

# LA RESTAURACIÓN ECOLÓGICA EN VENEZUELA FUNDAMENTOS Y EXPERIENCIAS



**FRANCISCO HERRERA**  
**ILEANA HERRERA**  
Editores

**Consejo Directivo**

Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas

**Director**

Ángel L. Viloría

**Subdirector**

Rubén Machado

**Representante del Ministerio del Poder Popular para  
Ciencia, Tecnología e Industrias Intermedias**

Máximo García Sucre

**Representante del Ministerio del Poder Popular para  
la Educación Superior**

Prudencio Chacón

**Representantes Laborales**

Jesús Acosta

María Celia Sulbarán (suplente)

Evencia Bernal (suplente)

**Gerencia General**

Lira Parra

**Comisión Editorial****Coordinador**

Ángel L. Viloría

Horacio Biord, Erika Wagner,

Eloy Sira, Rafael Gassón,

Jesús Eloy Conde, Héctor Suárez,

Lucía Antillano, María Teresa Curcio,

Pamela Navarro

Ediciones IVIC

Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas

RIF G-20004206-0

**La restauración ecológica en Venezuela:  
fundamentos y experiencias**

*Francisco Herrera e Ileana Herrera*

Editores

Coordinación Editorial: Pamela Navarro

Diseño y arte final: Pascual Estrada

Fotografía de portada: Carla Ivette Aranguren

Impresión: Grupo Intenso

Depósito legal: lf660211574736

ISBN: 978-980-261-125-6

Altos de Pipe - Venezuela

2011

**Cita recomendada:**

Para la obra completa:

Herrera F & I Herrera (Eds.). 2011. *La restauración ecológica en Venezuela: fundamentos y experiencias*. Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. 244 pp.

Para un artículo:

Sarmiento L & LD Llambí. 2008. Regeneración del ecosistema páramo después de un disturbio agrícola: síntesis de dos décadas de investigaciones en sistemas con descansos largos de la cordillera de Mérida. En: *La restauración ecológica en Venezuela: fundamentos y experiencias*. Herrera F & I Herrera, Eds. Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, Venezuela. pp. 123-145.

# Índice

<b>Prefacio</b>	6
<b>Introducción</b>	9
<b>La restauración ecológica hoy, una demanda del futuro</b> Francisco F. Herrera	
<b>Sección I</b>	
<b>LA SUCESIÓN ECOLÓGICA COMO BASE PARA LA RESTAURACIÓN DE ECOSISTEMAS EN VENEZUELA</b>	
<b>Degradación de laderas durante el ciclo triguero en Los Andes venezolanos y factores que limitan su restauración</b>	17
Lina Sarmiento y Julia K. Smith	
<b>Regeneración natural inducida y plantaciones forestales con especies nativas: potencial y limitaciones para la recuperación de bosques tropicales degradados en los llanos occidentales de Venezuela</b>	35
Mauricio Jerez, Ana Quevedo, Ana Yajaira Moret, Miguel Plonczak, Vicente Garay, Lawrence Vincent, José David Silva, Luis E. Rodríguez Poveda	
<b>Efecto de la perturbación producida por el establecimiento de conucos tradicionales Piaroa sobre las micorrizas arbusculares en la Reserva Forestal Sipapo, Edo. Amazonas</b>	61
Alicia Cáceres, Carolina Kalinhoff, Leonardo Lugo y Alberto Villarreal	
<b>Sucesión secundaria después de actividades agrícolas en el bosque semi-decíduo, península de Paria, Venezuela: aplicación para un programa de restauración</b>	73
Argelia Silva Ríos	
<b>Significado ecológico de las sabanas y zonas de transición sabana-bosque en el mosaico de vegetación de la Gran Sabana. Recomendaciones para el manejo y la recuperación de áreas degradadas por el fuego</b>	97
Bibiana Bilbao, Alejandra Leal, Carlos Méndez, Anaís Osío y Zamira Hasmy	
<b>Regeneración del páramo después de un disturbio agrícola: síntesis de dos décadas de investigaciones en sistemas con descansos largos de la cordillera de Mérida</b>	123
Lina Sarmiento y Luis Daniel Llambí	
<b>Sección II</b>	
<b>LA RESTAURACIÓN EN PRÁCTICA: ALGUNAS EXPERIENCIAS EN VENEZUELA</b>	
<b>Gestión sostenible del bosque inundable mediante la participación comunitaria en Mapire, Anzoátegui, Venezuela</b>	149
Rafael Rodríguez-Altamiranda, Saúl Flores y Rafael Herrera	
<b>Calidad del suelo en zonas rehabilitadas de una mina de bauxita</b>	165
Ismael Hernández-Valencia, Magaly Pérez y Mario Lisena	
<b>Rehabilitación de la vegetación en una mina de bauxita en Venezuela</b>	177
Elizabeth Gordon, Fernando Alessi, Arhen Estraday Mario Lisena R.	
<b>Ensayos preliminares para la restauración de áreas degradadas por la actividad de extracción de arena en la península de Macanao, Isla de Margarita</b>	199
Laurie Fajardo, Jon Paul Rodríguez, Valois González y José Manuel Briceño	
<b>La restauración ecológica de los bosques ribereños del bajo Caroní</b>	215
Valois González, Elio Briceño y Boanerges Ramos	
<b>Bionotas</b>	239

# Regeneración del páramo después de un disturbio agrícola: síntesis de dos décadas de investigaciones en sistemas con descansos largos de la cordillera de Mérida

Lina Sarmiento\* y Luis Daniel Llambí

*Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas.*

*Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Mérida 5101, Venezuela.*

\*lsarmien@ula.ve

## Resumen

El análisis de los patrones y mecanismos sucesionales constituye uno de los aportes más importante de la ecología al diseño de prácticas de restauración asistida. En este capítulo presentamos una síntesis de dos décadas de estudios sobre la sucesión secundaria en el páramo de Gavidia (Cordillera de Mérida, Venezuela), donde se práctica una agricultura que alterna una fase de cultivo de dos a tres años con otra de sucesión que puede prolongarse entre cuatro y más de 10 años. Las investigaciones se basaron en el análisis comparativo de áreas con vegetación de páramo y parcelas en diferentes etapas serales, y en el análisis experimental del impacto de pastoreo. Se observaron patrones sucesionales claros en la estructura de la vegetación: al inicio dominan hierbas introducidas, y en las etapas avanzadas dominan rosetas caulescentes y arbustos esclerófilos. A nivel fisonómico el ecosistema tiende a recuperarse durante la primera década, aun cuando la riqueza de especies y la biomasa permanecen por debajo de los niveles del páramo. El análisis de las estrategias adaptativas de las especies dominantes sugiere que en las etapas tempranas dominan aquellas de crecimiento rápido y baja resistencia al estrés, mientras que posteriormente dominan especies de crecimiento lento y con una mayor capacidad de acumulación de carbono y nutrientes. La materia orgánica total y la biomasa microbiana del suelo no aumentan durante los primeros años de la sucesión y se mantienen por debajo de los valores del páramo. Sin embargo, el análisis del  $\delta^{15}\text{N}$  de la materia orgánica del suelo sugiere un cambio sucesional desde ciclos de nutrientes abiertos a ciclos más cerrados, el cual pudiera relacionarse con el aumento en fitomasa y retención de nutrientes en la vegetación, la mayor colonización micorrícica de las especies tardías y la menor tasa de nitrificación. En cuanto al efecto del pastoreo durante la sucesión se observó que cargas animales medias afectan poco la composición de la comunidad vegetal pero sí a propiedades ecosistémicas como la biomasa total y la cobertura. Finalmente, se evalúa este sistema agrícola como alternativa productiva y conservacionista y se discuten las implicaciones de estas dos décadas de investigación para el diseño de estrategias de conservación y restauración.

## Palabras clave

Agricultura con descansos, biota edáfica, conservación, diversidad, estrategias adaptativas, heterogeneidad, nutrientes, pastoreo, sucesión secundaria.

## INTRODUCCIÓN

### **Los páramos como áreas prioritarias de conservación y restauración**

El ecosistema páramo cubre los pisos por arriba de 3.000 m de los Andes tropicales húmedos, desde el norte del Perú hasta Venezuela. Se caracteriza por su alta diversidad y numerosos endemismos, resultado de las adaptaciones de sus especies a las condiciones únicas del trópico frío, donde uno de los principales condicionantes es la ocurrencia de temperaturas nocturnas bajas durante todo el año. Este ecosistema puede ser considerado como área prioritaria de conservación, no sólo por su alta diversidad sino también por su originalidad y por los servicios ecosistémicos que provee, principalmente como fuente de agua (Monasterio *et al.* 2003). Esta prioridad adquiere su verdadera perspectiva si se considera que el páramo ocupa en Venezuela una superficie relativamente pequeña de 2.661 km<sup>2</sup>, restringida a un conjunto de islas montañas (Monasterio & Molinillo 2003). Así, la pérdida de cada una de estas áreas puede representar la desaparición de ensamblajes comunitarios y especies únicas.

Un 79% de la superficie del páramo en Venezuela se encuentra dentro de áreas protegidas pero aun así se presentan avances de la frontera agrícola (Monasterio & Molinillo 2003). Por otra parte, el diseño de una estrategia de conservación implica no solamente la protección de áreas representativas y la reducción de los impactos antrópicos, sino también el diseño de estrategias de restauración de las áreas que ya han sido impactadas. El conocimiento del ecosistema y de los mecanismos sucesionales es clave como base para el diseño de planes de restauración natural y asistida.

### **Impactos antrópicos y amenazas sobre el páramo**

El páramo tuvo su origen durante la última fase de levantamiento de los Andes hace más de 2 millones de años (van der Hammen & Cleff 1986). En Venezuela, fue utilizado de forma marginal por los pobladores prehispánicos por lo que los impactos antrópicos importantes se inician con la llegada de los conquistadores españoles poco después de iniciarse el periodo colonial (Wagner 1978). Entre estos impactos podemos mencionar: a) el

pastoreo extensivo por el ganado vacuno, equino y ovino introducido, que tiende a concentrarse en las zonas de humedales altoandinos; b) las actividades agrícolas que se restringen al piso inferior del páramo, entre 3.000 y 3.800 m, donde existe un periodo del año libre de heladas; c) las actividades de extracción, principalmente cacería, recolección de plantas medicinales, leña y producción de carbón; d) la quema, ya sea accidental o provocada y d) más recientemente la aforestación con especies exóticas, principalmente pinos y eucaliptos.

El desarrollo de las actividades agrícolas en el páramo venezolano puede dividirse en dos periodos principales: el del trigo y el de la papa (Monasterio 1980a; Velásquez 2004). El primero tuvo su apogeo durante los siglos XVII y XVIII, cuando se cultivaron con este cereal páramos situados en los bolsones secos intermontanos, causándose un gran impacto sobre la vegetación y el suelo (Monasterio 1980a; Sarmiento & Smith en este mismo volumen). Posteriormente, a mediados del siglo XX se inicia el actual periodo papero, basado inicialmente en sistemas con descansos largos. En estos agroecosistemas, el descanso cumplía varias funciones como el restablecimiento de la fertilidad del suelo, el control de plagas y enfermedades, la producción de leña y de forrajes para los animales. Sin embargo, en la actualidad la agricultura con descansos largos ha perdido importancia frente a los sistemas intensivos de producción, donde las funciones del descanso son reemplazadas por el uso de agroquímicos y por grandes aportes de enmiendas orgánicas. Este sistema intensivo tiende a expandirse sobre el páramo, y ha escapado en muchos casos a las regulaciones impuestas por la figura de parque nacional.

Otra de las amenazas que persiste es la ganadería extensiva, que sin ser una actividad económica importante representa un complemento de la agricultura. A diferencia de Colombia o Ecuador, en Venezuela la quema no es una actividad común en el manejo de los forrajes. Sin embargo, debido a la baja capacidad de carga de este ecosistema, es importante evaluar los efectos negativos que el pastoreo pueda estar acarreado. A estas amenazas asociadas a la actividad agropecuaria se suma el efecto del cambio climático global, el cual amenaza con desplazar hacia arriba los límites altitudinales del páramo, lo cual traería como consecuencia una reducción rápida de la superficie que ocupa este ecosistema.

## **La agricultura con descansos largos y el estudio de la sucesión ecológica**

Las áreas manejadas con descansos largos constituyen laboratorios ecológicos y experimentos a gran escala para investigaciones de dinámica sucesional. El paisaje en mosaico que resulta de este tipo de manejo agrícola, donde coexisten espacialmente parcelas en diferentes etapas del proceso de sucesión, junto con áreas “clímax” y otras con cultivos, permite estudiar los mecanismos de la sucesión secundaria, incluyendo las interacciones entre procesos a nivel de la vegetación y del suelo. Si bien la sucesión ecológica es un tema clásico en ecología, y existe una prolífica literatura al respecto (ver McCook 1994; McIntosh 1995), la mayor parte de los estudios se han realizado en bosques templados y tropicales de baja altitud. En estos ecosistemas boscosos, las estrategias de las especies están muy ligadas a las condiciones cambiantes del ambiente lumínico (Finegan 1984; Bazzaz 1996). Sin embargo, se conoce poco sobre los mecanismos que motorizan el proceso sucesional en ambientes abiertos como el páramo, donde la competencia por luz juega un rol menos importante mientras que otros aspectos como los compromisos adaptativos entre la resistencia al estrés (hídrico, nutricional y térmico) y las tasas de crecimiento pudieran ser de mayor relevancia (Llambí *et al.* 2003).

Debido a que el manejo con descansos largos está siendo reemplazado por sistemas de producción más intensivos, estos agroecosistemas pueden ser considerados como laboratorios ecológicos en “vías de extinción”. Así, resulta prioritario conocer los patrones y mecanismos de recuperación no asistida del ecosistema, conocimiento que puede ser de gran utilidad en planes de restauración de áreas degradadas. Existe la idea generalizada de que la vegetación de alta montaña, y en particular el páramo, es frágil y de lenta recuperación (p.e. Janzen 1973; Luteyn 1992). Un análisis detallado de la capacidad y estrategias de regeneración del páramo sería de utilidad para evaluar la resiliencia y resistencia del ecosistema y el nivel de reversibilidad de los impactos humanos.

El presente capítulo tiene como objetivo sintetizar e integrar los resultados de más de dos décadas de investigaciones ecológicas en el Páramo de Gavidia, en la Cordillera de Mérida (Venezuela), donde la existencia de un sistema agrícola con descansos largos ha permitido el análisis detallado de la sucesión secundaria y del impacto de la ganadería sobre el páramo.

Se han realizado algunos estudios sobre los cambios sucesionales en la vegetación y los suelos en agroecosistemas con descanso en el páramo Colombiano (Ferweda 1987; Moreno & Mora-Osejo 1994; Jaimes 2000; Jaimes & Sarmiento 2002) y en la puna Boliviana (p.e. Hervé 1994; Pestalozzi 2000; Ortuño *et al.* 2006). Sin embargo, desde el punto de vista del volumen de conocimiento acumulado y la diversidad y complementariedad de enfoques utilizados, el Páramo de Gavidia constituye un caso de estudio único en la alta montaña tropical, ameritando una discusión y síntesis de las investigaciones realizadas.

Este capítulo está estructurado de la siguiente manera. En primer lugar, se describen las características y limitantes ambientales, el sistema de manejo y la historia de uso de la tierra del Páramo de Gavidia. En las siguientes tres secciones sintetizamos los resultados de estudios relacionados con los cambios sucesionales en la estructura de la vegetación, los patrones de asignación de biomasa y estrategias adaptativas de las especies dominantes y las relaciones espaciales locales e interacciones entre las dos especies dominantes en las etapas tempranas y tardías. En las secciones siguientes se sintetizan los estudios sobre las características bióticas y abióticas de los suelos en el páramo no cultivado y en parcelas en sucesión, discutiendo su relación con los mecanismos de ciclado de nutrientes y de restauración de la fertilidad. En las últimas tres secciones se realiza un análisis integrado de los resultados presentados, utilizando un enfoque mecanístico para relacionar los patrones y procesos de cambio sucesional; se discute la viabilidad de los agroecosistemas con descansos largos desde el punto de vista económico y de conservación; y finalmente, se presentan algunas recomendaciones para el diseño de prácticas de conservación y restauración del páramo.

## **EL PÁRAMO DE GAVIDIA COMO LABORATORIO ECOLÓGICO**

El Páramo de Gavidia está ubicado dentro del Parque Nacional Sierra Nevada, en la Cordillera de Mérida (8°40' N y 70°55' O). El área está formada por un conjunto de va-

lles de origen glacial situados entre 3.200 m y más de 4.000 m, donde la agricultura se practica hasta aproximadamente los 3.800 m, tanto en fondos de valle, pequeñas terrazas y

conos de deyección como sobre las abruptas pendientes de las laderas. Los suelos son inceptisoles (*Ustic Humitropept*) de textura franco-arenosa, pedregosos y con buen drenaje. Presentan altos contenidos de materia orgánica en el horizonte A, con contenidos de carbono que pueden superar el 10%. A pesar de la gran cantidad de materia orgánica, la disponibilidad de nutrientes es baja debido a que las bajas temperaturas limitan el proceso de descomposición, obteniéndose bajas tasas de mineralización de nitrógeno. El pH es ácido (4,3 a 5,5) y los suelos presentan altos niveles de saturación de aluminio en el complejo de intercambio catiónico. Así, se pueden considerar suelos pobres en nutrientes (Llambí & Sarmiento 1998; Abadín *et al.* 2002).

La temperatura media anual varía entre los 10 °C a 3.200 m y los 6 °C a los 3.800 m y muestra una variación de unos 2 °C entre el mes más frío (enero) y el más cálido (mayo). Sin embargo, el rango diario de variación puede llegar a los 20 °C en la época seca. Durante esta época las heladas son más frecuentes, con temperaturas mínimas cercanas a los -2 °C en el piso agrícola.

La precipitación media anual es de 1.300 mm, lo que hace de Gavidia un páramo de humedad intermedia para Venezuela. El patrón de precipitación es unimodal, con una estación seca entre diciembre y marzo y precipitaciones máximas entre junio y agosto. Durante la estación seca se produce el 7% de la precipitación total y la humedad del suelo en los primeros 20 cm se encuentra frecuentemente por debajo del punto de marchitez permanente (Sarmiento 2000). Los niveles de radiación solar son altos y la misma se caracteriza, como en otras zonas de alta montaña, por su alta fracción de ultravioleta. Los máximos de radiación durante la época seca se ubican en 28 MJ·m<sup>-2</sup>·día<sup>-1</sup>, con máximos instantáneos de 1.200 w·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, valores similares a los reportados en otras zonas de la alta montaña tropical en Venezuela y Ecuador. Así, los limitantes ambientales o presiones adaptativas más importantes para las plantas son la sequía estacional, la baja disponibilidad de nutrientes, la presencia de temperaturas congelantes y los altos niveles de radiación.

La población humana comienza a establecerse en este páramo desde principios del siglo XX y cuenta en la actualidad con unos 400 habitantes. La agricultura pasó por una fase triguera restringida a las partes más bajas del valle, seguida por un sistema papero con descansos largos, que se estableció a partir de los años cincuenta. Este sistema todavía conserva, sobre todo en las laderas y zonas más altas, descansos entre cinco y más de diez años, aunque está sufriendo transformaciones hacia un sistema intensivo (Smith *et al.* 2008).

El rubro más importante es la papa, que se cultiva durante uno a tres años consecutivos. Ocasionalmente, al cultivo de papa puede seguir la siembra de un cereal durante un año de cultivo adicional. Durante ciclos sucesivos de cultivo la producción de papa va de un promedio de 18 t·ha<sup>-1</sup> durante el 1<sup>er</sup> año a menos de 2 t·ha<sup>-1</sup> luego de 3 años consecutivos de uso (Sarmiento 1995). Durante el descanso se produce una recuperación parcial de la vegetación del páramo y de la fertilidad del suelo. Las parcelas en sucesión son utilizadas además para el pastoreo extensivo de ganado vacuno y equino. Luego del descanso, las parcelas pueden entrar en un nuevo ciclo de cultivo, incorporándose al suelo la fitomasa acumulada durante la sucesión. La expansión de la frontera agrícola puede implicar también la incorporación de áreas de páramo natural al cultivo.

En 1991, se inició un seguimiento detallado de las parcelas agrícolas del Valle de las Piñuelas, uno de los tres valles que conforman el Páramo del Gavidia (Smith 1995). Este estudio comenzó con el mapeo de todas las parcelas y la creación de una base de datos, indicando el estatus de cada una (cultivada o en descanso). Esta información fue actualizada anualmente hasta el presente, lo que a la fecha constituye más de 15 años de seguimiento del manejo de un conjunto de aproximadamente 1.200 parcelas, de las cuales se conoce la duración del descanso además de sus características (altura, pendiente, exposición y distancia al fondo del valle), lo cual ha permitido realizar estudios sincrónicos de la sucesión seleccionando un número grande de parcelas de edad conocida.

## PATRONES SUCESIONALES DE LA VEGETACIÓN

Los cambios sucesionales en la estructura de la vegetación fueron estudiados por Montilla *et al.* (1992) y Sarmiento *et al.* (2003). En el primer estudio se compararon tres parcelas con 1, 6 y 12 años de descanso, encontrándose

diferencias claras en la abundancia de las especies dominantes: las dos primeras estaban dominadas por la especie introducida *Rumex acetosella*, mientras que en la de 12 años, dominaba la roseta caulescente *Espeletia schultzei* y

el arbusto esclerófilo *Hypericum laricifolium*, especies características de la asociación vegetal de arbustal-rosetal paramero (Monasterio 1980b). El estudio posterior de Sarmiento *et al.* (2003) permitió analizar en mayor detalle los patrones de cambio de la vegetación, incluyendo 123 parcelas con 1 a 12 años de sucesión, así como ocho áreas de páramo no cultivado (PNC). Para cuantificar la abundancia de las diferentes especies se utilizó una modificación del método del cuadrado puntual (Greig-Smith 1983), que permite calcular el biovolumen de cada especie (un estimador de la biomasa aérea). Los resultados de este estudio muestran tendencias sucesionales claras en la vegetación y permiten clasificar a las especies en los siguientes grupos en base a sus cambios sucesionales de abundancia (Figura 1 y Tabla 1):

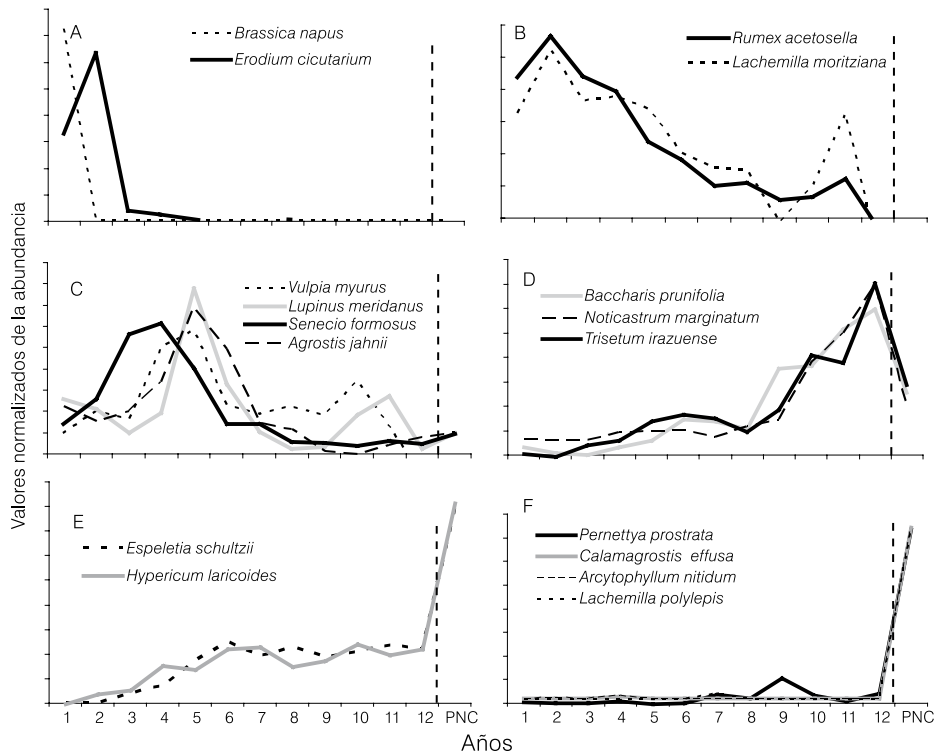


Figura 1. Patrones de cambio de la abundancia de algunas especies representativas a lo largo de los primeros 12 años de la sucesión y en el páramo no cultivado (PNC)\*.

\*El eje de las coordenadas muestra los valores normalizados de la abundancia (sin escala). Las especies se clasificaron en seis grupos: A) Especies tempranas no persistentes; B) Especies tempranas persistentes; C) Especies intermedias; D) Especies tardías con pico en la sucesión; E) Especies tardías con pico en el páramo; F) Especies exclusivas de páramo. Datos tomados de Sarmiento *et al.* 2003.

*Tempranas no persistentes* (3% de las especies censadas): aparecen al inicio de la sucesión y tienden a desaparecer rápidamente, teniendo su pico en el primer o segundo año (p.e. *Erodium cicutarium*). En general tienen abundancias bajas.

*Tempranas persistentes* (3%): como la hierba *Rumex acetosella*, dominante durante las etapas tempranas de la sucesión, con un pico de abundancia durante el segundo año equivalente al 54% de la abundancia total y una disminución posterior. Otras especies herbáceas como *Lachemilla moritziana* tienen una tendencia similar.

*Intermedias* (11%): como las hierbas no gramíneas *Senecio formosus* y *Lupinus meridanus* y gramíneas como *Agrostis jahni* que muestran un pico de abundancia en etapas intermedias (3-6 años).

*Tardías con pico en la sucesión* (8%): como los arbustos *Baccharis prunifolia* y *Acaena elongata* y la gramínea *Trisetum irazuense*, con picos de abundancia hacia el final del intervalo estudiado (8-12 años).

*Tardías con pico en el páramo* (4,3%): como *E. schultzi* e *H. laricifolium* que aumentan su abundancia durante la sucesión pero tienen abundancias máximas en el páramo no cultivado.

*Exclusivas del páramo* (24%): como *Calamagrostis effusa*, *Arcytophyllum nitidum* y *Lachemilla polylepis* que están presentes en el páramo no perturbado y prácticamente ausentes durante los primeros 12 años de sucesión.

*Erráticas* (9%) o *poco abundantes* (38%): como *Oxalis* sp., *Phyllanthus salviaefolium* y *Paspalum pygmaeum* que muestran oscilaciones en su abundancia a lo largo de la sucesión o especies muy poco abundantes como para establecer una dinámica sucesional con la información disponible.

Aun cuando es posible identificar grupos de especies que muestran máximos de abundancia en diferentes momentos, no existe un verdadero proceso de reemplazo de especies, como el sugerido por los trabajos clásicos de Clements. Es decir, la sucesión puede ser caracterizada como



**Tabla 1.** Características de las especies dominantes a lo largo de la sucesión y en el páramo no cultivado (PNC). La información proviene de Sarmiento *et al.* (2003), a menos que se indique otra fuente.

Especie	FV	Abundancia relativa máxima (%)	Año máxima abundancia	Origen	P	ID	MVA
<i>Poa annua</i>	G	2,8	1	I	2	-2	P
<i>Erodium cicutarium</i>	H	1,9	2	I	-	-2	-
<i>Rumex acetosella</i>	H	54,4	2	I	3	0	NM
<i>Lachemilla moritziana</i>	H	10,1	2	N	3	-1	-
<i>Senecio formosus</i>	H	7,8	3	N	-	-	A
<i>Gnaphalium elegans</i>	H	2,7	4	N	4	+2	-
<i>Gamochaeta americana</i>	H	2,8	4	N	4	+1	-
<i>Lupinus meridanus</i>	H	8,8	5	N	5	0	P
<i>Agrostis jahnii</i>	G	2,7	5	N	2	0	P
<i>Vulpia myurus</i>	G	17,1	5	N	3	0	-
<i>Geranium chamaensis</i>	H	3,5	6	N	3	+1	P
<i>Nassella mexicana</i>	G	1,8	6	N	2	+2	-
<i>Stevia elatior</i>	H	5,3	7	N	5	0	I
<i>Acaena elongata</i>	A	7,7	8	N	3	0	A
<i>Agrostis trichodes</i>	G	2,4	9	N	2	+1	I
<i>Oenothera epilobifolia</i>	H	2,6	10	N	-	-2	-
<i>Stevia lucida</i>	A	6,6	10	N	5	0	-
<i>Sisyrinchium tinctorum</i>	H	6,7	11	N	5	+1	I
<i>Baccharis prunifolia</i>	A	23,5	12	N	5	0	A
<i>Noticastrum marginatum</i>	H	14,3	12	N	-	+1	-
<i>Trisetum irazuense</i>	G	8,6	12	N	1	+2	I
<i>Hypericum laricifolium</i>	A	9,9	PNC	N	5	+1	A
<i>Espeletia schultzei</i>	R	11,7	PNC	N	5	-2	A
<i>Nassella linearifolia</i>	G	2,5	PNC	N	1	+2	-
<i>Pernettya prostrata</i>	A	8,7	PNC	N	-	-	-
<i>Calamagrostis effusa</i>	G	5,3	PNC	N	-	-	-
<i>Arcytophyllum nitidum</i>	A	2,6	PNC	N	-	-	-

FV= forma de vida (G=gramínea, H=hierba, A=arbusto, R=roseta gigante). La abundancia relativa fue calculada dividiendo el biovolumen de la especie por el biovolumen total de la parcela, se presenta el valor máximo obtenido durante la sucesión y el año en que se obtuvo. Origen (I=introducida, N=nativa), P=preferencia por el ganado (1=preferida, 2=buena, 3=regular, 4=insuficiente, 5=rechazada), tomado de Molinillo & Monasterio (1997). ID=índice de daño por pastoreo, (-2=muy beneficiada, -1=beneficiada, 0=poco afectada, +1=afectada negativamente, +2=afectada muy negativamente), tomado de Sarmiento (2006). MVA=grado de colonización por micorrizas arbusculares (NM=no micorrícica, P=poco, I=intermedio, A=abundante), tomado de Montilla *et al.* (1992).

una autosucesión (*sensu* Muller 1952), un proceso de cambio continuo en las abundancias relativas, en el que la mayoría de las especies dominantes en las etapas tardías y en el páramo están presentes desde los primeros años, pero con abundancias menores. Las autosucesiones son comunes en ambientes poco productivos como la tundra, los desiertos y la alta montaña (Svoboda & Henry 1987; Urbanska 1997).

En cuanto al origen de las especies, llama la atención la fuerte dominancia durante los primeros años de *R. acetosella*, que es una especie invasora introducida con el cultivo del trigo (Salgado-Labouriau & Schubert 1977). Otras especies exóticas o cosmopolitas como *P. annua* y *E.*

*cicutarium* muestran el mismo comportamiento de especies tempranas. De hecho, la abundancia total de las especies exóticas muestra una disminución continua durante la sucesión, presentando abundancias muy bajas en el páramo no cultivado (Figura 2A).

También es posible detectar tendencias sucesionales consistentes agrupando a las especies en formas de vida (según Hedberg & Hedberg 1979, Figura 2B). Las hierbas no gramínoideas dominan las etapas tempranas y son remplazadas como dominantes por los arbustos durante las etapas tardías. Tanto los arbustos como las rosetas caulescentes aumentan su abundancia durante la sucesión, mientras que las gramíneas muestran abundancias intermedias y relativamente constantes y los cojines y rosetas acaules tienen abundancias mucho menores en todas las etapas. La fisonomía de la vegetación se va haciendo similar a la del arbustal-rosetal de páramo durante los primeros 10 a 12 años, lo que contradice la idea frecuente en la literatura de alta montaña de que los ecosistemas alpinos muestran tasas lentas de regeneración. Sin embargo, la riqueza de especies aumenta únicamente durante los primeros cuatro años de la sucesión, para luego estabilizarse por debajo del promedio encontrado en el páramo no cultivado (Figura 3). El mismo resultado se obtiene al calcular la diversidad  $\alpha$  utilizando índices como el de Shannon (Figura 3).

El análisis integrado de los cambios en la estructura de la comunidad utilizando métodos multivariados (Análisis de Correspondencia Linealizado, ACL) muestra un claro ordenamiento de las parcelas en función de su tiempo de descanso a lo largo del primer eje (Figura 4): las parcelas tempranas ocupan el extremo izquierdo del diagrama mientras que las parcelas tardías y el páramo no cultivado se encuentran en el extremo opuesto. Sin embargo, se observa una importante superposición entre parcelas con diferentes tiempos de sucesión, confirmando la dificultad de definir etapas serales discretas y sugiriendo que las tasas de regeneración no son iguales en todas las parcelas.

El análisis del segundo eje sugiere un marcado proceso de divergencia, con una dispersión creciente de los sitios desde las parcelas tempranas a las tardías. La mayor similitud en la estructura de la comunidad entre parcelas en

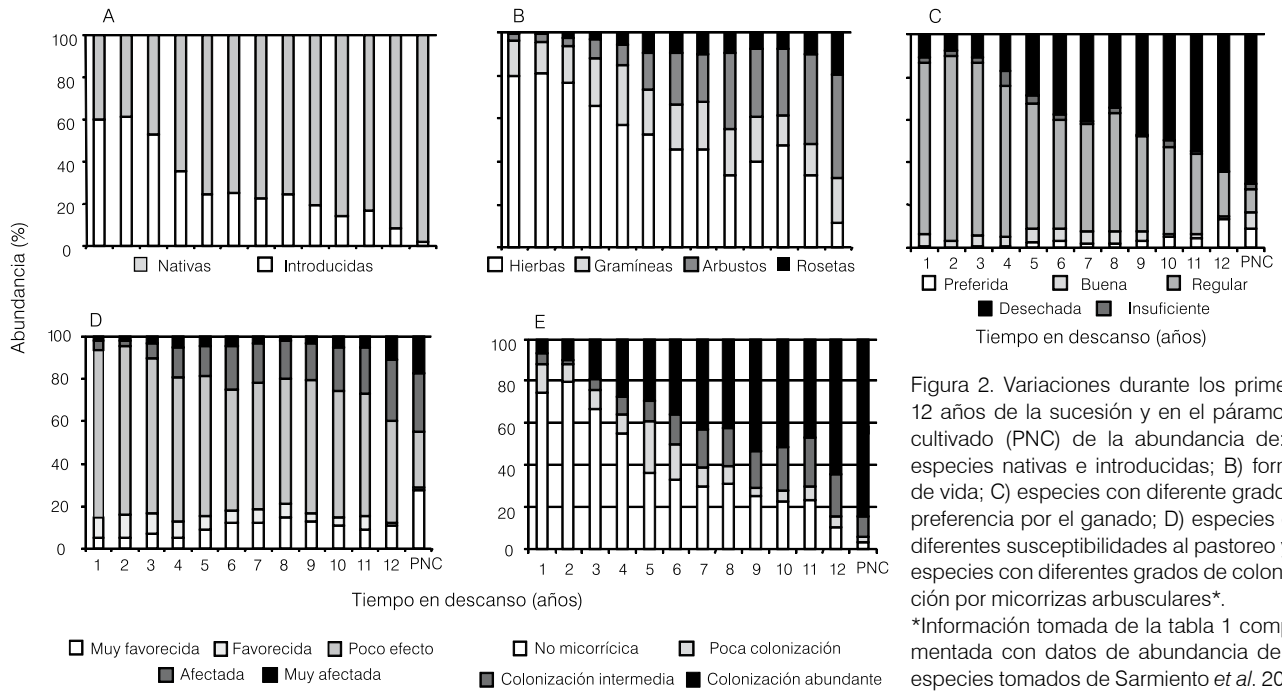


Figura 2. Variaciones durante los primeros 12 años de la sucesión y en el páramo no cultivado (PNC) de la abundancia de: A) especies nativas e introducidas; B) formas de vida; C) especies con diferente grado de preferencia por el ganado; D) especies con diferentes susceptibilidades al pastoreo y E) especies con diferentes grados de colonización por micorrizas arbusculares\*. \*Información tomada de la tabla 1 complementada con datos de abundancia de las especies tomados de Sarmiento *et al.* 2003.

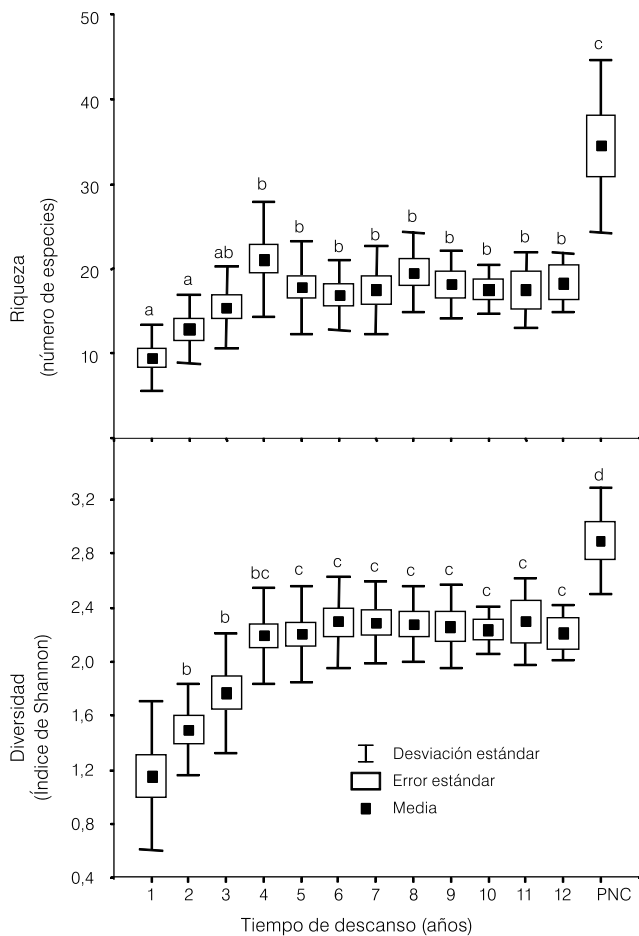


Figura 3. Cambios en la riqueza y la diversidad (índice de Shannon) a lo largo de los primeros 12 años de la sucesión y en el páramo no cultivado (PNC) (tomado de Sarmiento *et al.* 2003).

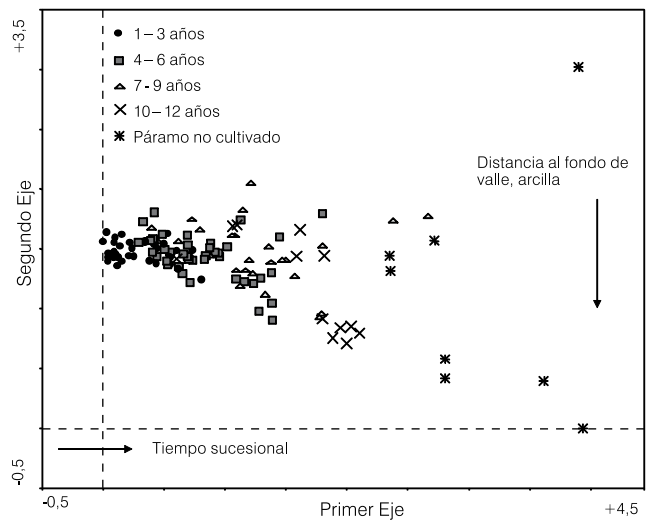


Figura 4. Análisis de correspondencia linealizado (ACL) de la vegetación presente en 123 parcelas en sucesión y en el páramo no cultivado. Se presentan los dos primeros ejes del ordenamiento con autovectores de 0,59 y 0,35, respectivamente. Las parcelas están clasificadas en grupos de edad sucesional y páramo no cultivado (tomado de Sarmiento *et al.* 2003).

sucesión temprana está muy asociada a la clara dominancia de *R. acetosella* y a la menor riqueza de especies durante los tres primeros años de descanso. Para analizar la relación entre la estructura de la vegetación y los factores ambientales, Sarmiento *et al.* (2003) correlacionaron los ejes del análisis multivariado de la vegetación con variables como altitud, aspecto, distancia al fondo del valle, pendiente y propiedades edáficas (pH, textura, contenidos de C y N to-

tales y capacidad de intercambio catiónico). Los resultados muestran que el segundo eje del ACL está negativamente correlacionado (Spearman) con el contenido de arcilla ( $r=-0.25$ ) y la distancia al fondo del valle ( $r=-0.41$ ). Estas variables reflejan diferencias en posición geomorfológica (con una mayor acumulación de arcilla en las zonas bajas de menor pendiente) y presión de pastoreo (que tiende a ser mayor en las zonas bajas más cercanas a las viviendas), que aparecerían como factores causantes de divergencia.

Los resultados de otros estudios realizados en sistemas agrícolas con descansos largos en páramos de Colombia (Ferweda 1987; Moreno & Mora-Osejo 1994; Jaimes & Sarmiento 2002) son altamente consistentes con los obtenidos en el páramo de Gavidia. Así, podemos identificar un conjunto de patrones comunes de cambio sucesional de la vegetación en estos sistemas:

a) Cambios continuos en la abundancia relativa de las especies, sin reemplazo florístico completo (autosucesión).

b) Una secuencia predecible en las formas de vida, siendo las hierbas no graminoides dominantes en las etapas tempranas, mientras que las rosetas caulescentes y los arbustos esclerófilos aumentan su importancia en las etapas tardías.

c) Disminución sucesional de la abundancia de especies exóticas.

d) Aumento inicial y estabilización posterior de la riqueza y diversidad vegetal.

e) Aumento en la disimilaridad de la estructura de la comunidad entre parcelas a lo largo de la sucesión (divergencia).

## ESTRATEGIAS ADAPTATIVAS E INTERACCIONES DE LAS ESPECIES DOMINANTES

### *Asignación de biomasa y nutrientes*

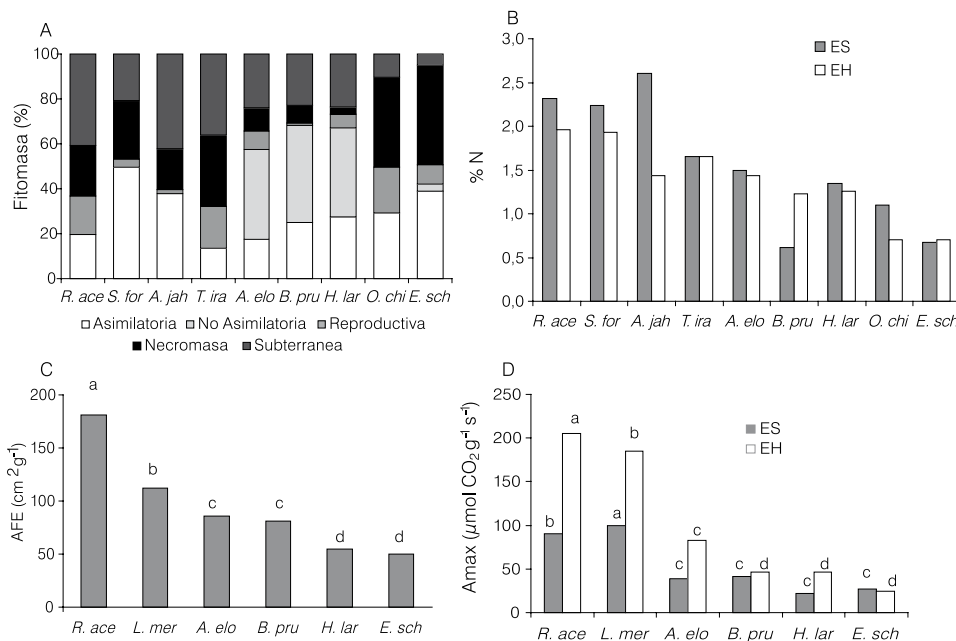
Berbesí (1990) estudió los patrones de asignación de biomasa y nutrientes de nueve especies de diferentes etapas de la sucesión. En la **Figura 5A** presentamos los resultados obtenidos de asignación de biomasa, ordenando las especies en función del momento en que muestran su pico de abundancia en la sucesión y de su forma de vida. Los aspectos que más llaman la atención son: a) la alta inversión en biomasa subterránea de la hierba dominante durante la sucesión temprana, *R. acetosella*, y la baja inversión en raíces de *E. schultzii* y la hierba *O. chimboracensis*, dominantes en etapas serales tardías; b) la alta inversión en biomasa estructural no asimilatoria de los arbustos esclerófilos, todos dominantes durante la sucesión tardía (*A. elongata*, *B. prunifolia* e *H. laricifolium*); c) la alta acumulación de necromasa en pie de *E. schultzii* y *O. chimboracensis*.

Del análisis de los contenidos de nutrientes en diferentes tejidos realizado por Berbesí (1990), el patrón sucesional más claro resulta de la comparación de la concentración de N foliar (**Figura 5B**). Así, vemos como las especies abundantes en las etapas tempranas e intermedias, como *R. acetosella* y *S. formosus*, presentan concentraciones mayores que las especies tardías. Estas diferencias en el contenido de N foliar pudieran estar asociadas con diferencias en la capacidad fotosintética máxima entre las especies tempranas y tardías (**Figura 5**).

Otra diferencia importante entre las formas de vida es en las estrategias de acumulación y retención de nutrientes en los diferentes órganos. Por ejemplo, en el caso de *E. schultzii*, una parte importante de esta acumulación se da en la necromasa en pie (hojas muertas marcescentes adosadas al tronco), llegando a representar el 70% del N de la planta durante la época seca. En *H. laricifolium*, los compartimientos más importantes en la acumulación son las hojas verdes y los tallos, representando un 35 y 31% del N total de la planta respectivamente. Finalmente, en *R. acetosella*, la mayor acumulación de nutrientes en la estación desfavorable tiene lugar en la fitomasa subterránea (rizomas y raíces), con un 40% del N.

### *Capacidad fotosintética y respuesta al estrés hídrico*

Llambí *et al.* (2003) realizaron un análisis comparativo de aspectos ecofisiológicos asociados a la capacidad fotosintética y mecanismos de resistencia al estrés hídrico de seis especies dominantes en diferentes etapas de la sucesión, observando una clara disminución de las tasas máximas de asimilación de CO<sub>2</sub> por unidad de masa foliar (A<sub>max</sub>) desde las especies tempranas a las tardías. Asimismo, las tasas de asimilación máxima fue-



**Figura 5.** Características morfológicas y fisiológicas de algunas de las especies dominantes en diferentes etapas serales, ordenadas desde las que muestran su máxima abundancia en etapas tempranas a las que lo hacen en etapas tardías y en el páramo\*.

\*A) Patrones de asignación de la fitomasa durante la época húmeda; B) Contenido de N foliar durante las épocas seca (ES) y húmeda (EH); C) Área foliar específica (AFE); D) Tasas de fotosíntesis máxima durante las épocas seca y húmeda (Amax). Las especies con letras iguales no muestran diferencias estadísticamente significativas (prueba de Dunnett de comparaciones múltiples,  $\alpha=0,05$ ). Los datos para las figuras A y B fueron tomados de Berbesi (1990) y para las figuras C y D de Llambí *et al.* (2003). R ace: *Rumex acetosella*, S. for: *Senecio formosus*, A. jah: *Agrostis jahni*, T. ira: *Trisetum irazuense*, B. pru: *Baccharis prunitolia*, H. lar: *Hypericum laricifolium*, O. Chi: *Orthosanthus chimboracensis*, L. mer: *Lupinus meridanus*.

**Tabla 2.** Potencial hídrico foliar a mediodía ( $\psi$ ), conductancia estomática máxima ( $g_{max}$ ) para la época seca (ES) y húmeda (EH) y eficiencia intrínseca de uso de agua (EUA) para la época seca de las especies más abundantes en las diferentes etapas de la sucesión.

Especie	$\Psi$	$\Psi$	$g_{max}$	$g_{max}$	EUA <sub>i</sub>
	(MPa) ES	(MPa) EH	(mol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> ) ES	(mol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> ) EH	
<i>Rumex acetosella</i>	-1,45 (0,08) a	-0,64 (0,04) a	0,12 (0,01) a	0,37 (0,07) a	41,4
<i>Lupinus meridanus</i>	-1,58 (0,04) a	-0,95 (0,02) b	0,27 (0,04) b	0,96 (0,14) b	36,4
<i>Acaena elongata</i>	-1,46 (0,03) a	-1,10 (0,02) b	0,05 (0,01) c	0,11 (0,01) c	90,8
<i>Baccharis prunitolia</i>	-2,32 (0,13) b	-1,07 (0,02) b	0,05 (0,01) c	0,10 (0,01) c	94,0
<i>Hypericum laricifolium</i>	-1,61 (0,07) a	-1,08 (0,04) b	0,03 (0,01) c	0,13 (0,01) c	136,3
<i>Espeletia schultzei</i>	-0,58 (0,04) c	-0,35 (0,07) c	0,04 (0,01) c	0,07 (0,01) c	192,4

Los datos muestran media (desviación estándar). Las especies aparecen en orden de su máximo de abundancia en la sucesión. Valores con la misma letra no son estadísticamente diferentes (prueba de comparaciones múltiples de Dunnett,  $\alpha=0,05$ ). Tomado de Llambí *et al.* (2003).

ron significativamente más altas durante la época húmeda para las especies tempranas e intermedias, mientras que las tardías tendieron a mantener tasas fotosintéticas similares entre los dos periodos.

La mayor capacidad fotosintética de las especies tempranas pudiera explicarse por su mayor inversión en el aparato enzimático de la fotosíntesis, evidencia-

da por mayores concentraciones de N foliar, y por su mayor área foliar específica, la cual disminuye consistentemente desde las especies tempranas hasta las tardías (Figura 5C).

Aun cuando no se cuenta con mediciones de las tasas de crecimiento, es posible que una mayor capacidad fotosintética y área foliar específica estén asociadas a un crecimiento más rápido en las especies tempranas, lo que contribuiría a explicar su habilidad para aumentar muy rápidamente en abundancia en los dos primeros años de sucesión. Sin embargo, al realizar una menor inversión en compuestos estructurales en las hojas, las especies tempranas como *R. acetosella* pueden ser más susceptibles a los factores de estrés característicos del páramo, incluyendo el estrés hídrico, térmico, nutricional, los altos niveles de radiación y el pastoreo.

Dado que el estrés hídrico es posiblemente el factor estacional más importante en el páramo, Llambí *et al.* (2003) evaluaron los cambios entre ambas épocas, en el potencial hídrico durante el medio día ( $\Psi$ ), la conductancia estomática ( $g_{max}$ ) y la eficiencia intrínseca de uso del agua ( $A_{max}/g_{max}$ , Tabla 2). Los resultados indican una disminución importante del potencial hídrico durante la época seca en todas las especies excepto *E. schultzei*, que mantuvo valores similares en ambas estaciones. Los valores de  $g_s$  fueron significativamente mayores en todas las especies en la época húmeda, siendo mayores en las

especies tempranas (*L. meridanus* y *R. acetosella*). La eficiencia de uso de agua mostró una clara tendencia sucesional, siendo mayor en las especies tardías y menor en las tempranas. Estos resultados confirman la posible existencia de un compromiso adaptativo entre el mantenimiento de una mayor capacidad fotosintética y área foliar específica en las especies tempranas y una menor resistencia al estrés hídrico (lo que lleva a una menor capacidad de mantenimiento de la biomasa foliar durante la época seca), siendo especies tardías como *E. schultzi* capaces de mantener potenciales hídricos más favorables y por lo tanto, una mayor eficiencia en el uso de agua.

### **Establecimiento e interacciones espaciales locales**

El análisis del proceso de establecimiento puede contribuir grandemente a entender los cambios de abundancia durante la sucesión. Llambí *et al.* (2004) estudiaron cambios sucesionales en la estructura espacial de la roseta caulescente *E. schultzi*. Esta especie, dominante en el páramo no cultivado, está presente desde las etapas serales tempranas y aumenta su abundancia durante la sucesión. Se establecieron mapas espaciales detallados de la distribución de juveniles y adultos en parcelas de 3 y 8 años de sucesión y en áreas de páramo no cultivado (5 réplicas en cada caso), así como de la distribución de otras especies dominantes en etapas serales tempranas (*R. acetosella*) y tardías (*H. laricifolium*). A partir de estos mapas se calcularon funciones de covarianza espacial, cuantificando así las relaciones espaciales entre los individuos conoespecíficos y heteroespecíficos. Esto permitió analizar cambios en características bióticas de la vecindad inmediata de los individuos, claves en modular la intensidad de las interacciones intra- e interespecíficas (p.e. facilitación y competencia).

Los resultados confirman que *E. schultzi* es capaz de establecerse desde las etapas serales tempranas, mostrando los juveniles mayores densidades en las parcelas de 3 años que en las de 8 años y en las áreas de páramo. Mientras los juveniles presentaron en todos los casos una distribución espacial agregada, los adultos mostraron tanto en las parcelas de 8 años como en el páramo una distribución aleatoria. Esta pérdida de agregación durante el proceso de establecimiento pudiera deberse a una mayor mortalidad dentro de los parches de juve-

niles, lo que sugiere que la competencia intraespecífica denso-dependiente juega un papel en regular la dinámica poblacional.

En las parcelas tempranas, los juveniles de *E. schultzi* estaban segregados espacialmente de las áreas de mayor densidad de *R. acetosella*, sugiriendo que la tolerancia (*sensu* Connell & Slatyer 1977) de *E. schultzi* a la fuerte dominancia inicial de esta hierba introducida puede ser favorecida por la segregación espacial. En las parcelas de 8 años, *R. acetosella* estaba a su vez fuertemente segregada de los adultos de *E. schultzi*, pero no de los juveniles. Esto sugiere que la competencia asimétrica con los adultos de *E. schultzi* pudiera contribuir a la disminución sucesional en abundancia de las especies tempranas como *R. acetosella*. Sin embargo, para evaluar esta hipótesis, es necesario realizar estudios de carácter experimental que permitan profundizar en los mecanismos que median las relaciones de competencia y facilitación durante la sucesión. Así mismo, el estudio de otros aspectos poblacionales relacionados a los procesos de dispersión, germinación y establecimiento sería de gran utilidad para profundizar nuestra comprensión de los procesos que influyen los patrones de cambio sucesional en la estructura de la vegetación.

### **Asociaciones simbióticas micorrícicas y pelos radicales**

Montilla *et al.* (1992; 2002a) y Morales (1995) estudiaron las tendencias sucesionales de la colonización micorrícica en la sucesión en el páramo de Gavidia. Sus resultados muestran que las especies dominantes en las etapas tempranas e intermedias presentan un bajo grado de colonización mientras que las especies sucesionales tardías y dominantes en el páramo presentan niveles más altos de infección (Figura 2E). En particular, llama la atención la ausencia de micotrofia de *R. acetosella*, dominante en las etapas tempranas. Esta especie presenta abundantes pelos radicales y asigna una alta proporción de su biomasa a las raíces, lo que pudiera permitirle cierta independencia de las micorrizas. Esta independencia puede resultar una ventaja adaptativa en especies colonizadoras de ambientes perturbados (Janos 1980). La mayor abundancia de especies micorrícicas en las etapas tardías pudiera explicar la menor inversión en biomasa subterránea de estas especies, ya que la asociación simbiótica permite un aumento en la eficiencia de la captura de nutrientes. Otro aspecto

reportado por Montilla *et al.* (2002a) es que la proporción de raíces con pelos radicales disminuye en forma exponencial a medida que aumenta la colonización mi-

corrícica, existiendo un funcionamiento complementario de los pelos radicales y micorrizas arbusculares durante la sucesión.

## CAMBIOS SUCESIONALES A NIVEL ECOSISTÉMICO

Los cambios en la abundancia de especies con diferentes estrategias adaptativas se traducen en cambios en la estructura del ecosistema, los cuales a su vez están relacionados con cambios en su funcionamiento (producción primaria, respiración, descomposición, ciclado de nutrientes, balance hídrico, etc.). Si bien todos estos aspectos no han sido estudiados con detalle, los resultados disponibles nos permiten intentar una primera revisión.

Los resultados de Montilla *et al.* (2002b) muestran como la fitomasa (biomasa más necromasa en pie) aumenta en forma lineal durante los primeros años de la sucesión, pasando de 315 g·m<sup>-2</sup> después de 1 año a 1.057 g·m<sup>-2</sup> después de 12 años. Nuestras estimaciones para el páramo no cultivado arrojan una cifra de 2.303 g·m<sup>-2</sup>, lo que indica que en poco más de una década se recupera cerca del 50% de la fitomasa original (datos sin publicar). La diferencia entre la parcela de 12 años y el páramo clímax está dada principalmente por la gran acumulación de necromasa en pie en las rosetas gigantes en este último.

La acumulación progresiva de fitomasa va acompañada por otros cambios estructurales, como el aumento de la relación biomasa aérea: biomasa subterránea (A/S), que pasa de 0,5 después de 1 año a 4,3 a los 12 años. Asimismo, se produce un aumento notable de la relación biomasa asimilatoria a biomasa total, que pasa de 0,12 a 0,54 durante los primeros 12 años y una disminución de la relación biomasa a necromasa desde 5,7 a 2,9 (Montilla *et al.* 2002b). Todos estos cambios revelan modificaciones estructurales profundas a medida que avanza la sucesión. El aumento en la relación A/S podría explicarse por el aumento de la colonización micorrícica y otras estrategias de conservación de nutrientes de las especies tardías, como una mayor longevidad de los diferentes órganos.

El aumento progresivo de la fitomasa va acompañado por una acumulación de nutrientes en la misma. Después de 12 años esta acumulación es de 9,4 g·m<sup>-2</sup> para el N; 0,7 para el P; 4,8 para el Ca y 5,4 para el

K (Montilla *et al.* 2002b). Además, se producen cambios en la calidad de la fitomasa, la cual se va haciendo progresivamente más rica en Ca (la concentración pasa de 0,12 a 0,41%) y K (0,34 a 0,46%), más pobre en P (0,09 a 0,06%) y algo más pobre en N (0,85 a 0,80%). Esto a su vez puede tener repercusiones sobre la dinámica de la descomposición y el ciclado de nutrientes, disminuyendo posiblemente la labilidad de la necromasa incorporada al suelo.

La acumulación de nutrientes en la fitomasa de las especies tardías pudiera ser visualizada como un proceso de "acaparamiento" en el sentido que los mismos no pueden ser utilizados por otras especies. Después de 12 años, el 19% del P disponible se encuentra en la fitomasa así como el 13% del Ca y el 27% del K intercambiable. Un cálculo aproximado para el N nos indica que el 25% del N disponible se encuentra en la biomasa después de 12 años de sucesión, cálculo realizado considerando que el N potencialmente disponible representa el 3% del N de la MOS (Abreu 2004).

El aumento en la fitomasa y en la proporción de biomasa asimilatoria no implica un cambio muy importante en el índice de área foliar total del ecosistema (IAF). Esto se debe a que si bien la biomasa foliar aumenta, el área foliar específica de las especies dominantes disminuye, lo que deja estabilizado el IAF en un valor de aproximadamente dos a partir de los cuatro años de sucesión (Martineau & Saugier 2007). Estos autores, utilizando un modelo de sucesión vegetal parametrizado con la información del Páramo de Gavidia, estiman que la producción primaria neta también se estabiliza después de cuatro años en un valor de 0,7 g·C·m<sup>-2</sup>·día<sup>-1</sup>, y la respiración en un valor de 1,4 g·C·m<sup>-2</sup>·día<sup>-1</sup>, sin mayores variaciones posteriores. Esto implicaría que aunque la estructura (fitomasa y su distribución) esté lejos de estabilizarse en estas primeras etapas de la sucesión, algunos aspectos del funcionamiento si lo han hecho, compensándose por ejemplo, el aumento en la biomasa foliar con una menor tasa de fotosíntesis y la mayor fitomasa con meno-

res costos de mantenimiento. Esto nos provee de un elemento interesante para la discusión de la dicotomía estructura-funcionamiento de los ecosistemas como

meta de los proyectos de restauración, ya que aspectos del funcionamiento se estarían reestableciendo mucho antes que la estructura.

## EFFECTO DEL PASTOREO SOBRE LA DINÁMICA DE LA VEGETACIÓN

El disturbio por pastoreo en las parcelas en descanso pudiera afectar la dinámica de la sucesión vegetal, modificando las relaciones competitivas entre las especies y afectando la estructura de la vegetación y las tasas y rutas sucesionales. Para explorar este posible efecto, Sarmiento (2006) realizó un experimento de exclusión en cuatro parcelas recién abandonadas después del cultivo de papa y en otras cuatro con cinco años en sucesión pastoreada. En cada parcela se cercó un área de 200 m<sup>2</sup>, la mitad de la cual fue excluida de pastoreo y la otra fue pastoreada rotativamente con una carga animal equivalente a 0,4 UA·ha<sup>-1</sup> durante cuatro años. Dos veces por año se realizaron censos de vegetación que permitieron estimar la biomasa por especie y por forma de vida. Los resultados muestran que el pastoreo reduce la biomasa total en forma considerable, así como la altura de la vegetación, aumenta la proporción de suelo desnudo y tiende a reducir levemente la riqueza específica (Tabla 3). Sin embargo, la disminución de la riqueza fue estadísticamente significativa sólo en las parcelas de un

año de sucesión. Por otro lado, se observaron pocos cambios en el espectro de formas de vida por efecto del pastoreo, con ligero aumento en la abundancia de las rosetas gigantes y ligera disminución en la de arbustos y gramíneas. A nivel específico se observaron diferentes respuestas de las especies, sintetizadas en el índice de daño (ID) presentado en la Tabla 1, el cual se calcula comparando la abundancia relativa de cada especie entre los tratamientos pastoreados (P) y no pastoreados (NP). El índice tiene valores entre -2 (afectada muy positivamente) y + 2 (severamente afectada), correspondiendo el 0 a las especies no afectadas, las cuales aunque sean consumidas no cambian su abundancia relativa con respecto a las demás especies.

Las especies más afectadas negativamente por el pastoreo (índice de daño +2) son gramíneas de alta palatabilidad y alta preferencia por el ganado, como *T. irazuense* y *Nassella linerifolia*. El arbusto *H. laricifolium*, aunque no es consumido por el ganado, es sin embargo susceptible a daño mecánico por pastoreo, presentando un índice de daño de +1.

*R. acetosella* no cambió su abundancia relativa por efecto del pastoreo (índice de daño 0), debido a que no es preferentemente seleccionada. Sin embargo, al ser la especie más abundante en las etapas serales tempranas, representa un porcentaje importante de la dieta de los animales. La forma de crecimiento de esta hierba rizomatosa, le permite tolerar relativamente bien el pastoreo. Otras especies que son poco afectadas por el pastoreo son las gramíneas *A. jahnii* y *V. myurus*, también con una preferencia de consumo intermedia, y la hierba *L. meridanus* que no es consumida pero probablemente presenta fragilidad al pisoteo. Finalmente, un grupo de especies son beneficiadas por el pastoreo, entre las que tenemos a *P. annua*, *E. cicutarium* y *E. schultzei*. Esta última no parece sufrir daños mecánicos a estos niveles de pastoreo ni es consumida por el ganado vacuno, por lo cual su abundancia relativa tiende a aumentar.

**Tabla 3.** Biomasa total, biomasa por formas de vida (%), altura de la vegetación, suelo desnudo (%) y riqueza de especies en parcelas pastoreadas (P) y no pastoreadas (NP) con diferentes edades en sucesión en el páramo de Gavidia (modificado de Sarmiento 2006)

Tiempo en sucesión		1 año	3 años	6 años	8 años
Biomasa aérea (g·m <sup>-2</sup> )	NP	433 a	868 a	639 a	1147 a
	P	292 b	391 b	434 b	758 b
Hierbas (%)	NP	79,9 a	64,2 a	18,0 a	12,2 a
	P	72,5 a	66,9 a	18,8 a	13,2 a
Gramíneas (%)	NP	17,7 a	18,9 a	24,0 a	12,4 a
	P	24,4 a	17,0 a	16,0 b	8,5 a
Arbustos (%)	NP	2,4 a	15,8 a	35,8 a	41,1 a
	P	3,1 a	15,0 a	36,5 a	35,9 a
Rosetas (%)	NP	0,0 a	1,1 a	22,2 a	34,3 a
	P	0,0 a	1,1 a	28,6 a	42,5 a
Altura ponderada de la vegetación (cm)	NP	13,2 a	17,6 a	12,8 a	17,6 a
	P	10,0 b	9,8 b	9,0 b	11,9 b
Suelo desnudo (%)	NP	7,5 a	1,8 a	8,8 a	9,0 a
	P	11,5 a	10,0 a	25,0 b	23,5 b
Riqueza de especies	NP	10,0 a	15,8 a	18,3 a	19,5 a
	P	9,3 b	14,0 a	16,0 a	16,3 a

Letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos, utilizando una prueba de t pareado (p<0,05).

Si estas respuestas individuales se extrapolan a nivel de la comunidad, considerando la abundancia relativa de cada especie a lo largo de la sucesión (Figuras 2C y 2D), observamos que en las primeras etapas la mayor abundancia es de especies que tienen un índice de preferencia intermedio (80% en parcelas de 1 año), disminuyendo a 10% en parcelas de PNC. Simultáneamente, la abundancia de especies rechazadas pasa de 10% en el primer año a más de 60% en el PNC. Las especies con mayor grado de preferencia tienen una abundancia baja durante toda la sucesión y aumentan levemente en el PNC. Estas tendencias se explican en parte por la disminución sucesional de las hierbas no gramínoideas, muchas de las cuales tienen grados de preferencia intermedios y por el aumento de rosetas gigantes y arbustos esclerófilos, mayormente rechazados por el ganado. En cuanto a la susceptibilidad al pastoreo (índice de daño en la Figura 2D) vemos como al inicio predominan las especies poco afectadas y a medida que transcurre la su-

cesión aumenta la proporción de las afectadas negativamente y de forma menos clara de las beneficiadas por el pastoreo.

En resumen, el pastoreo parece generar cambios importantes en procesos ecosistémicos (cantidad de necromasa incorporada al suelo, balance hídrico y erosión por la mayor proporción de suelo desnudo) así como cambios en la estructura de la comunidad debido a que las especies son afectadas diferencialmente. Sin embargo, los cambios en composición específica no son suficientemente grandes como para indicar una divergencia sucesional inducida por cargas medias de pastoreo. En casos extremos pudiera producirse la desaparición de las especies con mayor preferencia (gramíneas altas) y la promoción de gramíneas con estrategias de resistencia al pastoreo como *P. annua*. Sin embargo, como las especies más abundantes en la sucesión son poco afectadas por el pastoreo, los cambios sucesionales en composición no son tan importantes.

## PATRONES DE CAMBIO EN LAS PROPIEDADES DEL SUELO

Varios estudios en Venezuela y Colombia han intentado detectar cambios sucesionales a nivel del suelo que pudieran estar asociados a las claras tendencias sucesionales que presenta la vegetación. Sin embargo, en su gran mayoría los resultados no muestran tendencias claras en la dinámica del C y N totales, las bases cambiables, el N mineral u otras propiedades edáficas (Ferwerda 1987; Aranguren & Monasterio 1997; Llambí & Sarmiento 1998; Jaimes 2000; Abadín 2002; Abreu *et al.* 2008). Esta falta de respuesta se relaciona con: a) la poca sensibilidad de las propiedades físico-químicas del suelo a la escala de tiempo estudiada; b) la alta heterogeneidad espacial, característica de los ambientes de montaña, la cual limita la aplicación del enfoque sincrónico o de cronosecuencias debido a las variaciones continuas en la topografía, exposición, pendiente, altitud, etc. y c) la dificultad metodológica para detectar cambios pequeños en compartimientos grandes como por ejemplo en la MOS o cambios en compartimientos muy dinámicos como el nitrógeno mineral del suelo.

Uno de los primeros estudios en analizar las propiedades edáficas en un número importante de parcelas en sucesión fue el de Llambí & Sarmiento (1998), quienes compararon 40 parcelas con tiempos de descanso

entre 1 y 9 años, incluyendo cuatro páramos no cultivados. Los resultados no mostraron diferencias significativas entre parcelas en sucesión en ninguna de las variables analizadas (Tabla 4). Sin embargo, al comparar las parcelas en sucesión con el páramo no cultivado se encontraron diferencias en el pH y en el N en la biomasa microbiana (N-BM), N total y contenido de Ca y Mg intercambiables. Para muchas de las propiedades evaluadas la variabilidad dentro de un mismo grupo sucesional fue muy alta, indicando que la heterogeneidad espacial constituye el factor más importante en explicar las diferencias entre parcelas que el tiempo en descanso.

La biomasa microbiana es considerada como altamente sensible a los cambios de manejo (p.e. Gregorich *et al.* 1995; Carter 2002), sin embargo, no experimentó aumentos detectables durante la sucesión. Los valores obtenidos de N-BM representan menos del 2% del N total del suelo, lo cual está en el límite inferior mencionado en la literatura (Lavelle & Spain 2005), indicando la presencia de una materia orgánica altamente estable. Este aspecto fue estudiado por Coûteaux *et al.* (2002), quienes en un estudio de descomposición con C en el Páramo de Gavidia, concluyen que las tasas de descomposición son más lentas de lo esperado por el régimen



**Tabla 4.** Análisis sincrónico de algunas propiedades del suelo (media y desviación estándar) a lo largo de la sucesión secundaria en el páramo de Gavidia. Letras diferentes indican diferencias significativas (ANOVA, prueba de Tukey) entre categorías de parcelas. Modificado de Llambí & Sarmiento (1998).

Variable	Sucesión temprana (1-3 años) n=12	Sucesión intermedia (4-6 años) n=12	Sucesión tardía (7-9 años) n=12	Páramo virgen n=4
C Total (%)	8,8 (2,7) a	9,4 (2,9) a	8,4 (3,0) a	11,2 (3,6) a
N Total (%)	0,4 (0,1) a	0,5 (0,1) ab	0,4 (0,1) a	0,6 (0,2) b
Biomasa microbiana (mgN·kg <sup>-1</sup> )	75,0 (18) a	76,0 (14) a	73,0 (12) a	177 (85) b
Biomasa microbiana (% del N total)	1,8 (0,5) a	1,6 (0,4) a	1,8 (0,7) a	2,9 (0,5) b
C/N	20,4 (2,0) a	18,7 (1,8) a	18,8 (2,8) a	18,4 (1,8) a
NH <sub>4</sub> (mg·kg <sup>-1</sup> )	0,9 (0,8) a	1,9 (1,1) a	2,1 (2,1) a	1,4 (1,1) a
NO <sub>3</sub> (mg·kg <sup>-1</sup> )	1,6 (1,4) a	1,4 (1,0) a	1,5 (1,7) a	1,7 (3,1) a
%NO <sub>3</sub>	60,3 (29) a	45,3 (27) a	38,3 (34) a	22,7 (35) a
pH (H <sub>2</sub> O)	4,8 (0,3) a	4,7 (0,2) a	4,9 (0,3) ab	5,2 (0,2) b
P (mg·kg <sup>-1</sup> )	18,4 (12) a	24,4 (20) a	32,2 (29) a	4,6 (2,2) a
CIC (meq·100·g <sup>-1</sup> )	20,3 (5,9) a	23,2 (5,8) a	23,2 (5,8) a	23,9 (5,3) a
Ca <sup>+</sup> (meq·100·g <sup>-1</sup> )	3,1 (5,9) a	3,7 (1,2) a	3,7 (1,6) a	7,6 (6,8) b
Mg <sup>+</sup> (meq·100·g <sup>-1</sup> )	0,4 (0,2) a	0,3 (0,2) a	0,5 (0,4) a	1,2 (1,1) b
Na <sup>+</sup> (meq·100·g <sup>-1</sup> )	0,1 (0,01) a	0,1 (0,02) a	0,1 (0,02) a	0,1 (0,01) a
K <sup>+</sup> (meq·100·g <sup>-1</sup> )	0,4 (0,11) a	0,3 (0,09) a	0,3 (0,18) a	0,4 (0,15) a
Saturación de bases (%)	20,0 (6,2) a	19,9 (7,3) a	22,1 (14,4) a	38,2 (27) a

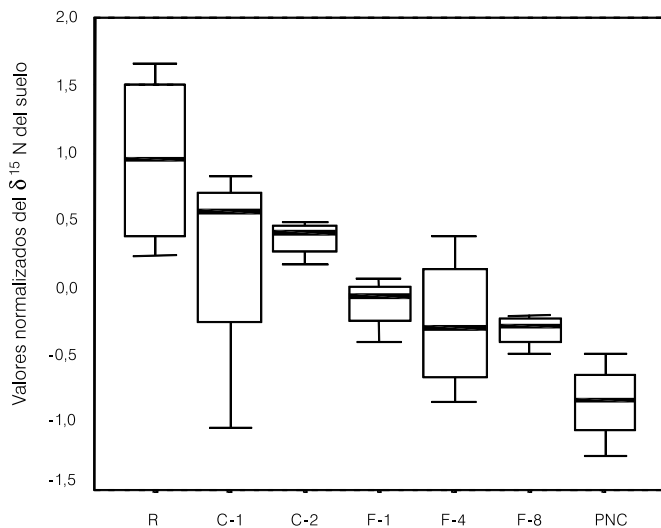
de temperatura y precipitación, lo cual asocian con la presencia de aluminio y con la formación de complejos órgano-minerales que estabilizan a la materia orgánica. Esta estabilidad puede ser un aspecto positivo para la resiliencia del sistema, y explicaría parcialmente los pocos cambios en C y N totales del suelo observados después del disturbio agrícola.

En otro estudio, Sarmiento & Bottner (2002), comparan dos parcelas adyacentes, con 1 y 16 años en sucesión, que presentaban características similares de suelo, topografía, exposición, altitud y otras fuentes de variabilidad, y observan aumentos sucesionales significativos en la biomasa microbiana, el N y C potencialmente mineralizables y una disminución en la proporción de nitratos en el compartimiento mineral. Estos resultados llevaron a plantear la hipótesis de que la restauración de la fertilidad durante el descanso está ligada al aumento de las fracciones lábiles de la materia orgánica y a la reducción del proceso de nitrificación, que ayudan a evitar pérdidas de N del suelo. Sin embargo, los resultados de Llambí & Sarmiento (1998, **Tabla 4**) no verifican el aumento sucesional de la biomasa microbiana durante los primeros nueve años de la sucesión. En cuanto a la proporción de nitratos en el reservorio mineral se observa una disminución del 60 % en las parcelas tempranas a 23 % en el páramo, pero la variabilidad es tan alta

que las diferencias no son significativas. Por otro lado, Jaimes (2000), estudiando una cronosecuencia en un páramo colombiano encuentra que el N-BM presenta aumentos sucesionales únicamente a partir de los 12 años, lo que haría suponer que el periodo estudiado por Llambí & Sarmiento (1998) no es suficiente para que se presenten cambios claros en el suelo.

En un intento por reducir el ruido causado por la heterogeneidad espacial, Abadín *et al.* (2002) realizan un muestreo estratificado en cuatro sectores del Valle de Gavidia. En cada sector seleccionaron una cronosecuencia de siete parcelas desde cultivadas hasta PNC, homogeneizando lo más posible

la topografía, altitud y exposición y, analizaron 22 variables edáficas. Los resultados fueron normalizados por sector para reducir el efecto de la heterogeneidad en el análisis estadístico. Sin embargo, entre las propiedades físico-químicas analizadas sólo se encontró una tendencia sucesional clara de aumento del pH. Si bien el N-BM no fue incluido en este estudio, se incorporó una nueva variable, el  $\delta^{15}\text{N}$  del suelo, encontrando que el mismo aumenta claramente después del disturbio agrícola y tiende a reestablecerse durante la sucesión (**Figura 6**). Es conocido que muchos procesos microbiológicos implicados en pérdidas de N del ecosistema tienden a discriminar contra el isótopo más pesado causando un incremento del  $\delta^{15}\text{N}$ . Por el contrario en sistemas con ciclado más cerrado y donde la fijación supera las pérdidas el  $\delta^{15}\text{N}$  tiende a bajar. La disminución del  $\delta^{15}\text{N}$  durante la sucesión estaría entonces indicando un ciclado abierto de nutrientes durante el cultivo y primeras etapas sucesionales, con importantes pérdidas, proceso que se revierte a medida que avanza la sucesión y estas pérdidas disminuyen en relación a las entradas. Principalmente la fijación biológica del N durante la sucesión causaría una disminución del  $\delta^{15}\text{N}$ , ya que los microorganismos fijadores también discriminan al isótopo más pesado. Este análisis sugiere que durante la sucesión se dan cambios en la dinámica de los procesos de ciclado (mineraliza-



**Figura 6.** Variaciones en los valores normalizados del  $\delta^{15}\text{N}$  de la materia orgánica del suelo en 22 parcelas pertenecientes a cuatro series sucesionales ubicadas en diferentes sectores del Valle Las Piñuelas en Gavidia\*.

\*Información tomada de Abadín *et al.* (2002). R= rompedura (parcela recién arada), C-1 y C-2= cultivos de 1 y 2 años, F-1 a F-8= descansos de 1 a 8 años y PNC= páramo no cultivado.

ción, nitrificación, desnitrificación, lixiviación y fijación), pero que éstos no se reflejan necesariamente en el corto plazo en el tamaño de compartimientos como la MOS o en las propiedades químicas del suelo. Sin embargo, cambios en estos procesos pueden afectar al pH, ya que la mayor parte de estas transformaciones traen consigo

producción o consumo de protones (Ulrich 1987). Esto pudiera explicar por qué el pH es un indicador sensible de los cambios sucesionales en estos suelos de montaña. En este sentido, el aumento sucesional del pH en el páramo también ha sido reportado por otros autores (Morales 1995; Morales 2000; Gonzáles 2004; Abreu *et al.* 2008).

Abreu *et al.* (2008) intentan sortear el problema de la heterogeneidad en los análisis sincrónicos muestreando las 40 parcelas estudiadas por Llambí & Sarmiento (1998) tres años después del muestreo original y analizando los cambios en las propiedades del suelo y en el N-BM (enfoque diacrónico o de parcelas permanentes). Sus resultados no muestran tendencias consistentes por lo que concluyen que tres años es un tiempo muy corto para un análisis diacrónico en estas condiciones.

Hemos visto como la puesta en cultivo de los suelos de páramo tiende a disminuir drásticamente la biomasa microbiana, acidificar los suelos, reducir los contenidos de C y de N e incrementar las pérdidas de N y probablemente de otros nutrientes del suelo. Si bien el ciclado de N tiende a cerrarse progresivamente y el pH tiende a aumentar, las demás propiedades no muestran claras tendencias a recuperarse en tiempos sucesionales cortos a pesar de las tasas relativamente rápidas de cambio de la vegetación.

## EL COMPORTAMIENTO DE LA BIOTA EDÁFICA

Morales & Sarmiento (2002), estudiando los macroinvertebrados del suelo en 16 parcelas ubicadas en cuatro cronosecuencias en el Páramo de Gavidia, encuentran en el páramo no cultivado una densidad promedio de 407 ind·m<sup>-2</sup>, siendo las taxa más abundantes los Coleoptera (135 ind·m<sup>-2</sup>) y Diptera (72 ind·m<sup>-2</sup>), sobre todo en sus estadios inmaduros, seguidos de Oligochaeta (56 ind·m<sup>-2</sup>) y Chilopoda (49 ind·m<sup>-2</sup>), mientras que la más diversa fue Araneae con 19 de 74 morfotipos. La puesta en cultivo causó una disminución a menos de la mitad de la densidad y de la riqueza y un cambio importante en la estructura. En las parcelas cultivadas los órdenes Coleoptera y Diptera, que en el páramo no cultivado representan el 50% de la abundancia, pasan a representar el 71%. A lo largo de la sucesión, la densidad aumenta rápidamente y a los seis años ya se ha recupe-

rado o incluso sobrepasado la del páramo no cultivado. Sin embargo, la estructura y diversidad de la comunidad no se recuperan completamente, continuando sobrerrepresentados los Coleoptera y Diptera, con más del 80% de la abundancia en las parcelas de uno y seis años, y subrepresentadas otras taxa como Himenoptera, Oligochaeta y Araneae. Estos autores encontraron asimismo una correlación positiva entre la riqueza de especies vegetales y la de morfotipos de macroinvertebrados, mostrando las interconexiones entre ambas comunidades, posiblemente porque la diversidad de especies vegetales representa también una diversidad de recursos para la fauna. Otro aspecto interesante de este trabajo es que la diferencia entre el páramo no cultivado y las parcelas perturbadas no están dadas por las especies dominantes, las cuales son las mismas en todas las etapas, sino por las

especies subordinadas, que tienen rangos de tolerancia más restringidos y podrían servir como indicadoras de disturbio o recuperación.

Por otro lado, González (2004), estudiando las comunidades de microorganismos del suelo en varias cronosecuencias en el Páramo de Gavidia, encuentra que la diversidad funcional de la comunidad microbiana, medida como la capacidad para degradar 28 tipos diferentes de sustratos carbonados, aumenta durante la sucesión. Así, reportan que en las parcelas cultivadas sólo 42% de los sustratos son degradados mientras que en las parcelas en descanso y el páramo no cultivado los microorganismos degradan 64% y 78% de los sustratos, respectivamente. También se observaron cambios en los grupos funcionales de microorganismos, entre los que destacan: a) la clara disminución sucesional de los microorganismos autótrofos (algas y cianobacterias); b) el aumento de la densidad de bacterias ( $0,99 \times 10^6$  en

parcelas cultivadas,  $5,2 \times 10^6$  en parcelas en sucesión y  $15,3 \times 10^6$  bacterias·g<sup>-1</sup> en el páramo no cultivado); y c) el aumento en la densidad de micelio fúngico (0,06, 0,16 y 0,27 m·g<sup>-1</sup> comparando parcelas cultivadas, en sucesión y de páramo) y de la densidad de propágulos de hongos micorrícicos (17, 26 y 64 propágulos·g<sup>-1</sup> en parcelas cultivadas, en sucesión y de páramo). También, se reporta que los microorganismos del ciclo del N (proteolíticos y amonificadores) fueron más sensibles al disturbio agrícola que los del ciclo de carbono, descendiendo durante el descanso y aumentando con el avance de la sucesión, aunque sólo se alcanzó el nivel del páramo no cultivado en una parcela con 25 años de descanso.

Estos resultados muestran que es posible detectar tendencias sucesionales en el componente biótico y en la diversidad funcional de los suelos, aunque éstas no se reflejan en un indicador ecosistémico como la biomasa microbiana.

## MECANISMOS SUCESIONALES: ARMANDO EL ROMPECABEZAS

A lo largo de este capítulo, hemos presentado una revisión de los patrones de cambio sucesional de la vegetación y el suelo en el Páramo de Gavidia desde diferentes perspectivas: a) un enfoque basado en el análisis de los cambios en la estructura de la comunidad vegetal y de las comunidades de organismos edáficos; b) un enfoque “individualista” basado en el análisis de las estrategias adaptativas de las especies dominantes y sus interacciones interespecíficas; y c) un enfoque ecosistémico, orientado al análisis de los cambios en el tamaño de algunos de los compartimientos asociados al ciclaje de carbono y nutrientes, así como de indicadores de cambios en los flujos en el ecosistema. Para intentar comprender los mecanismos que pudieran explicar los patrones de cambio identificados, es necesario poder integrar estos diferentes enfoques.

En el contexto de la teoría de sucesiones, a partir de los años ochenta emerge un enfoque mecanístico que ha permitido conciliar dos corrientes tradicionalmente opuestas, la reduccionista-individualística y la holística-ecosistémica. Una idea central para el desarrollo de esta síntesis ha sido el entender la sucesión como un “gradiente en el tiempo”, especialmente en términos de la disponibilidad de recursos o factores limitantes (Peet & Christensen 1980). Así, los cambios en la estructura de la comunidad pueden ser (al menos en parte) el resultado de que diferentes combinacio-

nes de factores limitantes favorecen de manera diferencial a especies con estrategias o compromisos adaptativos contrastantes (Grime 1979; Tilman 1990). A su vez, cambios en la importancia relativa de diferentes estrategias adaptativas generan cambios en los compartimientos y procesos a nivel ecosistémico.

Rees *et al.* (2001) sugieren dos hipótesis sobre los tipos de compromisos adaptativos que consideran clave para interpretar los mecanismos de cambio sucesional: un primer compromiso entre la habilidad de colonización y la habilidad competitiva (siendo las especies tempranas buenas colonizadoras pero malas competidoras); y un segundo compromiso entre las tasas máximas de crecimiento y la resistencia al estrés (siendo las especies tempranas de crecimiento rápido y baja resistencia al estrés). Esta segunda hipótesis ha sido sobre todo aplicada en ambientes poco productivos, donde la mayoría de las especies están presentes desde las etapas tempranas. Bajo esta hipótesis, las especies dominantes en etapas tempranas son eventualmente desplazadas por especies tardías que, aún cuando están presentes desde etapas serales tempranas, crecen lentamente y son capaces de mantenerse a largo plazo.

Partiendo de este enfoque, podemos plantear elementos para un análisis de cuáles pudieran ser los mecanismos que están motorizando los cambios observados en la suce-

sión secundaria en el páramo. La presencia de la mayoría de las especies dominantes desde las etapas serales tempranas sugiere que diferencias en la habilidad de colonización – dispersión no son importantes en explicar los cambios en la estructura de la comunidad, al menos en el caso de las especies dominantes. Esto se explica en parte por las características del disturbio agrícola, que puede ser catalogado como de baja duración, intensidad y extensión. La duración, bajo el sistema tradicional, no excede de dos a tres años, lo que implica que podrían persistir muchas de las especies dominantes del páramo en el banco de semillas. La baja intensidad se debe a que el impacto se produce principalmente sobre la cubierta vegetal sin que las técnicas de cultivo desencadenen marcados procesos de degradación del suelo. La baja extensión, dada por el cultivo en parcelas pequeñas, genera un paisaje en mosaico donde puede haber interacciones espaciales intensas con áreas adyacentes que sirvan como fuente de propágulos.

La hipótesis del compromiso entre tasas de crecimiento y resistencia al estrés parece más compatible con los patrones sucesionales de cambio en la abundancia de las especies dominantes en el páramo. Así, la clara dominancia durante las etapas tempranas de especies como la hierba exótica *R. acetosella*, calificadas como ruderales en el modelo triangular de Grime (1979), pudiera estar asociada a sus altas tasas de crecimiento (a su vez vinculadas a altas tasas de asimilación, alta área foliar específica y elevadas concentraciones de N foliar), lo que les pudiera permitir alcanzar alta cobertura en pocos meses. Sin embargo, esta especie presenta algunas características que no son típicas de una ruderal, como su alta proporción de biomasa subterránea y su reproducción vegetativa, que podrían estar relacionadas con su pertenencia al grupo de las tempranas persistentes.

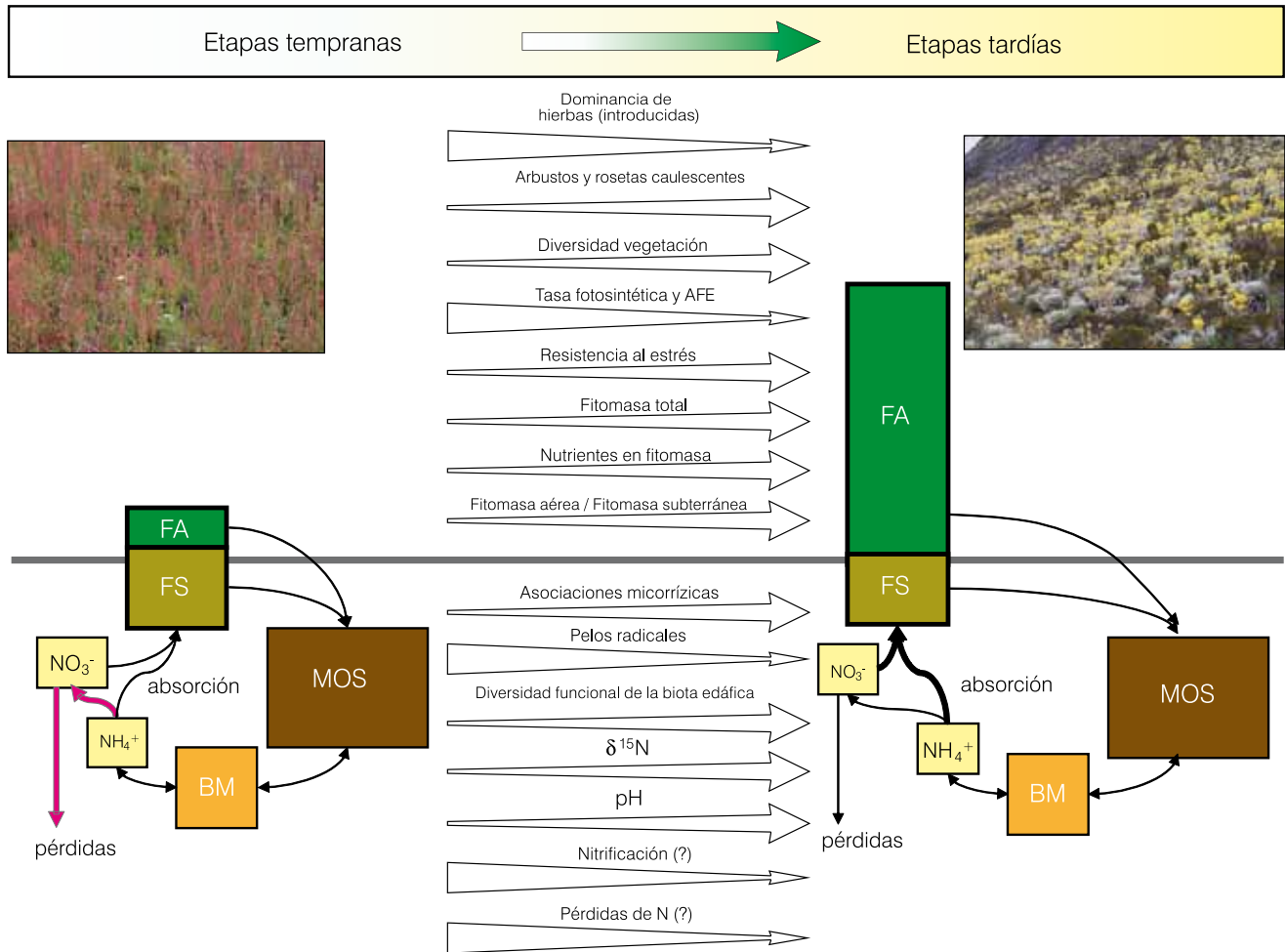
Por su parte, las rosetas gigantes y los arbustos esclerófilos del páramo, al tener tasas menores de crecimiento, no pueden dominar inicialmente, pero debido a su alta tolerancia al estrés (*sensu* Grime 1979) continúan su lento crecimiento. Características adaptativas asociadas a tasas de crecimiento bajas, como baja área foliar específica, pueden sin embargo estar asociadas a una mayor resistencia al estrés hídrico, nutricional y térmico (menores demandas de nutrientes, escleromorfismo, hojas de mayor longevidad y mayor eficiencia en el uso del agua). Progresivamente, los individuos de estas especies que lograron establecerse desde el inicio irían creciendo, ocupando espacio y acumulando nutrientes. Por el contrario, la menor capacidad de resistencia al estrés hídrico durante la época seca de especies tempranas como *R. acetosella* produce una pérdida importante

de biomasa aérea y posiblemente de nutrientes, que debe recuperarse durante la estación favorable. Así, las especies dominantes del páramo logran progresivamente superarla en términos de cobertura y biomasa, y tal vez, acaparando progresivamente los nutrientes, logran desplazar a las especies tempranas. El análisis de los cambios en sus relaciones espaciales sugiere además que mecanismos de competencia asimétrica pudieran ser importantes en este proceso de desplazamiento. Cabe también destacar que *E. schultzei* no es tampoco una típica especie tardía o resistente al estrés, sino que presenta algunas características de pionera como su gran esfuerzo reproductivo y capacidad de colonización. Estas características atípicas de las dos especies dominantes (temprana y tardía) nos sitúan en la perspectiva de una sucesión que no se amolda por completo a los postulados de autores como Tilman (1990) y plantea interesantes desafíos de investigación.

Un aspecto que es importante aclarar a través de estudios más detallados es si existe realmente competencia por nutrientes entre las especies tempranas y las tardías y, cómo se relaciona esto con los posibles cambios sucesionales en el balance entre las tasas de suministro y las demandas de nutrientes. Asimismo, resulta interesante profundizar en el papel que otro tipo de interacciones como la facilitación juegan en mediar las relaciones entre las especies tempranas y tardías. Por ejemplo, es posible que la abundancia en etapas intermedias de *L. meridanus*, fijadora de nitrógeno, pudiera facilitar el aumento en abundancia de algunas especies tardías.

Por otro lado, cabe preguntarse por qué un número significativo de especies de páramo no logran establecerse en la sucesión mientras que otras sí. En particular, llama la atención la ausencia de algunas especies muy abundantes en páramos altos de pajonal-arbustal como la gramínea en macoya *C. effusa* y el arbusto esclerófilo *A. nitidum*. ¿Qué estaría “filtrando” a estas especies? Aunque no tenemos la respuesta, se podría pensar en varias posibilidades como bancos de semillas menos persistentes, estrategias menos eficientes de dispersión, malas competidoras con las especies tempranas y mayor sensibilidad a los cambios en el suelo.

Mientras todos estos cambios progresivos ocurren a nivel de la vegetación, la biota edáfica va recuperándose, aumentando su diversidad funcional y los ciclos de nutrientes se van haciendo cada vez más cerrados. Este mayor control ecosistémico de los ciclos de nutrientes puede estar asociado con varios factores: a) un incremento en la eficiencia de absorción de nutrientes, debido a la creciente abundancia de micorrizas y a las mejores estrategias de conservación



**Figura 7.** Síntesis de los cambios sucesionales más importantes detectados a nivel de la vegetación y el suelo en el páramo de Gavidia\*. \*La forma de las flechas en el centro del diagrama indica si la variable o proceso aumenta o disminuye durante la sucesión. Los cambios en el tamaño de las cajas y las flechas entre la sucesión temprana y tardía indican cambios en la importancia relativa de un compartimiento o proceso. Se enfatizan los cambios en el ciclo del nitrógeno; FA: Fitomasa aérea; FS: Fitomasa subterránea; MOS: Materia orgánica del suelo; BM: Biomasa microbiana.

de nutrientes de las especies que predominan en la sucesión tardía (ver el análisis de la estrategia de conservación de nutrientes de las rosetas de *Espeletia* en Monasterio & Sarmiento 1991); b) la ocurrencia de un pico de abundancia de *L. meridanus*, eficiente fijadora de N, hacia etapas intermedias de la sucesión, y c) la aparente reducción sucesional del proceso de nitrificación. Por otro lado, la falta de acu-

mulación en el suelo de nutrientes disponibles, puede ser explicada por la absorción paulatina de estos nutrientes por las plantas y su acumulación en la fitomasa.

En la **Figura 7** presentamos una síntesis esquemática de los cambios sucesionales en los patrones y procesos en la vegetación y el suelo del páramo de Gavidia analizados en el presente capítulo.

## EL SISTEMA AGRÍCOLA CON DESCANSOS LARGOS COMO ALTERNATIVA PRODUCTIVA Y CONSERVACIONISTA

En la literatura se asume con mucha frecuencia que los sistemas con descansos largos son agroecosistemas "conservacionistas" por mantener extensiones importantes en sucesión. Esta visión está asociada a la idea de que los

agroecosistemas más tradicionales son más amigables para la biodiversidad. En el contexto actual, donde el avance de la agricultura constituye una de las mayores amenazas para la conservación del páramo, Sarmiento *et al.* (2002)

se plantearon analizar cuál tipo de sistema agrícola ofrece más oportunidades para lograr el mejor compromiso entre la conservación de la biodiversidad y la obtención de una ganancia económica para los productores de papa. Con este fin calcularon cuál sería la diversidad del valle de Las Piñuelas en Gavidia bajo vegetación natural y bajo diferentes escenarios de manejo, tales como sistemas con descansos de distinta duración, combinaciones espaciales de sistemas intensivos y con descansos largos y el uso de agricultura intensiva dejando diferentes proporciones de páramo sin cultivar. La diversidad del valle fue calculada extrapolando la información obtenida de la abundancia de cada especie en parcelas de diferentes edades, según la proporción del valle asignada a cada etapa sucesional, a parcelas cultivadas y a páramo sin cultivar en cada escenario. También en cada uno de estos escenarios se calculó la rentabilidad económica del cultivo de papa, considerando los costos de producción y el rendimiento así como la influencia del descanso sobre la recuperación de la fertilidad en el sistema con descansos.

En teoría, un sistema con descansos largos podría mantener una biodiversidad equivalente o aun mayor que la del ecosistema natural, gracias a la coexistencia espacial de diferentes etapas sucesionales en el mosaico del paisaje. Sin embargo, los resultados de Sarmiento *et al.* (2002) muestran lo contrario: el valle cubierto con vegetación natural sería más diverso que con un sistema agrícola con descansos de 10 o de 5 años (Figura 8). Esto se explica considerando que la diversidad de las parcelas en sucesión es mucho menor que la del páramo no cultivado (Figura 3). Por otro lado, la mayoría de las especies que aparecen durante la sucesión están presentes en el páramo no cultivado, por lo que las parcelas en sucesión no incrementan el número de especies de la zona.

Desde el punto de vista de la rentabilidad económica del cultivo de papa, si bien en el sistema con descansos

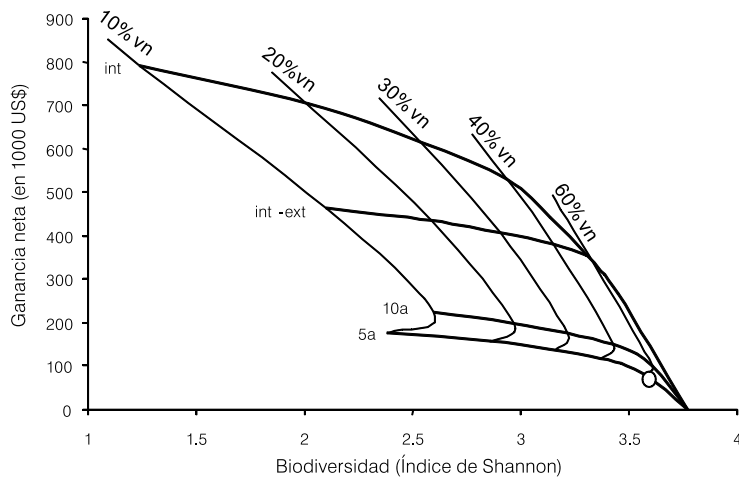


Figura 8. Relación entre la diversidad global del valle de las Piñuelas en el páramo de Gavidia y la rentabilidad económica del cultivo de papa para todo el valle, calculada con diferentes escenarios de manejo\*.

\*5a: descansos de 5 años de duración con dos años de cultivo, 10a: descansos de 10 años de duración con 2 años de cultivo, int-ext: franja de 150 m alrededor de la carretera cultivada con el sistema intensivo y el resto del valle con descansos de 10 años, int: todo el valle con agricultura intensiva. El círculo blanco indica el sistema actual de manejo (4,6 años de descanso promedio, 59% del valle con vegetación natural). Los porcentajes muestran isolíneas con igual porcentaje del valle mantenido bajo vegetación natural. Tomado de Sarmiento *et al.* (2002).

largos la productividad por parcela es alta, al permanecer la mayor parte de las parcelas en descanso, la producción a nivel de todo el valle es baja. Es decir que el sistema con descansos incide negativamente sobre la biodiversidad del páramo y al mismo tiempo, no es interesante desde el punto de vista económico. En el otro extremo, cultivar todo el valle intensivamente traería en principio una alta rentabilidad económica pero se eliminarían por completo las especies de páramo. En la Figura 8, vemos que la mejor alternativa para lograr un compromiso entre la conservación de la diversidad vegetal y la producción de papa sería cultivando partes del valle con agricultura intensiva dejando el resto bajo vegetación natural altamente diversa. Sin embargo, la intensificación tendría que estar basada en estrategias que no impliquen un aumento desmedido del uso de agroquímicos contaminantes y además regulando estrictamente el área a intensificar: es decir, una intensificación ambientalmente sustentable.

## IMPLICACIONES PARA LA RESTAURACIÓN Y LA CONSERVACIÓN DEL PÁRAMO

La síntesis realizada en este capítulo permite concluir que en sistemas con descansos largos, donde el disturbio agrícola es de corta duración y donde el paisaje en mosaico puede favorecer la colonización, la recupe-

ración del ecosistema páramo procede rápidamente, al menos en términos del espectro de formas de vida y de la composición de especies dominantes (sobre todo si se la compara con las tasas de regeneración de ecosistemas

forestales). Con base en una estimación de las tasas de cambio en la estructura de abundancias de las especies en la comunidad, Sarmiento *et al.* (2003) calcularon que son necesarios 30 años o tal vez un poco más para alcanzar una estructura de la comunidad similar a la del páramo no cultivado. Esto cuestiona la idea frecuente en la literatura (p.e. Janzen 1973; Luteyn 1992) de la baja *resiliencia* de la vegetación del páramo.

La buena aptitud como colonizadoras de algunas de las especies del páramo, como *E. schultzei* e *H. laricifolium*, contribuye a esta recuperación rápida, ya que se establecen desde las etapas serales tempranas y dominan la fisonomía de la vegetación después de 8 a 9 años. Estas especies dominantes pudieran ser consideradas especies clave, ya que contribuyen marcadamente a la restauración de la fisonomía y posiblemente al funcionamiento del ecosistema (al representar una proporción importante de la fitomasa, producción primaria y capacidad de retención de nutrientes del sistema). Desde este punto de vista, el uso de prácticas de restauración asistida en áreas sometidas a este tipo de agricultura pudiera no ser prioritaria (en términos de su relación costo-beneficio), siempre que se permita la recuperación natural de las áreas afectadas.

Sin embargo, debe tenerse en cuenta que la diversidad del ecosistema páramo no se recupera completamente durante la primera década, ya que un grupo importante de especies (24%) no colonizan las parcelas en sucesión. La necesidad de estudiar los factores que limitan la colonización y establecimiento de estas especies clasificadas como “exclusivas del páramo no cultivado”, así como el análisis del papel que cumplen estas especies en garantizar la estabilidad y funcionamiento del ecosistema emerge entonces como una prioridad para el diseño de estrategias de restauración y conservación del páramo.

En cuanto al suelo, los estudios reseñados sugieren que el disturbio agrícola tiene efectos negativos sobre propiedades como el N de la biomasa microbiana. Sin embargo, la estabilidad de la materia orgánica de los suelos del páramo le confiere cierta *resistencia* al disturbio pero, en contraste con la respuesta rápida de la vegetación, el tamaño de estos compartimientos edáficos muestra una baja *resiliencia* (con ausencia de diferencias significativas entre las diferentes etapas serales). Con fines de diseño de prácticas de restauración y conservación estos resultados sugieren las siguientes estrategias: a) el uso en actividades de monitoreo de indicadores sensibles a cambios en los procesos de ciclado de nutrientes

en lugar de indicadores relacionados con el tamaño total de los compartimientos (p.e. pH, grupos funcionales de la biota edáfica,  $\delta^{15}\text{N}$ ); b) la manipulación experimental de aspectos relacionados con interacciones simbióticas planta-suelo para evaluar su posible efecto sobre la velocidad de restauración sucesional de la vegetación y la fertilidad (p.e. micorrizas o especies fijadoras de N).

Otro tema que surge como prioritario para la investigación es si la rápida, aunque parcial, recuperación del ecosistema está ligada al tipo de disturbio que genera la agricultura con descansos largos. Desde este punto de vista, es clave analizar si la instalación de sistemas agrícolas más intensivos, con alto uso de agroquímicos y con períodos de cultivos más prolongados, que agoten el banco de semillas y tengan efectos más severos sobre la diversidad de la biota edáfica, permitirían esta recuperación rápida. Adicionalmente, debería evaluarse si el cultivo de parcelas más extensas o la eliminación de las zonas de vegetación natural entre parcelas (aumentando la distancia a las fuentes de semillas) retardaría el proceso de recuperación de la vegetación y la fertilidad edáfica. En este sentido es interesante la comparación con las sucesiones “detenidas” en áreas más secas de páramo, cultivadas con trigo durante varios siglos, donde el impacto sobre la vegetación y el suelo fue muy severo. En estos casos, la aplicación de prácticas de restauración asistida pareciera la única alternativa para la recuperación de la estructura y funcionamiento del ecosistema (Sarmiento & Smith, **este mismo volumen**).

Por otra parte, la marcada divergencia en las rutas sucesionales de la vegetación y la alta variabilidad espacial en la respuesta de parámetros edáficos enfatiza la necesidad de considerar explícitamente la heterogeneidad espacial característica de los ambientes de montaña en el diseño de programas de restauración y conservación (Sarmiento & Llambí 2004).

Además, como implicación para el diseño de estrategias de conservación, puede decirse que el pastoreo moderado no producirá un impacto marcado sobre la estructura de las comunidades ni una disminución marcada de la biodiversidad, aunque si tendrá efecto sobre la biomasa total, la cobertura vegetal y la incorporación de necromasa al suelo, cuyas consecuencias sobre la estabilidad del ecosistema, sobre todo a nivel del suelo, deben ser evaluadas.

En cuanto a los conflictos entre el uso agrícola del páramo y su conservación es claro que el sistema con descansos largos no es la mejor alternativa para el

manejo de los páramos (baja rentabilidad y niveles intermedios de diversidad en el paisaje). Mantener áreas bien conservadas y destinar otras a la agricultura más intensiva, con controles ambientales efectivos, pudiera dar mejor resultado que instaurar sistemas poco intensivos pero que mantienen un área grande del ecosistema parcialmente degradada.

Para finalizar, resulta interesante retomar la reciente síntesis de Cramer *et al.* (2007) sobre restauración en tierras de cultivo abandonadas. Partiendo de la idea de la existencia de diferentes tipos de umbrales en el proceso de degradación, estos autores sugieren que cuando el disturbio no ha sido severo, como en el páramo de Gavidia, el ecosistema no ha traspasado umbrales ni biológicos ni abióticos que requieran de una restauración asistida. Contrariamente, en las laderas trigueras abandonadas que se encuentran a unos pocos kilómetros, ambos umbrales se han superado y por lo tanto no se produce una recuperación espontánea. Lo interesante entonces desde el punto de vista de la ecología de la restauración sería poder identificar cuándo se han traspasado cada uno de estos umbrales y qué medidas se requieren en cada caso. Algunos indicadores que podrían utilizarse para establecer el nivel de intervención requerido podrían ser: la composición de la vegetación sucesional durante las primeras etapas y su tasa de cambio, el contenido de materia orgánica del suelo, la composición del banco de semillas, la existencia de un paisaje en mosaico que aumenta la resiliencia del sistema, etc.

Otro aspecto que debe ser abordado para el diseño de prácticas de restauración es el estudio de los posibles impactos del cambio climático global sobre la dinámica sucesional y la estabilidad de los páramos. La importante disminución en superficie de los páramos (y avance de los bosques) durante los períodos interglaciares en el pleistoceno, así como el acelerado proceso actual de retroceso de los glaciares en los Andes del norte, sugieren que de continuar las tendencias actuales de aumento en la temperatura, la estabilidad de la vegetación y los suelos de los páramos (dependiente en gran medida de la existencia de bajas temperaturas) pudiera verse amenazada en un futuro cercano.

Finalmente, los resultados sintetizados aquí resaltan los peligros, para el diseño de estrategias de conservación y restauración, de partir de suposiciones o generalizaciones basadas en estudios puntuales y extrapolaciones de ideas desde otros contextos (p.e. “el páramo es un ecosistema frágil de lenta recuperación” o “los agroeco-

sistemas con descansos son una estrategia sustentable y conservacionista porque están basados en conocimiento ancestral”). Por el contrario, la experiencia acumulada en el Valle de Gavidia en estas dos décadas enfatiza la importancia de realizar estudios detallados que integren enfoques poblacionales, ecofisiológicos, comunitarios y ecosistémicos para una comprensión más cabal de los mecanismos ecológicos relacionados con el impacto del uso de la tierra sobre la estructura, funcionamiento y capacidad de recuperación de estos ecosistemas únicos en el planeta.

## AGRADECIMIENTOS

Quisiéramos agradecer al CDCHT de la ULA, a la Unión Europea (Proyecto Tropandes), al IFS y al FONACIT (F-2002000424), por los financiamientos recibidos para desarrollar esta línea de investigación. Numerosos colegas nos han apoyado y acompañado en esta aventura paramera, entre los que no podemos dejar de mencionar a M. Monasterio, J. K. Smith, T. Carballas, D. Acevedo, S. González, P. Bottner, MM Coûteaux, B Saugier, A. Escalona, Y. Martineau, F. Rada, M. Montilla, R. Herrera y A. Aranguren. Además han participado un grupo entusiasta de tesis de pre y postgrado. Asimismo el personal técnico del ICAE fue pieza clave en el trabajo de campo y laboratorio (N. Márquez, Z. Méndez, F. Guillen y D. Dugarte). Finalmente, vaya nuestro mayor agradecimiento a la comunidad de Gavidia por su receptividad y por las grandes amistades que en estos años se forjaron y consolidaron.

## BIBLIOGRAFÍA

- Abadín J, S González, L Sarmiento, M Villar & T Carballas. 2002. Successional dynamics of soil characteristics in a long fallow agricultural system of the high tropical Andes. *Soil Biology and Biochemistry* 34: 1739-1748.
- Abreu Z. 2004. *Aspectos del ciclado de nitrógeno en un sistema agrícola con descansos largos de los páramos venezolanos*. Tesis de Maestría. Postgrado de Ecología Tropical. ICAE. Facultad de Ciencias. Mérida: Universidad de los Andes.
- Abreu Z, LD Llambí & L Sarmiento. 2008. Sensitivity of soil restoration indicators during páramo succession in the High Tropical Andes: chronosequence and permanent plot approaches. *Restoration Ecology*. 17: 619-628.
- Aranguren A & M Monasterio. 1997. Aspectos de la dinámica del nitrógeno de parcelas con diferentes tiempos de des-



- cancho en el Páramo de Gavidia (Andes venezolanos). En: Libermann M & C Baied, eds. *Desarrollo sostenible de ecosistemas de montaña: Manejo de áreas frágiles en los Andes*. Universidad de las Naciones Unidas y otras instituciones, 171-179.
- Bazzaz FA. 1996. *Plants in changing environments: linking physiological, population and community ecology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Berbesí N. 1990. *Estrategias de asignación de biomasa y nutrientes, en un gradiente sucesional, en plantas del páramo andino*. Tesis de grado. Facultad de Ciencias. Mérida: Universidad de los Andes. 148 pag.
- Carter MR. 2002. Soil quality for sustainable land management: organic matter and aggregation interactions that maintain soil functions. *Agronomy Journal* 94: 38-47.
- Cramer VA, RJ Hobbs & RJ Standish. 2007. What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trend in Ecology and Evolution* 23: 104-112.
- Connell JH & RO Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Coûteaux MM, L Sarmiento, P Bottner, D Acevedo & JM Thiery. 2002. Decomposition of standard plant material along an altitudinal transect (65-3968 m) in the tropical Andes. *Soil Biology and Biochemistry* 34: 69-78.
- Ferweda W. 1987. *The influence of potato cultivation on the natural bunchgrass páramo in the Colombian Cordillera Oriental*. Internal report no. 220. Hugo de Vries Laboratory. Amsterdam: University of Amsterdam.
- Finegan B. 1984. Forest Succession. *Nature* 312: 109-114.
- González S. 2004. *Microbiota edáfica de los Andes tropicales*. Tesis de Doctorado. Santiago de Compostela: Universidad de Santiago de Compostela. 266 pag.
- Greig-Smith P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. Berkeley: University of California Press.
- Gregorich EG, MR Carter, DA Angers, CM Monreal & BH Ellert. 1995. Towards a minimum data set to assess soil organic matter quality in agricultural soils. *Canadian Journal of Soil Science* 74: 367-385.
- Grime JP. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester: John Wiley and Sons. 222 p.
- Hedberg I & O Hedberg. 1979. Tropical-alpine life-forms of vascular plants. *Oikos* 33: 297-307.
- Hervé D. 1994. Respuesta de los componentes de la fertilidad del suelo a la duración del descanso. En: Hervé D, D Genin & G Riviere, eds. *Dinámicas del descanso de la tierra en los Andes*. La Paz: IBTA-ORSTOM, 155-169.
- Jaimes V. 2000. *Estudio ecológico de una sucesión secundaria y de los mecanismos de recuperación de la fertilidad en un ecosistema de páramo*. Tesis de Maestría. Postgrado de Ecología Tropical. Facultad de Ciencias. Mérida: Universidad de los Andes.
- Jaimes V & L Sarmiento. 2002. Regeneración de la vegetación de páramo después de un disturbio agrícola en la Cordillera Oriental de Colombia. *Ecotrópicos* 15: 61-74.
- Janos DP. 1980. Mycorrhizal influence on tropical succession. *Biotropica (supl)* 12: 56-64.
- Janzen D. 1973. Rate of regeneration after tropical high elevation fire. *Biotropica* 5: 117-122.
- Lavelle P & A Spain. 2005. *Soil Ecology*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 654 p.
- Llambí LD & L Sarmiento. 1998. Biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria de los páramos venezolanos. *Ecotrópicos* 11: 1-14.
- Llambí LD, M Fontaine, F Rada, B Saugier, & L Sarmiento. 2003. Ecophysiology of dominant plant species during secondary succession in a high Andean páramo ecosystem. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 35: 447-453.
- Llambí LD, R Law & A Hodge. 2004. Temporal changes in local spatial structure of late-successional species: establishment of a caulescent rosette plant. *Journal of Ecology* 92: 122-131.
- Luteyn JL. 1992. Páramos: why study them? En: Balslev H & JL Luteyn, eds. *Páramos: an Andean ecosystem under human influence*. London: Academic Press, 1-14.
- Martineau Y & B Saugier. 2007. A process-based model of old field succession linking ecosystem and community ecology. *Ecological Modelling* 204: 399-419.
- McCook LJ. 1994. Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio* 110: 115-147.
- McIntosh RP. 1995. *The background of ecology: concept and theory*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Molinillo, M. & M. Monasterio. 1997. Pastoralism in páramo environments: practices, forage, and impact on vegetation in the Cordillera of Mérida, Venezuela. *Mountain Research and Development* 17(3): 197-211.
- Monasterio M. 1980a. Poblamiento humano y uso de la tierra en los altos Andes de Venezuela. En: Monasterio M, ed. *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Mérida: Editorial de la Universidad de Los Andes, 170-198.
- Monasterio M. 1980b. Las formaciones vegetales de los páramos venezolanos. En: Monasterio M, ed. *Estudios Ecológicos en los páramos andinos*. Mérida: Ediciones de la Universidad de los Andes, 93-159.
- Monasterio M & L Sarmiento. 1991. Adaptive radiation of *Espeletia* in the cold Andean tropics. *Trends in Ecology & Evolution* 6(12): 387-391.
- Monasterio M & M Molinillo. 2003. Venezuela. El Paisaje y su Diversidad. En: Hofstede R, P Segarra & P Mena, eds. *Los páramos del mundo. Atlas mundial de los páramos*. Quito: Global Peatland Initiative/NC-IUCN/EcoCiencia, 205-236.
- Monasterio M, M Molinillo, L Romero & LD Llambí. 2003. Los páramos de Mérida como Reserva de Biosfera. *Ambiente* 25: 44-47.
- Montilla M, R Herrera & 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, R Herrera & M Monasterio. 2002a. Influencia de los periodos de descanso sobre la distribución vertical de raíces, micorrizas arbusculares y pelos radicales en páramos andinos venezolanos. *Ecotrópicos* 15: 85-98.

- Montilla M, M Monasterio & L Sarmiento. 2002b. 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 del Páramo de Gavidia, Mérida, Venezuela*. Tesis de grado. Facultad de Ciencias. Mérida: Universidad de los Andes.
- Morales J & L Sarmiento. 2002. Dinámica de los macroinvertebrados edáficos en relación con la vegetación en una sucesión secundaria en el páramo venezolano. *Ecotrópicos* 15: 99-110.
- Morales S. 1995. *Actividad micorrízica y diversidad de gromales en parcelas de diferentes estadios sucesionales en el Páramo de Gavidia, Venezuela*. Tesis de grado. Facultad de Ciencias. Mérida: Universidad de los Andes.
- Moreno C & LE Mora-Osejo. 1994. Estudio de los agroecosistemas de la región de Sabaneque (Municipio de Tusa, Cundinamarca) y algunos de sus efectos sobre la vegetación y el suelo. En: Mora-Osejo LE & H. Sturm, eds. *Estudios ecológicos del páramo y el bosque altoandino, Cordillera Oriental de Colombia*. Bogotá: ACCEF. Colección J. A. Lleras. No. 6, 563-581.
- Muller CH. 1952. Plant succession in Arctic heath and tundra in northern Scandinavia. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 79: 296-309.
- Ortuño T, S Beck & L Sarmiento. 2006. Dinámica sucesional de la vegetación en un sistema agrícola con descanso largo en el Altiplano boliviano. *Ecología en Bolivia* 41: 40-70.
- Peet RK & NL Christensen. 1980. Succession: a population process. *Vegetatio* 43: 131-140.
- Pestalozzi H. 2000. Sectoral fallow systems and the management of soil fertility: the rationality of indigenous knowledge in the High Andes of Bolivia. *Mountain Research and Development* 20: 64-71.
- Rees M, R Condit, M Crawley, S Pacala & D Tilman. 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science* 293: 650-655.
- Salgado-Labouriau ML & C Schubert. 1977. Pollen analysis of a peat bog from Laguna Victoria (Venezuelan Andes). *Acta Científica Venezolana* 28: 328-332.
- Sarmiento L. 1995. *Restauration de la fertilité dans un système agricole à jachère longue des hautes Andes du Vénézuéla*. Ph.D. Thesis. Université de Paris XI. 237 p.
- Sarmiento L. 2000. Water balance and soil loss under long fallow agriculture in the Venezuelan Andes. *Mountain Research and Development* 20(3): 246-253.
- Sarmiento L. 2006. Grazing impact on vegetation structure and plant species richness in an old-field succession of the Venezuelan paramos. En: Spehn E, M Liberman & C Körner, eds. *Land Use Change and Mountain Biodiversity*. Boca Ratón: CRC Press LLC, 119-135.
- Sarmiento L & P Bottner. 2002. Carbon and nitrogen dynamics in two soils with different fallow times in the high tropical Andes: indications for fertility restoration. *Applied Soil Ecology* 19: 79-89.
- Sarmiento L, JK Smith & M Monasterio. 2002. Balancing conservation of biodiversity and economical profit in the high Venezuelan Andes: Is fallow agriculture an alternative? En: Körner C & E Spehn, eds. *Mountain biodiversity- A global assessment*. London: Parthenon Publishing, 285-295.
- Sarmiento L & LD Llambí. 2004. *Secondary succession in the high tropical Andes: monitoring in heterogeneous environments*. Proceedings of the first thematic workshop "Global Environmental and Social Change in Mountain Regions". Vienna: UNESCO, 57-67.
- Sarmiento L, LD Llambí, A Escalona & N Márquez. 2003. Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession of the high tropical Andes. *Plant Ecology* 166: 63-74.
- Sarmiento L & JK Smith. 2010. Restauración del ecosistema páramo en laderas degradadas por el sistema de producción triguero en los Andes venezolanos. En: *La restauración ecológica en Venezuela: fundamentos y experiencias*. Herrera F & Herrera I (Eds.) Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas, Venezuela. Pp. XXX-XXX.
- Smith JK. 1995. Die Auswirkungen der Intensivierung des Ackerbaus im Páramo de Gavidia – Landnutzungswandel an der oberen Anbaugrenze in den venezolanischen Anden. Tesis de grado. Bonn: Universidad de Bonn.
- Smith JK, L Sarmiento, M Monasterio. 2008. *Factors determining the cultivated area in a long fallow agricultural system of the Venezuelan Andes*. Manuscrito. Mérida: Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Universidad de los Andes.
- Svoboda J & G Henry. 1987. Succession in marginal arctic environments. *Arctic and Alpine Research* 19: 373-384.
- Tilman D. 1990. Constraints and trade-offs: towards a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58: 3-15.
- Ulrich B. 1987. Stability, elasticity, and resilience of terrestrial ecosystems with respect to matter balance. En: Schulze ED & H Zwölfer, eds. *Potentials and Limitations of Ecosystem Analysis*. Berlin: Springer-Verlag, 11-49.
- Urbanska KM. 1997. Restoration ecology of alpine and arctic areas: are the classical concepts of niche and succession directly applicable? *Opera Botanica* 132: 189-200.
- van der Hammen T & A Cleef. 1986. Development of the high Andean páramo flora and vegetation. En: Vuilleumier F & M Monasterio, eds. *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford: Oxford University Press. 53-201.
- Velásquez N. 2004. *Modernización agrícola en Venezuela: los valles altos andinos 1930 – 1999*. Caracas: Fundación Polar, 325 p.
- Wagner E. 1978. *Los Andes venezolanos. Arqueología y ecología cultural*. Ibero-Amerikanisches Archiv NF Jg. 4. HI.