

DINÁMICA SUCESIONAL DE LA FITOMASA Y LOS NUTRIENTES EN PARCELAS EN SUCESIÓN-REGENERACION EN UN AGROECOSISTEMA DE PARAMO

SUCCESSIONAL DYNAMICS OF PHYTOMASS AND NUTRIENTS IN SUCCESSIONAL PLOTS OF A PARAMO AGROECOSYSTEM

Miguel Montilla, Maximina Monasterio y Lina Sarmiento

*Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Facultad de Ciencias,
Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
E-mail: maximina@ula.ve, lsarmien@ula.ve.*

RESUMEN

En algunas regiones de los páramos venezolanos (3000-3800 m) se practica una agricultura con descansos largos, que alterna periodos de descanso de las parcelas de entre 5 a más de 10 años, con períodos más cortos de cultivo (1-3 años). Durante el descanso tiene lugar una sucesión secundaria que tiende al reestablecimiento de la vegetación natural, la cual es utilizada como un abono verde al iniciarse la fase de cultivo. En este trabajo se analizan los cambios sucesionales y estacionales de la fitomasa aérea y subterránea, del C y de los macronutrientes contenidos en la fitomasa en parcelas con 1, 3, 6 y 12 años de descanso después del cultivo de papa. También se analizan los cambios en algunas propiedades físico-químicas del suelo (textura, pH, C y N, P y bases cambiables). Los resultados indican que durante la sucesión no se producen cambios significativos en ninguna de las propiedades del suelo analizadas, pero si un aumento casi lineal de la fitomasa total y sus nutrientes. Este incremento está dado por la fitomasa aérea, ya que la fitomasa subterránea se mantiene prácticamente constante a lo largo del tiempo. Como consecuencia se produce una progresiva transformación de un sistema predominantemente subterráneo a otro aéreo, pasando la relación biomasa aérea/subterránea de 0,25 en el primer año a aproximadamente 4 después de 12 años. También se encontraron tendencias sucesionales a nivel de la concentración de nutrientes en la fitomasa, disminuyendo el N y el P y aumentando el Ca y el K. Estos resultados fueron utilizados para inferir posibles mecanismos sucesionales. Por ejemplo, un ecosistema progresivamente más aéreo implicaría que las especies tardías son más eficientes en la captación y/o utilización de agua y nutrientes, requiriendo cada vez menos raíces por unidad de biomasa.

Palabras clave: fitomasa, nutrientes, sucesión, relación biomasa aérea/subterránea, páramo, Andes.

ABSTRACT

In some areas of the Venezuelan paramos (3000-3800 m) a long fallow agriculture system is practised, which alternates long fallow periods of 5 to more than 10 years with short crop periods (1 to 3 years). During the fallow phase a secondary succession take place, allowing a progressive reestablishment of the paramo natural vegetation. The phytomass cumulated during the succession is used as a green manure when the plots are cultivate again. In this study, the successional and seasonal changes of the above and belowground phytomass and of the C and plant nutrients are analysed in plots with 1, 3, 6 and 12 years in fallow after potato cultivation. Several soil physic-chemical properties are also analysed in the same plots (texture, pH, C, N and exchangeable bases). The results show that during the succession there are not significant changes in any of these soil properties, but a lineal increase in the total phytomass and plant nutrients. This increase take place because of the augmentation of the aboveground biomass, though the belowground biomass remains the same during the succession. As a consequence there is a progressive transformation from a predominantly belowground system to a more aerial system, as is showed by the aboveground/belowground ratio, which pass from 0.25 during the first year of succession to almost 4 after 12 years. Clear successional trends in the concentration of plant nutrients are also observed, with a decrease in N and P and an increase in Ca and K. Based on the results, possible successional mechanisms are proposed. For example, a system that becomes progressively more aerial implies that the species would be more efficient in the uptake and/or utilisation of water and nutrients as succession proceeds, requiring fewer roots per unit of biomass.

Key words: phytomass, nutrients, succession, below/aboveground ratio, paramo, Andes.

INTRODUCCION

El concepto de sucesión secundaria como un proceso de restauración del ecosistema es fundamental en la teoría ecológica. Se ha postulado que a lo largo de la sucesión, los atributos del ecosistema maduro se reestablecen, incluyendo la diversidad de especies, la complejidad estructural de la vegetación y el tamaño de los compartimientos que conforman el ecosistema (fitomasa, materia orgánica del suelo, etc). Estos cambios estructurales van acompañados de cambios funcionales, llegándose progresivamente a un balance entre la respiración y la producción de la comunidad biótica y a un ciclado de nutrientes más cerrado (Odum 1969, Margalef 1977). La sucesión, vista como el cambio direccional de tales atributos en el tiempo, se muestra tan diversa como los mismos ecosistemas en los que ocurre, evidenciándose una gran variación en sus patrones, procesos y ritmos, lo que ha dificultado la construcción de una teoría sucesional unificada (Halpern 1989). La mayor parte de los estudios sobre sucesiones secundarias se han realizado en ecosistemas forestales, por lo que se conocen menos los mecanismos sucesionales en sistemas herbáceos o arbustivos, donde la competencia por luz juega un rol secundario.

Entender los procesos y mecanismos de la sucesión vegetal en diversos ambientes no sólo resulta importante para la teoría ecológica, sino que también es fundamental para el manejo de los ecosistemas y agroecosistemas. Siendo la sucesión vegetal un mecanismo de restauración natural, es importante conocer cuál es el ritmo en que ocurre en diferentes ecosistemas y bajo distintos tipos y regímenes de disturbio. Por otro lado, la sucesión vegetal provee recursos y servicios ecológicos de interés (áreas de pastoreo, recuperación de la fertilidad del suelo, etc) y que pueden servir para implementar sistemas de manejo que sean ecológicamente sostenibles.

En los páramos de Colombia y Venezuela se practica comúnmente un sistema agrícola basado en la práctica de los descansos largos. Estos sistemas alternan cortos periodos de cultivo, normalmente de uno a tres años, con descansos que suelen prolongarse entre cinco y más de 10 años. Durante el descanso tiene lugar un proceso de sucesión ecológica, reestableciéndose progresivamente el ecosistema

de páramo y sus atributos funcionales. Estos sistemas agrícolas constituyen sitios privilegiados para el estudio de la sucesión secundaria, ya que en ellos coexisten parcelas con diferentes tiempos de descanso, que permiten estudiar la sucesión con un enfoque sincrónico (reemplazo de tiempo por espacio).

Como antecedentes en el estudio de la sucesión secundaria en páramos podemos mencionar los trabajos realizados por Ferwerda (1987), Moreno y Mora-Osejo (1994), Jaimes (2000) y Jaimes y Sarmiento (2002) en los páramo colombianos y por Sarmiento *et al.* (1993, 2003), Aranguren y Monasterio (1997), Llambí y Sarmiento (1998), Sarmiento y Bottner (2002) y Abadín *et al.* (2002) en los páramos Venezolanos. Estos trabajos se centraron en el análisis de los cambios en la composición florística y en la estructura de la comunidad vegetal así como en tratar de detectar cambios sucesionales en diversos parámetros edáficos que pudieran evidenciar o explicar la recuperación de la fertilidad del suelo. Resumidamente puede decirse que estos autores evidenciaron la existencia de tendencias sucesionales claras a nivel de la estructura de la comunidad vegetal, con cambios en la composición específica y en las formas de vida dominantes a medida que transcurre la sucesión. Sin embargo, en los parámetros edáficos no se encontraron tendencias sucesionales, a excepción de los cambios en P, pH y Al, relacionados principalmente con la fertilización mineral y el encalamiento durante el período de cultivo. Esta falta de tendencias en las propiedades físico-químicas del suelo ha llevado a la conclusión de que deben analizarse otros compartimientos para entender el proceso de recuperación de la fertilidad a lo largo del descanso.

El objetivo de este trabajo fue ahondar en el conocimiento de la sucesión vegetal en ecosistemas de páramo analizando la dinámica de la fitomasa vegetal y sus diversos compartimientos, incluyendo los patrones de acumulación y distribución de los nutrientes, aspectos sobre los cuales no se dispone de información previa para sucesiones en ambientes de páramo. Como la vegetación sucesional juega un importante rol como abono verde, conocer su ritmo de acumulación y sus cambios en composición química es también de interés para entender la recuperación de la fertilidad.

METODOLOGÍA

Area de estudio y parcelas seleccionadas

El estudio se realizó en la cuenca de la Quebrada Gavidia, localizada en los Andes venezolanos, en la Sierra Nevada de Mérida, entre los 8°35' a 8°45' de latitud Norte y los 70°52' a 70°57' de longitud Oeste. En esta cuenca la actividad agrícola se concentra a lo largo de estrechos valles, principalmente sobre depósitos aluviales (terrazas y conos) y coluviales (laderas), hasta aproximadamente 3800 m de altitud. El clima presenta un patrón de precipitación unimodal, con una precipitación media anual de 1300 mm y una temperatura media de 8°C, según los registros de la estación climática del ICAE instalada en la zona.

La vegetación natural es un arbustal-rosetal, característico del piso andino (Monasterio 1980). Dentro del área se escogió un pequeño cono de deyección como zona de estudio, con una pendiente promedio de 40%. Dentro del mismo pudieron ubicarse cuatro parcelas con edades sucesionales contrastantes, las cuales fueron datadas a partir de la información suministrada por el propietario. Estas parcelas tenían edades de 1, 3, 6 y 12 años de descanso. Se escogieron en una zona restringida del valle para minimizar el efecto de la heterogeneidad ambiental y poder atribuir con mayor confianza las diferencias encontradas al tiempo sucesional.

La cobertura de la vegetación en las parcelas estudiadas fue caracterizada por Montilla y Monasterio (1987) y Porrman y Lüdtke (1988). En la parcela de 1 año de descanso, la especie dominante es *Rumex acetosella*, una hierba perenne rizomatosa, con una cobertura del 47%. En la parcela de 3 años continúa dominando esta especie, aunque disminuye su importancia relativa al mismo tiempo que aumenta la cobertura de otras hierbas como *Lachemilla moritziana* y varias gramíneas. En la etapa de seis años dominan *R. acetosella*, *Trisetum irazuense* y *Senecio formosus* con 20, 15 y 13% de cobertura respectivamente. Por último, en la parcela de 12 años dominan dos especies típicas del rosetal-arbustal paramero: *Espeletia schultzii* e *Hypericum laricifolium*, con alrededor de 25% de cobertura cada una. La vegetación encontrada en las diferentes etapas se corresponde estrechamente con la sucesión típica de la zona descrita por Sarmiento *et al.* (2003).

Método de muestreo

En cada una de las parcelas se realizaron dos muestreos, uno en la estación seca y otro en la húmeda. Cada vez se seleccionaron al azar 20 cuadrados de 0,20 m², cosechándose toda la fitomasa aérea y subterránea hasta una profundidad de 20 cm. La fitomasa aérea se separó por compartimientos: biomasa asimilatoria (hojas), biomasa no asimilatoria (tallos, ramas y estructuras reproductivas) y necromasa (estructuras muertas de tallos, hojas etc. tanto en pie como en el suelo). La fitomasa subterránea se separó en raíces (estructuras lignificadas y rizomas) y raicillas (menores de 2 mm de diámetro). El material vegetal fue secado en estufa a una temperatura de 60 °C hasta peso constante y pesado.

Se realizaron análisis físico-químicos de cinco muestras de suelo por parcela, tomadas entre 0 y 20 cm de profundidad, determinándose textura, pH, P, C, N y bases cambiables. Con el material vegetal se hicieron muestras compuestas por compartimiento y por parcela y se analizaron para C, N, P, Ca, Mg y K. El N total se determinó por el método de micro-Kjeldahl; el P por el método fotocolorimétrico de azul de molibdeno; el Ca, Mg y K por el método de absorción atómica y el C se midió por oxidación con dicromato de potasio y titulación (Allen 1990).

RESULTADOS

Características del suelo a lo largo de la sucesión

La Tabla 1 muestra las características físico-químicas del suelo a lo largo de la sucesión. Puede observarse que las variaciones en la concentración de C y N totales, P asimilable y bases cambiables son pequeñas, al igual que ocurre con el pH. No se presenta una tendencia clara a lo largo del tiempo en ninguno de los parámetros analizados ni diferencias entre las parcelas ni entre las estaciones seca y húmeda.

Es importante señalar que uno de los criterios utilizados para inferir que las parcelas estudiadas han sufrido un proceso similar en el tiempo, además de haber tenido un mismo tipo de manejo agrícola, son las propiedades físicas del suelo. Estas no cambian tan fácilmente en el tiempo y permiten una dinámica química similar en cuanto a los procesos de retención y ciclado de nutrientes. En nuestro caso vemos como todas las parcelas muestran una textura similar, lo cual aunado a otras

DINÁMICA SUCESIONAL DE LA FITOMASA Y LOS NUTRIENTES EN PÁRAMO

Tabla 1. Características físicas y químicas de los suelos en cada etapa sucesional ($x \pm SD$, $n=5$). E.S.: Estación seca, E.H.: Estación húmeda.

Parcela	Estación	Textura	pH	C.O. %	N %	P ppm	K ppm	Mg ppm	Ca ppm
1	E.S.	F	4.89±0.12	10.14±0.10	0.66±0.04	26.4±4.1	123.2±23.7	47.4±6.2	330.7±25.6
	E.H.		5.22±0.06	10.22±0.02	0.73±0.04	29.0±7.2	140.0±19.2	48.6±9.1	320.6±41.0
3	E.S.	F	4.72±0.10	10.12±0.02	0.60±0.01	18.0±6.5	113.4±21.2	36.5±7.8	220.4±44.6
	E.H.		4.64±0.11	10.12±0.05	0.61±0.02	19.0±8.1	118.6±37.0	43.8±5.2	236.5±28.4
6	E.S.	F	5.06±0.16	10.07±0.17	0.62±0.05	19.4±9.0	123.8±34.2	46.2±6.4	275.1±61.4
	E.H.		4.90±0.12	10.16±0.04	0.68±0.04	21.2±6.1	133.2±31.5	49.8±7.1	238.8±42.6
12	E.S.	F	4.90±0.16	9.97±0.20	0.64±0.04	21.4±5.4	105.6±18.2	35.3±8.4	210.1±33.5
	E.H.		5.00±0.20	10.11±0.05	0.66±0.02	21.2±8.5	115.5±21.8	46.5±11.2	235.5±50.0

similitudes ecológicas (topografía, pedregosidad, orientación, pendiente, etc) permite compararlas entre sí y considerarlas como etapas de un único proceso sucesional.

La fitomasa y sus compartimientos en la sucesión

La fitomasa total aumenta en forma lineal durante la sucesión (Figura 1). Comparando los valores de la época seca entre las diferentes parcelas observamos un aumento desde 228 g m⁻² en la parcela de un año hasta 945 g m⁻² en la de 12 años (Tabla 2). Para la época húmeda los valores para estas dos parcelas fueron de 402 y 1169 g m⁻² (Tabla 3).

Al comparar la fitomasa total entre estaciones se observa una tendencia consistente a valores mayores durante la época húmeda, siendo la diferencia entre épocas más marcada en las etapas tempranas (Figura 1). Por ejemplo, en la parcela de un año la fitomasa total fue 1,8 veces mayor en la época húmeda que en la seca, mientras que en la parcela de 12 años fue únicamente 1,2 veces mayor.

A lo largo de la sucesión no sólo aumenta la fitomasa total sino que cambia su distribución por compartimientos, indicando cambios estructurales y funcionales importantes. Uno de los cambios sucesionales más conspicuos es en la proporción entre biomasa aérea y subterránea. En la Figura 1

Tabla 2. Distribución de la fitomasa por compartimientos durante la estación seca en las parcelas en regeneración. BA: Biomasa asimilatoria, BNA: Biomasa no asimilatoria, N: Necromasa, R: Raíces, r: raicillas (media ± desviación estándar, $n=20$).

	1 año		3 años		6 años		12 años	
	g m ⁻²	%						
B.A	9±4	4	29±27	7	96±82	12	241±130	25
B.N.A	23±14	10	41±40	10	165±115	21	264±122	28
N	58±37	25	164±89	38	321±296	41	311±228	33
R	86±46	38	158±86	37	152±104	20	91±76	10
r	52±22	23	33±36	8	44±25	6	38±22	4
Total	228	100	425	100	778	100	945	100

puede observarse como la fitomasa aérea aumenta casi linealmente durante los primeros 12 años de la sucesión, mientras que la fitomasa subterránea se mantiene relativamente constante.

La tendencia a un aumento sucesional continuado y lineal de la biomasa aérea, mientras que la biomasa subterránea se mantiene aproximadamente constante, trae como consecuencia un incremento pronunciado y lineal de la relación biomasa aérea/subterránea (A/S, Figura 2). Al inicio de la sucesión la relación A/S fue de 0,26 (promedio de ambas épocas) mientras que a los 12 años de descanso el valor promedio pasa a 3,45, lo que marca un cambio funcional muy importante de un sistema predominantemente subterráneo a otro aéreo. Estacionalmente también se observan algunas diferencias en la relación A/S, la cual hasta los 6 años tiende a ser mayor durante la época húmeda mientras que a los 12 años es considerablemente mayor durante la época seca.

Si analizamos con más detalle la distribución por compartimientos de la fitomasa (Tablas 2 y 3) podemos observar tendencias sucesionales muy claras. En la parcela de 1 año el compartimiento más importante es la fitomasa subterránea, que representa 60 y 66% de la fitomasa total en las estaciones seca y húmeda respectivamente. En esta parcela domina la hierba rizomatosa *Rumex acetosella*, la cual asigna alrededor del 60% de su biomasa a las estructuras subterráneas (Berbesí 1990). En la parcela de tres años las raíces disminuyen porcentualmente, aunque siguen representando un porcentaje alto, entre 45 y 50%.

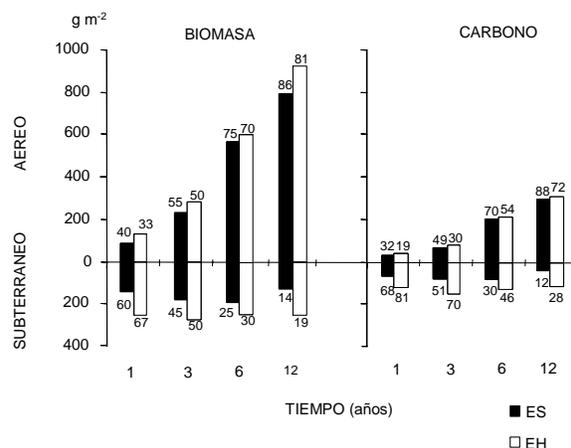


Figura 1. Fitomasa y carbono orgánico aéreos y subterráneos durante la sucesión secundaria. Los números sobre las barras indican el aporte proporcional (%) de cada compartimiento.

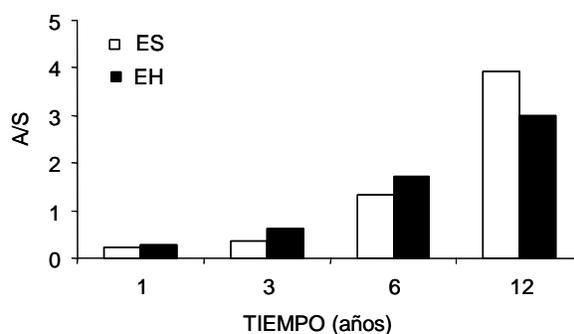


Figura 2. Relación biomasa aérea/biomasa subterránea a lo largo de la sucesión para ambas épocas.

Tabla 3. Distribución de la fitomasa por compartimientos durante la estación húmeda en las parcelas en regeneración. BA: Biomasa asimilatoria, BNA: Biomasa no asimilatoria, N: Necromasa, R: Raíces, r: raicillas (media ± desviación estándar, n=20).

	1 año		3 años		6 años		12 años	
	g m ⁻²	%						
B.A	38±23	9	88±69	15	209±107	24	310±142	26
B.N.A	38±20	10	91±80	16	236±135	27	339±131	29
N	58±25	15	105±33	18	171±74	20	303±111	26
R	98±64	24	171±113	31	142±66	16	115±52	10
r	170±90	42	117±87	20	116±70	13	102±42	9
Total	402	100	572	100	874	100	1169	100

DINÁMICA SUCESIONAL DE LA FITOMASA Y LOS NUTRIENTES EN PÁRAMO

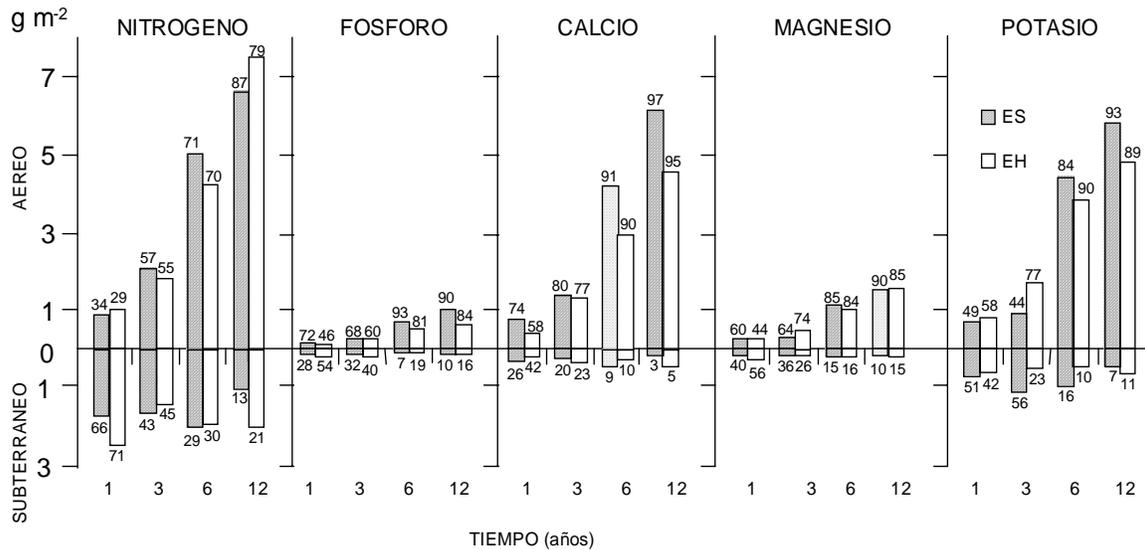


Figura 3. Cantidad de macronutrientes en la fitomasa durante la sucesión secundaria. Los números sobre las barras indican el aporte proporcional (%) de cada compartimiento.

A partir de los seis años la biomasa subterránea disminuye considerablemente en términos relativos, representando en la parcela de 12 años entre 14 y 19% de la fitomasa total según la estación.

La biomasa aérea presenta el comportamiento opuesto al descrito para las raíces. En la parcela de un año la biomasa asimilatoria representa el 4% de la fitomasa total durante la época seca, aumentando al 10% durante la época lluviosa, mientras que la biomasa aérea no asimilatoria representa el 10% en ambas épocas. Estos compartimientos muestran en la parcela de tres años un aumento en términos absolutos y relativos con respecto a la de un año. A partir de la edad de seis años, hay un desarrollo marcado de la biomasa aérea. En la parcela de 12 años la biomasa aérea asimilatoria constituye el 25% del total y la no asimilatoria el 29%, mostrando pocas fluctuaciones entre las épocas seca y húmeda. Estacionalmente las fases tempranas sufren mayores variaciones en su fitomasa aérea que las fases tardías, debido a que las especies características de las parcelas viejas mantienen sus hojas vivas durante todo el año, como es el caso de *Espeletia schultzii*, dominante en la parcela de 12 años, que mantiene un crecimiento foliar continuo durante todo el año (Monasterio y Sarmiento 1991).

La necromasa es un compartimiento muy importante en todas las etapas de la regeneración y fluctúa considerablemente entre estaciones, disminuyendo hacia la época húmeda. Los grandes cambios que se observan en la parcela de seis años, más del 20% entre estaciones, se explicarían por el hecho de que una de las especies dominantes en esta fase es *Senecio formosus*, una hemicriptofita perenne que durante la sequía se marchita casi totalmente, manteniendo vivas solo las estructuras subterráneas.

En general hay una acumulación de necromasa durante la sucesión, incrementándose notablemente hacia las etapas tardías. En la parcela de 12 años, donde domina *Espeletia schultzii*, una especie que mantiene la hojarasca adherida al tronco, se obtienen los mayores valores de acumulación de necromasa.

El carbono orgánico (Figura 1) muestra en grandes líneas la misma tendencia que la fitomasa total.

Los nutrientes y su distribución por compartimientos

La Figura 3 muestra los cambios en la cantidad de N, P y bases cambiables por m² durante la sucesión. Al igual que para la fitomasa y el carbono, también se observa que todos estos

Tabla 4. Concentración de carbono y nutrientes en la fitomasa (%) durante la época seca (ES) y húmeda (EH) en las parcelas en sucesión-regeneración.

Años	C		N		P		Ca		Mg		K	
	ES	EH										
1	43,4	41,8	1,13	0,85	0,08	0,09	0,44	0,12	0,18	0,15	0,59	0,34
3	35,3	41,7	0,87	0,55	0,09	0,08	0,39	0,28	0,13	0,11	0,48	0,40
6	38,1	40,8	0,92	0,71	0,10	0,07	0,68	0,36	0,18	0,14	0,69	0,49
12	36,8	35,5	0,81	0,80	0,11	0,06	0,67	0,41	0,18	0,15	0,67	0,46

nutrientes se van acumulando a lo largo del tiempo, por lo que la vegetación se convierte en un reservorio de nutrientes cada vez más importante. Sin embargo se presentan algunas diferencias en el patrón de acumulación de los distintos nutrientes. En el caso del N, este sigue una tendencia bastante parecida a la de la fitomasa total, acumulándose inicialmente en la biomasa subterránea y posteriormente en la aérea. Por otra parte el P muestra una mayor acumulación en la fitomasa aérea en todas las etapas sucesionales, acentuándose esta tendencia en las parcelas más antiguas, donde más del 80% del P se encuentra en la parte aérea. Para el caso de las bases cambiables, si bien todas ellas se acumulan en la fitomasa durante la sucesión, presentan diferentes patrones. El Ca y el Mg se acumulan principalmente en la fitomasa aérea en todas las etapas sucesionales, mientras que el K se almacena en mayor proporción en la fitomasa subterránea de las parcelas tempranas, cambiando dicha relación en las parcelas tardías.

En la Tabla 4 se presentan los cambios a lo largo de la sucesión de la concentración de los diferentes nutrientes en la fitomasa total. Podemos observar que, en términos generales, el C no presenta una tendencia definida, el N tiende a disminuir su concentración a lo largo de la sucesión, el fósforo presenta un comportamiento diferente para cada época, aumentando sucesionalmente durante la época seca y disminuyendo durante la húmeda, el Ca y el K aumentan su concentración a medida que transcurre el descanso y el Mg no muestra una tendencia definida.

Los cambios estacionales en la concentración de nutrientes son muy marcados y consistentes para todos los elementos analizados a excepción del C, presentándose para todos ellos concentraciones mucho mayores en la época seca (Tabla 4).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Ya son numerosos los autores que han reportado en sucesiones de páramo, tanto en Colombia como en Venezuela, la falta de tendencias claras a nivel de las propiedades físico-químicas del suelo (Ferwerda 1987, Llambí y Sarmiento 1997, Jaimes 2000, Abadín *et al* 2002, Montilla *et al.* 2002). Lo mismo ha sido también reseñado en sistemas agrícolas con descansos largos en ambientes de puna (Hervé 1994).

Es importante señalar que en sucesiones secundarias se parte de condiciones iniciales diferentes a las de la sucesión primaria, ya que los suelos pueden poseer un alto grado de desarrollo y existir ya propágulos de plantas. Según Huston y Smith (1987) y Gleeson y Tilman (1990) las fuerzas que dirigen la sucesión secundaria no están dadas por los cambios en las características físico-químicas del suelo sino más bien por la dinámica de las historias de vida de las especies vegetales, sus tasas máximas de crecimiento, capacidad de colonización, dinámica de las interacciones interespecíficas y su eficiencia en la captación de nutrientes.

Abadín *et al.* (2002) analizan cuatro series de parcelas ubicadas en sectores diferentes del Páramo de Gavidia, cada una con una secuencia sucesional completa que incluye desde parcelas cultivadas hasta parcelas de páramo natural y tampoco encuentran tendencias sucesionales en las propiedades físico-químicas del suelo. Lo que sí encuentran es una disminución del $\delta^{15}\text{N}$, tanto del suelo como de los detritus vegetales, a medida que transcurre la sucesión, la cual evidencia el paso de sistemas abiertos (entradas y salidas importantes de nitrógeno) a sistemas más cerrados, con mayor eficiencia en el ciclado de nitrógeno. Esto le da más peso a la idea de que los principales cambios sucesionales se producen a nivel del funcionamiento

del ecosistema, a medida que se van desarrollando comunidades vegetales y animales más estructuradas y mejor adaptadas a las condiciones ambientales del páramo. Estos cambios funcionales no necesariamente se reflejan en las propiedades físico-químicas del suelo en la escala de tiempo de la sucesión secundaria.

El hecho de que no se presenten cambios en la concentración de nutrientes del suelo durante el ciclo de regeneración nos lleva a pensar que la recuperación de las condiciones de fertilidad y de la aptitud de las parcelas para ser nuevamente sembradas, no puede ser analizada únicamente a nivel de la concentración de nutrientes en el suelo, sino que deben considerarse otros parámetros, como la dinámica de la vegetación y su papel en la acumulación de nutrientes, ya que ésta es utilizada como abono verde al comenzar un nuevo ciclo de cultivo.

Contrariamente a la ausencia de tendencias sucesionales en las propiedades físico-químicas del suelo, a nivel de la fitomasa se observó claramente una tendencia a la acumulación y también cambios sucesionales conspicuos en el patrón de distribución entre diferentes órganos de las plantas. Lo mismo se observó en relación a los nutrientes, con diferencias importantes en la forma como cada uno se distribuye entre distintos órganos. La acumulación diferencial de cada tipo de nutriente tanto en los compartimientos como en las estaciones va a depender del tipo de especie dominante en cada fase sucesional, las cuales van a determinar la calidad de los aportes bióticos al sistema.

Las diferencias en el patrón de asignación de biomasa entre etapas tempranas y tardías nos revela cambios estructurales y funcionales profundos a medida que transcurre la sucesión. Las etapas tempranas están dominadas por hierbas, las cuales son progresivamente desplazadas por arbustos esclerófilos y rosetas gigantes (Sarmiento *et al* 2003). Las hierbas que dominan inicialmente, particularmente *Rumex acetosella*, presentan una asignación de biomasa preferencial hacia las raíces (Berbesí 1990), mientras que los arbustos presentan predominancia de biomasa no asimilatoria (tejidos lignificados de las estructuras de sostén) y las rosetas gigantes de necromasa en pie.

El valor de la relación A/S cercano a 4 encontrado en la parcela de 12 años, está dentro del rango encontrado por Smith y Klinger (1985) y por Hofstede y Rossenaar (1995) en ecosistemas de páramo. En este sentido, el páramo constituye

el ecosistema de tipo alpino con mayor relación A/S. Este hecho puede ser explicado por la isotermia anual, que hace menos importante el almacenamiento de fitomasa en los órganos subterráneos y por la presencia de una fitomasa aérea de pequeño porte, que hace innecesaria la presencia de grandes raíces de sostén. Al comparar con otros sistemas herbáceos, como sabanas y praderas, el páramo también presenta valores mucho mayores de la relación A/S.

El marcado aumento sucesional de la relación A/S, contradice lo postulado por Gleeson y Tilman (1990) y Tilman y Wedein (1991), quienes señalan que hay una mayor acumulación de fitomasa subterránea en las especies tardías, como un mecanismo para aumentar la eficiencia en la captación de nutrientes a medida que avanza la sucesión. El aumento sucesional en la relación A/S encontrado en el páramo puede tener al menos dos interpretaciones, una que la eficiencia en la absorción de agua y nutrientes aumenta a lo largo de la sucesión, lo que implica que las plantas podrían absorber más por unidad de biomasa radical, o bien que la eficiencia en el uso de agua y nutrientes aumenta, lo que implica que necesitarían menos cantidad por unidad de biomasa. Una mayor eficiencia en la absorción de nutrientes por las especies tardías podría estar dada por la mayor colonización de micorrizas vesículo-arbusculares en estas especies. Montilla *et al* (1992, 2002) encontraron en este mismo páramo que con el avance de la sucesión hay un incremento de la micotrofia, junto con una disminución en el porcentaje de raicillas con pelos radicales. En las parcelas de 1 y 3 años domina *Rumex acetosella*, una especie no micorrizógena y con características de colonizadora, mientras que en las parcelas tardías las especies dominantes son micótrofas obligatorias, dependientes de estos hongos para la obtención de nutrientes.

Aparte del aumento en la colonización micorrizica, que implica una mayor eficiencia en la captación de nutrientes, también se ha evidenciado un aumento en la eficiencia en el uso del agua por las especies tardías. En este sentido Llambí *et al.* (2003), estudiando especies características de diferentes etapas sucesionales, encuentran una mayor eficiencia en el uso del agua en las especies tardías (*E. Schultzii* y *Baccharis prunifolia*) en relación a las tempranas e intermedias.

Por otro lado, la menor relación A/S durante la época seca, observada en las parcelas tempranas

e intermedias, puede ser interpretada como un mecanismo para aumentar la captación de agua durante la época de mayor stress hídrico. Sin embargo, esta tendencia no fue observada en la parcela de 12 años, lo que sugiere que en las etapas tardías deben existir mecanismos diferentes de resistencia al stress hídrico.

La menor variación estacional tanto de la biomasa como de los nutrientes en parcelas tardías implica que las especies que conforman estas comunidades son capaces de conservar una mayor cantidad de nutrientes durante todo el año, lo cual pudiera constituir un mecanismo sucesional que influyera en los cambios en la abundancia relativa de las especies. La hipótesis sería que las especies tempranas tendrían la capacidad de llegar antes (debido a mejores mecanismos de propagación) y ocupar rápidamente el espacio gracias a sus altas tasas de crecimiento, mientras que las especies tardías, con menores tasas de crecimiento, tendrían sin embargo la capacidad de ir acumulando progresivamente nutrientes en su biomasa, los cuales quedarían "secuestrados" y no estarían accesibles para las especies características de las etapas tempranas, causando un desplazamiento competitivo de las mismas.

La disminución sucesional en la concentración de P y N pudiera relacionarse con la disminución de las tasas fotosintéticas máximas que observaron Llambí *et al.* (2003). Por otra parte, el aumento notorio en la concentración de Ca se relacionaría con la presencia de más estructuras de sostén y con la menor superficie foliar específica (hojas más gruesas) de las especies tardías.

El pronunciado aumento en la concentración de nutrientes durante la época seca en comparación con la época húmeda pudiera explicarse por dos procesos: la translocación de los nutrientes antes de la senescencia y/o la menor producción de fotoasimilados durante la época seca, lo cual causaría una disminución de los carbohidratos por respiración y por ende un aumento en la concentración de nutrientes. Todos estos mecanismos ecofisiológicos que pudieran estar actuando a lo largo de la sucesión requieren ser objeto de investigaciones específicas, para poder verificar o refutar las distintas hipótesis que hemos manejado para explicar nuestros resultados.

Como conclusión general puede decirse que durante esta sucesión secundaria se evidencia un claro cambio desde unas comunidades vegetales pioneras que invierten una gran proporción de su

fitomasa en su sistema radical y que son aparentemente poco eficientes en la captación y uso del agua y de los nutrientes, a comunidades que invierten menos biomasa en raíces y más en estructuras asimilatorias, siendo altamente eficientes en la captación y acumulación de nutrientes.

Por otra parte, queda claro que la acumulación de nutrientes en la fitomasa vegetal es un proceso continuo a lo largo de la sucesión y que esta acumulación pudiera ser de importancia para la fertilidad del suelo, una vez que el sistema entra en la fase del cultivo y la fitomasa es incorporada al suelo como un abono verde.

AGRADECIMIENTO

Este trabajo forma parte del Programa Ecosistemas de Montañas Tropicales (TME-IUBS, MAB-UNESCO). Queremos agradecer muy especialmente a Don Bernardino Moreno y al Sr. Ramón Hernández por permitirnos trabajar en sus tierras y transmitirnos su experiencia y conocimientos, lo que hizo posible realizar este trabajo. Agradecemos las subvenciones del CDCHT, Universidad de los Andes (Proyectos C-446-90 y C-448-90). Agradecemos al proyecto MOSAndes (CYTED- Proyecto XII.4), la posibilidad de publicar en este número especial de la revista *Ecotrópicos*.

LITERATURA CITADA

- ABADIN, J., S. GONZALEZ-PRIETO, L. SARMIENTO, M.C. VILLAR y T. CARBALLAS. 2002. Successional dynamics of soil characteristics in a long fallow agricultural system of the high tropical Andes. *Soil Biology and Biochemistry* 34(11): 1739-1748.
- ALLEN, S. 1990. *Chemical analysis of ecological materials*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- ARANGUREN, A. y M. MONASTERIO. 1997. Aspectos de la dinámica del nitrógeno en parcelas con diferente tiempo de descanso en el Páramo de Gavidia (Andes Venezolanos). Pp. 171-181, *in* Liberman, M. y C. Baied (eds): *Desarrollo sostenible en Ecosistemas de Montaña: Manejo de áreas frágiles en los Andes*. Universidad de las Naciones Unidas, La Paz.
- BERBESI, N. 1990. Estrategias de asignación de biomasa y nutrientes en plantas del páramo Andino, en un gradiente sucesional y sus variaciones estacionales. Tesis de grado. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- FERWERDA, W. 1987. The influence of potato cultivation on the natural bunchgrass paramo in the Colombian

DINÁMICA SUCESIONAL DE LA FITOMASA Y LOS NUTRIENTES EN PÁRAMO

- Cordillera Oriental. Internal Report No. 220. Hugo de Vries Laboratory. Department of Palynology and Palaeo/Actuo-Ecology. University of Amsterdam.
- GLEESON, S. y D. TILMAN. 1990. Allocation and the transient dynamics of succession on poor soils. *Ecology* 71: 1144-1155.
- HALPERN, CH. 1989. Early successional patterns of forest species : interactions of life history traits and disturbance. *Ecology* 70: 704-720.
- HERVE, D. 1994. Respuesta de los componentes de la fertilidad del suelo a la duración del descanso. Pp. 155-169, *in* Hervé, D., D. Genin y G. Riviere (eds.): Dinámicas del descanso de la tierra en los Andes. La Paz: IBTA-ORSTOM.
- HOFSTEDE, R. y A. ROSSENAAR. 1995. Biomass of grazed, burned, and undisturbed paramo grasslands, Colombia. II. Root mass and above ground :Below ground ratio. *Arctic and Alpine Research* 27: 13-18.
- HUSTON, M. y T. SMITH. 1987. Plant succession: life history and competition. *American Naturalist* 130: 168-198.
- 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.
- JAIMES, V. 2000. Estudio ecológico de una sucesión secundaria y recuperación de la fertilidad en un ecosistema de páramo. Tesis de Maestría. Postgrado de Ecología Tropical. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- 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.
- LLAMBI, L.D., M. FONTAINE, F. RADA, B. SAUGIER y L. SARMIENTO. 2003. Ecophysiology of dominant plant species during old field succession in a high tropical Andean ecosystem. *Arctic, Alpine and Antarctic Research*: en prensa.
- MARGALEF, R. 1977. *Ecología*. Ediciones Omega. Barcelona.
- MONASTERIO, M. 1980. Las formaciones vegetales de los Páramos de Venezuela. Pp. 93-158, *in* M. Monasterio (ed.): *Estudios ecológicos en los Páramos andinos*. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- MONASTERIO, M. y L. SARMIENTO. 1991. Adaptive radiation of *Espeletia* in the cold Andean tropics. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 387-391.
- MONTILLA, M y M. MONASTERIO. 1987. Análisis estructural de la vegetación en la sucesión-regeneración de ecosistemas y agroecosistemas de páramo. Resumen de la 37 Convención Anual de AsoVAC, Maracaibo, Venezuela.
- MONTILLA, M., R.A. HERRERA y M. MONASTERIO. 1992. Micorrizas vesículo-arbusculares en parcelas que se encuentran en sucesión-regeneración en Los Andes tropicales. *Suelo y Planta* 2(1):59-70.
- MONTILLA, M., R.A. HERRERA-PERAZA y M. MONASTERIO. 2002. Influencia de los períodos de descanso sobre la distribución vertical de raíces, micorrizas arbusculares y pelos radicales en páramos andinos venezolanos. *Ecotropicos* 15 (1): 85-98.
- MORENO, C. y L.E. MORA-OSEJO. 1994. Estudio de los agroecosistemas de la región de Sabaneque (Municipio de Tusa, Cundinamarca) y algunos de sus efectos sobre la vegetación y el suelo. Pp. 563-581, *in* Mora-Osejo, L.E. y Sturm, H. (eds.): *Estudios Ecológicos del Páramo y el Bosque Altoandino Cordillera Oriental de Colombia*. ACCEF. Colección J. A. Lleras. No. 6. Bogotá.
- ODUM, E. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.
- PORRMANN, J. y W. LÜDTKE. 1988. Breve análisis de la historia de una parcela bajo uso tradicional en Gavidia y aspectos geocológicos de la regeneración de la vegetación natural. Monografía. Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- SARMIENTO, L., M. MONASTERIO y M. MONTILLA. 1993. Ecological bases, sustainability, and current trends in traditional agriculture in the Venezuelan high Andes. *Mountain Research and Development* 13: 167-176.
- SARMIENTO, L y P. BOTTNER. 2002. Carbon and nitrogen dynamics in two soils with different fallow times in the high tropical Andes: indications for fertility restoration. *Applied Soil Ecology* 19: 79-89.
- 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.
- SMITH, J. y L. KLINGER 1985. Aboveground:belowground phytomass ratios in Venezuelan paramo vegetation and their significance. *Arctic and Alpine Research* 17: 189-198.
- TILMAN, D. y D. WEDIN. 1991. Dynamics of nitrogen competition between successional grasses. *Ecology* 72: 1038-1049.

Recibido 19 de febrero de 2002; revisado 03 de mayo de 2002; aceptado 20 de septiembre de 2002