

DINÁMICA DE LOS MACROINVERTEBRADOS EDÁFICOS Y SU RELACIÓN CON LA VEGETACIÓN EN UNA SUCESIÓN SECUNDARIA EN EL PARAMO VENEZOLANO

DYNAMICS OF SOIL MACROINVERTEBRATES AND ITS RELATIONSHIPS TO VEGETATION IN A SECONDARY SUCCESSION OF THE VENEZUELAN PARAMO

Jimmy Morales y Lina Sarmiento

*Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE),
Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela.
E-mail: biosa@icnet.com.ve, lsarmien@ula.ve*

RESUMEN

Se caracterizó la densidad, diversidad y estructura de la comunidad de macroinvertebrados edáficos en una sucesión secundaria en el Páramo de Gavidia (Andes venezolanos) así como su relación con la diversidad de especies vegetales. Se trabajó en parcelas de 0 años (recién cosechadas), 1 y 6 años de descanso y en parcelas de páramo nunca cultivado (PV), con cuatro repeticiones por categoría, para un total de 16 parcelas analizadas. En cada parcela la macrofauna se colectó manualmente en 6 monolitos de suelo de 25x25x30 cm. La vegetación se muestreó mediante el método del cuadrado puntual. En el páramo virgen, la comunidad de macroinvertebrados edáficos está formada por 18 taxa, pertenecientes a Nematoda, Mollusca, Annelida y Arthropoda, con una densidad promedio de 407 ind m⁻², una riqueza de 74 morfotipos y una diversidad (N_i de Hill) de 12 morfotipos. Coleoptera fue el orden mejor representado, con 135 ind m⁻², seguido de Diptera con 72 ind m⁻² y de Oligochaeta con 56 ind m⁻². La perturbación agrícola del páramo natural produjo un efecto negativo sobre la edafofauna, reduciendo drásticamente su densidad, riqueza y diversidad, de las cuales, solo la densidad se recupera totalmente después de 6 años de descanso. Se encontraron morfotipos característicos de cada etapa sucesional y del páramo natural, que pudieran ser indicadores de calidad ambiental y/o perturbación. Los resultados muestran una relación positiva entre la riqueza de morfotipos animales y la de especies vegetales ($r^2 = 0,53$) y entre la diversidad de la macrofauna y de la vegetación (N_i: $r^2 = 0,65$; N_j: $r^2 = 0,75$).

Palabras clave: páramo, sucesión, macroinvertebrados edáficos, vegetación, diversidad, Andes

ABSTRACT

The density, diversity and structure of the community of soil macroinvertebrates as well as the relationship between soil fauna and plant biodiversity were analysed along a secondary succession in the Páramo de Gavidia (Venezuelan Andes). Plots with 0 (just harvested), 1 and 6 years in fallow and areas of never cultivated paramo (four repetitions per category) were selected. In each plot, the macrofauna was collected manually in six 25x25x30 cm monoliths. Vegetation was sampled using the point intercept method. In the natural paramo, the community of soil macroinvertebrates is composed by 18 taxa from the phyla Nematoda, Mollusca, Annelida and Arthropoda, with an average density of 407 ind m⁻², a richness of 74 morphotypes and a diversity (N_i of Hill) of 12 morphotypes. Coleoptera, with 135 ind m⁻², was the dominant taxa followed by Diptera with 72 ind m⁻² and Oligochaeta with 56 ind m⁻². The cultivation of the natural paramo has a negative effect on the community of soil macroinvertebrates, reducing its density, richness and diversity. After six years of succession, only the density is totally recovered. Characteristic morphotypes of each successional phase were found, that could be indicators of environmental quality and/or perturbation. A positive correlation between the number of soil fauna morphotypes and of plant species ($r^2 = 0,53$) and between soil fauna and plant diversity (N_i: $r^2 = 0,65$; N_j: $r^2 = 0,75$) was found.

Key words: paramo, succession, soil macroinvertebrates, vegetation, diversity, Andes

INTRODUCCIÓN

Los macroinvertebrados del suelo son importantes reguladores de muchos procesos del ecosistema: tienen efectos positivos en la conservación de la estructura del suelo; actúan sobre el microclima, la humedad y la aireación; pueden activar o inhibir la función de los microorganismos y están involucrados en la conservación y ciclado de nutrientes (Lavelle 1990, Lavelle *et al.* 1993, Salamanca y Chamorro 1994, Wolters y Ekschmitt 1997). Por otra parte, la comunidad de macroinvertebrados es altamente sensible a perturbaciones y los cambios que experimenta pueden afectar profundamente su rol en el funcionamiento del ecosistema (Lavelle *et al.* 1994, Benckiser 1997). La alta sensibilidad de muchos macroinvertebrados edáficos a perturbaciones también los convierte en buenos indicadores del impacto humano sobre el ambiente (Deleporte 1981, Guinchard y Robert 1991).

El estudio de la sucesión vegetal después del abandono agrícola está ampliamente documentado en la literatura ecológica, conociéndose muchos ejemplos de los cambios direccionales que ocurren en la composición de la comunidad vegetal, las tasas sucesionales, las secuencias de formas de vida, etc. Sin embargo, se conoce bastante menos sobre la dinámica sucesional de otras comunidades bióticas y su relación con la vegetación y con la recuperación de los atributos funcionales del ecosistema. En este sentido, Siemann *et al.* (1999) analizan la dinámica sucesional de la diversidad de plantas y artrópodos hipógeos en una pradera norteamericana y encuentran una clara correlación entre la diversidad de ambas comunidades, la cual es interpretada en función de que un mayor número de especies vegetales representa una mayor variedad de recursos y de hábitats para los artrópodos. Otros autores encuentran cambios sucesionales claros en la densidad, composición y diversidad de las comunidades de macroinvertebrados edáficos, asociados con la cantidad y calidad de la necromasa incorporada al suelo y con la estructura de la vegetación (Paquin y Coderre 1997, Decaëns *et al.* 1998).

Los sistemas agrícolas con descansos largos que se practican en algunas áreas de páramo constituyen un sistema ideal para el estudio de la sucesión secundaria. Trabajos previos realizados en estos ecosistemas han señalado que la sucesión ocurre relativamente rápido, restaurándose durante

los primeros 10 a 15 años la fisonomía general de la vegetación (Ferwerda 1987, Jaimes y Sarmiento 2002, Sarmiento *et al.* 2003). Sin embargo, muchas propiedades como la riqueza de especies, la biomasa vegetal y la biomasa microbiana del suelo, no llegan a los valores característicos del páramo no perturbado después de estos periodos (Llambí y Sarmiento 1998, Sarmiento *et al.* 2002). Hasta ahora no se han realizado trabajos específicos sobre la dinámica de la fauna del suelo en la sucesión secundaria en ecosistemas de páramo.

En este trabajo nos planteamos caracterizar las comunidades de macroinvertebrados edáficos de cuatro estadios sucesionales (parcela agrícola recién abandonada, sucesión de 1 y 6 años y páramo natural nunca antes cultivado), con el objetivo de evaluar el impacto ocasionado por el uso agrícola del páramo y la dinámica de recuperación durante la sucesión secundaria. Adicionalmente, se analiza la relación entre la diversidad de la edafofauna y la de la comunidad vegetal. Nuestra hipótesis principal es 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 comunidad vegetal. Por otro lado, se plantea evaluar la existencia de especies características de zonas perturbadas y de diferentes etapas de la sucesión, que pudieran ser usadas como posibles indicadores de perturbación.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El estudio se realizó en el Páramo de Gavidia, ubicado en la Sierra Nevada de Mérida, en los Andes venezolanos, entre los 8°35' y 8°45' de latitud Norte y entre los 70°52' y 70°58' de longitud Oeste y entre los 3300 y 3800 msnm de altitud. El valle estudiado es de origen glacial, con afloramientos rocosos principalmente de esquistos y gneises de la formación Grupo Iglesias, que corresponden al precámbrico superior, cubiertos por materiales del cuaternario. Los suelos son inceptisoles, de textura franco arenosa, pedregosos, ricos en materia orgánica (6-12% de C), pobres en nutrientes disponibles y con pH fuertemente ácido (3-4,5, Llambí y Sarmiento 1998). La vegetación natural es del tipo «arbustal-rosetal», dominada por *Espeletia schultzi* e *Hypericum laricifolium* (Monasterio 1980). El clima se caracteriza por un

régimen de precipitación unimodal, con un total anual de 1300 mm y una temperatura media del aire entre los 9 °C y 5 °C según la altitud. En el área se cultivan papas y cereales utilizando un sistema agrícola con descansos largos, el cual genera un paisaje en mosaico, donde se interdigitan parcelas cultivadas con otras en diferentes etapas de descanso y áreas de páramo nunca cultivadas. El periodo de cultivo se inicia cuando una parcela en descanso, o nunca antes cultivada, es arada con el tradicional arado de bueyes. Este primer arado, llamado de "rompedura", fragmenta la vegetación natural y la incorpora al suelo. Posteriormente las parcelas son dejadas por 4 o 5 meses para que los residuos vegetales se descompongan y después son nuevamente aradas, fertilizadas y sembradas. Después de dos o tres años de cultivo las parcelas inician el periodo de descanso que puede prolongarse entre 5 a más de 10 años.

Diseño del muestreo

Para realizar un muestreo representativo del valle se seleccionaron cuatro sectores, dos en cada ladera. En cada sector se escogieron cuatro parcelas adyacentes con edades de 0, 1 y 6 años en descanso y un páramo nunca antes cultivado. Las parcelas de 0 años acababan de ser cosechadas y representan la etapa inicial de la sucesión secundaria. La selección de las parcelas se realizó utilizando la base de datos de Smith (1995), la cual contiene información sobre el tiempo de descanso de todas las parcelas del valle y sobre las áreas que no han sido utilizadas en agricultura. En total se seleccionaron 16 parcelas, cuatro repeticiones por edad sucesional.

Dentro de cada parcela se delimitó un área que excluyó una franja de 3 metros en todo el perímetro con el fin de evitar el efecto de borde. En esta área se realizaron los muestreos de vegetación y fauna del suelo. La vegetación fue muestreada mediante el método del cuadrado puntual (Greig-Smith 1983). Se utilizó una varilla de 1 metro de largo dividida en intervalos de 10 cm, la cual fue colocada verticalmente 100 veces al azar dentro de cada parcela, registrándose la presencia u ausencia de contacto de cada especie en cada intervalo de altura. El biovolumen por especie fue calculado como el número total de contactos de esa especie entre el número de puntos y la riqueza como el número total de especies registradas. Se realizaron en total 12 muestreos de vegetación, ya que se excluyeron las parcelas con

0 años de descanso, debido a que estaban recién cosechadas y no presentaban una colonización por vegetación sucesional.

Los macroinvertebrados fueron cuantificados utilizando un muestreo estratificado, cada parcela fue dividida en 6 subparcelas similares en tamaño y dentro de cada subparcela se escogió al azar una unidad de muestreo (UM), que consistió en un monolito de 25x25 cm de área y 30 cm de profundidad (Anderson e Ingram 1998) del que se extrajo la macrofauna del suelo, a través del muestreo manual directo. Se trabajó con 6 UM por parcela, para un total de 96 unidades muestreadas (16 parcelas x 6 UM). Todos los muestreos de fauna se realizaron en octubre-noviembre de 1999 y los censos de vegetación en el mismo período.

Para la extracción de los animales, el monolito fue minuciosamente examinado sobre un plástico. Los animales fueron colocados en recipientes debidamente rotulados y conteniendo una solución de alcohol isopropílico al 70%. La separación e identificación de los macroinvertebrados se realizó en base a las claves taxonómicas propuestas por Borror *et al.* (1981) y por Ruppert y Barnes (1996). Además de la clasificación hasta órdenes se hizo una separación de los morfotipos existentes en cada orden, apoyándonos en lo sugerido por Oliver y Beattie (1996a,b), quienes indican que los morfotipos pueden ser usados como substitutos de las especies, cuando se trata de estudiar y comparar áreas con estimaciones de riqueza y diversidad.

Procesamiento de la información

La riqueza y diversidad se determinaron usando el modelo de Hill: N_0 para la riqueza y N_1 y N_2 para la diversidad, donde $N_a = (P_1^a + P_2^a + P_3^a + \dots + P_n^a)^{1/(1-a)}$, siendo P_i la abundancia proporcional de la especie y N_a el número de diversidad de orden "a". Para el cálculo de estos parámetros se seleccionaron los estadios juveniles de los ordenes Coleoptera y Diptera, los cuales presentaron tanto éste estadio como el adulto. Lo anterior se realizó tomando en cuenta que el estadio juvenil era el más rico y por tanto 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.

Se realizaron gráficos de densidad, biovolumen, riqueza y diversidad en función del gradiente sucesional. Las diferencias entre estadios sucesionales se analizaron mediante ANOVAS de

DINÁMICA DE LOS MACROINVERTEBRADOS EDÁFICOS EN SUCESIÓN DE PÁRAMO

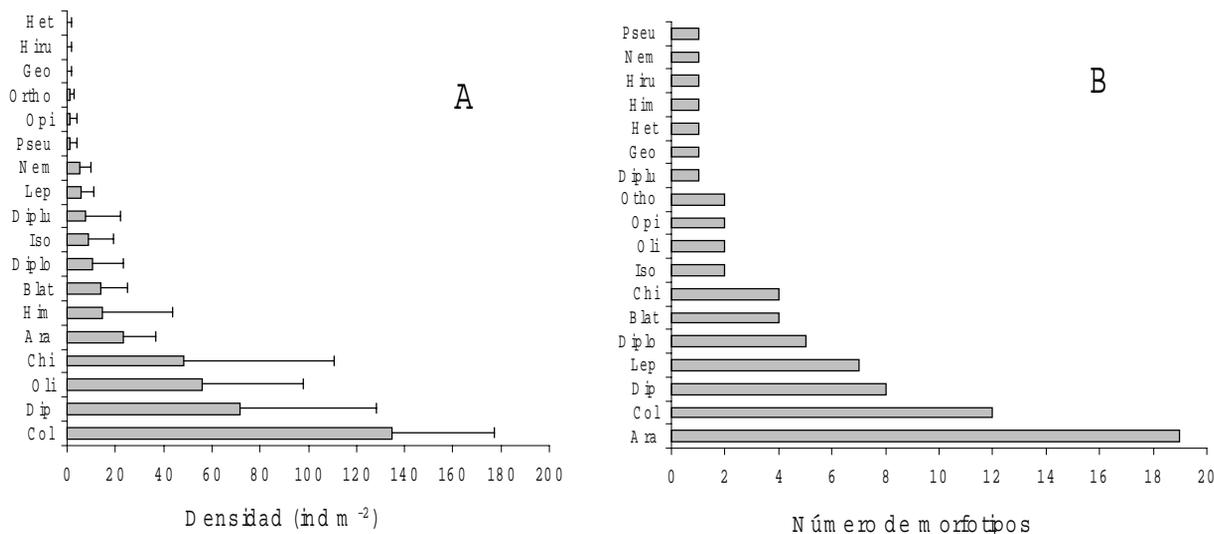


Figura 1. Densidad promedio de los taxa de macroinvertebrados edáficos del Páramo de Gavidia (A) y número de morfotipos por taxa (B).

una vía y si las diferencias eran significativas se corría un test *a posteriori*, que consistió en el test LSD con un 95% de confianza. 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.

RESULTADOS

Estructura de la comunidad de macroinvertebrados edáficos en el páramo natural

En la Figura 1 se muestra la composición, hasta el nivel de orden, de la comunidad de macroinvertebrados edáficos de las parcelas de páramo natural y el número de morfoespecies identificadas para cada orden. Esta comunidad está representada por 18 taxa con diferencias relativamente importantes en densidad, teniéndose a Coleoptera (135 ind m⁻²), seguido de Diptera (72), Oligochaeta (56) y Chilopoda (49) como grupos muy dominantes y a Pseudoscorpion (1 ind m⁻²), Opiliones (1), entre otros, seguidos de Geophila, Hirudinea y Ortoptera con una densidad menor a 1 ind m⁻², como muy raros. La densidad promedio de la comunidad del páramo nunca cultivado fue de

407 ind m⁻², la riqueza total de 74 morfotipos (considerando el total en las cuatro parcelas estudiadas), la riqueza promedio por parcela de 24 morfotipos y la diversidad promedio fue $N_1 = 12$ y $N_2 = 8$ morfotipos. De los distintos órdenes, se tiene que Araneae es el más diverso, con 19 morfotipos, seguido de Coleoptera (12) y Diptera (8).

Efecto del disturbio sobre los macroinvertebrados edáficos y su recuperación

La Figura 2 muestra el impacto negativo del disturbio agrícola sobre la comunidad de macroinvertebrados edáficos. Puede observarse como la densidad, la riqueza de morfotipos y la diversidad disminuyen drásticamente por efecto del cultivo, con diferencias estadísticamente significativas en los tres casos. La densidad aumenta nuevamente durante la sucesión secundaria, mostrando diferencias significativas entre edades ($f = 16,718$, $p < 0,001$). A los 6 años de descanso, con una densidad de 446 ind m⁻², ya se ha recuperado la densidad característica del páramo natural. Respecto a la riqueza, la Figura 2 muestra un aumento a lo largo de la sucesión ($f = 5,39$, $p = 0,014$), con diferencias significativas entre el páramo nunca cultivado y las primeras etapas sucesionales. A los seis años la riqueza presentó un valor intermedio y no resultó

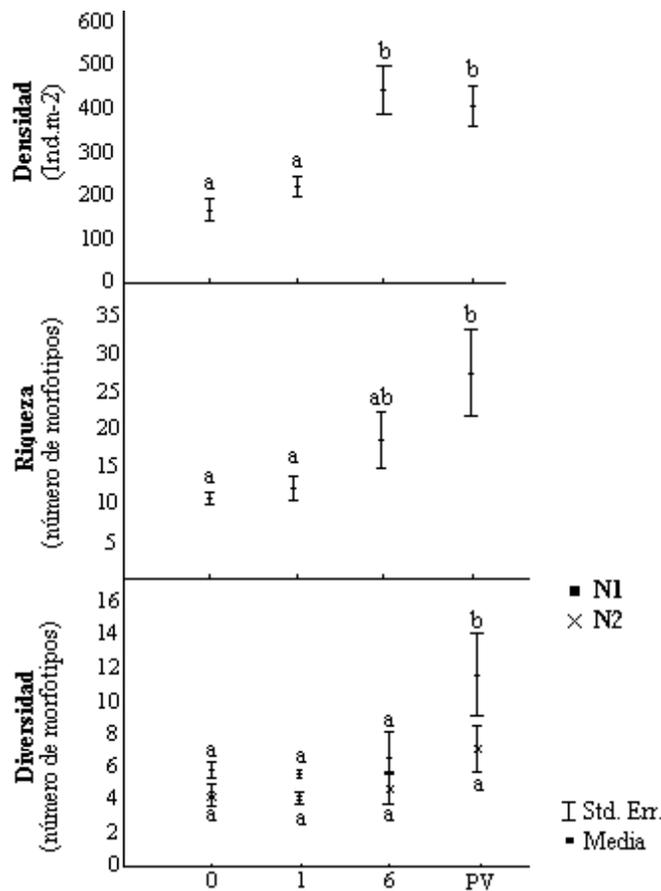


Figura 2. Densidad (ind m⁻²), riqueza (Nº morfotipos) y diversidad (Nº morfotipos) de la macrofauna edáfica a través de los estadios sucesionales (años de descanso: 0, 1 y 6; y páramo nunca cultivado: PV). Letras diferentes indican diferencias significativas entre los estadios sucesionales, según el test LSD con un 95% de confianza. n = 48.

estadísticamente diferente ni de las etapas tempranas ni del páramo natural. En cuanto a la diversidad, se puede apreciar que no hay una recuperación significativa durante el descanso para los valores N_1 de Hill, pero si hay diferencias significativas entre las etapas sucesionales y el páramo no intervenido ($f = 4,19$; $p = 0,03$). Sin embargo, los valores N_2 de Hill no mostraron diferencias, sugiriendo 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 los mismos morfotipos y difieren únicamente en la presencia de morfotipos menos abundantes (Tabla 1).

La Figura 3 muestra las variaciones sucesionales en la abundancia de los órdenes más representativos de macroinvertebrados. Se puede apreciar las diferencias en la estructura de la comunidad de macroinvertebrados entre los estadios sucesionales y el páramo no intervenido. La perturbación agrícola favorece a los taxa Coleoptera y Diptera, siendo éstos proporcionalmente mucho más importantes en estadios tempranos e intermedios de la sucesión que en el ecosistema no perturbado. Por otro lado, la perturbación desfavorece a Himenoptera, Oligochaeta, Araneae, Diplopoda y Nematoda, los cuales están mucho mejor representados en el páramo no intervenido. En cuanto a las

DINÁMICA DE LOS MACROINVERTEBRADOS EDÁFICOS EN SUCESIÓN DE PÁRAMO

Tabla 1. Caracterización de la macrofauna edáfica, según su presencia/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	Dipl1	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 NO CULTIVADO
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	
Pseudoscorpion	Pse1				1,3	
Araneae	Ara14				1,3	
Diplopoda	Dipl2				1,3	
Diplopoda	Dipl3				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	AUSENTES EN CERO
Diplopoda	Dipl4		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	TARDIOS O CLIMAX
Blattaria	Bla1			1,3	6,7	
Araneae	Ara11			0,7	1,3	
Coleoptera	Col15	2,7	4,7	2,7		EXCLUSIVOS DE LA SUCESIÓN
Chilopoda	Chi2	0,7	1,3	2,0		
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	

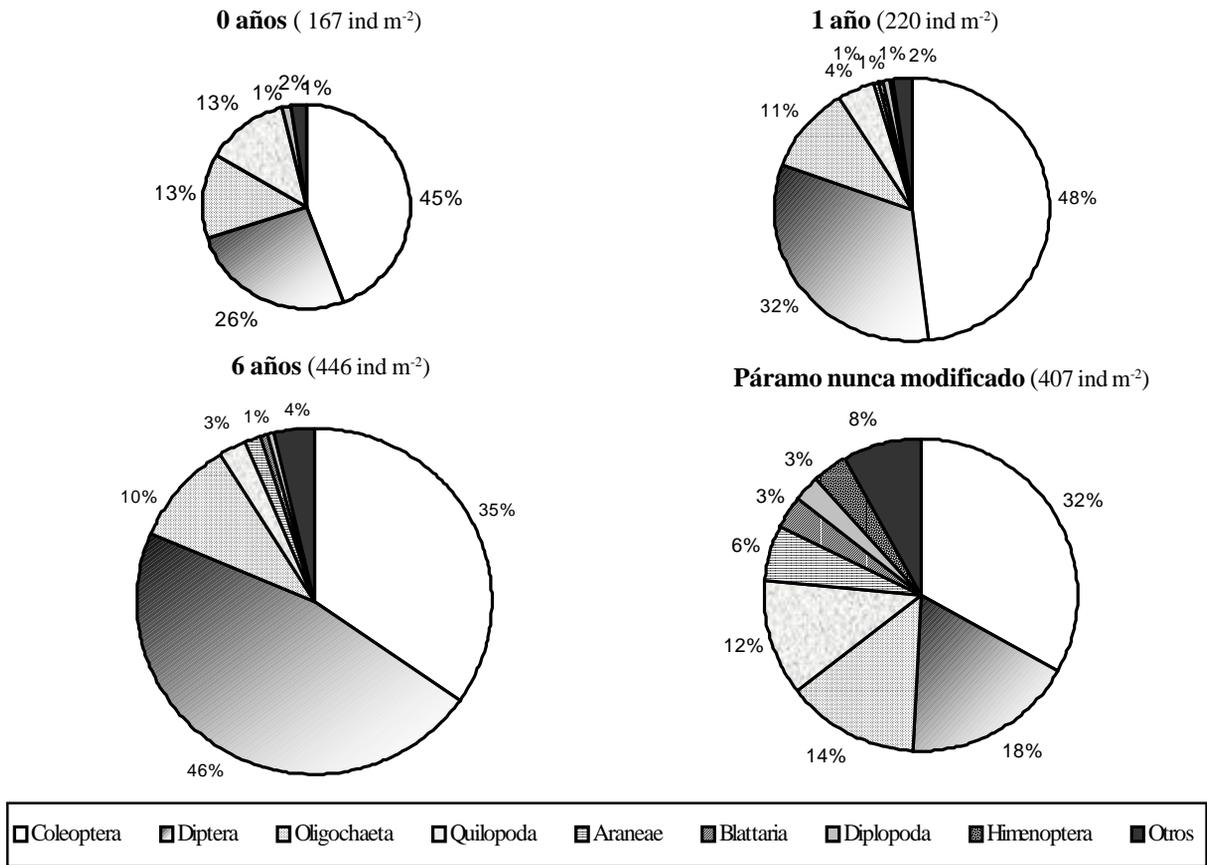


Figura 3. Densidad de los taxa más abundantes por estadio sucesional. Cada tono de gris indica un taxón diferente y el tamaño del círculo representa la densidad total de los taxa para cada estadio. Otros: Nematoda, Isoptera, Lepidoptera, Diplura, Orthoptera, Homoptera, Heteroptera, Hirudinea, Opiliones, Geophila, Pseudoscorpion, Dermaptera.

proporciones relativas de cada orden, se puede observar que durante la sucesión existe una mayor dominancia de dos o tres ordenes, mientras que en el PV la densidad está mejor repartida entre los diferentes ordenes, sugiriendo una mayor complejidad biótica.

Para analizar mejor las variaciones temporales en la estructura de la comunidad de macroinvertebrados se realizó una clasificación de los morfotipos basada sólo en su presencia o ausencia en cada estadio sucesional (Tabla 1). Se observa que existe un grupo de 11 morfotipos comunes a todos los estadios sucesionales y al páramo natural, el cual está formado por prácticamente todos los morfotipos más abundantes, indicando la poca especialización de las especies dominantes. También existen morfotipos exclusivos de cada uno de los estadios sucesionales, aumentando su número a medida que transcurre la

sucesión (1 en las parcelas de 0 años, 1 en las de 1 año, 3 en las de 6 años y 19 en el páramo natural). Otro grupo de morfotipos está completamente ausente en las parcelas recién cosechadas pero se encuentra a partir de 1 año y hasta el ecosistema natural. Finalmente tenemos morfotipos que solo se encontraron en la sucesión pero que están ausentes del páramo natural.

Variación sucesional de la vegetación y su relación con los macroinvertebrados edáficos

La Figura 4 muestra la variación del biovolumen, de la riqueza y de la diversidad de la comunidad vegetal expresada en números de Hill (N₁ y N₂) a lo largo de los estadios sucesionales. El biovolumen y la riqueza aumentan progresivamente a lo largo del gradiente sucesional; el ANOVA realizado para cada uno, indica diferencias significativas entre el estadio de 1 año

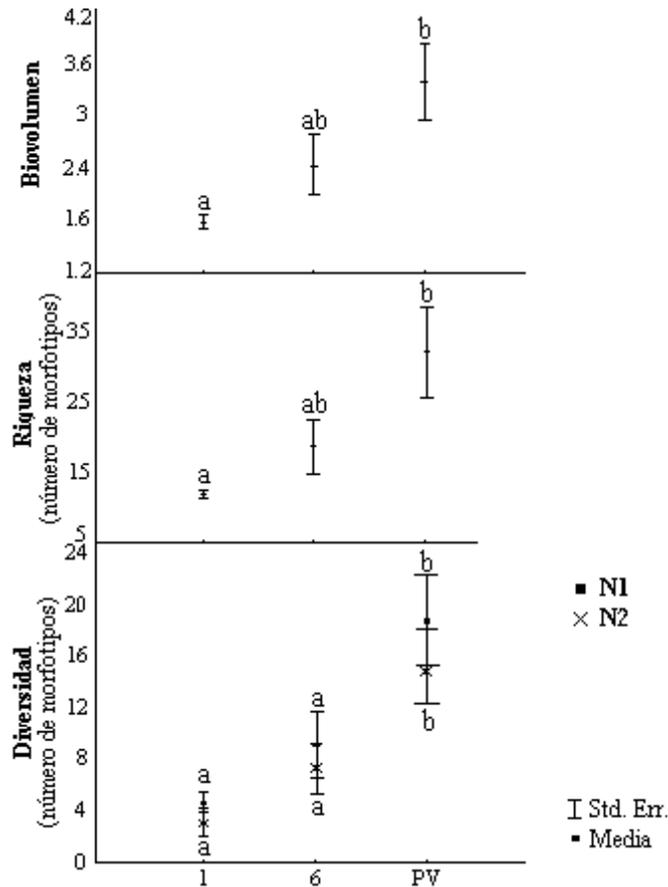


Figura 4. Biovolumen, riqueza (Nº de especies) y diversidad (Nº de especies) de la vegetación a través de los estadios sucesionales (1 y 6 años de descanso; y Páramo nunca cultivado: PV). Letras diferentes indican diferencias significativas entre los estadios sucesionales, según el test LSD con un 95% de confianza. n = 12.

y el páramo natural (biovolumen: $f = 5,69$; $p = 0,02$ y riqueza: $f = 6,4$; $p = 0,01$). En cuanto a la diversidad, se puede observar que solo existen diferencias significativas entre las parcelas en sucesión y las de páramo natural (N_1 : $f = 7,4$; $p = 0,01$. N_2 : $f = 8,6$; $p = 0,007$), no existiendo tampoco para la vegetación una recuperación de la diversidad después de 6 años de descanso.

En cuanto a la relación existente entre la comunidad de macroinvertebrados edáficos y la vegetación, la Figura 5 muestra que no existe una relación significativa entre la densidad de la macrofauna y el biovolumen de la vegetación, pero existen correlaciones significativas tanto entre la riqueza de especies y entre la diversidad de ambas comunidades.

DISCUSIÓN

Se encontró un efecto muy claro y negativo de la actividad agrícola sobre los diferentes aspectos estudiados de la comunidad de macroinvertebrados edáficos, lo que confirma lo reportado anteriormente por varios autores en otros ambientes (Hill 1985, Ramakrishnan y Vitousek 1989, Decaëns *et al.* 1994, Makeschin 1997, Wolters y Ekschmitt 1997). Esto se puede explicar considerando que la intervención del páramo produce la destrucción de la vegetación natural, reduciendo drásticamente el aporte de necromasa y el hábitat de un gran número de especies, así como también la disponibilidad de recursos. Al mismo tiempo los arados consecutivos durante el

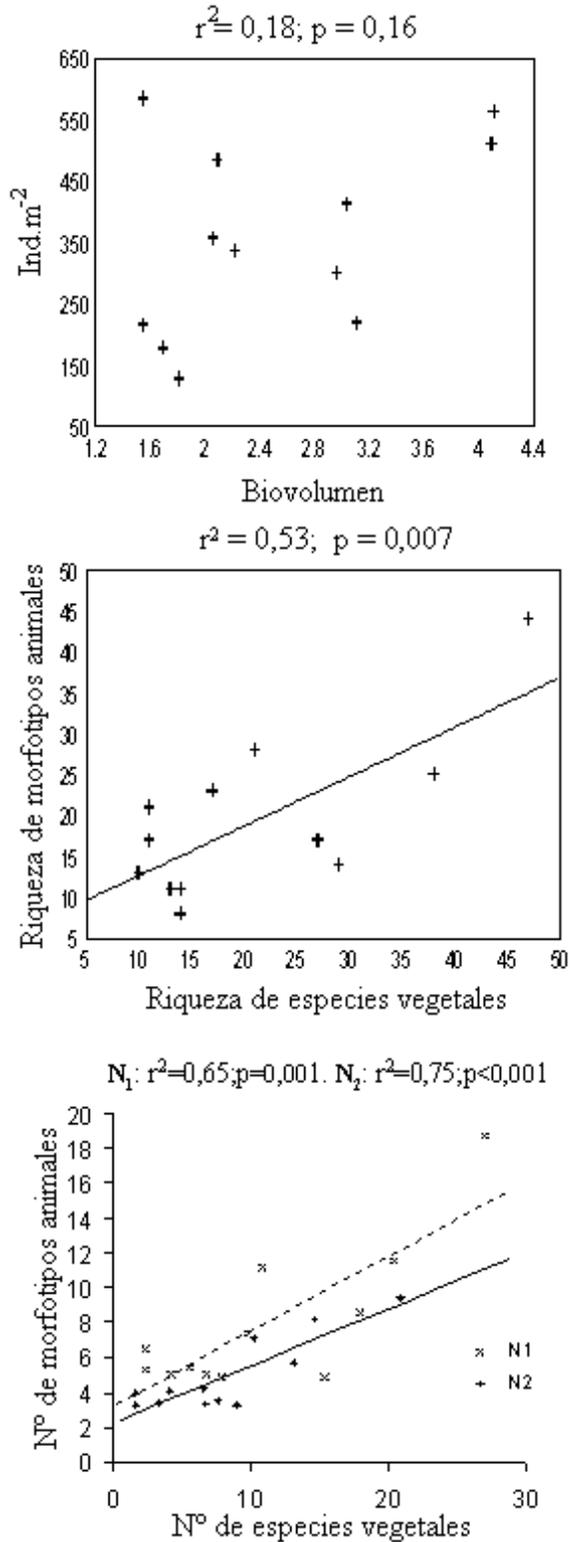


Figura 5. Correlaciones lineales simples entre la densidad de macroinvertebrados edáficos y el biovolumen de la vegetación, entre la riqueza de especies vegetales y animales y entre la diversidad de estas dos comunidades del ecosistema. $n = 12$, con un 95% de confianza.

periodo agrícola tienen un efecto de perturbación mecánica y adicionalmente la aplicación de agroquímicos durante los cultivos merma las poblaciones supervivientes e impide, hasta cierto punto, la colonización de otras especies. Nuestros resultados revelan que las especies pertenecientes a los taxa Himenoptera, Oligochaeta, Araneae y Diplopoda son las más afectadas por la perturbación del páramo natural. Sin embargo, otras taxa, como Coleoptera y Diptera son beneficiados por la intervención del Páramo. Esto coincide con lo expuesto por Kogan (1981), quien indica que en algunos casos la perturbación agrícola es beneficiosa para ciertas especies animales estrategas "r", capaces de usar los nuevos recursos disponibles y recolonizar rápidamente el área afectada (Ramakrishnan y Vitousek 1989, Wolters y Ekschmitt 1997).

La sucesión secundaria que tiene lugar después que cesa el disturbio agrícola permite la recuperación de algunas de las características originales de la comunidad de macroinvertebrados edáficos, mientras que otras no llegan a recuperarse en el intervalo estudiado. La densidad es el parámetro que experimenta una recuperación más rápida, alcanzando a los seis años valores similares al páramo natural. Sin embargo, este es el parámetro menos interesante ya que las especies que componen la comunidad pueden tener biomazas muy diferentes y desempeñar roles ecológicos también muy diferentes, por lo que la densidad nada indica ni sobre la biomasa total ni sobre la funcionalidad de la comunidad. Por el contrario, otros parámetros, como la diversidad de morfotipos, el número de morfotipos exclusivos de cada etapa y la abundancia relativa de los distintos taxa, indican que después de seis años de descanso la comunidad de macroinvertebrados edáficos está lejos de recuperarse. En esta etapa, los ordenes Coleoptera y Diptera, continúan siendo mucho más abundantes que en el páramo natural, en detrimento de otros ordenes que están subrepresentados. La recuperación de la densidad, observada a los seis años, se debe al rápido crecimiento poblacional de algunos de los morfotipos de estos dos órdenes, los cuales son probablemente beneficiados por una menor competencia y/o predación en las etapas sucesionales tempranas. La comunidad de macroinvertebrados edáficos requiere de tiempos mayores de descanso para lograr su recuperación total en cuanto a riqueza de morfotipos y diversidad, lo que sugiere que solo la densidad no debe ser

usada para evaluar el impacto de un factor externo sobre la macrofauna edáfica, sino el conjunto de estos tres factores.

Las diferencias entre las distintas etapas sucesionales y entre éstas y el páramo virgen no están dadas por un cambio en las especies dominantes, ya que los mismos cinco o seis morfotipos dominan en todas las etapas, sino por cambios en las especies menos abundantes, las cuales tienen rangos de tolerancia más restringidos. En este sentido la diversidad N_1 , resultó mayor en el páramo, indicando una mejor representación de las especies menos dominantes, mientras que la diversidad N_2 resultó igual en todas las etapas, mostrando una dominancia similar. Esto hace pensar que las especies que desaparecen por efecto del disturbio agrícola son más especializadas en el uso de determinados recursos, o pertenecen a niveles tróficos más altos. Vale la pena resaltar que los números de Hill fueron sensibles a estos dos aspectos de la diversidad, permitiendo poner en evidencia el efecto diferencial del tiempo sucesional. Una interpretación más completa de los cambios que ocurren en la estructura de la comunidad y sus consecuencias funcionales requiere de más información sobre la posición trófica y la bioenergética de las diferentes especies, información no disponible actualmente para los macroinvertebrados del páramo.

Ninguno de los morfotipos con densidades altas puede servir como indicador de perturbación o de recuperación, debido al fenómeno ya señalado de que estos morfotipos tienen un rango de tolerancia muy amplio, estando presentes en todas las etapas. Sin embargo, existen otros morfotipos con densidades intermedias o bajas que si pudieran ser utilizados como bioindicadores. Los morfotipos exclusivos de páramo natural pueden indicar un bajo nivel de disturbio, mientras que los exclusivos de las etapas tempranas pueden indicar por el contrario un nivel alto de disturbio y los exclusivos de etapas intermedias pueden indicar cierto grado de recuperación. No obstante, cualquier selección de bioindicadores debe requerir de estudios más profundos sobre su ecología (distribución y factores que la determinan). Al mismo tiempo, la identificación taxonómica de estos morfotipos es un paso importante antes de continuar la búsqueda de bioindicadores.

La existencia 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 también en la comunidad vegetal, donde varias especies pioneras como *Rumex acetosella*, fueron introducidas desde Europa con el cultivo de trigo.

La correlación observada entre la diversidad de especies vegetales y de macroinvertebrados edáficos verifica lo encontrado por Siemann *et al* (1999) con la comunidad de artrópodos hipógeos en un ecosistema de pradera, y apoya la hipótesis de que una mayor diversidad vegetal amplía la gama de recursos disponibles y de hábitats, permitiendo una mayor especialización de las comunidades animales, las cuales aumentan concomitantemente su diversidad. Por lo tanto, las variaciones ocurridas en la comunidad de macroinvertebrados edáficos pueden en parte ser explicadas por variaciones en la comunidad vegetal, tanto en un gradiente temporal como en la variación horizontal.

Esta investigación permitió una caracterización preliminar a nivel de ordenes de la comunidad de macroinvertebrados edáficos del páramo y permitió cuantificar el efecto del disturbio agrícola sobre varias características de esta comunidad, así como su dinámica de recuperación a lo largo de la sucesión natural y su relación con la vegetación. Dejamos planteada la necesidad de un análisis más funcional, que permita interpretar las consecuencias de estos cambios estructurales sobre el funcionamiento del ecosistema.

AGRADECIMIENTOS

Queremos dejar constancia de nuestro agradecimiento a Ana Escalona por su ayuda en el muestreo de fauna y vegetación y en las identificaciones taxonómicas. También colaboraron en el trabajo de campo Bernabé Torres y Nelson Marquez. Esta investigación fue realizada dentro del marco del proyecto TROPANDES (Unión Europea, programa INCO-DC, contrato número ERBIC18CT98-0263). El segundo autor recibió apoyo de la IFS (grant No. C/2668-1).

LITERATURA CITADA

- ANDERSON, J. E y J. INGRAM. 1998. Tropical Soil Biology and Fertility. A Handbook of Methods. Second Edition. CAB International.
- BENCKISER, G. 1997. General Introduction. Pp. 1-6, *in* Benckiser, G. (ed.): Fauna in Soil Ecosystems Recycling Processes, Nutrient Fluxes and Agricultural Production.
- BORROR, D., D. DE LONG, y C. TRIPLEHORN. 1981. An introduction to the Study of insects. 5th Edition. Saunders College Publishing. Philadelphia.
- DECAËNS, T., P. LAVELLE, J. JIMENEZ, G. ESCOBAR y G. RIPPSTEIN. 1994. Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental Llanos of Colombia. *European Journal of Soil Biology* 30 (4): 157-168.
- DECAËNS, T., T. DUTOIT, D. ALARD y P. LAVELLE. 1998. Factors influencing soil macrofauna communities in post-pastoral succession of western France. *Applied Soil Ecology* 9:361-367.
- DELEPORTE, S. 1981. Peuplement en Diptères Sciaridae d'une litière de Chêne. *Revue D'Ecologie et de Biologie du Sol* 18: 231-242.
- FERWERDA, W. 1987. The influence of potato cultivation on the natural bunchgrass paramo in the Colombian Cordillera Oriental. Internal Report No. 220. Hugo de Vries Laboratory. Department of Palynology and Palaeo/Actuo-Ecology. University of Amsterdam.
- GREIG – SMITH, P. 1983. Quantitative Plant Ecology. Second edition. Londres.
- GUINCHARD, M y J.C. ROBERT. 1991. Approche biocénotique du système sol par l'étude du peuplement de larves d'insectes (première contribution). *Revue D'Ecologie et de Biologie du Sol* 28: 479-490.
- HILL. 1985. Soil fauna and agriculture: past findings and future priorities. *S.B. Quaest. Ent.* 21:637-644.
- JAIMES, V. y L. SARMIENTO. 2002. Regeneración de la vegetación de páramo después de un disturbio agrícola en la Cordillera Oriental de Colombia. *Ecotropicos* 15 (1): 61-74.
- KOGAN, M. 1981. Dynamics of insect adaptacions to soybeans: Impact of integrated pest management. *Environmental Entomology* 10 (3): 663-670.
- LLAMBI, L.D. y L. SARMIENTO. 1998. Biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria de los páramos venezolanos. *Ecotropicos* 11(1):1-14
- LAVELLE, P. 1990. Métodos de la extracción de la Fauna. E.N.S. Paris.
- LAVELLE, P, M. LEPAGE y Y. CAMBEFORT. 1993. Soil Macrofauna. Pp. 44 – 46, *in* Ingram y Anderson (eds): Tropical Soil Biology and Fertility. A Handbook of Methods. CAB international. .
- LAVELLE, P., M. DANGERFIELD, C. FRAGOSO, V. ESCHENBRENNER, D. LOPEZ, Y. B. PASHANASI y L. BRUSSARD. 1994. The relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility. Pp 137 – 169, *in*

DINÁMICA DE LOS MACROINVERTEBRADOS EDÁFICOS EN SUCESIÓN DE PÁRAMO

- Noomer, P. y M. Swift (eds.): *The Management of the Tropical Soil Biology and Fertility*. Wiley-Sayce Publicaciones.
- MAKESCHIN, F. 1997. Earthworms (Lumbricidae: Oligochaeta): Important Promoters of Soil Development and Soil Fertility. Pp 173 - 223, *in* Benckiser, G. (ed.). *Fauna in Soil Ecosystems: Recycling Processes, Nutrient Fluxes and Agricultural Production*. University Giessen. Alemania. .
- MONASTERIO, M. 1980. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. Pp 93-159, *in* Monasterio, M. (ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Universidad de Los Andes Mérida-Venezuela.
- OLIVER, I y A. BEATTIE. 1996a. Invertebrate Morphospecies as Surrogates for Species: A Case Study. *Conservation Biology* 10 (1): 99 - 109.
- OLIVER, I y A. BEATTIE. 1996b. Designing a Cost-Effective Invertebrate survey: a Test of Methods for Rapid Assessment of Biodiversity. *Ecological Applications* 6(2): 594 - 607.
- PAQUIN, P y D. CODERRE. 1997. Changes in soil macroarthropod communities in relation to forest maturation through three successional stages in the Canadian boreal forest. *Oecologia* 112: 104-111.
- RAMARKRISHNAN, P y P. VITOUSEK. 1989. Ecosystem-level Processes and the Consequences of Biological Invasions. Pp. 281-286, *in* Drake *et al.* (eds.): *Biological Invasions a Global Perspective*. SCOPE. Wiley y Sons.
- RUPPERT, E. y R. BARNES. 1996. *Zoología de los Invertebrados*. Sexta Edición. McGraw-Hill Interamericana. México.
- SALAMANCA, N. y C. CHAMORRO. 1994. La edafofauna del páramo de Monserrate –Sector Hacienda “Santa Bárbara” - (Cundinamarca – Colombia). Pp. 619- 630, *in* 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. Santafé de Bogotá.
- SARMIENTO, L., L.D. LLAMBI, A. ESCALONA y N. MARQUEZ. 2003. Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession in the high tropical Andes. *Plant Ecology* 166: 63-74.
- SARMIENTO, L., J.K. SMITH y M. MONASTERIO. 2002. Balancing Conservation of Biodiversity and Economical Profit in the Agriculture of the High Venezuelan Andes: Are Fallow Systems an Alternative?. Pp. 285-295, *in* Korner, Ch. y E.M. Spehn (eds): *Mountain Biodiversity- A global assessment*. Parthenon Publisher.
- SIEMANN, E., J. HAARSTAD y D. TILMAN. 1999. Dynamics of plant and arthropod diversity during old field succession. *Ecography* 22: 406-414.
- 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.
- WOLTERS, V. y K EKSCHEMITT. 1997. Gastropods, Isopods, Diplopods, and Chilopods: Neglected Groups of the Decomposer Food Web. Pp. 265 – 306, *in* Benckiser, G. (ed.): *Fauna in Soil Ecosystems: Recycling Processes Nutrient Fluxes and Agricultural Production*.

Recibido 16 de septiembre de 2002; revisado 21 de noviembre de 2002; aceptado 09 de diciembre de 2002