

**Universidad de Los Andes**  
**Facultad de Ciencias**  
**Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE)**  
**Postgrado en Ecología Tropical**

**Características adaptativas de especies de gramíneas y hierbas en  
una sucesión ecológica en el Páramo Andino**

**Tesista: Lic. Sonia J. García V.**

**Tutor: Dr. Fermín Rada**

**Cotutora: Dra. Lina Sarmiento**

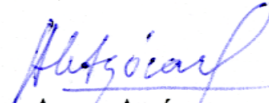
## VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre el **Trabajo de Grado de Maestría** presentado por **Sonia Josefina, García Varela**, realizado bajo la tutoría del Dr. **Fermín Rada** y la cotutoría de la Dra. **Lina Sarmiento** presentado como requisito para optar al título de **Magíster Scientiae en Ecología Tropical**, que se titula:


**“Características adaptativas de especies de gramíneas y hierbas en una sucesión ecológica en el Páramo Andino”**

Hacen constar lo siguiente:

**PRIMERO:** que hoy 28 de octubre de 2008 a las 2:30 p.m., nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo la Presidente del Jurado la Dra. Aura Azócar. **SEGUNDO:** a continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro del jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 3:00 p.m. de éste mismo día, se dio curso al Acto Público de sustentación de la Tesis presentada a requerimiento del jurado en el Salón A-08 de la Facultad de Ciencias. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el Trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente la Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el Trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación y discusión, el jurado procedió a su deliberación final y decidió aprobar el Trabajo de Grado de Maestría a nuestra consideración.

  
Dra. Aura Azócar  
**Jurado**



  
Dr. Carlos García Núñez  
**Jurado**

  
Dr. Luis Daniel Llambí  
**Jurado**

**Las muestras de la presente investigación fueron analizadas en los laboratorios de ecofisiología vegetal, análisis químico y suelos del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE) de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes.**

**Este trabajo fue realizado mediante financiamiento otorgado por el Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico (CDCHT), a través del Proyecto C-1186-03-01-EM, titulado Características adaptativas de especies dominantes de gramíneas y hierbas en una sucesión secundaria en el Páramo Andino, responsable Dr. Fermín J. Rada.**

## Resumen

El Páramo Andino presenta características microclimáticas, florísticas y ecológicas muy particulares. Corresponde a un ambiente donde las variaciones térmicas diarias son muy marcadas y pueden ocurrir temperaturas congelantes cualquier noche del año. Además, presenta pronunciados déficits hídricos estacionales. La vegetación del páramo, constituida por diferentes formas de vida: rosetas, gramíneas, arbustos, hierbas y plantas en cojín, deben poseer características adaptativas únicas que les permitan sobrevivir estas condiciones. En el páramo se practica la agricultura con descansos largos, la cual permite la recuperación parcial o total de la vegetación natural a través de un proceso de sucesión secundaria. Varios autores han propuesto diferentes hipótesis relacionadas a las estrategias y/o características de las plantas a lo largo de las etapas de sucesión. Algunas de estas características (mayor o menor tasa de fotosíntesis a lo largo de la sucesión) relacionadas a aspectos funcionales tales como comportamiento hídrico y de intercambio de gases, así como también a aspectos más morfológicos como arquitectura de la planta y asignación de biomasa. En este trabajo nos proponemos estudiar el comportamiento ecofisiológico de especies dominantes de hierbas y gramíneas en una sucesión ecológica en el Páramo Andino con el fin de: determinar algunas características del comportamiento fotosintético para cada una de las especies a lo largo de la sucesión, estudiar las respuestas de las especies al estrés hídrico estacional y determinar diferencias en patrones de distribución de biomasa para cada una de las especies. Las especies estudiadas fueron las gramíneas *Poa anua* (dominante de la sucesión temprana), *Agrostis jahnii*, *Calamagrostis pittieri* y *Trisetum irazuense* (estado intermedio de la sucesión), *Agrostis trichodes* (sucesión tardía), *Brachypodium mexicanum* y *Calamagrostis effusa* (dominantes del ecosistema de páramo no intervenido) y las hierbas *Rumex acetosella*, *Lachemilla moritziana* y

*Erodium cicutarium* (sucesión temprana), *Senecio formosus*, *Geranium multiceps*, *Acaena cylindristachya* (sucesión intermedia), *Noticastrum marginatum*, *Sysirinchium tinctorium* y *Orthosanthus chimboracensis* (sucesión tardía) y *Hieracium erianthum* y *Castilleja fissifolia* (páramo no intervenido). Para cada especie se determinaron, durante ambas épocas seca y húmeda: tasas fotosintéticas a saturación de luz ( $A_{max}$ ), área foliar específica (AFE), conductancia estomática ( $G_s$ ), potencial hídrico foliar ( $\psi$ ) durante las horas del medio día, contenido de nitrógeno foliar (%N) y biomasa por órganos, entre otras cosas. Se observa que, indiferente del estado sucesional de las especies,  $K_s$  (exceptuando a *B. mexicanum*) y  $A_{max}$  son siempre mayores en la época húmeda. No existe una tendencia sucesional cuando la asimilación máxima se expresa por unidad de área foliar, mientras que por unidad de peso muestra una disminución a medida que avanza la sucesión. Para las dos formas de vida se observa que las especies de la sucesión temprana muestran mayor contenido de nitrógeno (mg/g) que aquellas de sucesiones más avanzadas, caso particularmente más evidente en las hierbas. En cuanto a los parámetros relacionados con el estado hídrico de las plantas, las tendencias no fueron claras para ninguna de las dos formas de crecimiento. Hay una clara tendencia entre las relaciones biomasa aérea/total y biomasa fotosintética/no fotosintética solo para las gramíneas. En general, estos resultados muestran claras tendencias descendientes dentro de la sucesión asociada a rápido crecimiento (AFE, %N y  $A_{max}$ ). Tendencias que son más claras en las gramíneas cuando se comparan con las hierbas. Además apoyan las ideas de Grime y Tilman en cuanto a las diferencias en características adaptativas entre especies de sucesión temprana y tardía para ambientes “poco productivos”.

## Índice

	<b>Pág</b>
<b>Introducción</b>	
I.- El páramo como ecosistema de la alta montaña tropical.....	1
II.- La agricultura con descansos en los Andes Tropicales.....	2
III.- La sucesión ecológica: patrones y teorías sobre los mecanismos de cambio sucesional.....	3
IV.- Antecedentes sobre el estudio de la sucesión secundaria en el páramo Venezolano y estrategias adaptativas de la vegetación.....	8
<b>Importancia del estudio.....</b>	<b>12</b>
<b>Objetivos</b>	
I.- Objetivo General.....	14
II.- Objetivos específicos.....	14
<b>Hipótesis</b>	
I.- Hipótesis General.....	15
II.- Hipótesis específicas.....	15
<b>Área de Estudio</b>	
1.- Ubicación geográfica.....	16
2.- Clima.....	17
3.- Geología y geomorfología.....	19
4.- Suelos.....	19
5.- Usos del suelo.....	19

6.- Vegetación	
a.- Vegetación en el Páramo no intervenido.....	20
b.- Vegetación Sucesional.....	21

**Materiales y Métodos**

1.- Aspectos sobre la vegetación	
1.1.- Especies seleccionadas.....	24
1.2.- Descripción de las especies.....	24

**2.- Aspectos ecofisiológicos**

2.1.- Medidas de intercambio de gases.....	30
2.2.- Potencial hídrico.....	32
2.3.- Cálculo del área foliar específica .....	32
2.4.- Contenido de nitrógeno foliar.....	32

**3.- Determinación de biomasa.....** 33

**4.- Análisis estadístico.....** 34

**Resultados**

a.- Gramíneas.....	35
b.- Hierbas.....	42
c.- Relaciones hídricas en gramíneas y hierbas .....	53

**Discusión.....** 54

**Bibliografía.....** 65

## Índice de Figuras

	<b>Pág</b>
<b>Figura 1a.-</b> Sucesión ecológica en el Páramo Andino (Gavidia).	8
<b>Figura 1b.-</b> Sucesión ecológica en el Páramo Andino (Gavidia).	9
<b>Figura 2.-</b> Ubicación geográfica de Gavidia.....	17
<b>Figura 3.-</b> Climadiagrama para Gavidia (Tomado de Sarmiento et al. 2003)	17
<b>Figura 4.-</b> Páramo de Gavidia.....	18
<b>Figura 5.-</b> Esquema del ciclo agrícola Páramo de Gavidia.....	20
<b>Figura 6.-</b> Abundancia relativa de las diferentes formas de vida a lo largo de la sucesión. Tomado de Sarmiento et al. (2003)	25
<b>Figura 7.-</b> Gramíneas estudiadas a lo largo de la sucesión.....	28
<b>Figura 8.-</b> Hierbas estudiadas a lo largo de la sucesión.....	29
<b>Figura 9.-</b> Relación entre DFFF y asimilación de CO <sub>2</sub> para <i>P. annua</i> (época húmeda, época seca).....	36
<b>Figura 10.-</b> Relación entre DFFF y asimilación de CO <sub>2</sub> para <i>A. jahnii</i> (época húmeda, época seca).....	36
<b>Figura 11.-</b> Relación entre DFFF y asimilación de CO <sub>2</sub> para <i>C. pittieri</i> (época húmeda, época seca).....	36
<b>Figura 12.-</b> Relación entre DFFF y asimilación de CO <sub>2</sub> para <i>T. irazuense</i> (época húmeda, época seca).....	36
<b>Figura 13.-</b> Relación entre DFFF y asimilación de CO <sub>2</sub> para <i>A. trichodes</i> (época húmeda, época seca).....	37
<b>Figura 14.-</b> Relación entre DFFF y asimilación de CO <sub>2</sub> para <i>B. mexicanum</i> (época húmeda, época seca).....	37
<b>Figura 15.-</b> Relación entre DFFF y asimilación de CO <sub>2</sub> para <i>C. effusa</i> (época húmeda, época seca).....	37
<b>Figura 16.-</b> Área foliar específica AFE, cm <sup>2</sup> /g) para las diferentes	



especies a lo largo de la sucesión (Gramíneas).....	38
<b>Figura 17.-</b> Tasa de asimilación de CO <sub>2</sub> a) por unidad de área foliar ( $\mu\text{molm}^2\text{s}^{-1}$ ) y b) por unidad de peso ( $\mu\text{molg}^{-1}\text{s}^{-1}$ ) para las gramíneas en el gradiente sucesional.....	39
<b>Figura 18.-</b> Nitrógeno foliar (%) para las diferentes especies de gramíneas lo largo de la sucesión.....	40
<b>Figura 19.-</b> Relación biomasa aérea/biomasa total para gramíneas.....	41
<b>Figura 20.-</b> Relación biomasa fotosintética/no fotosintética.....	42
<b>Figura 21.-</b> Relación entre DFFF y asimilación de CO <sub>2</sub> para <i>R. acetosella</i> (época húmeda, época seca).....	43
<b>Figura 22.-</b> Relación entre DFFF y asimilación de CO <sub>2</sub> para <i>L. moritziana</i> (época húmeda, época seca).....	43
<b>Figura 23.-</b> Relación entre DFFF y asimilación de CO <sub>2</sub> para <i>E. cicutarium</i> (época húmeda, época seca).....	44
<b>Figura 24.-</b> Relación entre DFFF y asimilación de CO <sub>2</sub> para <i>S. formosus</i> (época húmeda, época seca).....	44
<b>Figura 25.-</b> Relación entre DFFF y asimilación de CO <sub>2</sub> para <i>G. multiceps</i> (época húmeda, época seca).....	44
<b>Figura 26.-</b> Relación entre DFFF y asimilación de CO <sub>2</sub> para <i>A. cylindrostachya</i> (época húmeda, época seca).....	44
<b>Figura 27.-</b> Relación entre DFFF y asimilación de CO <sub>2</sub> para <i>N. marginatum</i> (época húmeda, época seca).....	45
<b>Figura 28.-</b> Relación entre DFFF y asimilación de CO <sub>2</sub> para <i>S. tinctorium</i> (época húmeda, época seca).....	45
<b>Figura 29.-</b> Relación entre DFFF y asimilación de CO <sub>2</sub> para <i>O. chimboracensis</i> (época húmeda, época seca).....	45
<b>Figura 30.-</b> Relación entre DFFF y asimilación de CO <sub>2</sub> para <i>H. erianthum</i> (época húmeda, época seca).....	45
<b>Figura 31.-</b> Relación entre DFFF y asimilación de CO <sub>2</sub> para <i>C. fissifolia</i> (época húmeda, época seca).....	46

<b>Figura 32.-</b> Área foliar específica AFE, $\text{cm}^2/\text{g}$ ) para las diferentes especies de hierbas a lo largo de la sucesión. Abreviaciones de las especies se encuentran en la tabla 1. ■ Etapa temprana, ■ etapa intermedia, ■ etapa tardía, □ páramo.....	46
<b>Figura 33.-</b> Tasa de asimilación de $\text{CO}_2$ a) por unidad de área foliar ( $\mu\text{molm}^2\text{s}^{-1}$ ) y b) por unidad de peso ( $\mu\text{molg}^{-1}\text{s}^{-1}$ ) para las hierbas en el gradiente sucesional. Abreviaciones de las especies se encuentran en la tabla 1. ■ Etapa temprana, ■ etapa intermedia, ■ etapa tardía, □ páramo.....	47
<b>Figura 34.-</b> Relación biomasa aérea/biomasa total para las diferentes especies de hierbas. Abreviaciones de las especies se encuentran en la tabla 1. ■ Etapa temprana, ■ etapa intermedia, ■ etapa tardía, □ páramo.....	48
<b>Figura 35.-</b> Relación biomasa fotosintética/biomasa no fotosintética para Hierbas. Abreviaciones de las especies se encuentran en la tabla 1. ■ Etapa temprana, ■ etapa intermedia, ■ etapa tardía, □ páramo.....	48
<b>Figura 36.-</b> Nitrógeno foliar (%) para las diferentes especies de hierbas a lo largo de la sucesión. Abreviaciones de las especies se encuentran en la tabla 1. ■ Etapa temprana, ■ etapa intermedia, ■ etapa tardía, □ páramo.....	49
<b>Figura 37.-</b> Relación entre nitrógeno foliar (%) y asimilación máxima ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), y eficiencia en el uso del nitrógeno ( $\text{mol N}/\mu\text{mol CO}_2$ ) y asimilación máxima ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) para gramíneas (○) y hierbas (●).....	52
<b>Figura 38.-</b> Potencial hídrico mínimo medido durante la época húmeda para las gramíneas a lo largo de la sucesión. Abreviaciones de las especies se encuentran en la tabla 1. ■ Etapa temprana, ■ etapa intermedia, ■ etapa tardía, □ páramo.....	53

## Índice de Tablas

	Pág.
<b>Tabla 1.-</b> Especies de gramíneas y hierbas seleccionadas dentro de cada una de las etapas sucesionales.....	26
<b>Tabla 2.-</b> Rango altitudinal, aspectos morfológicos y fenología para las diferentes especies de hierbas y gramíneas.....	27
<b>Tabla 3.-</b> Asimilación máxima ( $A_{max}$ , $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y conductancia estomática promedio ( $K_s$ , $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) para las diferentes especies de gramíneas y hierbas durante ambas época húmeda (EH) y época seca (ES).....	50
<b>Tabla 4.-</b> Eficiencia cuántica (EC, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de $\text{CO}_2/\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de fotones) y punto de compensación a la luz (PC, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de fotones) para las diferentes especies de gramíneas y hierbas estudiadas durante ambas época húmeda (EH) y seca (ES).....	51
<b>Tabla 5.-</b> Potenciales hídricos mínimos para las diferentes especies de gramíneas y hierbas durante ambas épocas, época húmeda (EH) y época seca(ES) .....	54

## **Agradecimientos**

Al Dios Supremo, al Santo Cristo de La Grita y a la Virgen de Coromoto, mis guías espirituales y protectores, siempre amigos por permitirme ser lo que soy ahora, iluminar mi camino y darme la fuerza necesaria para superar las barreras que se presentaban.

A mi padre y hermanos, que hoy no me acompañan físicamente pero que siempre los llevo en mi corazón y en mis pensamientos, por haberme enseñado que el verdadero sentido de la vida esta en la unión de nuestros brazos y en la grandeza de nuestros espíritus, hoy más que nunca, ayúdenme a seguir adelante.

A mi madre, ejemplo de lucha, constancia, trabajo, estímulo, amor y dedicación, por sus sabios consejos y su presencia amable, bondadosa y cordial. Hoy recoges la cosecha que sembraste.

A mis hermanos, Teresa, Isabel, Gertrudis, Edicta, Ernestina, Manolo, Elena y Javier por ser el estímulo, el apoyo y la inspiración en mi carrera. Mi mejor ejemplo fueron ustedes.

A Edicta y Chucho, de ustedes aprendí que hasta las metas más difíciles pueden alcanzarse con esfuerzo, empeño y dedicación.

A mis dos grandes amores: Gerardo Andrés y Jesús Eduardo, lo más hermoso que me ha regalado la vida. Mis hijos son la joya más valiosa de mi vida y con su mera existencia me impregnan de luz cada vez que respiro. Los amo.

A todos mis sobrinos y sobrinas, especialmente a Jesús Alejandro y David Manuel, mis hijos mayores, siempre incondicionales, brindándome apoyo y alegrías en todo momento. Para ustedes queda este ejemplo. Dios los bendiga.

A la familia Parra Briceño, a la Sra. Bertha, Graciela, Herminda, Wilmer y Elizabeth, por brindarme su hogar y apoyo especialmente para con mis hijos en todo momento.

Al profesor Fermín Rada, no sólo mi tutor de tesis, sino también mi amigo. Gracias por su apoyo, su confianza y sus sabios y oportunos consejos que permitieron ver realizado este sueño. Fue usted profe, el pilar fundamental para seguir adelante.

A los profesores del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), por haberme permitido aprender de sus conocimientos.

A Nancy, Ydalba, Zulay, Francis, Jhonny, Martha y Mirian Yépez, por su amistad, su ayuda y orientación profesional. Sé que nada en esta vida es fácil y fueron ustedes impulsores para que siempre siguiera adelante, alentándome en todo momento, especialmente en aquellos más difíciles cuando este lindo sueño parecía inalcanzable.

A David Dugarte, Alexander Nieto y Ana Escalona, guías imprescindibles durante las salidas de campo, ayuda, amistad y confianza y apoyo incondicional en todo momento.

A mis compañeros de trabajo, especialmente a Orlando, Sussan, Fran, María Teresa y Flor, por su apoyo moral y por enseñarme el verdadero significado de la amistad. Gracias por sus enseñanzas, estímulo y esa paciencia que siempre me han brindado. Nunca olvidaré los momentos

compartidos. Los quiero mucho.

A mis estudiantes, quienes ocupan un lugar muy especial en mi corazón. Ellos han cambiado mi vida, son la luz que guía y fortalece mis pasos. Que este triunfo les sirva de ejemplo y estímulo para continuar sus estudios. Gracias por enseñarme que sus alegrías y sus tristezas son también las mías.

A la Universidad de Los Andes, cuna de hombres y mujeres triunfadores, por haberme permitido en sus aulas recibir mi formación profesional.

A todas aquellas personas que de una u otra forma creyeron en mí, que estuvieron conmigo en el camino recorrido y el tiempo compartido. Hoy, mañana y siempre el mismo cariño.

Al Páramo de Gavidia, por envolverme en sus frías y mágicas montañas que me proporcionaban paz y tranquilidad. Podría pasarme la vida entera admirando la belleza de sus paisajes.

## **Introducción**

### **I.- El páramo como ecosistema de la alta montaña tropical**

El Páramo Andino como región geográfica se localiza en el norte de la Cordillera de Los Andes, extendiéndose por cuatro países de Sudamérica, Perú, Ecuador, Colombia y Venezuela, ocupando en los tres últimos países toda la extensión de las altas Cordilleras Andinas por encima de los 3000 a 3500 m (Monasterio, 1980). Según Lauer (1979) entre los 11° de latitud norte y los 8° de latitud sur, se extiende un piso altitudinal de montañas tropicales ubicadas por encima del límite de bosque y por debajo del límite de las nieves con características microclimáticas, florísticas, ecológicas, edafológicas y geomorfológicas especiales.

En Venezuela, los Andes son una cadena montañosa localizada entre los 7°30' y 10°10' latitud Norte y 69°20' y 72°50' longitud Oeste. La mayor superficie de páramos se encuentra distribuida en los estados andinos: Táchira, Mérida y Trujillo y se sitúan en general por encima de los 3000 m (Monasterio, 1980).

La vegetación del páramo se caracteriza por la presencia de plantas en forma de rosetas, gramíneas, arbustos con hojas siempreverdes, coriáceas y esclerófilas, hierbas y plantas en cojín (Vareschi 1970, Hedberg y Hedberg 1979, Monasterio 1980a, Baruch 1984, Smith 1994, Luteyn 1999).

Los ecosistemas de alta montaña se caracterizan por las temperaturas bajas del aire y heladas nocturnas (Smith y Young, 1987), las cuales limitan el crecimiento y sobrevivencia de las plantas en estos ambientes. El clima en la alta montaña tropical presenta variaciones con relación a los patrones diurnos y estacionales en las temperaturas, siendo más importantes las

variaciones diarias que las estacionales, pudiéndose describir como un ambiente de “verano cada día e invierno cada noche” (Hedberg, 1964). Este cambio extremo en temperatura un elemento crítico de estrés que enfrentan las plantas en estos ambientes. La frecuencia de heladas nocturnas determina igualmente el límite para las formas de vida adaptadas a temperaturas cálidas (Sarmiento 1986a,b, Rundel 1994), constituyéndose en un filtro para la colonización de la vegetación (Monasterio 1980, Azócar *et al.* 1988, Körner 1999).

Sarmiento (1986a), Carlquist (1994) y Smith (1994) sostienen que las plantas en este tipo de ecosistemas presentan mecanismos de adaptación a las condiciones ambientales de la alta montaña tropical, entre las que señalan: mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes en las especies perennes y la capacidad de mantener tales adaptaciones a lo largo del año, ya que no hay una estación de crecimiento definida y las heladas pueden ocurrir en cualquier momento del año.

## **II.- La agricultura con descansos en los Andes Tropicales**

En la alta montaña tropical, en las regiones que comprenden la Cordillera de Los Andes, desde Bolivia hasta Venezuela, se practica lo que comúnmente se conoce como agricultura con descansos largos, los cuales permiten la recuperación parcial o total de la vegetación natural a través de un proceso de sucesión secundaria, en el cual las comunidades se sustituyen unas a otras hasta llegar al tipo de vegetación anterior al disturbio. Una de las funciones más importantes del descanso en estos agroecosistemas pobres en nutrientes, es la de permitir la recuperación de la fertilidad de los suelos luego de ciclos sucesivos de explotación (Ewel, 1986; Hervé, 1994, Sarmiento, 1995).



### **III.- La sucesión ecológica: patrones y teorías sobre los mecanismos de cambio sucesional**

La concepción general de una sucesión secundaria considera que después de una perturbación, es decir cuando una comunidad clímax es destruida, ya sea por un proceso natural o por las actividades del hombre, varios grupos de especies ocupan progresivamente el sitio afectado. Este proceso es mediado por mecanismos internos “autogénicos” de organización, siendo primordiales los mecanismos de facilitación, en el que las especies características de las etapas iniciales modifican las condiciones ambientales, favoreciendo el establecimiento de las especies tardías: este mecanismo según Clements, es el responsable de la secuencia sucesional de reemplazo de especies (McCook, 1994) y concluye en una comunidad estable llamada clímax, en equilibrio con el ambiente, la cual es capaz de reproducirse indefinidamente (Vargas, 2000). En la concepción individualística de Gleason (1926) se propone la sucesión en términos de respuestas de las especies: genéticas, fisiológicas y de historia de vida, de las especies ante estímulos individuales. En sistemas templados boscosos los cambios en la dominancia de las especies ocurren cuando las formas de vida anuales son sustituidas por hierbas perennes y otras leñosas (Noble y Slatyer, 1980).

Por su parte, Odum (1960) señala que la diversidad de especies vegetales se reestablece a través de la sucesión y se observa un aumento de ésta a medida que el ecosistema avanza hacia un estado de madurez. Para los bosques templados, este incremento en la diversidad involucra cambios en las formas de vida de las especies que van apareciendo en el transcurso de la sucesión en la cual se observa que las especies colonizadoras, normalmente herbáceas anuales, son sustituidas por herbáceas perennes y estas por leñosas como arbustos y árboles, hasta estructurarse en una comunidad más compleja.

De acuerdo con Grime (1974, 1979), los cambios observados durante la sucesión alteran el ambiente con un concomitante cambio en las estrategias de las plantas dominantes desde ruderales hasta tolerantes al estrés. La teoría de Grime predice que especies con una mayor capacidad de adquirir recursos serán competidoras superiores; esto supone que las especies que son mejores competidoras por un determinado recurso, serán además competidoras superiores por otro recurso. La especie capaz de capturar la mayoría de los recursos será la mejor competidora, por lo que crecerá más rápido y dominará a las especies menos competitivas (Vargas, 2000).

MacArthur y Wilson (1967) desarrollaron el modelo de estrategias “r” y “K” con el fin de categorizar comportamientos contrastantes entre especies, la r se refiere a la tasa de reproducción y k al tamaño máximo de la población. La estrategia “r” incluye aquellas plantas que invierten una alta proporción de su biomasa a semillas con mecanismos eficientes de distribución y altas tasas de crecimiento, también conocidas como oportunistas de ciclos de vida cortos. Mientras que las plantas “k” poseen ciclos de vida largos, son de lento crecimiento, acumulan grandes cantidades de biomasa a lo largo del tiempo e invierten menos en la reproducción (Schulze et al. 2005). Se ha sugerido que en una sucesión ecológica, ocurren cambios de especies estrategias “r” a estrategias “K” en la medida en que la comunidad avanza hacia la madurez y la estabilidad, ya que la selección “r” predomina en la colonización temprana, mientras que la selección “K”, se impone a medida que más y más especies e individuos tratan de colonizar (Odum, 1971). Abrahamsom (1979), argumenta que las especies herbáceas que aparecen en las etapas tempranas muestran una asignación de recursos característica de especies con gran habilidad competitiva lo que les permite permanecer en los sitios colonizados. El comportamiento fenotípico que les

permite adaptarse a estos ambientes inestables es de gran importancia. Estas especies ajustan su fenotipo a través de respuestas fisiológicas y de desarrollo.

Según Finegan (1984) y McCook (1994), una de las ideas centrales en la teoría de la sucesión moderna, está basada en el concepto de estrategias de asignación de recursos. Esta sugiere que las limitaciones en la asignación de los recursos resultan en un compromiso entre el crecimiento y la especialización hacia la baja disponibilidad de los recursos. Estos compromisos resultan en una correlación inversa entre características, tales como eficiencia en la dispersión de semillas y rápido crecimiento, que favorecen especies en las etapas tempranas; y aquellas que favorecen a especies en la dominancia a más largo plazo, por ejemplo tolerancia a la sombra, longevidad, altura, entre otros. Bazzaz (1979) y Bazzaz y Pickett (1980) proponen una serie de hipótesis sobre las características de la sucesión temprana y tardía relacionadas con intercambio de gases, tasas de crecimiento y asignación de energía.

En hábitats abiertos o en las primeras etapas de la sucesión secundaria, las especies herbáceas se ven favorecidas por “adaptaciones ecofisiológicas” (Bazzaz, 1979), como respuesta a fluctuaciones ambientales tales como cambios de temperatura, humedad del suelo, etc. Estas adaptaciones pueden venir dadas por altas tasas de asimilación, incremento en la conductancia estomática, alta capacidad de dispersión, rápido desarrollo, menor tamaño corporal, alta productividad, entre otros que van cambiando a medida que avanza la sucesión. Por ejemplo, una alta conductancia estomática en especies tempranas también es una tendencia sucesional común en bosques templados y tropicales (Bazzaz, 1979; Medina, 1986; Davies, 1998).

Estudios realizados por Schippers y Olf (2000), en cuatro gramíneas y cuatro hierbas, crecidas en un invernadero con tres niveles de nutrientes, donde se evaluaron la distribución, arquitectura y biomasa de recambio en relación con la posición sucesional, muestran que las especies de estadios sucesionales más ricos en nutrientes fueron caracterizadas por un área foliar específica mayor y una altura de vástago específico mayor (altura/biomasa del vástago), lo que resulta en una tasa de crecimiento relativo mayor bajo todos los tratamientos. Así mismo, no hubo evidencias de que especies de ambientes pobres en nutrientes tuvieran un crecimiento superior a niveles altos de nutrientes. La única ventaja expuesta por estas especies fue una tasa de recambio foliar menor. Por lo tanto, concluyen que en sistemas agrícolas abonados las especies de un estadio sucesional rico en nutrientes (tales como ruderales y ruderales competitivas) están especializadas en capturar luz y nutrientes, lo cual se refleja en altas tasas de crecimiento relativo (RGR), mientras que las especies de estadios sucesionales pobres en nutrientes están especializadas en reducir la pérdida de biomasa y pérdida de nutrientes. Por lo tanto, las especies sucesionales tardías (tolerantes al estrés) son menos eficientes en capturar recursos pero son mejores para retenerlos. En este caso, la mayor diferencia entre especies de un ambiente rico en nutrientes y un ambiente pobre en nutrientes es capturar recursos y reducir la pérdida de los nutrientes.

En la hipótesis de relación de recursos o modelo de asignación de recursos Tilman (1982, 1985), predice que las plantas se especializan en capturar los recursos limitantes. Basados en esta teoría, se espera que especies adaptadas a condiciones ricas en nutrientes tendrían mayor inversión en tallos, ya que la luz es el recurso limitante en este ambiente. Las especies adaptadas a condiciones pobres en nutrientes se esperaría que tengan una baja relación vástago/raíz y una alta longitud específica de la

raíz. En esta hipótesis, se enfatiza el papel de la competencia a lo largo de un gradiente de recursos, ya que las especies capaces de establecerse, crecen y se reproducen más rápido en un nivel particular de recursos limitados y serán competitivamente dominantes (Vargas, 2000). Esto también sugiere que cambios en los niveles de recursos en tiempo llevan a cambios en la dirección que tomaría dicha sucesión.

Por otra parte, los rasgos morfológicos algunas veces difieren entre especies, los mismos pueden variar dentro de una misma especie como resultado de la plasticidad. La plasticidad según Schippers y Olff (2000), puede tener dos causas: puede ser una respuesta funcional a los cambios ambientales o un cambio en el desarrollo de una especie. Propiedades como arquitectura de la planta y asignación de biomasa pueden estar sujetas a la plasticidad, que es un fenómeno que debería ser considerado cuando se comparan especies.

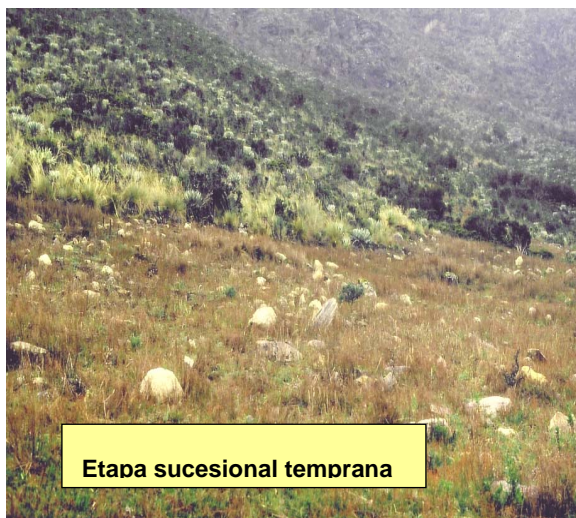
El cambio sucesional en la dominancia de especies vegetales depende del balance entre el crecimiento y la pérdida de biomasa. Si el crecimiento de una especie excede su pérdida, aumentará en biomasa. Si por el contrario, la pérdida de la biomasa excede el crecimiento, la biomasa de una especie disminuye (Schippers y Olff, 2000).

Según estos mismos autores, el crecimiento de una especie depende de su habilidad para capturar recursos tales como luz y nutrientes. La mortalidad, el corte y la herbivoría determinan la pérdida de nutrientes y carbono. Las plantas pueden adaptarse a ambientes pobres en nutrientes por el incremento de su habilidad para competir por nutrientes o por reducción en la pérdida de nutrientes minimizando su recambio de biomasa. Por ejemplo, en el Páramo Andino, en el caso del género *Espeletia*, en

etapas sucesionales tardías, la relación biomasa/necromasa disminuye porque este género presenta mayor cantidad de necromasa.

#### **IV.- Antecedentes sobre el estudio de la sucesión secundaria en el páramo Venezolano y estrategias adaptativas de la vegetación**

Sarmiento et al. (2003) ha descrito la dinámica de la sucesión en el páramo como una autosucesión donde los cambios en la abundancia son más importantes que los reemplazos de especies. Las especies tardías se establecen desde las etapas tempranas y aumentan su importancia a medida que avanza la sucesión (Figuras 1a y 1b).

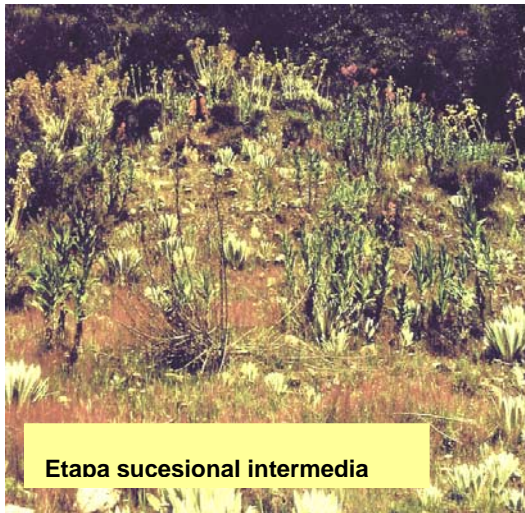


*R. acetosella, V. myurus, L. moritziana, L. meridanus*



*S. formosus, G. elegans, E. schultzi, R. acetosella*

**Figura 1a.-** Sucesión ecológica en el Páramo Andino (Gavidia). Etapas temprana e inicio de la intermedia. Tomado de Sarmiento et al. (2003).



*E. schultzii*, *R. acetosella*, *S. formosus*, *H. laricoides*



*E. schultzii*, *H. laricifolia*, *B. prunifolia*



*E. schultzii*, *H. laricoides*, *P. prostrata*, *A. nitidum*, *C. effusa*

**Figura 1b.-** Sucesión ecológica en el Páramo Andino (Gavidia). Etapas intermedia avanzada, tardía y vegetación de páramo. Tomado de Sarmiento et al. (2003).

Estudios realizados por Montilla et al. (1992), en parcelas con diferentes etapas sucesionales encontraron que las parcelas que comienzan la sucesión (1 año) se encuentran dominadas por *Rumex acetosella*, una invasora perenne herbácea, que siguiendo a autores como Dury y Nisbet (1973), pudiera ser clasificada como una especie con estrategia “r”, es decir, con una alta capacidad de dispersión, pero de baja capacidad competitiva, característica de etapas sucesionales tempranas, sin embargo, disminuye significativamente su importancia en parcelas con etapas sucesionales avanzadas, quizás desplazada por especies que entran en etapas sucesionales tardías. Otras especies como *Lupinus meridanus*, *Lachemilla sp.* también aparecen en las primeras etapas de la sucesión. Transcurrido un tiempo, comienzan a aparecer especies como *Trisetum irazuense*, *Senecio formosus*, etc. y luego de doce años se encuentran especies características del páramo no intervenido como *Espeletia schultzii*, *Baccharis prunifolia* e *Hypericum laricifolium*. Estas especies pueden ser clasificadas como estrategias “K”, las cuales presentan mayor capacidad competitiva en etapas sucesionales tardías.

Resultados obtenidos por Llambí et al (2003), en un estudio realizado en el Páramo de Gavidia, con seis especies dominantes características de diferentes estados sucesionales (*Rumex acetosella*, *Lupinus meridanus*, *Acaena elongata*, *Baccharis prunifolia*, *Hypericum laricoides* y *Espeletia schultzii*), muestran que las curvas de respuesta de la asimilación a la luz presentan puntos de saturación relativamente altos, siendo este comportamiento reconocido como una característica de las plantas alpinas, probablemente relacionado con la evasión de la fotoinhibición. Sin embargo, las altas tasas de asimilación encontrada por estos autores en especies tempranas no están necesariamente relacionadas con altas tasas de crecimiento relativo (Ceulemans y Saugier, 1991).



La tendencia sucesional encontrada por Llambí et al (2003) de mayores tasas de asimilación en especies tempranas y su disminución progresiva, probablemente pudiera deberse a que las hojas de las plantas tempranas son más ricas en nitrógeno tal como reporta Berbesí (1990) para las mismas especies. Reich et al (1997) reportan en ambientes contrastantes que las tasas de asimilación máxima aumentan cuando incrementa el nitrógeno foliar.

En cuanto a la respuesta a las condiciones hídricas, Llambí et al. (2003), encuentran que *Espeletia schultzii* exhibe el potencial hídrico más positivo y no muestra diferencias significativas para potencial hídrico entre las dos épocas. Así mismo, el promedio de conductancia estomática fue considerablemente más alto en todas las especies durante la época húmeda. *Lupinus meridanus*, para ambas estaciones mostró la conductancia estomática más alta, comparada con el resto de las especies, *Rumex acetosella* mostró valores intermedios, mientras que las especies tardías tuvieron los promedios más bajos. Por otro lado, Llambí et al (2003), encuentran que durante la estación húmeda, las especies tempranas e intermedias de la sucesión mostraron tasas de asimilación máxima mayores que las especies tardías, como fue el caso de *Bacharis prunifolia* y *Espeletia schultzii* que no mostraron diferencias significativas para la fotosíntesis entre las épocas. Finalmente, datos de Berbesí (1990) para el mismo valle, durante la estación húmeda, muestran que *Rumex acetosella* asigna 41% del total de la biomasa a las raíces y muestra la asignación más baja en las hojas, mientras que *Espeletia schultzii* presenta valores de asignación a raíces tan bajos como 5% y un máximo a las hojas. Llambí et al. (2003) concluyen en su estudio que en la alta montaña tropical “diferentes formas de vida dominan durante diferentes etapas de la sucesión a pesar de que las especies más dominantes están presentes desde las etapas tempranas”.

También agregan que las especies que explotan rápidamente los recursos disponibles dominan las etapas tempranas, mientras que las formas de vida de alta eficiencia en el uso del agua y que progresivamente secuestran los nutrientes en su fitomasa dominan en las etapas más avanzadas.

Datos de Berbesí (1990) para el mismo valle, durante la estación húmeda, muestran que *Rumex acetosella* asigna 41% del total de la biomasa a las raíces y muestra la asignación más baja en las hojas, mientras que *Espeletia schultzii* presenta valores de asignación a raíces tan bajos como 5% y un máximo a las hojas. Por otro lado, Llambí et al (2003), encuentran que durante la estación húmeda, las especies tempranas e intermedias de la sucesión mostraron tasas de asimilación máxima mayores que las especies tardías, como fue el caso de *Bacharis prunifolia* y *Espeletia schultzii* que no mostraron diferencias significativas para la fotosíntesis entre las épocas.

### **Importancia del estudio**

En lo que respecta a los estudios de sucesiones secundarias en los trópicos, las investigaciones han sido realizadas principalmente para selva húmeda tropical. Existe muy poca información sobre este tema en ambientes de alta montaña tropical. Sólo hay algunos estudios sobre sucesión vegetal secundaria en páramos (Sarmiento et al. 2003, Jaimez y Sarmiento 2002, Ferweda 1987, Moreno y Mora-Osejo 1994). Por otra parte, la mayoría de los estudios ecofisiológicos que se han realizado en los páramos de Venezuela, se han orientado principalmente al conocimiento de las respuestas de rosetas gigantes (Baruch 1979, Baruch y Smith 1979, Goldstein y Meinzer 1983, Rada 1983, Goldstein et al.1984, Goldstein et al. 1985, Meinzer y Goldstein 1985, Rada et al.1985a, Monasterio 1986, Rada et al. 1987,

Goldstein *et al.* 1989, Meinzer *et al.* 1994) y enanas (Azócar *et al.* 1988, Pfitsch 1994), árboles que se encuentran por encima del límite arbóreo (Rada 1983, Rada *et al.* 1985b, Rada *et al.* 1996) y en menor grado, algunos arbustos, cojines, hierbas y gramíneas en macolla (Calero y Baruch 1986, Squeo *et al.* 1991).

Es importante destacar que aunque existen estudios previos de la ecofisiología de las diferentes formas de vida del páramo, los mismos no fueron hechos en el contexto de la sucesión.

Los resultados de Llambí *et al.* (2003), muestran una tendencia sucesional en características adaptativas tal como era de esperarse, pero comparando diferentes formas de vida (hierbas, arbustos y una roseta caulescente) a lo largo de la sucesión, lo que nos lleva a preguntarnos:

**¿Las diferencias encontradas se deben a la posición de estas especies en los diferentes estadios sucesionales o son características particulares de cada forma de vida?**

Para responder esta pregunta se requeriría estudiar las características ecofisiológicas de plantas dentro de una misma forma de vida a lo largo de la sucesión. Dado que las hierbas en general, y dentro de este grupo las gramíneas, aparecen regularmente dentro de todas las etapas sucesionales, se escogieron estos dos grupos para la realización de este estudio. Es importante hacer notar que dentro de este estudio hemos considerado a las gramíneas como una forma de vida distinta a las otras hierbas.

## **Objetivos**

Basándonos en los antecedentes y consideraciones teóricas expuestas anteriormente nos hemos planteado los siguientes objetivos:

### **Objetivo General**

Estudiar diferentes especies dominantes de gramíneas y otras hierbas en una sucesión ecológica en el Páramo Andino para determinar si existen o no tendencias en diferentes características ecofisiológicas.

### **Objetivos específicos**

1.- Determinar algunas características del comportamiento fotosintético para cada una de las especies (asimilación máxima, eficiencia cuántica, contenido de nitrógeno foliar, eficiencia del uso del nitrógeno) a lo largo de la sucesión.

2.- Estudiar las respuestas ecofisiológicas de hierbas y gramíneas a la disponibilidad hídrica estacional en relación a: potencial hídrico, conductancia estomática y eficiencia en el uso del agua.

3.- Determinar diferencias en patrones de distribución de biomasa (área foliar específica, biomasa aérea, biomasa subterránea, biomasa fotosintética, no fotosintética) para cada una de las especies durante la época húmeda.

## **Hipótesis**

### **Hipótesis General**

Dentro de cada una de estas formas de vida (hierbas, gramíneas) existen características ecofisiológicas y patrones de distribución de biomasa y nitrógeno que varían a lo largo de la sucesión y que les confieren ventajas adaptativas específicas para las condiciones ambientales de estas diferentes etapas sucesionales. Estas características podrían explicar la abundancia de dichas especies dentro de las etapas de la sucesión.

### **Hipótesis Específicas**

1.- En cuanto a las características del intercambio de gases, las especies colonizadoras (especies ruderales) tendrán mayores tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> y menor eficiencia cuántica en comparación con las especies tardías de la sucesión (especies tolerantes al estrés, con bajas tasas de crecimiento y asimilación máxima, pero con tejidos de mayor longevidad y mayor capacidad de resistencia al estrés hídrico y nutricional) lo que les permite dominar las etapas sucesionales tempranas. Estas especies tenderán a tener más nitrógeno foliar y a ser menos eficientes en el uso del mismo, lo cual les permite tener altas tasas de asimilación que les favorece en la ocupación del espacio, por ello son mejores competidoras en etapas iniciales.

2.- En relación con el cociente biomasa aérea/biomasa subterránea, se espera que en las etapas tempranas de la sucesión, esta relación sea más baja que en las etapas tardías, donde se asigna más biomasa a la parte

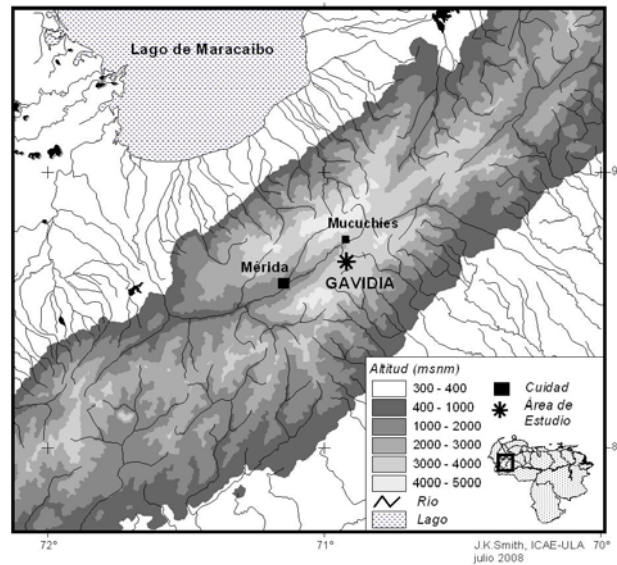
aérea. Esto ocurriría debido a que las raíces se hacen más eficientes en el uso del agua y de los nutrientes en las etapas tardías, quizás relacionado con la infección por micorrizas, puesto que las especies tempranas como *Rumex acetosella* son no micótrofas, mientras que especies tardías son micótrofas obligadas.

3.- Las especies tardías tienen mecanismos más eficientes en relación con el estado hídrico de la planta. Estos mecanismos, ya sean de tolerancia o de evasión, les confieren una ventaja a las plantas de los estadios sucesionales avanzados bajo condiciones de estrés hídrico (estacional), ya que les permite permanecer activas durante la época seca y así, mantener el espacio que han ocupado y los recursos que han acumulado.

## **Área de Estudio**

### **1.- Ubicación geográfica**

El estudio se realizó en el Páramo de Gavidia (3300-3800 msnm) ubicado dentro de los límites del Parque Nacional Sierra Nevada de La Cordillera de Mérida (8°35' - 8°45'N, 70°52' - 70°58'O) en el Municipio Rangel del Estado Mérida (Figuras 2 y 3), a 10 km de la población de Mucuchíes.



**Figura 2.-** Ubicación geográfica de Gavidia, Andes Venezolanos (Smith, J.K., 2006).



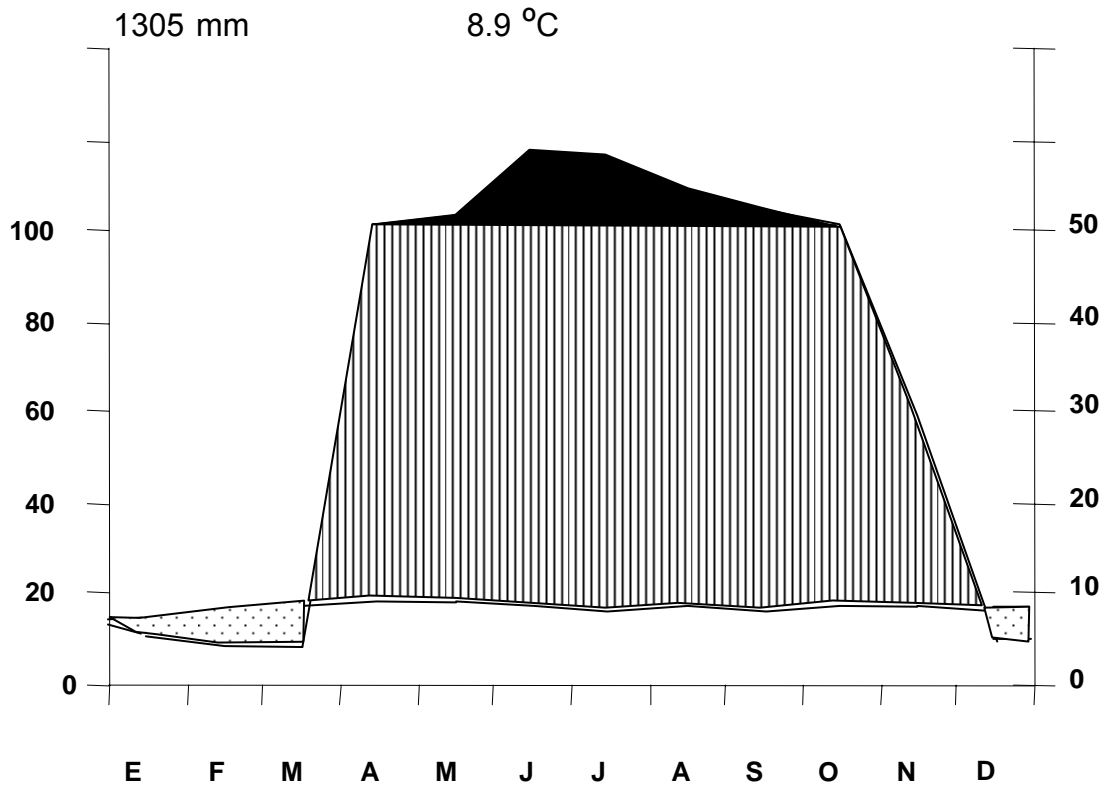
**Figura 3.-** Páramo de Gavidia (Foto Julia Smith).

## 2.- Clima

El clima de la alta montaña tropical se caracteriza por variaciones diurnas de temperatura (bajas temperaturas del aire y ocurrencia de heladas nocturnas), así como una alta entrada de energía radiante (Azócar y Rada, 1993). En el Páramo de Gavidia, el clima presenta un régimen de

precipitación anual con comportamiento unimodal, caracterizado por una estación seca entre los meses de diciembre y marzo, durante la cual se presentan la mayor frecuencia de heladas nocturnas. Según la estación climática del ICAE (3500 msnm), instalada en Gavidia desde 1990, la precipitación media anual es de 1354 mm, la temperatura media anual es de 8.4 °C, con una mínima promedio de 4.3 °C y una máxima promedio de 15.1 °C (Figura 4).

#### Gavidia - 3400 m



**Figura 4.-** Climadiagrama para Gavidia (Tomado de Sarmiento et al. 2003)



### **3.- Geología y geomorfología**

Gavidia es un valle de origen glacial, en forma de “U”, el cual comprende a su vez dos subcuencas: La Quebrada Las Piñuelas y La Quebrada Micarache. Según Contreras y Terán (1981), la zona presenta una gran homogeneidad estratigráfica y litológica. Los afloramientos rocosos pertenecen al precámbrico superior (Grupo Iglesias en su facie Sierra Nevada) y están cubiertos en las áreas cultivables por materiales cuaternarios (Contreras y Terán, 1981).

### **4.- Suelos**

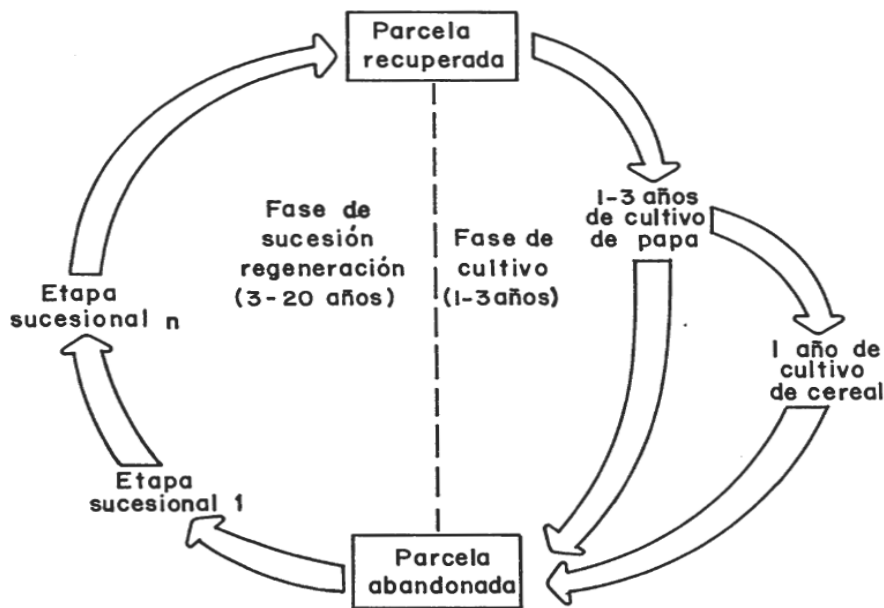
La agricultura en Gavidia se practica sobre suelos de tipo inceptisoles, con un horizonte orgánico que alcanza 50 cm de profundidad. Esto es característico de los suelos jóvenes del páramo. La textura es franco-arenosa con pH ácido (5.17), altos contenidos de carbono (11.2%) y nitrógeno total (0.61%) pero bajos contenidos de nitrógeno mineral (3.04 ppm) ya que las bajas temperaturas limitan la descomposición. Esto aunado a los altos niveles de aluminio determinan una baja fertilidad natural en estos suelos (Llambí y Sarmiento, 1998; Abadin et al. 2002).

Los suelos presentan un alto contenido de materia orgánica pero baja cantidad de nutrientes disponibles en forma mineral, derivados de materiales aluviales y coluvioaluviales y de till morrénico, situados sobre conos de deyección, terrazas, restos de terrazas viejas y laderas.

### **5.- Usos del suelo**

La Comunidad del Valle de Gavidia (aproximadamente 400 habitantes), practica desde hace más de 50 años, un sistema agrícola basado en largos períodos de descanso sobre laderas y sobre pequeños depósitos aluviales y coluviales en el fondo del Valle. El principal rubro

agrícola, la papa (*Solanum tuberosum*), se cultiva por períodos cortos (1-3 años), para luego sembrar en las mismas parcelas, cereales (avena, trigo o cebada), seguido por un largo período de recuperación-regeneración (4 a más de 10 años) (Sarmiento y Monasterio, 1993; Sarmiento et al. 2003) (Figura 5).



**Figura 5.- Esquema del ciclo agrícola en el Páramo de Gavidia (Tomado de Sarmiento y Monasterio, 1993).**

## 6.- Vegetación

### a.- Vegetación en el Páramo no intervenido

La vegetación característica del Páramo de Gavidia es la formación “arbustal-rosetal”, con la presencia de diversos estratos y alta cobertura del suelo (Monasterio, 1980). Los arbustos dominantes pertenecen a los géneros *Hypericum*, *Baccharis*, *Acaena* y *Stevia*, mientras que las rosetas dominantes

pertenecen al género *Espeletia*. Sin embargo, el valle es un mosaico sucesional donde se interdigitan parcelas en diferentes etapas sucesionales, zonas de vegetación natural dominadas por arbustos (arbustal-rosetal) y zonas donde dominan las rosetas (rosetal-arbustal) (Llambí, 1997). Igualmente ocurren en la microcuenca otras formaciones como los pajonales, humedales altoandinos, arbustales altos, entre otros.

### **b.- Vegetación Sucesional**

Estudios realizados por Sarmiento et al. (2003) en 123 parcelas en el Páramo de Gavidia, muestran tendencias a grandes rasgos similares a los encontrados por Montilla (1992) pero con la posibilidad de detallar mejor la información sobre el momento en que se producen las máximas abundancias de las distintas especies. Según sus resultados *Rumex acetosella* es la especie más abundante durante los primeros nueve años de la sucesión, con un máximo de abundancia relativa durante el segundo año y disminuye progresivamente hasta el páramo natural nunca cultivado. *Lachemilla moritziana* muestra un comportamiento similar. Otras especies que actúan como colonizadoras son *Poa annua*, *Erodium cicutarium* y *Gnaphalium antennarioides*, con abundancias máximas en los primeros dos años de la sucesión. *Senecio formosus*, *Gnaphalium elegans*, *Lupinus meridanus*, *Vulpia myuros* entre otros, muestran su mayor abundancia durante las etapas intermedias (4 a 6 años), mientras que *Sisyrinchium tinctorium*, *Stevia lucida*, *Trisetum irazuense*, *Baccharis prunifolia* y *Noticastrum marginatum*, aparecen en las etapas tardías (más de 6 años). *Espeletia schultzii*, *Hypericum laricoides* y *Pernettya prostrata* aparecen durante la sucesión pero son más abundantes en el páramo natural. Finalmente hay especies exclusivas del páramo natural como *Arcytophyllum nitidum*, *Calamagrostis effusa*, *Brachypodium mexicanum* y otras menos abundantes. Sarmiento et

al. (2003) indican que la abundancia relativa promedio de las principales formas de vida sigue un patrón sucesional claro. Las hierbas, sin incluir las gramíneas, muestran una disminución progresiva comenzando con un 80% de la abundancia total durante el primer año y alcanzando un 33% para el décimo segundo año. Los arbustos y las rosetas gigantes aumentaron su abundancia de menos de un 2% durante el primer año hasta alcanzar un 10 y 42 %, respectivamente después del décimo segundo año. Mientras que las gramíneas mantienen un 20% a lo largo de la sucesión. Esta dinámica de reemplazo de especies incrementa la biomasa y la necromasa a lo largo de la sucesión (Montilla et al. 1992). Estas tendencias generales para el desarrollo de los ecosistemas fueron predichas por autores como Odum (1969), Margalef (1963) y Gorham et al. (1979), entre otros.

Por otro lado, Montilla et al. (1992) y Morales (1995) reportan un aumento sucesional de varios parámetros relacionados con la infección por micorrizas, siendo las especies tempranas como *Rumex acetosella* no micótrofas, mientras que las especies tardías como *Espeletia schultzii* y *Baccharis prunifolia* son micótrofas obligadas. Igualmente observan una mayor proporción de biomasa asignada a las raíces en las etapas tempranas, mientras que en etapas tardías una mayor proporción de biomasa es asignada a la parte aérea, debido quizá al aumento en importancia de las micorrizas en la captación de los nutrientes (Montilla et al. 1992, 2002).

La vegetación descrita anteriormente es la vegetación dominante en la zona de estudio del Valle de Las Piñuelas, pero además ocurren en la microcuenca otras formaciones como (Proyecto Páramo Andino):

**a.- Rosetal-arbustal bajo:** corresponde a una de las formaciones

vegetales más comunes en los páramos de Venezuela, dominado por el arbusto *Hypericum laricifolium* y la roseta caulescente *Espeletia schultzii*.

**b.- Rosetal-arbustal alto:** dominado por los arbustos *Chaetolepis lindeliana* (Chispeador) y *Arcytophyllum nitidum* (Romerito) y gramíneas en macolla de *Calamagrostis effusa*.

**c.- Arbustales altos:** El arbustal alto se encuentra actualmente en las partes bajas de las laderas como fragmentos relictuales. Debido a su distribución, principalmente en las zonas bajas, ésta formación ha sido fuertemente intervenida por actividades agrícolas, por la extracción de leña y por la fabricación de carbón.

**d.- Rosetal-pajonal:** se encuentra principalmente en los páramos por encima de los 3700 m aproximadamente, generalmente en laderas de umbría. Es dominado por *Espeletia schultzii* y macollas de *Calamagrostis efusa*- *Calamagrostis nitida*. En las zonas más altas *Espeletia schultzii* es sustituida por otras rosetas gigantes (*Espeletiopsis angustifolia* y *Espeletia timotensis*).

**e.- Humedales:** En la zona se encuentran 291 hectáreas de humedales altoandinos distribuidos en forma de parches en posiciones de fondo de valle y en las partes bajas de las laderas. Los humedales son ambientes estratégicos desde el punto de vista del almacenamiento y la regulación de la dinámica hídrica y de la oferta de forraje para el ganado que pastorea una parte importante del tiempo en estas zonas.

## **Materiales y Métodos**

### **1.- Aspectos sobre la vegetación**

#### **1.1.- Especies seleccionadas**

En la figura 6 se presenta la abundancia relativa de las diferentes formas de vida a lo largo de la sucesión en el Páramo de Gavidia (Sarmiento et al. 2003). Para someter a prueba las hipótesis planteadas se seleccionaron especies características de diferentes etapas sucesionales y representantes de las formas de vida gramíneas y otras hierbas. Por razones prácticas, cuando nos refiramos a hierbas en este estudio, estamos excluyendo del grupo a las gramíneas. Estas especies fueron seleccionadas partiendo de los resultados obtenidos en parcelas sucesionales (1-12 años) por Sarmiento et al. (2002) en el Páramo de Gavidia (Tabla 1, Figuras 7 y 8).

Inicialmente se consideró a *Trisetum irazuense* como gramínea de etapa tardía, sin embargo, estudios recientes la ubican como intermedia (Sarmiento, 2006).

#### **1.2.- Descripción de las especies**

En la tabla 2 se muestran las características para las diferentes especies de hierbas y gramíneas, en cuanto a rango altitudinal, aspectos morfológicos y fenología.

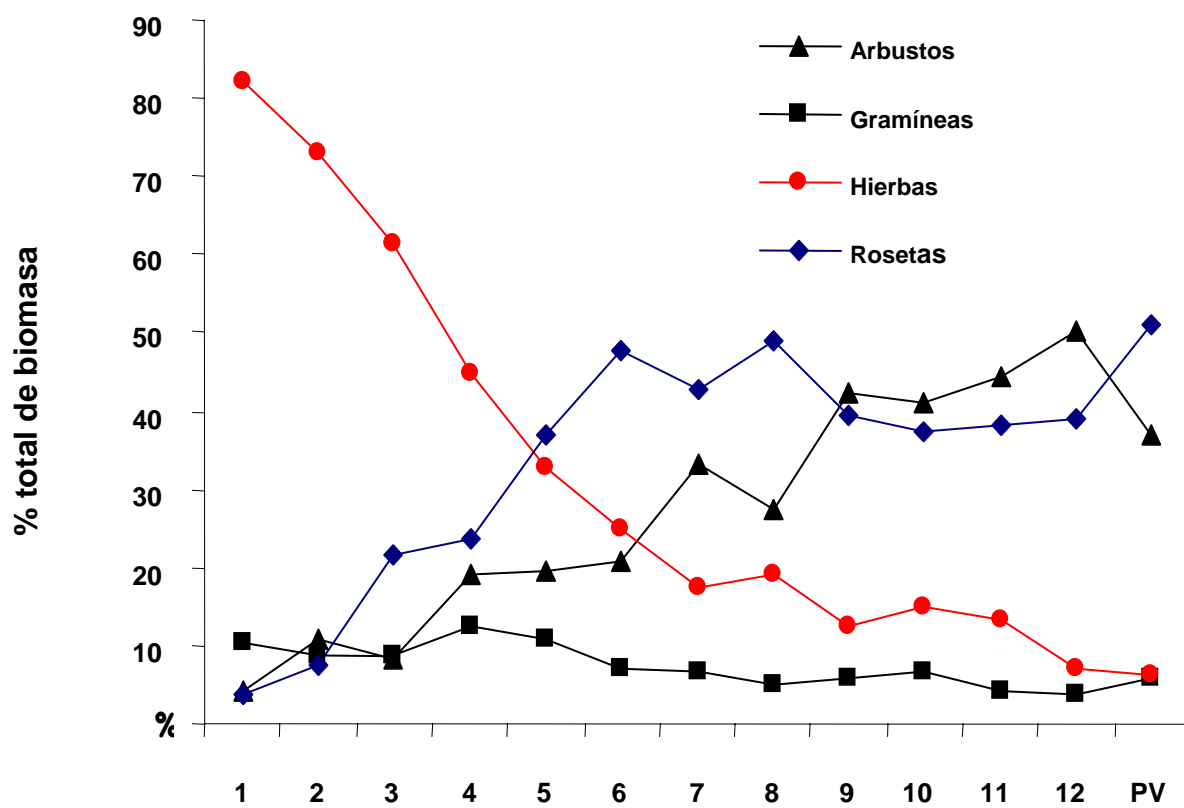


Figura 6.- Abundancia relativa de las diferentes formas de vida a lo largo de la sucesión. Tomado de Sarmiento et al. (2003)

**Tabla 1.- Especies de gramíneas y hierbas seleccionadas dentro de cada una de las etapas sucesionales. Entre paréntesis se encuentra el año de mayor abundancia de la especie en la sucesión según Sarmiento et al (2003) y Sarmiento (2006) y según su origen N (nativa), I (introducida).**

<b>Etapa sucesional</b>	<b>Gramíneas</b>	<b>Año de mayor abundancia</b>	<b>Origen</b>
<b>Tempranas</b>	<i>Poa annua</i> L. Sp.	1 año	I
<b>Intermedias</b>	<i>Agrostis jahnii</i> Lucas, sp.Nov. (Aj)	5 años	N
	<i>Calamagrostis</i> aff. <i>Pittieri</i> Hackel, Oesterr. (Cp)	5 años	I
	<i>Trisetum irazuense</i> (Kuntze). (Ti)	12 años	N
<b>Tardías</b>	<i>Agrostis trichodes</i> Roem. Et Schultz. (At)	9 años	N
<b>Páramo</b>	<i>Brachypodium mexicanum</i> (Roem. Et Schultz.) (Bm)	Páramo no cultivado	N
	<i>Calamagrostis effusa</i> (Kunth). (Ce)	Páramo no cultivado	N
	<b>Hierbas</b>		
<b>Tempranas</b>	<i>Rumex acetosella</i> (Ra)	2 años	I
	<i>Lachemilla moritziana</i> (Lm)	2 años	N
	<i>Erodium cicutarium</i> L'Hér ex Aiton (Ec)	2 años	I
<b>Intermedias</b>	<i>Senecio formosus</i> Kunth. (Sf)	3 años	N
	<i>Geranium multiceps</i> Turcz. (Gm)		
	<i>Acaena cylindristachya</i> Ruiz & Pav. (Ac)	6 años-páramo no cultivado	N
<b>Tardías</b>	<i>Noticastrum marginatum</i> (Kunth) Cuatrec. (Nm)	12 años	N
	<i>Sisyrinchium tinctorium</i> Kunth. (St)	11 años	N
	<i>Orthosanthus chimboracensis</i> (Kunth). (Och)	Páramo no cultivado	N
<b>Páramo</b>	<i>Hieracium erianthum</i> (He)		N
	<i>Castilleja fissifolia</i> (Cf)		N



**Tabla 2. Rango altitudinal, aspectos morfológicos y fenología para las diferentes especies de hierbas y gramíneas.**

ESPECIES	RANGO ALTITUDINAL (MSNM)	ASPECTOS MORFOLOGICOS	FENOLOGÍA
<b>Gramíneas</b>			
<i>P. annua</i> (*)	3500-4600	Macolla miniatura	Anual
<i>A. jahnii</i> (**) (***)	3000-4000	Macolla cespitosa	Perenne
<i>C. pittieri</i> (**)	1500-4150	Laxamente cespitosa	Perenne
<i>A. trichodes</i> (*) (**)	3400-4000	Macolla miniatura	Perenne
<i>T. irazuense</i> (**) (***)	2800-4200	Macolla rizomatosa	Perenne
<i>B. mexicanum</i> (**)	2300-3800	Macolla rizomatosa	Perenne
<i>C. effusa</i> (**)	2700-4000	Macolla rizomatosa	Perenne
<b>Hierbas</b>			
<i>R. acetosella</i> (***)	1600-4000	Rizomatosa, hierba ascendente.	Perenne
<i>L. moritziana</i>	2600-3950		Perenne
<i>E. cicutarium</i> (**)		Roseta acaulescente	Anual
<i>S. formosus</i> (**) (***)	3000-4350	Erecta.	Perenne
<i>G. multiceps</i> (**)	2500-4000	Cojines o rosetas acaules.	Perenne
<i>A. cylindristachya</i> (**)	3000-4300	Roseta acaule	Perenne
<i>N. marginatum</i> (**)	2700-4200	Subarrosetada	Perenne
<i>S. tinctorium</i> (**)	3300-4100	Hierba en espadilla	Perenne
<i>O. chimboracensis</i> (**) (***)	3000-4900	Crecimiento en manojos en forma de abanicos	Perenne
<i>H. erianthum</i> (**)	3600-3800	Roseta acaulescente	Perenne
<i>C. fissifolia</i> (**)	1600-4300	Sufrutice	Perenne

(\*) Márquez, E. (2004)

(\*\*) Sarmiento et al. (2003)

(\*\*\*) Vareschi (1970)



*P. annua*



*A. jahnii*



*C. Pitieri*



*A. trichodes*



*T. Irazuense*



*B. mexicanum*



*C. effusa*

**Figura 7. Gramíneas estudiadas a lo largo de la sucesión. Tomadas de la base de datos “Flora Fotográfica del Páramo de Gavidia” (Sarmiento et al. 2003).**



***R. acetosella***



***G. multiceps***



***L. moritziana***



***E. cicutarium***



***S. formosus***



***A. cylindristachya***



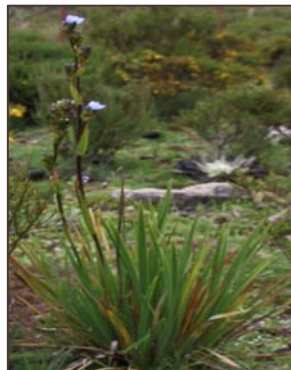
***C. fissifolia***



***S. tinctorium***



***N. marginatum***



***O. chimboracensis***



***H. erianthum***

**Figura 8. Hierbas estudiadas a lo largo de la sucesión. Tomadas de la base de datos “Flora Fotográfica del Páramo de Gavidia” (Sarmiento et al. 2003).**

## **2.- Aspectos ecofisiológicos**

### **2.1.- Medición de intercambio de gases**

Para realizar las mediciones de conductancia estomática, asimilación de CO<sub>2</sub> y transpiración, se utilizó un sistema portátil de intercambio de gases, operado en “modo abierto” (Sistema LCA-4, The Analytical Development Co: Ltd., Hoddesdon, Herts, England), el cual consiste de una cámara foliar, de una unidad proveedora de aire y un analizador de gases infrarrojo. La respuesta fotosintética a diferentes radiaciones fue medida para diferentes hojas (3 por especie), usando sombreado de manera que se pudieran construir curvas Asimilación vs PAR y determinar características tales como: Asimilación máxima, punto de compensación, eficiencia cuántica, punto de saturación. Las mediciones se realizaron entre las 10 am y las 4 pm, para cada una de las especies y durante ambas épocas, seca y húmeda. . Durante las mediciones nos asegurábamos de que la conductancia estomática no fuera afectada por las condiciones más extremas del mediodía. Para algunas especies que mostraron cierres estomáticos importantes durante estos períodos, estos datos fueron eliminados de los análisis. Los datos de conductancias foliar presentados en este trabajo corresponden a promedios calculados en base a los puntos donde la DFFF estuviera por encima de 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

El material foliar, se colocó dentro de la cámara por la cual pasa un flujo de aire controlado, con concentraciones conocidas de vapor de agua y dióxido de carbono. Las tasas de intercambio de gases se determinaron a través de las tasas de flujo de aire, de las diferentes concentraciones de vapor de agua y dióxido de carbono del aire que entra y sale de la cámara (referencia y análisis) y del área foliar encerrada dentro de la cámara. Estas

áreas foliares se determinaron a posteriori con un medidor de área en el laboratorio. En el caso de las gramíneas, dependiendo del ancho de las hojas, se colocaron entre 1 y 5 hojas diferentes.

Los diferentes parámetros se calcularon haciendo ajustes a hipérbolas rectangulares, utilizando la siguiente fórmula:  $A = a(Z + DFFF) / (Z + b + DFFF)$ , (García-Nuñez et al. 2004) donde  $b$  = valor de la radiación a mitad de la asimilación máxima,  $a$  = asimilación máxima. Sin embargo, para efecto de asimilación máxima, tomamos el valor correspondiente a  $1500 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Dado que esta asimilación máxima es calculada con valores de radiación no existente bajo condiciones naturales, se toma el valor de  $1500 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  y  $Z$  = intersección con el eje X. El valor absoluto de  $Z$  corresponde al punto de compensación de luz y  $DFFF$  es la densidad de flujo de fotones.

Para determinar la eficiencia cuántica se tomaron los valores menores a  $200 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ . La eficiencia cuántica corresponde a la pendiente de la recta trazada sobre estos puntos tomados de la relación entre la radiación y la asimilación de  $\text{CO}_2$ .

## **2.2.- Potencial hídrico**

Durante los días de campo, se tomaron mediciones de potenciales hídricos foliares utilizando una bomba de presión de Scholander (PMS mod. 600), cuyo sistema de operación consiste en introducir hojas o tallos cortados en una cámara hermética, a los cuales se les aplica una presión positiva (gas nitrógeno), de manera que se venza la presión negativa (tensión) de la columna de agua que se encuentra en el xilema o sistema de conducción de

la planta. La presión de nitrógeno se controla mediante una válvula, hasta que sea suficiente para hacer retornar la columna de agua a la superficie cortada expuesta a la presión atmosférica, realizando la medición de la presión compensante en un manómetro integrado al aparato.

En cada salida de campo se midió el potencial hídrico de cuatro hojas de diferentes individuos de cada especie, específicamente en las horas del mediodía (12-2 pm), para obtener así los valores de potenciales hídricos mínimos.

### **2.3.- Cálculo del área foliar específica**

Para determinar el área foliar específica se tomaron grupos de 15 réplicas de hojas saludables seleccionadas al azar durante la época húmeda y se usó un medidor de área LICOR LI 3100. Estas mismas hojas fueron secadas en una estufa a 60 °C por 72 horas y luego se pesaron. El área foliar específica se calculó como el promedio de relación de área (cm<sup>2</sup>) por peso (g) de unidad foliar para las 15 réplicas.

### **2.4.- Contenido de nitrógeno foliar**

Con el material obtenido del punto anterior, se realizaron determinaciones de nitrógeno foliar por el Método micro Kjeldahl, de digestión ácida, destilación y titulación con H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 0.01 N (Muller, 1961). Las cantidades medidas se expresaron en mg de nitrógeno foliar/gramos de peso seco de la muestra. Para los análisis de nitrógeno foliar se prepararon muestras compuestas y se tomaron 3 réplicas por especie (sólo para época húmeda).

### **3.- Determinación de biomasa**

La determinación de biomasa se realizó durante la época húmeda para cada una de las especies. Para la cosecha de la biomasa se cortó la parte aérea de seis individuos, guardándose en bolsas plásticas para ser llevadas al laboratorio. La biomasa subterránea fue extraída hasta una profundidad de 20 cm a partir de la superficie del suelo, las muestras se guardaron en forma individual en bolsas plásticas y fueron llevadas al laboratorio para su posterior procesamiento.

En el laboratorio, cada uno de los individuos de las diferentes especies fue separado en compartimientos vegetales como:

- Parte aérea: - Hojas
  - Tallos
  - Estructuras reproductivas
  - Necromasa.
  
- Parte subterránea: - Raíces
  - Raicillas.

A través del método de separación de lavado y tamizado, se clasificó la biomasa subterránea en raíces y raicillas, teniendo en cuenta el diámetro de los tamices. Raíz es todo aquello que no pasó por el tamiz de 2 mm y raicillas lo que no pasó por el tamiz de 1 mm.

El material separado de esta forma fue llevado a la estufa y secado a una temperatura de 60 °C de 4 a 5 días. Una vez cumplido este tiempo, se sacaron las muestras de la estufa y se dejaron reposar durante 15 minutos para que se enfriaran, posteriormente fueron pesadas para obtener el peso seco o biomasa en gramos.

#### **4.- Análisis estadístico**

Para establecer si existían diferencias significativas en los resultados se utilizaron: pruebas U de Mann-Whitney para las comparaciones de los diferentes parámetros dentro de cada una de las especies entre épocas. Para las comparaciones de los diferentes parámetros entre especies de cada forma de vida a lo largo de la sucesión se utilizaron pruebas de Kruskal-Wallis junto a pruebas de Tukey a posteriori. Se utilizaron pruebas no paramétricas debido a que en todos los casos los n eran muy bajos y no tenían una distribución normal.

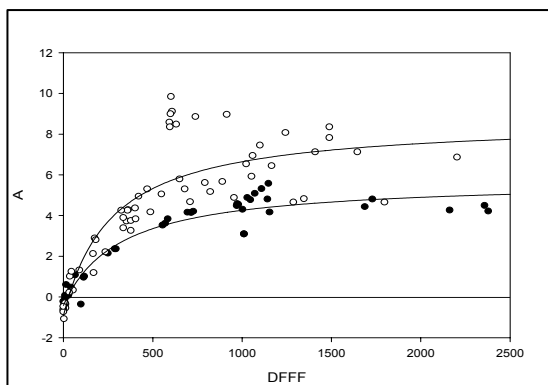


## Resultados

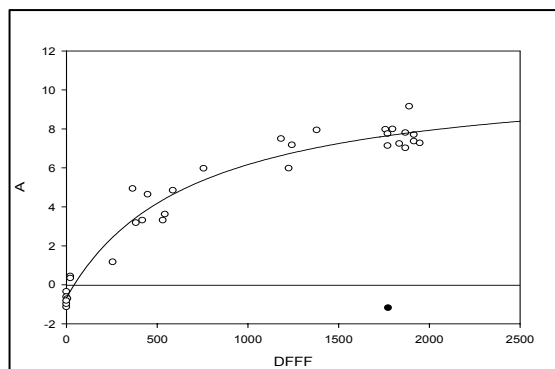
### a.- Gramíneas

A continuación se presentan las curvas de respuesta de la asimilación de CO<sub>2</sub> en función de la DFFF para las diferentes gramíneas a lo largo de la sucesión ecológica (Figuras 9 a 15). Es importante hacer notar que para las gráficas de las especies en donde sólo aparece una curva, estas se refieren solo a la época húmeda, es decir la estación favorable en términos de disponibilidad de agua para las plantas. En algunos casos se pudieron obtener puntos de medición para la época seca, pero las plantas se encontraban en un estado donde los valores de asimilación de CO<sub>2</sub>, sin importar la cantidad de radiación que recibían estas plantas, se encontraban cerca del punto de compensación y en otros casos presentaban valores negativos. Del ajuste de las curvas a una función de hipérbola rectangular se obtuvieron los parámetros relacionados al intercambio de gases de estas especies: tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> máxima, eficiencia cuántica y punto de compensación de la luz. Estos resultados se presentan en forma de tabla más adelante. En términos generales, se observa que indiferente de la etapa sucesional dentro de esta forma de vida, las tasas de asimilación son siempre mayores en la época húmeda.

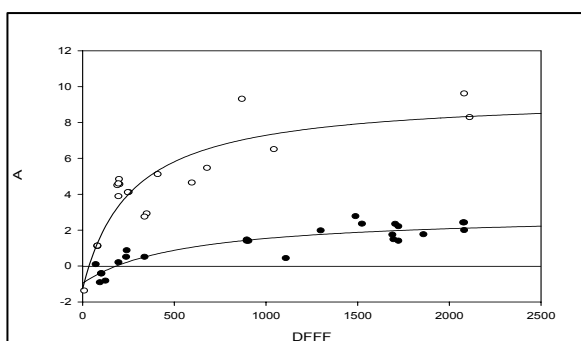
En cuanto a la conductancia estomática, todas las gramíneas a excepción de *B. mexicanum* y en diferentes grados, presentan una clara disminución durante la estación seca. Las conductancias estomáticas varían fuertemente entre las especies durante la época húmeda, mientras que durante la época seca estas diferencias en las conductancias son menores. Cabe resaltar que el valor mínimo obtenido ( $38.7 \text{ mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) corresponde a una especie de páramo no intervenido (*C. effusa*) (Tabla 3).



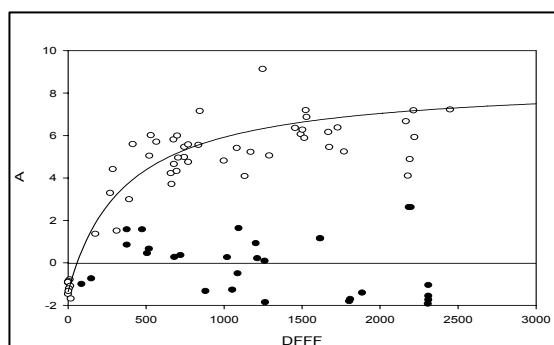
**Figura 9.** Relación entre DFFF y asimilación de CO<sub>2</sub> para *P. annua* ○ época húmeda, (hipérbola rectangular donde  $a = 8.67$ ,  $b = 295.69$ ,  $z = 28.45$ ,  $r^2 = 0.77$ ) ● época seca (hipérbola no rectangular donde  $a = 5.73$ ,  $b = 337.76$ ,  $z = 22.76$ ,  $r^2 = 0.93$ )



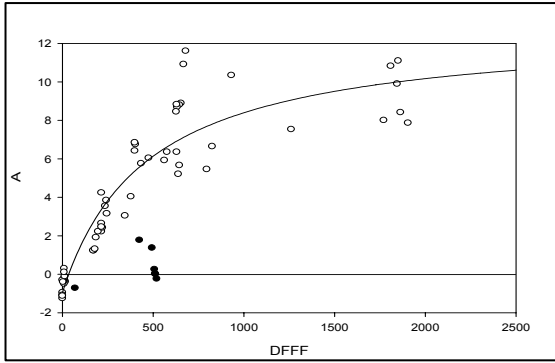
**Figura 10.** Relación entre DFFF y asimilación de CO<sub>2</sub> para *A. jahnii* ○ época húmeda, (hipérbola rectangular donde  $a = 10.91$ ,  $b = 736.18$ ,  $z = 42.66$ ,  $r^2 = 0.95$ )



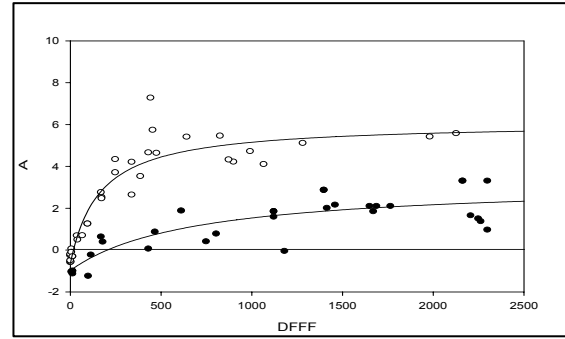
**Figura 11.** Relación entre DFFF y asimilación de CO<sub>2</sub> para *C. pittieri* ○ época húmeda, (hipérbola rectangular donde  $a = 9.53$ ,  $b = 297.54$ ,  $z = 35.17$ ,  $r^2 = 0.82$ ) ● época seca (hipérbola no rectangular donde  $a = 2.93$ ,  $b = 743.02$ ,  $z = 183.83$ ,  $r^2 = 0.82$ )



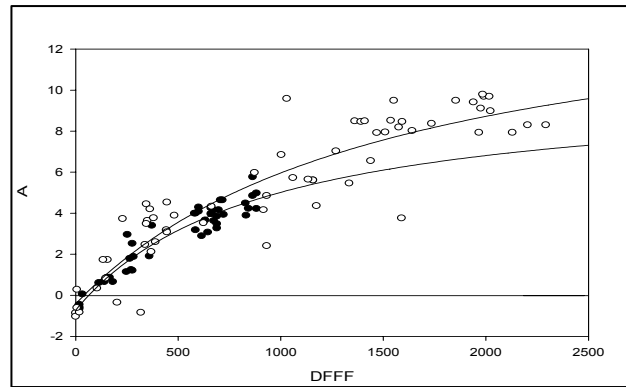
**Figura 12.** Relación entre DFFF y asimilación de CO<sub>2</sub> para *T. irazuense* ○ época húmeda, (hipérbola rectangular donde  $a = 8.56$ ,  $b = 422.07$ ,  $z = 57.63$ ,  $r^2 = 0.77$ )



**Figura 13.** Relación entre DFFF y asimilación de CO<sub>2</sub> para *A. trichodes* ○ época húmeda, (hipérbola rectangular donde  $a = 12.77$ ,  $b = 503.30$ ,  $z = 34.73$ ,  $r^2 = 0.86$ )



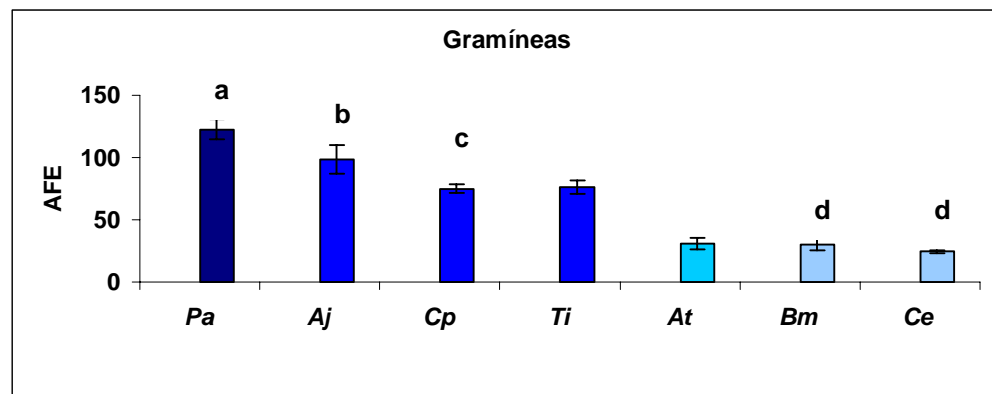
**Figura 14.** Relación entre DFFF y asimilación de CO<sub>2</sub> para *B. mexicanum* ○ época húmeda, (hipérbola rectangular donde  $a = 6.08$ ,  $b = 178.66$ ,  $z = 16.82$ ,  $r^2 = 0.89$ ) ● época seca (hipérbola no rectangular donde  $a = 3.23$ ,  $b = 880.34$ ,  $z = 204.37$ ,  $r^2 = 0.73$ )



**Figura 15.** Relación entre DFFF y asimilación de CO<sub>2</sub> para *C. effusa* ○ época húmeda, (hipérbola rectangular donde  $a = 15.67$ ,  $b = 1561.38$ ,  $z = 40.86$ ,  $r^2 = 0.83$ ) ● época seca (hipérbola no rectangular donde  $a = 10.22$ ,  $b = 970.58$ ,  $z = 64.44$ ,  $r^2 = 0.92$ )

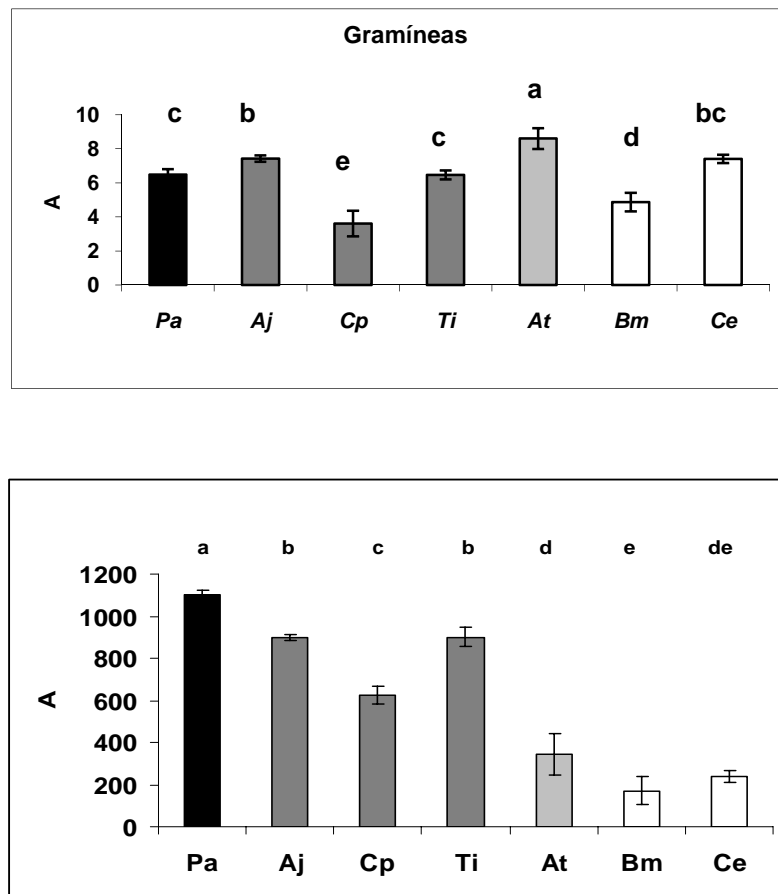
Por otra parte, todas muestran una reducción en la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> entre la época húmeda y la seca. Aquí es importante señalar que las especies menos afectadas correspondieron a la gramínea temprana, *P. annua*, y una de las gramíneas de páramo, *C. effusa*. Algunas de las otras inclusive mostraron tasas negativas de asimilación (respiración) para la época seca.

Dentro de las gramíneas estudiadas, durante ambas épocas, podemos observar que todas muestran una mayor eficiencia cuántica durante la época húmeda, siendo *C. effusa* la que muestra la menor variación estacional (tabla 4). Por otra parte, el punto de compensación a la radiación, en general, aumenta hacia la época seca, a excepción de *P. annua* donde el resultado es contrario. Podemos observar aquí también que es precisamente *C. effusa* quien muestra una menor variación estacional. En cuanto al área foliar específica, se observa una clara tendencia a la disminución a medida que avanza la sucesión (Figura 16).



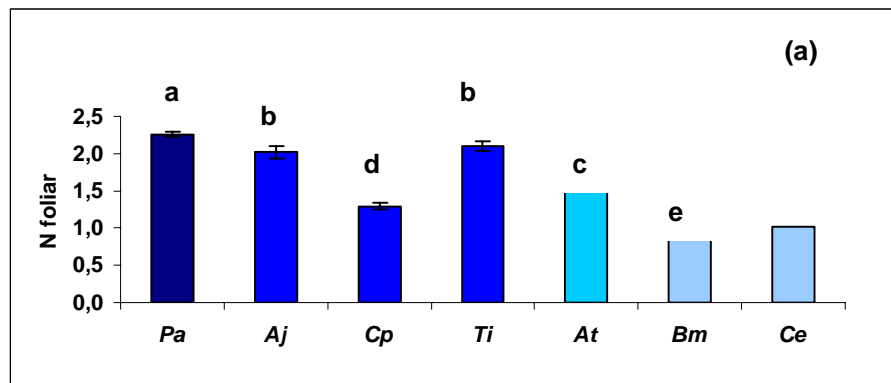
**Figura 16.** Área foliar específica AFE, cm<sup>2</sup>/g) para las diferentes especies de gramíneas a lo largo de la sucesión. Abreviaciones de las especies se encuentran en la tabla 1. ■ Etapa temprana, ■ etapa intermedia, ■ etapa tardía, ■ páramo. Distintas letras corresponden a diferencias significativas a P < 0.05 (Kruskal-Wallis, a posteriori Test de Tukey).

Es importante resaltar que no se encuentra tendencia clara a lo largo de la sucesión cuando la asimilación máxima se expresa por unidad de área foliar (Figura 17a), mientras que la asimilación por unidad de peso muestra una disminución a medida que avanza la sucesión (figura 17b).



**Figura 17.** Tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> a) por unidad de área foliar ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y b) por unidad de peso ( $\text{nmol g}^{-1}\text{s}^{-1}$ ) para las gramíneas en el gradiente sucesional. El panel inferior no muestra errores estándar debido a que corresponde a la relación directa entre promedio de asimilación de CO<sub>2</sub> por unidad de área foliar y el área foliar específica. ■ Etapa temprana, ■ etapa intermedia, ■ etapa tardía, □ páramo. Distintas letras corresponden a diferencias significativas a  $P < 0.05$  (Kruskal-Wallis, a posteriori Test de Tukey).

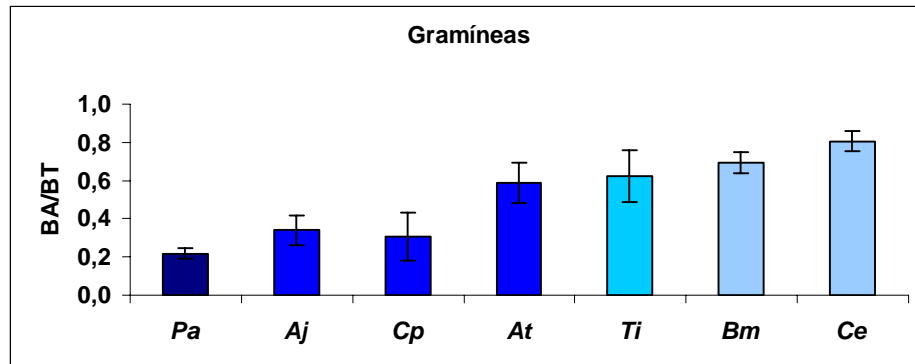
El contenido de nitrógeno foliar para las diferentes especies a lo largo de la sucesión, se representan en la figura 18 respectivamente. En términos generales, se observa que las especies de la sucesión temprana muestran mayor porcentaje de nitrógeno foliar que aquellas de sucesiones más avanzadas con una clara tendencia a la disminución en las etapas tardías.



**Figura 18.** Nitrógeno foliar (%) para las diferentes especies de gramíneas a lo largo de la sucesión. ■ Etapa temprana, ■ etapa intermedia, ■ etapa tardía, ■ páramo. Distintas letras corresponden a diferencias significativas a  $P < 0.05$  (Kruskal-Wallis, a posteriori Test de Tukey).

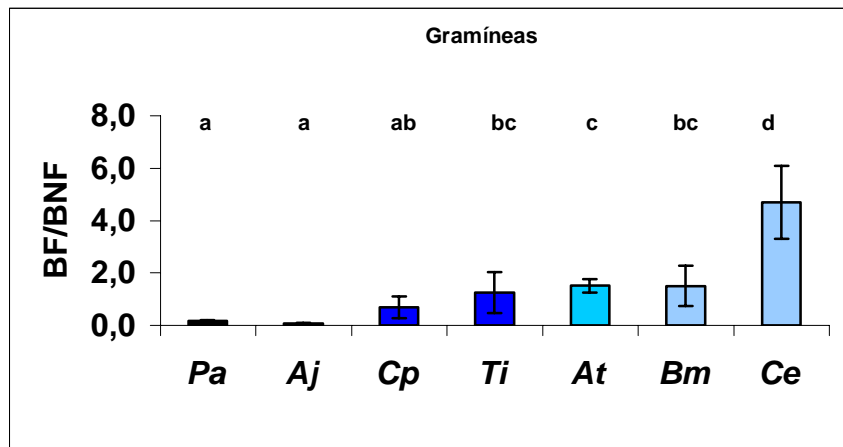
La figura 19, representa la relación biomasa aérea/biomasa total, en la cual las gramíneas muestran una tendencia clara de aumento a medida que avanza la sucesión, desde especies tempranas como *P. annua* hasta especies de páramo no intervenido como *C. effusa*. En ella se observa que las especies de la sucesión temprana, presentan los valores más bajos, ya que estas especies asignan una fracción importante de la biomasa total (BT) a la biomasa subterránea (BS). Las especies perennes movilizan una gran proporción de carbohidratos a la biomasa subterránea, de ellos una pequeña proporción es usada como reserva y una mayor es empleada para el

crecimiento de raíces y rizomas (Schulze, 1982).



**Figura 19.** Relación biomasa aérea/biomasa total para Gramíneas. ■ Etapa temprana, ■ etapa intermedia, ■ etapa tardía, ■ páramo Distintas letras corresponden a diferencias significativas a  $P < 0.05$  (Kruskal-Wallis, a posteriori Test de Tukey).

La relación biomasa fotosintética/biomasa no fotosintética se representa en la figura 20, en donde se observa una tendencia clara y bien marcada a medida que avanza la sucesión ecológica, obteniéndose los mayores valores para las especies de páramo no intervenido (*B. mexicanum* y *C. efusa*)



**Figura 20.-** Relación biomasa fotosintética/biomasa no fotosintética para Gramíneas. ■ Etapa temprana, ■ etapa intermedia, ■ etapa tardía, ■ páramo. Distintas letras corresponden a diferencias significativas a  $P < 0.05$  (Kruskal-Wallis, a posteriori Test de Tukey).

## b.- Hierbas

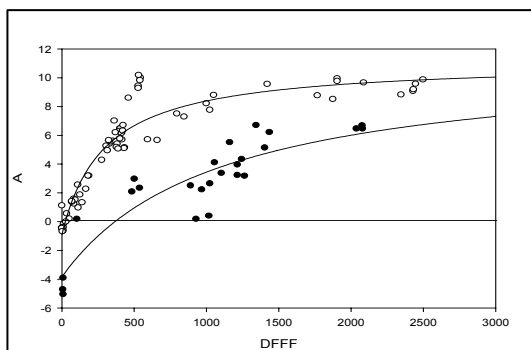
De la misma manera que para las gramíneas, en las figuras 21 a la 31 se presentan las curvas que relacionan la radiación fotosintéticamente activa y la tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  para las hierbas. Los resultados también se presentan en forma de tablas a continuación (tablas 3 y 4).

Como puede observarse las diferentes especies tienden a reducir las tasas de asimilación de  $\text{CO}_2$  entre la época húmeda y la época seca. Los valores obtenidos para la asimilación máxima durante la época húmeda muestran una clara tendencia durante los diferentes estadios de la sucesión, observándose disminuciones para *A. cylindristachya*, que es una especie intermedia y luego para especies de páramo no intervenido como *H. erianthum* y *C. fissifolia*. Durante la época seca estos valores de asimilación disminuyen notoriamente a excepción de *H. erianthum* cuyo valor es más alto durante la época seca.

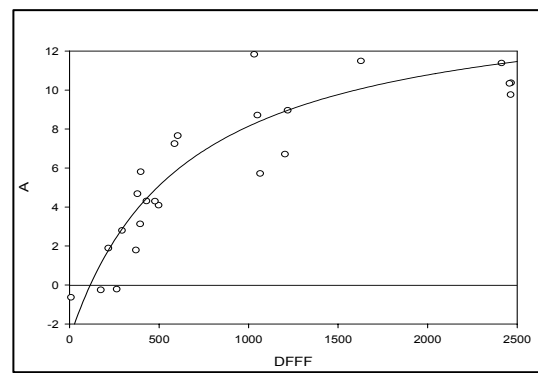


En cuanto a la conductancia estomática, todas las especies muestran valores por encima de los 100  $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  durante la época húmeda, a excepción de *S. formosus* y *A. cylindristachya* las que presentan los valores más bajos (Tabla 3). Durante la época seca, todas las especies muestran una clara disminución de la conductancia estomática, salvo *R. acetosella*, en cuyo caso aumenta. Para *S. formosus*, *G. multiceps*, *S. tinctorium*, *O. chimboracensis* y *H. erianthum*, los valores de conductancia estomática disminuyen notoriamente, *A. cylindristachya*, mantiene para ambas épocas valores muy similares de conductancia estomática (Tabla 3).

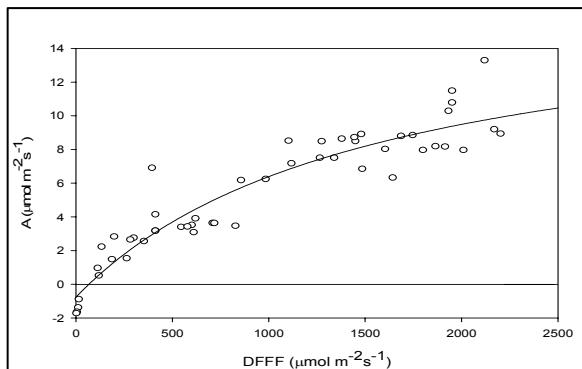
Para las hierbas, podemos observar que al igual que las gramíneas todas muestran una mayor eficiencia cuántica durante la época húmeda, siendo *S. formosus* quien muestra la mayor variación estacional (Tabla 4). En cuanto al punto de compensación a la radiación, los valores aumentan notablemente para la época seca, observándose que *S. formosus*, *A. cylindristachya*, *N. marginatum* y *O. chimboracensis*, muestran la mayor variación estacional, mientras que *H. erianthum*, al contrario de las demás su punto de compensación a la radiación, disminuye durante la época seca.



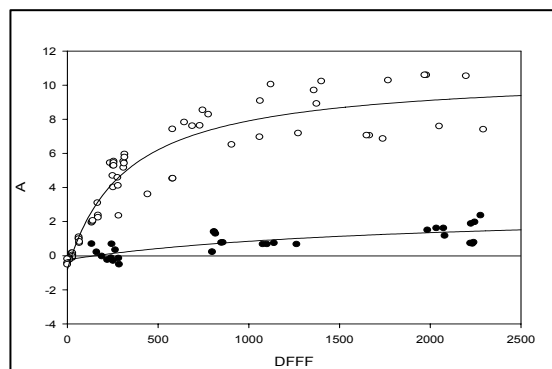
**Figura 21.** Relación entre DFFF y asimilación de  $\text{CO}_2$  para *R. acetosella* ○ época húmeda, (hipérbola rectangular donde  $a= 11.12$ ,  $b= 318.54$ ,  $z= 23.76$ ,  $r^2= 0.91$ ) ● época seca (hipérbola no rectangular donde  $a= 11.34$ ,  $b= 1451.34$ ,  $z= 367.01$ ,  $r^2= 0.81$ )



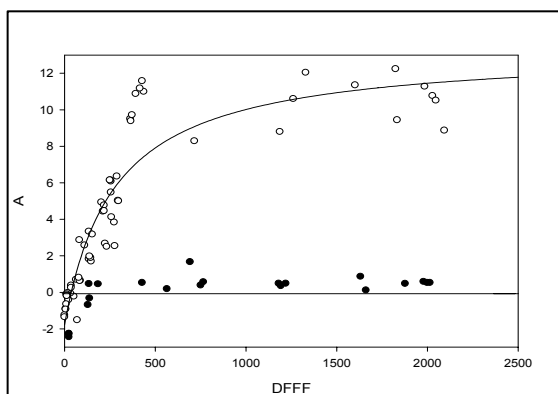
**Figura 22.** Relación entre DFFF y asimilación de  $\text{CO}_2$  para *L. moritziana* ○ época húmeda, (hipérbola rectangular donde  $a= 15.08$ ,  $b= 753.88$ ,  $z= 115.83$ ,  $r^2= 0.91$ )



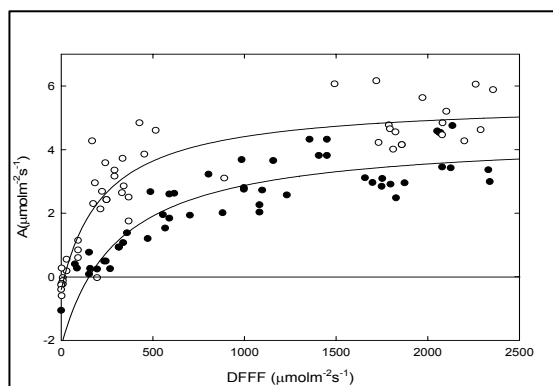
**Figura 23.** Relación entre DFFF y asimilación de CO<sub>2</sub> para *E. cicutarium* ○ época húmeda, (hipérbola rectangular donde  $a = 17.34$ ,  $b = 1598.81$ ,  $z = 67.37$ ,  $r^2 = 0.88$ )



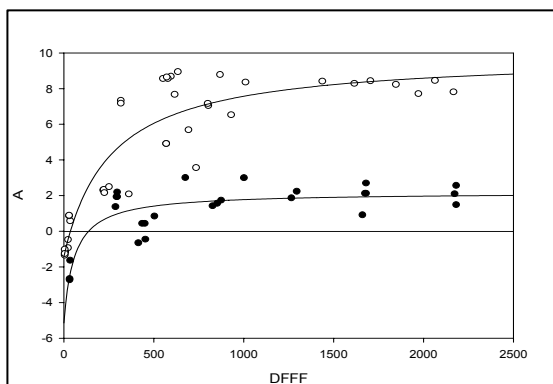
**Figura 24.** Relación entre DFFF y asimilación de CO<sub>2</sub> para *S. formosus* ○ época húmeda, (hipérbola rectangular donde  $a = 10.69$ ,  $b = 344.04$ ,  $z = 24.33$ ,  $r^2 = 0.91$ ) ● época seca (hipérbola no rectangular donde  $a = 2.75$ ,  $b = 1909.62$ ,  $z = 153.71$ ,  $r^2 = 0.57$ )



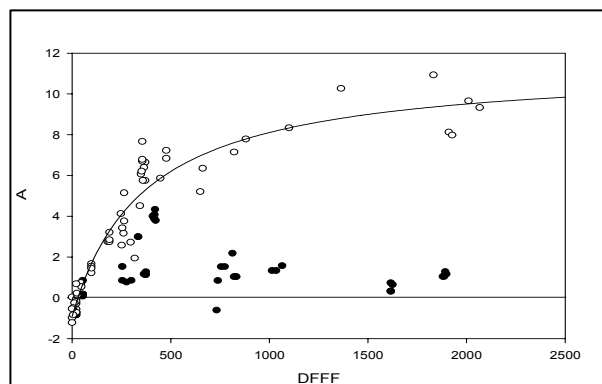
**Figura 25.** Relación entre DFFF y asimilación de CO<sub>2</sub> para *G. multiceps* ○ época húmeda, (hipérbola rectangular donde  $a = 13.29$ ,  $b = 314.92$ ,  $z = 36.98$ ,  $r^2 = 0.86$ )



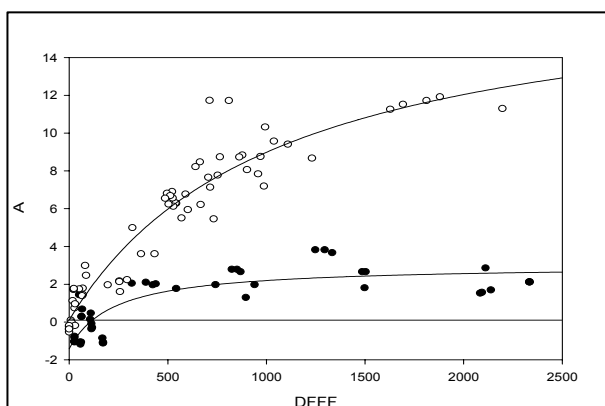
**Figura 26.** Relación entre DFFF y asimilación de CO<sub>2</sub> para *A. cylindristachya* ○ época húmeda, (hipérbola rectangular donde  $a = 5.53$ ,  $b = 251.49$ ,  $z = 16.82$ ,  $r^2 = 0.85$ ) ● época seca (hipérbola no rectangular donde  $a = 4.43$ ,  $b = 460.07$ ,  $z = 151.49$ ,  $r^2 = 0.87$ )



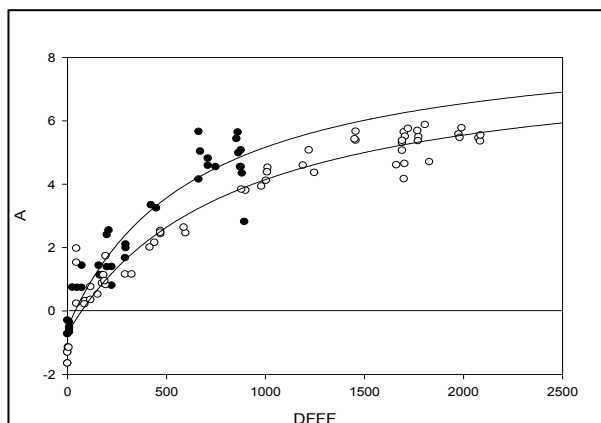
**Figura 27.** Relación entre DFFF y asimilación de CO<sub>2</sub> para *N. marginatum* ○ época húmeda, (hipérbola rectangular donde  $a= 9.86$ ,  $b= 291.87$ ,  $z= 36.79$ ,  $r^2= 0.83$ ) ● época seca (hipérbola no rectangular donde  $a= 2.17$ ,  $b= 196.19$ ,  $z= 137.80$ ,  $r^2= 0.70$ )



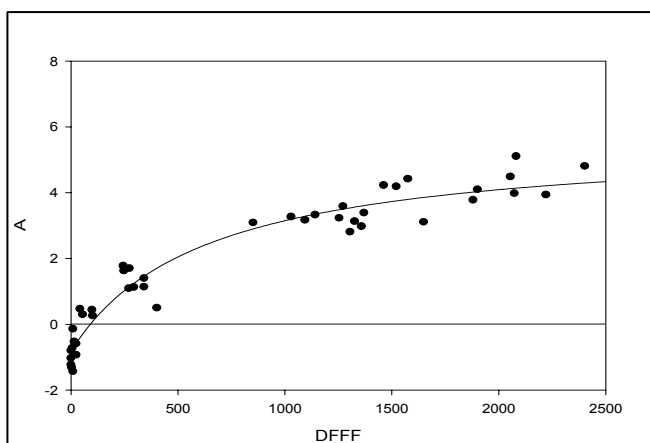
**Figura 28.** Relación entre DFFF y asimilación de CO<sub>2</sub> para *S. tinctorium* ○ época húmeda, (hipérbola rectangular donde  $a= 11.42$ ,  $b= 396.80$ ,  $z= 29.08$ ,  $r^2= 0.92$ )



**Figura 29.** Relación entre DFFF y asimilación de CO<sub>2</sub> para *O. chimboracensis* ○ época húmeda, (hipérbola rectangular donde  $a= 18.29$ ,  $b= 1042.18$ ,  $z= 5.99$ ,  $r^2= 0.91$ ) ● época seca (hipérbola no rectangular donde  $a= 3.01$ ,  $b= 332.37$ ,  $z= 105.89$ ,  $r^2= 0.73$ )

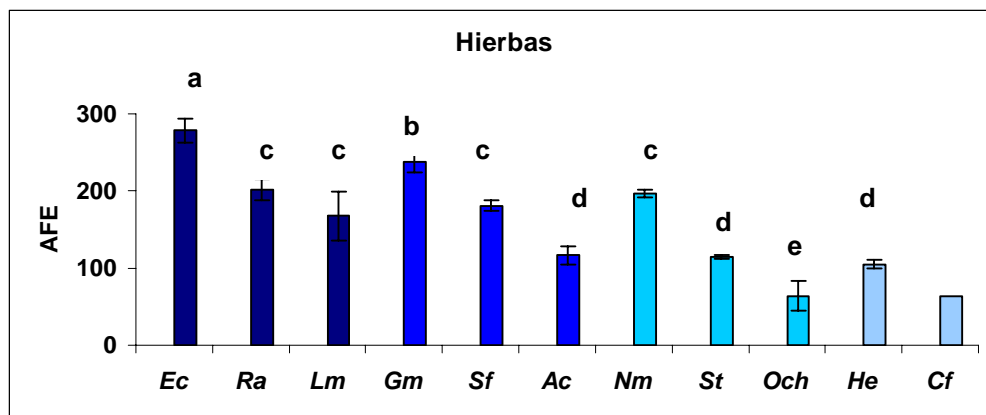


**Figura 30.** Relación entre DFFF y asimilación de CO<sub>2</sub> para *H. erianthum* ○ época húmeda, (hipérbola rectangular donde  $a= 8.10$ ,  $b= 886.31$ ,  $z= 71.28$ ,  $r^2= 0.94$ ) ● época seca (hipérbola no rectangular donde  $a= 8.80$ ,  $b= 677.48$ ,  $z= 38.51$ ,  $r^2= 0.91$ )

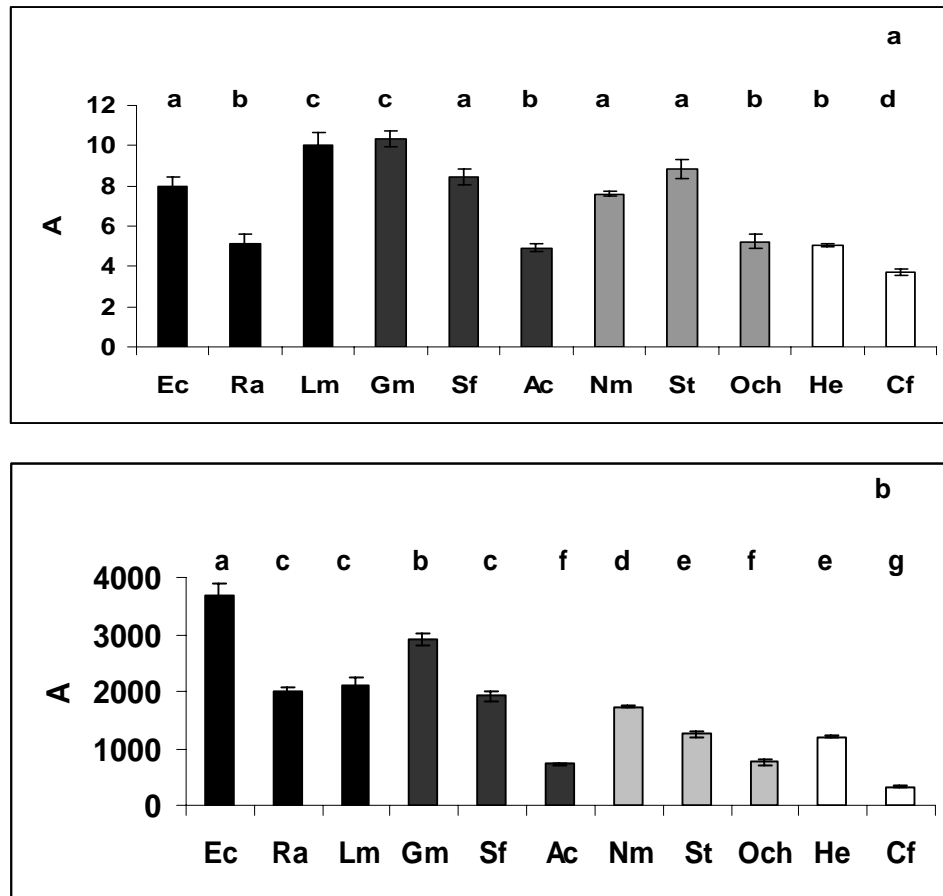


**Figura 31.** Relación entre DFFF y asimilación de CO<sub>2</sub> para *C. fissifolia* ○ época húmeda, (hipérbola rectangular donde a= 5.62, b= 716.31, z= 90.13, r<sup>2</sup>= 0.94) ●

En la figura 32, podemos observar que los resultados obtenidos para el área foliar específica, muestran una tendencia a la disminución a medida que avanza la sucesión ecológica.

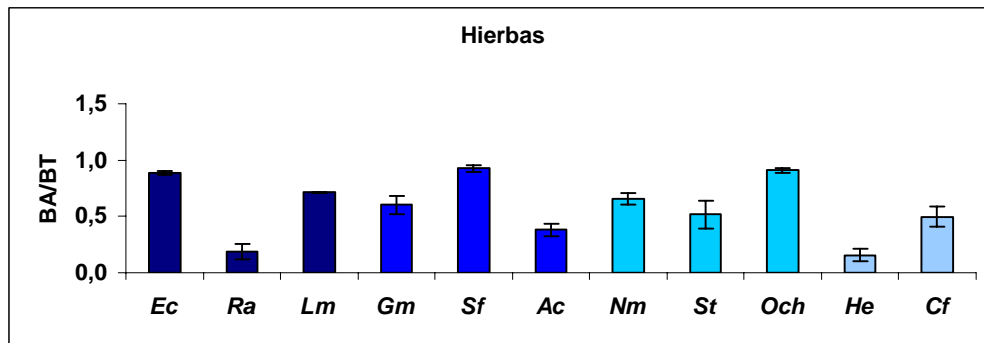


**Figura 32.-** Área foliar específica AFE, cm<sup>2</sup>/g) para las diferentes especies de hierbas a lo largo de la sucesión. Abreviaciones de las especies se encuentran en la tabla 1. ■ Etapa temprana, ■ etapa intermedia, ■ etapa tardía, ■ páramo. Distintas letras corresponden a diferencias significativas a P < 0.05 (Kruskal-Wallis, a posteriori Test de Tukey).

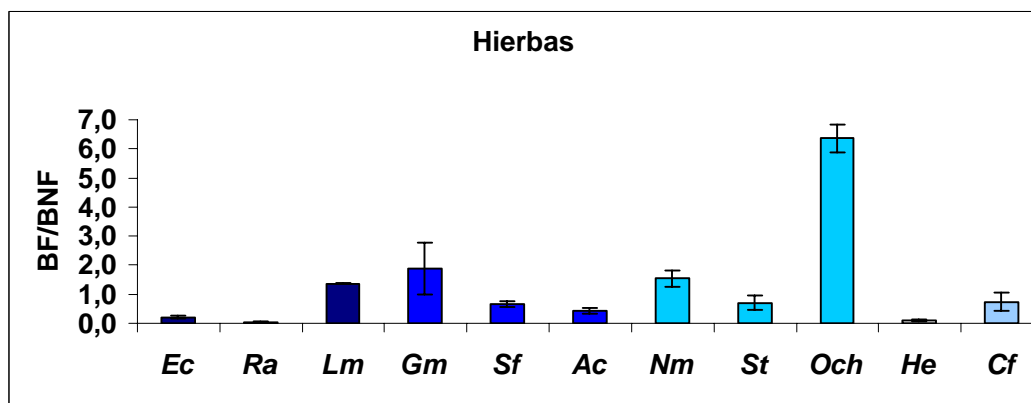


**Figura 33.** Tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> a) por unidad de área foliar ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y b) por unidad de peso ( $\mu\text{mol g}^{-1}\text{s}^{-1}$ ) para las hierbas en el gradiente sucesional. Abreviaciones de las especies se encuentran en la tabla 1. ■ Etapa temprana, ■ etapa intermedia, ■ etapa tardía, □ páramo. Distintas letras corresponden a diferencias significativas a  $P < 0.05$  (Kruskal-Wallis, a posteriori Test de Tukey).

A diferencia de las gramíneas, las hierbas no muestran una tendencia clara en la relación biomasa aérea/biomasa total (Figura 33), igualmente tampoco en la relación biomasa fotosintética/biomasa no fotosintética (Figuras 34).

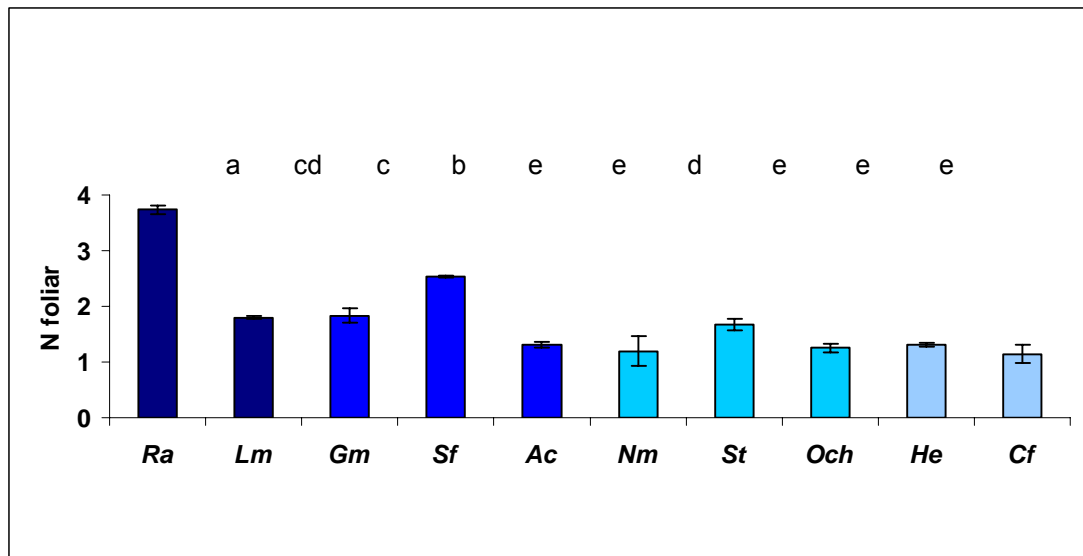


**Figura 34.** Relación biomasa aérea/biomasa total para las diferentes especies de hierbas. Abreviaciones de las especies se encuentran en la tabla 1. ■ Etapa temprana, ■ etapa intermedia, ■ etapa tardía, ■ páramo.



**Figura 35.-** Relación biomasa fotosintética/biomasa no fotosintética para Hierbas. Abreviaciones de las especies se encuentran en la tabla 1. ■ Etapa temprana, ■ etapa intermedia, ■ etapa tardía, ■ páramo.

En cuanto a contenido de nitrógeno foliar entre las diferentes especies, se encontró que las hierbas poseen mayor cantidad de nitrógeno foliar en sus hojas que las gramíneas, donde *Rumex acetosella*, presenta un valor superior comparado con la gramínea *Poa annua*, ambas de la sucesión temprana. En cuanto a la tendencia sucesional en hierbas, se observa que el contenido de nitrógeno es mayor en las etapas tempranas en comparación a las tardías (figura 36).



**Figura 36.** Nitrógeno foliar (%) para las diferentes especies de hierbas a lo largo de la sucesión. Abreviaciones de las especies se encuentran en la tabla 1. ■ Etapa temprana, ■ etapa intermedia, ■ etapa tardía, ■ páramo. Distintas letras corresponden a diferencias significativas a  $P < 0.05$  (Kruskal-Wallis, a posteriori Test de Tukey).

En términos generales, para las dos formas de vida se observa que las especies de la sucesión temprana muestran mayor porcentaje de nitrógeno foliar que aquellas de sucesiones más avanzadas, caso particularmente más evidente en la forma de vida hierbas. Se encontraron diferencias significativas en las concentraciones de nitrógeno foliar en las diferentes etapas de la sucesión en las dos formas de vida.

**Tabla 3. Asimilación máxima ( $A_{max}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y conductancia estomática promedio ( $K_s$ ,  $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) para las diferentes especies de gramíneas y hierbas durante ambas época húmeda (EH) y época seca (ES).**

	$A_{max}$		$K_s$	
	EH	ES	EH	ES
<b>Gramíneas</b>				
<i>P. annua</i>	7.6±0.33 <sup>a</sup>	4.9±0.18 <sup>b</sup>	69.1±2.5	55.3±3.8
<i>A. Jani</i>	7.9±0.18 <sup>a</sup>	-2.4±0.45 <sup>b</sup>	145.2±20.3	75.0±3.1
<i>C. pittieri</i>	8.3±0.90 <sup>a</sup>	2.1±0.16 <sup>b</sup>	179.5±20.8	65.2±3.3
<i>T. irazuense</i>	7.1±0.44 <sup>a</sup>	-0.2±0.35 <sup>b</sup>	165.5±4.9	72.9±6.4
<i>A. trichodes</i>	10.2±0.42 <sup>a</sup>	0.5*±0.28*	324.6±21.5	92.8±22.0
<i>B. mexicanum</i>	5.6±0.21 <sup>a</sup>	2.1±0.19 <sup>b</sup>	78.6±5.8	73.0±2.0
<i>C. effusa</i>	8.7±0.32 <sup>a</sup>	6.8±0.24 <sup>b</sup>	62.5±7.3	38.7±3.0
<b>Hierbas</b>				
<i>R. acetosella</i>	9.6±0.16 <sup>a</sup>	6.0±0.47 <sup>b</sup>	153.2±9.2	175.0±18.0
<i>L. moritziana</i>	10.8±0.63 <sup>a</sup>	--	212.7±31.8	--
<i>E. cicutarium</i>	9.5±0.31 <sup>a</sup>	--	130.1±11.8	--
<i>S. formosus</i>	9.1±0.38 <sup>a</sup>	1.4±0.16 <sup>b</sup>	88.1±10.1	13.0±2.0
<i>G. multiceps</i>	11.5±0.39 <sup>a</sup>	0.5±0.07 <sup>b</sup>	263.0±13.0	28.6±2.2
<i>A. cylindristrachya</i>	4.9±0.18 <sup>a</sup>	3.6±0.23 <sup>b</sup>	56.5±3.0	52.2±1.8
<i>N. marginatum</i>	8.6±0.21 <sup>a</sup>	2.0±0.19 <sup>b</sup>	131.7±9.9	58.8±8.7
<i>S. tinctorium</i>	9.5±0.43 <sup>a</sup>	1.0±0.13 <sup>b</sup>	206.4±10.6	12.0±2.0
<i>O. chimborasensis</i>	12.0±0.47 <sup>a</sup>	2.6±0.22 <sup>b</sup>	107.2±6.7	18.9±2.2
<i>H. erianthum</i>	5.6±0.11	6.5±0.33 <sup>b</sup>	201.8±5.0	113.9±3.1
<i>C. fissifolia</i>	4.1±0.14	--	277.1±19.0	--

\*DFFF promedio= 1000  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$

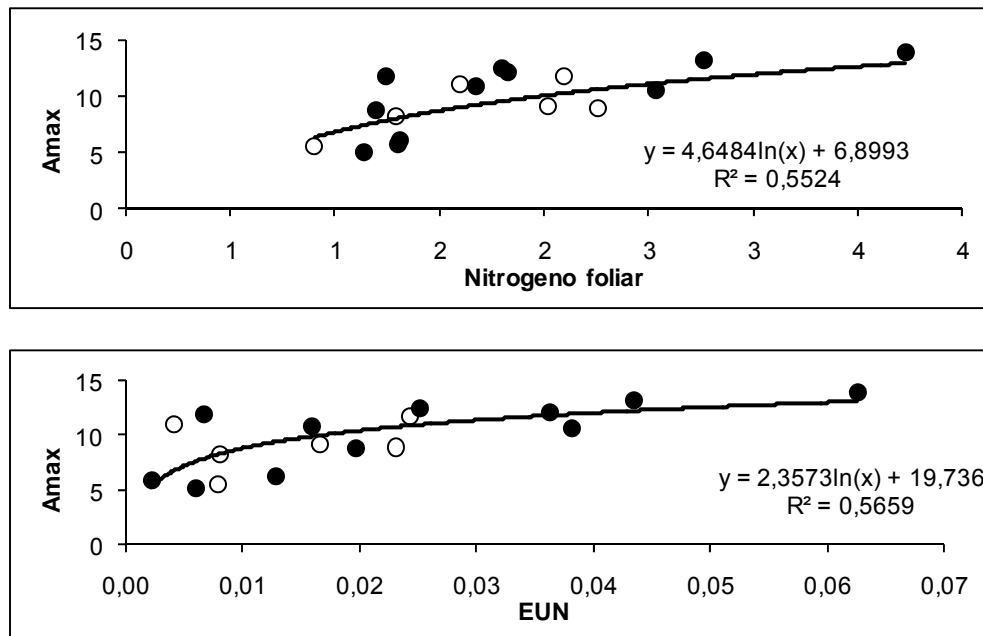


**Tabla 4. Eficiencia cuántica (EC,  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  de  $\text{CO}_2/\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  de fotones) y punto de compensación a la luz (PC,  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  de fotones) para las diferentes especies de gramíneas y hierbas estudiadas durante ambas época húmeda (EH) y seca (ES).**

	EC*		PC	
	EH	ES	EH	ES
<b>Gramíneas</b>				
<i>P. annua</i>	.0257	.0081	28.5	22.8
<i>A. Jani</i>	.0072	--	42.7	--
<i>C. pittieri</i>	.0347	.0037	35.2	183.8
<i>T. irazuense</i>	.0144	--	57.6	--
<i>A. trichodes</i>	.0106	--	34.7	--
<i>B. mexicanum</i>	.0174	.0023	16.8	151.5
<i>C. effusa</i>	.0101	.0096	40.9	64.4
<b>Hierbas</b>				
<i>R. acetosella</i>	.0219	.0294	23.8	67.0
<i>L. moritziana</i>	.0088	--	115.8	--
<i>E. cicutarium</i>	.0241	--	67.4	--
<i>S. formosus</i>	.0208	.0042	24.3	153.7
<i>G. multiceps</i>	.0249	--	37.0	--
<i>A. cylindristrachya</i>	.0339	.0122	16.9	151.5
<i>N. marginatum</i>	.0068	.0147	36.8	137.8
<i>S. tinctorium</i>	.0223	--	29.1	--
<i>O. chimborasensis</i>	.0307	.0181	60.0	105.9
<i>H. erianthum</i>	.0259	.0264	71.3	38.5
<i>C. fissifolia</i>	.0182	--	90.1	--

\* Calculada a DFFF < 100  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .

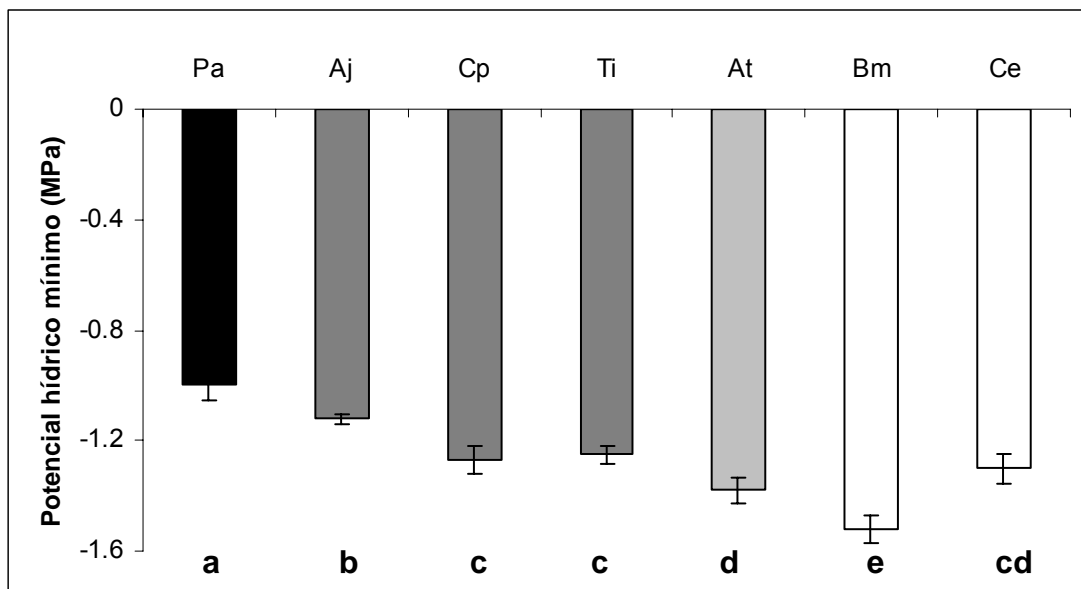
En las tablas 3 y 4 se presentan resumidas las características generales para todas las especies de gramíneas y hierbas estudiadas relacionadas a intercambio de gases y más específicamente fotosíntesis. Es importante hacer notar que a partir de estos resultados se intentó correlacionar las diferentes eficiencias (eficiencia en el uso del agua (A/E), eficiencia intrínseca en el uso del agua (A/Gs) y eficiencia cuántica) y ninguna de ellas arrojó evidencias de patrones a lo largo de la sucesión. La disminución sucesional de  $A_{\text{máx}}$  por unidad de peso encontrada en este estudio pareciera estar asociada a una mayor concentración de nitrógeno foliar en las especies dominantes de la sucesión temprana. Como era de esperarse encontramos una significativa correlación entre nitrógeno foliar-Asimilación máxima de  $\text{CO}_2$  y eficiencia en el uso de nitrógeno-Asimilación de  $\text{CO}_2$  (Figura 37).



**Figura 37.** Relación entre nitrógeno foliar (%) y asimilación máxima ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), y eficiencia en el uso del nitrógeno ( $\text{mol N}/\mu\text{mol CO}_2$ ) y asimilación máxima ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) para gramíneas (○) y hierbas (●).

### c.- Relaciones hídricas en gramíneas y hierbas

Para los parámetros relacionados con el estado hídrico de las plantas, en su mayoría, las tendencias no fueron claras para ninguna de las dos formas de crecimiento. De todos los parámetros hídricos medidos, el único que mostró una tendencia definida fue el potencial hídrico mínimo durante la época húmeda en gramíneas a lo largo de la sucesión (Figura 38, Tabla 5).



**Figura 38.** Potencial hídrico mínimo medido durante la época húmeda para las gramíneas a lo largo de la sucesión. Abreviaciones de las especies se encuentran en la tabla 1. ■ Etapa temprana, ■ etapa intermedia, ■ etapa tardía, □ páramo.

**Tabla 5. Potenciales hídricos mínimos para las diferentes especies de gramíneas y hierbas durante ambas épocas, época húmeda (EH) y época seca (ES). Valores corresponden a medias  $\pm$  error estándar.**

	<b>EH</b>	<b>ES</b>
<b>Gramíneas</b>	<b>PH (Mpa)</b>	<b>PH (Mpa)</b>
<i>P. annua</i>	-10.0 $\pm$ 0.5	-
<i>A. jahnii</i>	-11.2 $\pm$ 0.2	-22.2 $\pm$ 1.2
<i>C. pittieri</i>	-12.7 $\pm$ 0.5	-20.3 $\pm$ 0.5
<i>T. irazuense</i>	-13.8 $\pm$ 0.2	-24.2 $\pm$ 0.5
<i>A. trichodes</i>	-12.5 $\pm$ 0.3	-28.0 $\pm$ 0.5
<i>B. mexicanum</i>	-15.2 $\pm$ 0.5	-28.3 $\pm$ 0.9
<i>C. effusa</i>	-13.0 $\pm$ 0.5	-18.8 $\pm$ 0.5
<b>Hierbas</b>		
<i>R. acetosella</i>	-12.3 $\pm$ 0.7	-21.3 $\pm$ 1.2
<i>L. moritziana</i>	-9.7 $\pm$ 0.5	-26.5 $\pm$ 1.1
<i>E. cicutarium</i>	-7.8 $\pm$ 0.9	-
<i>S. formosus</i>	-7.3 $\pm$ 0.6	-14.8 $\pm$ 0.7
<i>G. multiceps</i>	-10.2 $\pm$ 0.6	-19.2 $\pm$ 0.8
<i>A. cylindristachya</i>	-10.0 $\pm$ 0.3	-17.3 $\pm$ 0.2
<i>N. marginatum</i>	-8.7 $\pm$ 0.6	-25.3 $\pm$ 0.7
<i>S. tinctorium</i>	-7.0 $\pm$ 0.6	-16.8 $\pm$ 1.1
<i>O. chimboracensis</i>	-10.0 $\pm$ 0.3	-23.8 $\pm$ 0.5
<i>H. erianthum</i>	-11.5 $\pm$ 0.3	-16.7 $\pm$ 0.5
<i>C. fissifolia</i>	-13.0 $\pm$ 0.6	-

## Discusión

Varios trabajos describen los patrones de variación en características ecofisiológicas en plantas a lo largo de sucesiones secundarias. Bazzaz (1979) sugiere que las características claves, por ejemplo, la tasa fotosintética, la respiración en la oscuridad y el contenido de nitrógeno disminuyen a lo largo de la sucesión desde las etapas tempranas a las tardías en árboles de un bosque deciduo templado. Reich et al. (1985) encuentra que, en un bosque tropical húmedo, la concentración de nutrientes (N y P) y la capacidad fotosintética disminuyeron sistemáticamente entre especies a lo largo de la sucesión. Sin embargo, como se menciona en la introducción, son muy pocos los trabajos que describen la relación entre características ecofisiológicas de las especies y su presencia en diferentes etapas sucesionales en ambientes de alta montaña. Para la alta montaña tropical andina, en particular, solo podemos mencionar el trabajo de Llambí et al. (2003). Estos autores encuentran claros patrones a lo largo de la sucesión secundaria en diferentes características ecofisiológicas. Ellos describen una disminución, desde las etapas tempranas hacia las más avanzadas, en el área foliar específica y la asimilación de CO<sub>2</sub> por unidad de peso. Estos autores asocian esta disminución a mayores contenidos de nitrógeno foliar en las etapas iniciales de la sucesión apoyados por los resultados de Berbesí (1990) en estudios de plantas de la misma zona.

En general y apoyando los resultados de Llambí et al. (2003), nuestros resultados muestran patrones bien definidos a lo largo de la sucesión tanto para las hierbas como para las gramíneas en lo que respecta a características fotosintéticas. Sin embargo, estas tendencias son más claras en las gramíneas. La explicación para esto puede encontrarse en el hecho de que las gramíneas, como grupo funcional, están mejor definidas que lo

que consideramos como hierbas. Es decir, dentro del grupo denominado hierbas pueden diferenciarse varias “formas de vida” tales como sufrútices, rosetas acaules, cojines, entre otros, las cuales determinarían una mayor variabilidad en los resultados. Además, podemos agregar que todas las gramíneas estudiadas pertenecen al grupo de plantas con metabolismo  $C_3$  (Márquez, 2002) lo que aumentaría, aún más, la homogeneidad dentro de dicho grupo. En cuanto a los patrones de distribución de biomasa, estos son claros para las gramíneas mientras que para las hierbas no encontramos ninguna tendencia sucesional en ninguna de las relaciones de biomasa. La misma explicación dada anteriormente puede aplicarse acá. Es decir, los patrones de distribución de biomasa entre las distintas formas de vida que comprenden las hierbas juegan un papel más determinante que las diferencias sucesionales. Más adelante retomaremos la discusión de los patrones encontrados para las características fotosintéticas y de distribución de biomasa en un gradiente sucesional de la alta montaña tropical.

En cuanto a las tasas fotosintéticas máximas, nuestros resultados muestran una amplia distribución de valores entre las diferentes especies de gramíneas y hierbas estudiadas (entre 4 y  $12 \mu\text{molcm}^{-2}\text{s}^{-1}$ ). Estos valores son comparables a los descritos por distintos autores para la alta montaña tropical andina (Azócar y Rada, 2006), así como también para plantas de la alta montaña extratropical (Korner, 1999). Es interesante resaltar que en el caso de la tasa máxima de  $\text{CO}_2$ , expresada por unidad de área foliar, ninguna de las dos formas de vida, gramíneas o hierbas, muestran una clara tendencia a lo largo de la sucesión. Mientras que si estas tasas de asimilación son expresadas por unidad de peso hay una tendencia definida a la disminución a medida que avanzamos en la sucesión. Diferentes autores han demostrado que la asimilación de  $\text{CO}_2$  expresada por unidad de peso es de mayor valor cuando se hacen correlaciones con otros parámetros

ecofisiológicos. Reich et al. (1999), en un extenso trabajo que incluye especies de diferentes formas de vida y en seis biomas de distintas altitudes y latitudes, encuentran que a pesar de las diferencias históricas climáticas y evolutivas, todos los biomas muestran altas correlaciones entre distintos parámetros de intercambio de gases: área foliar específica, conductancia estomática, contenido de nitrógeno y asimilación de CO<sub>2</sub> cuando estos se presentan en base a unidad de peso. Si comparamos las tasas fotosintéticas máximas estacionales, observamos, en primer lugar, como patrón general, que las gramíneas se ven más afectadas que las hierbas en la capacidad fotosintética cuando se entra en la estación seca. De los resultados de la tabla 3 podemos observar que estas tasas negativas de asimilación a nivel foliar en las gramíneas durante la época seca no pueden ser explicados directamente por cierres estomáticos que limitarían la entrada de CO<sub>2</sub>, disminuyendo la disponibilidad de carbono para la fotosíntesis. En términos porcentuales, las disminuciones de conductancia estomática son más pronunciadas en las hierbas (reducción promedio de 57± 14%) que las gramíneas (reducción de 39 ± 9 %). Sin embargo, las hierbas mantienen tasas fotosintéticas positivas durante la estación seca. Algunos autores han descrito la importancia de la ontogenia foliar por encima de las propias limitaciones estomáticas bajo condiciones de sequía en gramíneas. Winkel et al. (2001) sugieren que, a pesar de que se observan claras reducciones en las conductancias estomáticas a medida de *Pennisetum glaucum* es sometido a un estrés hídrico, la senescencia foliar, luego de la anthesis, de por si sola tiene una mayor importancia que las mismas limitaciones estomáticas. Esto nos sugiere que procesos internos de la hoja ligados a la fotosíntesis, se veían afectados en un mayor grado produciendo efectos más importantes que los producidos por las reducciones de la conductancia estomática. Por otra parte, Lijima et al. (2008) concluyen que en pastizales semiáridos del Asia Central, durante la estación seca, la asimilación por parte

de las gramíneas no puede sostener a la biomasa aérea, y por lo tanto gran parte de los asimilados son asignados a la biomasa subterránea. Es interesante resaltar que dos especies de hierbas (*R. acetosella* y *A. cylindristachya*) y una gramínea (*B. mexicanum*) muestran una pequeña disminución (menor 10%) de la conductancia estomática durante la estación seca. Por un lado tenemos a *R. acetosella*, única especie que muestra un aumento en la conductancia estomática durante la estación seca. Del-Val y Crawley (2004), en un estudio de tolerancia de cuatro especies de pastizales a la competencia, encuentran que *R. acetosella* es la única especie de las cuatro que no se ve afectada en su crecimiento bajo tratamientos de herbivoría y de competencia entre las especies. Esto lo adjudican al gran tamaño de sus órganos de reserva (rizomas), los cuales le permiten reasignar recursos a diferentes órganos. También encuentran que esta especie muestra el cociente más alto entre biomasa subterránea y aérea. A pesar de que en el estudio de Del-Val y Crawley el estrés hídrico no es considerado, estas características de *R. acetosella* pudieran apoyar la idea de que bajo condiciones de estrés de agua, esta puede responder a través de sus órganos de reserva y/o aumentando el volumen de suelo explorado con un sistema de raíces más amplio. Por otra parte, Houssard et al. (1992), en un estudio de los efectos del estrés hídrico sobre las relaciones hídricas y de biomasa en *R. acetosella*, también encuentran un alto cociente entre biomasa subterránea/aérea. Además ellos reportan que plantas de esta especie muestran bajas tasas transpiratorias antes de enfrentar el estrés hídrico. A medida que el estrés hídrico aumentaba la tasa transpiratoria también aumentaba y progresivamente iba disminuyendo su potencial hídrico foliar ajustando sus relaciones hídricas de acuerdo a la intensidad del estrés. Calero y Baruch (1986) estudiaron a *A. cylindristachya* a lo largo de un gradiente altitudinal y estacional en el páramo venezolano. Ellos encuentran que sus raíces contribuyeron con casi la totalidad de la biomasa vegetal a lo



largo del año, a pesar de que esta disminuyó significativamente durante la estación húmeda. Por otra parte, estos autores indican que 3550 m., corresponde a la altitud más favorable para su crecimiento dado que encuentran los individuos de mayor tamaño, altitud similar a la de este estudio. Estas dos especies de hierbas muestran potenciales hídricos poco negativos durante la época seca lo que significa que para mantener conductancias relativamente altas deben tener una fuente de agua cercana, seguramente a mayor profundidad. En el caso de la gramínea *B. mexicanum*, a diferencia de las otras dos hierbas, la relación biomasa subterránea/aérea es baja, por lo tanto podríamos pensar que esta especie no explota horizontes inferiores durante la estación seca. Por otra parte, esta especie muestra los potenciales hídricos más negativos de todas las especies lo que es una indicación de su tolerancia a condiciones de déficit hídrico extremo.

Diferentes autores han mostrado que existe una relación directa entre el contenido de nitrógeno foliar y las tasas máximas fotosintéticas (Field y Mooney, 1986; Richie et al. 1999, entre muchos otros) aún cuando se comparan plantas de ambientes contrastantes. Se sugiere que la explicación está en el hecho de que las proteínas del ciclo de Calvin y los tilacoides representan un gran porcentaje del nitrógeno foliar (Evans, 1989). Algunos autores (Field y Mooney, 1986; Bassow y Bazzaz, 1997; Vincent, 2001) afirman que esta relación es mayor cuando ambos parámetros son expresados por unidad de área foliar, mientras que otros (Reich et al. 1999) muestran que, mientras no hay una clara correlación cuando estos son expresados por unidad de área, existe una muy alta correlación cuando la asimilación de CO<sub>2</sub> es expresada por unidad de peso. Nuestros resultados concuerdan con los primeros, mostrando una mayor correlación entre el contenido de nitrógeno foliar y la asimilación de CO<sub>2</sub> cuando se expresan por unidad de área ( $r^2= 0.55$ ) en comparación a unidad de peso ( $r^2= 0.37$ ).

Volviendo al tema de la sucesión, nuestros resultados se corresponden con los obtenidos por Llambí et al. (2003), quienes encontraron tendencias ecofisiológicas claras, las especies de la sucesión temprana e intermedia tuvieron mayores asimilaciones máximas ( $A_{max}$ ), conductancia estomática ( $K_s$ ) y área foliar específica, lo que indica que las características ligadas a un rápido crecimiento, están asociadas con el dominio durante la sucesión temprana. Estos mismos autores indican que las características ligadas con resistencia a la sequía están asociadas con un dominio durante estados tardíos de la sucesión en ambientes de alta montaña tropical. Nuestros resultados no muestran esta relación entre las características hídricas de las plantas y la sucesión. Como se describe en los resultados, solo se encuentra una tendencia que corrobora los resultados de Llambí et al. (2003) en el potencial hídrico mínimo durante la época húmeda para las gramíneas. Las gramíneas de las etapas sucesionales tardías tienen la capacidad de alcanzar potenciales hídricos más negativos que las tempranas. Para la época seca encontramos una variación mayor del potencial hídrico entre las especies tardías. Además, el patrón sucesional descrito para la época húmeda se pierde posiblemente debido a que durante la época seca muchas de las hojas medidas, aunque sin síntomas visibles, podían estar en etapas de senescencia acelerada, idea que apoyamos con los resultados de tasas negativas de asimilación a nivel foliar durante este período.

En cuanto al área foliar específica, observamos una tendencia clara para las gramíneas, la cual va disminuyendo a medida que avanza la sucesión desde *P. annua* (temprana) hasta *C. effusa* (páramo no intervenido). En el caso de las hierbas, aunque estas muestran una mayor variabilidad, si tomamos el promedio para cada una de las etapas de

sucesión encontraríamos que el patrón se mantiene. La mayoría de los autores coinciden en que el AFE es una característica que está altamente relacionada a las diferentes estrategias de crecimiento en plantas. En general, altas AFE están asociadas a altos contenidos de nitrógeno, altas tasas fotosintéticas y altas eficiencias en la obtención de recursos (Lambers et al. 1998). Mientras que especies con bajas AFE se asocian a plantas conservadoras de recursos (Porter y Garnier, 1999). Por ejemplo, Garnier et al. (1997) estudiando 10 gramíneas anuales y 9 perennes describen AFE mayores en anuales. La única gramínea anual en nuestro estudio, *Poa annua*, también muestra los valores mayores de AFE apoyando los resultados de estos otros autores. Nuestros resultados muestran que la única gramínea anual estudiada arrojó las AFE mayores. El decrecimiento en el área foliar específica (AFE) de especies tempranas a tardías en la sucesión está asociado con el incremento de xeromorfismo en especies tardías (Mora-Osejo et al. 1994).

Tilman (1988) postula que las plantas enfrentan un inevitable dilema en relación a la asignación de recursos: para poder obtener una mayor proporción de un recurso las plantas deben asignar una mayor cantidad de biomasa a las estructuras involucradas en la adquisición de ese recurso a costa de asignar biomasa a estructuras involucradas en la adquisición de otro recurso. Esto puede verse en términos de la asignación de recursos a la biomasa subterránea, producción de raíces para la adquisición de nutrientes y agua; o a la biomasa aérea, principalmente para aumentar la biomasa de tallos y hojas con el fin de aprovechar el recurso luz y aumentar la capacidad fotosintética. Es decir que los distintos patrones de asignación de asimilados a los distintos compartimientos, están directamente relacionados a la capacidad competitiva de las plantas. Wilson (1988), en una exhaustiva revisión sobre asignación de recursos a compartimientos aéreos o

subterráneos, encuentra que la competencia por recursos subterráneos, determina en un mayor grado el resultado final de la comunidad de especies que la competencia por recursos en los compartimientos aéreos. Por otra parte, Tilman (1988) postula que debido a los cambios de ambientes pobres en nutrientes a ambientes pobres en disponibilidad del recurso luz a lo largo de la sucesión, las especies sucesionales tardías deben asignar una mayor cantidad de biomasa a los tallos y hojas, aumentando la capacidad competitiva por el recurso luz. Sin embargo, muchos otros autores encuentran lo contrario, especies de sucesión tardía asignan una mayor cantidad de biomasa a las raíces (Aerts et al. 1991, olff et al. 1990, Gleeson y Tilman 1990). Nuestros resultados para las gramíneas apoyan la idea de Tilman (1988). Las gramíneas de sucesión tardía muestran una mayor asignación de biomasa aérea que las de sucesión temprana. Sin embargo, en el caso de las demás hierbas no encontramos ningún patrón que pueda apoyar a Tilman (1988). Varios autores sugieren que en el caso de aquellas especies que asignan una baja cantidad de biomasa a las hojas pueden compensarlo aumentando el AFE (Pegtel 1976, Aerts et al. 1991). Estos últimos autores concluyen que la habilidad para competir por recursos aéreos o subterráneos no depende solamente de los patrones de asignación de biomasa, sino que también depende de otras características morfológicas, entre ellas el AFE. Nuestros resultados con las gramíneas apoyan esta idea dado que encontramos una relación inversa importante entre el aumento de la asignación de biomasa aérea y una disminución en el AFE a medida que la sucesión avanza, indicativo de una compensación entre los compartimientos subterráneos y aéreos. En el caso de las demás hierbas, es interesante como algunas de las características ecofisiológicas muestran claros patrones a lo largo de la sucesión (disminución en AFE,  $A_{max}$  por unidad de peso, contenido de nitrógeno foliar). Sin embargo aquellas características relacionadas a la distribución de asimilados a diferentes

compartimientos de la planta no muestran patrón alguno. Esto apoya nuevamente la idea de que otras características morfológicas distintas a los patrones de asignación de biomasa juegan un papel determinante en la habilidad competitiva de las especies en una sucesión. En este punto podemos concluir que a pesar de que en la teoría la relación entre la biomasa aérea y la subterránea debía aumentar debido a que las plantas en las etapas tardías de la sucesión se hacen más eficientes tendríamos que rechazarla dado que nuestros resultados no muestran ni una tendencia clara de aumento en las distintas eficiencias estudiadas, ni en el cociente biomasa aérea/biomasa subterránea. Esto a pesar de que Montilla et al. (1992) demuestran que las micorrizas incrementan a medida que la sucesión avanza.

Sarmiento et al. (2003) encuentran que los cambios en la estructura de la comunidad de plantas del Páramo de Gavidia, lugar de nuestro estudio, están caracterizados por cambios en la abundancia relativa de las diferentes especies más que por un reemplazo entre ellas. Este patrón, conocido como autosucesión, ha sido descrito para ambientes fríos y poco productivos. Sin existir este reemplazo, podemos ver que dada las características ecofisiológicas de las diferentes especies, a pesar de que en su mayoría estén presentes a lo largo de la sucesión, algunas dominan sobre otras durante las diferentes etapas (Sarmiento et al. 2003). Nuestros resultados apoyan, en general, las ideas correspondientes a la adquisición y asignación de recursos Grime (1979) y Tilman (1993) en relación a las características de las plantas que dominan las etapas tempranas de la sucesión. De la misma manera, también apoyan los resultados presentados por Llambí et al. (2003) para plantas de distintas formas de vida en un ambiente de páramo. Sin embargo, los patrones no son tan claros en relación a las características asociadas a la resistencia a la sequía en las etapas más avanzadas de la

sucesión. En nuestro trabajo, a excepción del AFE que si muestra el patrón esperado a lo largo de la sucesión y que apoya la idea de que las hojas presentan características más xeromólicas, los demás parámetros estudiados (potenciales hídricos mínimos, conductancias estomáticas, eficiencia en el uso del agua, entre otros) no mostraron ningún patrón a lo largo de la sucesión. Una razón que pudiera explicar por que Llambí et al. (2003) encuentran estas características en plantas de sucesión tardía pudiera estar en el hecho de que en su estudio algunas de estas correspondían a plantas leñosas con crecimiento continuo durante todo el año. En el caso de nuestro estudio, a pesar de que todas las plantas estudiadas, a excepción de la anual *P. annua*, son perennes, estas tienden a perder toda su biomasa aérea durante períodos de severo estrés hídrico (Azócar y Rada, 2006). De esta manera, estos mecanismos de evasión pueden ser más importantes y determinan que los patrones observados en los parámetros hídricos señalados anteriormente estén ausentes.

## **Bibliografía.**

- Abrahamsom, W. G. (1979). Patterns of resource allocation in wild flower populations of fields and woods. *American Journal of Botany* 66: 71-79.
- Aerts, R., Goot, R.G.A., van der Aart, P.J.M. (1991) The relation between above- and belowground biomass allocation patterns and competitive ability. *Oecologia* 87: 551-559.
- Aranguren, A. (1988). Aspectos de la dinámica del nitrógeno en parcelas con diferente tiempo de descanso en el Páramo de Gavidia. Trabajo Especial de Grado. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida-Venezuela.
- Azócar, A., Rada, F. y Goldstein, G. (1988). Freezing tolerance in *Draba chionophila*, a miniature caulescent rosette species. *Oecologia* 75: 156-160.
- Azócar, A., Rada, F. (1993). Respuestas edofisiológicas de plantas de la alta montaña andina. En: *Respuestas Ecofisiológicas de Plantas de Ecosistemas Tropicales*. A. Azócar, ed. Ediciones del CIELAT, Universidad de los Andes, pp. 82-110.
- Azócar, A. y Rada, F. (2006). *Ecofisiología de plantas de páramo*. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida-Venezuela.

- Baruch, Z. (1979). Elevational differentiation in *Espeletia schultzei* (Compositae), a giant rosette plant of the Venezuelan paramos. *Ecology*, 60 (1): 85-98.
  
- Baruch, Z., Smith AP. (1979). Morphological and physiological correlates of niche breadth in two species of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Oecologia*, 38: 71-82.
  
- Baruch, Z. (1984). Ordination and classification of vegetation from an altitudinal gradient in the Venezuelan paramos. *Vegetatio* 55: 115-126.
  
- Bassow, S.L., Bazzaz F.A. (1997) Intra- and inter-specific variation in canopy photosynthesis in a mixed deciduous forest. *Oecologia* 109: 507-515.
  
- Bazzaz, F. A. (1979). The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 351-371.
  
- Bazzaz, F. A. (1996). *Plants in changing environments. Linking physiological, population, and community ecology.* Cambridge University Press.
  
- Bazzaz, F.A. y T.A. Pickett (1980). *Physiological Ecology of Tropical Succession: A comparative Review.* *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 287-310.
  
- Berbesí, N. (1990). Estrategias de asignación de biomasa y nutrientes en plantas del Páramo Andino, en un gradiente sucesional y sus variaciones estacionales. Trabajo Especial de Grado. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida-Venezuela.



- Calero, A. G. and Baruch Z. (1986). Patterns in Altitudinal and Seasonal Biomasa Allocation in two contrasting plant life forms from a Tropical Mountain biome. *Biotropica* 18: 189-194.
  
- Carlquist, S., (1994). Anatomy of tropical alpine plants. In Rundel, P. W., Smith, A. P., and Meinzer, F. C. (eds.), *Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function*. Cambridge: Cambridge University Press, 111-128.
  
- Ceulemans, R. y B. Saugier (1991). Photosynthesis. In : Raghavendra AS (Ed.) : *Physiology of Trees*, John Wiley and Sons, pp. 21-50.
  
- Chapin , III F.S. (1980). The mineral nutrition of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:233-260.
  
- Contreras, N. y E. Terán (1981). Clasificación de tierras con propósitos múltiples en el área de la Quebrada de Gavidia, Parque Nacional Sierra Nevada, Estado Mérida y Barinas. Trabajo Especial de Grado. Escuela de Geografía. Universidad de Los Andes. Mérida-Venezuela.
  
- Davies, S.T. (1998) Photosynthesis of nine pioneer *Macaranga* species from Borneo in relation to life history. *Ecology* 79: 2292-2308.
  
- del-Val E. y Crawley M.J. (2004) Interspecific competition and tolerance to defoliation in four grassland species. *Canadian journal of Botany* 82: 871-877.

- Dury, W.H. y I.C. Nisbet (1973). Succession. *J. Arnold Arbor* 54: 331-368.
  
- Evans, J.R. (1989). Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> planta. *Oecologia* 78: 9-19.
  
- Ewel, J.J. (1986). Designing agricultural ecosystems for the humid tropics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17:245-271.
  
- Ferweda W. (1987). The influence of potato cultivation on the natural bunchgrass páramo in the Colombian Cordillera Oriental. Amsterdam: Hugo de Vries Laboratory. Internal report No. 220. University of Amsterdam. 103 pp.
  
- Field, C. y Mooney, H.A. (1986). The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In Givinish, T.J. (ed.): *On the Economy of Plant form and function*. Pp 25-55. Cambridge University Press, London-New York-New Rochelle- Melbourne-sydney 1986.
  
- Finegan, B. (1984). Forest succession. *Nature*, 312(8): 109-114.
  
- García- Nuñez, C., Rada, F., Boero, C., González, J., Gallardo, M., Azócar, A., Liberman-Cruz, M., Hilal, M., y Prado, F. (2004). Leaf gas exchange and water relations in *Polylepis tarapacana* at extreme altitudes in the Bolivian Andes *Photosynthetica*, 42:133-138.
  
- Garnier E., Cordonnier P, Guillerm J.L., Sonié L. (1997) Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia* 111: 490-498.

- Gleason, H. A. (1926). The individualistic concept of plant association. Bull. Torrey Bot. Club 53: 7-26.
- Gleason S.K., Tilman D. (1990) Allocation and the transient dynamics of succession on poor soils. Ecology 71: 1144-1155.
- Gorham, E, Vitousek, P.M. y W.A. Reiners (1979). The regulation of chemical budget over the course of terrestrial ecosystem succession. Annual Review of Ecology and Systematics, 10: 53-84.
- Goldstein, G. y Meinzer, F. (1983). Influence of insulating dead leaves and low temperatures on water balance in an andean giant rosette plant. Plant, Cell and Environment.
- Goldstein G., Meinzer F. C. and Monasterio M. (1984). The role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species. Plant Cell and Environment 7: 179-186.
- Goldstein G.; F. Rada y A. Azócar (1985). Cold hardiness and supercooling along an latitudinal gradient in andean rosette species. Oecologia 68: 147-152.
- Goldstein, G.; F. Rada; M. O. Canales y O. Zabala (1989). Leaf gas exchange of two giant caulescent rosette species. Oecología Plantarum 10 (4): 359-370.
- Grime, J.P. (1974). Vegetation classification by referente to strategies Nature 250:26-31.

- Grime, J.P. (1979). Plant strategies and vegetation processes. Wiley and Sons, New York.
- Hedberg, O. (1964). Features of Afroalpine planta ecology. Acta Phytogeographic Suecica, 49: 1-144.
- Hedberg, I. y Hedberg O. (1979). Tropical-alpine life-fores of vascular plants. Oikos 33: 297-307.
- Hervé, D. (1994a). Desarrollo sostenible en los Andes Altos: los sistemas de cultivo con descanso largo pastoreado. En Hervé, D., Genin, D. Y G. Rivieri (Eds.): Dinámicas del descanso de la tierra en los Andes. IBTA-ORSTOM. La Paz. pgs 15-36.
- Hervé, D. (1994b). Respuesta de los componentes de la fertilidad del suelo a la duración del descanso. En Hervé, D., Genin, D. Y G. Rivieri (Eds.): Dinámicas del descanso de la tierra en los Andes. IBTA-ORSTOM. La Paz. pgs 155-169.
- Houssard C, Escarre J, Vartanian N. (1992). Water stress effects on successional populations of the dioecious herb, *Rumex acetosella* L. New Phytologist 120: 551-559.
- Ilijima Y, Kawaragi T, Ito T, Akshalov K, Tsunekawa A, Shinoda M. (2008) Response of plant growth to surface water balance during a summer dry period in the Kazakhstan steppe. Hydrological Processes 22: 2974-2981.

- Jaimes V. y Sarmiento L. (2002). Regeneración de la vegetación de páramo después de un disturbio agrícola en la Cordillera Oriental de Colombia. *Ecotropicos* 15: 61-74.
  
- Körner Ch. (1999). *Alpine Plant Life, Functional Plant ecology of high Mountain Ecosystems*. Springer Verlag. 338 pgs.
  
- Körner Ch., Diemer (1987). In situ photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. *Functional Ecology* 1: 179-194.
  
- Lambers H., Chapin III FS, Pons TL. (1998). Photosynthesis, respiration and long-distance transport. In *Plant Physiological Ecology*. New York: Springer Verlag, 100-89.
  
- Lauer, W. (1979). La posición de los páramos en la estructura del paisaje de los Andes Tropicales. En: M.L. Salgado- Labouriaud (Eds.): *El medio ambiente páramo*. Actas del Seminario de Mérida, Venezuela, Pp 29-45.
  
- Luteyn, J.L. (1992). Páramos: why study them? In: Balslev H, Luteyn J.L. (Eds.) *Páramos: an Andean ecosystem under human influence*. Academic Press, Pp 1-14.
  
- Luteyn, J. L. (1999). Páramos: A Checklist of plant diversity, Geographic Distribution and Botanical Literatura. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 84:1-278.

- Llambí, L.D. (1997). Recuperación de la fertilidad en una sucesión en el Páramo: biomasa microbiana y ciclaje de nitrógeno. Trabajo Especial de Grado. Universidad Simón Bolívar, Caracas-Venezuela.
  
- Llambí, LD., Fontaine, M., Rada, F., Saugier, B. y Sarmiento L. (2003). Ecophysiology of dominant plant species during old-field succession in High Tropical Andean Ecosystem. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, Vol 35, N° 4, Pp 447-453.
  
- Margalef, R. (1963). On certain unifying principles in ecology. *The American Naturalist* 47 (897): 357- 373.
  
- Márquez, E. (2002). Distribución altitudinal de gramíneas del Páramo como respuesta a las rutas metabólicas y los mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas. Tesis de Maestría. Postgrado de Ecología Tropical, Universidad de Los Andes. Mérida- Venezuela.
  
- Márquez, E., Mario Fariñas, Benito Briceño y Fermín Rada (2004). Distribution of grasses along an altitudinal gradient in a Venezuela paramo. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 649-660.
  
- Meinzer F. C., Goldstein G. and Rundel P. W. (1994). Comparative water relations of tropical alpine plants. In: Rundel P. W., Smith A. P. and Meinzer F. C. (eds), *Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function*. Cambridge University Press, Cambridge, Pp. 61-76.
  
- McCook, J. J. (1994). Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio*, 110: 115-147.

- Medina, E. (1986). Forest, savannas and montane tropical environments. In: Baker NR and Long SP (eds): Photoynthesis in contrasting environments. Elsevier Science Publisher, pp. 140-161.
  
- Meinzer, F. y Goldstein, G. (1985). Some consequences of leaf pubescence in the Andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. Ecology 66(2): 512-520.
  
- Monasterio, M. (1980). Las formaciones vegetales de los Páramos de Venezuela. En Monasterio, M. (Ed.): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida-Venezuela.
  
- Monasterio, M. (1986). Adaptative Strategies of Espeletia in the Andean Desert Paramo, 19-80. En: Vuilleumier, F. y Monasterio, M. (Eds.). High Altitude Tropical Biogeography. Oxford University Press, pp. 3-7.
  
- Montilla, M., Herrera, R. A. y M. Monasterio (1992). Micorrizas vesículo-arbusculares en parcelas que se encuentran en sucesión- regeneración en los Andes Tropicales. Suelo y planta 2: 59-70.
  
- Montilla, M., Monasterio, M., y Sarmiento L. (2002) Dinámica sucesional de la fitomasa y los nutrientes en parcelas en sucesión-regeneración en un agroecosistema de páramo. Ecotrópicos 15:73-82.
  
- Morales, J. (2000). Macroinvertebrados edáficos en una sucesión secundaria y su relación con las propiedades del suelo y la vegetación en el Páramo de Gavidia, Mérida, Venezuela. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes.

- Morales, S. (1995). Actividad micorrízica y diversidad de Glomales en parcelas de diferentes estadios sucesionales en el Páramo de Gavidia, Venezuela. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, 96 pp.
  
- Mora-Osejo, L.E., Arenas, H., and Becerra, N., Coba, B. (1994). La regulación de la transpiración en plantas del páramo por factores endógenos y ambientales. In Mora-Osejo, L. E. and Sturm, H. (eds.), Estudios ecológicos del Páramo y el Bosque Alto-Andino Cordillera Oriental de Colombia. Bogota: ACCEF. Colección J. A. Lleras, N° 6: 563-581.
  
- Moreno C. and Mora-Osejo L.E. (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. In: Mora-Osejo L. E. and Sturm (eds); Estudios Ecológicos del Páramo y el Bosque Altoandino Cordillera Oriental de Colombia. ACCEF, No 6. Colección J.A. Lleras, Bogotá, Pp. 563-581.
  
- Muller, L. (1961). Un aparato de microkjeldahl simple para análisis rutinarios rápidos de materiales vegetales. Turrialba 11(1): 17-25.
  
- Noble, J.R. y R. O. Slatyer (1980). The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. Vegetatio 43:5-21.
  
- Odum, E. (1960). Organic production and turnover in old field succession. Ecology 41: 34-49.



- Odum, E.P. (1969) the strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.
- Odum, E. (1971). *Ecología*. Tercera Edición. Nueva Editorial Interamericana.
- Olf H., van Andel J., Bakker J.P. (1990) Biomass and shoot/root allocation of five species from a grassland succession series at different combinations of light and nutrient supply. *Functional Ecology* 4: 193-200.
- Pegtel B.M. (1976) On the ecology of two varieties of *Sonchus arvensis* L. Tesis de Doctorado, Universidad de Groningen.
- Pfitsch, W. (1994). Morphological and physiological radiation in paramo *Draba*. En PW Rundel, FC Meinzer, Smith AP (eds): *Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function*. 151-165. Cambridge University Press.
- Poorter H., Garnier E. (1999). Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. En *Handbook of functional plant ecology*. Pugnaire F.I., Valladares F. (eds). Marcel Dekker, New York. Pp. 81-120.
- Rada, F. (1983). Mecanismos de resistencia a temperaturas congelantes en *Espeletia spicata* y *Polylepis sericeae*. Tesis de Postgrado en Ecología Tropical, Universidad de Los Andes. Mérida- Venezuela.
- Rada, F.; Goldstein, G.; Azócar, A.; Meinzer, F. (1985). Freezing avoidance

in Andean giant rosette plants. *Plant, Cell and Environment* 8, 501-507.

- Rada, F.; Goldstein, G.; Azócar, A.; Meinzer, F. (1985b). Daily and seasonal osmotic changes in a tropical treeline species. *Journal of Experimental Botany* 36: 989-1000.
- Rada, F., G. Goldstein, A. Azócar y F. Torres (1987). Supercooling along an latitudinal gradient in *Espeletia schultzii*, a caulescent giant rosette species. *Journal of Experimental Botany*, Vol 38, No. 188, pp 491-497.
- Rada F. (1993). Respuesta estomática y asimilación de CO<sub>2</sub> en plantas de diferentes formas de vida a lo largo de un gradiente altitudinal en la alta montaña tropical Venezolana. PhD Dissertation, Universidad de Los Andes, Mérida.
- Rada, F., Azócar, A., Briceño, B., González, J. & García-Nuñez, C. (1996) Carbon and water balance in *Polylepis sericea*, a tropical treeline species. *Trees* 10: 218-222.
- Reich P.B., Ellsworth D.S., Uhl C. (1995) Leaf carbon and nutrient assimilation and conservation in species of differing successional status in an oligotrophic Amazonian forest. *Functional Ecology* 9: 65-76.
- Reich PB, Walters MB y.. Ellsworth D. (1997). From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proc Nat Ac Sci USA* 94: 13730-13734.

- Reich P.B., Ellsworth D.S., Walters M.B., Vose J.M., Gresham J.C., Volin J.C., Bowman W.D. (1999) Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80: 1955-1969.
- Rundel PW. (1994). Tropical alpine climates. En: PW Rundel, AP Smith, FC Meinzer (eds): *Tropical alpine environments*, pp. 21-44. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sarmiento, G. (1986a). Ecologically crucial features of climate in high tropical mountains. En : F. Vuilleumer, M. Monasterio (eds). *High Altitude Tropical Biogeography*. Pp 11-45. Oxford University Press. New York.
- Sarmiento, G. (1986b). Los principales gradientes ecoclimáticos en los Andes Tropicales. En: *Ecología de Tierras Altas*. Pp 47-64. Anales del IV Congreso Latinoamericano de Botánica. Medellín, Colombia.
- Sarmiento, L. y Monasterio, M. (1993). Elementos para la interpretación ecológica de un sistema agrícola campesino de los páramos venezolanos. En : Rabey, M. (Ed.) : *El uso tradicional de los Recursos Naturales en Montañas : Tradición y Transformación UNESCO-ORCYT*. Montevideo- Uruguay.
- 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.

- Sarmiento, L., Llambí, L.D., Escalona, A. y N. Márquez. (2002). Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession of the high tropical Andes. *Plant Ecology*.
- Sarmiento, L., Escalona, A., Smith, J. (2003). Flora fotográfica del Páramo de Gavidia. Proyecto Tropandes. CD-ROM.
- Schippers, P. y H. Olf (2000). Biomass partitioning, architecture and plasticity of eight herbaceous species in relation to their position in an old field succession. En Schippers, P (Ed.): *Dynamics of plant communities in field boundaries, restoration of biodiversity*.
- Schulze E.D. (1982) Plant life forms and their carbon water and nutrient relations. *Encyclopedia of Plant Physiology* 12B: 616-676.
- Smith, A. y T. Young (1987). Tropical alpine plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 137-158.
- Smith, A.P. (1994). Introduction to tropic alpine vegetation. En Rundel, P.W., A.P. Smith, y F.C. Meinzer (eds.), *Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function*: 1-19 Cambridge U. Press. Cambridge.
- Squeo, F., F. Rada; A. Azócar y G. Goldstein (1991). Freezing tolerance and avoidance in high tropical andean plants: Is it equally represented in species with different plant height? *Oecologia* 86: 378-382.
- Tilman, D. (1982). *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton N.J.

- Tilman, D. (1985). The resource ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalist* 125: 827-852.
- Tilman D. (1988) Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Tilman D. (1993) Community diversity and succession: the roles of competition, dispersal and habitat modification. En Schulze E.D., Mooney H.A. (eds) *Biodiversity and Ecosystem Function*. Berlin, Springer-Verlag. Pp. 327-344.
- Tyree, M.T. y H.T. Hammel (1972). The measurement of the turgor pressure and the relations of plants by the pressure-bomb technique. *J. Exp. Bot.* 23:267-282.
- Vareschi, V. (1970). *Flora de los Páramos*. Universidad de Los Andes, Mérida- Venezuela.
- Vargas, O. (2000). *Sucesión-regeneración del páramo después de quemas*. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. Santa Fe de Bogotá, Colombia.
- Vincent G. (2001). Leaf photosynthetic capacity and nitrogen content adjustment to canopy openness in tropical forest tree seedlings. *Journal of Tropical Ecology* 17: 495-509.
- Wilson J.B. (1988) Shoot competition and root competition. *Journal of Applied Ecology* 25: 279-296.

- Winkel T, Payne W, Renno J.F. (2001) Ontogeny modifies the effects of water stress on stomatal control, leaf area duration and biomass partitioning of *Pennisetum glaucum*. *New Phytologist* 149: 71-82.