties and Vegetation in the Páramo de Gavidia. Mérida Venezuela.

ABSTRACT

Soil macroinvertebrates were studied in natural paramo and in fallow fields in Páramo de Gavidia (Mérida-Venezuela). Four group (replicates) containing four plots were studied. The plots represent natural paramo, early, intermediate and late periods of fallow. Variables such as elevation, exposure, slope and soil characteristics were similar between the plots of each series. In each plot the macrofauna was collected manually in six 25 x 25 x 30 cm monoliths. Also the plant composition (biovolume per species) and physical and chemical properties of the soil were studied in each plot. The initial hypothesis was that density, richness and diversity of the soil macroinvertebrates would increase as the fallow length increases, reaching attaining a maximum in those sites, which had never been cultivated. The recovery of soil fauna is supposed to be associated to the restoration of vegetation and soil properties. The results show a high heterogeneity in the valley, which indicates that this factor must be taken in consideration in further mountain studies. It was found that the community of soil macroinvertebrates is composed of twenty taxa from the phyla Nematoda, Mollusca, Annelida and Arthropoda. The average density was 310 ind.m⁻², the richness was 104 morphotypes and the diversity was 14,3 morphotypes, according to N_t of Hill. Coleoptera, with 118 ind.m⁻², was the dominant taxa followed by Diptera with 99 ind.m⁻² and Oligochaeta with 36 ind.m⁻². The results show a positive

relationship between the density of soil macroinvertebrates and some soil properties as field capacity ($r = 0,34$; $p = 0,019$; $n = 48$), organic matter ($r = 0,36$; $p = 0,011$; $n = 48$) and the ratio carbon-nitrogen ($r = 0,43$; $p = 0,002$; $n = 48$). Also, a positive relationship between the number of animal morphotypes and vegetal species was found ($r^2 = 0,53$; $p = 0,007$; $n = 12$), and between fauna and plant diversity (N_1 : $r^2 = 0,65$; $p = 0,001$; N_2 : $r^2 = 0,75$; $p < 0,001$; $n = 12$). The negative impact of perturbation of the natural paramo on the soil macroinvertebrate community was evident. Density, richness and diversity were reduced with cultivation; and only density is totally recovered after a period of six years of fallow. A negative impact on plant community is also evident; without a recovering of the plant biovolume, richness and diversity does not recover in a six year fallow period. Soil pH is also negatively affected by cultivation, with lower values in newly harvested fields. Since the presence of animal morphotypes related to each successional phase and natural paramo, a further study is recommended in order to establish possible bioindicators of environmental quality. A study of successional phases longer than six years, is suggested in order to determine the fallow length, allowing a complete recovery of density, biovolume, richness and diversity of the biotic community. Finally, the number of sampling unities per plot and the number of studied plots should be augmented to reduce the effect of the spatial heterogeneity.

TABLA DE CONTENIDO:

1.- INTRODUCCION:	1
1.1.- Objetivos:	16
1.1.- Hipótesis de Trabajo:	18
2.- METODOLOGIA:	20
2.1.- Área de Estudio:	20
2.2.- Materiales y Métodos:	23
2.2.1.- Actividades de Campo	24
2.2.2.- Actividades de Laboratorio	31
2.2.3.- Análisis Estadísticos	32
3.- RESULTADOS	38
3.1.- Variación Sucesional y Espacial de los Macroinvertebrados Edáficos	38
3.1.1.- Estructura de la Comunidad de Macroinvertebrados Edáficos	38
3.1.2.- Efecto del Tiempo de Descanso	40
3.1.3.- Efecto de la Profundidad del Suelo	58
3.1.5.- Efecto de la Serie	66
3.1.6.- Efecto de la Vertiente (exposición solar)	72
3.1.7.- Análisis tridimensional de la variabilidad: ejes horizontal, vertical y temporal	75
3.1.8. - Síntesis de la Primera Parte	81
3.2.- Variación Sucesional y Espacial en las Propiedades Físico-Químicas del Suelo y su Relación con los Macroinvertebrados Edáficos	85
3.2.1.- Efecto del Tiempo de Descanso	86
3.2.1.- Efecto de la Profundidad	87
3.2.3.- Efecto de las Series	89
3.2.4.- Correlaciones entre variables físico-químicas edáficas	94
3.2.5.- Relación entre las propiedades edáficas, la profundidad y las etapas serales	96
3.2.6.- Relaciones entre la densidad de la macrofauna y las propiedades edáficas	101
3.2.7.- Síntesis de la segunda parte	109
3.4.- Variación Sucesional y Espacial de la Vegetación y sus Relaciones con las Propiedades del Suelo y con los Macroinvertebrados Edáficos	111
3.4.1.- Efecto del Tiempo de Descanso	112

3.4.2.- Efecto de la Serie.....	114
3.4.3.- Relaciones entre la vegetación y las propiedades edáficas.....	117
3.4.4.- Relaciones entre la vegetación y los macroinvertebrados edáficos.....	119
3.4.5.- Síntesis de la tercera parte.....	122
4.- DISCUSIÓN	124
4.1.- Historia de uso de las parcelas.....	124
4.2.- Estructura de la comunidad de macroinvertebrados edáficos.....	125
4.3.- Impacto de la agricultura.....	127
4.4.- Tendencias sucesionales.....	130
4.5.- Morfotipos característicos de edades sucesionales y del páramo no intervenido. ..	133
4.6.- Distribución vertical de la macrofauna edáfica y de las propiedades del suelo.	135
4.7.- Distribución horizontal de la macrofauna edáfica, de la vegetación y de las propiedades del suelo.....	137
4.8.- Influencia de la heterogeneidad espacial sobre los macroinvertebrados edáficos. .	138
4.9.- Importancia de la macrofauna edáfica sobre la fertilidad del suelo.....	140
5.- CONCLUSIONES.....	143
6.- BIBLIOGRAFIA.....	146

1.- INTRODUCCION:

El Páramo Andino es un ecosistema de la alta montaña de Sudamérica tropical. Está ubicado por encima del límite arbóreo (con la excepción de *Polylepis* sp.) y por debajo del límite de las nieves perpetuas, extendiéndose en altitud desde los 2500 - 3000 msnm, dependiendo de las condiciones ambientales, hasta los 4700 msnm, y en espacio geográfico, desde Costa Rica hasta Perú, alrededor de 11° de latitud norte y los 8° de latitud sur, con una expansión que se centra en los Andes colombianos y ecuatorianos y su estribación noreste-sureste hasta Venezuela, en la Sierra Nevada de Mérida y Sierra de Perijá (Azocar 1974; Lauer 1979).

La agricultura tradicional practicada en los páramos venezolanos (entre 3000 - 3800 msnm) es similar, en varios aspectos, a la forma tradicional de agricultura en el resto del trópico: se caracteriza por incluir largos períodos de descanso de las parcelas cultivadas. En el Páramo de Gavidia, donde se realizó este trabajo, el número de cosechas antes de dejar las parcelas en descanso depende de las características del suelo y del tiempo previo en descanso. Por lo general se realizan como máximo tres cultivos consecutivos de papa y el periodo de cultivo finaliza muchas veces con un cereal. El ciclo agrícola termina con el descanso de la parcela por un plazo mínimo de tres años consecutivos pero que puede extenderse por más de 10 años. Una diferencia significativa de este manejo con el resto de los practicados en el trópico es que la

quema no es usada frecuentemente, lo que le da una sostenibilidad al agroecosistema, ya que la biomasa vegetal pasa directamente a formar parte de la materia orgánica, la cual protege al suelo de la erosión hídrica al favorecer la infiltración del agua de lluvia. Este tipo de agricultura controla la presión ejercida sobre el ambiente, minimizando la utilización de productos químicos externos al ecosistema y manteniendo una alta diversidad biológica, producto del mosaico de parcelas cultivadas y en diferentes etapas de la sucesión secundaria que ocurre durante el período de descanso. Aunque este manejo pareciera ser un modelo exitoso de agricultura sostenible, no se conocen bien los mecanismos ecológicos implicados en la recuperación ni existe una evidencia clara de que los períodos actuales de descanso sean suficientes para no causar una degradación (Llambí y Sarmiento 1998).

La característica principal del manejo agrícola con descansos largos es la de permitir la recuperación del área cultivada a través de los cambios naturales en el tiempo, proceso conocido como sucesión ecológica, en el cual un sistema simplificado tiende hacia etapas cada vez más complejas, tanto en estructura como composición y función (Aranguren 1988). La teoría clásica de la sucesión sugiere que las especies se sustituyen unas a otras debido a que en cada etapa modifican al ambiente de modo que resulta ser menos adecuado para éstas y más apropiado para las subsiguientes, mecanismo conocido con el nombre de facilitación (Krebs 1985).

Llambí y Sarmiento (1998), mencionan que de acuerdo a los campesinos del Páramo de Gavidia, el descanso es impuesto por la disminución de la fertilidad de los suelos, luego de varios años consecutivos de cultivo. Durante los descansos ocurre una recuperación parcial de la vegetación natural de páramo, a través de una sucesión ecológica de la vegetación. Teóricamente debe también ocurrir una sucesión de las comunidades faunísticas asociada con la sucesión vegetal y con los cambios de las características edafológicas. Esto corresponde con lo expuesto por Lanfranco (1981), el cual menciona que las comunidades presentan un conjunto de elementos interrelacionados, por tanto interdependientes entre sí. Este mismo autor indica que cada comunidad presenta un conjunto de elementos que la caracterizan, jerarquizándola de tal manera que la individualizan estructural y funcionalmente, permitiendo identificar los períodos sucesionales en que se encuentra en un momento determinado.

Estudios sobre la sucesión ecológica realizados en el Páramo de Gavidia muestran un claro aumento de la biomasa vegetal a lo largo del descanso pero no se han podido evidenciar aumentos sucesionales de la materia orgánica, biomasa microbiana ni del resto de las propiedades físico-químicas estudiadas, que pudieran explicar la recuperación de la fertilidad. Además, el enriquecimiento edáfico relacionado con el tiempo de descanso no es evidente (Aranguren 1988; Sarmiento *et al.* 1993; Llambí y Sarmiento 1998).

Las perturbaciones producidas por el mal manejo de los ecosistemas generan alteraciones biológicas, físicas y químicas en el suelo y su intensificación la degradación de los mismos. En un agroecosistema la implementación de un manejo que garantice una producción sostenible requiere de estudios que involucren las realidades ecológicas y socioeconómicas, así como todos los procesos edáficos y en especial el rol que desempeñan los organismos que habitan en el suelo, desde los micro hasta los macroorganismos (Jeffries y Barea 1994). Se debe tener en cuenta el plan y procedimientos de cultivos con procesos naturales para conservar los recursos, minimizando la pérdida y el daño medioambiental, mientras mantiene o mejora la rentabilidad de los cultivos. Los sistemas de agricultura sostenibles consideran en conjunto los ciclos hídricos y de nutrientes, el flujo de energía, los organismos edáficos y su actividad biológica para lograr mantener la fertilidad de la tierra y su productividad (Ecological Agriculture Projects 1989).

La biodiversidad en el suelo puede incluir representantes de todos los *phyla* terrestres, con gran variedad de funciones ecológicas, tamaños y tipos de organización biológica. La comunidad se puede dividir tomando en cuenta tamaños, unidades funcionales o categorías ecológicas, de acuerdo con el papel que los individuos cumplan en los procesos tróficos (producción, consumo, predación, descomposición), más que en unidades taxonómicas (Lavelle *et al.* 1993).

En este sentido Coleman (1996) divide artificialmente a la fauna, según su tamaño corporal, en tres clases. Éstas son: la microfauna (microorganismos), la cual comprende a los animales con un tamaño menor o igual a 0,16 mm y que habitan en la fase líquida del suelo; la mesofauna, que comprende a los animales que miden entre 0,17 y 10,4 mm y que viven en la fase gaseosa del suelo; y por último a la macrofauna y/o megafauna, cuyos animales miden más de los 10,5 mm de tamaño, los cuales cavan o crean sus propios hábitats. Estos últimos juegan un papel de importancia en la estructuración del suelo.

La hojarasca y la necromasa en general, a través de la fauna, sufre diferentes transformaciones. Desde la macrofauna que fragmenta los compuestos orgánicos, relativamente grandes, hasta la microbiota que mineraliza y genera los últimos procesos bióticos en el flujo de materia y energía del ecosistema (Crossley 1995).

Los macroinvertebrados son considerados como importantes reguladores de los procesos edáficos, afectando de diferentes formas la fertilidad del suelo. Estos tienen efectos positivos en la conservación de la estructura del suelo, ya que mantienen la porosidad y crean agregados estables; actúan sobre el microclima, humedad, aireación y en las propiedades físico-químicas del suelo a microescala, además modifican las condiciones locales a través de los procesos de descomposición; pueden activar o inhibir la función de los microorganismos responsables de la mineralización y

procesos de humificación, afectando consecuentemente el ciclado de la materia orgánica; están involucrados en la conservación y ciclado de nutrientes, los acumulan en sus estructuras y participan directamente en la liberación de nutrientes asimilables por las plantas (Lavelle *et al.* 1993; Lavelle *et al.* 1994; Salamanca y Chamorro 1994; Wolters y Ekschmitt 1997).

Anderson e Ingram (1998) clasifican a los macroinvertebrados edáficos de acuerdo a sus hábitos alimentarios y distribución en el perfil del suelo en: *epigeos*, especies que habitan y se alimentan en la superficie del suelo; *anécicos*, especies que migran verticalmente en los estratos edáficos, remueven la hojarasca de la superficie del suelo a través de sus actividades alimenticias, pueden redistribuir considerables cantidades de suelo, elementos minerales y materia orgánica a través de éstas actividades, afectando la estructura del suelo y sus características hidráulicas; e *hipogeos*, especies que viven por debajo de la superficie en el suelo y que se alimentan de materia orgánica y raíces muertas.

Una comunidad edáfica antigua o de estado sucesional avanzado es indicada por una alta diversidad de especies y nichos ecológicos, cumpliendo un papel importante en la dinámica del suelo, a través de sus cadenas tróficas (Lanfranco 1981).

La abundancia y diversidad de los macroinvertebrados indican la calidad del suelo y el grado de influencia en la dinámica de la materia orgánica, contenidos de nutrientes y parámetros físicos como densidad del suelo, porosidad y disponibilidad de agua (Lavelle *et al.* 1994). Por lo tanto, se pueden considerar a éstos organismos como indicadores de alta sensibilidad en la medición de los impactos humanos sobre el ambiente (Lavelle 1990; Benckiser 1997).

Makeschin (1997), menciona que la frecuente perturbación del suelo afecta especialmente la superficie del mismo, donde habitan la mayoría de las especies animales. El arado reduce considerablemente las poblaciones de animales edáficos, especialmente cuando el cultivo se realiza en períodos de sequías o heladas.

El grado en que la macrofauna es afectada por las prácticas agrícolas dependerá de la riqueza y de la diversidad relativa de los campos bajo cultivo, así como de la intensidad, modo o práctica y frecuencia del manejo. Sin embargo se puede decir que la pérdida de refugios proveniente de la desecación, junto con la perturbación permanente y las alteraciones en la entrada de recursos son probablemente las causas más importante del empobrecimiento de las comunidades de macroinvertebrados edáficos (Wolters y Ekschmitt 1997).

Por otro lado Decaëns y colaboradores (1994) mencionan que los cultivos anuales tienen un impacto negativo sobre las comunidades de invertebrados edáficos, con una gran disminución de la biomasa, densidades poblacionales y riqueza de especies, debido a alteraciones mecánicas, por arado; alteraciones químicas, por la aplicación de fertilizantes y pesticidas al suelo y por la modificación del microclima edáfico después de la tala o extracción de la vegetación natural. Cuando el cultivo es introducido, no solo la vegetación natural es destruida, sino que el sitio es sujeto a continuas perturbaciones debidas a la introducción de especies de cultivo y a los disturbios en el suelo originados por las cosechas. Esto da como resultado una progresiva reducción de la diversidad de especies (Ramakrishnan y Vitousek 1989).

Estos impactos pueden generar un desequilibrio en las concentraciones de nutrientes, reducir la diversidad de especies, acortar la longevidad de los individuos debido a la falta de adaptación a éstos ecosistemas transicionales, reducir la biomasa de los invertebrados y aumentar la amplitud de fluctuaciones de poblaciones importantes (Hill 1985). Sin embargo la alteración de la dinámica de las comunidades por el impacto producido durante la agricultura rotacional, a grandes rasgos no es conocida (Lavelle 1990).

Según lo que se pudo observar en el campo, los agricultores en el área de estudio fertilizan sus tierras con productos químicos (formulas: NPK) u orgánicos (estiércol o

gallinaza). Los estudios de Makeschin (1997) revelan que la aplicación de estos fertilizantes tiene efectos positivos en las densidades de algunos invertebrados del suelo. Sin embargo, alega que su aplicación en altas cantidades puede generar concentraciones elevadas de sustancias tóxicas, como amonio, ácidos, sulfatos, entre otros, causando efectos letales en las poblaciones, especialmente, en los individuos de estadios juveniles de las especies edáficas.

Se pudo evidenciar claramente en el estudio llevado a cabo por Llambí y Sarmiento (1998), que la incorporación de tierras a ciclos de cultivo-descanso disminuye el contenido de materia orgánica y la biomasa microbiana del suelo y aumenta la nitrificación, procesos que no parecen ser reversibles en el tiempo de descanso utilizado actualmente por los campesinos. Esto pudiera estar asociado con la pérdida de fertilidad edáfica, es decir, que hay diferencias claras entre las parcelas cultivadas y las de páramo nunca cultivado. Este impacto puede tener efectos drásticos sobre la fauna del suelo, ya que como se cita anteriormente, ésta es sensible a una serie de factores que al modificarse por acción externa pueden originar un desequilibrio desfavorable.

Cuando plantas de cultivos son introducidas en una región o cuando el área bajo cultivo es expandida hay una rápida colonización por especies de artrópodos

capaces de usar los nuevos recursos alimenticios disponibles (Kogan 1981), generando una recuperación paulatina de las comunidades edáficas.

Según la teoría de sucesiones mencionadas anteriormente, la fauna del suelo después de ser perturbada negativamente por un factor externo, como la agricultura, tendería a recuperarse progresivamente a través del tiempo, dando lugar a una sucesión secundaria o como algunos autores la llaman, **faunística de relevo**, debido a que los organismos de etapas serales tempranas, de estrategias “r”, con ciclos de vida cortos y menos especializados, son sustituidos por otros estrategias “k”, con ciclos de vida más largos y más especializados (Odum y Sarmiento 1998). Este proceso puede ser rápido o lento, dependiendo de las condiciones ambientales, la intensidad del daño ocasionado por la perturbación y por la prolongación del mismo (Ramakrishnan y Vitousek 1989). Sin embargo las tendencias siguen un patrón con el tiempo en recuperación. Dicho patrón suele ser evidente, ya sea considerando un solo grupo taxonómico o una comunidad entera. No obstante, algunas especies tienen mayor tolerancia de hábitat que otras y se mantienen en éste por mayor tiempo que otras exclusivas de solo algunas etapas sucesionales. En cuanto a la diversidad, ésta aumenta en especial durante las primeras fases de la sucesión secundaria (Odum y Sarmiento 1998).

El número de especies animales en un área puede presentar variaciones asociadas con cambios sucesionales en la comunidad de plantas. Estudios de la sucesión de especies herbáceas en un cultivo abandonado muestra un incremento de la diversidad de especies en un período de tiempo relativamente corto (Huston 1994). Sin embargo, Koehler (1998) estudió 13 años de sucesión secundaria de la mesofauna edáfica y no encontró una evidencia clara que explicara la dinámica de recuperación.

La pedozoología, estudio de la vida animal en el suelo, es una ciencia reciente y por tanto no se tiene un inventario completo en su campo (Bequette 1997). Además, las metodologías de muestreo no se han estandarizado del todo, puesto que la amplia diversidad de microambientes, unidades edáficas y geomorfológicas, así como la alta diversidad faunística implica técnicas de muestreos propias o características para cada ambiente. Por otro lado, las restricciones taxonómicas y logísticas que surgen durante los tratamientos taxonómicos convencionales, han restringido en gran medida el uso de listas de invertebrados terrestres, lo que limita los cálculos de biodiversidad de algunos ecosistemas a estimaciones hechas solo con vertebrados y/o plantas, excluyendo a los invertebrados, el grupo más diverso de la biota (Oliver y Beattie 1996).

Considerando lo anterior Oliver y Beattie (1994), sugieren que los morfotipos pueden ser usados como substitutos de las especies en ciertos casos de monitoreo

ambiental, en especial cuando se trata de estudiar y comparar áreas con estimaciones de riqueza y diversidad.

La fauna del suelo responde a las características ambientales y microambientales que en él existen y las variaciones que puedan existir en las comunidades edáficas dependerán principalmente de las propiedades físico-químicas, responsables de la disponibilidad de recursos, del estrés ambiental y del manejo que se le dé al ecosistema. Por tanto los animales del suelo seguirán un gradiente ambiental tanto vertical como horizontal.

El gradiente vertical está dado principalmente por la variación de la temperatura, los contenidos de materia orgánica y textura del suelo. Estas variaciones verticales hacen posible la diferenciación de horizontes edáficos, los cuales dependiendo de otras características ambientales, son diferentes entre un área y otra. El gradiente horizontal está influenciado principalmente por la cobertura vegetal y/o los mosaicos caracterizados por el microrelieve y vegetación (Lavelle 1983). Ambos gradientes edáficos darán como resultado la heterogeneidad espacial de un sistema.

Los estudios ecológicos de comunidades asociadas directamente al suelo, se ven afectados en gran medida por la heterogeneidad espacial del ambiente, que en el caso del Páramo de Gavidia, como en todos los ecosistemas montañosos, es alta.

Estos efectos pueden influir significativamente en los resultados obtenidos, lo que lleva a interpretaciones erróneas en la dinámica de un sistema y consecuentemente, a la toma de decisiones incorrectas sobre su manejo.

En este sentido, Llambí y Sarmiento (1998) en sus análisis indican que la sucesión que se suponía para la biomasa microbiana y las características edafológicas estudiadas en el Páramo de Gavidia fue, probablemente, enmascarada por la heterogeneidad espacial y la profundidad del suelo utilizada para realizar los muestreos. Así mismo, Aranguren (1988), concluye que existe una alta pedregosidad lo que genera una alta heterogeneidad hídrica y mineral. Estos autores sostienen que la heterogeneidad debe tenerse en cuenta cuando se hace un estudio ecológico o agrícola e indican que "...el análisis de la heterogeneidad edáfica es fundamental en el diseño de cualquier estudio sobre el funcionamiento de estos agroecosistemas..."

Morales (1995), estudia varias parcelas en el Páramo de Gavidia, obteniendo en sus análisis que todas ellas, a pesar de estar en una misma área, presentan gran diferencia en cuanto a las propiedades edáficas y se lo atribuye a los procesos de erosión y deposición de materiales como resultado de sus posiciones topográficas, tipo de vegetación y a la historia de uso agrícola que presentan dichas áreas.

En el Páramo de Gavidia, además de existir una heterogeneidad natural, se introduce otro factor que es la heterogeneidad en cuanto a la historia de uso, en términos del número de cultivos consecutivos, de cual fue el último cultivo antes del descanso, de la intensidad de pastoreo durante el descanso y del número total de ciclos de cultivo-descanso por los que haya pasado la parcela (Llambí 1997).

Tomando en cuenta las recomendaciones citadas anteriormente y considerando el problema de la heterogeneidad espacial como un hecho palpable, además de un factor intrínscico que puede originar interpretaciones erróneas, se diseñó un muestreo estratificado utilizando 4 series de parcelas. Dentro de cada serie se estudiaron parcelas adyacentes pero con diferentes tiempos de descanso, buscando la mayor homogeneidad posible, en cuanto a características edafológicas y geomorfológicas. En estas parcelas se evaluó el impacto de la agricultura sobre la macrofauna edáfica, su recuperación a lo largo del tiempo (sucesión secundaria) y su relación con la recuperación de la fertilidad del suelo (características fisico-químicas) y con las comunidades vegetales, minimizando en lo posible el ruido producido por otras variables del tipo geográficas.

El presente estudio dará a conocer la abundancia y composición taxonómica (órdenes y morfotipos) de la macrofauna del suelo de éste ambiente. Así mismo, proporcionará información sobre los patrones de distribución espacial de los

macroinvertebrados edáficos relacionados con los factores bióticos y abióticos; e información respecto al impacto ocasionado por las actividades agrícolas sobre la macrofauna edáfica, la cual participa activamente y cumple un papel de gran importancia en el ciclado de nutrientes y en la estructuración del suelo.

1.1.- Objetivos:

1.- Estimar el efecto de la agricultura sobre la densidad, composición, riqueza y diversidad de los macroinvertebrados edáficos en el valle Las Piñuelas del Páramo de Gavidia. Esto se hará a través de la comparación entre parcelas nunca cultivadas y parcelas que acaban de ser dejadas en descanso después de su uso agrícola.

2.- Analizar la dinámica de la recuperación de los macroinvertebrados edáficos durante la sucesión, tomando como parámetros la densidad, riqueza y diversidad. Este análisis se hará comparando los distintos estadios sucesionales.

3.- Estudiar las relaciones entre la comunidad de macroinvertebrados edáficos, la comunidad vegetal y las propiedades físico-químicas del suelo.

4.- Evaluar el efecto de la heterogeneidad sobre la distribución espacial y tendencias sucesionales de los macroinvertebrados edáficos a varias escalas (entre series y entre vertientes), a través de comparaciones entre series de parcelas y vertientes del valle Las Piñuelas.

5.- Proporcionar información sobre la densidad y composición de los macroinvertebrados edáficos del Páramo de Gavidia y como se ven afectados por el uso agrícola.

6.- Evaluar si existen morfotipos característicos de zonas perturbadas y de diferentes etapas de la sucesión, que pudieran ser usados como indicadores de fertilidad.

1.1.- Hipótesis de Trabajo:

Si las comunidades tienden a cambiar a lo largo de la sucesión secundaria, en cuanto a su composición y estructura, llegando a ser cada vez más complejas, entonces *suponemos que la densidad, riqueza y diversidad de macroinvertebrados edáficos aumentará con el periodo de descanso llegando al "máximo" en las áreas aun sin cultivar*, debido a la existencia de mayor cantidad de recursos y menor perturbación física. Esto explicará una sucesión secundaria como efecto del cultivo y la "recuperación" a lo largo del descanso.

Si la comunidad de macroinvertebrados edáficos está determinada principalmente por la disponibilidad de recursos y características del suelo, entonces *suponemos que la densidad de la macrofauna estará relacionada con los contenidos de materia orgánica, capacidad de retención de humedad y por consiguiente con la textura del suelo, así como también con el biovolumen, riqueza de especies y diversidad de la comunidad vegetal.*

Si la distribución de la biota responde a las características ambientales, entonces *suponemos que la distribución espacial, en cuanto a densidad de macroinvertebrados edáficos se hará más heterogénea al aumentar el período de descanso, llegando a su "máxima" heterogeneidad en áreas aun sin cultivar*. Esto se asociaría con un aumento en la heterogeneidad de la vegetación y de las propiedades físico-químicas del suelo a lo largo de la sucesión.

Una característica fundamental del suelo es su disposición en horizontes diferenciados física, química y biológicamente (Lavelle 1983). Si se parte de lo anterior, entonces *suponemos que la comunidad de macroinvertebrados edáficos variará en un gradiente de profundidad, siendo mayor en densidad, riqueza y diversidad en los primeros centímetros y menor en las capas más profundas*, debido a la mayor abundancia de recursos y a las mejores condiciones físico-químicas en los horizontes más superficiales. Además se *supone que esta diferenciación se hará más notable a medida que se avanza en las etapas serales*, debido a que la acción de los factores pedogenéticos diferencian los estratos edáficos, previamente homogeneizados por el arado durante el período de cultivo.

2.- METODOLOGIA:

2.1.- Área de Estudio:

El área de estudio está ubicada en el Páramo de Gavidia, entre los 3400 y los 3700 msnm, dentro del Parque Nacional Sierra Nevada de la Cordillera de Mérida, al suroeste de Venezuela (figura 1). Geográficamente, se ubica entre los 8°35' y 8°45' de latitud Norte y entre los 70°52' y 70°58' de longitud Oeste.

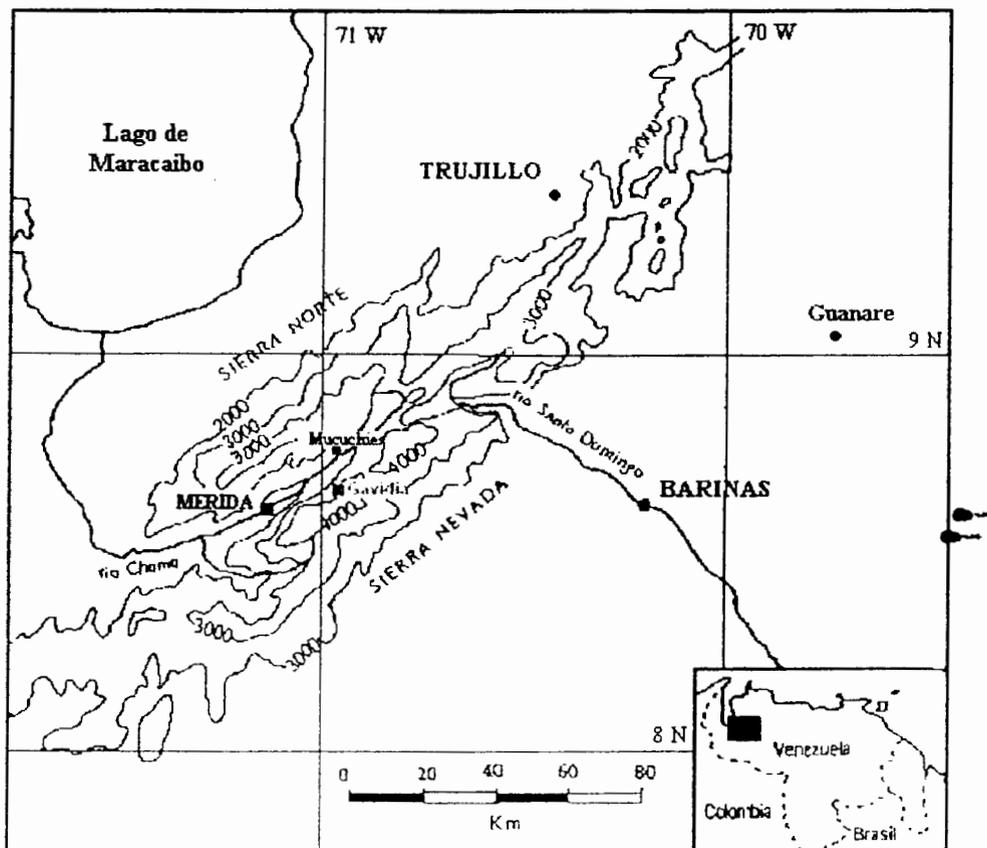


Figura 1. Mapa de la región indicando la ubicación del área de estudio.

El clima presenta un régimen de precipitación unimodal (figura 2), con un período seco que corresponde a los meses comprendidos entre diciembre y marzo y con un período de lluvias entre abril y noviembre. El pico de lluvias ocurre entre los meses julio y junio. Durante los meses de sequía se presentan algunos días con heladas. La precipitación media anual es de 1380 mm. La temperatura media anual está entre los 8,4° C. La temperatura media anual del suelo a 10 cm de profundidad es de 14,1° C.

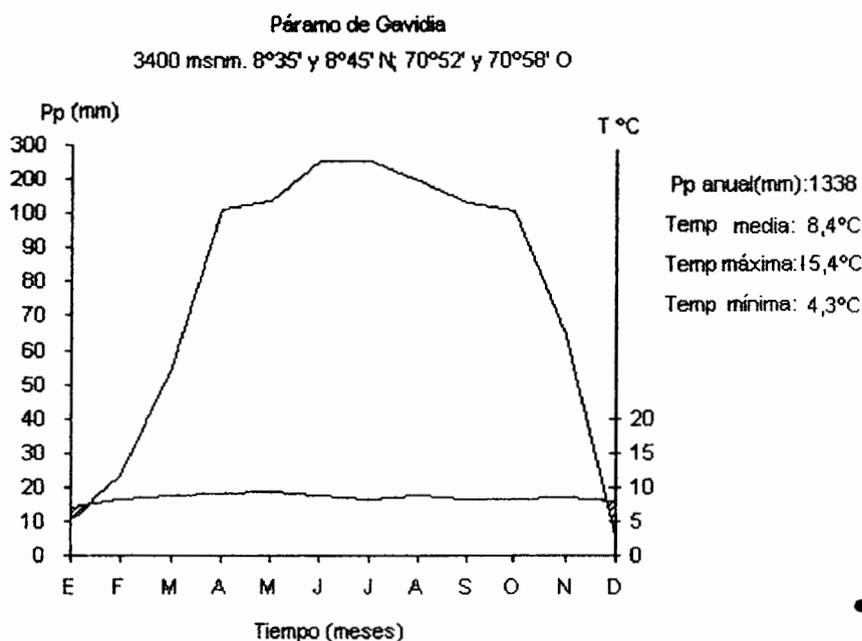


Figura 2: Climadiagrama del Páramo de Gavidia. Datos tomados de la estación climatológica del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (I.C.A.E.) en Gavidia.

El valle es de origen glacial y comprende a dos subcuencas (Micarache y Las Piñuelas). Presenta afloramientos rocosos de la formación "Grupo Iglesias", que corresponden al precámbrico superior, cubiertos por materiales del cuaternario. Los suelos son inceptisoles, ricos en materia orgánica y pobres en nutrientes disponibles. La vegetación es un "arbustal-rosetal" (Monasterio 1980), dominado por rosetas del género *Espeletia* y arbustos de los géneros *Hypericum*, *Baccharis*, *Acaena* y *Stevia*, presentándose áreas de sucesión secundaria y parcelas cultivadas.

Las actividades agrícolas se desarrollan entre los 3000 y los 3800 msnm., incluyendo los cultivos de papa y cereales. La cría de animales, como aves de corral y ganado (vacuno y equino, fundamentalmente) es también una actividad importante.

Se puede evidenciar una alta heterogeneidad paisajística, marcada principalmente por las características geomorfológicas y por las acciones antrópicas, las cuales han venido amplificándose por la expansión de la frontera agrícola e intensificándose por el crecimiento demográfico, por la creación de vías de acceso y por la introducción de nuevas tecnologías agrícolas (Sarmiento *et al.* 1993).

2.2.- Materiales y Métodos:

Las actividades que se desarrollaron en el presente estudio siguen el esquema presentado en la figura 3. Estas actividades consistieron en trabajo de campo, comprendido entre los meses septiembre (selección de parcelas), octubre y noviembre (muestreos), período que correspondió con el final de la época de lluvias; laboratorio y la aplicación de análisis estadísticos a los datos obtenidos.

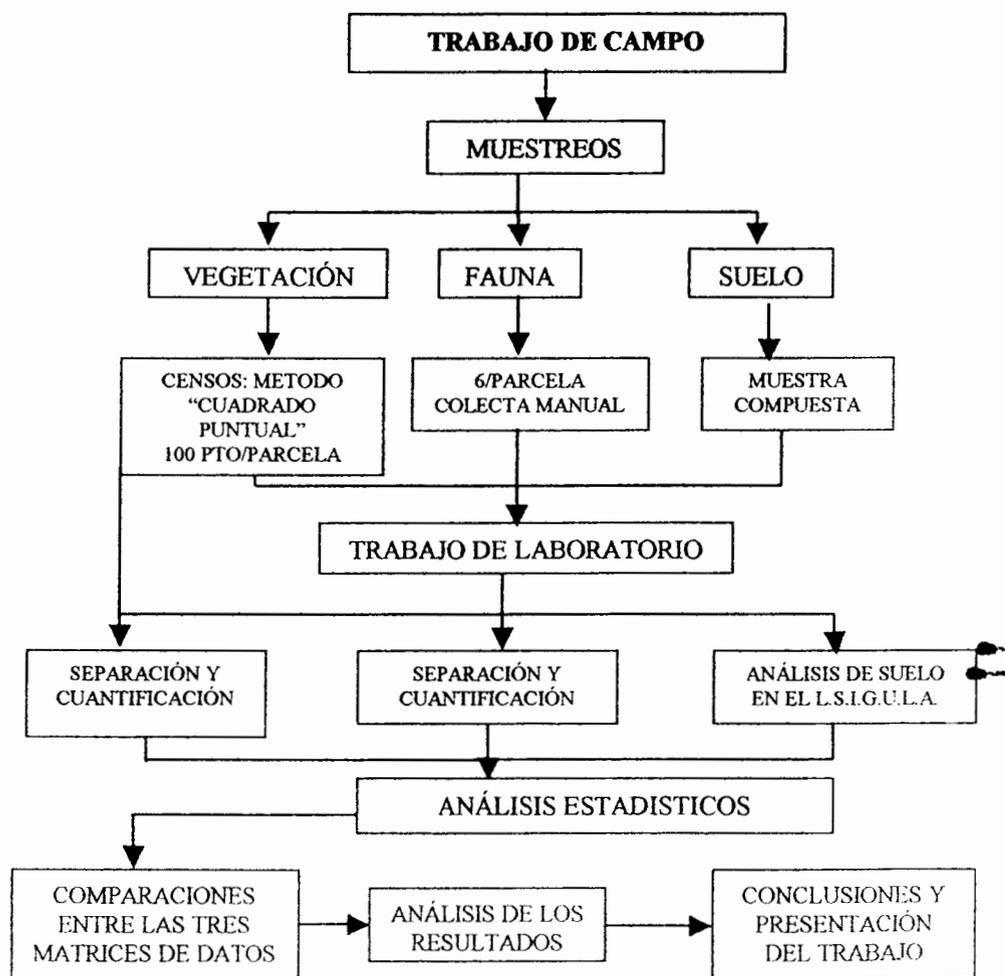


Figura 3: Esquema de la metodología aplicada.

2.2.1.- Actividades de Campo

I.- Selección de las parcelas: como se mencionó anteriormente, el área de estudio presenta una marcada heterogeneidad espacial. Esto pudiera dificultar la interpretación de los resultados. Para evitar este problema, se realizó un muestreo estratificado, seleccionándose 4 series, cada una integrada por 4 parcelas vecinas entre sí (figura 4), con similares condiciones de altitud, exposición solar, pendiente y características geomorfológicas y topográficas. De esta manera se intentó reducir la variabilidad y que únicamente el tiempo de descanso variara significativamente entre las parcelas de cada serie. Cada serie presentó parcelas con:

- .- Punto cero o inicio de sucesión: 0 año de descanso.
- .- Sucesión temprana: 1 año
- .- Sucesión avanzada: 6 años
- .- Páramo no cultivado o nunca cultivado.

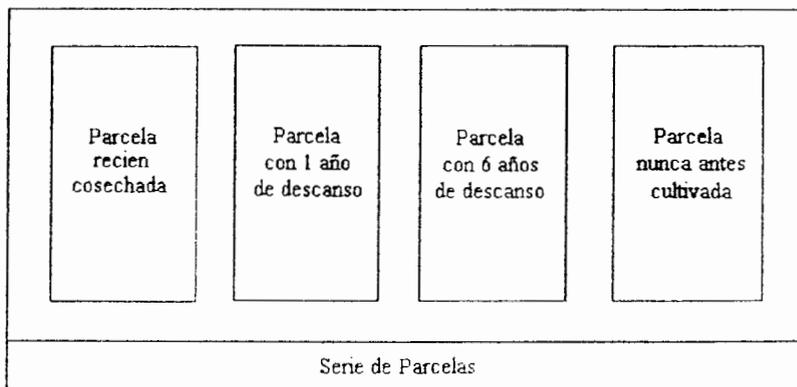


Figura 4: Representación de las parcelas en una serie.

Además, la selección de las series se hizo de tal forma que quedaran dos series en la vertiente de solana y dos en la vertiente de umbría. De éste modo se pueden analizar los efectos producidos por la exposición solar sobre la comunidad de macroinvertebrados edáficos, sobre la vegetación y sobre las propiedades fisico-químicas del suelo. La figura 5 indica la posición de las parcelas seleccionadas en el valle "Las Piñuelas" del Páramo de Gavidia.

La selección de las parcelas fue posible gracias a la información existente en el reporte de Smith (1995), donde se indican las actividades agrícolas en el valle "Las Piñuelas" del Páramo de Gavidia, desde 1991 hasta 1993 y que posteriormente fue ampliado por la autora hasta 1999. Esta base de datos incluye el tiempo de descanso de más de 1000 parcelas.

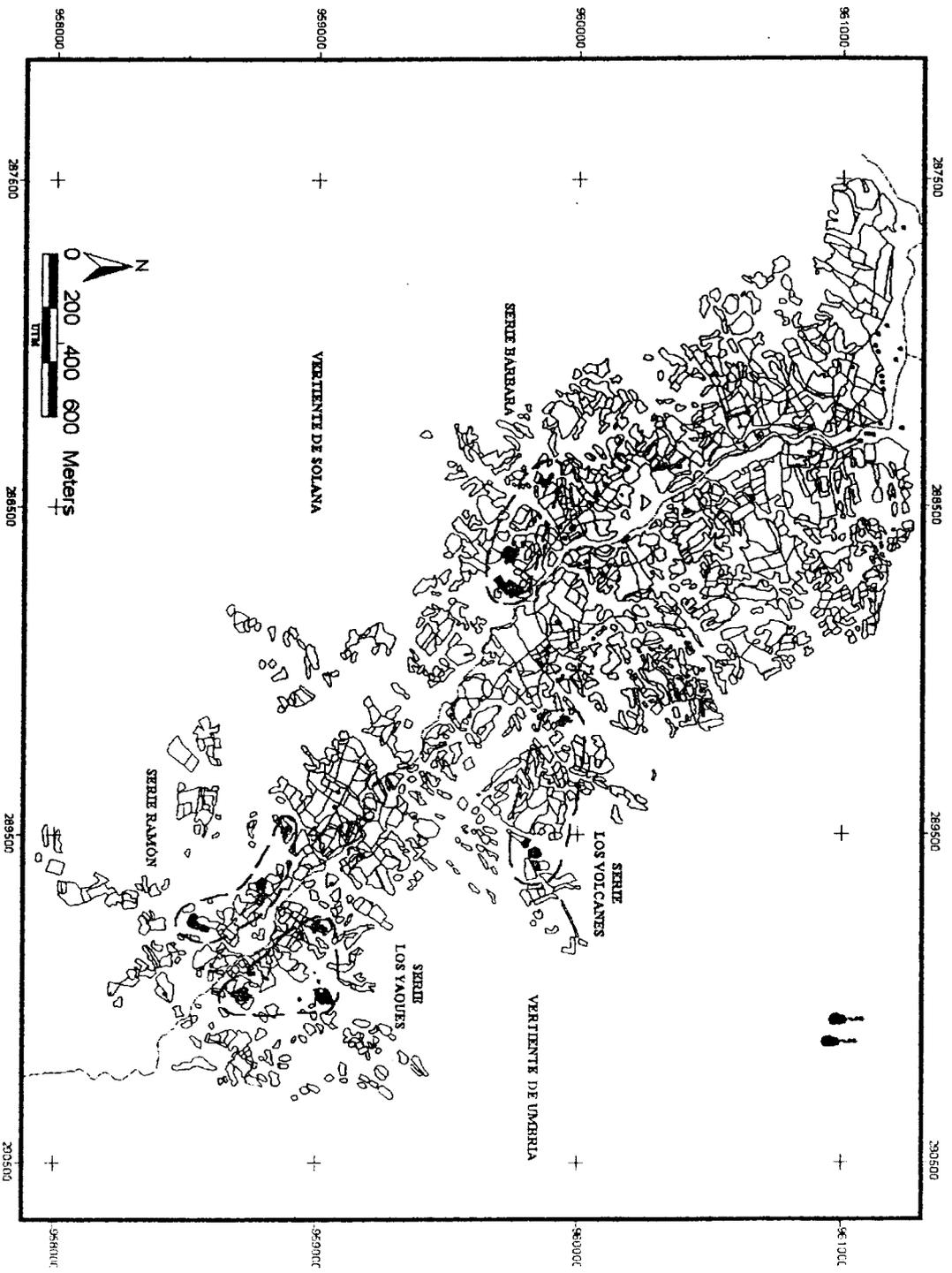


Figura 5: Mapa de las Parcelas Seleccionadas (rojo: 0 años; fucsia: 1año; azul: 6 años de descanso; verde: Páramo nunca cultivado) en el valle Las Piñuelas del Páramo de Gavída. Mapa elaborado por Smith (2000).

La tendencia sucesional y la rapidez con que la comunidad de macroinvertebrados edáficos se recupera después de las prácticas agrícolas, depende de la intensidad y del tipo de cultivo. Con el fin de conocer la intensidad del uso agrícola de las parcelas estudiadas, se presenta en la tabla 1 el uso (cultivos implementados, años en descanso o presencia de vegetación natural) de estas parcelas desde 1991 hasta 1999.

Tabla 1: Uso de las 16 parcelas estudiadas entre 1991 hasta 1999. D: año en descanso; VN: vegetación natural o Páramo no intervenido; P: cultivo de papa; C: cultivo de cereales. Datos de Smith (1995) y del ICAE. La primera letra, en ID identifican la serie a la que pertenece la parcela (Y: Los Yaques; V: Los Volcanes; B: Bárbara; R: Ramón) y el número, los años de descanso; PV: Páramo no cultivado. Numero: identificación de las parcelas en la base de datos del ICAE.

ID	Numero	Tipo de Uso									Número de cultivos
		91	92	93	94	95	96	97	98	99	
Y0	20224	D	D	D	D	D	D	P	P	P	3
B0	10116	P	D	D	D	D	D	D	D	P	2
V0	22016a	VN	P	D	D	D	D	D	D	P	3
R0	11508	VN	VN	VN	VN	VN	VN	VN	VN	P	1
V1	20612	D	D	D	P	C	D	D	P	D	3
Y1	21022b	D	D	D	D	D	D	D	P	D	1
R1	10815b	C	D	D	D	D	D	P	P	D	3
B1	10406b	P	D	D	D	D	D	D	P	D	2
Y6	20623	P	P	C	D	D	D	D	D	D	3
B6	11904b	D	P	D	D	D	D	D	D	D	1
V6	21916b	VN	P	P	D	D	D	D	D	D	3
R6	10716b	D	P	P	D	D	D	D	D	D	2
YPV	20396	VN	VN	VN	VN	VN	VN	VN	VN	VN	0
RPV	10496	VN	VN	VN	VN	VN	VN	VN	VN	VN	0
VPV	20596	VN	VN	VN	VN	VN	VN	VN	VN	VN	0
BPV	10596	VN	VN	VN	VN	VN	VN	VN	VN	VN	0

Se puede apreciar que los cultivos en el área de estudio son papa y cereales, pudiendo ser estos últimos avena o trigo. El cultivo principal es el de papa, cultivándose los cereales solo en la parcela R1, en el año 1991 y en Y6, en el año 1993. Se observa que el mayor número de cultivos consecutivos es 3, sin embargo hay una variación en el número de años de descanso entre cultivos y el número de años consecutivos que permanecieron cultivadas. En el caso de Y1, previo al último cultivo tuvo 7 años de descanso y en el caso de Y6, previo a su período de descanso tuvo 3 cultivos consecutivos. Otro dato interesante es la cubierta vegetal previa al cultivo, en el caso de R0 (serie Ramón de 0 años de descanso) tenemos que la vegetación natural acababa de talarse antes del último cultivo. Así tenemos que la historia de uso de las parcelas estudiadas no es homogénea, incluso dentro de una misma serie existe heterogeneidad, lo que lógicamente se reflejará en los resultados obtenidos.

II.- Muestreo: una vez seleccionadas las parcelas se delimitó dentro de cada una un área que excluyó un borde de 3 metros a fin de evitar el efecto de borde. Dentro de esta área se realizaron los siguientes muestreos:

a.- Muestreos de vegetación: se realizaron mediante el método del “cuadrado puntual” Greig-Smith (1983), utilizando una varilla de 1 metro de largo dividida cada 10 cm. Se tomaron 100 puntos al azar dentro de cada parcela y las especies vegetales que tocaban la varilla cada 10 cm se registraron. Se tomó en cuenta el biovolumen

(número total de contactos entre número de puntos), riqueza y diversidad florística existentes en las parcelas seleccionadas. Se realizaron en total 12 censos de vegetación, ya que se excluyeron las parcelas con inicio de sucesión (0 años de descanso), debido a que estaban recién cosechadas y no presentaban una colonización por la vegetación sucesional.

b.- Muestreo de los macroinvertebrados: se realizó un muestreo estratificado, donde se dividió la parcela seleccionada en 6 subparcelas similares en tamaño (figura 6). Dentro de cada subparcela se escogió al azar un punto o unidad de muestreo (UM) del que se extrajo la macrofauna del suelo, a través del muestreo manual directo (Anderson e Ingram 1998). Se trabajó con 6 UM por parcela, para un total de 96 unidades (16 parcelas x 6 UM).

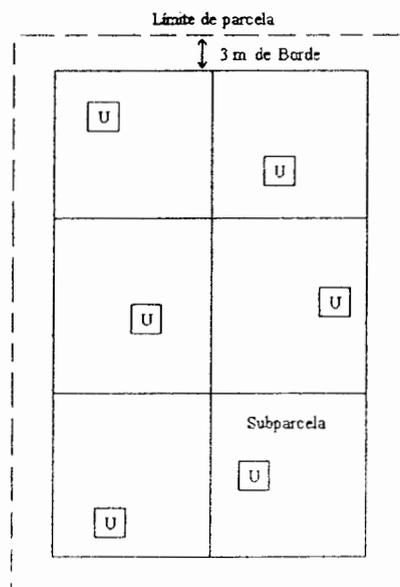


Figura 6: Representación de la parcela y sus divisiones (subparcelas). U: unidad de muestreo.

La unidad de muestreo (figura 7) consistió de un monolito de 25x25x30 cm (medidas sugeridas por el programa Tropical Soil Biology and Fertility –TSBF- 1988), para un volumen total aproximado de 18750 cm³. Se cavó un surco de aproximadamente 10 cm de ancho alrededor de la cuadrícula de 25x25 cm, para facilitar la extracción del monolito y evitar la huida lateral de los macroinvertebrados durante la extracción. Para tener una medida de la distribución vertical de los organismos edáficos se extrajo el suelo por estratos de 10 cm de espesor hasta completar los 30 cm, teniéndose un total de 288 datos (16 parcelas x 6 UM x 3 profundidades). Para la separación de los animales, cada estrato fue minuciosamente examinado sobre un plástico. Los animales fueron colocados en recipientes plásticos debidamente rotulados y conteniendo una solución de alcohol isopropílico al 70%, con el fin de sacrificarlos y preservarlos.

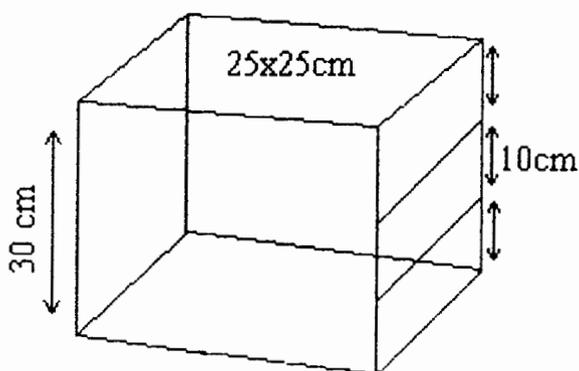


Figura 7: Representación de la unidad de muestreo

Se debe tomar en cuenta que el método de extracción manual directo (Anderson e Ingram 1998), permitió incluir a los organismos cuyos desplazamientos eran verticales u horizontales, a los sedentarios y a los que se encontraban hasta la profundidad establecida para el muestreo. Además, permitió la separación a *grosso modo*, directamente en el terreno de estudio, facilitando los trabajos correspondientes en el laboratorio.

III.- Muestreo del suelo: se tomó una muestra compuesta en cada una de las 16 parcelas estudiadas, que consistió en 10 submuestras de suelo seleccionadas al azar dentro del área de la parcela. El suelo se tomó con un barreno y se colectó a tres profundidades en cada submuestra: 0-10, 10-20 y 20-30 cm, teniéndose 3 estratos edáficos y un total de 3 muestras compuesta por parcela.

2.2.2.- Actividades de Laboratorio

I.- Análisis físicos-químicos del suelo: Las muestras compuestas de suelo se dejaron secar al aire libre durante 10 días, se tamizaron a 2 mm y luego fueron trasladadas al Laboratorio de Suelos del Instituto de Geografía de la Universidad de Los Andes, donde se determinó la textura, capacidad de campo, punto de marchitamiento, pH,

materia orgánica, carbono (C), nitrógeno total (N). La fracción de suelo mayor a 2 mm (gravilla) fue también pesada.

II.- Separación e identificación de los macroinvertebrados: Después de ser llevados al laboratorio, fueron transferidos a frascos debidamente rotulados y con una solución de formol al 10%. La clasificación taxonómica, se hizo en base a las claves taxonómicas propuestas por Borror *et al.* (1981) para los artrópodos. Para el resto de invertebrados, se utilizó la clasificación de Ruppert y Barnes (1996). Además de la clasificación hasta órdenes se hizo una separación de los morfotipos existentes en cada orden, apoyándose en lo sugerido por Oliver y Beattie (1996).

2.2.3.- Análisis Estadísticos

Una vez realizados los análisis físico-químicos del suelo, la identificación y el conteo del material vegetal y animal, los datos fueron tabulados y tratados estadísticamente.

Se dispuso de tres matrices de datos, una de suelo, una de vegetación y otra de macrofauna. La matriz de macrofauna fue analizada con mayor detalle. Se calcularon la densidad promedio y la heterogeneidad, cuya estimación se realizó calculando el

coeficiente de variación (CV) entre las 6 muestras de cada parcela; además se estimó la riqueza de morfotipos y la diversidad por parcela. La diversidad fue determinada utilizando el modelo de Hill (N_1 y N_2), ya que éste es sensible a las especies raras (N_0 ó riqueza de especies), a las intermedias y abundantes (N_1) y a las más abundantes (N_2) de una muestra, relaciona la riqueza de especies, el índice de Shannon Wiener y el índice de Simpson, además uniformiza las unidades en las cuales se expresa las tres medidas, utilizando como unidad el número de especies, lo cual facilita su interpretación biológica (Segnini 1995).

Se debe tomar en cuenta que en el caso de la determinación de la riqueza de morfotipos y en la estimación de la diversidad existe polimorfismo entre los distintos estados de vida de una especie, por lo tanto se encontraron individuos juveniles (larvas) y adultos pertenecientes a un mismo Orden, como en el caso de Coleoptera y Diptera, lo que pudo llevar a estimaciones erróneas, al ser considerados morfotipos diferentes sin tomar en cuenta si pertenecen o no a una misma especie o taxón. En tal sentido, en el momento de realizar los análisis de diversidad y riqueza, se seleccionó el grupo etéreo más importante en lo que a riqueza de morfotipos se refiere, los cuales fueron los estadios juveniles de los ordenes anteriormente mencionados. Lo anterior se realizó tomando en cuenta que el grupo más rico representaría mejor al orden al que pertenece, puesto que en éste se encontrarían todos o por lo menos la mayoría de los morfotipos encontrados en estado adulto.

Los morfotipos fueron identificados dentro de cada Orden colocándole las primeras letras de este, con un número asignado arbitrariamente, colocado después de la abreviatura del Orden, por ejemplo: el morfotipo 3 del Orden Coleoptera se identifica como Col3 (Tabla 2).

Tabla 2: Identificación de los morfotipos de la macrofauna edáfica del valle Las Piñuelas del Páramo de Gavidia.

Taxón	Abreviación
Nematodo	Nem
Geophila	Geo
Oligochaeta	Oli
Hirudinea	Hiru
Pseudoscorpion	Pseu
Opiliones	Opi
Araneae	Ara
Isopoda	Iso
Chilopoda	Chi
Diplopoda	Diplo
Diplura	Diplu
Orthoptera	Otho
Blattaria	Blat
Dermaptera	Derma
Heteroptera	Het
Homoptera	Hom
Coleoptera	Col
Diptera	Dip
Lepidoptera	Lep
Himenoptera	Him

En cuanto a la vegetación, en el caso de alguna especie que no haya podido ser identificada, se utilizaron nombres comunes relacionados con la morfología de la planta (estas especies serán próximamente identificadas). Por otra parte, a fin de facilitar la

edición de los gráficos en los resultados, las especies se abreviaron, colocando las tres primeras letras del genero y la primera de la especie (tabla 3).

Tabla 3: Abreviaturas de las especies vegetales encontradas en el valle Las Piñuelas del Páramo de Gavidia.

Abreviacion	ESPECE
Acac	<i>Acaena cylindristachya</i>
Acae	<i>Acaena elongata</i>
Aegc	<i>Aegopogon conchroides</i>
Agej	<i>Ageratina johnii</i>
Agri	<i>Agrostis janhi</i>
Agro	<i>Agrostis toluensis</i>
Agtr	<i>Agrostis trichoides</i>
Arbl	Arbusto hoja lanceolada
Arbm	Arbusto hoja membranosa
Arev	<i>Arenaria venezuelana</i>
Azoi	<i>Azorella julianii</i>
Bacp	<i>Bacharis prunifolia</i>
Bact	<i>Bacharis tricuneata</i>
Barf	<i>Bartisia laniflora</i>
Bel	<i>Belloa longifolia</i>
Ber	<i>Berberis</i> sp.
Bidf	<i>Bidens triplinervia</i>
Bram	<i>Brachypodium mexicanum</i>
Broc	<i>Bromus carinatus</i>
Cale	<i>Calamagrostis effusa</i>
Calp	<i>Calamagrostis pittieri</i>
Care	<i>Carex amicta</i>
Carj	<i>Carex jamesonii</i>
Casf	Castilleja fissifolia
Chal	<i>Chaetolepis lindeliana</i>
Conl	Coniza lasseriana
Conm	Coniza mimia
Drae	<i>Draba empetroides</i>
Echv	<i>Echeveria venezuelensis</i>
Elat	<i>Elaphoglossum tectum</i>
Equb	<i>Equisetum bogotense</i>
Erih	<i>Erigeron humilis</i>
Eroc	<i>Erodium cicutarium</i>
Esps	<i>Espeletia schultzei</i>
Galh	<i>Galium hypocarpium</i>
Gama	<i>Gamochaeta americana</i>
Germ	<i>Geranium multiceps</i>
Gerp	<i>Geranium pequeño</i>
Gnaa	<i>Gnaphalium antennarioides</i>
Gnae	<i>Gnaphalium elegans</i>
Graa	Gramínea hoja ancha
Grag	gramínea hoja grande
Gral	Gramínea hoja larga
Grma	gramínea hoja muy ancha
Graf	Gramínea hoja muy fina
Grat	Gramínea liliacea
Helc	Helecho coriáceo
Helg	Helecho hoja grande
Heso	<i>Hesperomeles obtusifolia</i>
Hiee	<i>Hieracium erianthum</i>

Abreviacion	ESPECE
Hief	<i>Hieracium frigidum</i>
Hiee	Hierba pelos estrellados
Hiri	<i>Hinterhubera imbricata</i>
Hojo	hoja parra
Hypj	<i>Hypericum juniperinum</i>
Hypf	<i>Hypericum lanicifolium</i>
Iri	Iris
Jamc	<i>Jamesonia canescens</i>
Lacm	<i>Lachemilla moritziana</i>
Lacp	<i>Lachemilla pollepis</i>
Lep	<i>Lepidium</i>
Lia	Llaque
Lobt	<i>Lobelia tenera</i>
Lupm	<i>Lupinus meridanus</i>
Lupr	<i>Lupinus rastreo</i>
Luzr	<i>Luzula racemosa</i>
Mala	<i>Malvatum acaule</i>
Mir	<i>Mirica</i> sp.
Nasm	<i>Nassella mexicana</i>
Notm	<i>Noticastrum marginatum</i>
Oene	<i>Oenothera epilobifolia</i>
Omv	<i>Omitrophiun venezuelensis</i>
Ortc	<i>Orthosanthus chimboarencis</i>
Oxa	<i>Oxalis</i> sp.
Oxyg	<i>Oxylobus glanduliferum</i>
Penc	<i>Penicetum clandestinum</i>
Pena	<i>Pentacalia apiculata</i>
Perb	<i>Pernettya brillante</i>
Pere	<i>Pernettya eliptia</i>
Perp	<i>Pernettya postrata</i>
Phys	<i>Phyllanthus salviaefolius</i>
Plal	<i>Plantago linearis</i>
Poaa	<i>Poa annua</i>
Psem	<i>Pseudognaphalium meridanum</i>
Puy	<i>Puya</i> sp.
Ranp	<i>Ranunculus praemorsus</i>
Rasp	<i>Rastrera pernetiodes</i>
Reb	<i>Rebutium</i>
Ruff	<i>Rulopezia floccosa</i>
Ruma	<i>Rumex acetosella</i>
Senf	<i>Senecio formosus</i>
Sist	<i>Sisyrinchium tinctorium</i>
Stav	<i>Stachys venezuelana</i>
Stee	<i>Stevia elatior</i>
Stel	<i>Stevia lucida</i>
Sti	<i>Stipa</i> sp.
Taro	<i>Taraxacum officinalis</i>
Tri	<i>Tricetum irazuense</i>
Vulm	<i>Vulpia myurus</i>

Se realizaron gráficos de densidad, riqueza de morfotipos y diversidad en función del gradiente sucesional, vertical y horizontal. Además se graficó el coeficiente de variación de la densidad (como medida de heterogeneidad) vs. tiempo de descanso a fin de conocer el comportamiento de la variabilidad en la sucesión.

Se realizaron análisis estadísticos, los cuales se dividieron en:

Estadística inferencial: análisis de varianza (ANOVA), regresiones lineales y múltiples de Pearson y análisis multivariado (Análisis de Componentes Principales –ACP– y Análisis de Correspondencia Linealizado –DCA–):

- Se utilizaron ANOVAS de una vía, en el caso de comparaciones de medias para una sola variable; ANOVA de dos y tres vías, cuando se analizaban más de una variable y se quería comprobar la existencia de interacciones entre las variables estudiadas. Si la aplicación del ANOVA indicaba diferencias significativas se corría un test *a posteriori*, el cual fue el test LSD con un 95% de confianza, ya que el mismo es dúctil y se adapta al tipo de estudio realizado, en el que la heterogeneidad juega un papel importante. Estos análisis se realizaron con el fin de comparar medias de las variables del estudio en las diferentes etapas del descanso, estratos edáficos, series y vertientes. Cuando los datos no presentaron homogeneidad de varianza y/o su distribución no era normal, se

transformaron mediante aplicación de logaritmo de base 10, sumándole 1 al valor original ($\text{Log}_{10} (\text{valor} + 1)$) ó mediante la raíz cuadrada, sumándole 3/8 al valor original ($\sqrt{\text{valor} + (3/8)}$).

- Correlaciones lineales simples de Pearson, este análisis se realizó para conocer la existencia de relaciones entre las diferentes variables medidas.
- Regresiones lineales múltiples de Pearson, para evaluar la relación entre las variables dependientes y otras posiblemente determinantes.

Los análisis mencionados anteriormente, se realizaron con el programa STATISTICA[®] versión 4.5 (1993), para el sistema operativo Windows[®].

- Análisis multivariado, utilizando el Análisis de Componentes Principales (ACP) y el Análisis de Correspondencia Linealizado (DCA), del paquete multivariante CANOCO[®] para Windows[®], versión 4.02 (1997-1999). Este análisis permitió determinar y visualizar la existencia de relaciones entre las tres matrices de datos, así como estudiar la estructuración y/o separación de las comunidades de macroinvertebrados edáficos relacionada con la sucesión secundaria. Además, permitió observar el efecto de la heterogeneidad espacial sobre éstas relaciones.

3.- RESULTADOS

3.1.- Variación Sucesional y Espacial de los Macroinvertebrados Edáficos.

En este apartado se dará información sobre **la composición, estructura, riqueza, y diversidad de la comunidad de macroinvertebrados edáficos** del Páramo de Gavidia. Se hará énfasis en las tendencias sucesionales, estudiando el efecto del tiempo de descanso **sobre la densidad de los morfotipos y los ordenes, su distribución vertical y horizontal**. Así mismo se analizará el efecto de las series y de las vertientes **sobre las tendencias sucesionales** de los macroinvertebrados edáficos.

3.1.1.- Estructura de la Comunidad de Macroinvertebrados Edáficos.

La composición y estructura de la comunidad de macroinvertebrados asociados al suelo, nos da a conocer a *grosso modo* la diversidad de la comunidad y el dominio de cada elemento dentro de ésta. Como se aprecia en la figura 8, la comunidad de macroinvertebrados edáficos, está formada por 20 taxa, los cuales presentan una diferencia relativamente alta en lo que a densidad se refiere.

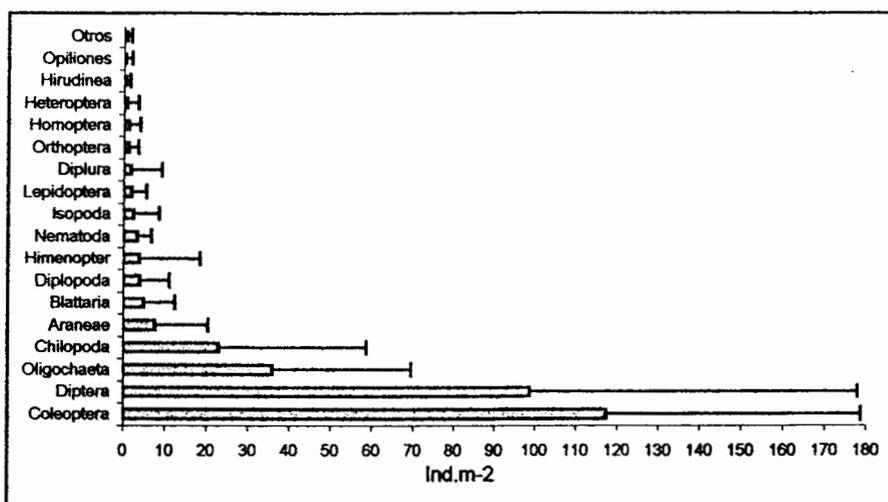


Figura 8: Densidad promedio de los taxa de macroinvertebrados edáficos colectados en las parcelas muestreadas. Otros: Geophila, Pseudoescorpion y Dermaptera: densidad < 1 ind.m⁻².

La comunidad está dominada en densidad por los animales pertenecientes a Coleoptera (118 ind.m⁻²), seguidos de Diptera (99), Oligochaeta (36), Chilopoda (23) y así sucesivamente hasta los taxa menos comunes, como Hirudinea (1 ind.m⁻²), Heteroptera (1), entre otros, seguidos de Dermaptera, Pseudoescorpiones y Geophila con una densidad menor a 1 ind.m⁻². La densidad promedio de la comunidad es de 385 ± 11 ind.m⁻², con una diversidad de 14,3 morfotipos, según el N₁ de Hill.

La macrofauna varía de un estadio a otro, en profundidad e incluso de un ~~area~~ ^{area} a otra dentro del valle, debido a que las condiciones ambientales cambian a lo largo de estos gradientes y a que la heterogeneidad del valle es tal que genera una variedad de hábitats y microhábitats. En las siguientes secciones se analizará la variación de la comunidad de macroinvertebrados respecto a la sucesión secundaria y a los otros ejes de variabilidad.

3.1.2.- Efecto del Tiempo de Descanso.

Se analiza de manera general, la variación de la macrofauna del suelo respecto a los estadios sucesionales (0, 1 y 6 años de descanso y Páramo nunca cultivado). Los aspectos ecológicos a estudiar son la densidad, riqueza de morfotipos y diversidad, además de la heterogeneidad horizontal de la distribución de la fauna intra parcelas y el efecto del tiempo de descanso sobre esta distribución espacial.

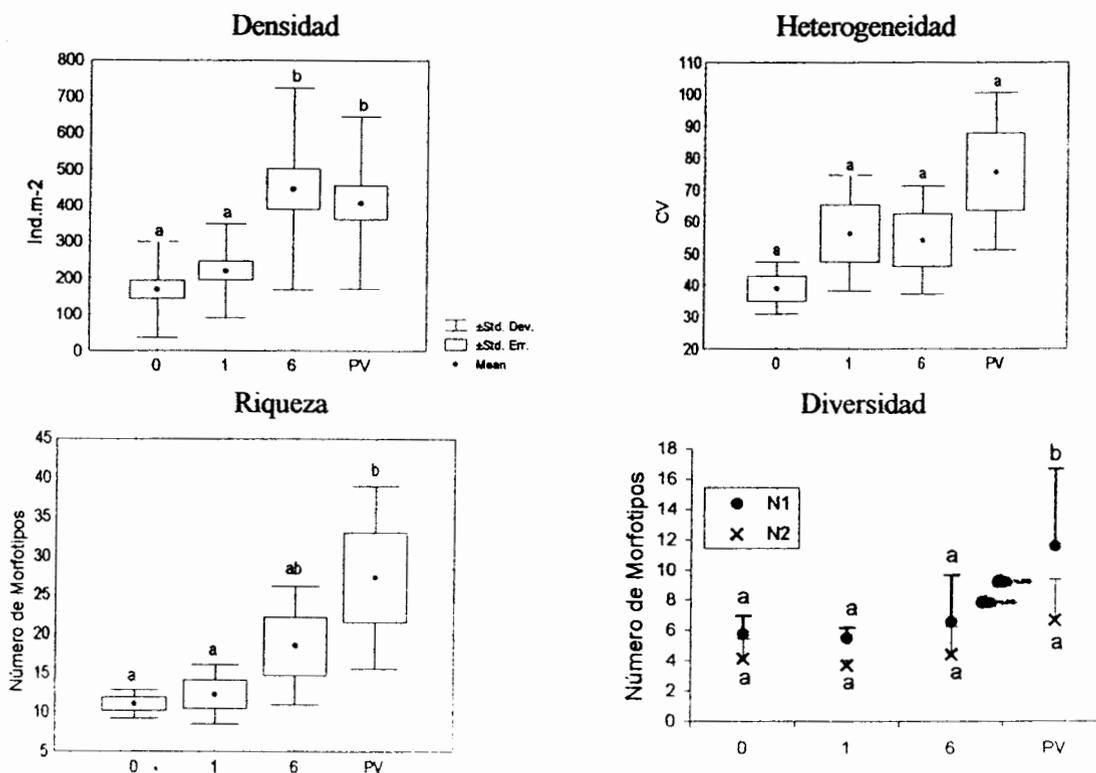


Figura 9: Densidad, riqueza de morfotipos, diversidad y heterogeneidad de la macrofauna edáfica a través de los estadios sucesionales (años de descanso: 0, 1 y 6; y páramo nunca cultivado: PV). En “Diversidad” la línea sobre el punto promedio indica la desviación estándar. Letras desiguales indican diferencias significativas entre los estadios sucesionales, según el test LSD con un 95% de confianza. n = 48.

La figura 9 muestra las variaciones en densidad de la macrofauna edáfica a lo largo de la sucesión. Los resultados de una ANOVA indican diferencias significativas entre las edades ($f = 16,718$; $p < 0,001$). Una comparación con el test LSD indica que las parcelas de 0 y 1 año de descanso, con 167 y 220 ind.m⁻² respectivamente, son iguales y sólo hay un aumento significativo a los 6 años (con densidad = 446 ind.m⁻²), el cual no muestra diferencias significativas con el páramo nunca cultivado (PV, con densidad = 407 ind.m⁻²). Esto indicaría un impacto negativo del cultivo sobre la macrofauna y su recuperación total, en lo que a densidad se refiere, alrededor de los 6 años de descanso. Por otro lado al aumentar el tiempo de descanso, se puede apreciar un aumento en la desviación y en el error estándar, esto correspondería con un aumento de la heterogeneidad intra parcelar, la cual se observa marcadamente en todos los estadios sucesionales. Sin embargo, el ANOVA para éste parámetro muestra que no hay diferencia significativa, aunque cercana a la significancia ($f = 2,86$; $p = 0,08$), lo que sugiere que a un error del 10% si habría diferencias a lo largo del tiempo sucesional. No obstante, el resultado obtenido contradice la hipótesis propuesta en este trabajo de que al aumentar el tiempo sucesional aumentaría la heterogeneidad espacial, en cuanto a la densidad de la macrofauna dentro de la parcela. Sin embargo, se debe tener en cuenta que el error de la medición es relativamente grande, por lo que se podría usar una confianza del 90% y así se tendría diferencias significativas.

Se realizó un análisis de varianza de doble vía para comprobar la interacción de las variables “estadio sucesional” y “serie” en cuanto a la densidad, resultando significativa ($f = 2,054$; $p < 0,044$). Esto indica que la densidad no se comporta de manera uniforme independientemente de las series, sino que varía a lo largo del tiempo de descanso dependiendo de la serie en que se encuentre. Por esta razón se estudiará más adelante cada serie por separado y sus tendencias generales, para lograr entender la dinámica sucesional de la macrofauna de una manera más realista.

En la figura 9 se puede apreciar también el aumento exponencial de la riqueza de morfotipos a lo largo del gradiente sucesional. El ANOVA aplicado a estos datos, arrojó como resultado diferencias significativas ($f = 5,39$; $p = 0,014$). El test LSD reveló que no existe diferencia significativa entre 0 y 1 año de descanso, por otro lado a los 6 años de descanso se presenta un aumento apreciable en la riqueza, siendo la diferencia significativa con respecto a los estadios anteriores y no significativa en relación al páramo nunca cultivado (PV), el cual tiene la máxima de riqueza de morfotipos (24). Respecto a la diversidad, en términos generales se aprecia un aumento sucesional de la diversidad hasta el Páramo nunca cultivado, que presentó la mayor diversidad ($N_1 = 11,6$; $N_2 = 6,7$). El ANOVA indica diferencias significativas para N_1 ($f = 4,19$; $p = 0,03$) a lo largo del gradiente sucesional, aunque el test LSD revela que las diferencias solo son significativas entre el Páramo nunca cultivado y los estadios sucesionales restantes (0, 1 y 6 años de descanso). Con relación al N_2 , el

ANOVA no mostró diferencias significativas entre los estadios sucesionales. Esto sugiere que los morfotipos de abundancia intermedia (N_1) determinan las diferencias entre el PV y el resto de estadios, mientras que los morfotipos muy abundantes (N_2) homogenizan los estadios en cuanto a diversidad, ya que todas las etapas sucesionales, incluyendo al PV, están dominadas por estos. El ANOVA de dos vías para la riqueza y diversidad indica que no hubo interacción significativa entre los estadios y las series, lo que sugiere que estas variables se comportan en general, de manera similar independientemente de la serie.

3.1.2.1.- Dinámica sucesional de la densidad de los ordenes y morfotipos más abundantes de macroinvertebrados edáficos.

En la figura 9 se pudo apreciar de manera general, que existe una tendencia al aumento de la densidad, riqueza de morfotipos y diversidad de los macroinvertebrados del suelo, asociado con los estadios sucesionales. En esta sección se analizará el efecto que tiene el tiempo de descanso sobre la dominancia de los Ordenes y morfotipos más abundantes de los macroinvertebrados edáficos, con el fin de conocer la variación de cada Orden y morfotipo en los diferentes estadios sucesionales.

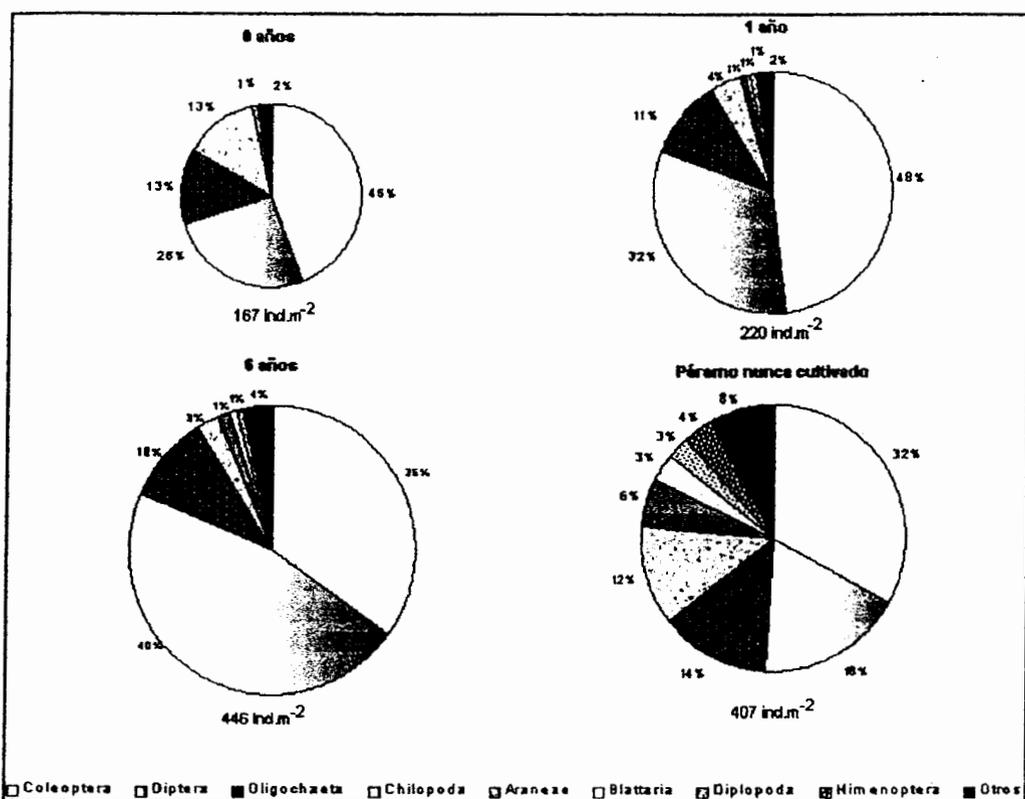


Figura 10: Densidad de los taxa más abundantes por estadio sucesional. Cada tono de gris indica un taxón diferente y el tamaño del círculo representa la densidad total de los taxa para cada estadio. Otros: Nematoda, Isoptera, Lepidoptera, Diplura, Orthoptera, Homoptera, Heteroptera, Hirudinea, Opiliones, Geophila, Pseudoscorpion, Dermaptera.

En la figura 10, se muestra las variaciones sucesionales en la abundancia de los ordenes más representativos de los macroinvertebrados. Coleoptera es el taxón más abundante salvo a los 6 años de descanso, donde predomina Diptera, siendo éste último en las otras edades el segundo en densidad, seguido de Oligochaeta, Chilopoda, Araneae, Diplopoda, de Blattaria y de Nematoda. Puede observarse que en el Páramo nunca cultivado, los taxa menos abundantes tienen una densidad mayor que en otras edades. El Orden Heteroptera presenta un comportamiento diferente al resto del grupo, ya que no está presente sino al primer año de descanso y vuelve a aparecer en

el Páramo nunca cultivado. En general la densidad tiende a aumentar entre los 0 y los 6 años de descanso y es mucho mayor en el PV, a excepción de Diptera que es mucho más abundante a los 6 años y de Coleoptera que presenta una densidad menor en el PV. En cuanto a las proporciones relativas de cada orden, se puede apreciar que durante los descansos existe una mayor dominancia de dos o tres ordenes, mientras que en el Páramo la densidad está mejor repartida entre los diferentes ordenes.

La figura 10 muestra la existencia de variaciones en densidad de los ordenes a través del tiempo sucesional, de tal forma que pueden aparecer ordenes en unos estadios y desaparecer en otros o algunos ser dominantes en densidad en algún(os) estadio(s) y ser sustituidos o desplazados por otros. Esto sugiere que la estructura de la comunidad cambia a lo largo de la sucesión y que su dinámica parece depender de la adaptatividad de la fauna a las condiciones cambiantes del ambiente a lo largo del tiempo.

La estructura de la comunidad de macroinvertebrados edáficos también es dada por la composición y cantidad de especies (en este caso morfotipos) por cada taxón. En la figura 11 se observa que Araneae presenta la mayor cantidad de morfotipos (23), seguido de Coleoptera (17), Diptera (12) y Lepidoptera (9) y así sucesivamente hasta llegar a los ordenes: Oligochaeta, Hirudinea e Isopoda, que presentan la cantidad de 2

morfos por taxón. El total de morfotipos de esta comunidad, considerando solo los estadios larvales en el caso de Coleoptera y Diptera, es de 104.

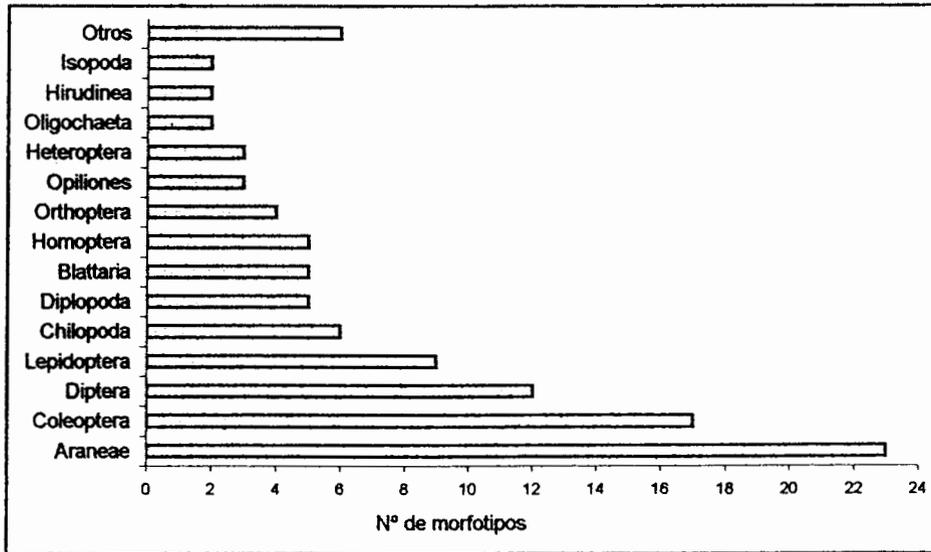


Figura 11: Número de morfotipos por taxón. Otros: Nematoda, Geophila, Pseudoescorpion, Diplura, Dermaptera e Himenoptera, cada uno de éstos taxa con un solo morfotipo.

La composición de cada taxón es importante, pero a la vez se debe conocer la dominancia, en cuanto a densidad, de sus morfotipos, ya que permite tener idea de la importancia de cada uno en el agroecosistema y en el taxón al que pertenecen. En tal sentido se grafica la dominancia, considerando el conjunto de estadios sucesionales (dominancia general) de los morfotipos; y considerando que la densidad de cada morfotipo varía a lo largo del tiempo de descanso, se analiza la dominancia de los morfotipos de cada estadio sucesional.

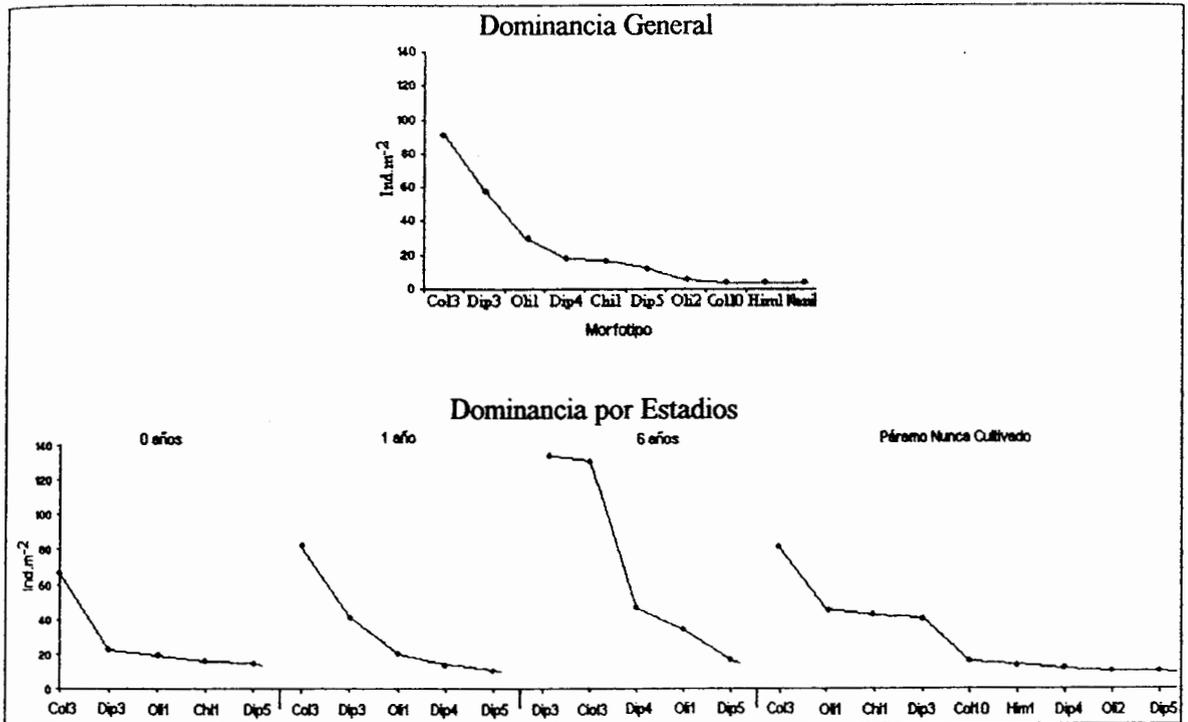


Figura 12: Densidad de los morfotipos dominantes en cada estadio sucesional y en la comunidad general. Se graficaron únicamente los morfotipos más importantes.

En la figura 12 se puede apreciar que en el caso de la dominancia general, los morfotipos más dominantes son: Col3 (Coleoptera), Dip3 (Diptera), Oli1 (Oligochaeta), Dip4 (Diptera), Chi1 (Chilopoda), Dip5 (Diptera), para un total de 6 morfotipos muy dominantes, lo que concordaría con el valor obtenido del índice de diversidad N_2 de Hill, el cual indicó dominancia alta sólo para 6 morfotipos. Si el análisis se realiza por estadios, se puede apreciar que existen diferentes tendencias en las curvas de dominancia. En el estadio 0 años de descanso, los morfotipos dominantes presentan menor densidad, donde el 84% de los individuos pertenecen a los 5 morfotipos dominantes. El estadio que presenta mayor dominancia es de 6 años de

descanso, donde el 61 % de los individuos colectados pertenecen a dos morfotipos. Por otro lado el páramo nunca cultivado muestra un mayor número de morfotipos con densidad alta que el resto de los estadios. De manera más detallada (ver tabla 4), se tiene que para 0 años de descanso los morfotipos más dominantes son: Col3, Oli1, Chi1, Dip3 y Dip5; en 1 año, algunos de los morfotipos dominantes del estadio anterior de descanso fueron sustituidos, entre estos Oli1 por uno de Dip3, y Dip4 reemplaza a Chi1. La Dominancia para los 6 años, muestra otras sustituciones de los morfotipos más abundantes, siguiendo el siguiente orden decreciente de dominancia: Dip3, Col3, Dip4, Oli1, Dip5. Sucede algo interesante que es la sustitución del morfotipo Col3, que en los estadios anteriores estuvo como el más dominante, por el Dip3 cuya dominancia siempre secundaba en los estadios anteriores. Así mismo aparece otras sustituciones, como la del morfotipo Olig1 por el Dip4. Por último, la dominancia en páramo nunca cultivado, presenta un incremento importante en la cantidad de morfotipos, siendo los dominantes: Col3, Oli1, Dip3, Chi1, Col10, Him1, Dip4, Dip5 y Oli2. Nuevamente ocurre una sustitución en la dominancia, esta vez, el morfotipo Dip3 por el Col3 y por el Oli1, pasando a un tercer lugar de importancia en cuanto a densidad y el Chi1 como caso interesante, por el Dip4. Cobra importancia el Col10, y el Him1, mientras que el Dip4 es desplazado al 7º lugar de importancia en cuanto a dominancia.

Tabla 4: Porcentaje de los individuos totales pertenecientes a los morfotipos dominantes en cada estadio sucesional y del promedio de los estadios (general). Los marcados en negritas representan los morfotipos dominantes en cada categoría, según el N₂.

Taxón	Morfos	0	1	6	PV	General
		%				
Coleoptera	Col3	40	40	30	22	31
Diptera	Dip3	10	20	31	11	20
Oligochaeta	Oli1	13	10	8	12	10
Chilopoda	Chi1	12	1	1	11	6
Diptera	Dip4	0	7	11	3	6
Diptera	Dip5	9	5	4	3	4
Oligochaeta	Oli2	0	2	2	3	2
Coleoptera	Col10	0	0	0	4	1
Himenoptera	Him1	0	0	0	4	1
Nematoda	Nem1	1	0	1	1	1
Coleoptera	Col15	2	2	1	0	1
Diptera	Dip1	4	0	1	0	1

En la tabla 4 se muestra la abundancia relativa de los morfotipos más dominantes por estadio sucesional y de manera general (promedio de todos los estadios). Se puede apreciar que el morfotipo con mayor importancia en lo que a frecuencia de apariciones es Col3 seguido de Dip3 y Oli1. Además se puede observar que dependiendo del morfotipo la variación del porcentaje a lo largo del gradiente sucesional puede disminuir o aumentar, incluso en algunos y dependiendo del estadio sucesional, puede ser cero (0), lo que significa ausencia en ese estadio.

Como se puede apreciar, la abundancia relativa de cada morfotipo varía a lo largo de la sucesión, indicando que hay cambios en la estructura de la comunidad de la edafofauna. Por lo anterior, se presenta a continuación un análisis de la variación temporal de los morfotipos más dominantes en cuanto a densidad.

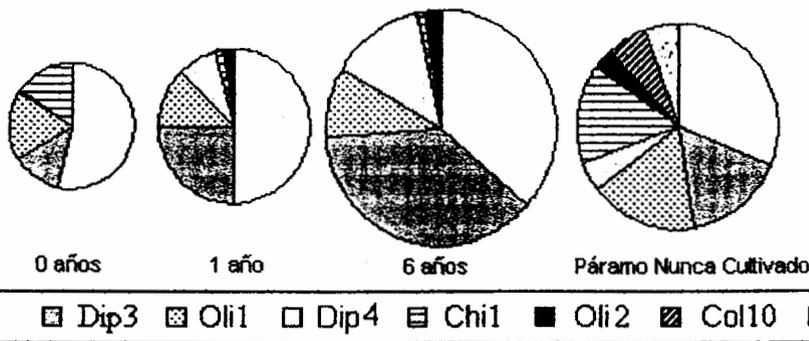


Figura 13: Densidad de los morfotipos más abundantes por estadio sucesional. Cada tono de gris indica un morfotipo diferente y el tamaño del círculo representa la densidad relativa total de los 8 morfotipos para cada estadio.

En cuanto a las tendencias sucesionales de cada morfotipo se tiene que los morfos: Col3, Dip3 y Dip4 presentan un incremento en la sucesión hasta 6 años de descanso y luego un descenso relativamente importante en el PV. Por otro lado los morfos: Oli1, Chi1, Col10, Oli2 y Him1 tienen su máximo en el PV, con una tendencia sucesional para Oligochaeta (Oli1 y Oli2) de aumento progresivo a medida que se avanza en el tiempo sucesional hasta el PV; para Col10 e Him1 con presencia sólo en el Páramo nunca cultivado (PV) y para Chi1 un descenso en las edades 1 y 6 años y luego alcanzando su máximo en PV.



A fin de conocer los morfotipos característicos de cada estadio sucesional, se realizó una clasificación basada solo en la presencia o ausencia del total de los morfotipos en cada estadio sucesional. Esta clasificación se presenta en la tabla 5, en el cual se muestra la densidad de cada morfotipo en los estadios en que se encontraron.

Como se puede observar en la tabla 5, existen morfotipos característicos de determinados estadios sucesionales, como ejemplo se tiene a Col1 (Coleoptera) que solo se encuentra en el estadio 0, a Het2 (Heteroptera) que se encuentra solo en 1 año de descanso, a Ara19 (Araneae) observado solo en parcelas con 6 años de descanso y Col10 presente solo en Páramo no intervenido. Se encuentra otro grupo de morfotipos que pueden estar presentes en más de un estadio, Chi2 en las tres etapas serales, Bla5 (Blattaria) se observa a partir de 1 año de descanso hasta Páramo no intervenido. Así mismo, se tiene otro grupo de macroinvertebrados presentes durante todos los estadios sucesionales, cuya presencia en el hábitat es independiente del estadio en que se encuentren, lo que sugiere que su rango de tolerancia es el más amplio de los morfotipos encontrados, entre estos podemos mencionar a Col3, Chi1, Dip3 y Oli2, aunque su densidad e importancia relativa puede variar.

Como se puede observar en la tabla 5, existen morfotipos característicos de determinados estadios sucesionales, como ejemplo se tiene a Col1 (Coleoptera) que solo se encuentra en el estadio 0, a Het2 (Heteroptera) que se encuentra solo en 1 año de descanso, a Ara19 (Araneae) observado solo en parcelas con 6 años de descanso y Col10 presente solo en Páramo no intervenido. Se encuentra otro grupo de morfotipos que pueden estar presentes en más de un estadio, Chi2 en las tres etapas serales, Bla5 (Blattaria) se observa a partir de 1 año de descanso hasta Páramo no intervenido. Así mismo, se tiene otro grupo de macroinvertebrados presentes durante todos los estadios sucesionales, cuya presencia en el hábitat es independiente del estadio en que se encuentren, lo que sugiere que su rango de tolerancia es el más amplio de los morfotipos encontrados, entre estos podemos mencionar a Col3, Chi1, Dip3 y Oli2, aunque su densidad e importancia relativa puede variar.

Tabla 5: Caracterización de la macrofauna edáfica, según su presencia y/o ausencia en los estadios sucesionales (0, 1 y 6 años de descanso; PV: páramo nunca cultivado). En las celdas se presenta la densidad (ind.m⁻²) de cada morfotipo. Se excluyeron los morfotipos con densidad menor a 1 ind.m⁻².

TAXON	MORFO	CERO (ind.m ⁻²)	UNO (ind.m ⁻²)	SEIS (ind.m ⁻²)	PV (ind.m ⁻²)	Observación
Coleoptera	Col3	66,0	82,7	130,7	82,7	COMUNES A TODOS LOS ESTADIOS
Diptera	Dip3	16,0	42,0	134,0	42,7	
Oligochaeta	Oli1	22,0	20,0	34,0	46,0	
Diptera	Dip4	0,7	14,0	46,7	12,0	
Chilopoda	Chi1	19,3	2,7	4,7	41,3	
Diptera	Dip5	14,7	10,7	16,7	10,0	
Nematoda	Nem1	2,0	0,7	5,3	5,3	
Diptera	Dip2	3,3	2,7	0,7	2,0	
Chilopoda	Chi6	1,3	2,0	4,7	0,7	
Diplopoda	Dip11	2,0	1,3	0,7	0,7	
Diptera	Dip10	0,7	0,7	0,7	0,7	
Coleoptera	Col1	1,3				EXCLUSIVOS CERO
Heteroptera	Het2		2,0			EXCLUSIVOS UNO
Araneae	Ara16			2,7		EXCLUSIVOS SEIS
Orthoptera	Ort1			2,7		
Araneae	Ara19			1,3		
Coleoptera	Col10				16,0	EXCLUSIVOS PÁRAMO
Diplura	Diplu1				7,3	
Coleoptera	Col6				4,0	
Araneae	Ara5				2,7	
Araneae	Ara13				2,7	
Araneae	Ara6				2,0	
Araneae	Ara9				2,0	
Isopoda	Iso2				2,0	
Blattaria	Bla4				2,0	
Coleoptera	Col12				2,0	
Diptera	Dip9				2,0	NO CULTIVADO
Pseudoscorpion	Pse1				1,3	
Araneae	Ara14				1,3	
Diplopoda	Dip12				1,3	
Diplopoda	Dip13				1,3	
Coleoptera	Col9				1,3	
Diptera	Dip11				1,3	
Lepidoptera	Lep1				1,3	
Lepidoptera	Lep9				1,3	
Oligochaeta	Oli2		3,3	8,7	10,0	
Diplopoda	Dip14		0,7	0,7	6,7	
Blattaria	Bla5		0,7	2,0	4,7	
Coleoptera	Col7		3,3	0,7	2,0	
Chilopoda	Chi4		2,7	0,7	0,7	
Coleoptera	Col5		0,7	1,3	0,7	
Isopoda	Iso1			1,3	6,7	
Blattaria	Bla1			1,3	6,7	TARDIOS O CLIMAX
Araneae	Ara11			0,7	1,3	
Coleoptera	Col15	2,7	4,7	2,7		
Chilopoda	Chi2	0,7	1,3	2,0		EXCLUSIVOS DE LA SUCESIÓN
Homoptera	Hom4		0,7	1,3		
Diptera	Dip1	6,0		2,0		
Diptera	Dip8	0,7		4,0		
Diptera	Dip7	0,7		3,3		
Himenoptera	Him1		0,7		14,7	ABUNDANTES SOLO EN PÁRAMO NO CULTIVADO
Chilopoda	Chi5		0,7		6,0	
Araneae	Ara2		0,7		3,3	
Coleoptera	Col4		0,7		1,3	

En el caso de los morfos exclusivos del Páramo nunca cultivado, se puede decir que no están adaptados al Páramo intervenido y pueden ser indicadores de una buena calidad ambiental o indicadores de ausencia de perturbación. Llama la atención que el morfotipo Col10 tiene una importancia muy grande en densidad, con relación al resto de morfos característicos de éste estadio sucesional. Esto pudiera interpretarse como un bioindicador de calidad ambiental. Por otra parte, salvo el grupo común a todos los estadios, se observa que los morfotipos encontrados en el Páramo nunca cultivado no se encuentran en las parcelas de 0 años de descanso.

Para evaluar de manera más integrada las similitudes y diferencias entre la comunidad de macroinvertebrados edáficos de las 16 parcelas muestreadas, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP), utilizando únicamente la matriz de morfotipos por censos. Previamente a correr el ACP se eliminaron de la matriz aquellos morfotipos raros, ya que estos últimos por presentar valores de densidad muy bajos distorsionan el análisis. El criterio utilizado fue excluir a todos aquellos morfotipos con densidad menor a $0,5 \text{ ind.m}^{-2}$.

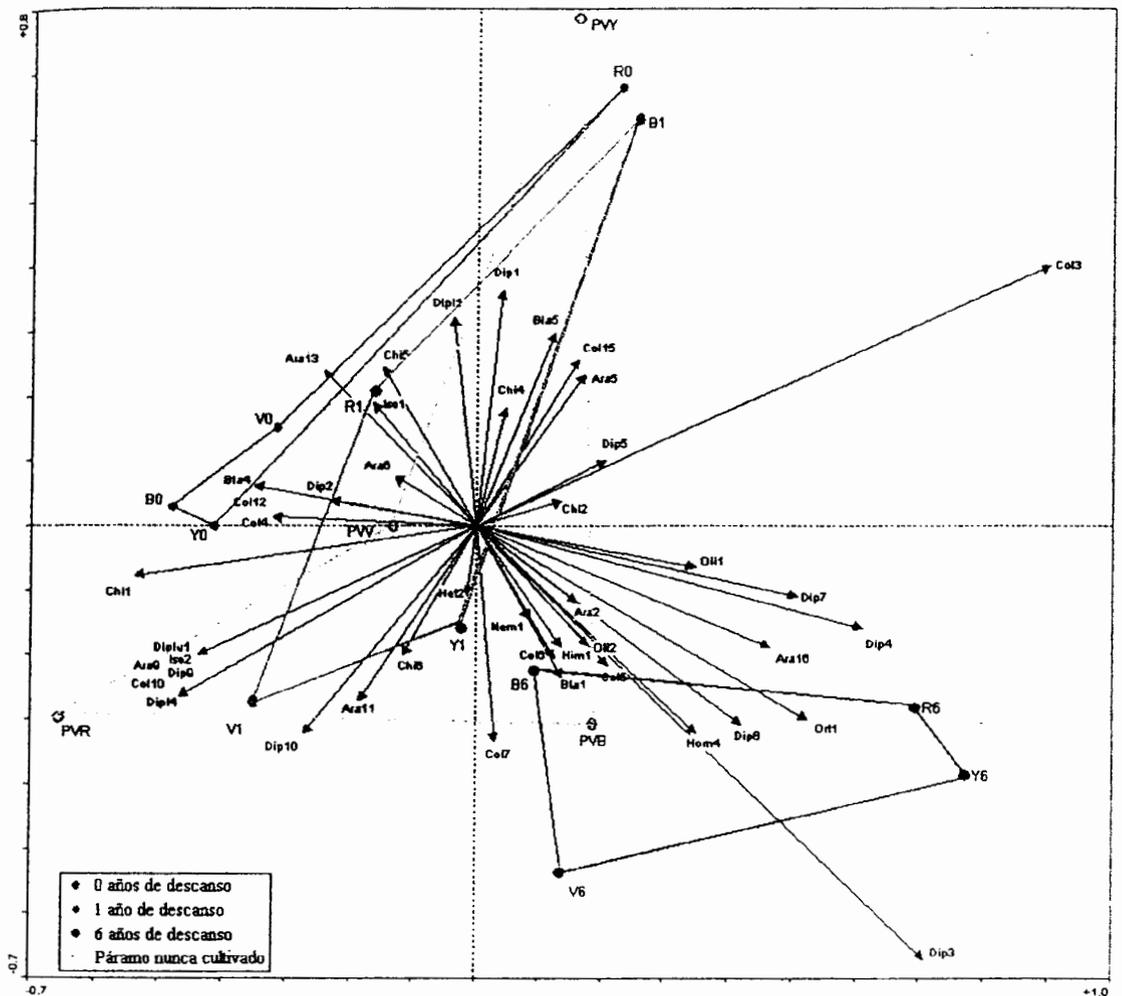


Figura 14: Análisis de Componentes Principales (ACP) para la densidad de macroinvertebrados edáficos. Se indican los censos y las especies. El primer eje explica el 50,4% de la variación total y el segundo eje explica el 17,5%, para un total de 67,9%. Se incluye la suma de las tres profundidades. Las líneas en color, indican la unión de los sitios de un mismo estadio. Los números en el extremo de los vectores indican el morfotipo al que pertenece. n = 48.

La figura 14 muestra el resultado del Análisis de Componentes Principales. Este análisis explica el 67,9% de la variación total. El gradiente temporal, desde los 0 hasta los 6 años de descanso, sigue una diagonal entre los ejes 1 y 2 del gráfico. Aparentemente uno de los determinantes principales de esta separación son los

morfortipos Col3 y Dip3, los cuales presentan los vectores más importantes del análisis. Se puede apreciar un marcado efecto de la heterogeneidad espacial sobre el ordenamiento, originando una separación de series dentro de cada estadio, lo que indica diferencias entre éstas. Lo anterior se puede observar en la figura 10: los sitios R0 (0 años de descanso de la serie Ramón) y B1 (1 año de descanso de la serie Bárbara), son parecidos en lo que a composición y estructura de la comunidad de macroinvertebrados edáficos se refiere, dominados principalmente por el morfo Col3, pero muy diferentes de las demás parcelas con igual tiempo de descanso, que en el caso de 0 años de descanso, están separadas principalmente por la relación que tienen con el morfo Chi1. Así mismo, las parcelas R1 y V1, parecieran tener comunidades diferentes y poco relacionadas entre si: V1, dominada principalmente por Dip10, Diplo4 y Diplu1; R1, por Ara13, Chi5 e Iso1, principalmente. Con relación a las parcelas de 6 años de descanso, éstas no presentan tanta variabilidad como las anteriores, sin embargo parecieran existir dos subgrupos dentro del mismo estadio conformados, uno por las parcelas B6 y V6 y otro por R6 y Y6. Como se puede apreciar, este estadio está dominado principalmente por el morfotipo Dip3. Respecto al páramo nunca cultivado (PV), se puede apreciar una alta variabilidad entre las series. El páramo nunca cultivado de la serie Los Yaques es muy diferente del resto, así mismo, la serie Ramón muestra una diferencia relativamente alta con relación a las demás. Esta parcela presenta una ausencia total del morfo Col3, lo que la hace diferente del resto de las parcelas.

Respecto a la relación existente entre los morfotipos, se tiene que el morfo Col3 y el Dip3 tienen una relación relativamente baja entre sí, es decir que la presencia y densidad del Col3 en un lugar determinado se dan independientemente de la existencia y densidad del Dip3. Por otra parte, se tiene que el morfotipo Col3 y el Chi1, según el análisis, presentan una relación negativa, indicando que la presencia de uno implica la ausencia del otro, tal vez debido a que ambos ocupan diferentes nichos ecológicos. Esto mismo pareciera ocurrir entre el Col3 y el Diplo4, el Dip3 y los morfos Iso1, Chi5 y Ara13. Por el contrario los morfos Ara16, Orth1, Dip8 y Hom4 presentan una relación positiva con el Dip3, así mismo los morfos: Oli1, Ara5 y Col15 con el Col3; los morfos Col4 y Diplo4 con el morfotipo Chi1, presentaron relación positiva, debida tal vez a que comparten el mismo nicho ecológico.

Considerando que el ACP es muy sensible a grandes diferencias entre valores de un mismo componente (ejemplo: Col3 vs Chi2), se decidió hacer una transformación logarítmica de manera de reducirla. El resultado del análisis se observa en la figura 15. Este análisis explica el 45,1% de variación total, valor menor al reportado por el análisis mostrado en la figura 10. A pesar de haber aplicado la transformación logarítmica a los datos, la heterogeneidad sigue siendo un factor de influencia en el ordenamiento. Como era de esperarse la importancia de los vectores, pertenecientes a los morfos Col3 y Dip3 fue disminuida, lográndose observar con mayor detalle la importancia de los demás morfotipos en la ordenación. Sin embargo,

la separación en el gradiente sucesional resultó menos clara que el mostrado en la figura 14. No obstante, se puede apreciar que las parcelas pertenecientes a 0 años de descanso están próximas entre si y separadas del resto de estadios, indicando semejanza entre éstas. Así mismo, las parcelas pertenecientes al páramo nunca cultivado están separadas de las demás parcelas, pero con una alta heterogeneidad, evidenciado por el distanciamiento que existe entre los cuatro censos; siendo el páramo nunca cultivado de la serie Bárbara (PVB), y el de la serie Ramón (PVR) los sitios más disímiles de todas las parcelas en este análisis. El PVB presentó una relación muy positiva con los morfotipos: Him1, Ara2, Col6 y Blat5 y el PVR, con Ara9, Diplo4, Iso1 y Col12. Además, se puede apreciar claramente que los páramos nunca cultivados presentan una mayor dominancia en densidad que los páramos disturbados. Por otro lado se puede observar que las parcelas pertenecientes a los estadios 1 y 6 años de descanso no presentaron ninguna separación clara entre si, presentando según el análisis, un número relativamente alto de morfotipos característicos.



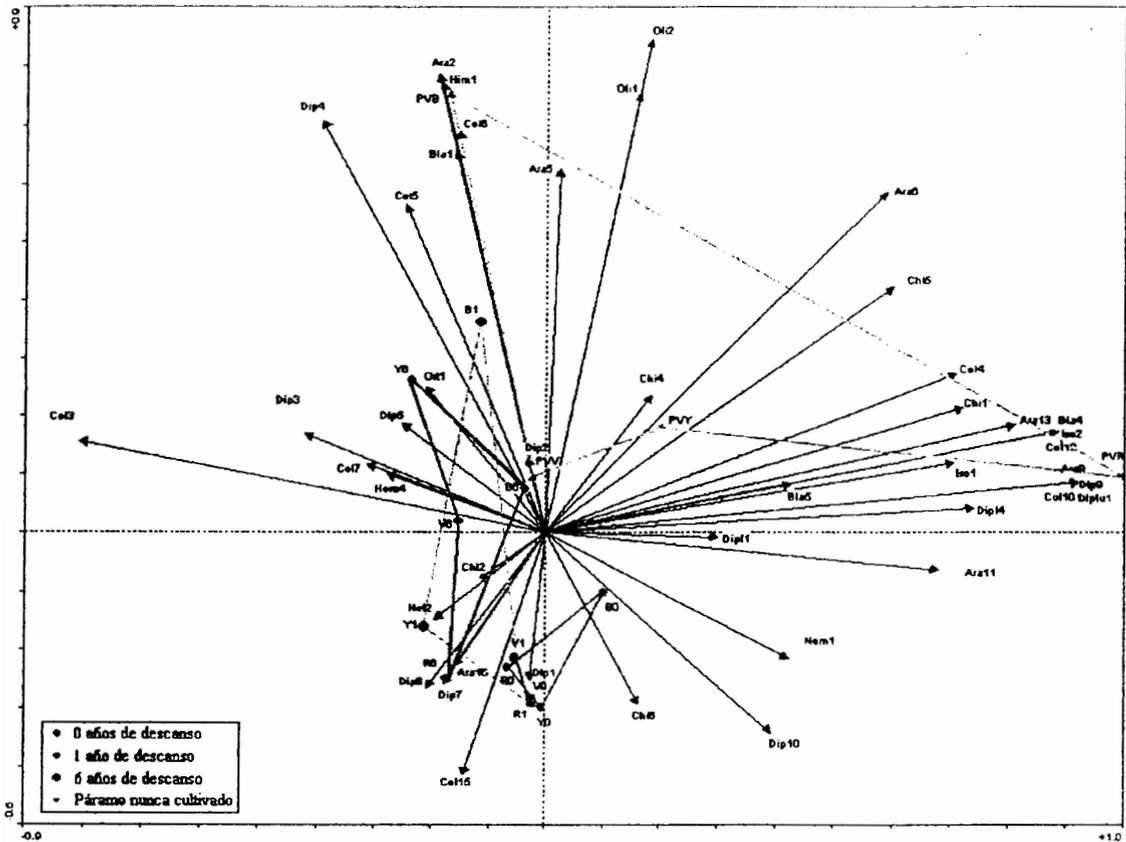


Figura 15: Ordenamiento de censos y especies por un análisis de Componentes Principales (ACP) con transformación Logarítmica ($\text{Log}_{10}(X+1)$) de los datos. El primer eje explica el 26,7% de la variación total y el segundo eje explica el 18,4%, para un total de 45,1%. Se incluye la suma de las tres profundidades. Las líneas en color indican la unión de los diferentes sitios para un mismo estadio. Los números en el extremo de los vectores indican el morfotipo al que pertenece. $n = 48$.

3.1.3.- Efecto de la Profundidad del Suelo.

La disponibilidad de recursos y las variaciones microambientales de cada estrato edáfico determinarán en gran medida las comunidades edáficas y por ende su

variación. Por tal motivo, en esta sección se analiza la variación de la macrofauna dependiendo del gradiente de profundidad edáfica.

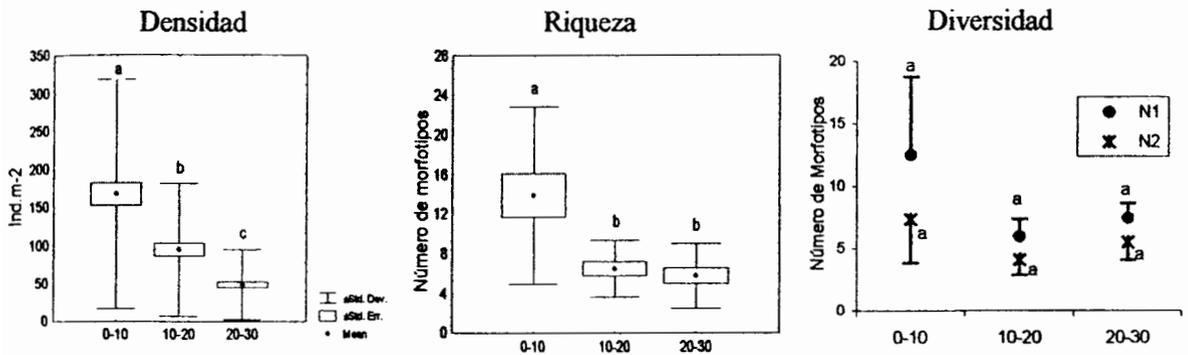


Figura 16: Densidad, riqueza de morfotipos y diversidad de la macrofauna por cada estrato edáfico (profundidad en centímetros). En “Diversidad” la línea sobre el punto promedio indica la desviación estándar. Letras desiguales indican diferencias significativas entre profundidades, según el test LSD con un 95% de confianza. n = 48.

La figura 16 muestra una clara diferencia en la densidad entre los estratos de suelo estudiados. Esta diferencia es significativa (ANOVA: $f = 33,36$; $p < 0,001$) y el test LSD indica diferencias entre cada uno de los estratos. También puede observarse una disminución marcada de la riqueza entre el primer estrato, con un promedio 14 morfotipos, y los otros dos que presentan un promedio de 5 y 6 morfotipos relativamente. Esta diferencia es significativa (ANOVA: $f = 8,36$; $p < 0,001$) y el test LSD muestra diferencias sólo entre el primer estrato edáfico y los otros dos, los cuales no son significativamente diferentes. En la Figura 16, se aprecia también una disminución de la diversidad a lo largo del gradiente de profundidad, sin embargo el

ANOVA indica que no existe diferencias significativas ($f = 3,34$; $p = 0,08$) entre las profundidades.

Se realizó el ANOVA de dos vías para comprobar la existencia de interacciones entre los estadios sucesionales y la profundidad. El resultado reveló una interacción significativa ($f = 2.21035$; $p < 0,05$). Esto indica que no existe uniformidad entre las variables estudiadas, lo que indica que la distribución vertical de los macroinvertebrados depende del estadio en que se encuentren. Por tal motivo, se analiza la distribución vertical para cada edad. De igual manera se probó la posibilidad de interacción entre la profundidad y las series, resultando no significativa. Esto indica que la distribución vertical de la macrofauna es similar indiferentemente de la serie en que se encuentre, lo que permite excluir éste análisis.

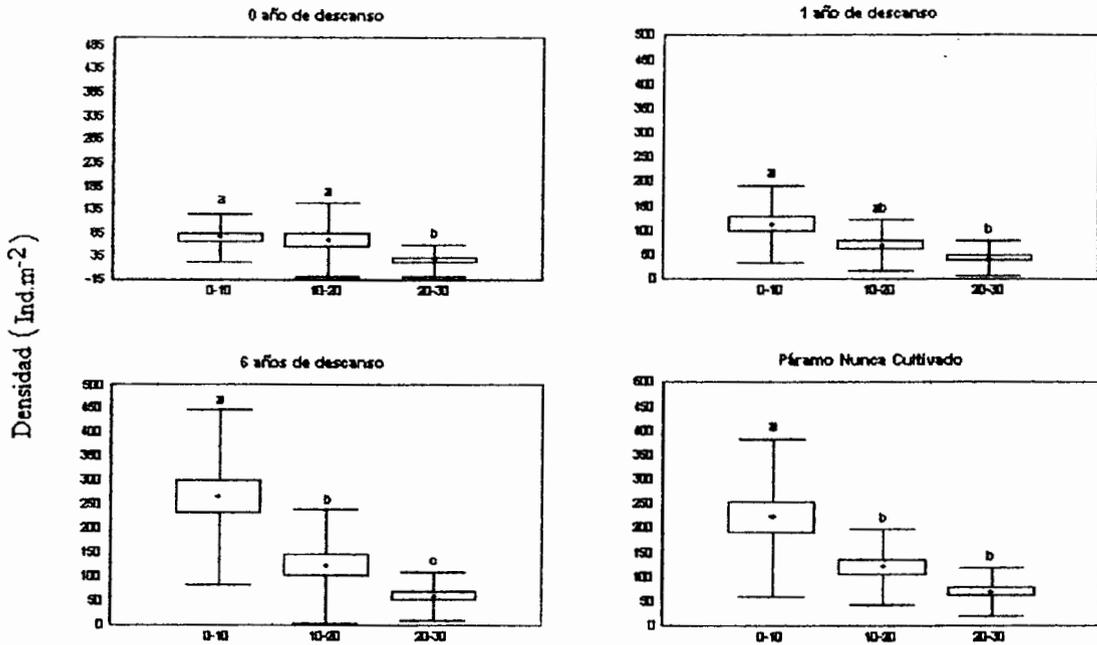


Figura 17: Distribución vertical (profundidades en centímetros) de los macroinvertebrados edáficos para cada estadio sucesional. Letras desiguales indican diferencias significativas entre profundidades, según el test LSD con un 95% de confianza. Cada análisis consta de un n = 12.

La figura 17 muestra de manera gráfica las diferencias que existen en la distribución vertical de los macroinvertebrados edáficos en el gradiente temporal. Los ANOVAs realizados indican diferencias significativas (ver tabla 5) para cada estadio sucesional. Se puede apreciar que a medida que se incrementa el tiempo, los estratos edáficos van diferenciándose en un gradiente de profundidad. Para cada estadio sucesional se realizó el test LSD para determinar las diferencias existentes entre cada estrato edáfico. En el caso del estadio 0 años, el test LSD indica que los estratos 1 y 2 no están significativamente diferenciados en cuanto a la densidad de la macrofauna, pero si hay diferencias entre estos y el tercer estrato. A medida que se avanza en tiempo sucesional (1 y 6 años de descanso) se observa una tendencia clara hacia la

diferenciación vertical. Sin embargo, el test LSD para el páramo nunca cultivado, indica que no hay diferencias significativas entre los estratos más profundos (10-20 y 20-30 cm de profundidad).

Tabla 6: Resultados de los ANOVAs para evaluar las diferencias en la distribución vertical de los macroinvertebrados edáficos.

Estadio	F	p-level
0	8,26697922	0,00060466
1	6,42905235	0,00275211
6	18,4679241	3,7697E-07
PV	9,52562428	0,00022229

Debido a las diferencias significativas entre los tres estratos edáficos que presentó el estadio de 6 años de descanso, se muestra en la figura 18 el diagrama de ordenamiento generado por el Análisis de Componentes Principales para comunidades de macroinvertebrados de las distintas series y profundidades. Este análisis explica el 83,7% de la variación total. Se puede apreciar que los censos de las cuatro series son muy parecidos entre si a 20-30 cm pero muy diferentes a 0-10 cm. Los primeros 10 cm, determinados en parte por los vectores pertenecientes a los morfotipos Dip3 y Blat5, muestran una gran variabilidad espacial, generada principalmente por la correspondencia de la parcela Ramón (6RP1) con los morfotipos Hir1, Iso1, Ara11, Ara16, Ara17 y Ara18, Col7 y Col15 y Dip7, Dip8 y Dip10 y a la correspondencia de la parcela Los Yaques (6YP1) con Orth1, Hom4, Col16 y Dip4.

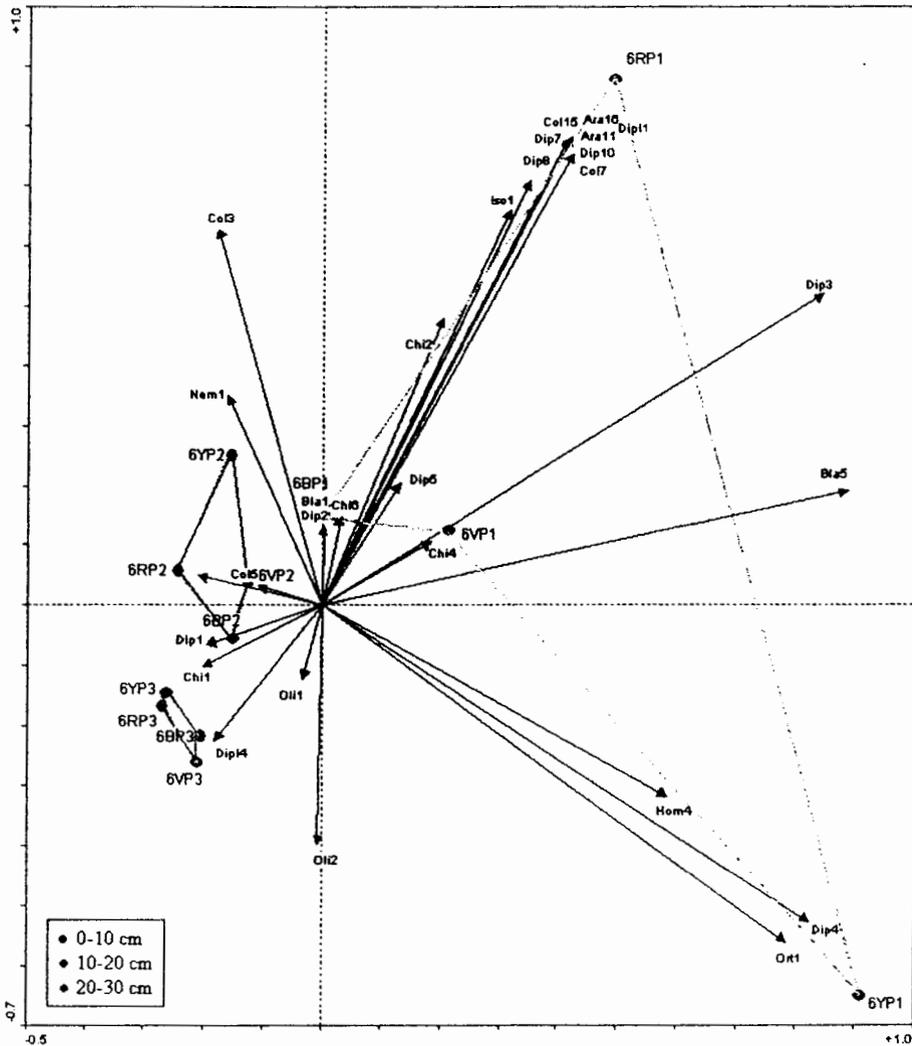


Figura 18: ACP. Ordenamiento de los censos y de las especies considerando los tres estratos (P1: 0-10; P2: 10-20; P3: 20-30 cm) y las series (B: Bárbara; R: Ramón; Y: Los Yaques; V: Los Volcanes) del estadio “6 años de descanso”. El primer eje explica el 55,6% de la variación total y el segundo eje explica el 28,1%, para un total de 83,7%. Las líneas en color indican la unión de los diferentes sitios para una misma profundidad. Los números en el extremo de los vectores indican el morfotipo al que pertenece. n = 12.

La profundidad de 10-20 cm, muestra una heterogeneidad menor. Esta profundidad está determinada principalmente por la presencia de Ara19, Dip1 – relacionado negativamente con los morfotipos del mismo orden de la profundidad 0-10

de la serie Ramón y no relacionado con el representante de la serie Los Yaques de la primera profundidad-, Chi1, Nem1 y el Col3, aunque en menor grado. La profundidad de 20-30 cm, presenta una variabilidad mínima respecto a los estratos superiores y está determinada principalmente por la presencia de los morfotipos pertenecientes a los ordenes Oligochaeta (Oli1 y Oli2), Chil1, Diplo4, Blat2 y Dip1 y por la ausencia de los morfotipos Dip3, Blat5, Chi4 y Col13.

Se realizó un ANOVA de dos vías a los datos de riqueza para comprobar la existencia de interacciones entre los estadios y las profundidades. Este análisis indica que no existe interacción significativa ($f = 1,17$; $p = 0,37$), lo que sugiere que la distribución vertical de la macrofauna respecto a su riqueza es similar indiferentemente del estadio en que se encuentre. Por tal motivo no se analiza la variación que pueda haber en la distribución vertical con el estadio sucesional respecto a la riqueza de morfotipos, ya que se puede decir, que el comportamiento observado de manera general en la riqueza de morfotipos, es similar para todos los estadios sucesionales.

La existencia de cambios en la comunidad de la macrofauna edáfica a lo largo del gradiente de profundidad, sugiere variaciones en la dominancia de los morfotipos dependiendo del estrato edáfico. Por lo anterior se analiza la dominancia por estrato edáfico de los macroinvertebrados edáficos.

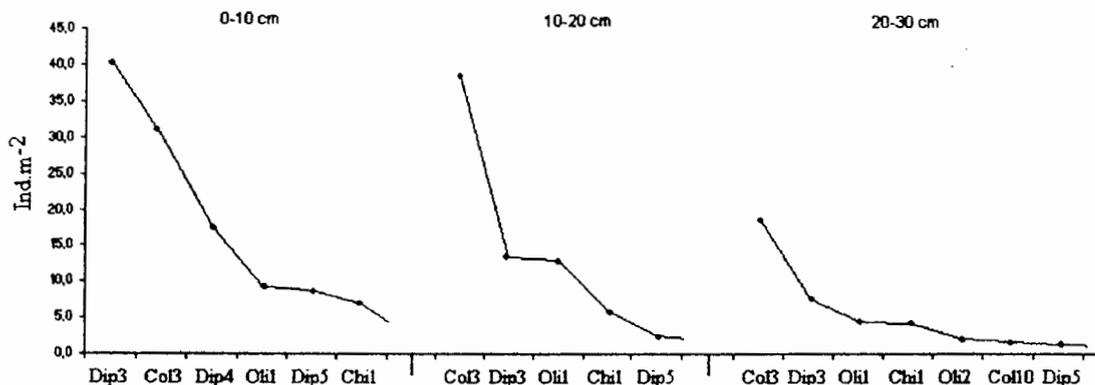


Figura 19: Efecto de la profundidad sobre la dominancia de los morfotipos de la macrofauna edáfica. Se graficaron únicamente los morfotipos más importantes con una densidad mayor e igual a 3 individuos por metro cuadrado.

En la figura 19 se puede apreciar que las curvas de dominancia tienen una menor pendiente a medida que se avanza en los estratos edáficos, lo que indica una disminución de la dominancia. De manera más detallada (ver tabla 7), se tiene que los morfotipos dominantes de cada estrato edáfico, cambian el orden de importancia a lo largo del gradiente de profundidad, así como en presencia y ausencia. Según lo expuesto en la figura 19 y en la tabla 4, Dip4 y Dip5 habitan predominantemente los primeros centímetros del suelo, mientras que Oli1 y Oli2 cobran más importancia en los estratos siguientes (10-20 y 20-30 cm de profundidad). Los morfotipos Col3 y Dip3 siempre están presentes como importantes en dominancia, indiferentemente de los estratos edáficos estudiados. La sustitución de especies (morfotipos en el presente estudio), tal vez se debe a los óptimos y/o límites de tolerancia de cada grupo animal respecto a las variables ambientales que cambian a medida que se aumenta en profundidad.

Tabla 7: Porcentaje de los individuos totales pertenecientes a los morfotipos dominantes en cada estrato edáfico. Los marcados en negritas representan los morfotipos dominantes en cada profundidad, según el N₂.

Orden	Morfo	0-10 cm	10-20 cm	20-30cm
		%	%	%
Coleoptera	Col3	19	44	39
Diptera	Dip3	26	16	16
Oligochaeta	Oli1	6	15	10
Chilopoda	Chi1	4	7	9
Diptera	Dip4	11	1	1
Diptera	Dip5	6	3	2
Oligochaeta	Oli2	1	2	5
Coleoptera	Col10	1	2	3
Himenoptera	Him1	1	2	1

3.1.5.- Efecto de la Serie.

La variabilidad del Páramo de Gavidia es relativamente alta y diferentes autores indican que se debe tener en cuenta tal heterogeneidad en el momento de realizar cualquier estudio en dicha área. La presente sección analiza la heterogeneidad horizontal a escala local, utilizando como referencia las diferentes parcelas de una misma serie y comparándolas con otras series del área de estudio.



A continuación se presenta de manera gráfica la variación existente en la comunidad de macroinvertebrados edáficos respecto a la serie en que se encuentra. Igualmente que en el estudio del efecto del tiempo de descanso sobre esta comunidad,

los patrones a analizar, son la densidad, riqueza de morfotipos y diversidad de los macroinvertebrados edáficos.

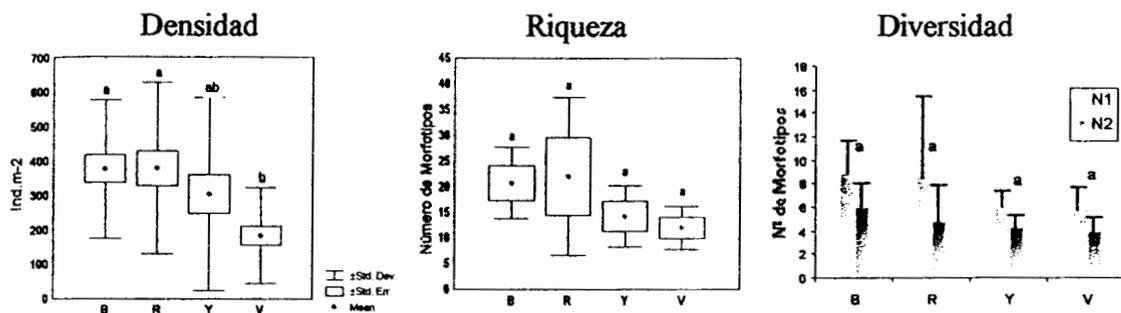


Figura 20: Densidad, riqueza de morfotipos y diversidad de la macrofauna edáfica en las cuatro series estudiadas. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las series, según el test LSD con un 95% de confianza. $n = 48$.

En la figura 20 se puede apreciar que la densidad de los macroinvertebrados edáficos difiere de una serie a otra. Esto se evidencia por los resultados del ANOVA, el cual indica diferencias significativas entre Series ($f = 5,35$; $p < 0,005$). Por otro lado el test LSD no reveló diferencias significativas entre las series Bárbara (B), Ramón (R), y Los Yaques (Y); mientras que la serie Los Volcanes (V) muestra diferencias significativas con las serie B y R, pero no significativa con Y. Se puede apreciar, además que las últimas dos Series (Y y V) tienden a tener una menor densidad que las dos primeras (B y R). Respecto a la riqueza de morfotipos (figura 20), el ANOVA no indica diferencias significativas entre series ($f = 1,38$; $p = 0,29$). Sin embargo y al igual que la densidad, las dos últimas series presentan una riqueza de morfotipos menor aunque sin diferencias significativas. Se puede ver que existe una alta

variabilidad entre las series lo que puede estar ocultando las diferencias estadísticas de cada una. Con relación a la diversidad, se puede apreciar que las diferencias que existen son relativamente bajas y de hecho el ANOVA no indica diferencias significativas entre las series ($f = 0,89$; $p = 0,47$).

Como se pudo observar, el único parámetro medido que presenta diferencias significativas es la **densidad** de macroinvertebrados edáficos. Por tal motivo y considerando la interacción existente entre los estadios sucesionales y las series, se estudia la dinámica sucesional de los macroinvertebrados edáficos por serie y entre serie, observando de este modo las tendencias de manera más objetiva, lo que permitirá una interpretación más realista de la sucesión secundaria ocurrida en el Páramo de Gavidia.

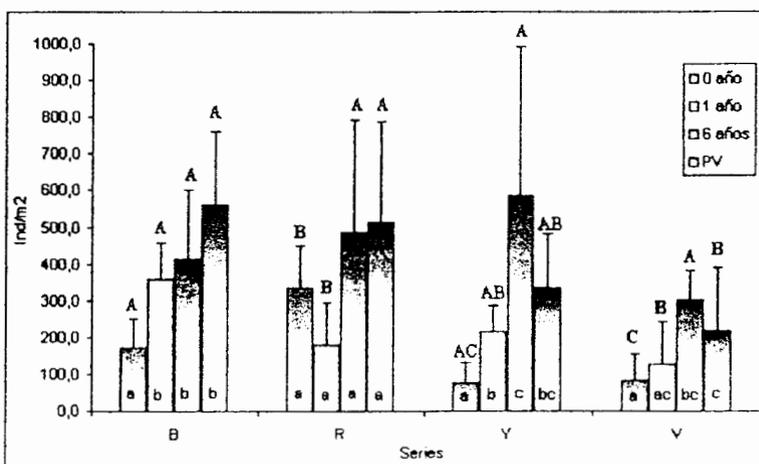


Figura 21: Variación de la densidad a lo largo del gradiente sucesional para cada serie. Se señala con letras minúsculas desiguales las diferencias significativas entre estadios para una misma serie y con mayúsculas desiguales las diferencias significativas entre series para un mismo estadio, según el test LSD con un 95% de confianza. $n = 48$.

La figura 21 muestra tanto la variación temporal como horizontal (series) que tiene lugar en la comunidad de macroinvertebrados asociados al suelo. Respecto a la variación temporal, los ANOVAs indican diferencias significativas entre los estadios sucesionales de la serie Bárbara ($f = 7,8$; $p = 0,001$), Los Yaques ($f = 8,87$; $p < 0,001$) y Los Volcanes ($f = 4,59$; $p < 0,05$), así mismo indica que no existe diferencia significativa entre estadios sucesionales de la serie Ramón ($f = 2,98$; $p = 0,055$), aunque el valor de “p” resultó cercano al de significancia. En general, se puede apreciar un aumento a lo largo de los estadios sucesionales, desde etapas serales tempranas hasta los últimos períodos de descanso estudiados. De manera más detallada no se tiene una tendencia sucesional clara intra serie, cada una de éstas presentan una dinámica diferente. Esto prueba la necesidad de muestreos más grandes para probar significativamente los procesos de sucesión secundaria en sistemas heterogéneos.

En cuanto a la variación existente entre series para un mismo estadio sucesional, se tiene que para 0 y 1 año de descanso existen diferencias significativas ($f = 9,72$; $p < 0,001$ y $f = 5,28$; $p = 0,007$, respectivamente). En cuanto a los 6 años de descanso no se tiene una diferencia significativa entre las series ($f = 0,88$; $p = 0,46$). Sin embargo, se puede apreciar un incremento de la densidad en la serie Y y una disminución importante en la serie V. Por otro lado, el Páramo nunca cultivado (PV) reveló, según el ANOVA diferencias significativas ($f = 3,76$; $p = 0,02$).

Se puede apreciar que la serie Los Volcanes, así como Los Yaques, aunque ésta en menor grado, presentan una densidad menor a la de las otras series, lo que sugiere una diferencia entre las series pertenecientes a las vertientes 1 (B y R) y 2 (Y y V), por lo menos, en cuanto a densidad de macroinvertebrados edáficos.

Si existe una variación importante en la densidad de los macroinvertebrados edáficos entre las series, ésta pudiera reflejarse en la dominancia de los morfotipos. Para constatar lo anterior, se analizará la dominancia de éstos entre series.

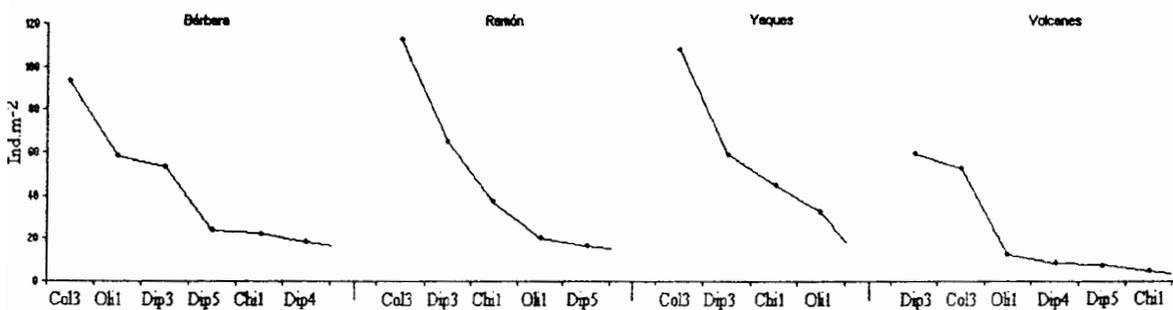


Figura 22: Efecto de las series sobre la dominancia de morfotipos de la macrofauna edáfica. Se grafican los morfotipos más importantes en densidad, considerando el N₂ de Hill.

La figura 22, presenta la dominancia de los morfotipos por serie. Se puede observar diferencias entre series en cuanto al comportamiento de las curvas de dominancias, por ejemplo la serie Ramón presenta una curva muy pronunciada en comparación a las otras series, mientras que la serie Bárbara y Los Volcanes muestran pendientes moderadas. Esto refleja la cantidad de morfotipos dominantes en cada serie, que en los últimos casos indican una dominancia distribuida entre más morfotipos, dándole una mayor diversidad que al resto de parcelas. Por otra parte se

puede apreciar que existe una diferencia marcada entre series con relación a la cantidad de morfotipos dominantes. Por citar un ejemplo, se tiene la mayor importancia en dominancia de sólo cuatro morfotipos para la serie Los Yaques (Y), respecto a los 6 que aparecen en la serie Bárbara.

Tabla 8: Porcentaje de los individuos totales correspondientes a los morfotipos dominantes en cada serie (B: Barbara; R: Ramón; Y: Los Yaques; V: Los Volcanes). Los marcados en negritas representan los morfotipos dominantes en cada profundidad, según el N₂.

Taxón	Morfo	B	R	Y	V
		%	%	%	%
Coleoptera	Col3	26	31	27	31
Diptera	Dip3	15	18	15	35
Oligochaeta	Oli1	16	6	8	7
Diptera	Dip4	5	0	11	5
Chilopoda	Chi1	6	10	1	3
Diptera	Dip5	7	4	2	5
Coleoptera	Col10	0	4	0	0
Himenoptera	Him1	4	0	0	0

Como se pudo observar en la figura 22 y en la tabla 8, existe una variación en la dominancia de los morfotipos entre series. Ésta variación puede darnos una idea de la heterogeneidad horizontal y sugerir que el comportamiento de las comunidades de macroinvertebrados edáficos del Páramo de Gavidia responderán al área en que éstas se encuentren. Más adelante intentaremos explicar las diferencias entre series y entre parcelas en función de las propiedades físico-químicas del suelo.

3.1.6.- Efecto de la Vertiente (exposición solar).

Como se pudo apreciar en las sección anterior, existe una menor densidad, riqueza y diversidad de morfotipos en las parcelas pertenecientes a la vertiente 2 (umbria) del valle Las Piñuelas del Páramo de Gavidia. Por tal motivo, en ésta sección se analiza las variaciones de estos parámetros, agrupando y promediando los datos de las series pertenecientes a la vertiente 1 (Solana: Bárbara y Ramón) y a la vertiente 2 (Umbria: Los Yaques y Los Volcanes). Este promedio que se realizó tomando en cuenta que no habían diferencias significativas entre las series de una misma vertiente (ANOVA: $f = 0,0009$; $p = 0,97$, para la vertiente 1 y para la 2: $f = 3,52$; $p = 0,07$).

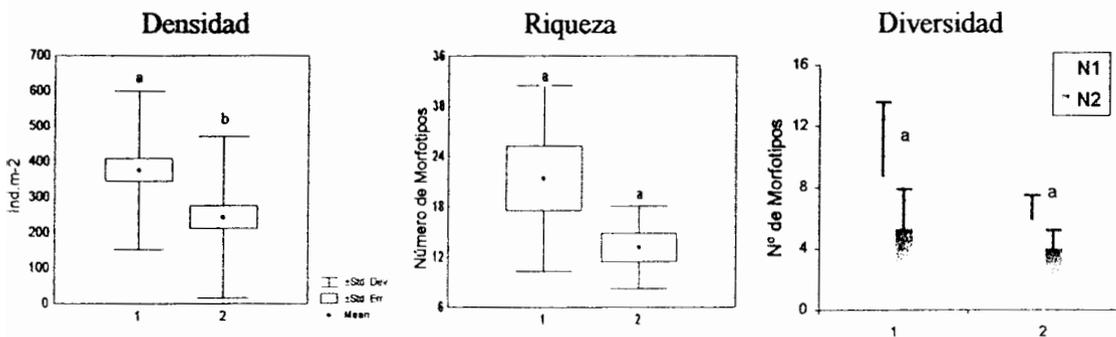


Figura 23: Densidad, riqueza y diversidad de morfotipos de la macrofauna en cada vertientes del valle. Letras desiguales indican las diferencias significativas entre vertientes, según el ANOVA con un 95% de confianza. $n = 48$.

Como se muestra en la figura 23, el ANOVA para la densidad de la macrofauna edáfica (figura 23), revela diferencias significativas ($f = 8,45$; $p = 0,004$) entre vertientes. Se evidencia que la vertiente 2, conformada por las series Los Yaques y Los Volcanes, presenta una densidad menor comparado con la vertiente 1 (series

Bárbara y Ramón). Respecto a la Riqueza de morfotipos (figura 23), el ANOVA no revela diferencias significativas ($f = 4,38$; $p = 0,054$). Aunque la riqueza es menor nuevamente para la vertiente dos. Por otra parte el valor “p” calculado está en el borde de significancia, lo que indica que a un nivel de significancia mayor a 0,05 se hará diferente. En relación a la diversidad (figura 23), se aprecia que no existe diferencias significativas (ANOVA: $f = 2,54$; $p = 0,13$) entre ambas vertientes.

Debido a la diferencia, en cuanto a densidad de la macrofauna, existente entre la vertiente uno y dos del valle Las Piñuelas, se decide analizar las tendencias sucesionales de cada una por separado.

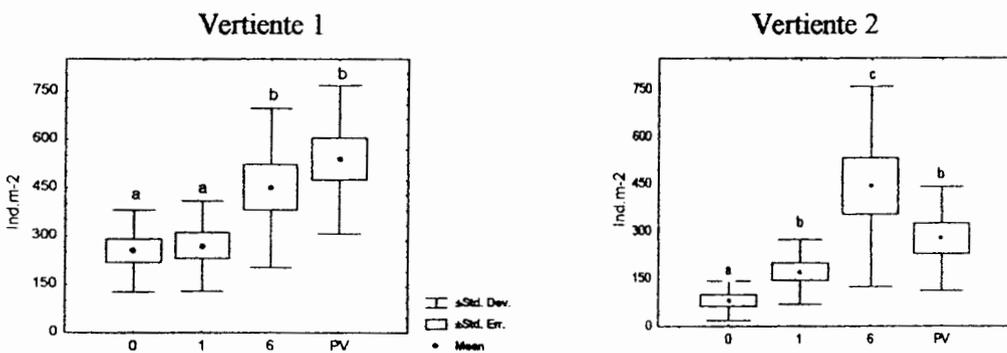


Figura 24: Efecto de la vertiente en la dinámica sucesional. Letras desiguales indican las diferencias significativas entre los estadios, según el test LSD con un 95% de confianza. $n = 48$.

En la figura 24 se puede apreciar tendencias sucesionales diferentes entre las vertientes 1 y 2. Sin embargo, El ANOVA de dos vías, reveló una interacción no significativa ($f = 2,4$; $p = 0,07$) entre las vertientes y los estadios sucesionales, aunque el valor de “p” fue cercano al de significancia. Los ANOVAs realizados para analizar

la variación temporal en las vertientes 1 y 2, revelaron diferencias significativas ($f = 6,21$; $p = 0,001$ y $f = 13,16$; $p < 0,001$, respectivamente). En cuanto a la vertiente 1, el test LSD indica diferencias significativas solo entre los dos primeros estadios y los dos últimos. Se muestra de manera general, en el gráfico de la vertiente 1, una tendencia sucesional creciente en el gradiente temporal, hasta el Páramo nunca cultivado (PV). Para la vertiente 2, el test LSD revela diferencias significativas entre los tres primeros estadios sucesionales, así mismo no indica diferencias significativas entre el PV y el primer año de descanso. La tendencia que se observa para ésta vertiente es la de un incremento en la densidad a medida que se aumenta en el gradiente sucesional hasta los 6 años de descanso para luego descender en el PV.

El efecto de las series de cada vertiente en las tendencias sucesionales no se analiza, ya que según el ANOVA de dos vías, no existe interacción significativa (para la **vertiente 1**: $f = 2,82$; $p = 0,051$ y para la **vertiente 2**: $f = 0,69$; $p = 0,56$) entre los estadios sucesionales y las series de cada vertiente. Lo que indica que la dinámica sucesional de las series pertenecientes a una misma vertiente, sigue la misma tendencia a las generales presentadas en la figura 24.

3.1.7.- Análisis tridimensional de la variabilidad: ejes horizontal, vertical y temporal.

La variabilidad espacial de la macrofauna edáfica está dada por los patrones de su distribución en un área determinada, tanto horizontal como verticalmente. En cuanto a la distribución horizontal, ésta dependerá de las características propias de un lugar y de otro; la distribución vertical dependerá de las características que presente cada estrato edáfico. Pasando a un contexto bidimensional, la variabilidad está dada por los planos horizontal y vertical de la comunidad de macroinvertebrados edáficos y para su estudio se requiere analizar de manera integrada todos los parámetros estudiados hasta ahora, realizando un análisis multivariado.

La figura 25 muestra el diagrama de ordenamiento generado por el Análisis de Componentes Principales, el cual explica un 70% del total de variabilidad del sistema. Se evidencia una vez más una alta heterogeneidad espacial y un agrupamiento de estratos edáficos de varias series pertenecientes a diferentes estadios en el cuadrante superior izquierdo del diagrama. Esto indica una semejanza de todas estas unidades de muestreo en cuanto a la densidad de los macroinvertebrados edáficos. Por otra parte, la sección inferior del diagrama muestra que, exceptuando a la P2 (10-20 cm) de la serie Ramón de cero (0) años de descanso y a la P1 (0-10 cm) de Bárbara de un año de descanso, se tiene un grupo constituido por estadios sucesionales avanzados. Se puede observar que la P1 perteneciente a 6 años de las series Los Yaques y Ramón, son muy diferentes entre si y del resto del estudio.

Debido a la gran variabilidad existente en el análisis y a los extremos que representaron las unidades Y6P1 y R6P1 se procede a la exclusión de las mismas, con el objetivo de centrar el análisis en el resto de unidades y tratar de explicar mejor el ordenamiento generado por el Análisis de Componentes Principales.

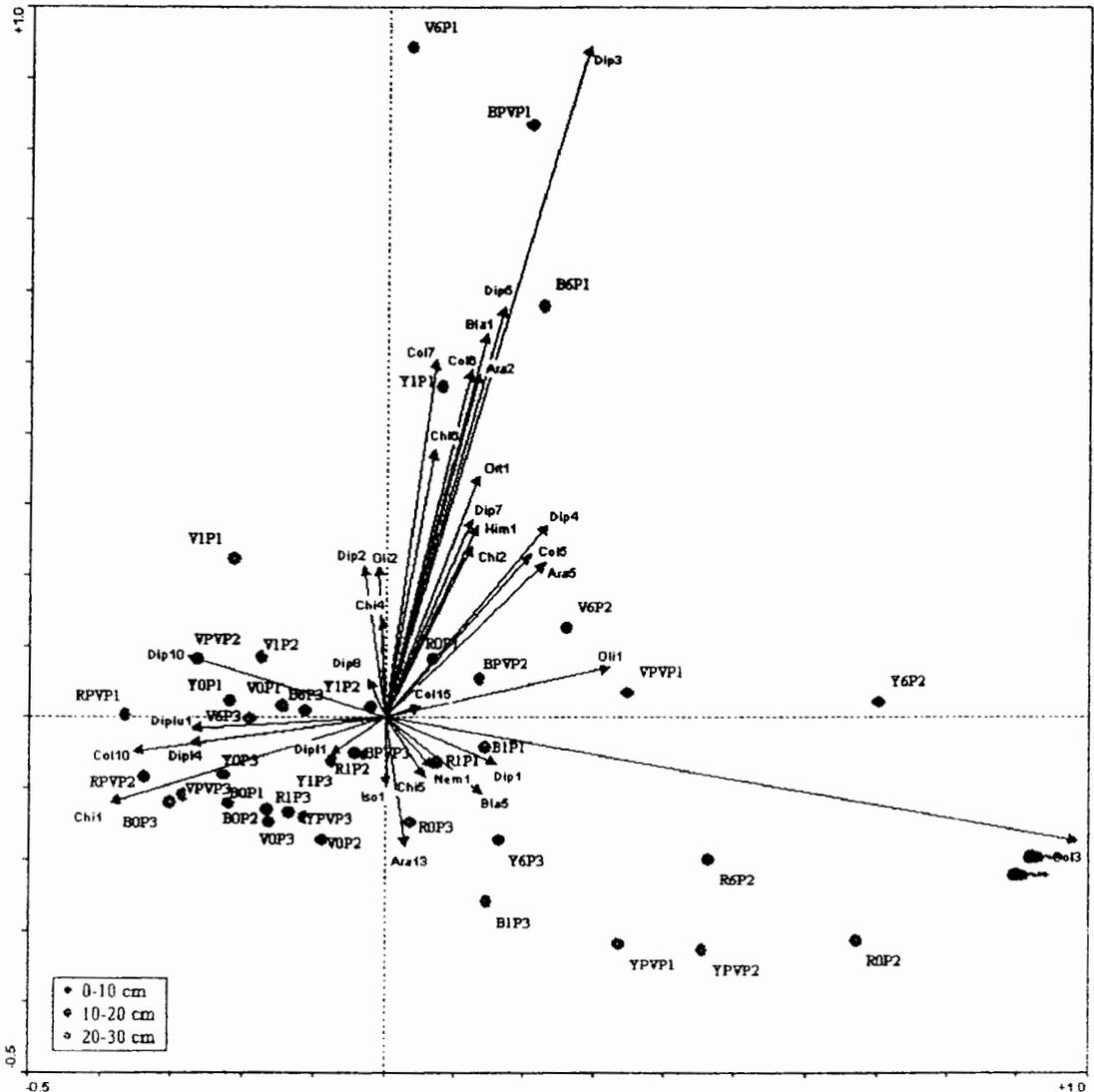


Figura 26: ACP. Ordenamiento de la densidad de macroinvertebrados edáficos, respecto a las profundidades (P1: 0-10; P2: 10-20; P3: 20-30 cm) y las series (B: Bárbara; R: Ramón; Y: Los Yaques; V: Los Volcanes) en un gradiente sucesional (0, 1 y 6 años de descanso y páramo nunca cultivado: PV). Se excluye a las unidades Y6P1 y R6P1. El primer eje explica el 47,2% de la variación total y el segundo eje explica el 23,3%, para un total de 70,5%.

La figura 26, en la cual se muestra la existencia de una mayor variabilidad de las unidades de los primeros centímetros de suelo, siguiendo un patrón que va desde una alta hasta una baja heterogeneidad presentada por el estrato más profundo en el análisis P3 (20-30 cm).

Se puede apreciar además una alta correspondencia del morfotipo Col3 con la profundidad P2 (10-20 cm) y del morfotipo Dip3 con el primer estrato edáfico (0-10 cm), indicando la distribución vertical en el suelo de estos morfotipos. Por otro lado se puede ver que el ordenamiento aun sigue afectado considerablemente por la heterogeneidad espacial.

Considerando lo anterior y tomando en cuenta que el diagrama explica el 70,5% de la varianza total, se argumenta que la heterogeneidad espacial es definitivamente alta, hecho que se evidencia por la gran variabilidad de las unidades y su mezcla en el diagrama. Por tal motivo se transformó logarítmicamente los datos para tratar de reducir las grandes diferencias entre las densidades de morfos muy dominantes como el Col3 y el Dip3 y morfos raros como el Col15.

La transformación logarítmica dio como resultado un ordenamiento en el que no es recomendable el uso del Análisis de Componentes Principales, ya que la densidad de los morfos se comporta de manera "Gaussiana" y no lineal. Por tal

motivo, se realizó el análisis mediante el método Análisis de Correspondencia Linealizado (DCA) cuyo resultado se muestra en la figura 27.

La figura 27 muestra el ordenamiento de los morfotipos de la comunidad de la macrofauna edáfica y de las unidades de muestreo. El análisis logra explicar un 22,6% de la variabilidad total. Se puede apreciar que no existe un patrón de separación que permita distinguir algún gradiente espacial o temporal. Sin embargo se puede ver que las unidades pertenecientes al páramo nunca cultivado presentan una tendencia de separación siguiendo el segundo eje, mientras que el resto de unidades, pertenecientes a los demás estadios, están agrupadas de tal forma que indican una semejanza en lo que a composición y estructura de la macrofauna se refiere.



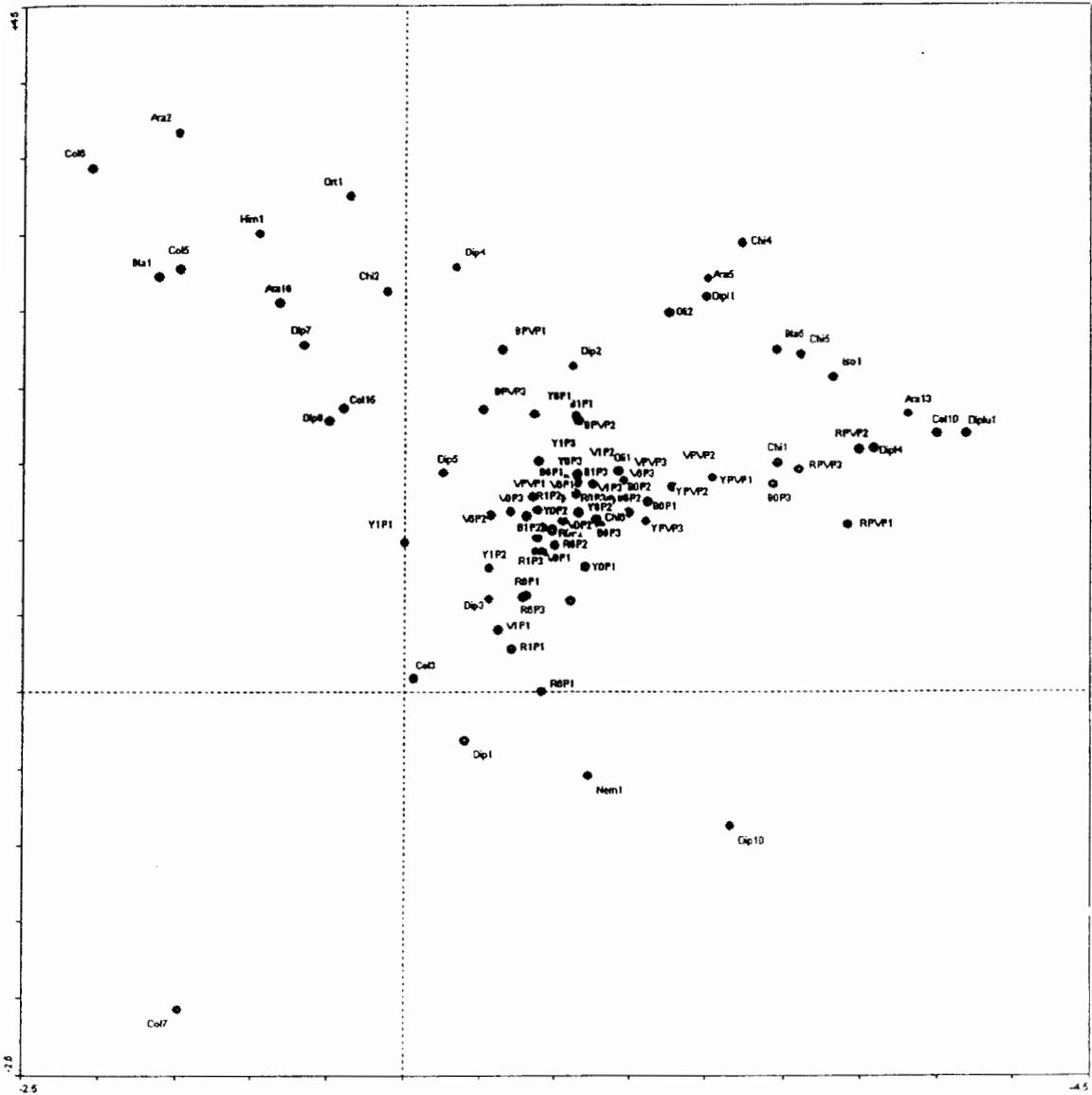


Figura 27: Análisis de Correspondencia Linealizado (DCA). Ordenamiento de la densidad de macroinvertebrados edáficos, respecto a las profundidades (P1: 0-10; P2: 10-20; P3: 20-30 cm) y las series (B: Bárbara; R: Ramón; Y: Los Yaques; V: Los Volcanes) en un gradiente sucesional (0, 1 y 6 años de descanso y páramo nunca cultivado: PV). Datos con transformación logarítmica. El primer eje explica el 15% de la variación total y el segundo eje explica el 7,6%, para un total de 22,6%. Los puntos azules representan morfotipos y los puntos rojos censos.

3.1.8. - Síntesis de la Primera Parte.

Se registra la primera información referente a la composición y estructura, hasta el nivel de Orden, de la comunidad de macroinvertebrados edáficos de algunas áreas del Páramo de Gavidía. Esta comunidad está representada por 20 ordenes con diferencias relativamente importantes en lo que a densidad se refiere, teniéndose a Coleoptera (118 ind.m⁻²), seguido de Diptera (99), Oligochaeta (36), Chilopoda (23) como grupos muy dominantes y a Hirudinea (1 ind.m⁻²), Heteroptera (1), entre otros, seguidos de Dermaptera, Pseudoescorpiones y Geophila con una densidad menor a 1 ind.m⁻², como muy raros. En cuanto a la importancia de cada orden respecto al número de morfotipos, se tiene que Araneae es el más importante (23 morfos), seguido de Coleoptera (17), Diptera (12). La composición y estructura incluyendo los morfotipos, da una idea general de la diversidad existente en este agroecosistema andino.

En lo que respecta al impacto de la agricultura sobre la comunidad de macroinvertebrados edáficos, se tiene que hay un efecto negativo, ya que la densidad, riqueza de morfotipos y diversidad disminuyen drásticamente. Se pudo apreciar, que la densidad se recupera durante los años de descanso, incluso llegando a ser mayor en el período intermedio de la sucesión secundaria (6 años de descanso). Por otra parte, respecto a la riqueza de morfotipos y diversidad, se mostró que hay una diferencia

clara entre el páramo nunca cultivado (con valores máximos) y el páramo intervenido, indicando que tiempos de descanso menores o iguales a 6 años no son suficientes para la recuperación total de la comunidad. Lo anterior sugiere que la densidad no debe ser usada para evaluar el impacto de un factor externo sobre la macrofauna edáfica.

En un contexto más específico se tiene que la perturbación favorece a los ordenes Coleoptera y Diptera y desfavorece a Oligochaeta, la clase Chilopoda, el orden Araneae, la clase Diplopoda y al phylum Nematoda, dando una idea superficial de la clasificación de los ordenes respecto su dominancia en cada estadio o etapas sucesionales. Según lo anterior se estaría argumentando que Coleoptera y Diptera son ordenes importantes en densidad, en estadios tempranos e intermedios de la sucesión, mientras que Oligochaeta, Araneae, así como el resto de taxones mencionados anteriormente, pueden ser considerados como ordenes representativos de etapas avanzadas de la sucesión secundaria.

La variación temporal en densidad, así como en presencia o ausencia de taxa y morfotipos en cada estadio sucesional, sugiere que la estructura de la comunidad cambia a lo largo de los estadios sucesionales y que su dinámica depende de la adaptatividad de la fauna a las condiciones cambiantes a lo largo del tiempo.

En relación a la variación vertical de la macrofauna edáfica, se tiene que la densidad disminuye con la profundidad, esto se explica por la disponibilidad de recursos, que a su vez es determinada, entre otros factores, por la dinámica sucesional, la cual influye directamente en la diferenciación de los estratos edáficos. Esto se pudiera explicar con el siguiente planteamiento: los primeros 20 cm de suelo son los más afectados por las prácticas agrícolas, donde el arado mezcla los materiales encontrados hasta esa profundidad (Llambí 1997), lo que provocaría una homogeneización física y química de las primeras capas edáficas. Con el transcurrir del tiempo, debido a la acción de los factores reguladores de la pedogénesis, los estratos edáficos indiferenciados por el disturbio durante el cultivo, se van diferenciando gradualmente dando como resultado en las etapas intermedias de la sucesión, capas físico-química y biológicamente diferentes entre si. Estos estratos edáficos pueden ir homogeneizándose nuevamente pero en los horizontes inferiores durante las etapas avanzadas de sucesión, debido a los procesos pedogenéticos, donde por efectos de percolación, lixiviación, translocación y remoción, los nutrientes de la primera capa edáfica migran a las más profundas, generando microambientes edáficos similares en lo que a disponibilidad de nutrientes se refiere y diferenciándolos del primer horizonte, donde existiría altos contenidos de materia orgánica debido a la acumulación de hojarasca, la cual depende también de la cobertura vegetal que por lo general aumenta con el tiempo sucesional.

La heterogeneidad se presenta marcadamente en todos los estadios sucesionales, afectando la dinámica de la comunidad de macroinvertebrados edáficos tanto en un gradiente sucesional como vertical, debido a las diferentes condiciones que presenta cada estadio sucesional y estrato edáfico. Por otro lado, se pudo evidenciar una heterogeneidad horizontal indicando que el comportamiento de la macrofauna edáfica responde a las condiciones de la zona donde se encuentren. Esto se pudo observar en el estudio del efecto de las series y de la vertiente sobre la macrofauna edáfica.



3.2.-Variación Sucesional y Espacial en las Propiedades Físico-Químicas del Suelo y su Relación con los Macroinvertebrados Edáficos.

Los resultados anteriores reflejan una alta heterogeneidad espacial en la composición y estructura de la comunidad de macroinvertebrados edáficos. Esta heterogeneidad debe corresponder a la variabilidad de las características ambientales del área de estudio. El suelo es uno de los compartimientos ecosistémicos que determinan en alto grado la variabilidad ambiental, ya que dependiendo de sus características, la biota puede verse afectada de diferentes formas. Tales efectos radican principalmente en que todos los componentes necesarios para mantener la producción primaria y por ende la secundaria, son almacenados y ciclados en él (Odum y Sarmiento 1998) y en consecuencia su heterogeneidad espacial, la cual depende de su origen (roca madre, topografía, procesos pedogenéticos y uso), estará traducida en heterogeneidad biótica.

En este apartado se estudian las características físico-químicas del suelo, con el objetivo de posteriormente explicar en lo posible, la heterogeneidad presentada en el análisis de los parámetros faunísticos. Se analizará el efecto del gradiente temporal, vertical y horizontal sobre las características del suelo, además de la relación que pueda existir entre variables edáficas y entre éstas y la comunidad faunística. También se ordenarán las parcelas dependiendo de sus propiedades edáficas utilizando análisis multivariados.

3.2.1.- Efecto del Tiempo de Descanso.

En los análisis de correlación lineal simple o múltiple en los que se incluya el tiempo sucesional como variable independiente, se excluirá el páramo nunca cultivado, ya que para éste no se tiene un valor de años de descanso. Contrariamente, cuando no se incluya el tiempo como variable, se utilizarán todos los datos.

Tabla 9: Correlaciones lineales simples entre las propiedades fisico-químicas y el tiempo de descanso (correlación de Pearson). n = 36. En negritas las correlaciones significativas $p < 0,05$

%Gravilla	%Arena	%Arcilla	%Limo	Pto. Mar	Cap. Camp.	pH (H ₂ O)	%Mat.Org.	%C (Org)	%N	C/N
-0,1352	0,2673	-0,2824	-0,1021	0,1104	-0,0793	0,6976	0,1278	0,1275	-0,0679	0,2307
p=0,432	p=0,115	p=0,095	p=0,553	p=0,521	p=0,646	p<0,001	p=0,458	p=0,459	p=0,694	p=0,176

En la tabla 9 se puede observar que la única correlación significativa entre las propiedades del suelo y el tiempo de descanso es con el pH, evidenciándose un aumento sucesional de éste parámetro. La figura 28, en la cual si se incluye el PV, muestra la variación del pH a lo largo del gradiente sucesional, se puede apreciar un incremento en esta variable edáfica con el tiempo de descanso y luego ocurre una leve disminución en el Páramo nunca cultivado (PV). Cabe mencionar que la variación sucesional del pH, sigue la misma tendencia que la densidad de los macroinvertebrados edáficos en el tiempo (figura 9). El ANOVA realizado para el pH, indica diferencias significativas ($F = 13,45$; $p < 0,001$) entre los estadios y el test LSD, revela que estas

diferencias significativas se producen solo entre los primeros estadios sucesionales (0 y 1 año de descanso) los cuales difieren de 6 años de descanso y del PV.

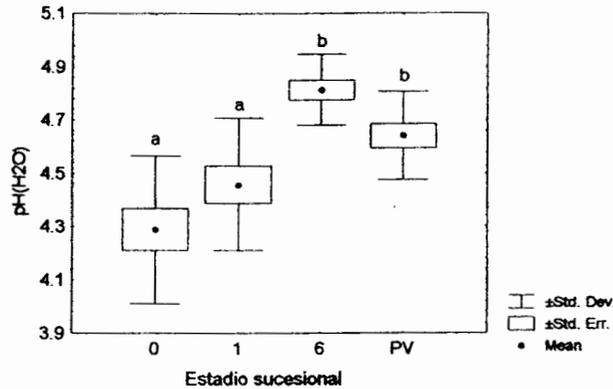


Figura 28: Variación del pH a lo largo del gradiente sucesional. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los estadios sucesionales, según el test LSD con un 95% de confianza. n = 48.

3.2.1.- Efecto de la Profundidad.

En la tabla 10 se puede apreciar que ninguna de las variables fisico-químicas, presentaron correlación significativa con el gradiente de profundidad. Sin embargo, la materia orgánica (%Mat. Org) y relación carbono-nitrógeno presentaron una correlación próxima al nivel de significancia ($p < 0,05$). Esto sugiere que a un nivel de confianza de 90% se tendría una correlación significativa y negativa, lo que indica disminución de sus cantidades en el suelo con la profundidad y pudiendo explicar la disminución de la densidad de la macrofauna.

Tabla 10: Correlación lineal simple de Pearson entre las propiedades fisico-químicas y las profundidades edáficas (0-10; 10-20 y 20-30 cm). n = 48.

%Gravilla	%Arena	%Arcilla	%Limo	Cap.Camp	Pto.March	pH(H ₂ O)	%Mat.Org	%N	C/N
0,15	-0,02	0,21	-0,17	-0,21	-0,03	0,04	-0,26	0,14	-0,26
p=0,31	p=0,90	p=0,16	p=0,25	p=0,15	p=0,84	p=0,79	p=0,07	p=0,34	p=0,07

Con el propósito de explicar la diferenciación de los perfiles edáficos en cuanto a la densidad de la macrofauna del suelo, se realizó el análisis del efecto de la profundidad sobre las propiedades edáficas por cada estadio sucesional. Puede observarse que no existe correlación significativa entre ninguna de las variables fisico-químicas edáficas y la profundidad para ningún estadio. Esto y lo expuesto en la tabla 11, indica que los estratos edáficos, cada uno de 10 centímetros de profundidad, no se diferencian entre si de manera general, promediando todos los estadios, ni se diferencian siguiendo un gradiente temporal.

Tabla 11: Correlación lineal simple de Pearson entre las propiedades fisico-químicas y las profundidades edáficas (0-10; 10-20 y 20-30 cm) para cada estadio sucesional. n = 12.

Estadio	%Gravilla	%Arena	%Arcilla	%Limo	Cap.Camp	Pto.March	pH(H ₂ O)	%Mat.Org	%N	C/N
0	0,2036	-0,2149	0,3974	0,0592	-0,1698	-0,1112	0,1496	-0,3558	0,1452	-0,2618
	p=0,526	p=0,502	p=0,201	p=0,855	p=0,598	p=0,731	p=0,643	p=0,256	p=0,653	p=0,411
1	-0,0281	0,1035	-0,0531	-0,0984	-0,2294	0,0694	0,043	-0,248	0,1376	-0,309
	p=0,931	p=0,749	p=0,870	p=0,761	p=0,473	p=0,830	p=0,894	p=0,437	p=0,670	p=0,328
6	0,3346	-0,1066	0,3865	-0,17	-0,1522	0,0929	0,0479	-0,1614	0,2303	-0,1697
	p=0,288	p=0,742	p=0,215	p=0,597	p=0,637	p=0,774	p=0,883	p=0,616	p=0,472	p=0,598
PV	0,1556	0,0924	0,3491	-0,4218	-0,4016	-0,1938	-0,0774	-0,3891	0,0518	-0,3684
	p=0,629	p=0,775	p=0,266	p=0,172	p=0,196	p=0,546	p=0,811	p=0,211	p=0,873	p=0,239

3.2.3.- Efecto de las Series.

Las cuatro series escogidas para este estudio fueron seleccionadas intentando la mayor homogeneidad posible dentro de cada una. Por ello esperamos que las propiedades edáficas sean menos variables intra que inter serie.

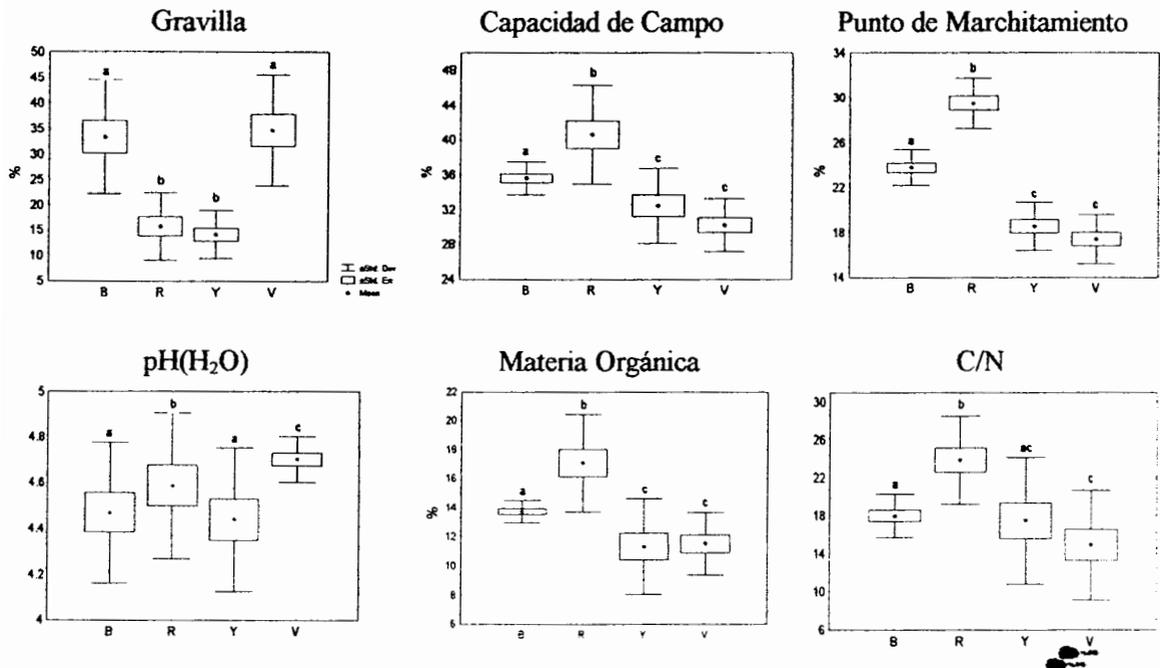


Figura 29: Variaciones de algunas propiedades fisico-químicas entre series: Bárbara (B), Ramón (R), Los Yaques (Y) y Los Volcanes (V). Letras diferentes indican diferencias significativas entre los estadios, según el test LSD con un 95% de confianza. n = 48.

La figura 29 muestra los promedios de algunas de las variables fisico-químicas, que según el ANOVA, presentaron diferencias significativas entre series. Se puede

apreciar que la serie Ramón (R) presenta mayor capacidad de campo, punto de marchitamiento, materia orgánica y relación carbono-nitrógeno; diferencialmente secundada por la serie B. Esto fue constatado por el test LSD, el cual también revela que las series Y y V, de la vertiente 2, no presentaron diferencias significativas en las variables mencionadas anteriormente. En cuanto al pH, el test LSD indica diferencias significativas entre las series B, R y V, ésta última con el máximo. Por otra parte B y Y no presentaron diferencias significativas. En el caso de la gravilla, como se puede observar, las series B y V presentaron sus mayores contenidos, mientras que las series R y Y fueron menores. Según el test LSD, las series B y V son diferentes significativamente a las series R y Y, y entre estos pares de series no se encontraron diferencias significativas.

La variación de algunas de las propiedades físico-químicas, parece estar influenciada más que por las series, por un efecto de vertiente. La figura 30 muestra las variables edáficas que presentaron diferencias significativas entre las vertientes 1 y 2 del valle Las Piñuelas. Se puede observar que la vertiente 2 posee valores menores que la vertiente 1 en cuanto a las variables físico-químicas presentadas. La diferencia más importante la presenta el punto de marchitamiento permanente, esto se explica teniendo en cuenta la diferencia existente entre estas vertientes en cuanto a la materia orgánica, ya que esta variable determina en gran medida el punto de marchitamiento así como también la capacidad de campo del suelo y en parte a la relación C/N.

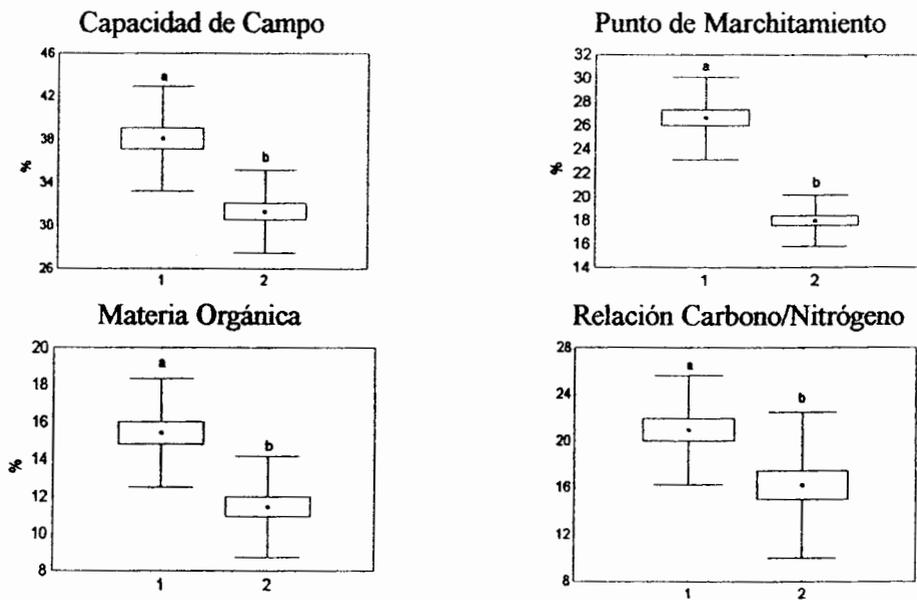


Figura 30: Variaciones de algunas propiedades fisico-químicas entre vertientes (1: solana y 2: umbria). Letras diferentes indican diferencias significativas entre los estadios sucesionales, según el test LSD con un 95% de confianza. n = 48.

Representando la relación existente entre los aspectos gradiente sucesional y espacial, se muestra a continuación el ordenamiento generado por el análisis multivariado de las propiedades fisico-químicas del suelo. El método usado es el Análisis de Componentes Principales. La figura 31 muestra este ordenamiento, cuyo análisis logra explicar el 83,2% de la variación total. Se puede apreciar una separación muy buena de las series, cada una ocupando un cuadrante del plano formado por los dos primeros ejes del ordenamiento. Se puede apreciar que el eje 2 logra separar a las series pertenecientes a la vertiente 1 y 2, quedando ordenadas en la parte inferior del eje las series pertenecientes a la vertiente 1 y en la parte superior las de la vertiente 2. Sin embargo, se tiene una heterogeneidad intra series, evidenciada por la separación

relativamente importante de las diferentes parcelas pertenecientes a una misma serie. Estas diferencias intra serie no parecen depender del tiempo sucesional ya que las parcelas con diferentes edades no se ordenan de una manera sistemática dentro de cada serie.

Con relación a las variables fisico-químicas, se tiene que serie V y Y presentan altas cantidades de arena y pocas cantidades de materia orgánica, limo y retención de humedad. El componente que está separando a estas series, pertenecientes a la vertiente dos, parece ser la gravilla. En cuanto a las series de la vertiente 1 (Bárbara y Ramón), estas series poseen poca arena, mayor cantidad de limo, materia orgánica y retención de humedad, nuevamente el componente que separa a estas series parece ser la gravilla. Como dato curioso se tiene que la variable arena y gravilla se presentan de manera casi independiente, es decir que la presencia o ausencia de una no determina en absoluto la otra. Además, como era de esperarse la arena y la arcilla presentan una alta correlación negativa, indicando que la ausencia de una determina la presencia de la otra. Por otro lado se tiene que existe una relación positiva entre el limo, la materia orgánica, la relación C/N y la retención de humedad en el suelo.

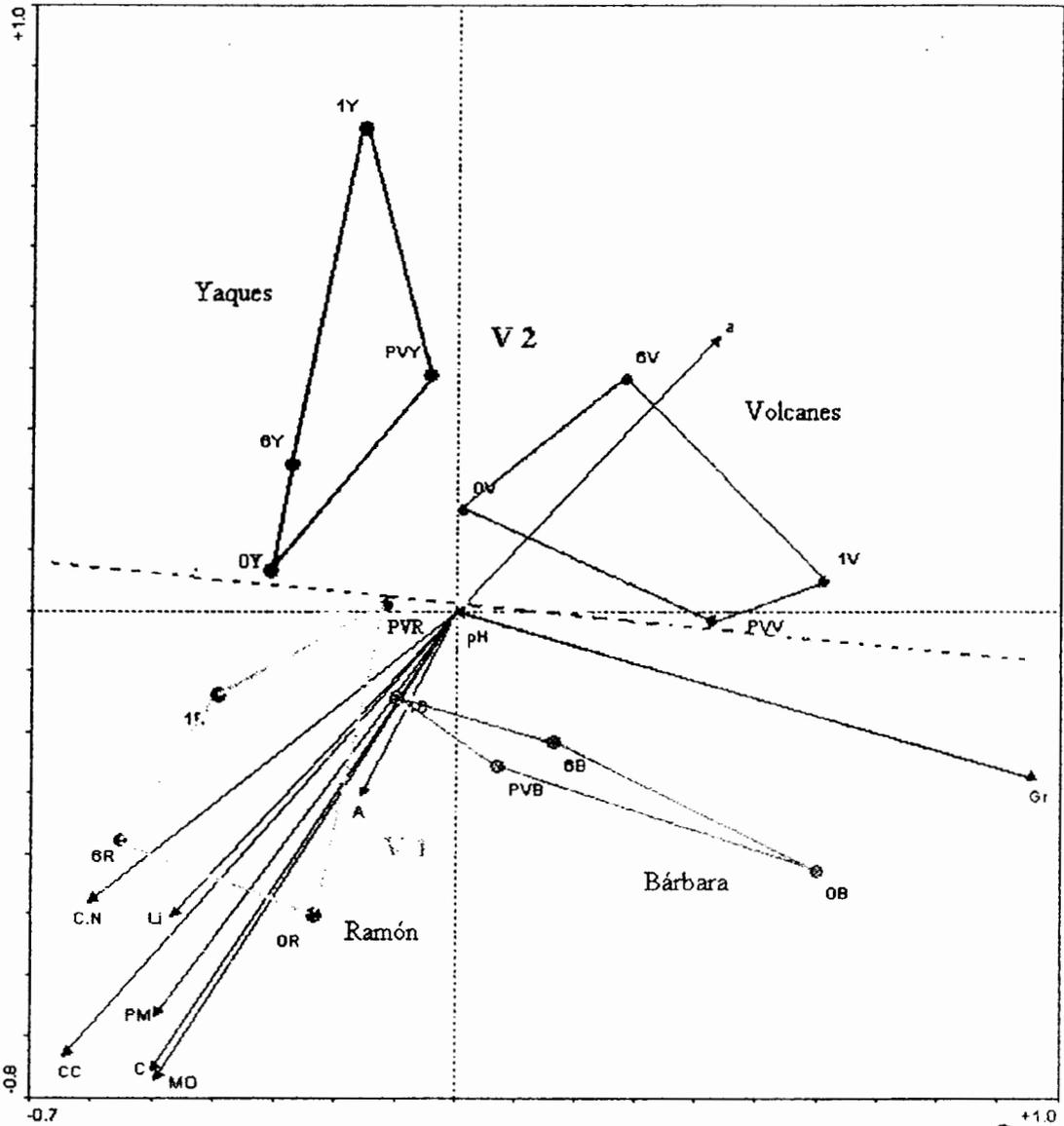


Figura 31: ACP. Ordenamiento de los censos en función de sus propiedades físico-químicas edáficas. Se señalan los estadios sucesionales (0, 1 y 6 años de descanso; PV: páramo nunca cultivado) y las series (B: Bárbara; R: Ramón; Y: Los Yaques; V: Los Volcanes). Se incluye la suma de las tres profundidades. Las líneas en color y cerradas indican la unión de los diferentes sitios para una misma serie. La línea punteada indica la separación de las vertientes (VI y V2). Los vectores indican las propiedades edáficas (Gr: gravilla; a: arena; A: arcilla; Li: limo; CC: capacidad de campo; PM: punto de marchitamiento; MO: materia orgánica; C: carbono orgánico; N: nitrógeno total; C/N: relación carbono - nitrógeno). n = 48.

Estas relaciones entre las propiedades edáficas, se estudian de manera detallada en las secciones siguientes, mediante la aplicación de correlaciones lineales simples de Pearson.

3.2.4.- Correlaciones entre variables fisico-químicas edáficas.

En esta sección se analiza la relación existente entre cada una de las características edáficas mediante la aplicación de correlaciones lineales. Este análisis se realiza para profundizar en el conocimiento y en la interpretación del subsistema suelo, hábitat de los organismos objetos de este estudio.

Tabla 12: Correlaciones lineales simples entre las diferentes propiedades fisico-químicas (correlación de Pearson). n = 48. En negritas se señalan las correlaciones significativas con $p < 0,05$.

	%Arena	%Arcilla	%Limo	Cap. Camp.	Pto. March	pH(H ₂ O)	%Mat. Org.	%N	C/N
%Gravilla	0,2469 p=0,091	-0,0243 p=0,870	-0,3529 p=0,014	-0,4308 p=0,002	-0,2774 p=0,056	0,0451 p=0,761	-0,2506 p=0,086	0,1665 p=0,258	-0,3381 p=0,019
%Arena	1,0000 P= —	-0,7678 p=0,000	-0,7937 p=0,000	-0,5627 p=0,000	-0,1908 p=0,194	0,4531 p=0,001	-0,2263 p=0,122	-0,0327 p=0,825	-0,1077 p=0,466
%Arcilla		1,0000 p= —	0,2197 p=0,133	0,2679 p=0,066	0,0043 p=0,977	-0,4635 p=0,001	-0,0317 p=0,831	0,1131 p=0,444	-0,1401 p=0,342
%Limo			1,0000 p= —	0,6023 p=0,000	0,2864 p=0,048	-0,2499 p=0,087	0,3746 p=0,009	-0,0575 p=0,698	0,2970 p=0,040
Cap. Camp.				1,0000 p= —	0,6770 p=0,000	-0,0656 p=0,658	0,7219 p=0,000	-0,0736 p=0,619	0,5362 p=0,000
Pto. March					1,0000 p= —	-0,0556 p=0,707	0,6674 p=0,000	-0,1311 p=0,374	0,5893 p=0,000
pH(H ₂ O)						1,0000 p= —	-0,0171 p=0,908	-0,0677 p=0,647	0,1300 p=0,379
%Mat. Org.							1,0000 p= —	0,2334 p=0,110	0,5804 p=0,000
%N								1,0000 p= —	-0,5551 p=0,000

Entre las correlaciones más significativas presentadas en la tabla 12, se encuentran: gravilla y arena respecto a la capacidad de campo (Cap. Camp.); gravilla con la relación carbono - nitrógeno (C/N) y arcilla con el pH (H₂O), que como se puede ver son negativas, cosa que se esperaba ya que, en el caso de las primeras, al haber mayor cantidad de partículas gruesas en el suelo disminuye la retención de agua por la disminución del potencial matricial. La correlación negativa entre la arcilla y el pH, se explica teniendo en cuenta que al haber mayor cantidad de arcilla en el suelo habrá mayor cantidad de iones H⁺ cambiabiles que provienen de la superficie de los minerales arcillosos (Fassbender 1980), lo que hace al pH más bajo. Por otra parte se encontraron correlaciones positivas entre el limo y la capacidad de campo (Cap. Camp), la materia orgánica (Mat. Org.) y la relación C/N. Estas correlaciones se explican considerando que las texturas más finas (en este caso limo) permiten la estabilización y acumulación de materia orgánica, lo cual trae como consecuencia una relación C/N alta. Por otra parte, tanto la textura fina como la acumulación de materia orgánica permiten una mayor retención de agua, correlacionándose positivamente con el punto de marchitamiento permanente y la capacidad de campo.



3.2.5.- Relación entre las propiedades edáficas, la profundidad y las etapas serales.

En la tabla 13 se presentan los resultados de una regresión múltiple con la capacidad de campo como variable dependiente. Se puede observar, cuando se incluye el tiempo sucesional como variable independiente ($n = 36$), que existen dos variables (materia orgánica y arena) que están relacionadas significativamente con la capacidad de campo, es decir que la materia orgánica y la arena determinan en un 79% la capacidad de campo, mientras que el resto de las variables incluidas determinan solo el 5% de ésta. En el análisis sin considerar el tiempo sucesional, pero incluyendo las parcelas de PV ($n = 48$), aparecen nuevamente estas mismas variables relacionadas significativamente con la capacidad de campo, pero la determinan en un 69%.

Tabla 13: Regresión lineal múltiple entre las distintas variables edáficas y la capacidad de campo como variable dependiente, incluyendo como variable el estadio sucesional (0, 1 y 6 años) y sin incluirlo (*). 95% de confianza.

Variable	Múltiple R	Múltiple R-cuadrado	R-cuadrado change	F - to entr/rem	p-level	Variabes incluidas	Coefficiente beta Significancia
%Mat. Org.	0,78	0,62	0,62	55,81	2E-08	1	0,51
%Arena	0,89	0,79	0,17	27,15	1E-05	2	-0,37
%Gravilla	0,90	0,82	0,03	5,75	0,02	3	-0,12
Estadio	0,91	0,84	0,01	3,12	0,08	4	0,14
%Limo	0,92	0,84	0,01	1,62	0,21	5	0,14
*%Mat. Org.	0,72	0,52	0,52	50,05	8 E-09	1	0,524
*%Arena	0,83	0,69	0,17	24,33	1 E-05	2	-0,21
*%Gravilla	0,85	0,72	0,03	5,07	0,02	3	-0,13

Además se observa que existe una diferencia importante entre el análisis donde se incluye el estadio (suma total de las variables 84%) y en el que se excluye (72%), debido tal vez a la diferencia ambiental (ejemplo, geomorfología) que puede existir entre las áreas de muestreos pertenecientes al estadio "Páramo nunca cultivado", cuyos datos se incluyeron en el análisis sin la variable "estadio", generando tal vez, una variabilidad que afecta el comportamiento de las demás.

En la tabla 14, se puede apreciar la regresión múltiple entre las diferentes variables y el pH. Se puede observar como dos variables determinan un 67% de las variaciones en el pH: el estadio y la arcilla, mientras que el resto de variables explican solo en un 7%, sugiriendo que la variación del pH se debe, principalmente al gradiente sucesional y a la cantidad de arcilla encontrada en el suelo. En el análisis sin considerar el tiempo sucesional, aparece una sola variable (arcilla) como determinante significativa, explicando el 21%, y la inclusión de 3 variables adicionales eleva el r^2 solo a 27%, valor muy bajo en relación al encontrado incluyendo el estadio (73%).

Tabla 14: Regresión lineal múltiple entre las distintas variables edáficas y el pH(H₂O), incluyendo como variable el estadio sucesional (0, 1 y 6 años) y sin incluirlo (*). 95% de confianza.

Variable	Múltiple R	Múltiple R-cuadrado	R-cuadrado change	F - to entr/rem	p-level	Variables incluidas	Coefficiente beta Significancia
Estadio	0,70	0,49	0,49	32,24	3 E-06	1	0,51
%Arcilla	0,82	0,67	0,18	17,75	2 E-04	2	-0,50
%Limo	0,84	0,70	0,03	3,68	0,06	3	-0,24
Profundidad	0,85	0,72	0,02	1,86	0,18	4	0,16
%Gravilla	0,86	0,73	0,02	1,85	0,18	5	-0,15
*%Arcilla	0,46	0,21	0,21	12,58	9 E-04	1	-0,43
*%Arena	0,49	0,24	0,02	1,36	0,25	2	0,23
*%Limo	0,49	0,24	0,02	1,36	0,25	2	0,16
*Profundidad	0,48	0,23	0,02	1,10	0,30	2	0,14

La relación C/N, es explicada grandemente por la retención de humedad en el suelo y por el nitrógeno (Tabla 15), siendo la relación con ambas variables negativa, lo que quiere decir que a medida que éstas aumentan disminuye el valor de la relación C/N. Mientras que la materia orgánica contribuye significativamente de una manera directa a la relación C/N. En el caso donde se excluye la variable estadio, se aprecia que el punto de marchitamiento y la materia orgánica determinan positivamente esta relación, mientras que el nitrógeno, como es lógico suponer, la determina negativamente. Además se aprecia que la variable capacidad de campo no determina en este caso, significativamente la relación C/N.

Tabla 15: Regresión lineal múltiple entre las distintas variables edáficas y la relación carbono-nitrógeno, incluyendo los estadios sucesionales (0, 1 y 6 años) y sin éstos (*). 95% de confianza.

Variable	Múltiple R	Múltiple R-cuadrado	R-cuadrado change	F - to entr/rem	p-level	Variables incluidas	Coefficiente beta Significancia
Cap. Camp.	0,67	0,45	0,45	27,73	1,2E-05	1	-0,31
%N	0,81	0,66	0,21	20,07	0,00011	2	-0,76
%Mat. Org.	0,91	0,83	0,17	30,87	5,4E-06	3	0,89
Estadio	0,91	0,83	0,01	1,41	0,25	4	0,12
%Arena	0,92	0,84	0,01	1,32	0,26	5	-0,14
%Gravilla	0,92	0,85	0,01	1,02	0,32	6	-0,09
*Pto. March.	0,59	0,35	0,35	24,48	1,3E-05	1	0,02
*%N	0,76	0,58	0,23	24,87	1,1E-05	2	-0,75
*%Mat. Org.	0,92	0,84	0,26	72,60	1,1E-10	3	0,85
*Cap. Camp.	0,92	0,85	0,01	2,48	0,12	4	-0,18
*%Gravilla	0,92	0,85	0,003	1,14	0,29	5	-0,07

Veamos finalmente que parámetros determinan el contenido de materia orgánica. En la tabla 16 puede observarse que no hay muchas variables que lo expliquen. Sin embargo, la variable limo explica el 27% de la materia orgánica, para el análisis en el que se incluye el estadio y el 14% cuando se excluye, mientras que el resto de variables explican solo un 7% y 4% adicional, respectivamente. La materia orgánica dependería entonces principalmente de la textura y la profundidad tendría un efecto negativo, aunque en un grado muy bajo comparado con el limo. El estadio cumple un rol de importancia menor, sin embargo sugiere que a medida que se aumenta en años de descanso aumenta la materia orgánica contenida en el suelo.

Tabla 16: Regresión lineal múltiple entre las distintas variables edáficas y la materia orgánica, incluyendo los estadios sucesionales (0, 1 y 6 años) y sin éstos (*). 95% de confianza.

Variable	Múltiple R	Múltiple R-square	R-square change	F - to entr/rem	p-level	Variabls included	Coefficiente beta Significancia
%Limo	0,52	0,27	0,27	12,58	1E-03	1	0,52
Profundidad	0,56	0,31	0,04	1,91	0,17	2	-0,20
Estadio	0,59	0,34	0,03	1,59	0,21	3	0,18
*%Limo	0,37	0,14	0,14	7,51	8 E-03	1	0,34
*Profundidad	0,43	0,18	0,04	2,28	0,14	2	-0,21

La figura 32 muestra los valores predichos vs. los observados de las propiedades físico-químicas del suelo analizadas anteriormente, en las que se incluye la variable estadio, ya que como se mostró en los diferentes cuadros de regresiones múltiples, los análisis con esta variable explica un mayor porcentaje de las variables dependientes estudiadas.

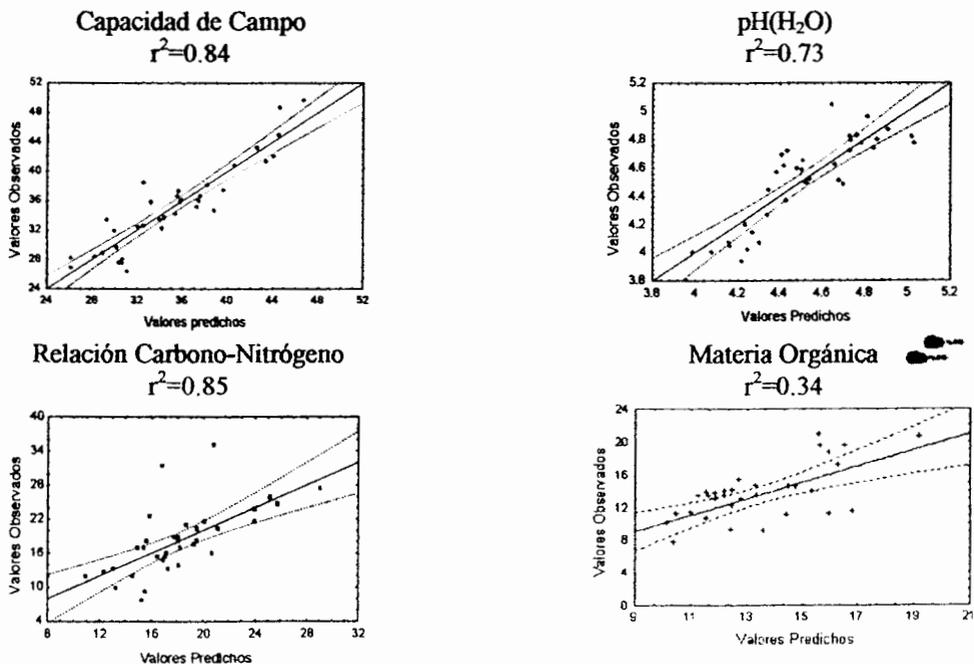


Figura 32: Valores predichos vs. observados con un 95% de confianza, para las regresiones múltiples de algunas variables físico-químicas del suelo. n = 36.

Como se puede apreciar en ésta figura, la capacidad de campo y el pH mostraron un mejor ajuste de las curvas a la distribución de puntos, lo que sugiere, que las variables independientes utilizadas son determinantes de estos parámetros. Por otra parte la relación C/N y la materia orgánica, mostraron una distribución más dispersa de los puntos respecto a la mejor recta, lo que sugiere que otras variables no consideradas tienen importancia en la determinación de estas propiedades edáficas.

3.2.6.- Relaciones entre la densidad de la macrofauna y las propiedades edáficas:

3.2.6.1.- Correlaciones entre fauna y variables fisico-químicas.

3.2.6.1.1.- Efectos de las propiedades edáficas sobre la fauna del suelo.

La tabla 17 muestra las correlaciones existentes entre la macrofauna asociada al suelo y las propiedades fisico-químicas de éste. Se puede apreciar que la materia orgánica (MO) está relacionada directamente con la densidad de los macroinvertebrados, debido a que ésta es la fuente principal de nutrientes y energía de muchos constituyentes de la fauna edáfica, y al mismo tiempo promueve la estructuración del suelo. Por otra parte, la capacidad de campo, que también se asocia con la MO, se relaciona positivamente con la densidad de la macrofauna, indicando la importancia de la presencia de agua para el desarrollo de las comunidades edáficas. La tercera variable que se correlaciona positivamente con la fauna es la relación carbono-nitrógeno, lo que indica su preferencia por materia orgánica poco descompuesta.

Tabla 17: Correlaciones lineales simples entre la densidad de los macroinvertebrados edáficos y las propiedades físico-químicas del suelo (correlación de Pearson). n = 48. En negrita las correlaciones significativas con $p < 0.05$.

%Gravilla	%Arena	%Arcilla	%Limo	Cap. Camp	Pto. March	pH	%Mat Org	%N	C/N
-0,24	0,11	-0,24	0,07	0,34	0,24	0,24	0,36	-0,17	0,43
p=0,105	p=0,469	p=0,098	p=0,652	p=0,019	p=0,098	p=0,09	p=0,011	p=0,244	p=0,002

Se puede apreciar, además de lo mencionado anteriormente, que existen variables que se relacionan negativamente con la fauna del suelo, aunque no significativamente. Entre éstas se tienen: la gravilla, variable relacionada negativamente con la Cap. Camp., la materia orgánica y con C/N, lo que sugiere que la presencia de ésta limita las comunidades edáficas por restarle recursos a medida que su importancia en la textura del suelo se hace eminente; la arcilla que se relaciona negativamente con el pH, materia orgánica y C/N, variables que poseen una relación directa con los macroinvertebrados edáficos; y por último el nitrógeno total que se relaciona de manera muy importante e inversa con la relación C/N.

3.2.6.1.2.- Efecto de las Propiedades Edáficas Sobre los Morfotipos más Abundantes de Macroinvertebrados Asociados al Suelo.

La tabla 18 muestra algunas correlaciones significativas tanto negativas como positivas entre propiedades edáficas y los 8 morfotipos más abundantes. Se puede apreciar que para una misma variable físico-química la correlación puede ser directa o inversa dependiendo del morfotipo que sea. Esto indica diferencias en cuanto a los hábitos de vida de cada morfotipo en el suelo. Por ejemplo, en el caso de la gravilla,

Chi1 presenta una correlación directa alta con esta variable, mientras que Col3 presenta una correlación inversa. Así mismo, ocurre con otras variables y morfotipos, aunque son correlaciones no significativas. En cuanto a la capacidad de campo se puede observar que la mayoría de los morfotipos presentan una correlación negativa, contradiciendo lo señalado en la tabla 16, en la cual se indica correlación directa con la densidad de la fauna edáfica, no obstante se debe tener en cuenta que sólo se presenta en éste análisis una pequeña parte del total de la macrofauna muestreada y que el único morfotipo con correlación inversa significativa es el Col10. Con respecto al punto de marchitamiento, se tiene que existe una correlación inversa negativa con la mayoría de los morfotipos presentados en ésta tabla, siendo únicamente significativa para el Oli1, Chi1 y Col10, si se observa la tabla 16 se puede apreciar que la correlación es directa, aunque no significativa entre ésta variable y la densidad de la macrofauna, cosa que contradice lo expuesto en éste análisis y que se explica, tal vez siguiendo el mismo razonamiento que para la capacidad de campo. En cuanto al pH y la materia orgánica, se puede apreciar que las únicas correlaciones significativas son inversas. Esto indica que el morfotipo Dip5 es susceptible a la basicidad del suelo. Con respecto al Col10, se sugiere que este morfotipo tal vez no esté relacionado negativamente con la materia orgánica sino con la cantidad de agua en los compartimientos edáficos, que en gran parte es consecuencia de la necromasa en el suelo.

Tabla 18: Correlaciones lineales simples de Pearson entre la densidad de los 8 morfotipos más abundantes de los macroinvertebrados edáficos y sus propiedades físico-químicas: n = 48. En negritas las correlaciones significativas con $p < 0.05$.

Orden	Morfos	%Gravilla	%Arena	%Arcilla	%Limo	CapCamp	Pto.March	pH	%Mat.Org	%N	C/N
Coleoptera	Col3	-0,48 p=0,001	-0,21 p=0,145	0,13 p=0,372	0,20 p=0,172	-0,01 p=0,964	-0,21 p=0,152	-0,10 p=0,48	-0,18 p=0,221	-0,15 p=0,318	0,03 p=0,845
Diptera	Dip3	-0,41 p=0,004	0,10 p=0,492	-0,12 p=0,409	-0,04 p=0,793	-0,03 p=0,854	-0,24 p=0,094	0,04 p=0,77	0,03 p=0,837	-0,05 p=0,726	0,06 p=0,694
Oligochaeta	Oli1	0,03 p=0,850	-0,04 p=0,806	0,16 p=0,277	-0,10 p=0,514	-0,14 p=0,359	-0,32 p=0,027	-0,03 p=0,85	-0,15 p=0,315	-0,16 p=0,288	0,13 p=0,382
Diptera	Dip4	-0,23 p=0,120	-0,03 p=0,835	0,07 p=0,622	-0,02 p=0,881	0,09 p=0,540	-0,14 p=0,327	0,07 p=0,63	0,09 p=0,561	0,03 p=0,864	0,01 p=0,956
Chilopoda	Chi1	0,59 p=0,000	0,07 p=0,620	-0,08 p=0,581	-0,03 p=0,817	-0,28 p=0,053	-0,38 p=0,008	-0,11 p=0,46	-0,26 p=0,070	0,03 p=0,856	-0,28 p=0,059
Diptera	Dip5	-0,14 p=0,342	-0,21 p=0,147	0,28 p=0,056	0,06 p=0,689	0,15 p=0,321	0,02 p=0,902	-0,46 p=0,001	0,17 p=0,256	0,02 p=0,905	0,07 p=0,650
Oligochaeta	Oli2	-0,03 p=0,828	-0,13 p=0,391	0,26 p=0,078	-0,05 p=0,730	-0,08 p=0,589	-0,26 p=0,073	-0,21 p=0,14	-0,08 p=0,573	-0,09 p=0,561	-0,01 p=0,958
Coleoptera	Col10	0,42 p=0,003	0,10 p=0,499	-0,13 p=0,392	-0,03 p=0,828	-0,29 p=0,043	-0,36 p=0,012	0,03 p=0,82	-0,30 p=0,041	-0,05 p=0,750	-0,24 p=0,105

Para relacionar la abundancia de los morfotipos con las propiedades edáficas se realizó un análisis de componentes principales, el cual se presenta en la figura 33, teniendo como matriz principal la macrofauna y como matriz secundaria las variables ambientales, en este caso, edáficas. Este análisis explica el 61,3% de la variación total. Se puede apreciar que las variables físicas están determinando en gran medida la distribución de la macrofauna en el suelo. El vector más importante de las variables edáficas es el de textura del suelo. Indicando los morfos más dominantes en el análisis, se tiene que Col3 está directa y estrechamente relacionado con el limo y con la capacidad de campo e inversamente correlacionado con la gravilla y la arena, en el lado contrario, el morfo Chi1, está correlacionado positivamente con la gravilla y muy poco con el limo y la capacidad de campo.

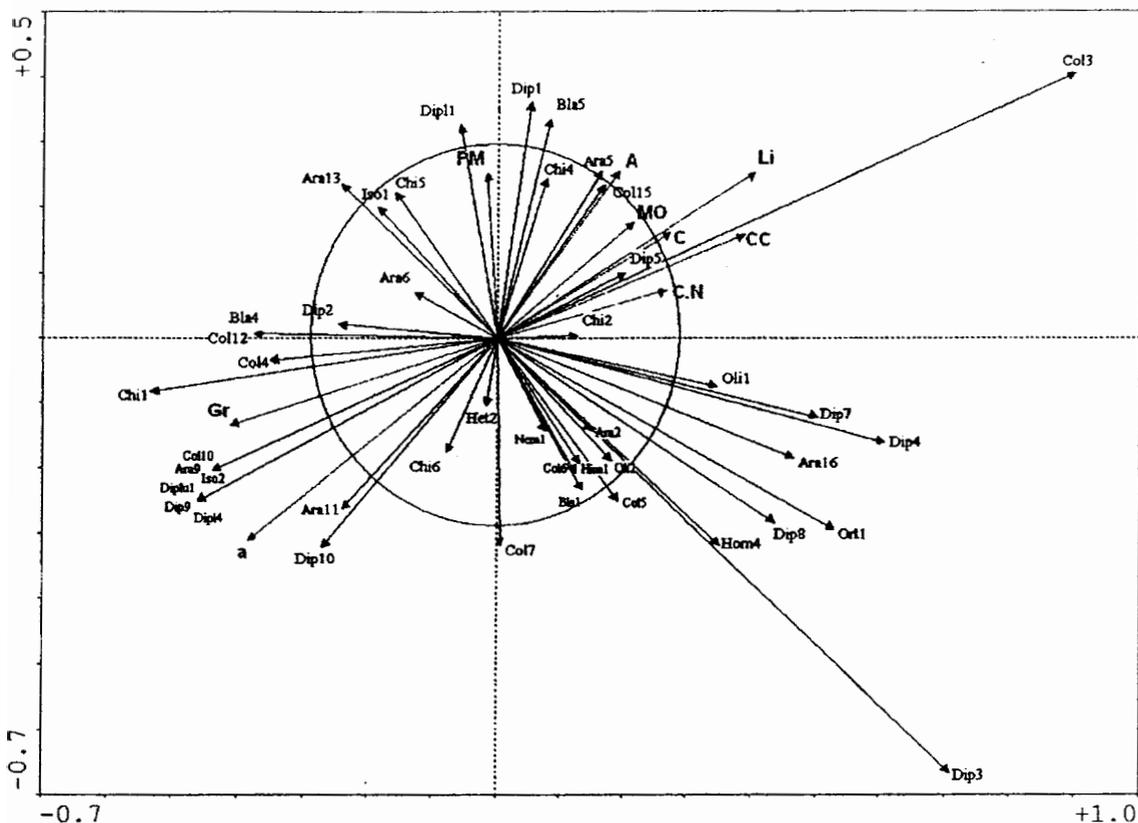


Figura 33: ACP. Correlación entre morfotipos y las propiedades edáficas. El 1° eje explica el 49,8% de la variación total, mientras que el 2° eje explica el 11,5%. Se suma las variables físico-químicas del suelo de las tres profundidades. Los vectores en azul indica las propiedades edáficas (Gr: gravilla; a: arena; A: arcilla; Li: limo; CC: capacidad de campo; PM: punto de marchitamiento; MO: materia orgánica; C: carbono orgánico; N: nitrógeno total; C/N: relación carbono-nitrógeno) y las líneas en negro indica cada morfotipo. Se traza el círculo de correlación: $r = 0,29$ para un 95% de confianza. $n = 48$.

Por otra parte el morfo Dip3, pareciera no estar relacionado con ninguna de las variables analizadas. Los morfos Oli1, Dip7, Dip4 y Col7 parecen tener relación directa con las variables limo, capacidad de campo y carbono. Los demás morfos y su relación con las variables edáficas se pueden analizar siguiendo las mismas interpretaciones anteriores.

3.2.6.2.- Regresiones Lineales Múltiples entre la densidad de los macroinvertebrados edáficos y las propiedades fisico-químicas del suelo.

En la tabla 19 se realiza una regresión múltiple entre la densidad de macroinvertebrados y las variables fisico-químicas del suelo. Cuando se incluye el estadio y la profundidad ($n = 36$), se aprecia que éstas variables determinan en gran medida (60%) la densidad de la macrofauna, la profundidad con un efecto negativo y el estadio que contribuye positivamente con la densidad. La inclusión de la capacidad de campo aumenta significativamente pero solo en un 5% el valor de r^2 . Finalmente, el pH, contribuye negativamente pero de manera no significativa a explicar la densidad de la fauna del suelo. En el análisis que excluye a las variables estadio y profundidad ($n = 48$), la que tiene mayor peso sobre la densidad es la relación C/N (significativa), seguida, por el pH y la materia orgánica (no significativas) como se observa se puede explicar solo el 25% de la densidad tomando como únicas variables a las propiedades fisico-químicas.

Tabla 19: Regresión lineal múltiple entre las distintas variables edáficas y la densidad de los macroinvertebrados edáficos, incluyendo la profundidad (0-10,10-20 y 20-30 cm) y los estadios sucesionales (0, 1 y 6 años) y sin éstos (*). 95% de confianza.

Variable	Múltiple R	Múltiple R-cuadrado	R-cuadrado change	F - to entr/rem	p-level	Variables incluidas	Coefficiente beta Significancia
Profundidad	0,57	0,32	0,32	16,23	3 E-04	1	-0,52
Estadio	0,77	0,60	0,27	22,30	5 E-05	2	0,61
Cap. Camp.	0,80	0,65	0,05	4,69	0,04	3	0,21
pH	0,81	0,66	0,01	1,02	0,32	4	-0,15
*C/N	0,434	0,188	0,188	10,682	0,002	1	0,29
*pH	0,473	0,224	0,036	2,059	0,158	2	0,21
*Mat. Org	0,5	0,25	0,026	1,517	0,225	3	0,19

La figura 34 muestra la relación entre los valores predichos y los observados de la densidad de la macrofauna del suelo utilizando las regresiones múltiples. En el gráfico 34-I, se puede ver que los puntos se distribuyen más o menos próximos a la mejor recta, lo que muestra que la profundidad, el tiempo sucesional, la capacidad de campo y el pH son los principales determinantes de la densidad de la macrofauna del suelo.

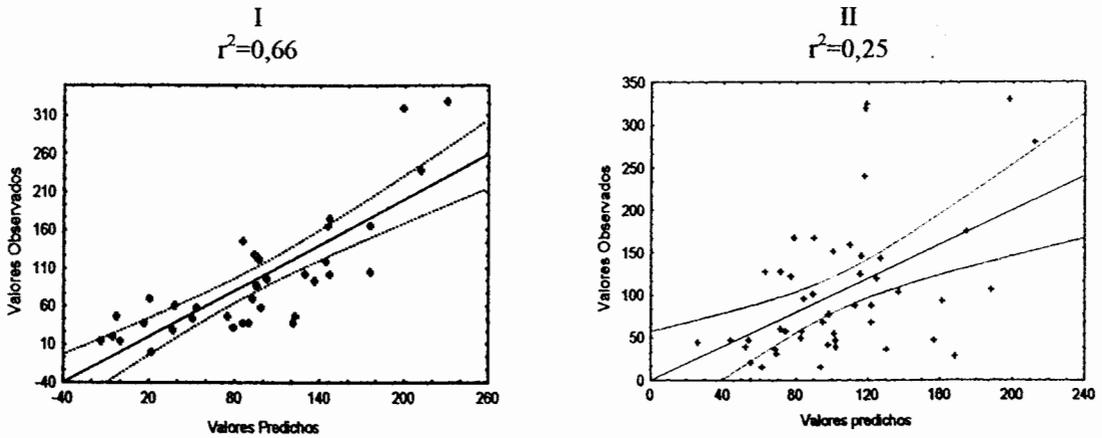


Figura 34: Valores predichos vs. observados con un 95% de confianza: I) regresión lineal múltiple entre las variables fisico-químicas del suelo, profundidad, estadios sucesionales y la densidad de la macrofauna como variable dependiente. $n = 36$; II) regresión múltiple entre las variables fisico-químicas del suelo y la densidad de la macrofauna como variable dependiente. $n = 48$.

En el gráfico 34-II, los puntos mostraron una distribución más dispersa, lo que muestra que las variables fisico-químicas analizadas, explican muy poco la abundancia de macroinvertebrados edáficos.

3.2.7.- Síntesis de la segunda parte

Se pudo constatar que no hay tendencias sucesionales claras en las propiedades físico-químicas del suelo, con excepción del pH que presentó una tendencia a aumentar a lo largo de la sucesión, indicando que los suelos de parcelas con estados sucesionales tempranos presentan mayor acidez que los suelos de parcelas en etapas sucesionales avanzadas. La disminución del pH como consecuencia del cultivo pudiera ser un efecto de la fertilización nitrogenada, ya que la oxidación del NH_4 a NO_3 produce iones H^+ .

Respecto a la variación en el gradiente de profundidad, observamos que hasta la profundidad estudiada no hay una diferenciación clara en estratos edáficos. Lo mismo ocurre si se analiza el efecto del gradiente sucesional sobre esta diferenciación vertical, encontrándose similitudes en los estratos edáficos, independientemente del estado sucesional. Lo anterior no explica la diferenciación en estratos edáficos de la densidad de macroinvertebrados edáficos. Sin embargo, se debe tener en cuenta que no sólo las variables medidas y analizadas en este apartado determinan tal diferenciación.

Respecto a la variación horizontal (series), el ordenamiento generado por el ACP separa muy bien las cuatro series, más no estadios sucesionales, lo que sugiere que las variaciones de las propiedades físico-químicas obedecen más al sitio dentro del valle Las Piñuelas que al gradiente sucesional. La serie Ramón se caracteriza por un elevado

contenido de materia orgánica, y limo, alta capacidad de campo, y punto de marchitamiento y alta relación C/N. En relación inversa con esta serie aparece la arena. La serie Bárbara, aparece relacionada directamente con las mismas variables que la serie Ramón pero con mayor cantidad de gravilla, sobre todo en algunos estadios. La serie Los Volcanes presenta gran cantidad de arena y baja MO, PM, y CC. La serie Los Yaques, presenta niveles mayores de MO, PM, y CC que Los Volcanes, contenidos de arena relativamente altos pero menor proporción de gravilla. Las vertientes, se diferencian claramente en el ordenamiento de las propiedades físico-químicas, tales como la materia orgánica, capacidad de campo y relación C/N.

La macrofauna edáfica, dependiendo del grupo o taxón que se señale, tendrá una relación nula, positiva o negativa con las propiedades edáficas, lo que da a entender que cada grupo o taxón puede responder de manera diferente ante alguna o varias propiedades físico-químicas. Esto da una idea de los nichos que cada morfotipo ocupa.

Dentro de las variables químicas, la materia orgánica parece ser un fuerte factor determinante de la densidad de los macroinvertebrados edáficos. Por otro lado, las variables físicas, como la textura del suelo y la CC, determinan en buena parte este parámetro, así como gran parte de la variación horizontal existente en el área de estudio, ya que como se mencionó anteriormente, estas se relacionan con las series a tal punto que se pueden distinguir unas de otras.

3.4.- Variación Sucesional y Espacial de la Vegetación y sus Relaciones con las Propiedades del Suelo y con los Macroinvertebrados Edáficos.

La estructura de la vegetación puede influir en el desarrollo de la densidad faunística del suelo, vía microclima y puede afectar la diversidad de especies, vía diversidad de hábitats (Koehler 1998). Por otra parte la distribución de la macrofauna se ve afectada por el microrelieve y por la estructura y cobertura vegetal, que alteran o regulan el microclima de un área determinado (Lavelle 1983). Además de lo mencionado anteriormente, la vegetación es fuente primaria de recursos alimenticios y de protección para la fauna.

La vegetación resume hasta cierto punto las características que pueden presentar un ambiente determinado, ya que una comunidad de plantas se ve afectada por el régimen climático, la topografía, el relieve, el tipo de suelo y calidad del mismo y por los disturbios naturales o antrópicos. Según lo anterior, la comunidad vegetal pudiera explicar las variaciones de la macrofauna edáfica, tanto en un ~~gradiente~~ ^{gradiente} temporal como en la variación horizontal que se presenta en el área de estudio.

En este apartado se muestra como varía la comunidad vegetal a lo largo del gradiente sucesional y horizontal, se presentan las relaciones existentes entre la comunidad vegetal y la comunidad de macroinvertebrados edáficos de algunas áreas

del Páramo de Gavidia, comparando sus densidades, biovolumen, riqueza y diversidad. Se debe tener en cuenta que el inicio de la sucesión (tiempo de descanso 0 años) no se incluye en el análisis de la vegetación, ya que éstas parcelas por estar recién cosechadas no presentan vegetación.

3.4.1.- Efecto del Tiempo de Descanso.

La figura 35 muestra la variación del biovolumen, de la riqueza y de la diversidad de la vegetación expresada en Números de Hill (N_1 y N_2) a lo largo de los estadios sucesionales.

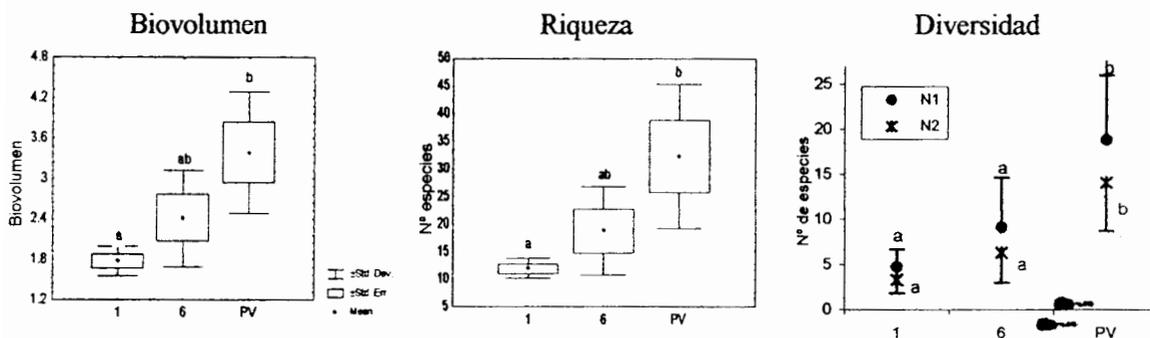


Figura 35: Biovolumen, riqueza de especies y diversidad de la vegetación a través de los estadios sucesionales (1 y 6 años de descanso; y Páramo nunca cultivado: PV). Letras diferentes indican diferencias significativas entre los estadios sucesionales, según el test LSD con un 95% de confianza. $n = 12$.

Con relación al biovolumen y la riqueza, se puede apreciar que aumentan a lo largo del gradiente sucesional; el ANOVA realizado para cada uno, indica diferencias significativas entre éstos (biovolumen: $f = 5,69$; $p = 0,02$ y riqueza: $f = 6,4$; $p = 0,01$) y el test LSD revela que existen diferencias significativas entre el primer estadio (1 año de descanso) y el último (Páramo nunca cultivado), el estadio intermedio (6 años de descanso) no presenta diferencias significativas entre el primer y el último estadio sucesional, tanto para el biovolumen como para la riqueza de especies. En cuanto a la diversidad, se puede observar que existe un aumento de la misma a lo largo de la sucesión hasta el Páramo nunca cultivado (PV). El ANOVA en este caso, revela que existen diferencias significativas (N_1 : $f = 7,4$; $p = 0,01$. N_2 : $f = 8,6$; $p = 0,007$) entre los estadios y el test LSD indica que existe diferencias significativas solo entre el PV y los estadios de descanso. Por otro lado se puede apreciar, en los tres gráficos, que existe un aumento en la desviación estándar que sugeriría un aumento de la heterogeneidad horizontal.

La variación horizontal, como ya se ha dicho en los apartados anteriores, viene dada por las diferencias entre cada serie y entre vertiente. En la siguiente sección se analiza esta variación.

3.4.2.- Efecto de la Serie.

En la figura 36 se puede apreciar que, según el ANOVA realizado, no existen diferencias significativas entre series, tanto para el biovolumen ($f = 1,05$; $p = 0,42$), como para la riqueza de especies ($f = 0,42$; $p = 0,73$) y diversidad (N_1 : $f = 0,24$; $P = 0,86$. N_2 : $f = 0,15$; $P = 0,92$). Sin embargo se puede observar que la serie Los Yaques (Y), presenta un menor biovolumen, riqueza de especies y diversidad, con relación a las otras series estudiadas. Por otro lado se puede apreciar que existe una alta heterogeneidad en la serie Ramón, en relación con las restantes.

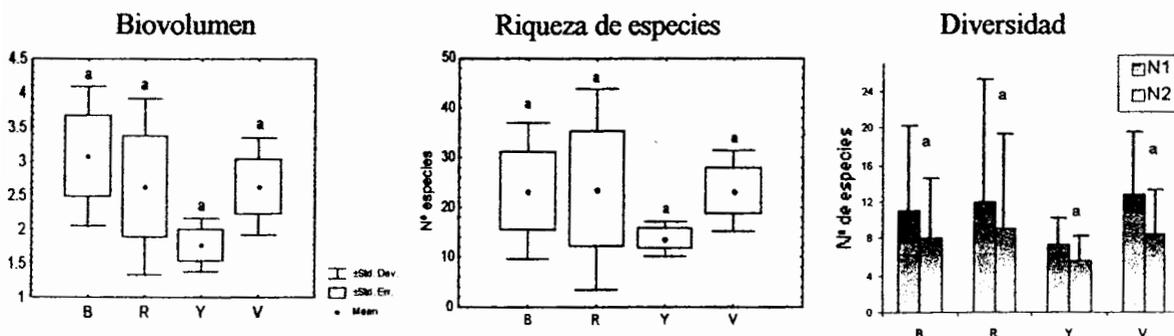


Figura 36: Biovolumen, riqueza de especies y diversidad de la vegetación por series (B: Bárbara; R: Ramón; Y: Los Yaques; V: Los Volcanes). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las series, según el test LSD con un 95% de confianza. $n = 12$.

La figura 37 muestra la influencia de la vertiente sobre la comunidad vegetal del valle Las Piñuelas del Páramo de Gavidia. Se puede observar la diferencia que existe entre vertientes en cuanto a la vegetación (biovolumen, riqueza de especies y

diversidad), sin embargo el ANOVA revela que no hay diferencias significativas (biovolumen: $f = 1,55$; $p = 0,24$; riqueza de especies: $f = 0,5$; $p = 0,49$; diversidad: N_1 : $f = 0,10$; $p = 0,75$. N_2 : $f = 0,18$; $p = 0,67$).

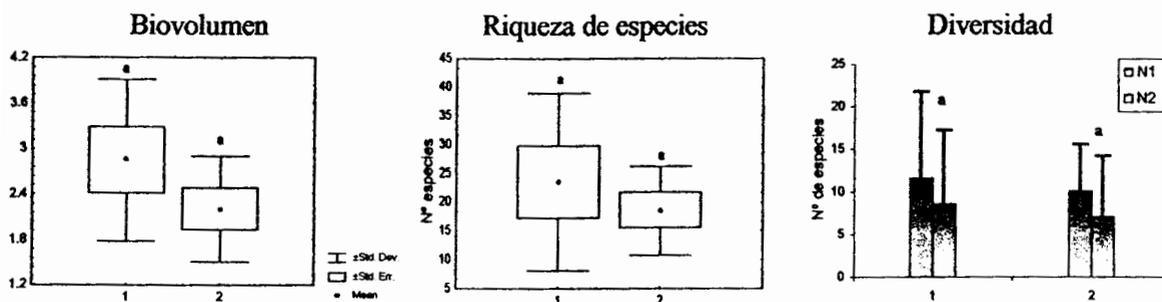


Figura 37: Biovolumen, riqueza de especies y diversidad de la vegetación por vertiente. Letras diferentes indican diferencias significativas entre vertiente, según el ANOVA con un 95% de confianza. $n = 12$.

Tratando de explicar de una manera más integral la variabilidad de la comunidad vegetal a lo largo de la sucesión y en el plano horizontal, se realizó un Análisis de Componentes Principales, (figura 38). El ACP explica un 71,6% de la variación total, pudiéndose apreciar una clara separación entre los Páramos nunca cultivados (PV) y las áreas en descanso (1 y 6 años). El estadio PV está determinado por una gran variedad de especies, como *Espeletia schultzei*, *Hypericum laricifolium*, *Acaena cylindristachya*, *Stevia lucida*, entre otras. Dentro de los Páramos nunca cultivados el más distinto es el de la Serie Ramón (PVR), el cual presenta un grupo distintivo de especies vegetales, tales como *Hypericum juniperinum*, *Acaena elongata* y *Brachypodium mexicanum*, que se sitúan en el cuadrante superior izquierdo mientras

los otros tres páramos se sitúan en el cuadrante inferior izquierdo. Las áreas en descanso presentan un número menor de especies vegetales. No existe una separación clara entre las series de 1 y 6 años, ya que éstas comparten, aparentemente, las mismas especies vegetales, tales como *Rumex acetosella*, *Lupinus meridamus*, *Bromus carinatus* y *Lachemilla moritziana*.

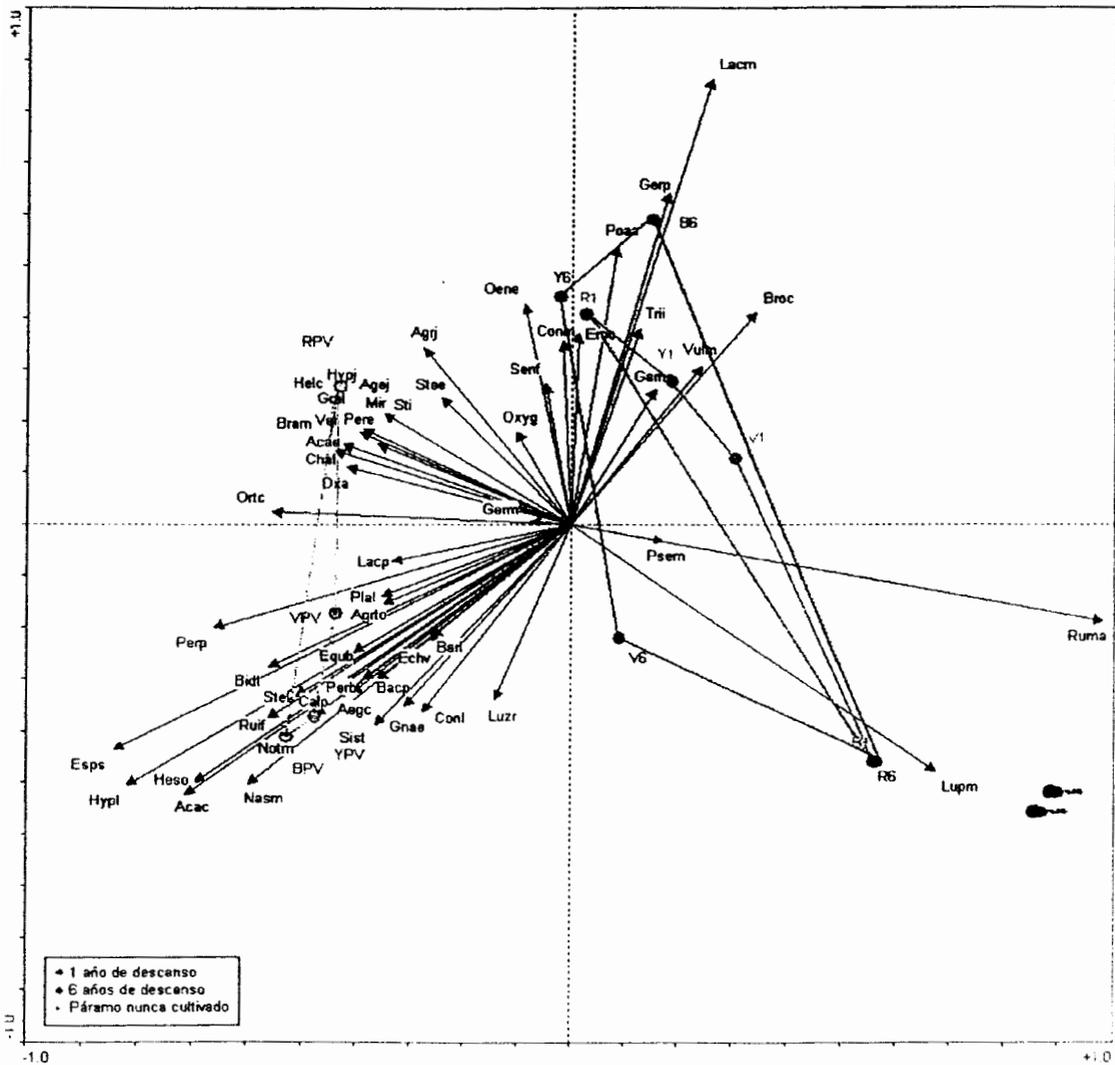


Figura 38: ACP. Ordenamiento de los censos según el biovolumen de las especies vegetales. El eje 1 explica el 59,8% de la variación total, mientras que el 2 explica un 11,8%. Las líneas en color indican la unión de los diferentes sitios para un mismo estadio. Cada vector es señalado con la abreviación de la especie vegetal al que corresponde. n = 12.

3.4.3.- Relaciones entre la vegetación y las propiedades edáficas.

Se puede apreciar en el cuadro 19 que ninguna de las propiedades fisico-químicas del suelo, se correlaciona significativamente con el biovolumen presentado por la vegetación de las áreas de muestreo.

Cuadro 19: Correlaciones lineales simples entre el biovolumen de la vegetación y las propiedades fisico-químicas edáficas (Correlación de Pearson). Correlaciones marcadas con un $p < 0,05$ ($n = 12$).

%Gravilla	%Arena	%Arcilla	%Limo	Pto. Mar	Cap. Camp.	pH (H ₂ O)	%Mat.Org.	%N	C/N
0,37	0,38	-0,23	-0,39	0,02	0,37	0,25	0,30	0,23	0,11
p=0,235	p=0,218	p=0,467	p=0,216	p=0,953	p=0,241	p=0,433	p=0,350	p=0,475	p=0,724

Tratando de tener una visión más amplia sobre las posibles relaciones que pudieran haber entre las especies y las variables fisico-químicas, se realiza el ordenamiento con el ACP, mostrado en la figura 39. Se puede observar que la textura tienen mayor importancia que el resto de variables aunque la única correlación significativa fue con los contenidos de arena. Las especies *Lupinus meridanus* y *Rumex acetosella* están inversamente relacionadas con los contenidos de arena en el suelo. Por otra parte las especies relacionadas con los páramos nunca cultivados, exceptuando a la parcela de Ramón (RPV), parecen no tener una alta relación con ninguna de las propiedades fisico-químicas analizadas, mientras que las especies relacionadas con la parcela RPV, presentan correlación positiva con la arena.

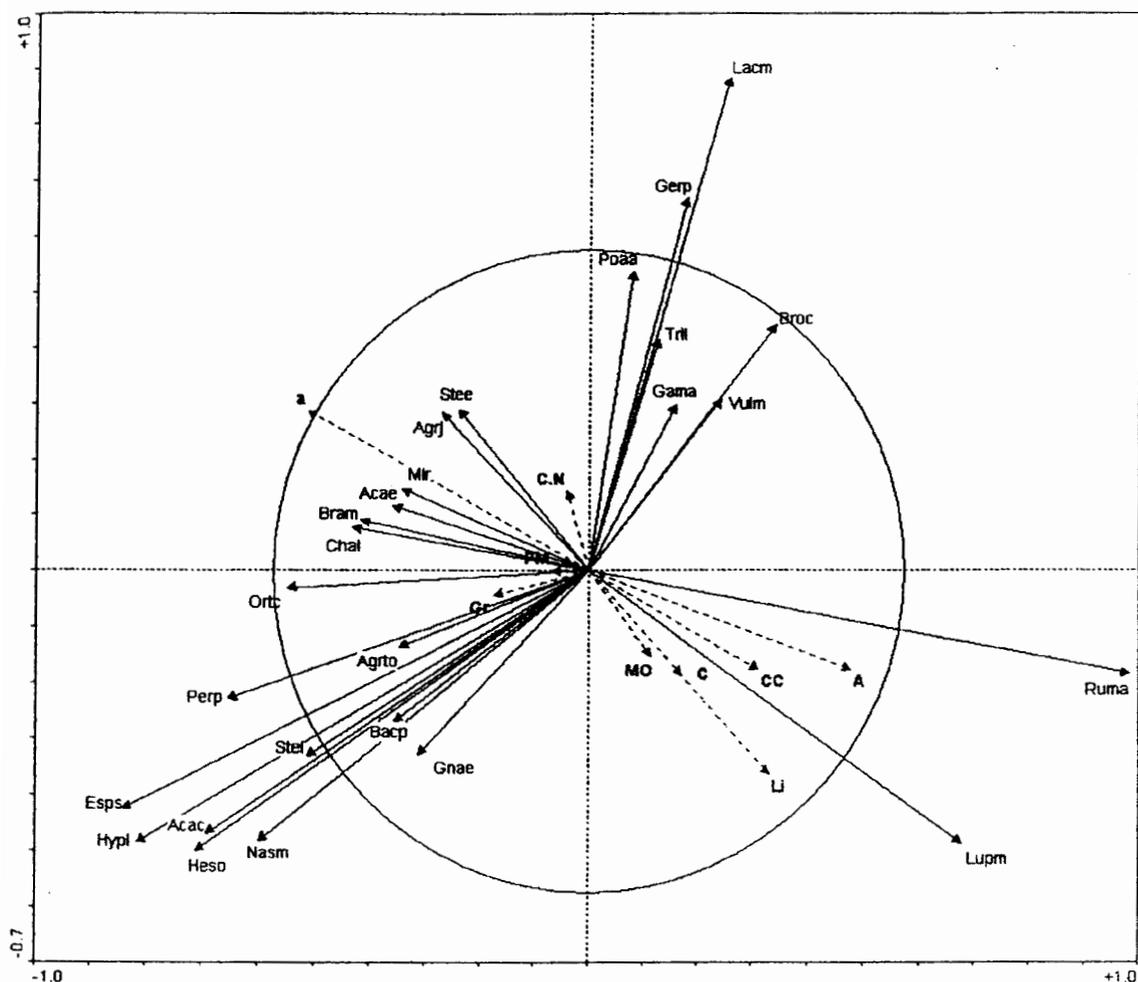


Figura 39: Análisis de Componentes Principales (ACP). Correlación entre las especies vegetales y las propiedades edáficas. El eje 1 explica el 53,8% de la variación total, mientras que el 2 explica un 11,9%. Los vectores con línea negra indican las especies vegetales y los vectores punteados indican las propiedades edáficas (Gr: gravilla; a: arena; A: arcilla; Li: limo; CC: capacidad de campo; PM: punto de marchitamiento; MO: materia orgánica; C: carbono orgánico; N: nitrógeno total; C/N: relación carbono - nitrógeno). Se traza el círculo de correlación: $r = 0,57$ para un 95% de confianza. $n = 12$.

3.4.4.- Relaciones entre la vegetación y los macroinvertebrados edáficos.

En la figura 40, se presenta la correlación entre la densidad de macroinvertebrados edáficos y el biovolumen de vegetación, así como entre sus riquezas de especies y diversidad. Se puede apreciar que no existe una relación significativa entre la densidad de la macrofauna y el biovolumen de la vegetación. Por el contrario existen correlaciones significativas tanto para la riqueza de especies como para la diversidad entre la vegetación y los macroinvertebrados edáficos. Esto muestra que a medida que la diversidad vegetal aumenta, se incrementa la diversidad de los macroinvertebrados asociados al suelo.

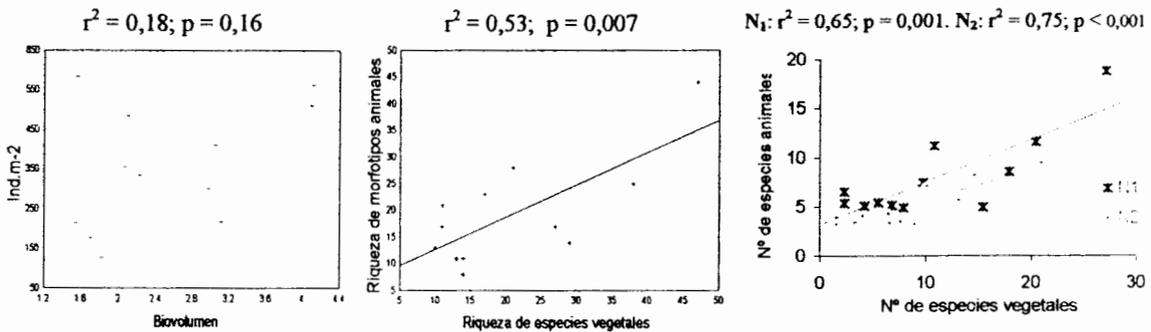


Figura 40: Correlaciones lineales simples entre la densidad de macroinvertebrados edáficos y el biovolumen de la vegetación, entre la riqueza de especies vegetales y animales y entre la diversidad de éstos dos compartimientos ecosistémicos. $n = 12$, con un 95% de confianza.

Para tener una idea sobre la relación existente entre los morfotipos de la macrofauna edáfica y la flora, se analizan los datos mediante un ordenamiento

generado por el ACP. Este ordenamiento se muestra en la figura 41 y explica el 66% de la variación total.

En este ordenamiento, se puede apreciar que *Rumex Acetosella*, tiene su vector dirigido hacia las parcelas de 6 años de descanso, cosa que contradice lo observado en el campo, en donde se aprecia que esta planta es típica de edades sucesionales tempranas, hecho que la clasifica como planta pionera.

Con respecto a la relación entre las especies vegetales más importantes representadas en este análisis y los morfotipos más dominantes, se tiene que hay una estrecha relación entre los estadios de páramo nunca cultivado y *Mirica* sp., *Orthosantus chimboarecensis* y las especies vegetales acompañantes, con los morfotipos animales Chi1, Diplo4, Diplu1 y Col10. Estas mismas especies parecen estar relacionadas negativamente con los morfotipos Orth1, Col3 y Dip4. Por otro lado, *Rumex acetosella*, *Bacharis prunifolia* y *Gamochaeta americana*, están estrechamente relacionadas con estadios intermedios de sucesión y con los morfotipos animales Ara16, Dip3, Dip7, Dip8. Así se tiene también que *Stevia lucida* y *Hypericum laricifolium* están relacionadas positivamente con estadios tempranos de sucesión y con los morfotipos Chi4, Blat5, Chi5, Ara13 e Iso1.

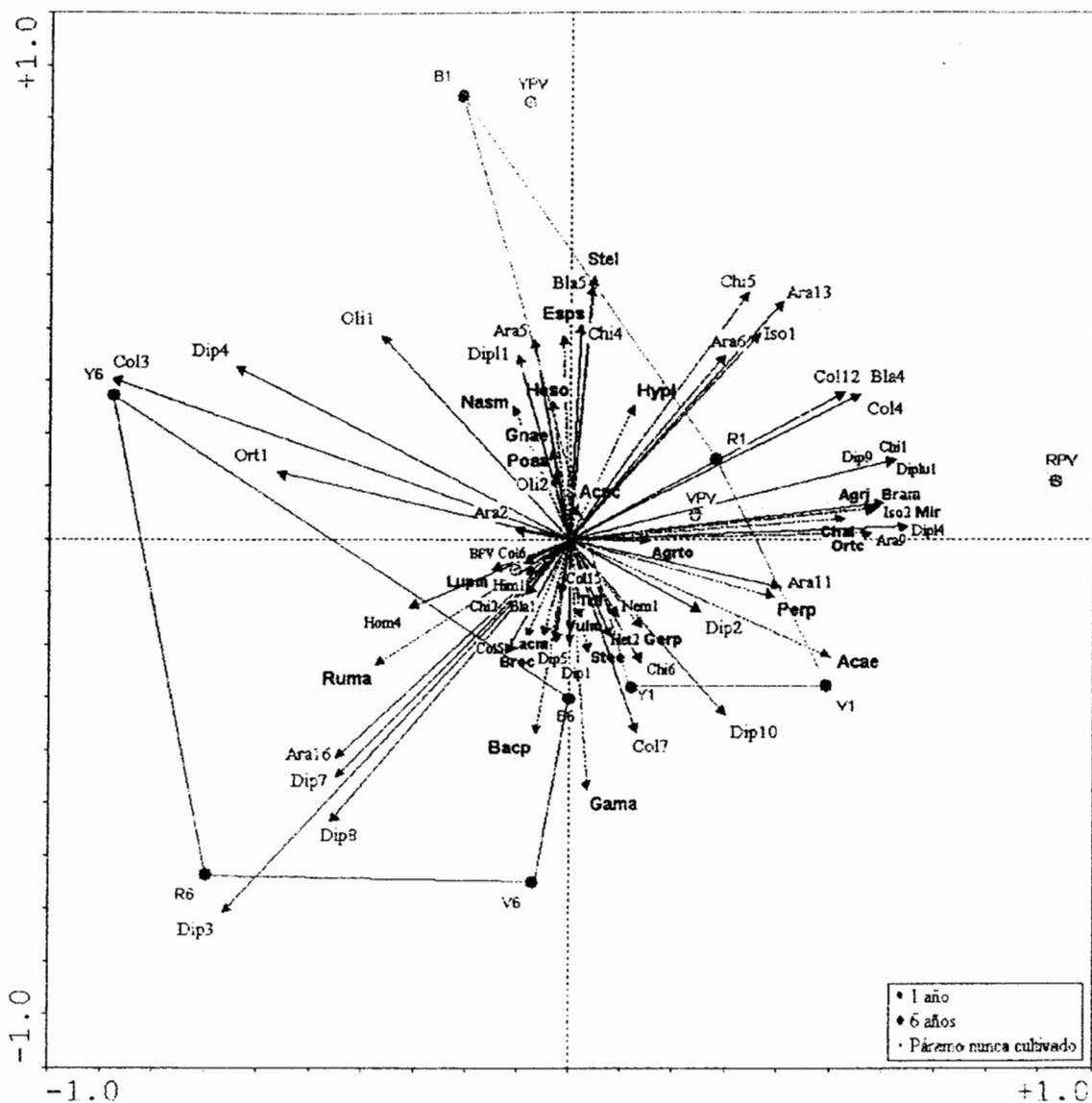


Figura 41: ACP. 1° componente: Densidad de macroinvertebrados edáficos, respecto a los estadios sucesionales y las series; 2° componente: biovolumen de vegetación. $n = 12$. el eje 1 explica el 47,7% de la variación total, mientras que el 2 explica un 12,3%. Los vectores en negro indican los morfotipos animales y los vectores en azul señalan la especie vegetal al que pertenece. $n = 12$.

3.4.5.- Síntesis de la tercera parte

Se pudo evidenciar la dinámica de la sucesión secundaria para la comunidad vegetal, incrementándose a lo largo del tiempo de descanso. Esto correspondería con los resultados obtenidos en otras investigaciones realizadas en la misma área por el ICAE. Por otra parte, se evidencia que no existe una variación significativa entre las series ni vertientes. Esto pudo deberse a la variabilidad obtenida de los valores respecto a su media, la cual es alta, tal vez generada por la diferencia de comunidades vegetales en los distintos períodos de descanso que conforman a cada serie y vertiente.

Según el ANOVA, no hubo relación significativa entre las propiedades físico-químicas del suelo y el biovolumen de la vegetación. Esto pudo deberse a que la variabilidad es alta y enmascara tal relación o que el parámetro “biovolumen” de la vegetación del valle Las Piñuelas, posee poca relación con las propiedades edáficas. Sin embargo, el ACP, muestra relaciones entre ciertas variables edáficas y especies vegetales, es decir que el comportamiento no se manifiesta a una escala de comunidad, sino más bien a un nivel de especie.

Respecto a la relación existente entre la vegetación y la macrofauna del suelo, se tiene que la comparación entre el biovolumen vegetal y la densidad de macroinvertebrados edáficos no arroja resultados que puedan explicar la variación de

la densidad respecto la comunidad vegetal. Sin embargo, se tiene que existe una alta relación entre la riqueza y la diversidad de ambas comunidades, lo que correspondería con los trabajos de autores citados en este estudio. (Lavelle 1983; Huston 1994; Salamanca y Chamorro 1994; Koehler 1998).

4.- DISCUSIÓN

4.1.- Historia de uso de las parcelas.

Se pudo evidenciar diferencias en la historia de uso de las parcelas estudiadas. Esto pudo ocasionar, en parte, la heterogeneidad observada en los análisis de la comunidad vegetal y animal, así como la observada en los análisis físico-químicos del suelo. Esta historia de uso influyó en la recuperación de la comunidad de macroinvertebrados edáficos. Un ejemplo de esto sería la parcela de 0 años de descanso de la serie Bárbara, que hasta antes de su último cultivo mantenía su vegetación natural, al analizarla se encontró que la densidad de la macrofauna edáfica fue la más alta de este estadio sucesional. Así mismo, se tiene que la parcela de la serie Los Yaques con estadio de 0 años, presenta más baja densidad que la anterior y su historia de uso revela 3 años de cultivos consecutivos. Por otra parte se tiene que las parcelas con 1 año de descanso de las series Ramón y Los Volcanes, presentan mayor número de cultivos lo que corresponden con la más baja densidad de macrofauna para ese estadio. Esto sugiere que la frecuencia de cultivos influye en gran medida en la comunidad de macroinvertebrados edáficos, específicamente en la densidad, verificándose así lo señalado por Wolters y Ekschmitt (1997); Ramakrishnan y Vitousek (1989), quienes indican que la frecuencia, el tipo de cultivo y la intensidad

con que se perturbe un área determinada influirá en el desarrollo de las comunidades edáficas en la sucesión.

Por lo anterior, se recomienda que en estudios futuros se diseñe una metodología en la que se incluya selecciones de parcelas con historias de uso similares, tratando de homogeneizarlas con el fin de disminuir el ruido que este factor está introduciendo en la comparación de parcelas con el mismo tiempo de descanso.

4.2.- Estructura de la comunidad de macroinvertebrados edáficos.

Nuestros resultados revelan una comunidad compuesta por 104 morfotipos, incluidos dentro de 20 ordenes. Los taxa Coleoptera, Díptera y Oligochaeta presentan la mayor densidad, mientras que Geophilia, Pseudoescorpion y Dermaptera son los más raros. La comunidad presenta una densidad promedio de 385 ind.m⁻² y una diversidad de 14,6 morfotipos (N₁). Comparando estos resultados con los reportados por Lavelle (1983), en pastizales cultivados de clima tropical (Laguna Verde - México), se tiene una diferencia en la importancia de los ordenes (respecto a su densidad) dentro de la comunidad; así encontramos que Oligochaeta, Hymenoptera y Coleoptera son los más dominantes, reportándose una densidad total para la

comunidad de 1830 ind.m⁻². En este mismo estudio se reporta para un bosque tropical que los ordenes dominantes son: Hymenoptera, Isoptera y Diplopoda, con una densidad total de 3011 ind.m⁻². Se puede apreciar que existe una gran diferencia en lo que a densidad se refiere, esto puede deberse a las diferencias ambientales, que en el caso del ambiente Páramo resultan menos favorables: temperaturas extremas, cobertura vegetal reducida, lo que disminuye los recursos disponibles, entre otros (Stum 1994).

Estudios realizados en ecosistemas templados fríos (Swift *et al*, 1979), reportan para la Tundra una comunidad con densidad menor a 10 ind.m⁻², en bosques boreales una densidad de 820 ind.m⁻² y Salamanca y Chamorro (1994), en un ecosistema tropical frío (Páramo de Monserrate – Colombia), una densidad de 1016 ind.m⁻². En general la densidad de los macroinvertebrados edáficos del valle Las Piñuelas del Páramo de Gavidia es pobre respecto a los ecosistemas antes mencionados, e incluso comparado con el Páramo de Monserrate que sería el ambiente más similar, aunque Sturm (1994) describe a éste último como un Páramo de baja altitud (3200-3300 msnm) estrechamente conectado con un bosque altoandino, lo que explicaría una mayor densidad a la reportada en el presente estudio. Este mismo autor encuentra para altitudes entre los 4000 y los 4650 msnm (Nevado del Ruiz – Colombia) una comunidad de macroinvertebrados edáficos con una densidad de 295

ind.m⁻², lo que sería equiparable con nuestro resultado, debido tal vez a la similitud en la vegetación de ambos ambientes.

Nuestros resultados muestran una relación positiva entre la diversidad y riqueza de especies vegetales y morfotipos animales. Según Huston (1994), el incremento de la diversidad de especies que ocurre durante las etapas tempranas de la sucesión es debido al aumento de la heterogeneidad espacial y a la modificación de las condiciones ambientales causada particularmente por las plantas. Esto sugiere que la presencia de una cubierta vegetal más heterogénea aumentaría la diversidad de la fauna al incrementar los hábitats de esta.

4.3.- Impacto de la agricultura.

Los resultados revelan que la reincorporación de parcelas en descanso, o la incorporación de parcelas nunca antes cultivadas a las prácticas agrícolas, generan un impacto directo en la macrofauna, provocando la disminución de su densidad, riqueza de especies y diversidad. Este hecho confirma lo expuesto por varios autores (Hill 1985; Ramakrishnan y Vitousek 1989; Decaëns *et al.* 1994; Makeschin 1997; Wolters y Ekschmitt 1997), quienes indican que las prácticas agrícolas reducen

considerablemente la densidad de poblaciones, riqueza de especies y la diversidad de la fauna del suelo, verificandose así un impacto negativo de la agricultura sobre la biota edáfica. Esto se puede explicar considerando que la intervención del Páramo produce la destrucción de la mayoría de nichos ocupados por especies sensibles a grandes cambios ambientales. Adicionalmente, la aplicación de agroquímicos durante los cultivos merma las poblaciones sobrevivientes e impide hasta cierto punto, la colonización de otras especies. Nuestros resultados señalan que las especies pertenecientes a los taxa Oligochaeta, Araneae, Chilopoda y Diplopoda son las más afectadas por la perturbación del Páramo no cultivado.

El impacto ocasionado por agricultura sobre la macrofauna edáfica es el resultado, en gran medida de la destrucción de la vegetación natural e introducción de especies de cultivo y de los disturbios en el suelo. Nuestros resultados evidencian el impacto de la agricultura sobre la comunidad vegetal, revelándose que el menor biovolumen, riqueza de especies y diversidad lo presentan las parcelas con 1 año de descanso. Hecho que coincide con lo observado por Jaimes (2000), en un Páramo de Colombia y con lo expuesto por Ramakrishnan y Vitousek (1989). Con la destrucción de la vegetación natural de Páramo se reduce drásticamente el hábitat de un gran número de especies, así como también la disponibilidad de recursos. Durante el cultivo la única cubierta vegetal existente es la de la especie cultivada, pero una vez concluido

este período, el suelo queda nuevamente desprovisto de cubierta vegetal y es cuando las especies pioneras empiezan la sucesión secundaria.

El cultivo implica la perturbación de las características edáficas, debido a la mezcla de los diferentes horizontes (orgánico y mineral) por la acción del arado; menor contenido de agua debido a que la evaporación directa del suelo aumenta con la pérdida de su estructura; adición de productos químicos, lavado de nutrientes y exposición a temperaturas más extremas después de la eliminación de la cobertura vegetal. Nuestros resultados revelan que el pH es la característica más afectada por la agricultura, encontrándose el valor menor (4.3) al término del período de cultivo (0 años de descanso), este hecho coincide con lo observado por Morales (1995) y Llambí (1997) en el mismo sitio de estudio. Esta acidez puede ser producto de la nitrificación en el suelo por amonio agregado por la fertilización. Según Wolters y Ekschmitt (1997), este parámetro afecta indirectamente la actividad biológica, ya que la macrofauna tiene una estrecha relación con la disponibilidad de cationes básicos, particularmente calcio.

4.4.- Tendencias sucesionales.

Estudios anteriores muestran que los primeros estadios sucesionales presentan pocas especies y su número, así como su densidad, se incrementan gradualmente a lo largo de la sucesión secundaria (Ramakrishnan and Vitousek 1989). Nuestros resultados indican que la densidad de la comunidad de macroinvertebrados edáficos, se recupera totalmente a los 6 años de descanso, e incluso es mayor que en el Páramo nunca cultivado, debido tal vez, al rápido crecimiento poblacional de las especies pioneras, las cuales son más tolerantes a las condiciones ambientales de las áreas intervenidas; entre éstas especies encontramos algunas pertenecientes al orden Coleoptera y Diptera, beneficiadas tal vez por una menor competencia intra e interespecífica, las cuales en etapas serales avanzadas o en Páramo no intervenido, son mayores debido a la existencia de una compleja red trófica. Por otra parte, se tiene que la riqueza de morfotipos y la diversidad de esta comunidad, mostró una diferencia clara entre el páramo no cultivado (con valores máximos de 27 y 11 morfotipos, respectivamente) y el páramo intervenido (con valores de 18 y 7 morfotipos para los 6 años de descanso). No se evidenció una recuperación total de estos parámetros durante los primeros 6 años de sucesión. Esto muestra que la comunidad de macroinvertebrados edáficos requiere de tiempos mayores de descanso para lograr su recuperación total en cuanto a riqueza de morfotipos y diversidad.

La recuperación de la comunidad de macroinvertebrados edáficos está determinada en gran medida por la recuperación de la comunidad vegetal y por las propiedades físico-químicas del suelo. En cuanto a la recuperación vegetal, nuestros resultados revelan un aumento del biovolumen y de la riqueza de especies. Lo que coincide con lo observado por Jaimes (2000), en sus estudios realizados en el Páramo de Cruz Verde (Colombia). Este mismo autor, encuentra que la diversidad aumenta rápidamente hacia las etapas intermedias de la sucesión (6 años) para luego mantenerse, hecho que no concuerda con nuestros resultados, en donde se indica que la diversidad en esa etapa intermedia aun no alcanza su recuperación.

En cuanto a las propiedades físico-químicas, al igual que en estudios realizados en Páramos tropicales (Sarmiento y Monasterio 1993; Morales 1995; Llambí y Sarmiento 1998; Jaimes 2000), no se encontraron aumentos sucesionales del nitrógeno ni de la materia orgánica que indicaran una recuperación de la fertilidad. Sin embargo, si pudo detectarse un claro aumento sucesional en el pH, siendo mayor hacia el estadio intermedio y Páramo nunca cultivado, lo que concuerda con lo observado por Morales (1995) y Llambí (1997) en el mismo valle del Páramo de Gavidia. Sin embargo, contradice lo reportado por Jaimes (2000), quien encuentra valores menores de pH en parcelas de Páramo regeneradas y máximos en parcelas de 10 meses de descanso, en

un Páramo de Colombia, donde se aplicó cal durante el cultivo, lo cual aumentó considerablemente el pH.

Se encontró que existe una relación positiva entre la recuperación de la comunidad vegetal y animal, sin embargo el ritmo de recuperación presentado por la densidad de la macrofauna es mayor que el del biovolumen vegetal. Esto puede explicarse en base a la diferencia de los ciclos de vida (siendo más corto en la fauna) y capacidad reproductiva, la cual es mayor en los macroinvertebrados edáficos. Además la comunidad vegetal está expuesta al pastoreo, lo que reduce grandemente el área foliar, retardando su recuperación. Considerando la riqueza de especies y diversidad de ambas comunidades, nuestros resultados revelan que presentan las mismas tendencias sucesionales a un ritmo equiparable, indicando que el tiempo de descanso menor o igual a 6 años de descanso no es suficiente para lograr la recuperación total de ninguna de estas comunidades bióticas. Esto complementa lo observado por Llambí y Sarmiento (1998), quienes sugieren la necesidad de mayores tiempos de descanso para la recuperación del ecosistema. En este sentido, estudios realizados por Berbesi (1990) en el Páramo de Gavidia, revelan que no es hasta después de los 12 años de descanso que se dan las condiciones propicias para iniciar nuevamente un ciclo agrícola, ya que la parcela está favorecida por una mayor diversidad tanto de formas de vida como de especies. Esta misma autora indica que iniciar un nuevo ciclo de

cultivo antes de los 12 años de descanso iría en detrimento con la fertilidad del suelo, ya que el área aun está recuperandose del último cultivo.

4.5.- Morfotipos característicos de edades sucesionales y del páramo no intervenido.

Nuestros resultados en cuanto a la caracterización de los morfotipos según su presencia-ausencia en los estadios sucesionales, revelan que existen morfotipos exclusivos de cada estadio sucesional. Se tiene a Col1 (Coleoptera) sólo al culminar el cultivo (0 años de descanso), Het2 (Heteroptera) al primer año de descanso, a Ara19 (Araneae) solo en parcelas con 6 años de descanso y Col10 está presente solo en el Páramo no intervenido. Estos morfotipos pudieran ser indicadores de cada uno de estos estadios sucesionales, ya que además de su presencia, también poseen una densidad relativamente alta en relación con los demás morfotipos característicos del estadio al que pertenecen.

Por otra parte se tiene que además de los mencionados anteriormente existe un grupo de morfotipos característicos de Páramo intervenido, como lo son: Chi2 (Chilopoda), Col15, Dip1, Dip7 y Homo4 (Homoptera).

La presencia de ciertos morfotipos solo en 0 años de descanso, hace suponer que se trata de grupos de animales introducidos, junto con la especie vegetal de cultivo o con algún producto externo involucrado con la práctica agrícola, ya que su desaparición repentina en apenas un año de descanso, sugiere que la misma dependía del cultivo para sobrevivir, lo que indica que no se trata de una especie local. Este hecho se observa en la comunidad vegetal, donde varias especies pioneras como *Rumex acetosella*, fueron introducidas desde Europa con el cultivo de trigo.

Existen otros morfotipos además de Col10 indicadores de Páramo no intervenido como, Diplu1 (Diplura), Ara6 (Araneae) y Col6, aunque con menor densidad. Para la selección de cualquiera de estos morfos como bioindicadores de buena calidad ambiental, se debe estudiar sus distribuciones en otras zonas de Páramo cercanas al área de estudio y los factores que la determinan.

4.6.- Distribución vertical de la macrofauna edáfica y de las propiedades del suelo.

Nuestro estudio evidencia una diferenciación entre los estratos del suelo, donde la densidad disminuye conforme aumenta la profundidad. Esto confirma las observaciones de Lavelle (1983); García y Chamorro (1994); Salamanca y Chamorro (1994), quienes reportan este mismo patrón de distribución vertical. Nuestros resultados revelan además que éste gradiente se acentúa a través de la sucesión secundaria, presentándose una mayor diferenciación a medida que el descanso se prolonga. Esto puede deberse a que los estratos homogenizados por el arado, se diferencian por la acción de los procesos pedogenéticos (físicos, químicos y biológicos) durante la sucesión. Makeschin (1997) argumenta que la macrofauna es un factor importante en el proceso de diferenciación vertical del suelo.

Con respecto a la riqueza de morfotipos, se evidencian diferencias entre el estrato de 0 a 10 y de 10 a 30 cm de profundidad, esta diferencia puede deberse a una mayor disponibilidad de hábitats, dada por una heterogeneidad microambiental en el primer estrato, donde también hay un mayor aporte de materia orgánica por parte de la vegetación, vía caída de hojarasca y descomposición de raíces, las cuales están más concentradas en la superficie y los primeros centímetros de profundidad. Los análisis

físico-químicos realizados al suelo, no revelaron diferencias significativas (95% de confianza), que pudieran explicar la disminución de la densidad y riqueza a medida que aumenta la profundidad. Este hecho contradice lo expuesto por Lavelle (1983), García y Chamorro (1994); Salamanca y Chamorro (1994), quienes indican que la distribución vertical de la fauna edáfica es determinada por la estructura del suelo (textura), contenidos de materia orgánica y humedad. Sin embargo, se debe tener en cuenta que a un nivel de confianza menor (90%, por ejemplo), se encontrarían diferencias significativas entre un estrato y otro, disminuyendo los valores de materia orgánica y relación C/N a medida que se avanza en profundidad, lo que correspondería con algunas observaciones en los estudios citados anteriormente. Por otro lado, los autores de estos trabajos señalan que la diferenciación biológica resulta, en gran medida del gradiente vertical de temperatura, sin embargo en el presente estudio no se midió dicho parámetro, el cual pudiera explicar la distribución vertical de la macrofauna edáfica. En cuanto a la diversidad, ésta no presenta diferencias significativas entre los estratos edáficos, esto puede deberse al ruido producido por el alto rango de variabilidad de estos valores.



4.7.- Distribución horizontal de la macrofauna edáfica, de la vegetación y de las propiedades del suelo.

El presente estudio revela que desde un punto de vista horizontal, la macrofauna se distribuye irregularmente en el espacio, presentando diferencias claras de un lugar a otro en cuanto a densidad. Los resultados obtenidos revelan que estas diferencias se deben principalmente a la existencia del mosaico sucesional y a la variabilidad ambiental o microambiental, originada principalmente por las propiedades físico-químicas del suelo y la exposición solar.

En cuanto a las propiedades físico-químicas, se encontró que la materia orgánica, capacidad de campo y relación carbono/nitrógeno, determinantes en gran medida de la distribución de la macrofauna edáfica, varían de una serie a otra, correspondiendo con la diferencia entre series, observada para la densidad de macroinvertebrados edáficos. Respecto a la exposición solar, nuestros resultados indican que influye sobre las propiedades edáficas y consecuentemente sobre la densidad de la macrofauna. Así se tiene que la vertiente con menor densidad de macroinvertebrados edáficos y menores valores de materia orgánica es la que recibe menos radiación solar (vertiente de umbría). Este hecho está ligado estrechamente con la temperatura del suelo, la cual, según Lavelle (1983), determina la distribución de los

macroinvertebrados edáficos, así como también de la vegetación. Con relación a la vegetación, los resultados obtenidos no evidencian variación horizontal que pudiera explicar la distribución de los macroinvertebrados edáficos, sin embargo se pudo apreciar en el ACP que el Páramo no cultivado de la serie Ramón y Los Yaques presentaron comunidades distintas al resto de las parcelas, lo que corresponde con la diferenciación de estos Páramos en cuanto a la densidad de macroinvertebrados edáficos. Esto se puede explicar considerando que la vegetación brinda recursos alimenticios, protección y modera las grandes variaciones de humedad y temperatura en el suelo (Salamanca y Chamorro 1994).

4.8.- Influencia de la heterogeneidad espacial sobre los macroinvertebrados edáficos.

El análisis de componentes principales realizado para separar sitios respecto a las propiedades físico-químicas del suelo, revela un ordenamiento que sigue un patrón horizontal, separando con claridad las series establecidas para los muestreos en el presente estudio y separando también, las vertientes donde se encuentran dichas series. Esto indica que la selección de las parcelas, tratando de amortiguar hasta cierto punto la heterogeneidad espacial fue relativamente buena. Sin embargo, se pudo observar

que la heterogeneidad se presentó marcadamente dentro de cada parcela, aun más dentro de cada serie y estadio sucesional. Esto sugiere que los procesos y/o dinámica en el agroecosistema y en el ecosistema en general, se dan de maneras diferentes independientemente del lugar en que se encuentre dentro del valle, lo que complica el entendimiento integral de los procesos ecosistémicos de los cuales depende el mantenimiento del sistema del valle.

La hipótesis propuesta, de que la heterogeneidad espacial aumentaría con el tiempo de descanso no queda verificada completamente, ya que el ANOVA no revela diferencias significativas a un nivel de $p < 0,05$ a una escala de parcela. No obstante, se observa en los diferentes ACP realizados, que la heterogeneidad puede seguir tanto un gradiente temporal, siendo mayor en etapas serales avanzadas y en Páramo no intervenido, como un gradiente de profundidad edáfica, siendo mayor en los primeros estratos edáficos, explicado tal vez por las variaciones de temperatura diarias que presenta la superficie del suelo.



4.9.- Importancia de la macrofauna edáfica sobre la fertilidad del suelo.

Muchos estudios han indicado que la macrofauna del suelo puede tener una importante contribución en los procesos del ecosistema, no solo directamente a través del consumo y procesamiento de material, sino también indirectamente a través de la influencia en la dinámica y cantidad de procesos energéticos (Ruiter *et al.* 1997). La acción de la macrofauna edáfica resulta finalmente en la incorporación de elementos orgánicos a los ciclos de nutrientes (Salamanca y Chamorro 1994); mantiene el equilibrio entre la materia orgánica y los nutrientes, optimiza la producción, conservación y mejora la eficiencia de los nutrientes usados por las plantas (Lavelle 1997). Por lo tanto la edafofauna juega un papel fundamental en la formación del suelo y en el incremento de su fertilidad (García y Chamorro 1994) y finalmente produce cambios dramáticos en el crecimiento de las plantas (Lavelle 1997).

En un contexto más específico, se tiene que las actividades de los oligoquetos influyen directa o indirectamente en las propiedades físico-químicas del suelo en muchas vías y establecen las bases de otros organismos: microorganismos, otros grupos de la fauna del suelo y especialmente las plantas (Lavelle 1997).

Los efectos de los oligoquetos sobre las propiedades físicas son dados principalmente por la formación de galerías, agregados estables edáficos a través de

sus deyecciones y por la remoción/transporte de materiales en diferentes capas del suelo. Los suelos compactos prevalecen en áreas no colonizadas por oligoquetos, ya que la fracción mineral presenta una alta resistencia a la penetración e infiltración de agua; además estas áreas revelan inactividad biológica. Contrariamente, en áreas colonizadas por estos organismos, existe una alta permeabilidad de agua y una alta actividad biológica. En cuanto a las propiedades químicas, estos animales afectan directamente el estado de los nutrientes del suelo e indirectamente en la descomposición del mantillo, mezcla de materia orgánica e inorgánica y en el incremento de la actividad microbiana. (Makeschin 1997).

En este sentido, Lavelle y colaboradores (1994), demuestran que las actividades de los oligoquetos pueden incrementar significativamente la producción y el crecimiento de las plantas. Por otro lado, Decaëns y colaboradores (1999), demuestran que los oligoquetos pueden tener efectos significativos en la comunidad de macroinvertebrados edáficos. Sus resultados muestran un incremento de la densidad de la macrofauna, lo que se le atribuye a la producción de estructuras biogénicas por parte de los oligoquetos.

Se debe tener en cuenta que las especies pertenecientes al taxón Oligochaeta, son solo un grupo de los animales descomponedores de la materia orgánica y que así como se le da importancia a este grupo se le debe dar también a otros como, algunos

pertenecientes a Coleoptera, Diptera, Diplopoda, Geophila, Isopoda, Blattaria entre otros de hábitos detritívoros y/o saprófagos, presentes en el suelo.

Por otra parte, el resto de grupos animales de hábitos depredadores o parásitos de invertebrados, cumplen un rol de gran importancia en el mantenimiento del equilibrio ecológico en el agroecosistema. En este sentido, Ekschmitt y colaboradores (1997) argumentan que la interacción presa-depredador ó parásito mantiene el equilibrio, ya que los arácnidos, quilopodos, algunas especies pertenecientes a Coleoptera y otros depredadores y parásitos de artrópodos, mantienen un control biológico sobre especies consumidoras primarias que pudieran llegar a convertirse en plagas de cultivos o de una determinada comunidad vegetal.

El manejo agrícola en el Páramo de Gavidia, es tradicional. Sin embargo, se pudo evidenciar que los cultivos generan un impacto negativo sobre la comunidad de macroinvertebrados edáficos, que en tiempos de descanso menores o iguales a 6 años, no es subsanado. Esto pudiera traer como consecuencia una reducción progresiva de la fertilidad del suelo, ya que como se ha expuesto anteriormente, la macrofauna edáfica es de gran importancia en la determinación de ésta.

5.- CONCLUSIONES

5.1.- Las parcelas estudiadas en el presente trabajo, muestran diferencias en cuanto a su historia de uso, incluso dentro de una misma serie. Estas diferencias generan una heterogeneidad, adicional, que se suma a la intrínseca producida por las condiciones ambientales en el área de estudio. La heterogeneidad total puede explicar la gran variación en los valores de los parámetros estudiados.

5.2.- El efecto de las prácticas agrícolas sobre la comunidad de macroinvertebrados edáficos del valle Las Piñuelas del Páramo de Gavidia, es evidentemente negativo, traduciéndose en una reducción considerable de la densidad, riqueza y diversidad de morfotipos. Los resultados también indican que durante el proceso sucesional, la macrofauna edáfica se recupera totalmente en cuanto a la densidad, en un tiempo de descanso igual o menor a 6 años, mientras que la riqueza de morfotipos y diversidad no evidencian recuperación alguna, hecho que se relaciona con la tendencia sucesional de la comunidad vegetal de la misma área de estudio. Esto complementa lo indicado en estudios anteriores llevados a cabo en este mismo ambiente, en los que se sugiere la necesidad de descansos más prolongados para lograr la recuperación del ecosistema.

5.3.- Se evidencia una relación positiva entre la comunidad de macroinvertebrados edáficos y la comunidad vegetal, en cuanto a riqueza de morfotipos y/o especies y a diversidad; así mismo se encontró una relación positiva entre la macrofauna y las propiedades edáficas, materia orgánica, capacidad de campo y relación carbono-nitrógeno.

5.4.- Se comprobó que la comunidad de macroinvertebrados edáficos varía en un gradiente de profundidad en el suelo, presentando los mayores valores de densidad, riqueza de morfotipos y diversidad en los primeros 10 cm de suelo y los menores en la profundidad comprendida entre 20 y 30 cm. Sin embargo, no se pudo determinar significativamente, qué o cuáles factores influyen en esta variación.

5.5.- La macrofauna edáfica tiene un importante rol en la recuperación de la fertilidad del suelo, los resultados obtenidos muestran diferencias en cuanto a la densidad de la edafofauna en parcelas de la misma edad, y nos indican que los procesos de recuperación no ocurren al mismo ritmo, por lo que algunas parcelas probablemente necesiten más años que otras para recuperarse.

5.7.- El incremento de la heterogeneidad espacial con el aumento del tiempo de descanso no se evidencia. Sin embargo, se observa marcadamente en el plano horizontal, influyendo en las tendencias sucesionales de cada serie seleccionada, y en el

plano vertical, determinando la distribución vertical de los macroinvertebrados edáficos. Se cree que la temperatura y su variación en un gradiente tanto horizontal como vertical, determina en gran parte esta heterogeneidad, por lo que se recomienda realizar estudios microclimáticos en el valle Las Piñuelas del Páramo de Gavidia, así como también realizar estudios sobre los aportes de nutrientes por la vegetación que expliquen la variación vertical en el suelo.

5.8.- Se sugiere que de los parámetros densidad y diversidad de la comunidad de macroinvertebrados edáficos, propuestos por Lavelle y colaboradores (1994), solo se debe usar en este ecosistema, la diversidad para indicar el estado del suelo.

5.9.- Los resultados obtenidos revelan la existencia de posibles morfotipos bioindicadores de calidad ambiental, teniéndose como indicadores de perturbación a Col15, Het2, Dip1 y Dip8 y de Páramo no intervenido a Col10, Ara6, Diplu1 y Col6. Sin embargo, se debe estudiar con mayor profundidad sus distribuciones y los factores que la determinan, antes de seleccionar a cualquiera de estos morfos como bioindicadores.

5.10.- Dada la heterogeneidad presentada en este ecosistema, se recomienda para estudios posteriores la selección del mayor número de muestras posibles.

6.- BIBLIOGRAFIA

- .- Anderson, J. e Ingram, J. 1998. **Tropical Soil Biology and Fertility. A Handbook of Methods**. Second Edition. CAB international. 221 pp.
- .- Aranguren, A. 1988. **Aspectos de la dinámica de nitrógeno en parcelas con diferente tiempo de descanso en el Páramo de Gavidia**. Trabajo especial de grado. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida - Venezuela. 149 pp.
- .- Azocar, A. 1974. **Análisis de las características de diferentes hábitats en la formación de Páramo**. Trabajo de ascenso a categoría de profesor asistente. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida - Venezuela. 72 pp .
- .- Behan, V. y Newton, G. 1999. **Liking soil biodiversity and ecosystem funtion - The taxonomic dilema**. Bio-Science. 49(2): 149 p
- .- Benckiser, G. 1997. General Introduction. En: Benckiser, G. (Ed.). **Fauna in Soil Ecosystems Recycling Processes, Nutrient Fluxes and Agricultural Production**. pp 1-6.
- .- Bequette, F. 1997. **A biological carpet**. UNESCO Curier. 50(6): 39.

- .- Berbesi, N. 1990. **Estrategias de asignación de biomasa y nutrientes en plantas de Páramo Andino, en un gradiente sucesional y sus variables sucesionales.** Trabajo Especial de Grado. Universidad de Los Andes. Mérida. 170 pp.
- .- Borror, D; De Long, D y Triplenhorn, C. 1981. **An introduction to the Study of insects.** 5th Edition. Saunders College Publishing. Philadelphia. pp 827.
- .- Casanova, E. 1996. **Introducción a la Ciencia del Suelo.** Universidad Central de Venezuela. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico. Caracas. 379 pp.
- .- Coleman, D. 1996. **Fundamentals of Soil Ecology.** Academic Press. California. 205 pp.
- .- Crossley, D. 1995. **Soil interactions. Soil Ecology.** Bio-Science. 45(3): 217 - 218 pp.
- .- Decaëns, T; Lavelle, P; Jimenez, J; Escobar, G y Rippstein, G. 1994. **Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental Llanos of Colombia.** European Journal of Soil Biology. 30 (4): 157-168 pp.
- .- Decaëns, T; Mariani, L; Lavelle, P. 1999. Soil surface macrofaunal communities associated with earthworm cast in grasslands of the Eastern Plains of Colombia. Applied Soil Ecology, 13: 87-100.
- .- Ecological Agriculture Projects. 1989. **An introduction to sustainable agriculture.** Agri-Science. 3-5.

- Ekschmitt, K.; Wolters, V.; Weber, M. 1997. Spiders, Carabids, and Staphylinids: The ecological potential of predatory macroarthropods. En: Benckiser, G. (Ed.). **Fauna in Soil Ecosystems: Recycling Processes, Nutrient Fluxes and Agricultural Production**. pp 307 - 361.

- Fassbender, H. 1980. **Química de Suelos, con Énfasis en los Suelos de América Latina**. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. San José, Costa Rica. 398 pp.

- García, M. y Chamorro, C. 1994. **Contribución al conocimiento de la dinámica temporal de la edafofauna en un bosque altoandino de la región de Monserrate**. En Mora-Osejo y Sturm (Eds.): **Estudios Ecológicos del Páramo y del Bosque Andino Cordillera Oriental de Colombia**. Academia Colombiana de Ciencias Naturales Exactas, Físicas y Naturales. Santafe de Bogotá. Colombia. 619-630 pp.

- Greig – Smith, P. 1964. **Quantitative Plant Ecology**. Second edition. London. 256 pp.

- Hill. 1985. **Soil fauna and agriculture: past findings and future priorities**. S.B. Quaest. Ent. 21:637-644.

- Huston, M. 1994. **Biological Diversity: the coexistence of species on Changing landscapes**. Cambridge University Press. 681 pp.

- Jaimes, V. 2000. **Estudio Ecológico de una Sucesión Secundaria y Mecanismos de Recuperación de la Fertilidad en Ecosistema de Páramo.** Tesis de maestría. ICAE. Universidad de Los Andes. Mérida. 162 pp.

- Jeffries, P. & Barea, J. 1994. **Biochemical cycling and arbuscular micorrhizas in the sustainability of plant-soil systems.** En: Gianinazzi, S. & Shüepf, H. (Eds.). **Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems.** Birkhäuser Verlag Basel. pp101 – 115.

- Krebs, C. 1985. **Ecología estudio de la distribución y la abundancia.** Segunda edición. Harla, S.A. México. 753 pp.

- Koehler, H. 1998. **Secondary succession of soil mesofauna: A thirteen year study.** Applied Soil Ecology, 9:81-86.

- Kogan, M. 1981. **Dynamics of insect adaptacions to soybeans: Impact of integrated pest management.** Environmental Entomology, 10 (3): 663-670.

- Lanfranco, D. 1981. **Estudios entomofaunísticos en el Archipiélago del Cabo de Hornos.** ANS. INST. PAT, 12: 229-238.

- Lavelle, P. no publicado. **Reaction of the human activities and global environmental changes.** ORSTON. France. 20 pp.

- Lavelle, P. 1983. **The Soil Fauna of Tropical Savannas. I. The Community Structure.** En: Bourlière, F. (Ed.). **Tropical Savannas.** Elsevier, Amsterdam. 477 – 484 pp.

- Lavelle, P. 1990. **Métodos de la extracción de la Fauna.** E.N.S. París. 2 pp.

- Lavelle, P; Lepage, M. y Cambefort, Y. 1993. **Soil Macrofauna.** En: Ingram & Anderson (Eds): **Tropical Soil Biology and Fertility. A Handbook of Methods.** CAB international. pp 44 – 46.

- Lavelle, P; Dangerfield, M; Fragoso, C; Eschenbrenner, V; Lopez, D; Pashanasi y B; Brussard, L. 1994. **The relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility.** En: Noomer, P. & Swift, M. (Eds.): **The Management of the Tropical Soil Biology and Fertility.** Wiley-Sayce Publicaciones. pp 137 – 169.

- Lavelle, P. 1997. **Faunal activities and soil processes: Adaptative strategies that determine ecosystem function.** Adv. Ecol. Res, 27 : 93-132.

- Llambí, L. 1997. **Recuperación de la Fertilidad en una sucesión en el Páramo: Biomasa Microbiana y Ciclaje de Nitrógeno.** Trabajo especial de grado. Universidad Simón Bolívar. Caracas. 128 pp.

- Llambí, L. y Sarmiento, L. 1998. **Biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria de los páramos venezolanos.** Ecotropicos 11 (1): 1-14.

- Lauer, W. 1979. **La composición de los páramos en la estructura del paisaje de Los Andes Tropicales.** En: Salgado-Labouriau (ed). El Medio Ambiente Páramo. Centro de Estudios Avanzados IVIC: Caracas. pp 29-45.

- Makeschin, F. 1997. **Earthworms (Lumbricidae: Oligochaeta): Important Promoters of Soil Development and Soil Fertility.** En: Benckiser, G. (Ed.). **Fauna in Soil Ecosystems: Recycling Processes, Nutrient Fluxes and Agricultural Production.** University Giessen. Alemania. pp 173 - 223.

- Mogollón, L. y Comerma, J. 1994. **Suelos de Venezuela.** Editorial Ex Libris, C. A. Caracas. 267 pp.

- Monasterio, M. 1980. **Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela.** En: Monasterio, M. (Ed.). **Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos.** Universidad de Los Andes Mérida-Venezuela. pp 93-159.

- Morales, S. 1995. **Actividad Micorrízica y Diversidad de Glomales en Parcelas de Diferentes estadios Sucesionales en el Páramo de Gavidia, Venezuela.** Trabajo especial de grado. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias. Mérida Venezuela. 96 pp.

- Odum, E; Sarmiento, F. 1998. **Ecología: el puente entre la ciencia y la sociedad.** McGraw-Hill Interamericana Editores S.A. de C.V. México. 343 pp.

- Oliver, I & Beattie, A. 1996. **Invertebrate Morphospecies as Surrogates for Species: A Case Study.** *Conservation Biology*. 10 (1): 99 - 109 pp.

- Oliver, I & Beattie, A. 1996. **Designing a Cost-Effective Invertebrate survey: a Test of Methods for Rapid Assessment of Biodiversity.** *Ecological Applications*, 6(2): 594 - 607 pp.

- Ramarkrishnan, P; Vitousek, P. 1989. **Ecosystem-level Processes and the Consequences of Biological Invasions.** En: Drake *et al.* (Eds.). **Biological Invasions a Global Perspective.** SCOPE. Wiley & Sons 281 – 286 pp.

- Ruiter, P.; Neutel, A.; Moore, J. 1997. Soil food web interactions and modeling. En: Benckiser, G. (Ed.): **Fauna in Soil Ecosystems: Recycling Processes, Nutrient Fluxes and Agricultural Production.** pp 363 – 386.

- Ruppert, E. y Barnes, R. 1996. **Zoología de los Invertebrados.** Sexta Edición. McGraw-Hill Interamericana. México. 1114 págs.

- Salamanca, N. y Chamorro C. 1994. **La edafofauna del páramo de Monserrate – Sector Hacienda “Santa Bárbara”- (Cundinamarca – Colombia).** En Mora-Osejo y Sturm (Eds.): **Estudios Ecológicos del Páramo y del Bosque Andino Cordillera Oriental de Colombia.** Academia Colombiana de Ciencias Naturales Exactas, Físicas y Naturales. Santafe de Bogotá. 619 - 630 pp.

- .- Sarmiento, L. y Monasterio, M. 1993. **Elementos para la interpretación ecológica de un sistema agrícola campesino de los páramos venezolanos.** En Rabey, M. (ed.): **El Uso Tradicional de los Recursos Naturales en Montañas: Tradición y Transformación.** UNESCO-ORCYT, Montevideo. pp 55-57.

- .- Sarmiento, L.; Monasterio, M. y Montilla, M. 1993. **Ecological bases, sustainability and current trends in traditional agriculture in the Venezuelan high Andes.** *Mountain Research and Development*, 13(2):167-176.

- .- Segnini, S. 1995. **Medición de la Diversidad de Especies.** En Alonso, M. (ED.). **La Biodiversidad Neotropical y la amenaza de las extinciones .** Cuadernos de Química Ecológica N° 4. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida. Venezuela. pp 95 - 118.

- .- Smith, J. 1995. **Die Auswirkungen der Intensivierung des Ackerbaus im Páramo de Gavidia –Landnutzunsandel an der oberen Anbaugrenze in den venezolanischen Anden.** Tesis de Grado. Universidad de Bonn. Alemania.

- .- Sturm, H. 1994. **Fauna.** En Mora-Osejo y Sturm (Eds.). **Estudios Ecológicos del Páramo y del Bosque Andino Cordillera Oriental de Colombia.** Academedia Colombiana de Ciencias Naturales Exactas, Físicas y Naturales. Santafe de Bogotá. pp 71-87.

- Swift, H.; Heal, O. y Aderson, J. 1979. **The influence of resource quality on decomposition processes.** En: **Descomposition in Terrestrial Ecosystems.** University of California Press. California. 372 pp.
- Wolters, V.; Ekschmitt, K. 1997. **Gastropods, Isopods, Diplopods, and Chilopods: Neglected Groups of the Decomposer Food Web.** En: Benckiser, G. (Ed.): **Fauna in Soil Ecosystems: Recycling Processes Nutrient Fluxes and Agricultural Production.** pp 265 – 306.

