

Citar como:

Jaimes, V., Sarmiento, L. 2003. Mecanismos de restauración de la fertilidad en una sucesión secundaria en el Páramo de Cruz Verde, Colombia. Memorias del Congreso Mundial de Páramos. Tomo II, pp. 900-916.

MECANISMOS DE RESTAURACIÓN DE LA FERTILIDAD EN UNA SUCESIÓN SECUNDARIA EN EL PÁRAMO DE CRUZ VERDE, COLOMBIA

Por Vilma Jaimes Sánchez, Lina Sarmiento Monasterio

RESUMEN

El presente trabajo se desarrolló en el Páramo de Cruz Verde, Colombia, a 3200 msnm. la investigación consistió en realizar una interpretación ecológica de algunos procesos involucrados en la sucesión secundaria luego del cultivo de papa, incluyendo el pastoreo. Los resultados corresponden al muestreo de seis edades sucesionales (diez meses después de la cosecha, parcelas de tres años, de 6-8 años, de 8-12 años, en sucesión avanzada de 12-15 años y parcelas de páramo natural sin evidencias de uso desde hace más de veinte años) en tres fincas diferentes para un total de 18 parcelas; se exceptúa el banco de semillas que se realizó en una finca donde se hizo un muestreo de quince réplicas por cada edad. El problema fue abordado en los siguientes aspectos: caracterización del sistema de producción; variación de las propiedades físico-químicas y del contenido de nitrógeno mineral y de la biomasa microbiana en muestras de suelo; la recuperación de los cambios en cobertura, formas de vida, riqueza y diversidad de las especies.

No se observó ninguna tendencia al aumento o disminución de los nutrientes a lo largo de la sucesión (a excepción del fósforo), por lo que se concluye que la recuperación de la fertilidad no se explica por la acumulación sucesional de los nutrientes en el suelo. Tampoco se encontró evidencia de acumulación del nitrógeno mineral; caso contrario ocurrió con la biomasa microbiana que presentó un comportamiento exponencial con aumentos significativos después de los doce años. Los resultados muestran que el aumento de la edad sucesional permite cambios estructurales en los que la recuperación de la fertilidad del sistema parece residir en el aumento de una población de microorganismos que acumulan y hacen más rápidamente disponible el nitrógeno mineral para las plantas, las cuales también muestran una tendencia clara de cambio hacia una mayor diversidad, composición y reemplazo de especies con mayores adaptaciones para la acumulación de nutrientes. El descanso largo no solamente implica una recuperación de la fertilidad del suelo, sino que conlleva una serie de beneficios para la estabilidad ecológica del ecosistema pues crea un mosaico de etapas sucesionales que favorecen la regeneración y aumentan la diversidad del páramo; además permite la existencia de una alta heterogeneidad espacial dando como resultado una apreciable diversidad de especies, funcional y del paisaje.

Palabras clave: diversidad, formas de vida, restauración fertilidad, sucesión secundaria.

ABSTRACT

The present work was developed in Cruz Verde páramo, Colombia, to 3,200 msnm and the central problem of investigation was to carry out an ecological interpretation of some processes involved in the secondary succession after potato's cultivation, in which shepherding is included. The results correspond to the sampling of six ages (10 months after the crop, 3 year-old parcels, of 6-8 years, 8-12 years old, in advanced succession 12-15 years old and

parcels of natural páramo without use evidences for more than 20 years) in three different properties for a total of 18 parcels. The problems were approached in four aspects: 1) it was carried out a characterization of the production system; 2) it was evaluated the variation of the physical-chemical properties and 3) of the content of mineral nitrogen and of the microbial biomass in soil samples; at level of the vegetation 4) the recovery of the changes was studied in cover, forms of life and diversity of the species.

Any tendency was not observed to the increase or decrease of the nutrients along the succession (to exception of the phosphorus), for what you concludes that the recovery of the fertility is not explained by the accumulation successional of the nutrients in the soil. Neither it was evidence of accumulation of the mineral nitrogen, contrary case it happened with the microbial biomass that presented an exponential behavior with significant increases after the 12 years. Our results show that the increase of the age successional allows structural changes in those that the recovery of the fertility of the system seems to reside in the increase of a population of microorganisms that accumulate and they make more quickly available the mineral nitrogen for the plants, which also show ago a clear tendency of change a bigger diversity, composition and substitution of species with more adaptations for the accumulation of nutrients. The long fallow not only implies a recovery of the fertility of the soil but rather it also bears since a series of benefits for the ecological stability of the ecosystem. The long fallow believes a mosaic of stages successional that favor the regeneration and they increase the diversity of the paramo it also allows the existence of a high space heterogeneity giving a high diversity of species, functional and of the landscape.

Key Words: diversity, life forms, old field succession, restoration fertility.

INTRODUCCIÓN

Actualmente, el ecosistema de páramo presenta un acelerado proceso de disturbio y fragmentación por los diferentes usos de tipo agrícola, ganadero y minero al que ha sido sometido. Una de las investigaciones más urgentes es la del efecto del disturbio generado por la disminución de los periodos de descanso con posterioridad al cultivo de papa, sobre la vegetación natural, que conducen a una degradación de las condiciones originales o aún al total reemplazo de los ecosistemas originales por formaciones secundarias que frecuentemente se mantienen en sucesiones detenidas. Estos factores llevan aceleradamente a la fragmentación de hábitats y a la pérdida de la diversidad biológica.

El problema central de investigación fue realizar una interpretación ecológica de algunos procesos involucrados en la sucesión secundaria luego del cultivo de papa y en la que se incluye el pastoreo durante la fase de descanso. En particular el interés radicó en hallar algunos de los mecanismos que están determinando los periodos de descanso y por lo tanto la recuperación de la fertilidad. Los resultados corresponden al muestreo de seis edades sucesionales y el problema se abordó en cuatro aspectos: 1) Se realizó una caracterización del sistema de producción; 2) Se evaluó la variación de las propiedades físico-químicas del suelo y 3) Así mismo se evaluó el contenido de nitrógeno mineral y de la biomasa microbiana en muestras de suelo. 4) A nivel de la vegetación se estudió la recuperación de los cambios en cobertura, formas de vida, riqueza y diversidad de las especies.

MÉTODOS

El área de estudio se localiza en el Páramo de Cruz Verde a 3.200 msnm, jurisdicción del municipio de Choachí, departamento de Cundinamarca, Colombia. El uso actual de la tierra es principalmente el cultivo de papa y el levantamiento de ganado de doble propósito. Los suelos corresponden a Inceptisoles que se han desarrollado a partir de cenizas volcánicas depositadas sobre arcillas (IGAC 1985). La precipitación promedio anual es de 1.254 mm y presenta un régimen monomodal de lluvias con una estación lluviosa entre los meses de marzo a diciembre y un periodo seco en enero y febrero. La temperatura media anual es de 8,4°C y varía mensualmente entre 6 a 10° C. La humedad relativa está por encima de 80% todos los meses y presenta un promedio de 91,7%. La vegetación natural está dominada por la comunidad de *Espeletia grandiflora* y *Calamagrostis effusa* Lozano y Schnetter (1976).

La caracterización del sistema de producción se realizó mediante encuestas con los pobladores de la región y observaciones de campo durante todo el ciclo agrícola en tres fincas escogidas para el estudio y por un periodo de dos años. Se trabajó siguiendo una cronosecuencia en la misma unidad de suelo y clima y se seleccionaron una serie de parcelas de vegetación en diferentes edades de sucesión que incluían una muestra de la comunidad original. Se escogieron tres fincas cada una con seis edades, una recién cosechada (1diez meses después de la cosecha), una de tres años, otra de 6-8 años, otra entre 8 y 12 años, otra parcela ya recuperada en sucesión avanzada de 12-15 años y una parcela de páramo natural sin evidencias de uso desde más de veinte años, por lo menos.

En cada una de las parcelas escogidas se realizaron los siguientes análisis:

- Análisis físico-químico de muestras de suelo: textura, densidad aparente, humedad, pH, CIC, y Bases, % de Carbono, fósforo disponible, aluminio y nitrógeno total.
- Análisis del contenido de nitrógeno mineral y de la biomasa microbiana en muestras de suelo: método de Kjeldahl y método de fumigación-extracción.
- Cambios en la cobertura, formas de vida, riqueza y diversidad de especies: método del cuadrado puntuado (Greig-Smith 1983), cálculos de los índices de riqueza absoluta de especies, índice de Shannon (H) y equidad (J).

Para determinar los cambios y las diferencias de cada una de las variables según la edad de sucesión, se evaluaron estadísticamente las diferencias según análisis de ANOVA paramétrico de dos vías. Las comparaciones de promedios se realizaron mediante la prueba de Duncan. La diferencia entre épocas climáticas se estableció con la prueba de t-student (Zar 1984). Además se realizaron análisis de correlación y regresión simple para estudiar las relaciones entre las variables y la edad sucesional.

Através de un enfoque ecosistémico se relacionó la distribución de las especies en relación con el medio ambiente mediante un análisis multivariado. Para visualizar la secuencia de las especies de mayor cobertura a lo largo de la sucesión y establecer más claramente especies indicadoras para cada edad se realizó un análisis de promedios ponderados o de la relación varianza-promedio (Jongman *et al.* 1995). La estructura de la vegetación también fue analizada según el método de TWINSpan (Hill *et al.* 1979).

RESULTADOS

Sistema de producción

En el Páramo de Cruz Verde el cultivo de la papa es el renglón dominante. Se comercializan dos variedades de papa: la variedad “parda-pastusa” y la “papa criolla”. También se siembran otras especies de tubérculos como “cubios” (*Tropaeolum tuberosum*), “ibias” (*Oxalis tuberosa*) y los “ullucus” (*Ullucus tuberosus*) en huertas pequeñas o en los surcos de donde se ha sacado la papa; más para autoconsumo o para la venta en la plaza de mercado.

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

La parcela se trabaja siguiendo una serie de prácticas asociadas a un calendario agrícola anual. Comienza con la preparación del terreno durante la época seca (diciembre-febrero), se ara la tierra con el uso de tractor. La fertilización química y el encalado se realizan inmediatamente después de sembrar los tubérculos. Durante el cultivo se realizan tres fumigadas. La primera aplicación se hace al mes, en el momento de la emergencia de las primeras hojas; la segunda a los tres meses y la última en la etapa final cuando las plantas ya inician la madurez.

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

Después de la cosecha, sigue una fase de sucesión-regeneración pastoreada. Como complemento de la producción en el ciclo agrícola se realiza también la cría de ganado vacuno para leche y carne, algunos equinos para carga, unos pocos ovinos para lana; algunos campesinos crían cerdos.

A veces se siembra semilla del pasto *Antoxantum odorantum* (pasto oloroso) para que disminuya la alta competencia que realiza *Rumex acetocella* (pasto rojo), que es considerada una maleza muy agresiva y muy poco palatable para el ganado. Como pasto de forraje también se siembra *Holcus lanatus* (pasto azul) y *Poa pratensis* (poa) pero son pastos más delicados en su manejo. Si no se siembra la semilla de estos pastos, la regeneración natural lleva a que aproximadamente a los tres años ya domine *Antoxantum odorantum*.

El ganado debe ser rotado de potrero cada cuatro meses. Cuando se requiere mejorar el potrero se ara la tierra y se le aplica cal nuevamente.

Suelos

Las características físico-químicas de los suelos analizados se resumen en la tabla 1. Presentaron alto porcentaje de arena, alto contenido de humedad relativa incluso por encima del 100% con pequeñas diferencias entre la época húmeda y la época seca. Respecto a las

características químicas se encontraron diferencias entre las edades sucesionales para el pH ($P= 0.01$), el contenido de aluminio ($P= 0.04$) mientras que la CIC, C, el P, N y el contenido de las bases no responden al tiempo sucesional. Los suelos tienen un alto contenido de materia orgánica, pH extremadamente ácido, bajo contenido de bases intercambiables excepto para los niveles de potasio, alta capacidad de intercambio catiónico, toxicidad en aluminio para las plantas y muy bajos niveles de fósforo asimilable.

Solo se observó una tendencia con la edad para las variables: contenido de fósforo ($R^2= 0.28$, $P= 0.01$), del pH ($R^2= 0.35$, $P= 0.01$) y del sodio ($R^2= 0.23$, $P= 0.03$) y en las variables físicas para la densidad aparente ($R^2= 0.20$, $P= 0.03$) y el aluminio ($R^2= 0.19$, $P= 0.03$).

Resultados de las pruebas estadísticas. N=18

VARIABLES	PROMEDIO	MÍNIMO-MÁXIMO	DIFERENCIAS ENTRE EDADES SUCESIÓN ANOVA	CORRELACIÓN Y REGRESIÓN LINEAL-EDAD
% Arena	57.1	50 - 74	p= 0.08	
% Limo	24.7	8 - 34	p= 0.15	
% Arcilla	18.1	10 - 3 8	p= 0.36	
Densidad aparente g/cm ³	0.54	0.32 - .78	p= 0.11	r=-0.49 p= 0.02 R ² = 0.20 p= 0.03
Humedad %	Lluvias 133.2 % Seca 124.21 %	Lluvias 98.7-177.1 Seca 78.8 - 180.4	Lluvias p= 0.98 Seca p= 0.85 Entre épocas p= 0.01	
PH	4.52	3.8 - 5.2	p= 0.01	r=-0.58 p= 0.01 R ² = 0.35 p= 0.01
Aluminio meq/100gr	7.77	6.1 - 10.33	p= 0.04	r=+0.49 p= 0.04 R ² = 0.19 p= 0.03
CIC meq/100gr	72.37	44.8 - 93.7	p= 0.99	
Ca meq/100gr	0.76	0.4 - 1.47	p= 0.10	
Mg meq/100gr	0.65	0.47 -1.03	p= 0.12	
Na meq/100gr	0.12	0.1 - 0.21	p= 0.26	r=+0.52 p= 0.03 R ² = 0.23 p= 0.03
K meq/100gr	0.54	0.47 - 0.78	p= 0.29	
Bases totales meq/100gr	2.21	1.37 - 3.2	p= 0.06	
%Satura. Bases	3.21	1.93 - 3.67	p= 0.12	
P Ppm	16.22	4 - 28.67	p= 0.11	r=-0.61 p= 0.01 R ² = 0.28 p= 0.01
C orgánico %	14.35	11.9 - 18.9	p= 0.08	
Nitrógeno Total %	1.35	0.98 - 1.78	p= 0.87	

Tabla 1. Resumen de las características físico-químicas del suelo. Páramo de Cruz Verde.

Comportamiento del nitrógeno mineral a lo largo de la sucesión

Comparación entre época de lluvias-época seca

El contenido de nitrógeno mineral total solamente se encontraron diferencias significativas entre épocas climáticas en la edad de tres años ($P= 0.02$) y altamente significativas en >20 años ($P<0.001$). En el contenido de amonio se registraron diferencias significativas en las

edades: diez meses ($P= 0.05$), 3 años ($P= 0.04$) y diferencias altamente significativas en la edad: >20 años ($P<0.001$). En el contenido de nitratos no se presentaron diferencias para ninguna de las edades sucesionales. En el páramo natural, > de 20 años de edad, no se registró la presencia de esta forma de nitrógeno en ninguna de las épocas. Los resultados se presentan en la tabla 2.

VARIABLES	ÉPOCA LLUVIAS		ÉPOCA SECA		ENTRE EDADES	ENTRE ÉPOCAS
	PROMEDIO	MIN - MAX	PROMEDIO	MIN - MAX		
N mineral Total ppm	8.02	2.25 – 19.41	1.35	0 – 4.65	Lluvias p=0.47 Seca p= 0.85	>20 años, p= 0.005
NH ₄ ppm	5.74	0.8 – 13.8	0.84	0 – 3.33	Lluvias p=0.64 Seca p= 0.58	10 meses, p= 0.005 >20 años, p= 0.001
NO ₃ ppm	2.28	0 – 11.24	0.35	0 – 3.95	Lluvias p=0.68 Seca p= 0.74	
% NH ₄	77.69	28 – 100	64.06	0 – 100	Lluvias p=0.80 Seca p= 0.16	>20 años, p=0.001
% NO ₃	10.94	0 - 85	22.31	0 - 72	Lluvias p=0.80 Seca p= 0.52	
NBM mg/Kg	293	185.9 – 434.19	329	189.01- 515.28	Lluvias p=0.04 Seca p= 0.03	
NBM/NT %	2.3	1.91 – 3.24	2.5	1.8 – 3.84	Lluvias p=0.11 Seca p= 0.001	
NBM g/m ²	32.7	18.18 – 58.19	36.1	26.46 – 55.33	Lluvias p=0.17 Seca p= 0.005	

Tabla 2. Resultados del comportamiento del nitrógeno mineral y del nitrógeno en la biomasa microbiana en muestras de suelo. Los resultados corresponden a la época seca y la época de lluvias. Páramo de Cruz Verde. Resultados de las pruebas de ANOVA y t-tests.

Comparación entre edades sucesionales

No se encontraron diferencias significativas entre las edades sucesionales para ninguna de las épocas climáticas. En las dos épocas climáticas, los contenidos de amonio siempre son mayores y son el doble o más de los contenidos de nitratos. Respecto a las relaciones en porcentajes del nitrógeno mineral, en la época de lluvias el amonio representa entre el 67 y el 100% y en la época seca entre el 55 y el 100%; para la época de lluvias, en el páramo regenerado el nitrógeno mineral está totalmente (100%) en forma de amonio y en la época seca no se detectó nitrógeno mineral. Solo se hallaron diferencias altamente significativas entre épocas climáticas para el porcentaje de amonio en la edad >20 años ($P < 0.001$).

Comportamiento de la biomasa microbiana a lo largo de la sucesión

Los valores promedio de N en la BM obtenidos en este estudio fueron de $293,57 \pm 84,4$ mg/Kg en la época de lluvias y $329 \pm 101,49$ mg/Kg en la época seca. Los valores más altos se observaron para las edades > de 20 años de descanso (434,19 ppm en la época de lluvias y 515,28 ppm en la época seca) y el valor mínimo se encontró para la edad de tres años de descanso en la época de lluvias (226,89 ppm). La correlación entre la edad y contenido de nitrógeno en la BM fue significativa en las dos épocas climáticas y mediante el análisis de regresión se encontraron mejores ajustes a modelos exponenciales (figura 1). En la época de lluvias el modelo explicó el 47,2% de la varianza y en la época seca el 58,9%.

Se hallaron diferencias significativas entre edades sucesionales para las dos épocas climáticas (época de lluvias, $P = 0,04$ y época seca, $P = 0,03$). Para los suelos fumigados también se presentaron diferencias significativas entre las edades y para las dos épocas climáticas; los resultados de las significancias se expresan en la tabla 2. La comparación mediante la prueba t no encontró diferencias significativas para el contenido de nitrógeno en la BM entre épocas climáticas en ninguna edad de la sucesión.

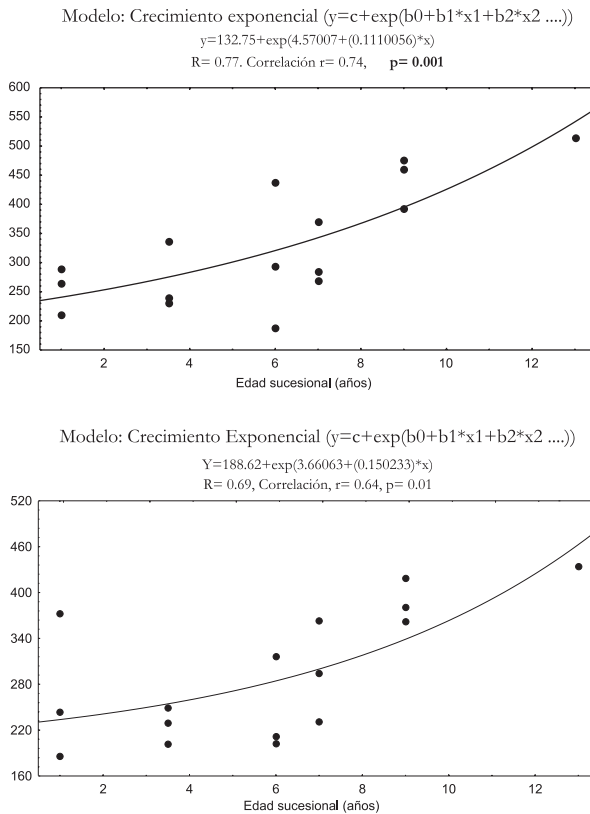


Figura 1. Variación del contenido de nitrógeno en la biomasa microbiana en mg/Kg de acuerdo a la edad sucesional para la época de lluvias y la época seca. Páramo de Cruz Verde.

En la época seca se presentaron diferencias muy significativas ($P=0,001$) entre las edades de la sucesión, y la prueba de comparación de promedios mostró diferencias muy significativas ($P<0,01$) entre las edades 10 meses, 3, 6-8, 8-12 años y las edades de mayor tiempo sucesional 12-15 y >20 años (tabla 2). En cuanto a la proporción de N en la BM respecto al contenido de N total se obtuvo un promedio de $2,3\% \pm 0,77$ y $2,5\% \pm 0,76$ para la época húmeda y la época seca respectivamente. Para la época seca se encontró ajuste lineal significativo ($R^2=0,66$, $P<0,001$).

El cálculo del contenido de N en la BM expresado en g/m^2 se realizó teniendo en cuenta la densidad aparente y 20 cm como profundidad promedio del horizonte orgánico del suelo. El promedio total de todas las parcelas fue $32,7 g/m^2 \pm 11,93$ para la época de lluvias y de $36,1 g/m^2 \pm 11,09$ para la época seca. Estos valores exceden ampliamente los requerimientos mínimos de N para el cultivo de la papa ($11,87 g/m^2$, según Sarmiento 1995). Los mayores valores promedio se observan en las edades más avanzadas de la sucesión. Diferencias muy significativas entre las edades solo se encontraron en la época seca y la prueba de comparación de promedios nuevamente solo encuentra diferencias muy significativas ($P=0,01$) entre las edades 10 meses, 3, 6-8, 8-12 años y las edades de mayor tiempo sucesional 12-15 y >20 años.

Análisis de los cambios de la vegetación a través de la sucesión

Diversidad de las especies

El número total de especies encontradas incluyendo los musgos, hepáticas y líquenes fue 133. Están distribuidas en 29 familias de las cuales dos familias se encuentran mejor representadas tanto en géneros como en especies: Asteraceae (25 especies) y Poaceae (17 especies). El menor número de especies (13) se encontró en la edad de 10 meses de sucesión y aumentó a un máximo de 28 especies en el páramo natural a la edad >de 20 años. Entre edades sucesionales se presentaron diferencias muy significativas ($P=0,01$) en el número de especies.

Los resultados mostraron que la diversidad aumenta con la edad de la sucesión, ajuste lineal altamente significativo ($R^2=0,67$, $P<0,001$). Los resultados de diversidad obtenidos a partir de la estimación del índice de Shannon también aumentan su valor con la edad sucesional. En las edades de 8-12 y 12-15 años los valores se igualan para luego aumentar nuevamente en la edad >20 años donde alcanza la mayor diversidad (2,45). Además se presentó una regresión positiva altamente significativa entre el índice de Shannon y la edad de la sucesión ($R^2=0,51$, $P<0,001$). El mejor ajuste de los datos por estimación logarítmica correspondió a una curva exponencial con un aumento muy rápido de la diversidad en las primeras edades y luego más lento a partir de los ocho años.

La uniformidad de la distribución del número de individuos en cada especie representada por los resultados de equidad mostró para todas las edades valores intermedios (0,3 – 0,5). Igualmente, en los valores de equidad se presentaron diferencias muy significativas ($P=0,01$) entre las edades sucesionales. A partir de los ocho años los valores de equidad son iguales 0,5 lo que estaría indicando un patrón igual de distribución de los individuos entre las diferentes especies. En la equidad también se presentó una regresión positiva altamente significativa ($R^2=0,65$, $P<0,001$) con la edad de la sucesión y el mejor ajuste de los datos por estimación logarítmica correspondió a una curva exponencial con un aumento muy rápido de la diversidad en las primeras edades y luego más lento a partir de los ocho años.

Especies exclusivas para una sola edad sucesional

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

Las especies exclusivas para cada una de las edades son:

- Edad 10 meses: las hierbas *Arenaria serpyllifolia*, *Cerastium sp1*, *Cerastium sp2*, *Galinsoga sp.*, *Plantago sp.*, *Stellaria recurvata*, las gramíneas *Eragrostis sp.*, *Lolium sp.*
- Edad 3 años: las hierbas *Gnaphalium af. paramorum* y *Gnaphalium sp.*
- Edad 6-8 años: la gramínea *Agrostis breviculmis* y las hierbas *Salvia palaefolia* y *Veronica serpyllifolia*.
- Edad 8-12 años: la hierba *Pentacalia gracilis*.

• Edad 12-15 años: las hierbas *Castilleja integrifolia*, *Pentacalia sp.*, los arbustos *Pernettya hirta* y *Gautheria hapalotrichia*. Las gramíneas *Agrostis toluensis* y *Cortaderia nitida*. La hepática *Heteroscyphus polyblepharis*. El musgo *Hypnum sp.* Los licopodios *Huperzia*, *Lycopodium sp.*, *Lycopodium clavatum* y el líquen *Cladonia rangiferina*.

• Edad > 20 años: los arbustos *Aragoa abietina*, *Diplostebium phylloides*, *Diplostebium revolutum*, *Pentacalia abietina*, *Pentacalia gynoixioides*, *Pentacalia nitida*. Las hierbas, *Eryngium humile*, *Lobelia tenera*, *Oritrophium peruvianum*, *Puya goudotiana*, *Puya nitida*. La cyperacea *Carex tristicha*. Las hepáticas *Breutelia sp1.*, *Hepaticae sp1.*, *Lepidozia sp.* Los musgos *Racocarpus sp.* y *Sphagnum magellanicum*.

Los resultados del análisis con TWISPAN mostraron la formación de cinco comunidades, el código para la edad sucesional indica la edad y el número de la réplica (Ej. E121 es la réplica 1 de unas parcela de 12 años).

I *Calamagrostis effusa-Espeletia grandiflora*.

Edades: E202, E203.

II *Calamagrostis effusa-Espeletia argentea*.

Edades: E121, E122, E123, E201.

III *Espeletia argentea-Anthoxantum odoratum*.

Edades: E81, E82, E83.

IV *Anthoxantum odoratum-Agrostis trichodes*.

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

V *Rumex acetosella-Agrostis humboldtiana*.

Edades: E101, E102, E103, E32.

Análisis por formas de vida

En las primeras edades de la sucesión se reconocieron cinco formas de vida las que incrementan a nueve en las edades de 12-15 y >de 20 años, aumentando también en diversidad de especies y a la vez presentando una mayor estratificación (figura 2).

También es importante llamar la atención sobre la presencia de los musgos durante todo el desarrollo sucesional. Los mayores valores promedio de cobertura se encontraron en la edad de tres años (37,44) y en la edad >20 años (31,67) donde *Breutelia chrysea* es la especie más importante porque aporta mayor cobertura (figura 2).

En la forma de vida de las hierbas se incluyeron las plantas no lignificadas en todos sus órganos, tanto aéreos como subterráneos, como: *Stellaria recurvata*, *Stachys elliptica*, *Halenia asclepiadae*, *Bidens triplinervia*. Constituye la forma de vida dominante en el inicio de la sucesión (figura 3). La especie *Mellilotus sp.* solo está presente en las edades de diez meses y tres años

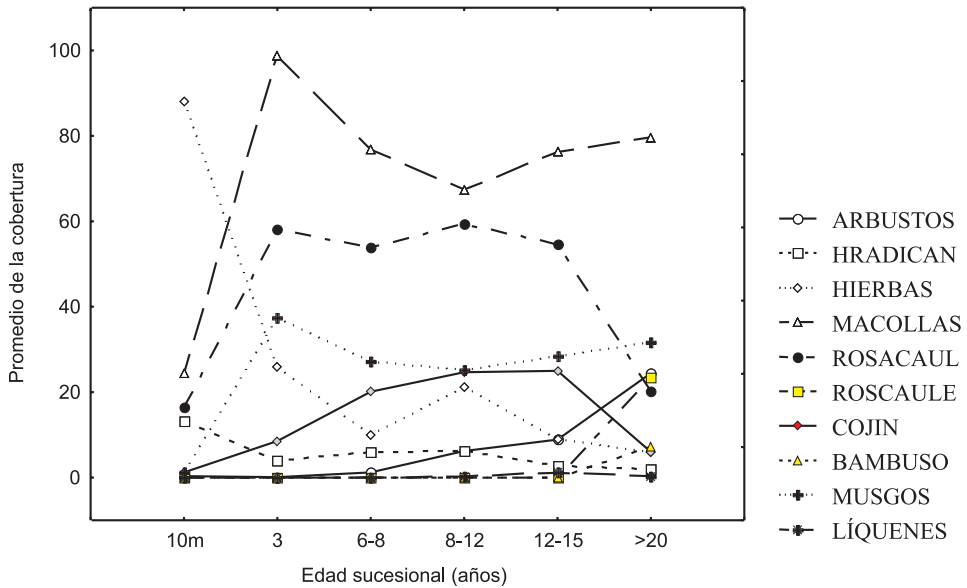


Figura 2. Variación de las formas de vida para cada una de las edades sucesionales. En el eje se muestra el promedio de la cobertura para cada forma de vida en 100 m2. Páramo de Cruz Verde.

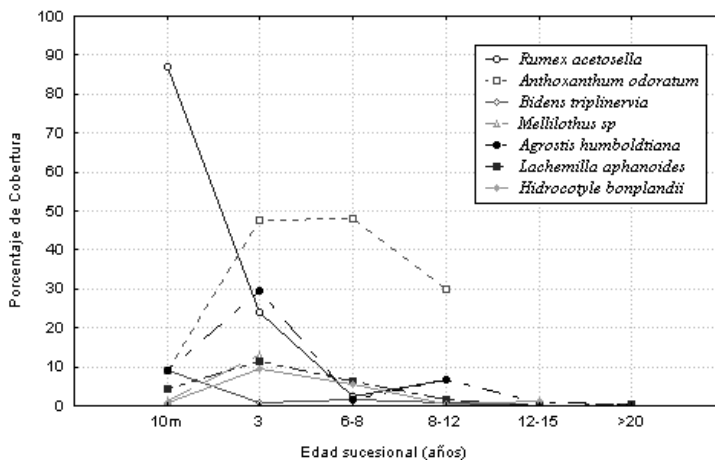


Figura 3. Variación de la cobertura de las especies tempranas más abundantes según la edad sucesional. Páramo de Cruz Verde

donde alcanza un porcentaje máximo de cobertura de 13% (figura 3). Esta especie no es común en la sucesión y solo presentó alta cobertura en una de las fincas en donde había sido sembrada manualmente por el agricultor.

Las hierbas radicantes incluyen las plantas que crecen extendiendo los tallos rasantes sobre el suelo y/o con rizomas o estolones bajo los primeros centímetros del suelo como *Rumex acetosella*, *Sysirinchum jamesonii*, *Carex pygmaea*, *Carex bonplandii* y *Rhynchospora macrobeta*. *Rumex acetosella* es la especie que alcanza mayor cobertura, con un promedio de 87% a la edad de diez meses para luego disminuir drásticamente a 24% a los tres años y posteriormente desaparecer (figura 3).

Las macollas están presentes durante todas las edades sucesionales con altos porcentajes de cobertura y están representadas principalmente por gramíneas en las que hay un reemplazo de especies según la edad. A los diez meses y a los tres años los mayores porcentajes de cobertura lo aportan *Anthoxanthum odoratum* y *Agrostis humboldtiana* (figura 4). En las edades 6-8 y 8-12 años sigue siendo importante en cobertura *Anthoxanthum odoratum* y aumentan las especies *Paspalum birtum* y *Agrostis trichodes* (figura 4). Al final de la sucesión y en las parcelas del páramo regenerado la mayor cobertura de las macollas lo aportan las especies nativas *Calamagrostis effusa* y *Festuca dolicophylla* (figura 5).

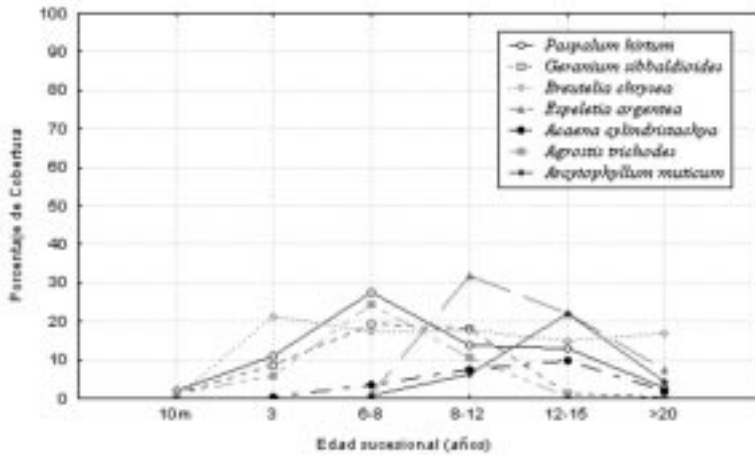


Figura 4. Variación del porcentaje de cobertura para las especies intermedias más importantes según la edad sucesional. Páramo de Cruz Verde.

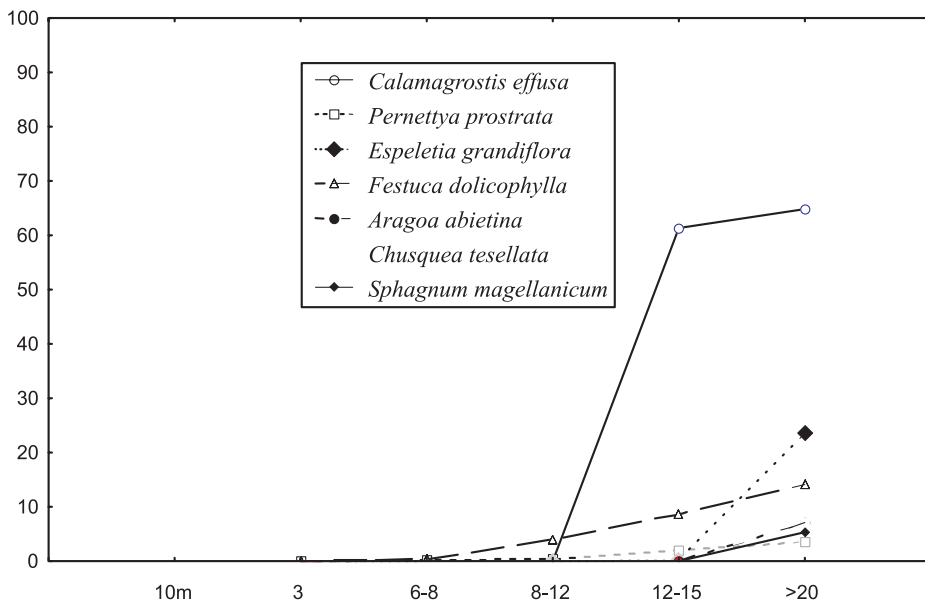


Figura 5. Variación del porcentaje de cobertura para las especies tardías más abundantes según la edad sucesional. Páramo de Cruz Verde.

La cobertura de los arbustos es más importante en la edad >20 años; los pocos contactos evaluados a los diez meses corresponden a retoños de cepas que permanecen después del arado, como fue el caso de *Ageratina gracilis* y *Pentacalia vaccinioides*. Las especies con mayor cobertura al final de la sucesión fueron *Pernettya prostrata* y *Aragoa abietina*. Los líquenes presentaron porcentajes muy bajos de cobertura y están presentes al final de la sucesión (figura 5).

La forma de roseta caulescente representada por la especie *Espeletia grandiflora* sólo está como adulto en el páramo regenerado (figuras 2 y 5). Las rosetas acaulescentes presentaron gran variación en el número de especies, su promedio de cobertura es más bajo al inicio y al final de la sucesión y en las edades intermedias alcanzan valores similares (figura 4). A esta forma de vida corresponden las especies *Espeletia argentea*, *Paepalanthus columbiensis*, *Acaena cylindristachia*, *Paepalanthus karstenii* y *Lachemilla aphanoides*.

Las especies *Hydrocotyle bonplandii* y *L. aphanoides* presentan el mismo comportamiento, con bajos porcentajes al inicio de la sucesión y con sus máximos a la edad de tres años (9 y 11% respectivamente) para luego disminuir en las siguientes edades. *L. aphanoides* se presenta ocasionalmente en el páramo regenerado (figura 3). *E. argentea* comienza a aparecer a los seis años y su máximo de cobertura lo alcanza a los ocho años (32%) para luego disminuir a 8% en el páramo regenerado. *A. cylindristachya* aparece a los tres años y alcanza su máximo de cobertura (10%) a los doce años para disminuir posteriormente al 2% (figura 4).

Como representante de la forma de vida bambusoide tenemos únicamente a *Chusquea tessellata*, la cual está presente únicamente en el páramo regenerado (figuras 2 y 5). La dominancia de esta forma de vida en la fisonomía de la vegetación es indicadora de páramos húmedos (Cleef 1981).

Las plantas formadoras de cojines están representadas por un conjunto de especies que forman ya sea pequeños cojines o grandes masas compactas. Por ejemplo *Oreobulus venezuelensis*, *Arcytophyllum muticum* y *Geranium siboldioides*. Las formas en cojín están presentes en todas las edades pero son más importantes en las edades de 8-12 y 12-15 años, disminuyendo en importancia al final de la sucesión (figura 2). *A. muticum*, alcanza el máximo de cobertura (22%) a los doce años y *G. siboldioides* alcanza un 28% a los seis años; en el páramo natural son especies muy escasas (figura 4).

DISCUSIÓN

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

En la densidad aparente, aunque no se presentaron diferencias significativas, el valor más alto correspondió a las parcelas con menos tiempo de descanso y el más bajo a las parcelas con mayor tiempo. La disminución podría ser el efecto de la compactación del suelo cuando el tractor realiza la preparación del terreno y del pisoteo del ganado que se concentra al inicio de la sucesión.

Los mayores valores del pH para las edades de 3, 6-8 años que presentaron diferencias con el páramo natural >20 años podrían ser la respuesta de un efecto residual del encalado que tiene lugar durante la fase del cultivo de papa. El objetivo principal del encalado es neutralizar el aluminio intercambiable elevando el valor de pH; también ayuda a estimular la descomposición de la materia orgánica, mejora la estructura del suelo, mejora la disponibilidad de nutrientes y las condiciones de vida de los microorganismos.

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

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

La baja saturación de bases y la no acumulación en el suelo de nitrógeno y fósforo podría explicarse por ser éstos rápidamente absorbidos por la vegetación sucesional en pleno desarrollo, acumulándose de esta manera en la biomasa vegetal y no en el suelo.

La disminución en el contenido de fósforo también puede ser explicada por una alta fijación con compuestos de la materia orgánica que lo convierten en formas no asimilables.

Los cambios que podrían estar ocurriendo en este compartimiento son pequeños con relación al gran tamaño de la materia orgánica principal fuente de nutrientes y por lo tanto son difíciles de detectar.

Análisis del nitrógeno mineral

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

Se encontraron mayores valores para el amonio en todas las edades, no hay tendencias sucesionales y no se encontró disminución del contenido de nitratos. La hipótesis de disminución de la nitrificación a lo largo de la sucesión en suelos de páramo es sugerida por los resultados de Sarmiento (1995) de una acumulación de amonio y disminución de nitrato en las parcelas recuperadas respecto a las agotadas. La disminución contribuiría a disminuir las pérdidas de N por denitrificación y por lavado.

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

Comportamiento del nitrógeno en la biomasa microbiana

En este trabajo se confirmó la hipótesis de Sarmiento (1995): el nitrógeno contenido en la biomasa microbiana aumenta con la edad sucesional y además se demostró que la biomasa microbiana es el principal reservorio del nitrógeno potencialmente disponible y podría ser utilizado como indicador de la recuperación de la fertilidad del suelo.

En los resultados de este trabajo se hallaron valores bastante mayores de 32,79 g/m² en la época de lluvias y 36,1 g/m² en la época seca. Por otra parte, en ecosistemas tropicales de bosques secos y húmedos, sábanas y pastizales se han encontrado rangos entre 2,6 a 19,1 g/m² (Brown *et al.* 1994). Los resultados para el Páramo de Cruz Verde amplían significativamente este rango. Al parecer hay una tendencia de mayores valores de la biomasa microbiana en zonas con climas en los que se presentan bajas temperaturas y alta acumulación de materia orgánica. Sin embargo, existe alta variación en los valores encontrados en el páramo; para Cruz Verde exceden en casi diez veces los encontrados en el Páramo de Gavidia. Este comportamiento revela que diferencias en las características físico-químicas del suelo, en la topografía del terreno, en el contenido de humedad del suelo así como pequeños cambios que ocurren durante la fase del cultivo influyen significativamente en los valores de la biomasa microbiana.

Cambios en la vegetación a través de la sucesión

La riqueza de especies mostró un crecimiento lineal y el índice de Shannon y la equidad mostraron una tendencia a un aumento exponencial, con un crecimiento muy rápido al inicio de la sucesión y luego más lento con puntos de inflexión entre ocho y quince años, lo que implica que con descansos menores la riqueza, diversidad y equidad se verían afectadas. El parámetro más sensible y que tarda más tiempo en restablecerse es la riqueza.

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

Es así como en las edades 8-12 y 12-15 años se presentó igual valor de diversidad del Índice de Shannon, 2,39 y 2,38 respectivamente y a partir de los ocho años de edad los valores de Equidad son iguales, 0,5. Entonces podría pensarse que bajo las condiciones de manejo actual la diversidad del páramo se recupera a los ocho años de descanso lo que no es cierto cuando se analiza la proporción entre especies nativas-especies introducidas. Para examinar este problema se realizó una comparación entre especies introducidas respecto a las nativas para cada una de las edades sucesionales. Se calculó el número promedio de contactos por edad para cada tipo de especies introducidas y nativas y se expresó en números absolutos y en proporciones relativas al número total.

Se observó que en etapas intermedias como las presentes en la edad 8-12 años con intensidades bajas de pastoreo existe una ligera tendencia a aumentar el número de taxa. Sin embargo en las edades 3 y 6-8 años con pastoreo intenso a moderado la riqueza de especies es menor y el porcentaje de especies introducidas mayor. En las edades con influencia de pastoreo existe una buena proporción de especies introducidas (23-13%) que solo disminuyen a un 0,8-0,4% después de los doce años de sucesión.

Esta tendencia también podría ser explicada por mayor diversidad de especies pioneras con mejores atributos para una rápida colonización en las etapas tempranas. Este aspecto es muy importante cuando se consideran opciones de manejo del páramo, ya que no solo es importante mantener una diversidad alta sino que el tipo de especie tiene más valor.

Los resultados de la recuperación de la vegetación y de las comunidades naturales del páramo podrían ser explicados por disminución del disturbio inicial como el arado y el pastoreo, causante de una heterogeneidad espacial y temporal en la estructura de la comunidad inicial que favorece a unas especies y logra la destrucción, daño o desplazamiento de otras y a la vez proporciona nuevos espacios para que se establezcan nuevas especies aumentando de esta forma la diversidad y equidad; pero, principalmente, el tiempo sucesional con descansos largos y el mantenimiento de un mosaico de parcelas en diferentes edades sucesionales garantizan una heterogeneidad espacial y por lo tanto recuperación de las especies propias del páramo.

Las formas de vida presentes en las edades más avanzadas de la sucesión presentan adaptaciones especializadas a nivel de todas las estructuras aéreas y subterráneas como respuesta a las fuerzas selectivas que operan en el páramo. Las rosetas acaules y caulescentes, las macollas y los arbustos se presentan como formas de alta especialización en la captura, alocaión, mecanismos de protección de los meristemos, de acumulación de necromasa en pie y liberación lenta de nutrientes.

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

Los cambios en la composición de especies a través de la sucesión coinciden con los cambios encontrados en otros estudios: en las fases iniciales dominan las especies pioneras como *Rumex acetosella*, *Anthoxanthum odoratum* después aparecen *Lachemilla sp.*, *Agrostis trichodes*, *Geranium sibbaldoides* y *Espeletia argentea*. los arbustos de *Hypericum juniperinum* e *Hypericum mexicanum*, *Pernettya prostrata* y *Pernettya hirta*, la gramínea nativa *Calamagrostis effusa* y especies

de *Espeletia grandiflora* solamente comienzan a parecer después de los doce años. Ferwerda (1987) estima que para que una parcela alcance la fisonomía de la vegetación natural deben transcurrir por lo menos quince años.

Con los resultados presentados se demuestra que durante el descanso la sucesión secundaria puede restaurar la comunidad original o puede progresar a un estado estable alternativo. Las características de un ecosistema relativamente estable y sus procesos reflejan una progresión que se refleja tanto en la comunidad microbiana del suelo como en la comunidad de plantas. Este es el caso de las comunidades de *Calamagrostis effusa*-*Espeletia grandiflora* y *Calamagrostis effusa*-*Espeletia argentea* que mostraron un notable desarrollo de la biomasa microbiana en comparación con las comunidades presentes en las edades más tempranas de la sucesión. Durante el transcurso de la sucesión existe un reemplazo de las especies muy evidente siendo la secuencia de éstas especies bastante predecible lo que permite identificar especies indicadoras de las diferentes etapas de la sucesión.

Otras variables edáficas no mostraron ninguna tendencia a la acumulación o disminución a través del desarrollo de la sucesión, indicando que la recuperación de la fertilidad del sistema reside en la recuperación de una población de microorganismos que acumulan y hacen más rápidamente disponible el nitrógeno mineral para las plantas, que también muestran una tendencia clara de cambio en diversidad, composición y reemplazo de especies con mayores adaptaciones para la acumulación de nutrientes y de energía en la biomasa vegetal.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico CDCHT de la Universidad de los Andes por la financiación otorgada a este proyecto. A los Biólogos David Rivera y Orlando Vargas por sus comentarios y aportes. A las Familias del Páramo de Cruz Verde que de una forma desinteresada compartieron sus labores diarias y nos permitieron trabajar en sus fincas.

LITERATURA CITADA

Aranguren, A. 1988. Aspectos de la dinámica del nitrógeno en parcelas con diferente tiempo de descanso en el Páramo de Gavidia. Tesis de Grado, Facultad de Ciencias, ULA. Mérida. Venezuela. 149 p.

Brown, S., J.M. Anderson, P.L. Woomer, M.J. Swift & E. Barrios. 1994. Soil biological processes in tropical ecosystems. In: The biological management of tropical soil fertility. (P.L. Woomer and N.H. Swift eds.). A Wiley-Sayce Publication. 15-45 p.

Greig-Smith, P. 1983. Quantitative plant ecology. University of California. Great Britain.

Hill, M.O. 1979. Twinspan-Fortran Program for Arranging Multivariate Data in an Ordered two way table by classification of the individuals and the Attributes. Cornell University, Department of Ecology and Systematics, Ithaca, New York.

Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC). 1979. Métodos analíticos del Laboratorio de suelos. Subdirección Agrológica. Cuarta edición. 664p.

1985. Estudio general de suelos del oriente de Cundinamarca y municipio de Umbita (Boyacá). Bogotá. Subdirección Agrológica. 620 pp.
- Jongman, R.H.G., C.J.F. Ter braak & O.F.R. Van tongeren. 1995. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press. Great Britain at Biddles.
- LLambi, L.D. & Sarmiento L. 1998. Biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria de los páramos venezolanos. *Ecotrópicos* 11(1): 1-14.
- Lozano, G. & R. Schnetter. 1976. Estudios ecológicos en el Páramo de Cruz Verde, Colombia. II. Las comunidades vegetales. *Caldasia* 11(54): 54-68.
- Moreno, O.C. & L.E. Mora-Osejo. 1994. Estudio de los agroecosistemas de la región de Sabaneque (Municipio de Tausa, Cundinamarca) y algunos de sus efectos sobre la vegetación y el suelo. En: Estudios ecológicos del Páramo y del Bosque Altoandino, Cordillera Oriental de Colombia. T II. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.
- Robert de P. 1993. Prácticas campesinas en el Páramo de Apure: Fundamentos ecológicos, económicos y sociales de un sistema de producción andino (Cordillera de Mérida, Venezuela). Tesis de Doctorado, Postgrado de Ecología tropical, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. 341 pp.
- Sánchez, A.P. 1981. Suelos del Trópico. IICA, San José. Costa Rica. 634p.
- Sarmiento, L. 1995. Restauration de la fertilité dans un systeme agricole a jachere longue des hautes Andes du Venezuela. Tesis de Doctorado. Universidad de París XI. 237 p.
- Verweij, P.A. 1995. Spatial and temporal modelling of vegetation patterns. Burning and grazing in the paramo of Los Nevados National Park, Colombia. ITC. The Netherlands.
- Zar, H.J. 1984. Biostatistical Analysis. Segunda Edición. Prentice-Hall Inc. U.S.A.