

Tesis

QH 120
B47
e.2

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
CENTRO DE INVESTIGACIONES ECOLOGICAS
DE LOS ANDES TROPICALES (CIELAT)

11/2/90

ESTRATEGIAS DE ASIGNACION DE BIOMASA Y NUTRIENTES
EN PLANTAS DEL PARAMO ANDINO, EN UN GRADIENTE SUCESIONAL Y
SUS VARIACIONES ESTACIONALES.

BERBESI
CIENCIAS

U.L.A. CIENCIAS BIBLIOTECA

NIVEA BERBESI CH.

MERIDA, JULIO DE 1990.



INFORME DEL JURADO NOMBRADO POR EL CONSEJO DE LA FACULTAD DE CIENCIAS DE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES, PARA CONSIDERAR EL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO DE LA BACHILLER:

NIVEA M. BERBESI CH.

EN MERIDA, A LOS SEIS DIAS DEL MES DE JULIO DE MIL NOVECIENTOS NOVENTA, SE REUNIERON LOS PROFESORES: CARLOS ESTRADA, MAXIMINA MONASTERIO Y MARIO FARIÑAS, DEL DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA ASIGNADOS AL CENTRO DE INVESTIGACIONES ECOLOGICAS DE LOS ANDES TROPICALES (CIELAT), QUIENES FORMAN EL JURADO NOMBRADO POR EL CONSEJO DE FACULTAD PARA REVISAR EL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO QUE SOBRE EL TEMA: "ESTRATEGIAS DE ASIGNACION DE BIOMASA Y NUTRIENTES EN PLANTAS DEL PARAMO ANDINO, EN UN GRADIENTE SUCESIONAL Y SUS VARIACIONES ESTACIONALES", PRESENTO LA BACHILLER NIVEA M. BERBESI CH., PARA OPTAR AL TITULO DE:

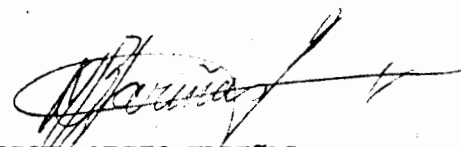
LICENCIADO EN BIOLOGIA

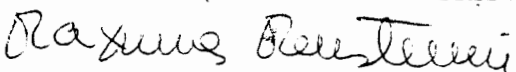
EN LA FACULTAD DE CIENCIAS DE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES; ACTÓ SEGUIDO SE PROCEDIO A OIR LA EXPOSICION QUE SOBRE EL TEMA ARRIBA MENCIONADO HIZO LA BACHILLER NIVEA M. BERBESI CH. DESPUES DEL CORRESPONDIENTE INTERROGATORIO, EL JURADO PROCEDIO A DELIBERAR LA CALIFICACION DEL TRABAJO SOMETIDO A SU CONSIDERACION.

FINALMENTE EL JURADO LO DECLARO APROBADO Y RECOMENDADO PARA SU PUBLICACION CON UNA CALIFICACION DE DIECIOCHO (18) PUNTOS.

EN FE DE LO CUAL FIRMAN


PROF. CARLOS ESTRADA


PROF. MARIO FARIÑAS


PROF. MAXIMINA MONASTERIO

Si tan sólo pudiera detener mi diálogo interno vería a la naturaleza tal cual es, entonces la comprensión de todos sus procesos estaría allí ante mis ojos, y el sumergirme en esa actividad contemplativa me brindaría la verdad absoluta..... pero eso no lo puedo hacer y, tal vez nunca lo logre sólo se que existe esa posibilidad. Sin embargo, dedico este trabajo que no es más que una pequeñísima aproximación a la realidad, este trabajo forjado entre la lucha de mi ser conflictivo, la fría y racional formación científica que he recibido y una visión casi mística de la realidad, a la memoria de mi padre Francisco Javier Berbesí y a todos aquellos seres que son dueños de mi amor y de mi lealtad.

A todos ellos

Dirijo mi agradecimiento a mi tutor el Profesor Carlos Estrada y a la Profesora Maximina Monasterio por haberme brindado su apoyo y su confianza en el momento más oportuno; a los Profesores Oswaldo Vallejos y Mario Farías por su colaboración en el procesamiento de la información y en el análisis estadístico; al equipo de trabajo del proyecto "Sucesión Regeneración y Estabilidad de Ecosistemas y Agroecosistemas de Paramo" y a los siguientes organismos así como también al personal técnico que colaboró en la consecución de este trabajo, FONAIAP región Mérida, Laboratorio de Suelos de la Escuela de Geografía Facultad de Ciencias Forestales ULA, y a SUMA Sistema Unificado de Computación Aplicada, Facultad de Ciencias ULA.

Este trabajo de investigación fue realizado en el Centro de Investigaciones Ecológicas de Los Andes Tropicales (CIELAT), de la Facultad de Ciencias ULA, y fue dirigido por el Profesor Carlos Estrada. Forma parte de los siguientes proyectos de investigación: "Sucesión, Regeneración y Estabilidad de Ecosistemas y Agroecosistemas de Páramo" el cual es financiado por la UNESCO; "Estrategias Adaptativas en la Flora de Alta Montaña Andina, Variación Altitudinal y Latitudinal y su Correspondencia con Gradientes Ecoclimáticos" financiado por la Red Latinoamericana de Botánica.

INDICE

A.- ESTRATEGIAS Y ASIGNACION DE RECURSOS EN LA SUCESION ECOLOGICA UNA APROXIMACION GLOBAL.	
1.- Introduccion.....	1
2.- Produccion primaria y acumulacion de biomasa.....	7
3.- Estrategias, plasticidad y respuestas fenotipicas.....	7
4.- Asignacion de biomasa.....	11
4.1.- Principio de asignacion estrategica.....	12
4.2.- Asignacion del recurso crucial.....	13
5.- Ciclos de vida y patrones de asignacion.....	15
5.1.- Patrón de asignacion de una especie anual.....	16
5.2.- Patrón de asignacion de una perenne herbacea.....	17
5.3.- Patrón de asignacion de una perenne leñosa.....	18
5.4.- Patrón de asignacion en tres especies de <i>Lupinus</i>	18
5.5.- Patrón de asignacion de biomasa en <i>Hypericum laricifolium</i> y en <i>Acaena cylindrostachya</i>	19
6.- Sucesion ecologica. Distribucion de la energia y los recursos.....	21
6.1.- Mecanismos de replazo.....	21
6.2.- Tendencias generales en una sucesion.....	22
6.3.- Patrones de asignacion durante una sucesion y respuestas adaptativas.....	22
6.4.- Sucesion secundaria y patrones de asignacion de biomasa y nutrientes en agroecosistemas tropicales.....	28
B.- SUCESION ECOLOGICA Y ESTRATEGIAS EN PLANTAS DE LOS PARAMOS ANDINOS.....	31

1.- Un Caso de Estudio: El Páramo de Gavidia.....	32
2.- Características generales del área de estudio.....	34
2.1.- Localización geográfica.....	34
2.2.- Geomorfología y geología.....	34
2.3.- Clima.....	35
2.4.- Vegetación.....	36
3.- Metodología.....	38
3.1.- Selección de las parcelas que representan la sucesión...	38
3.2.- Selección de las especies dominantes.....	39
3.3.- Diseño muestral.....	40
3.4.- Cosecha y procesamiento de biomasa.....	40
3.5.- Procesamiento del material vegetal para los análisis de nutrientes.....	42
3.6.- Procesamiento de la información.....	43
4.- Resultados de los análisis de biomasa y carbono.....	46
4.1.- Parcela de 1 año.....	46
4.2.- Parcela de 6 años.....	47
4.3.- Parcela de 12 años.....	49
4.4.- Parcela de 16 años.....	51
4.5.- Comparación de los patrones de asignación entre parcelas..	54
4.6.- Relaciones entre diferentes compartimentos vegetales....	56
4.6.1.- Relación biomasa Aérea/Biomasa Subterránea (Baé./BS).	56
4.6.2.- Relación Biomasa Asimilatoria Hojas/Biomasa Total... (BAH/BT).....	58
4.6.3.- Relación Necromasa/Biomasa Total (N/BT).....	59

4.6.4.- Relación Biomasa Reproductiva/Biomasa Total (BR/BT) ..	61
4.6.5.- Relación Biomasa Asimilatoria Hojas/Biomasa No Asimilatoria (BAH/BNA)	62
5.- Resultados de los Análisis de Nutrientes	64
5.1.- Parcela de 1 año	64
5.2.- Parcela de 6 años	67
5.3.- Parcela de 12 años	68
5.4.- Parcela de 16 años	71
5.5.- Cantidades relativas y absolutas de nutrientes por individuo de cada especie en ambas épocas	73
5.6.- Cantidad de nutrientes en las especies por unidad de área	76
5.7.- Tendencia de los nutrientes a lo largo de la sucesión ..	79
5.8.- Patrones de asignación de nutrientes entre especies	82
5.8.1.- Patrón de asignación de nitrógeno	82
5.8.2.- Patrón de asignación de potasio	85
5.8.3.- Patrón de asignación de fósforo	87
5.8.4.- Patrón de asignación de calcio	89
5.8.5.- Patrón de asignación de magnesio	92
5.9.- Tendencias Generales	95
6.- Discusión General	108
7.- Conclusiones	135
8.- Bibliografía	139
9.- Apéndice	149

1.- INTRODUCCION

La visión de la naturaleza como un sistema generó el concepto de Ecosistema. Este concepto maneja como idea principal la interacción de los organismos vivos, animales y plantas con el ambiente que los rodea; así la dinámica que origina la interacción entre estos dos tipos de factores determina el éxito y la supervivencia de los ecosistemas.

El ambiente actúa a través de los intercambios de energía y materiales que ocurren dentro de los sistemas ecológicos. Algunos componentes del ambiente operan continuamente, algunos en forma cíclica y otros ocasionalmente o al azar. En el lapso de un tiempo dado, varios componentes pueden actuar simultáneamente pero por vías diferentes; el efecto puede ser de carácter universal en el cual todos los organismos están involucrados o puede ser específico de un único individuo o de un carácter genotípico. Dentro de los principales componentes del ambiente la radiación solar constituye un elemento muy importante, ésta es capturada en el proceso de fotosíntesis y posteriormente es transportada a través de otros procesos a todo el sistema contribuyendo así al balance de calor y materiales del mismo. Este último punto incluye la dinámica del agua y los nutrientes tales como nitrógeno, fósforo, calcio y otros, así como también el intercambio de gases que participan en la fotosíntesis y en la respiración. Este complejo de interrelaciones indica que en términos de funcionamiento se debe pensar en el ecosistema como un todo en el cual interviene su estructura, flujos de energía, ciclos de minerales, niveles tróficos etc. (Billings, 1974).

Sobre un área nueva recién expuesta la actividad del

ecosistema puede iniciarse con la colonización y posteriormente con el desarrollo de una serie de etapas sucesionales estructurándose así una comunidad que alcanzará una estabilidad y relativa y que finalmente puede llegar a su fin al ser destruida por agentes climáticos, geológicos, biológicos o humanos.

En los ecosistemas que ya han alcanzado una etapa de estabilidad o madurez un elemento importante y que forma parte del componente biológico lo constituye el hombre y la actividad producida por él: en la actualidad con el uso de altas tecnologías su participación domina sobre casi todos los ecosistemas, así encontramos que su efecto sobre el ambiente natural modifica su estructura y funcionamiento. La participación del hombre es relevante en los sistemas ecológicos que han sido sometidos a actividades agrícolas; en estos casos el ambiente modificado genera en la comunidad o comunidades previamente afectadas una dinámica sucesional a través de la cual se restablecen los atributos y funciones del ecosistema.

Concerniente a esto y de interés particular en este trabajo, Odum (1960) y posteriormente otros autores señalan el restablecimiento de la diversidad de las especies vegetales a través del cambio en comunidades sometidas a procesos sucesionales, observándose claramente un aumento de ésta a medida que el ecosistema avanza hacia un estado de madurez. Este incremento en la diversidad involucra cambios en las formas de vida de las especies que van apareciendo en el transcurso de la sucesión en la cual se observa que las especies colonizadoras, normalmente herbáceas anuales, son substituidas por especies

herbáceas perennes, éstas por perennes leñosas como arbustos y éstos por árboles, en el caso de sucesiones en las que la comunidad vegetal en su etapa madura es un bosque (aunque los mecanismos de reemplazo en otros ecosistemas sucesionales no son exactamente en este orden) hasta estructurarse una comunidad más compleja.

En la actualidad los numerosos estudios hechos en base a este temà han logrado reunir información muy valiosa que avala las nuevas investigaciones pudiéndose enfocar éstas desde diversos puntos de vista. Uno de ellos puede ser el estudio comparativo entre especies de formas de vida diferentes que aparecen en las distintas etapas de la sucesión, abordando por ejemplo las estrategias de asignación de energía y recursos, y las estrategias reproductivas. Según Lepart y Escarre (1983) un aspecto importante en la comprensión de los mecanismos de la sucesión es la gran variedad de respuestas de los organismos al medio; en la actualidad se ha acentuado el interés en el conocimiento de las características biológicas de las especies dirigiendo la atención principalmente a la modificación de las estrategias de las mismas a lo largo de la sucesión.

Otros investigadores como Schulze (1982) y Doust (1980) manifiestan la necesidad de hacer estudios comparativos entre especies de formas de vidas distintas que exploten hábitats diversos y sin que sea necesario que esten emparentados taxonómicamente. Para Schulze (1982) "Parte de las investigaciones ecológicas han dirigido sus esfuerzos a la comprensión de ciertos procesos en las plantas para pocas especies mientras que los estudios comparativos han sido

olvidados; la información disponible en plantas silvestres es bastante limitada y ha sido frecuentemente restringida a pocos estudios.

En lo que respecta a los estudios de las sucesiones secundarias en los trópicos, las investigaciones se han realizado principalmente en la selva húmeda tropical y en las sabanas; existe poca información sobre este tema en los ecosistemas y agroecosistemas de alta montaña tropical, así mismo ocurre con los estudios de las estrategias de asignación de energía y recursos o con los estudios de estrategias reproductivas para las especies propias de estos ecosistemas, por lo que se hace necesario y pertinente dirigir esfuerzos hacia este tipo de investigaciones.

El presente trabajo está enmarcado dentro de una problemática sucesional originada por actividades agrícolas, forma parte del proyecto "Sucesión, Regeneración y Estabilidad de Ecosistemas y Agroecosistemas de Páramo" (Monasterio y Garay, 1987) proyecto que se desarrolla en el Centro de Investigaciones Ecológicas de Los Andes Tropicales (CIELAT) en el Páramo de Gavidia. Sus objetivos principales son caracterizar las estrategias de asignación de biomasa y nutrientes en especies características de diferentes etapas de la sucesión. Para cumplir con estos objetivos se dirigió la atención al estudio de nueve especies distribuidas en cuatro parcelas que representan diferentes etapas de la sucesión y se trató de responder a las siguientes preguntas:

- ¿Cuáles son las estrategias de asignación de biomasa y

nutrientes en nueve especies de plantas distribuidas a lo largo de un gradiente sucesional en el Páramo de Gavidia ?.

- ¿Existe diferencia estacional en los patrones de asignación de dichas especies ?.

- ¿Alguna de estas especies contribuye con un elemento nutriente en particular al sistema ?.

La revisión y comprensión de las ideas clásicas y de los trabajos recientes realizados sobre este tema sustentarán el problema planteado a través de dichas preguntas. Para ello en el punto uno de esta revisión se formulará brevemente el concepto de producción primaria neta para lograr así introducir el término acumulación de biomasa. El punto siguiente tratará de abordar las estrategias y las respuestas plásticas frente al ambiente, puntos estos de gran importancia ya que de ellos depende la adaptabilidad y el éxito de las plantas. A continuación se mencionarán las ideas clásicas concebidas por Harper (1967) sobre los problemas de asignación de biomasa, se definirá el Principio de Asignación Estratégica desarrollado por Cody (1966) y se discutirá la importancia de el o los elementos cruciales que participan en este proceso. Una vez aclarados estos puntos se ilustrarán los patrones de asignación de biomasa y nutrientes en formas de vida y ambientes diferentes. La siguiente sección abordará el concepto de sucesión ecológica, las tendencias generales de los atributos y funciones de los ecosistemas y por supuesto la evolución de los patrones de asignación de energía y recursos dentro de esta dinámica. Por último punto enfocará estos mismos procesos en agroecosistemas tropicales para lograr así, partiendo de una situación ecosistémica general, ubicar el

trabajo dentro de la problemática y el ambiente específico que le
corresponde.

2.- Producción primaria y acumulación de biomasa.

La radiación solar es captada por las plantas y transformada por los procesos químicos a través del proceso de fotosíntesis. La producción primaria bruta es la cantidad total de energía fijada (PPB), una parte de la energía fijada se disipa como consecuencia del proceso de respiración celular (R) que abastece de energía a la planta para que ésta lleve a cabo sus actividades metabólicas. La producción primaria bruta menos la respiración es igual a la producción primaria neta (PPN), es decir $PPB - R = PPN$ que es la energía almacenada en las plantas o biomasa. Barbour et al (1980) denominan fitomasa a la cantidad de peso seco de material vegetal presente en un tiempo dado, para estos mismos autores la medida y la comprensión de los factores que controlan la acumulación de biomasa son básicos en la comprensión de la dinámica de las comunidades; ya que comunidades diferentes presentan diferencias en la transformación de la energía solar a biomasa vegetal.

Por otra parte la biomasa acumulada puede ser expresada en términos de carbono asimilado. La asignación de carbono en plantas de diferentes formas de vida está estrechamente relacionada con la dinámica del agua y con el balance de los nutrientes; aunque estas características funcionales no son aún comprendidas completamente, se sabe que bajo diferentes condiciones ambientales se establecen ventajas competitivas y limitaciones en el crecimiento (Schulze 1982).

3.- Estrategias, plasticidad y respuestas fenotípicas.

La vida de los organismos está predeterminada por el genotipo del cual dependen una serie de formas posibles de desarrollo cuya expresión y evolución está controlada por las condiciones ambientales a las cuales los organismos están expuestos (Harper y Ogden 1970).

Las estrategias, consideradas como el grupo de características similares o análogas que se observan en forma repetida entre especies y poblaciones y que permiten que éstas presenten comportamientos ecológicos semejantes (Grime, 1979, 1982); y las tácticas, modificaciones en las estrategias genotípicas según Harper y Ogden (1970), o grupos de rasgos coadaptados resultado del proceso de selección natural que permiten a las poblaciones resolver problemas ecológicos particulares según Stearns (1976), así como la expresión del ciclo de vida y la ontogenia del fenotipo (Harper y Ogden 1970), permiten la adaptabilidad y el éxito de los organismos frente al medio ambiente en el cual se desarrollan.

En las plantas superiores estas series de características se manifiestan a través de respuestas plásticas; la plasticidad fenotípica representa la evolución de dichas respuestas frente al ambiente, la función principal de ésta es facilitar la explotación del ambiente en el cual se desarrollan las especies, así como también proveer protección para otros. Las variaciones en la expresión de las características de un genotipo único como respuesta al ambiente son una medida de su plasticidad. La plasticidad fenotípica de un carácter es específica en relación a un ambiente en particular (Bradshaw, 1965). El proceso de selección permite a las poblaciones disponer de una combinación

de caracteres o de rasgos que pueden maximizar su éxito ecológico bajo distintas situaciones ambientales (sin embargo, no hay garantía de que la táctica alcanzada sea la óptima) (Stearns, 1979).

La plasticidad juega un papel muy importante en la adaptación de las plantas ya que éstas durante su ciclo de vida pasan por varias fases. Aún experimentando el mismo tipo de hábitat, estadios juveniles y maduros están sujetos a formas diferentes de selección ya que diversos tamaños y funciones responden en forma diferente a una misma presión selectiva.

Se observa que de un estadio a otro ocurren cambios radicales en la estructura fisiológica en aspectos tales como los requerimientos nutritivos y en general en su ecología; este hecho es diferente para cada especie de planta según sea su ciclo de vida (Grime, 1979). Así, se puede afirmar que tanto para animales como para las plantas el ciclo de vida y la forma de crecimiento de los organismos son el resultado de la selección natural que actúa sobre el programa de asignación de recursos maximizando su adaptabilidad (Doust, 1980). De este modo se justifican las diversas formas de desarrollo que han sido posible debido a las variaciones del programa genotípico.

El crecimiento vegetativo en general depende de la disponibilidad y suministro de los recursos esenciales hacia cada órgano de la planta y el crecimiento de las diferentes estructuras parece ser una función de la competencia entre los órganos por varios recursos como, carbono, fósforo, nitrógeno, etc (Harper y Odgen, 1970; Doust, 1980).

Los cambios en las condiciones ambientales afectan la disponibilidad de los recursos y la adaptación a estos cambios se consigue a través de las respuestas fenotípicas, en estos casos se alteran las tasas de crecimiento, los patrones de distribución de materia seca, el esfuerzo reproductivo, la proporción raíces/vástagos, etc (Harper y Odgen, 1970; Abrahamson y Gadgil, 1973; Doust, 1980).

De tal manera que el éxito real de las especies depende de la manera como aprovechan y reparten los recursos que explotan. Por ejemplo, cuando especies diferentes compiten por luz, el peso, tamaño y morfología de las hojas son críticos. En relación a esto Abrahamson y Gadgil (1973), argumentan que cuando la luz es un factor limitante la forma de crecimiento de las especies competidoras dominantes es determinante. En este caso las respuestas de la planta pueden ser:

- a) Asignar más biomasa para el crecimiento de los tallos de tal manera que las plantas puedan evadir la sombra.
- b) Asignar más biomasa a las hojas, de tal manera que el área foliar aumente y por lo tanto la intercepción de luz. En estos casos las proporciones de estos órganos varían con respecto a la biomasa total.

En cuanto a las respuestas que presentan las plantas en hábitats poco maduros o inestables, muy alterados o en las primeras etapas de una sucesión, sabemos que éstas asignan una gran proporción de su biomasa total a estructuras reproductivas mientras que en hábitats estables, no alterados o en las últimas etapas de una sucesión, la asignación hacia este tipo de órganos disminuye (Abrahamson y Gadgil, 1973; Abrahamson, 1979). Este

hecho puede explicarse y fundamentarse en la teoría de MacArthur (1962) y MacArthur y Wilson (1967) (en Hickman 1975), según la cual los organismos que explotan hábitats inestables tienden a ser estrategias-r, presentando una gran capacidad reproductiva, mientras los organismos que explotan hábitats estables son estrategias-k con una capacidad mayor para competir por recursos que se traduce en un costo sobre su potencial reproductivo.

En cuanto al tipo de estrategias se sabe que éstas difieren dependiendo del ciclo de vida de las plantas ya sean anuales, bienales o perennes, y por lo tanto los patrones de asignación también. Por ejemplo, las perennes policárpicas poseen un amplio rango de estrategias de las cuales las más relevantes es poseer reproducción sexual y vegetativa; el carácter perenne es alcanzado mediante el almacenamiento de energía y recursos en órganos especiales.

Grime (1979) desarrolla una clasificación de estrategias entre las que se incluyen diversas formas de vida, considerando básicamente el stress producido por varios factores y las perturbaciones en el medio por la acción natural o por causas antrópicas.

4.- Asignación de biomasa.

Es Harper (1967, 1977) quien introduce el estudio de las estrategias reproductivas en términos de asignación de biomasa dentro de la planta, para ello hace una serie de planteamientos acerca de como varia la proporción de la producción total de la planta asignada a la reproducción bajo diferentes condiciones

tanto de orden biológico como de orden climático o físico-ambiental. Otros planteamientos se refieren al costo y al beneficio tanto de la reproducción sexual como de la vegetativa, y cual es el recurso más importante cuando se comparan patrones de asignación. Esta serie de preguntas fueron adoptadas posteriormente en numerosos estudios, de tal manera que Mooney (1972) argumenta que a través de las respuestas de esas preguntas y también de la comprensión de cómo diferentes plantas obtienen y asignan sus recursos se puede predecir el éxito frente a las diversas presiones ambientales a las cuales las plantas están normalmente sometidas.

4.1.- Principio de asignación estratégica.

El concepto de asignación de recursos está basado en la idea de que hay una conexión entre la adaptabilidad y la asignación de algún recurso crucial (Abrahamson y Caswell, 1982) y que diferentes estructuras o actividades son alternativas, es decir que el crecimiento en alguna estructura como resultado de la selección será compensado por la disminución o pérdida de otra. Así, la estimulación fisiológica de una estructura o actividad inhibirá la expresión de otra; en plantas monocárpicas, por ejemplo, el crecimiento vegetativo es detenido para el momento de la floración.

Cody (1966) desarrolla el concepto de Principio de Asignación; los organismos bajo selección natural optimizan la distribución de energía y tiempo aprovechable, normalmente limitados de forma que maximicen su adaptabilidad (Harper, 1977). Argumenta además que la vía por la cual un organismo asigna la

energía para fines tales como la reproducción, contribución a la capacidad competitiva, evasión a los predadores, es una característica de importancia ecológica y evolutiva, y usa el término Principio de Asignación para expresar esta idea. Los organismos disponen para sus actividades de una cierta cantidad de tiempo y energía, por lo que manifiestan distintas respuestas y estrategias (Harper y Odgen, 1970).

En las plantas estas respuestas pueden representarse como:

a) la energía asignada a la producción de semillas y vástagos de origen vegetativo.

b) La energía invertida en producir estructuras no palatables, sustancias químicas para la defensa; espinas, etc.

c) Energía invertida en producir y distribuir a mayor altura las hojas para evadir la sombra, así como la producción de pecíolos largos y tallos altos y la producción de un sistema de raíces más eficiente (Harper, 1967).

4.2.- Asignación del recurso crucial.

En los trabajos de asignación de recursos es muy importante la identificación del recurso crucial, este puede ser la biomasa, la energía o los nutrientes esenciales. Para Cody (1966) la energía y el tiempo son los elementos cruciales más importantes. Aunque el tiempo no se asigne no obstante, es un elemento muy importante en todos los procesos de biosíntesis y mantenimiento de las plantas, ya que una fracción de la energía disponible es asignada a cada actividad distribuyéndose en el momento preciso (Barbour et al. 1980).

En hábitats específicos, otros recursos con un abastecimiento limitado pueden ser cruciales de tal manera que la asignación de estos a la planta será crítica, esos recursos pueden ser probablemente minerales, tales como fósforo, potasio, nitrógeno y en algunos casos trazas de otros elementos. Como la reproducción requiere de nutrientes minerales y las estructuras reproductivas no pueden aportar el abastecimiento necesario de tales nutrientes, entonces se puede pensar que la asignación de minerales puede ser más crucial que por ejemplo la asignación de energía.

En lo que se refiere a esto se piensa que la asignación de nutrientes es influida por la movilidad de ellos dentro de la planta (Abrahamson y Caswell, 1982; Benner y Bazzaz, 1988) y en algunos casos por la capacidad de las plantas de absorber de forma oportunista los nutrientes del suelo. Según Benner y Bazzaz (1988) los recursos deben ser primero acumulados para luego ser asignados; proceso este que depende del abastecimiento y la demanda y sobre todo de la capacidad fisiológica de los organismos. Por otro lado está afectada por los contrastes fisiológicos y morfológicos impuestos por el desarrollo (Watson y Casper, 1984).

Investigadores tales como Abrahamson y Caswell (1982), Doust (1980), Benner y Bazzaz (1988) encontraron que la biomasa y los nutrientes como el fósforo, son recursos cruciales en las especies investigadas. Por otro lado Van Andel y Vera (1977); Abrahamson y McCrea (1985); Ernst (1983) encontraron que la reasignación de los nutrientes estaba íntimamente asociada con el proceso de reproducción tanto sexual como vegetativa.

Se puede pensar también que el carbono puede ser el recurso crucial ya que este elemento constituye parte esencial de la biomasa. Su distribución está determinada por las adaptaciones de carácter estratégico (toma de nutrientes, conservación del estatus hídrico, tolerancia térmica, atracción para los polinizadores, evasión a los herbívoros, dispersión de semillas) que las plantas deben presentar frente al ambiente (Abrahamson y Caswell, 1982; Mooney, 1972). Sin embargo, aunque este aspecto constituya una contribución importante a la adaptabilidad lo más frecuente es la producción de biomasa así como la asignación de nutrientes a la reproducción. Existen bastantes evidencias de que las plantas disminuyen la asimilación fotosintética y el crecimiento a causa del proceso fotosintético (Abrahamson y Caswell, 1982; Watson y Casper 1984). En el arbusto esclerófilo *Heteromeles arbutifolia*, Mooney y Chu (1974) interpretan la asignación del carbono asimilado a funciones vegetativas, reproductivas y función de protección contra predadores en términos de una economía del carbono que permite su exhaustiva utilización.

5.- Ciclos de vida y patrones de asignación.

La medida cuantitativa de los patrones de asignación de recursos puede caracterizar un aspecto importante de los patrones de vida de las especies (Doust, 1980) que tienen como principal característica la distribución de recursos asignados a la reproducción, supervivencia y crecimiento, (Sterns, 1976; Gross et al. 1983) constituyéndose esta característica en la base de la

idea central de la teoría propuesta primero por MacArthur y Wilson (1967) (citado por Gross et al. 1983) y después por otros autores. Dicha teoría está basada en la idea de que la reproducción, crecimiento y supervivencia son procesos que compiten por la cantidad de recursos disponibles para un organismo y que en diferentes hábitats serán favorecidos diferentes patrones de asignación (Gross et al. 1983).

Abrahamson (1979) observa que la tendencia general de los patrones de asignación es compatible con la teoría anterior y con lo predicho en ella; sin embargo hay una variación substancial entre sitios, concluyendo que esta variación en las especies que viven en el mismo hábitat puede ser explicada por aspectos tales como los ciclos de vida, fenología, formas de crecimiento, modo de polinización y dispersión. Hecho que en cierta forma corrobora Pitelka (1977) al afirmar que las diferencias en los patrones de asignación de especies que habitan la misma área pueden ser interpretadas principalmente como resultado de las diferentes estrategias que presentan las especies según su ciclo de vida y, además como adaptaciones a los diferentes microhábitats que ellas ocupan.

5.1.- Patrón de asignación de una especie anual.

Harper y Ogden (1970), Hickman (1975), Hickman (1977), Pitelka (1977), Schulze (1982) establecen que en las plantas anuales en las primeras etapas del crecimiento los fotosintetatos son asignados primero a las raíces, luego y en forma secuencial a los tallos, hojas, flores, frutos y semillas.

Harper y Ogden (1970) determinaron los patrones de

asignación de *Senecio vulgaris*, una efímera monocárpica; esta especie fue sometida a stress hídrico (severo, medio y bajo). En el tratamiento de stress bajo se obtuvo la máxima cantidad de biomasa por planta, en el severo el desarrollo de las plantas fue retardado. Por el contrario en el tratamiento de stress medio y bajo se observan tres fases de crecimiento que casi corresponden con todos los cambios morfológicos de la planta: estado vegetativo en forma de roseta, elongación de los vástagos y ramificación, floración, maduración de las semillas y dispersión. El esfuerzo reproductivo fue de 21.4 %. La biomasa para raíces aumenta a medida que aumenta el stress (Fig. 1).

5.2.- Patrón de asignación de una especie perenne herbácea

El crecimiento y desarrollo de las plantas perennes herbáceas en muchos aspectos es similar al de las plantas anuales; las herbáceas perennes tienen como ventaja sobre las plantas anuales el poseer un ciclo de vida que no se limita a una sola estación. La diferencia más significativa estriba en la producción de materia seca a través de su ciclo de vida. Las plantas anuales cuentan solamente con el aporte de sucesivas generaciones de nuevos individuos para mantener una continua producción de materia seca, mientras que en las plantas perennes la producción está dirigida a la supervivencia de los individuos.

En ambientes severos las plantas perennes acumulan y almacenan carbohidratos y lípidos en órganos especiales para asegurar la supervivencia y el crecimiento de un mismo individuo en años sucesivos. Las reservas almacenadas habilitan a las

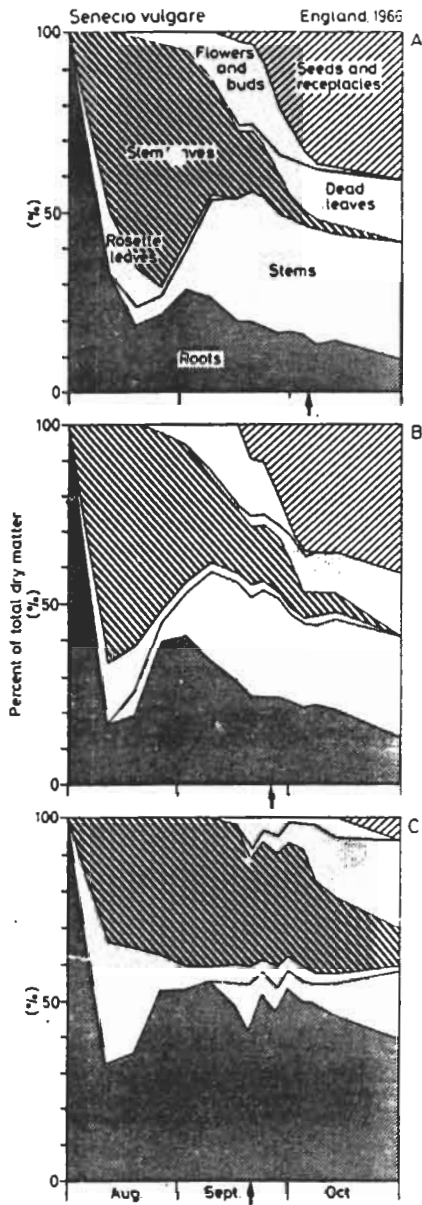


Fig. 18.4. A-C Percentage allocation of total calories of biomass throughout the life cycle of *Senecio vulgaris*; A "low stress" treatment with 1700 ml pot per plant grown in 50:50 coarse sand and loam mixture; B "medium" stress treatment with 300 ml pot per plant; C "high stress" treatment with 20 ml pot per plant. Vertical arrows mark dates at which maximum total calorific values were recorded. (After HARPER and OGDES 1970)

FIGURA 1

Patrón de asignación de energía y recursos en *Senecio vulgaris*. Tomado Schulze (1982).

plantas perennes para iniciar rápidamente el crecimiento. Una gran proporción de los carbohidratos almacenados son translocados hacia la biomasa subterránea; solamente una pequeña proporción es usada como reserva y una gran proporción sirve para el crecimiento del sistema de raíces y rizomas y para el desarrollo de clones o de nuevos retoños; al segundo o al tercer año pueden haberse acumulado suficientes carbohidratos para hacer posible la floración (Harper, 1977; Schulze, 1982).

5.3 Patrón de asignación de una perenne leñosa.

Las especies leñosas poseen un potencial de crecimiento grande, la biomasa de las raíces y los tallos aumenta continuamente a través del tiempo, y estacionalmente se renueva la biomasa de algunas partes de la planta. El crecimiento secundario es la principal característica así como también la continua conversión de tejido estructural en tejidos no vivos y por lo tanto en biomasa no-respiratoria, convirtiéndose esta fracción en soporte físico. Los árboles y los arbustos normalmente tienen un ciclo de vida largo, y los procesos de floración y de fructificación en comparación con las especies perennes herbáceas son menos frecuentes (Schulze, 1982).

Para ilustrar mejor estos patrones de asignación presentaremos brevemente a continuación algunos trabajos hechos en formas de vida y hábitats diferentes.

5.4.- Patrones de asignación en tres especies de *Lupinus*.

Pitelka (1977) trabajó con *Lupinus nanus* que es una anual

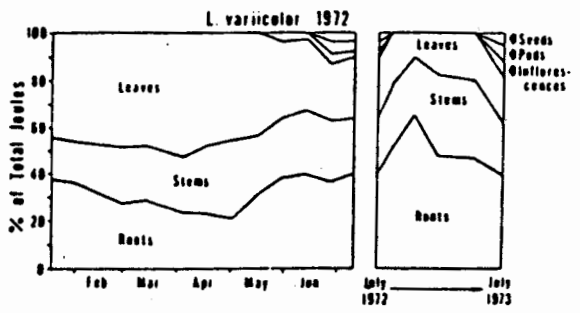
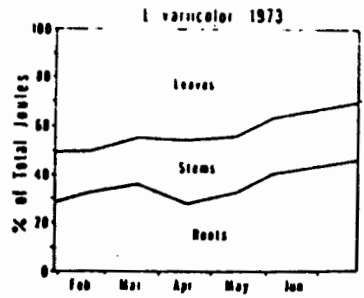
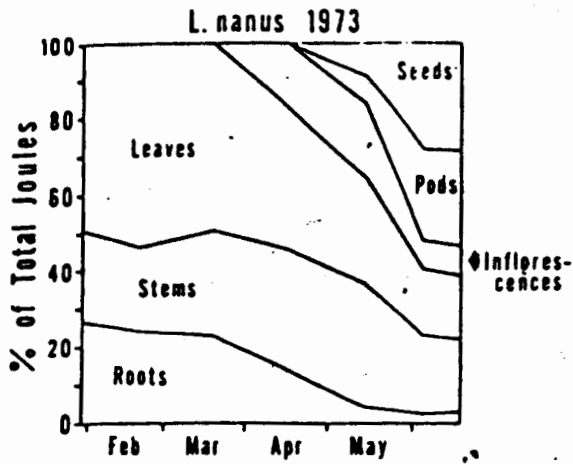


FIG. 4. Allocation of energy in *Lupinus variicolor*. The relative allocation of energy to different plant parts is shown for the 2 groups of plants. The lower right hand segment is a continuation of the 1972 allocation graph except that the time scale is different.

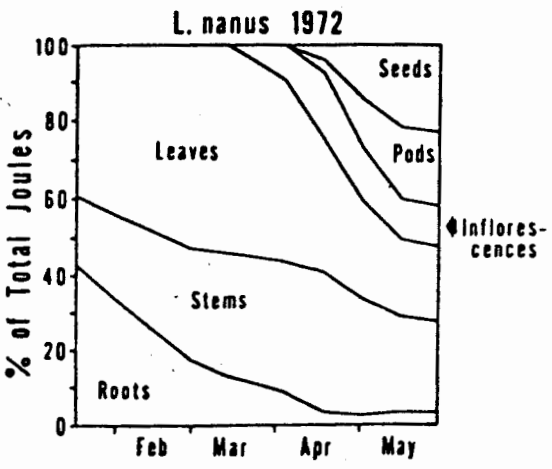


FIG. 3. Allocation of energy in *Lupinus nanus*. The relative allocation of energy to different plant parts through the growing season is shown for the 2 groups of plants. For each group the first harvest was made \approx 1 mo after the plants germinated.

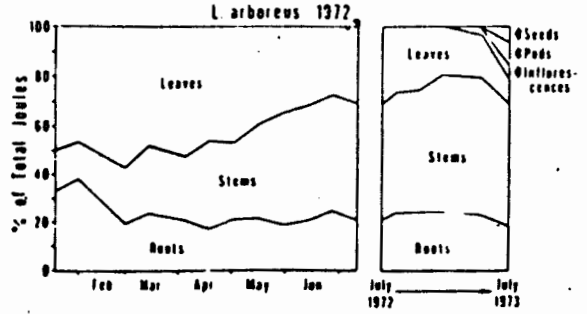
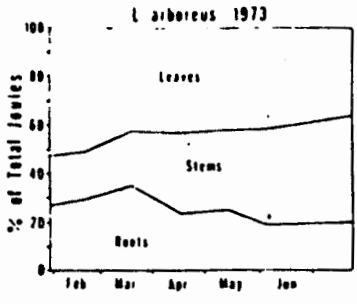


FIG. 5. Allocation of energy in *Lupinus arboreus*. The relative allocation of energy to different plant parts is shown for the 2 groups of plants. The lower right hand segment is a continuation of the 1972 allocation graph except that the time scale is different.

FIGURA 2

Patrón de asignación de energía y recursos en tres especies de *Lupinus*. Tomado de Pitelka (1977)

erecta, con *Lupinus variicolor* una hierba perenne y con *Lupinus arboreus* un arbusto, estas especies fueron crecidas en el invernadero y también fueron muestreadas plantas crecidas en el campo.

L. nanus se caracteriza en el inicio de su crecimiento por un énfasis en la producción de hojas y raíces que garantizan su establecimiento y un aprovechamiento de un área fotosintética mayor, esta especie asigna una proporción importante de energía para el crecimiento del sistema de tallos ya que es necesario para soportar las inflorescencias, en Abril del primer año casi toda la energía es asignada a la reproducción, el ER fue de 57 %.

Para *L. variicolor* la asignación a tallos es baja ya que no requiere de tejidos de soporte tanto como la anual o el arbusto, la asignación a tejidos vegetativos inicialmente es similar a la especie anual, la reproducción es retardada hasta el segundo año, el ER fue de 22 %.

En *L. arboreus* el 50 % de la energía es asignada a los tallos, también se asigna una cantidad importante a las raíces. El crecimiento vegetativo es posible ya que la reproducción raramente ocurre en el primer año. El ER es de 26 %.

No hay diferencia entre las especies crecidas en el campo y las del invernadero; y las diferencias observadas pueden ser interpretadas en base a sus ciclos de vida y a los diferentes tipos de hábitats que ellas ocupan (Fig. 2).

5.5.- Patrones de asignación de biomasa en *Hypericum laricifolium* y en *Acaena cylindrostachya*.

Calero y Baruch (1986) determinaron los patrones de asignación de biomasa en dos especies de formas de vida contrastantes a lo largo de un gradiente altitudinal durante un año. *H. laricifolium* es un arbusto siempre verde esclerófilo, *A. cylindrostachya* es una hierba perenne en forma de roseta acaulescente. Los sitios donde se realizó el estudio fueron, Monte Zerpa a 3000 metros, Mucubají a 3500 metros, y Piedras Blancas a 4100 metros.

Los resultados mostraron que ambas especies tienen patrones de asignación de biomasa que varían a través del año, excepto en el sitio de baja elevación (Monte Zerpa) para la especie *H. laricifolium*. La floración ocurre a principios de la estación de lluvia para ambas especies, la biomasa total disminuye marcadamente durante la estación seca debido principalmente a la sequía y a la renovación de las hojas. Para *H. laricifolium* los tallos y el número de ramas fue mayor en Piedras Blancas, los mismos involucran la mayor fracción de la biomasa y muestran muy poca variación estacional y altitudinal. La biomasa asignada a raíces varía poco estacionalmente pero aumenta con la altitud, la fracción de hojas secas y verdes muestra poca variación estacional excepto en Monte Zerpa donde disminuye significativamente para el momento de la floración. La biomasa reproductiva disminuye con la altitud.

Para *A. cylindrostachya* las raíces contribuyen mucho a la biomasa total de la planta en todos los sitios, decreciendo en la estación de lluvia. El tallo muestra poca variación estacional similar a las raíces, la proporción de hojas verdes fue baja en el sitio de menor elevación y muestra un marcado incremento para

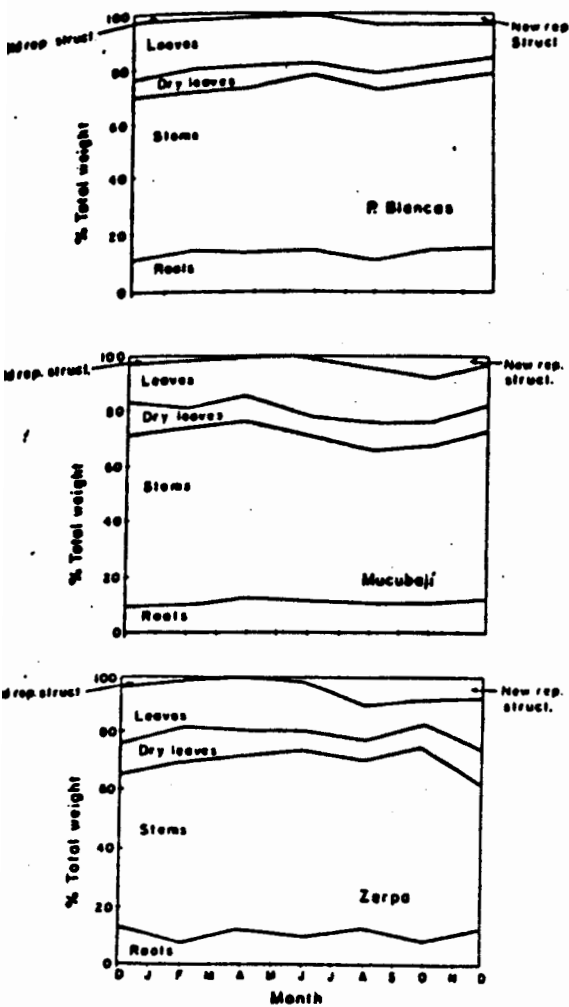


FIGURE 2. Biomass allocation (expressed as percentage of total weight) to the different structures of the plant for bi-monthly population samples of *H. laricifolium* at each of 3 sites along the altitudinal gradient.

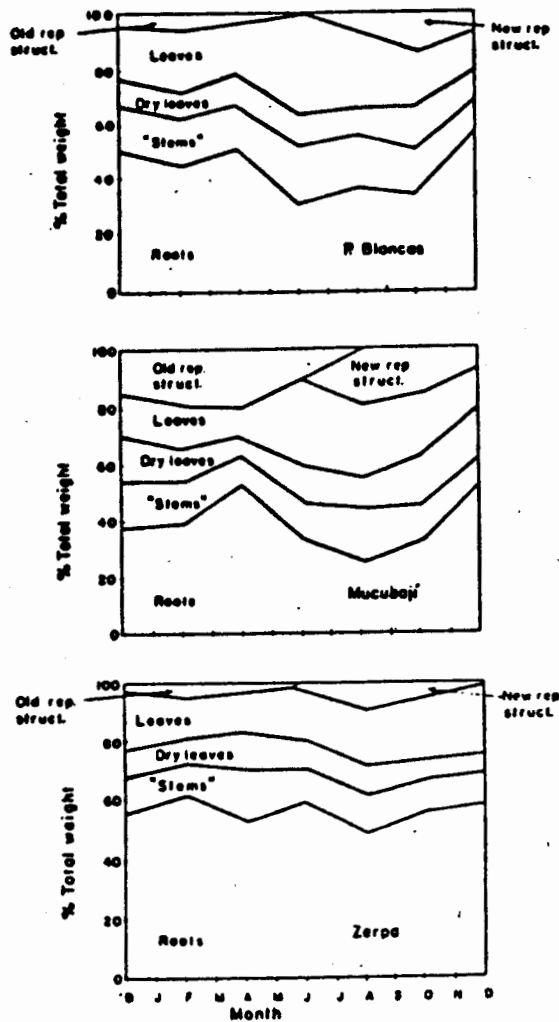


FIGURE 3. Biomass allocation (expressed as percentage of total weight) to the different structures of the plant for bi-monthly population samples of *A. cylindrostachya* at each of 3 sites along the altitudinal gradient.

FIGURA 3

Patrón de asignación de energía y recursos en *H. laricifolium* y en *A. cylindrostachya*. Tomado de Calero y Baruch (1985).

la estación de lluvias, en el sitio de altura intermedia la biomasa reproductiva fue alta (Fig. 3).

6.- Sucesión ecológica. Distribución de la energía y los recursos.

La concepción general de una sucesión considera que después de una perturbación varios grupos de especies progresivamente ocupan el sitio afectado. Según esta suposición cada grupo de especies modifica las condiciones del sitio de tal manera que éste se vuelve poco adecuado para su propia persistencia, pero no así para las especies sucesoras, hasta que al final la comunidad alcanza el equilibrio con el ambiente prevaleciente. Con el paso del tiempo después de la perturbación los cambios en la dominancia de las especies ocurre cuando las formas de vida herbáceas efímeras son progresivamente substituidas por hierbas perennes, arbustos y árboles (Noble y Slatyer, 1980).

6.1.- Mecanismos de reemplazo.

La secuencia de desarrollo de la comunidad no ocurre exactamente en este orden, Egler (1954) concluye que en muchas situaciones "La composición florística inicial después de una perturbación determina los futuros cambios en la dominancia; varias especies, sucesivamente con sus características demográficas propias, comienzan a ser dominantes y con el paso del tiempo se manifiestan formas de vida asociadas (en Noble y Slatyer, 1980; Lepart y Escarre, 1983). Los mecanismos de reemplazo de un grupo de especies por otro pueden ser: de

facilitación, tolerancia, e inhibición. En una sucesión puede operar más de un mecanismo al mismo tiempo y en el mismo espacio, ciertas especies colonizadoras pueden ser remplazadas a través del modelo de tolerancia mientras que otras a través del modelo de inhibición (Hils y Vankat, 1982).

Las especies leñosas que van apareciendo en el curso de la sucesión se asemejan en ciertos aspectos a las especies herbáceas con las que compiten. Estas características competitivas incluyen rápidas tasas de producción de materia seca, continua extensión de los tallos y gran producción de hojas durante la estación de crecimiento, rápidos ajustes fenotípicos del área de las hojas y en la morfología de las plántulas como respuesta a la sombra. En el estrato herbáceo la intolerancia a la sombra se hace determinante, a medida que el dosel se hace más cerrado el establecimiento de las plántulas de este estrato disminuye, produciéndose evidentemente un cambio en la composición del estrato; aunque muchas de las especies no desaparecen tienden a ser reemplazadas por especies tolerantes a la sombra (Grime, 1979). En las etapas avanzadas se favorece la longevidad, menos producción de descendientes y una exhaustiva utilización de los recursos que resulta en una alta eficiencia y en la acumulación de éstos (Horn, 1974).

6.2.- Tendencias generales en una sucesión.

Las tendencias generales durante los procesos sucesionales en los atributos y funciones que caracterizan a los ecosistemas se pueden presentar en el tabla No. 1 el cual reúne en buena parte los aportes de Odum (1969) y Margalef (1974).

TABLA No.1. Tendencias en características de los ecosistemas según su posición en los extremos de gradientes sucesionales.

ATRIBUTOS	ETAPAS PIONERAS	ETAPAS MADURAS
MATERIA ORGANICA TOTAL		Aumenta
BIOMASA		
NUTRIENTES INORGANICOS (*)	Extrabióticos	Intrabióticos
DIVERSIDAD, EQUITABILIDAD	Baja	Alta
DIVERSIDAD DE NICHOS	Baja	Alta
TOLERANCIA, AMPLITUD ECOLOGICA	Amplia	Estrecha
TAMAÑO INDIVIDUAL	Reducido	Grande
CICLO DE VIDA	Cortos, simples	Largos, complejos
ACUMULACION DE BIOMASA	Alta	Baja
PRODUCCION NETA	Variable	Alta
BNA/BA	Baja	Alta
Pn/B	Disminución se retarda la renovación de la biomasa	
Pb/Pn		Aumenta
ACUMULACION DE PARTES NO ACTIVAS		Aumenta
CADENAS TROFICAS	Simple	Redes complejas
CICLOS DE MINERALES	Abiertos	Cerrados
PAPEL DE LA DESCOMPOSICION	Poco importante	Importante
PROCESOS DE SIMBIOSIS	No desarrollados	Múltiples
CONSERVACION DE NUTRIENTES	Pobres	Buena
ELASTICIDAD	?	?
ESTABILIDAD POBLACIONAL	Baja	Alta

(*) Reducción del tiempo de permanencia fuera de los organismos

Adaptado de Odum (1969) y Margalef (1974). Tomado de Sarmiento (1984).

En este cuadro se observa que la biomasa vegetal, la materia orgánica del ecosistema incluyendo materia orgánica edáfica y la necromasa, se incrementan durante la sucesión. La cobertura vegetal, densidad del follaje, índice de área foliar y el peso de las plantas también aumentan (Sarmiento, 1984). La producción excede a la respiración en las etapas tempranas de la sucesión, este exceso se acumula como biomasa; si la producción de biomasa excede a la respiración, la producción neta se incrementa (Horn, 1974). Más específicamente durante la sucesión va aumentando la relación de biomasa no asimilatoria a la asimilatoria, acumulándose así órganos y estructuras menos activos como estructuras leñosas (Sarmiento, 1984). En estos casos la biomasa acumulada resulta más costosa ya que son estructuras no fotosintéticas. En ese caso la producción bruta declina o la respiración aumenta o ambas hasta que la producción iguala a la respiración, no se acumula nueva biomasa y se establece un equilibrio con la producción neta (Horn, 1974). Al mismo tiempo, el incremento de biomasa sin un aumento paralelo en la productividad neta conduce a una menor relación P_n/B es decir a una mayor vida media de la biomasa y a un retardo en las tasas de renovación de la misma (Sarmiento, 1984). En síntesis, la sucesión puede considerarse como un progresivo aumento de la biomasa hasta que en las etapas climáticas se hace constante, estabilizándose en un valor al que corresponde una productividad neta nula del ecosistema (Odum, 1969).

En lo que respecta a los ciclos de nutrientes y los procesos de conservación de los mismos, resulta bien evidente la tendencia

en la sucesión a un incremento en el ahorro de nutrientes, a través tanto de su concentración en los organismos como cerrando los ciclos (reciclados internos), es decir, aumenta la importancia de la descomposición y la velocidad del reciclado. También influye en la economía de los elementos minerales la mayor diversidad de los procesos simbióticos, fijación simbiótica de nitrógeno, micorrizas, etc (Sarmiento, 1984).

El desarrollo de la biomasa a través de la sucesión proporciona mecanismos de captación y de acumulación de nutrientes; se puede decir que el aumento en el stock de nutrientes es, de un modo general, paralelo al aumento de biomasa de las plantas. La producción de biomasa no continúa indefinidamente ya que los ecosistemas alcanzan un punto en que la producción neta es igual a cero, así que cuando la capacidad de almacenamiento se aproxima a un estado estable se hace igual la entrada y la salida de los nutrientes. La capacidad de conservación de los nutrientes en los estados maduros de la sucesión puede ser no más grande que la de un sitio originalmente no ocupado. En una sucesión primaria el desarrollo del perfil del suelo permite un aumento en la capacidad de almacenamiento de los nutrientes contribuyendo a la entrada y retención como en los ecosistemas maduros. En una sucesión secundaria la influencia del suelo es diferente ya que éste ha sido modificado previamente por la vegetación y por los procesos existentes antes de la perturbación, en estos casos otros procesos son más importantes como por ejemplo la rápida pérdida de los nutrientes almacenados en los detritus y en el suelo, particularmente en la materia orgánica que puede descomponerse rápidamente (Vitousek y Reiners,

1975).

Como hemos visto a través del curso de la sucesión se restauran los atributos propios de un ecosistema maduro. Tales atributos son diversidad alta, complejidad estructural, ciclos de nutrientes cerrados, balance entre la producción y respiración de la comunidad, y cierta estabilidad (Odum, 1960; Bazzaz, 1975).

En general los factores físicos y bióticos determinan el crecimiento de los organismos y la composición específica de la comunidad. La importancia relativa de estas dos categorías de factores puede variar con la posición que ocupa la comunidad dentro de una sucesión y con la escala de tiempo que se considere. A una escala evolutiva se asume frecuentemente que los factores físicos y las condiciones ambientales que las perturbaciones originan, contribuirán a la formación del nicho de las especies en las etapas iniciales de la sucesión. Según la teoría de selección $r-k$, las especies colonizadoras se ven sometidas a las presiones ambientales en forma determinante, no así las especies en el equilibrio en cuyo caso las presiones se originan principalmente entre poblaciones de especies diferentes (Parrish y Bazzaz, 1982).

6.3.- Patrones de asignación durante una sucesión y respuestas adaptativas.

Se ha sugerido que en una sucesión ecológica y en la mayoría de los casos ocurre un cambio de estrategias- r a estrategias- k , en la medida en que la comunidad se dirige hacia la madurez y estabilidad. Los cambios en las presiones selectivas durante la

sucesión afectan todas las plantas de la comunidad, este hecho puede ser reflejado especialmente en las estrategias reproductivas (Wilbur et al. 1974, Newell y Tramer, 1978).

Abrahamson y Gadgil (1973), Gaines et al. (1974), Newell y Tramer (1978), Abrahamson (1979) encontraron en sus investigaciones que el esfuerzo reproductivo (ER) disminuye en la medida en que la sucesión progresa y la comunidad se dirige hacia su madurez. La asignación de recursos a los tejidos vegetativos depende en gran parte del factor limitante, que puede ser por ejemplo la luz o los nutrientes. Para Newell y Tramer (1978) la disminución del ER indica una disminución en la importancia de la reproducción sexual lo que se justifica en su caso, por un aumento en la proporción de la biomasa de raíces/biomasa total indicando con ello un incremento en la importancia de la reproducción vegetativa.

Abrahamson (1979) argumenta que las especies herbáceas que aparecen en las etapas tempranas muestran una asignación de recursos característica de especies con gran habilidad competitiva lo que le permite permanecer en los sitios colonizados. El comportamiento fenotípico que les permite adaptarse a estos ambientes inestables es de gran importancia, estas especies ajustan su fenotipo a través de respuestas fisiológicas y de desarrollo.

De hecho, en hábitats abiertos o en las primeras etapas de una sucesión el crecimiento de las plántulas de las especies herbáceas se ve favorecido por adaptaciones ecofisiológicas, como respuesta a fluctuaciones ambientales tales como variaciones en la temperatura, humedad del suelo (Bazzaz, 1979), este último

punto considerado como un factor de importancia determinante (Raynal y Bazzaz, 1973; Pickett y Bazzaz, 1978).

Una de estas respuesta adaptativas puede ser por ejemplo la amplitud del nicho; así los individuos adultos de especies anuales características de las sucesiones secundarias tienen nichos relativamente amplios que sugieren una convergencia a la adaptación a las variables ambientales (Pickett y Bazzaz, 1978). Sin embargo, hay diferencias notables en sus respuestas sobre varios gradientes, y las diferencias son especialmente evidentes bajo situaciones competitivas (Parrish y Bazzaz, 1982, 1985; Pickett y Bazzaz, 1978).

Fundamentándose en la idea de que en las etapas avanzadas de la sucesión la competencia puede ser un factor muy importante en la diferenciación de los nichos, Parrish y Bazzaz (1982) miden la amplitud del nicho y su semejanza sobre un gradiente de nutrientes para comparar indirectamente la influencia de la competencia en comunidades de diferentes estados sucesionales. Según sus resultados concluyen que "Las especies de las etapas tempranas de la sucesión tienen un mayor solapamiento de nichos, y la divergencia de nichos como resultado de la competencia fue más importante en las etapas avanzadas de la sucesión."

Bazzaz (1979) sugiere que la disponibilidad de recursos para las plantas puede variar ampliamente en el espacio y en el tiempo, las variaciones pueden ser estacionales, o ser predecibles y envolver varios recursos simultáneamente; sin embargo, los cambios en la disponibilidad de recursos pueden ser también impredecibles. Se considera que las especies

colonizadoras experimentan condiciones menos predecibles y grandes fluctuaciones en la disponibilidad de recursos que las especies en las etapas maduras de la sucesión para las cuales los recursos están estabilizados y amortiguados. Se puede esperar por esta razón que las especies colonizadoras pueden ser más oportunistas, capaces de utilizar un pulso de recursos siempre que esté disponible. Como ejemplo de ello Benner y Bazzaz (1985) encontraron que *Abutilon theophrasti*, una anual, muestra efectivamente una respuesta oportunista, dicha respuesta probablemente sea una ventaja para la adaptación en ambientes perturbados.

6.4.- Sucesión secundaria y patrones de asignación de biomasa y nutrientes en agroecosistemas tropicales.

La agricultura por rotación de cultivos es uno de los sistemas de producción agrícola que más se ha implantado en los trópicos. En este tipo de agricultura las tierras previamente cultivadas y cosechadas se dejan en reposo hasta que la vegetación se regenere en forma natural y hasta que la fertilidad del suelo se restaure; a los terrenos sometidos a este proceso se les denomina barbechos. En la actualidad la necesidad de tierras para cultivo ha aumentado considerablemente y como consecuencia de ello el tiempo de abandono de los barbechos ha disminuido, así como también el potencial productivo de los suelos.

Bajo estas condiciones este tipo de agricultura se ha convertido en un sistema de producción ineficiente, poco productivo no pudiendo cubrir las demandas alimenticias para la

creciente población (Aweto, 1981).

Este sistema envuelve el corte de la vegetación, la quema de los restos en algunas regiones, y en otras, la mezcla de ellos con el suelo, la siembra por uno o más años y el abandono de las parcelas cultivadas, esto implica el movimiento de un sitio a otro hasta completar la secuencia, es decir después de unos años se regresa al mismo sitio; una característica muy particular que se origina de este tipo de agricultura itinerante es la de ser de subsistencia no pudiendo permitir una explotación intensa.

En grandes áreas del nordeste de la India se practica la agricultura de tala y quema conocida como Jhum. En el proceso de recuperación de las tierras previamente sometidas a la agricultura la estructura y composición de la vegetación del barbecho en el transcurso de la sucesión indican la productividad del terreno y la fertilidad del suelo, estos dos elementos determinan el momento adecuado para que el terreno sea cultivado de nuevo. El intervalo antes de retornar al mismo sitio era de 20 a 30 años pero recientemente ha sido reducido a 4-5 años trayendo como consecuencia que si el barbecho es cultivado antes de 4 o 5 años la degradación se hace importante y disminuye el rendimiento de los cultivos (Toky y Ramakrishnam 1983a, 1983b).

Este tipo de agricultura con características propias se puede encontrar en otras regiones de los trópicos. Así, en Venezuela se habla de agricultura de tala-quema con la denominación de Conuco, en México y Centroamérica se conoce como Milpa, Roza y Monte en Colombia, Roca en Brasil, en regiones montañosas de Bolivia se denomina Chaco y Muyay y Manda en Perú (Watters, 1971; Flores, 1979 citados por Aranguren 1988).

En las colinas de Khasi de Menghalaya, India, Toky y Ramakrishnan (1983a, 1983b) estudiaron la biomasa, patrones de productividad y descomposición durante 20 años en un terreno previamente cultivado por este sistema. Ellos encontraron que las especies colonizadoras dependen del tipo de vegetación existente antes de la siembra. Inicialmente las hierbas predominan, el bambú fue un importante componente de los barbechos de 10 a 20 años, más tarde son remplazados por árboles no tolerantes a la sombra. Hubo un incremento en la diversidad y reducción en la dominancia. Las hierbas en el primer año representan toda la biomasa y en los años siguientes su contribución disminuye hasta cero, la biomasa del bambú, arbustos y árboles aumenta con la edad del barbecho. La concentración de los nutrientes en el suelo es relativamente alta al comienzo de la sucesión y en los primeros años hay una rápida pérdida de éstos.

B.- SUCESION ECOLOGICA Y ESTRATEGIAS EN PLANTAS DE LOS PARAMOS ANDINOS.

En los ecosistemas de alta montaña tropical específicamente en las regiones que comprenden la cordillera de los Andes desde Bolivia hasta Venezuela, se practica también un sistema de agricultura tradicional que involucra la rotación de tierras y el descanso de los terrenos con la consiguiente recuperación parcial o total de la vegetación y la fertilidad del suelo a través del desarrollo de una sucesión. Los periodos de descanso y recuperación están en el orden de los 10 a 20 años.

Lauer (1984) en Bolivia, Flores (1979) en Perú (citados por Aranguren, 1988) nos dan información sobre las estrategias y mecanismos utilizados en este tipo de agricultura. En el caso particular de los Andes de Venezuela, la agricultura en las regiones de alta montaña, desarrollada bajo estas condiciones y tomando en consideración la clasificación presentada por Monasterio (1980a), se encuentra localizada entre los 2000 y 4000 metros de altitud (Piso Andino). A esta altitud aparecen limitantes térmicos que según Troll (1968) (citado por Monasterio, 1980a) han determinado fundamentalmente la colonización de las tierras agrícolas, así como el desarrollo mismo de la agricultura y sus características propias. Otras limitantes importantes en este sentido son: la baja radiación debido a la alta nubosidad, la exposición debido a lo abrupto de la región, el stress hídrico en los páramos más secos y la deficiencia de nutrientes, ya que en los páramos la tasa de descomposición es baja.

1.- Un caso de estudio: El Páramo de Gavidia.

En el páramo de Gavidia área en la cual se llevó a cabo este trabajo, la explotación agrícola tiene sus características particulares. El principal y único cultivo es la papa (*Solanum tuberosum*) de la cual se siembran variedades e híbridos. En esta zona existe un ciclo de uso agrícola seguido de un ciclo de recuperación-regeneración, en el primero fundamentalmente se siembra papa durante dos o tres años para luego sembrar en el mismo terreno un cereal que puede ser avena, trigo o cebada durante un año. El ciclo de recuperación-regeneración se inicia después de la cosecha del cultivo de cereal, en este momento la parcela así cultivada se deja en abandono ya que el campesino considera que no está en condiciones productivas y se inicia la recuperación de la vegetación del páramo; el proceso sucesional transcurre en el lapso de 15 a 20 años. En esta zona estos dos ciclos ocurren al mismo tiempo de tal manera que en el campo se pueden observar con cierta precisión parcelas que se encuentran en diferentes etapas de la sucesión, permitiendo que se pueda hacer un seguimiento de la misma (Aranguren, 1988).

Como parte del proyecto "Sucesión, Regeneración y Estabilidad de Ecosistemas y Agroecosistemas de Páramo" (Monasterio y Garay 1987) se estudió la composición florística de las diferentes etapas sucesionales generadas en este tipo de agroecosistema.

Los resultados mostraron que hay un aumento en la diversidad de las especies vegetales en la medida que transcurre la sucesión. Se encontraron especies que pueden reconocerse como

indicadoras de ciertas etapas; especies tales como *Espeletia schultzei* e *Hypericum laricifolium* se pueden reconocer como especies indicadoras asociadas a la parcela de 12 años, los arbustos *Bacharis prunifolia* y *Acaena elongata* se asocian a la parcela de 16 años y, *Rumex acetosella* se asocia a las parcelas de 1 y 3 años. Esta última es la principal especie colonizadora que no es remplazada totalmente, en las etapas más avanzadas de la sucesión sin embargo, sí disminuye su importancia relativa. En general los resultados sugieren que "Las características de la vegetación en las distintas etapas de la sucesión podría afectar la fertilidad del suelo; posiblemente el predominio de una especie o forma de vida en particular contribuya de forma específica al contenido de nutrientes del sistema" (Montilla y Monasterio, 1987).

Por otro lado Aranguren (1988) enfoca algunos aspectos de la dinámica del nitrógeno a lo largo de la sucesión, obteniéndose como resultado que el nitrógeno mineral y total del suelo no cambia apreciablemente a lo largo de la sucesión sin embargo, existe un cambio estacional importante en el transcurso del año entre la época seca y la húmeda.

En este punto es importante acotar que sobre la base de los resultados obtenidos en los estudios de la composición florística de la comunidad mencionados anteriormente y como respuesta a la necesidad de ampliar la información existente en este campo, se formuló este trabajo de investigación.

2.- Características generales del área de estudio.

La mayor parte de la información fue tomada de Contreras y Teran (1975).

2.1- Localización geográfica.

La Cuenca de la Quebrada de Gavidia posee una extensión de 6000 ha, geográficamente se encuentra en Los Andes Venezolanos formando parte del Estado Mérida en el distrito Rangel y del Estado Barinas en el distrito Peraza (entre los 8°35' y 8°45' de latitud Norte y 70°52' y 70°57' de longitud Oeste). Limita por el Norte con el Vergel, por el Sur con el Pueblo San Juan Bautista, por el Este con el Páramo Llano de Trigo y el Páramo Los Pozones, y por el Oeste con el Páramo Santo Cristo y Mucurubá.

1.2.- Geomorfología y geología.

Por estar dentro de la Cordillera de los Andes el área de Gavidia presenta las características propias de esta región "Lineas de crestas muy elevadas, agudizadas y dentadas; altos picachos, fuertes pendientes, estrechas gargantas y amplios valles glaciares" (Contreras y Teran 1975). Su altura oscila entre los 2800 y 4200 metros, comprendiendo la subcuenca de la quebrada de Micarache y la subcuenca de la quebrada de las Piñuelas que se unen a la altura de 3200 metros donde se forma una pequeña terraza que permite el asentamiento de una parte de la población.

Según Contreras y Teran (1975) las condiciones geológicas son bastantes homogéneas si se considera la estratigrafía y la

litología. Las rocas presentes en esta región son del Precámbrico Superior (cubiertas en algunas áreas por materiales del Cuaternario) correlacionados al Grupo Iglesias en su Facies Sierra Nevada. En cuanto a la geomorfología, en esta región se observan modelados por aguas corrientes que afectan la cuenca por escurrimiento difuso y concentrado formando cárcavas y surcos. También hay huellas de modelado glacial y periglacial como circos, morrenas, rocas aborregadas, valles colgantes y por último depósitos aluviales como conos-terrazas, conos de deyección.

2.3.- Clima.

La precipitación varía entre los 700 mm y los 1400 mm anuales a una altitud de 2700 y 4200 metros respectivamente, con una precipitación media de 1050 mm. Esta región presenta un dos máximos; uno en Abril y Mayo, y otro en Agosto y Octubre, los mínimos ocurren en Enero, Febrero, Junio, Julio y Diciembre. La temperatura oscila entre los 10° y 5°C para los meses de Enero, Julio, Agosto, Septiembre y Diciembre; las temperaturas máximas están entre los 11° y 6°C en los restantes meses del año.

2.4.- Suelos.

Tomando en consideración los resultados presentados por Contreras y Teran (1975), en esta zona se encuentran los siguientes tipos de suelos: suelos desarrollados sobre materiales aluviales y coluvio-aluviales, suelos ricos en materia orgánica, suelos desarrollados de materiales recientes en conos de

deyección y en materiales gruesos depositados al pie de la vertiente, suelos pobres en materia orgánica, suelos desarrollados sobre materiales morrénicos y sobre terrazas antiguas, y suelos con cantidades moderadas de materia orgánica son los desarrollados sobre rocas metamórficas.

Como parte de los trabajos realizados en el proyecto "Sucesión Regeneración y Estabilidad de Ecosistemas y Agroecosistemas de Páramo" (Monasterio y Garay, 1987), se realizó una calicata a 3300 metros de altitud; dicha calicata fue descrita por el Dr. J. M. Hetier, determinando que este perfil es del tipo A-C con características de los suelos de las praderas de altura, presentando en todos los horizontes una relación C/N alta lo que indica una actividad biológica baja con acumulación de materia orgánica humificada (Aranguren, 1988).

2.5.- Vegetación.

La vegetación de esta zona es característica de la formación Páramo Andino (Monasterio, 1980b) en cuya clasificación se encuentran los siguientes tipos fisonómicos:

- 1) Rosetal-arbustal de *Espeletia schultzii*.
- 2) Arbustal-rosetal e incluso arbustal puro.

De acuerdo a su distribución vertical, en esta formación se pueden distinguir tres estratos: el estrato más alto entre los 0.5 y 1.5 metros, con una cobertura de 40 a 80 % y formado por rosetas de porte bajo de los géneros *Espeletia*, *Puya*, *Lomaria*, con fases reproductivas que producen cambios en los valores de biomasa total y en el aspecto en general de estas especies, y por arbustos siempre verdes de los géneros, *Hypericum*, *Hesperomeles*,

Pernetia, *Bacharis*, *Stevia*, etc, los cuales poseen patrones reproductivos asincrónicos entre sí que se manifiestan en las diversas épocas del año.

El segundo estrato alcanza una altura que se encuentra entre los 20 a 50 cm, con valores de cobertura de un 40% y formado especialmente por gramíneas de los géneros *Poa*, *Calamagrostis*, *Bromus*, también están presentes arbustos bajos y hierbas. El crecimiento de estas especies puede ser continuo o estacional; como consecuencia de ello en algunas épocas las macollas de algunas especies están muy secas evidenciándose cambios en el aspecto sin embargo, la biomasa de este estrato no sufre cambios significativos a través del año. El tercer estrato entre los 3 y 10 cm con cobertura variable, está compuesto principalmente por gramíneas y hierbas de pequeño porte de los géneros *Agrostis*, *Aciachne*, *Carex*, *Luzula*, *Geranium* etc.

3.- Metodología.

Para cumplir los objetivos planteados y poder responder a las preguntas formuladas se desarrollo la siguiente metodología.

3.1.- Selección de las parcelas que representan la sucesión.

El equipo que trabaja en el proyecto "Sucesión, Regeneración y Estabilidad de Ecosistemas y Agroecosistemas de Páramo" (Monasterio y Garay, 1987) seleccionó y delimitó en el campo seis parcelas con 10m² de área que se encontraban en diferentes estadios de la sucesión ecológica y que tenían para el momento en que se inició el trabajo las siguientes edades, 1, 3, 6, 12, 16, 18, años. En este trabajo, en particular, se trató de tener una muestra representativa de las distintas etapas de la sucesión; para ello se seleccionaron parcelas que representan la fase inicial, una fase secundaria o intermedia, y la fase final de la sucesión; escogiéndose por lo tanto las siguientes parcelas: parcela de 1, 6, 12, 16 años las cuales tienen, según la información presentada por Montilla y Monasterio (1987) y Porrmanm y Lüdtkke (1988), tienen las siguientes características:

a) Parcela de 1 año: Ocupa una posición de ladera media con alta pedregosidad, y con una pendiente de 20° a 40° /. Está colonizada por especies pioneras de la sucesión, su diversidad es baja correspondiendole un valor de 0.92 ± 0.02 H, sólo están presentes 26 especies siendo *Rumex acetosella* (cizaña) la principal especie dominante con una cobertura de 47 %.

b) Parcela de 6 años: Ocupa también una posición de ladera media, con alta pedregosidad y una pendiente que oscila entre los

10° y 15° , el número de especies es de 36 dominada por *R. acetosella*, *Senecio formosus* con una cobertura de 12.5 % y por *Trisetum irazuense* con una cobertura de 14.5 %. Posee un índice de diversidad mayor que la parcela anterior con un valor es de 1.19 ± 0.04 H.

c) Parcela de 12 años: Igualmente se encuentra en una posición topográfica de ladera media, con una pendiente que oscila entre los 10° y los 15° , por su aspecto fisonómico se puede decir que es una formación del tipo rosetal-arbustal paramero, con un total de 36 especies dominadas por *Hypericum laricifolium* y *Espeletia schultzii* con un 25 % y un 24,6 % de cobertura respectivamente, su índice de diversidad es de 1.12 ± 0.03 H, el cual es más bajo que el de la parcela anterior.

d) Parcela de 16 años: En posición de ladera alta, con una pendiente que se encuentra entre los 20° y 40° ; se puede decir que representa la vegetación natural recuperada, su aspecto fisonómico es de arbustal-rosetal presentando una alta diversidad cuyo valor es de 1.37 ± 0.03 H, con un número de 50 especies dominando los arbustos, dentro de los que se destacan *Bacharis prunifolia* y *Acaena elongata* con un 13 % y 13.6 % de cobertura respectivamente.

En la tabla No. 2 se muestran algunos datos del suelo en las diferentes parcelas.

3.2.- Selección de las especies dominantes.

El estudio de la composición florística de la vegetación fue realizado igualmente por el equipo de trabajo del proyecto antes mencionado, el tratamiento y análisis de los datos fue llevado a

TABLA No.2. Características del suelo en las parcelas que representan la sucesión.

PARCELAS	EPOCA	CLASE TEXTURAL	% C	% N	P (ppm)	K (ppm)	Mg	Ca	pH
PARCELA DE 1 AÑO	ES	F	10.17	0.68	30	128.5	---	---	4.95
	EH		10.23	0.73	32.8	170	---	---	5.22
PARCELA DE 6 AÑOS	ES	F	10.88	0.62	19.4	*0.47	*0.38	*2.52	5.18
	EH		10.16	0.69	21.2	133	---	---	4.9
PARCELA DE 12 AÑOS	ES	Fa	9.97	0.63	21	*0.27	*0.30	*2.27	4.84
	EH		10.11	0.61	20.4	136	---	---	4.82
PARCELA DE 16 AÑOS	ES	---	10.17	0.85	24.8	198	---	---	5.32
	EH		---	---	---	---	---	---	---

* = meq/100 gramos

Tomado de Monasterio y Montilla 1987.

cabo por Montilla y Monasterio (1987), una vez obtenida ésta información se seleccionaron las especies; para ello se tomaron en cuenta aquellas especies que poseyeran los valores de cobertura vegetal más altos; por lo tanto, tomando en consideración esta apreciación se pueden denominar especies dominantes. En la tabla No.3 se reúnen las especies seleccionadas con sus principales características (aportadas por Adamo, G. en comunicación personal).

3.3.- Diseño muestral.

Se hicieron dos muestreos principales: uno en la estación seca (ES), y otro en la estación húmeda (EH). El primer muestreo se realizó entre los meses de Marzo y Abril de 1987, meses que corresponden a la estación seca y el segundo entre los meses de Septiembre y Diciembre del mismo año, en la estación húmeda.

Para el muestreo de las especies por parcela en el campo, en primer lugar se definió un estado vegetativo adecuado tomando como criterio esencial que el individuo hubiera tenido eventos reproductivos previos, es decir se escogieron individuos en un estado adulto. El número de individuos que se muestrearon fue de 10 por especie en la parcela correspondiente.

Como en el campo se encontraron individuos adultos de diferentes tamaños, se seleccionó para cada especie un tamaño uniforme, de tal manera que se permitiera una comparación válida de los patrones de asignación de biomasa entre los 10 individuos, la tabla No. 4 muestra las dimensiones consideradas.

3.4.- Cosecha y procesamiento de biomasa.

TABLA No.3. PRINCIPALES CARACTERISTICAS DE LAS ESPECIES SELECCIONADAS.

EDAD DE LA PARCELA (Años)	COBERTURA VEGETAL (%)	ESPECIE	CARACTERISTICAS
1	47.0	<i>Rumex acetosella</i> L.	Criptofita, Perenne, Rizomatosa Hierba ascendente.
	11.0	<i>Agrostis jahnii</i> Luces	Criptofita, Perenne, Rizomatosa Macollas cespitosas, Tendencia a formar cesped.
6	12.5	<i>Senecio formosus</i> H. B. K.	Hemicriptofita, Perenne, Subfrutice procumbente
	14.5	<i>Trisetum irazuense</i> (Kuntze) Hitchc.	Criptofita, Perenne, Rizomatosa, Forma macollas.
12	7.5	<i>Orthosanthus chimboracensis</i> Bak.	Criptofita, Perenne, Fasciculada (crecimiento en manojos en forma de abanico), Rizomas cortos.
	24.6	<i>Espeletia schultzii</i> Weed.	Camefita, Perenne, Caulirrosula (roseta caulescente).
	25.0	<i>Hypericum laricifolium</i> Juess.	Camefita, Perenne, Arbusto ascendente.
16	13.0	<i>Bacharis prunifolia</i> H. B. K.	Camefita, Perenne, Arbusto ascendente. Rizomas cortos.
	13.6	<i>Acaena elongata</i> L.	Hemicriptofita, Perenne, Procumbente (en su primera fase forma rosetas - procumbentes y en su fase final - posee ramas terminales erguidas). - Subfruticosa.

TABLA No. 4. Medidas promedio de los individuos seleccionados.

EDAD DE LA PARCELA (Años)	ESPECIE	TAMAÑO PROMEDIO DE LOS INDIVIDUOS		
		ALTO	ANCHO (cm)	LARGO
1	<i>R. acetosella</i> (*)	9.3 ± 2.91	20 ± 0.00	15 ± 0.0
	<i>A. jahnii</i>	5.9 ± 1.26	6.2 ± 1.75	5.9 ± 7.4
6	<i>S. formosus</i> (**)	84.5 ± 4.7	---	---
	<i>T. irazuense</i>	9.69 ± 0.7	12.3 ± 1.1	9.6 ± 0.8
12	<i>E. schultzei</i>	26.1 ± 3.3	40.5 ± 6.6	41.3 ± 5.5
	<i>O. chimboracensis</i>	38.8 ± 2.1	35.8 ± 2.8	36.1 ± 3.4
	<i>H. laricifolium</i>	49.5 ± 4.3	43.5 ± 4.1	40.9 ± 5.3
16	<i>B. prunifolia</i>	59.2 ± 5.6	54.1 ± 8.8	37.2 ± 10
	<i>A. elongata</i>	39.7 ± 4.6	66.2 ± 12.7	53.5 ± 15

(*). La especie *Rumex acetosella* se caracteriza por tener reproducción sexual y vegetativa, morfológicamente es un rizoma estolonífero, por ésta razón definir un individuo como tal fue difícil. Para resolver éste problema se definió una unidad de muestreo con las dimensiones señaladas en la tabla anterior y que representan por tanto un individuo.

(**). En *Senecio formosus* no se tomaron las medidas de ancho y largo total, en su lugar se seleccionaron individuos con la altura que muestra la tabla y con un número de 3 ejes florales.

Para la cosecha de biomasa se cortó la parte aérea de cada individuo guardándose posteriormente por separado para luego ser llevado al laboratorio. La biomasa subterránea se obtuvo con un grado de subestimación que desconocemos debido a las dificultades de carácter técnico que se presentan al hacer este tipo de muestreo; salvada esta dificultad se sacaron las raíces presentes hasta una profundidad de 20 cm a partir de la superficie del suelo, este proceso se realizó principalmente para las especies arbustivas; las muestras obtenidas fueron igualmente guardadas en forma individual y llevadas al laboratorio para su posterior procesamiento. Las especies más pequeñas, generalmente las formas graminoides permitieron tomar los individuos completos, es decir en el campo no se separó la biomasa aérea de la subterránea, en su lugar se tomaron los individuos con bloques de tierra que contenían las raíces, en el laboratorio fueron lavados cuidadosamente tratando de obtener la mayor cantidad de éstas.

En el laboratorio cada uno de los 10 individuo por especies fueron separados en compartimentos vegetales, dichos compartimentos fueron los siguientes:

- 1) Biomasa Asimilatoria Hojas (BAH)
- 2) Biomasa Asimilatoria Tallos (BAT) para las especies *Rumex acetosella* y *Senecio formosus* en la estación húmeda.
- 3) Biomasa No Asimilatoria (RNA) que incluía tallos y ramas o estructuras de sostén.
- 4) Estructuras reproductivas (BR), considerando los pedúnculos y demás órganos accesorios.
- 5) Necromasa (N), o todas aquellas estructuras secas en pie.

6) Biomasa Subterránea (BS), que incluía raíces y tallos subterráneos.

7) Biomasa Asimilatoria de Hojas jóvenes (BAHj) para *Espeletia schultzii*.

8) Biomasa Reproductiva pedúnculos (BRp) y Biomasa Reproductiva frutos (BRf), para el caso especial de *Acaena elongata* en la estación húmeda; fue necesario hacer esta distinción ya que esta especie no se logró muestrear en su época de floración, para la EH ella ya estaba en fructificación, además las características particulares de sus frutos no permitieron recolectarlos en todos los individuos, por ello se muestreó un individuo adicional con el mayor cuidado para recolectar la mayor cantidad de frutos, con la finalidad de tener una idea de la cantidad de nutrientes asignados a estas estructuras.

El material separado de esta forma fue llevado a la estufa y secado a una temperatura de aproximadamente 80 C° por un tiempo de 20 a 30 días. Una vez cumplido este tiempo se sacaron las muestras de la estufa dejándolas enfriar posteriormente por un tiempo de 15 minutos tras los cuales se procedió a pesar para obtener el peso seco o biomasa en gramos.

3.5.- Procesamiento del material vegetal para los análisis de nutrientes.

Del material vegetal separado en compartimentos se obtuvo una muestra compuesta, es decir se mezclaron las diez muestras, por ejemplo, del compartimento (X) y posteriormente se molió este material utilizándose para ello una malla de 1mm. El siguiente

paso fue la homogenización del material molido para obtener una muestra uniforme del compartimento (X) que representara los diez individuos. Los nutrientes analizados fueron C, N, P, Ca, Mg, y K, los análisis se hicieron en el Laboratorio de Suelos de la Escuela de Geografía Facultad de Ciencias Forestales.

Para el análisis de Nitrógeno total se siguió el Método Kjeldahl que consiste en la digestión de la muestra vegetal con una solución ácida fuerte en la cual el nitrógeno es convertido en sulfato de amonio; en el proceso de destilación bajo condiciones alcalinas el amonio es liberado y colectado en una solución de ácido bórico coloreada con el indicador azul de metileno, esta solución que contiene el amonio es titulada con ácido, el cambio de color se desarrolla cuando toda la base es titulada.

El análisis de Carbono se hizo por el método de Walkley-black o método del ácido crómico basado en la calefacción espontánea por dilución del ácido sulfúrico y valoración por retroceso con una dilución de sulfato ferroso amoniacal.

En el análisis de Fósforo se usó el método del color azul molibdofosfórico obtenido por reducción con ácido 1, 2, 4-aminonaftolsulfónico en medio acidificado con ácido perclórico (Jackson, 1964). El Ca, K, Mg fueron medidos por espectrofotometría y absorción atómica.

3.6.- Procesamiento de la información.

Todos los datos obtenidos fueron expresados en porcentajes, este grupo de datos fueron graficados, con la finalidad de establecer comparaciones entre compartimentos de una especie, y

entre especies de una misma parcela, además entre especies de diferentes parcelas.

A partir de los porcentajes se calcularon los gramos de nutrientes, multiplicando el valor en porcentaje de cada uno de los nutrientes analizados por los gramos de peso seco para cada compartimento y para cada individuo y por especie. Se obtuvo el valor promedio, el error estandar, y la cantidad total en gramos de cada uno de los nutrientes por individuo. Con estos datos se calculó el porcentaje con respecto a la cantidad total de cada uno de los nutrientes acumulada por un individuo promedio de cada especie, esto se hizo con la finalidad de comparar sobre una misma base, cual de las especies estudiadas acumula más nutrientes y cual o cuales de ellos son los más importantes.

Con la finalidad de conocer cual es la participación de cada especie al stock de nutrientes del sistema se calculó el peso en gramos de nutrientes contenidos en $1m^2$. Para ello se usaron los resultados de biomasa total expresados por unidad de área ($1m^2$) obtenidos por Monasterio y Montilla (datos en procesamiento). Estos resultados representan la biomasa total de cada una de las parcelas, (etapas de la sucesión) y en la medida en que el material recolectado según la unidad de muestreo usada lo permitió, se hizo la separación por especies y por compartimentos. De acuerdo a esto nosotros utilizamos los datos disponibles, éstos fueron reunidos en la Tabla No. 18.

A partir de estos y con nuestros datos se hicieron dos grupos de calculos:

A) Se calculó los Gramos de nutrientes/ m^2 por compartimento y

por especie. Para ello se multiplicó los valores contenidos en la tabla No. 18 por los porcentajes de nutrientes (N, P, Ca, Mg, K) obtenidos por nosotros tabla No.16a y 16b. Aunque el valor de biomasa por unidad de área obtenido por Monasterio y Montilla, no fue calculado para todas las especies y para todos los compartimentos separados en nuestro estudio (ver tabla No. 18) sin embargo, procedimos a hacer este grupo de calculos ya que ellos nos pueden dar una idea aproximada del aporte potencial de nutrientes al sistema de las especies estudiadas.

B) Se calcularon los Gramos de Nutrientes Totales/m² por especie. Para ello se sumaron por cada especie los valores obtenidos para cada uno de los compartimentos considerados en el cálculo de la parte A señalada arriba.

Para comprobar si la diferencia entre estaciones para los patrones de asignación de biomasa y para los patrones de asignación de nutrientes era estadísticamente significativa, se hicieron las pruebas de t entre los valores de la ES y EH, para cada especie y para cada compartimento. Y para comprobar que los patrones de asignación de biomasa y nutrientes eran estadísticamente significativos entre especies, se procedió a hacer análisis de varianza (ANOVA) de una vía. Para ellos se hizo un ANOVA para la biomasa aérea en la ES y otro para EH, ANOVA para la biomasa subterránea en la ES y en la EH. Para cada uno de los nutrientes igualmente se hicieron ANOVAS independientes para la biomasa aérea ES y EH, y para la biomasa subterránea ES y EH. En una prueba a posteriori se compararon las medias, esto nos permitió conocer que especies formaban grupos homogéneos entre si y grupos homogéneos entre especies de formas de vida diferentes.

4.- Resultados de los análisis de Biomasa y Carbono.

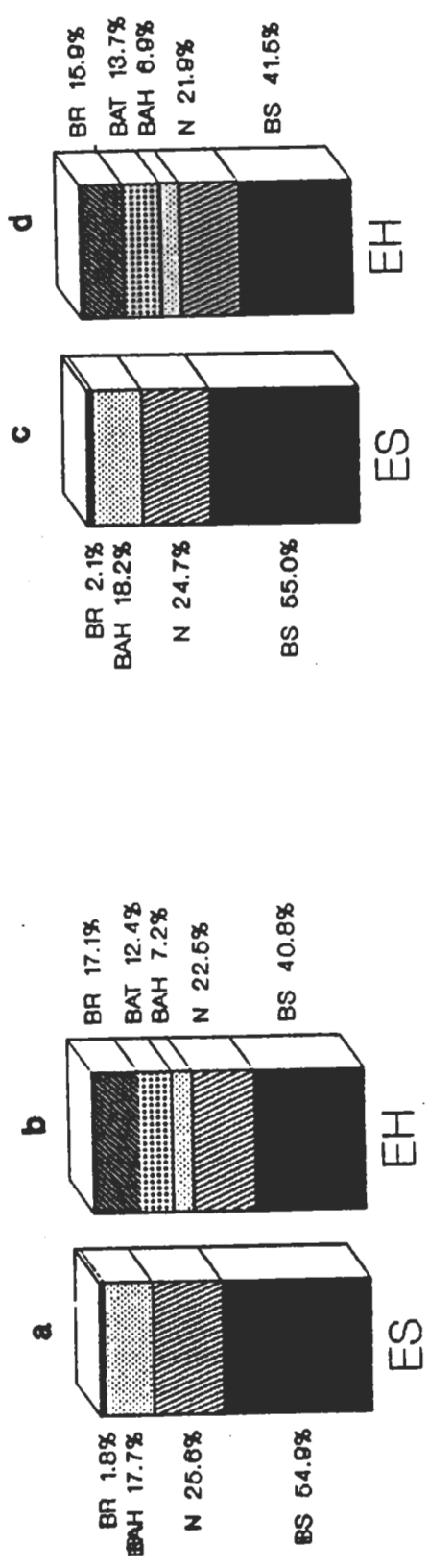
4.1.- Parcela de 1 año.

Rumex acetosella en la época seca (ES) (Fig. 4a) asigna el 55 % de la biomasa total a la Biomasa Subterránea (BS), este valor significa un poco más de la mitad de la biomasa total, una cuarta parte está representada por la Necromasa (N) con un valor de 26 %. La Biomasa Asimilatoria Hojas (BAH) tiene un valor menor (18 %) y la Biomasa Reproductiva (BR) en esta época es muy baja sólo se obtuvo el 2 %. En la estación húmeda (EH) (Fig. 4b) la BS tiene un valor de 41 %, su disminución con respecto al porcentaje obtenido en la ES es de un 26 % lo que representa una disminución de casi la mitad. La N tiene un valor de 23 % y disminuye en un 12 %, la biomasa asimilatoria en esta época se reparte entre la BAH con un 7 %, y la Biomasa Asimilatoria Tallos (BAT) con un 12 % ; esto es debido a que en la ES esta especie se encuentra en fase de roseta y en la EH ya ha ocurrido la elongación de los tallos. Estos tallos no son lignificados su sostén está compuesto fundamentalmente por fibras y colénquima, es decir, es colenquimatoso; además posee una superficie asimilatoria que probablemente posea una tasa fotosintética menor respecto a la BAH, sin embargo, no se debe ignorar. Sus funciones son de sosten de las estructuras reproductivas. La suma de ambos compartimentos asimilatorios representa un 20 % lo que significa un incremento de un 10 % . La BR alcanzó un valor de 17 %, esto significa un incremento de un 8.35 veces el valor de la ES; éste

BIOMASA

CARBONO

Rumex acetosella



Agrostis jahni

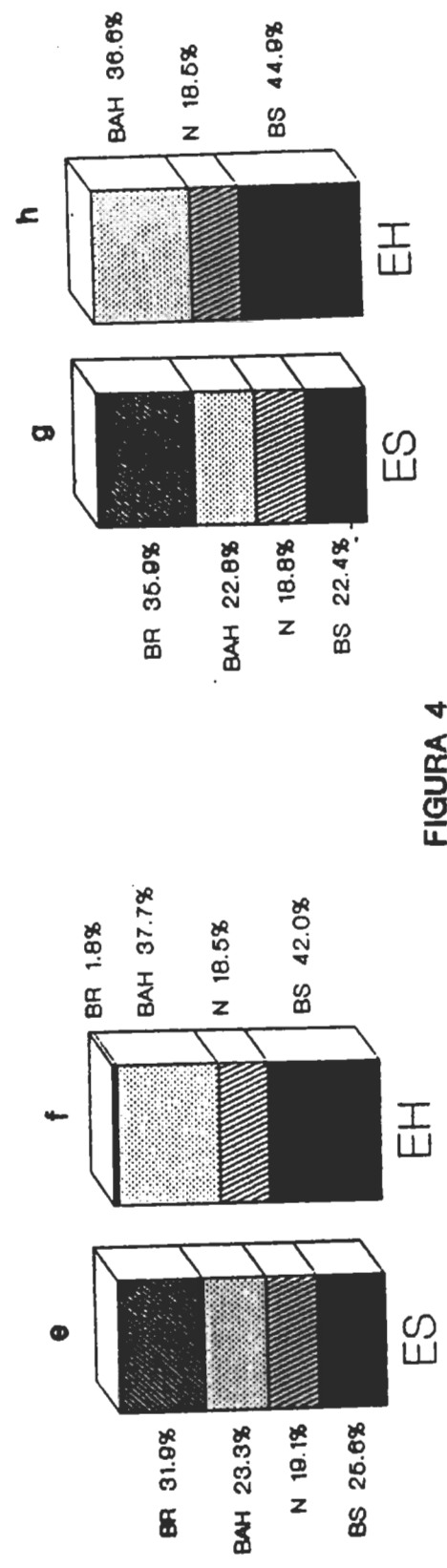


FIGURA 4

PARCELA DE 1 AÑO. PATRONES DE ASIGNACION DE BIOMASA Y CARBONO.
 (BAH) Biomasa Anularizada Hija, (BR) Biomasa Representativa, (N) Nueva, (BS) Biomasa Adulta Hija. Tablas.

importante aumento se debe a que en el mes de septiembre, mes en que se realizó el muestreo de la EH esta especie se encontraba fenológicamente en su pico de floración. Todos los cambios observados en los compartimentos entre ambas épocas son estadísticamente significativos.

Para *Agrostis jahnii* en la ES (Fig.4e) la BS tiene un valor de 26 %, la N está representada con un 19 %, la BAH obtuvo un 23 % y la BR alcanzó un 32 %. Si se considera la desviación obtenida para los cuatro compartimentos se observa que en esta época la biomasa total está repartida en forma equitativa. En la EH (Fig. 4f) la BS tuvo un valor de 42 % lo cual significa un aumento del 39 %, la N en esta época tiene un valor de 18 % siendo su disminución de un 5 % con respecto a la ES, el valor de la BAH fue de 37 % lo que representa un incremento del 39 %, la BR disminuyó notablemente obteniéndose el valor de 2 % con respecto a la E,S la disminución es de un 94 % estadísticamente significativa; esto se debe a que en la EH esta especie todavía no se encuentra en fase de floración, fase ésta que según observaciones posteriores se alcanza para unos tres meses más adelante. Por otro lado los cambios observados en los restantes compartimentos son estadísticamente no significativos (NS).

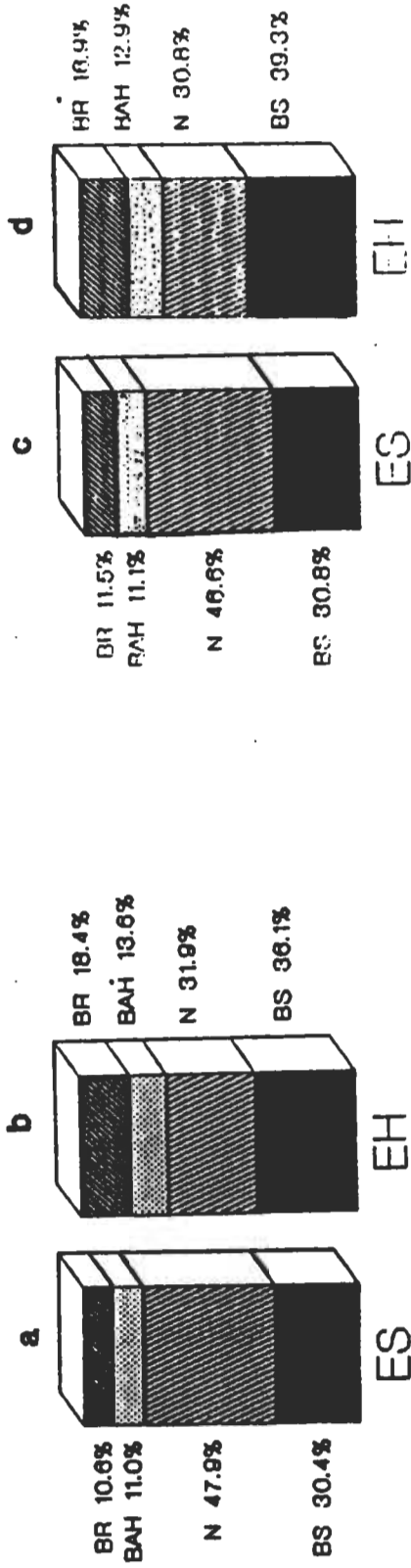
4.2.- Parcela de 6 años.

En *Trisetum irazuense* la BS en la ES (Fig. 5a) tiene un valor de 30 %, la N está representada con un 48 % lo cual representa un poco menos de la mitad de la biomasa total, la BAH y la BR obtuvieron un 11 %. En la EH (Fig. 5b) la BS tiene un valor de 36 % siendo el incremento de un 10 % estadísticamente

BIOMASA

CARBONO

Trisetum irazuense



Senecio formosus

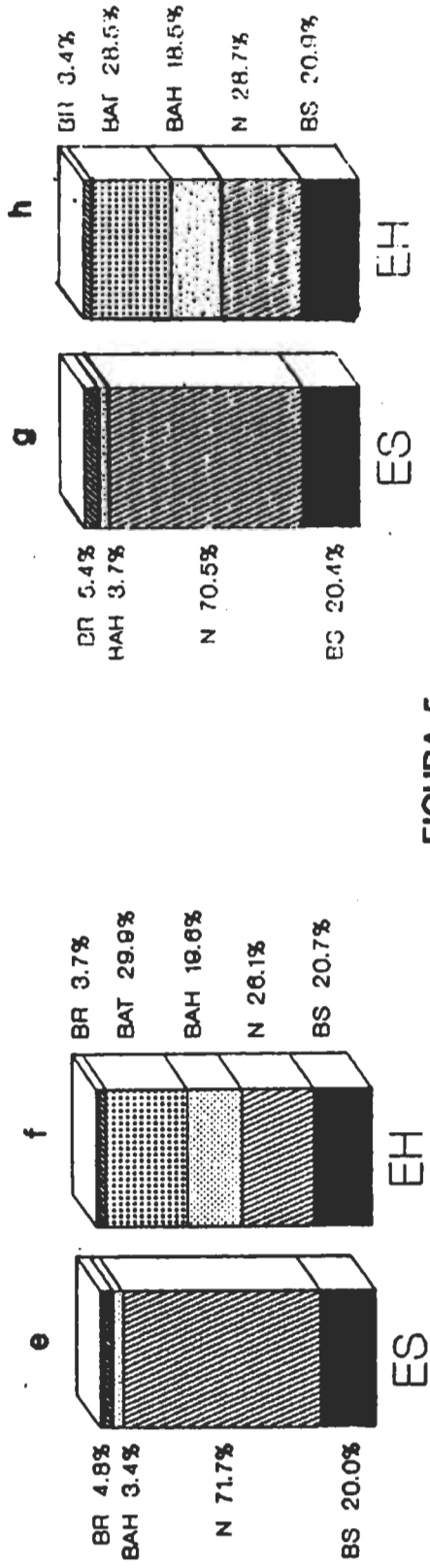


FIGURA 5

PARCELA DE 6 AÑOS. PATRONES DE ASIGNACION DE BIOMASA Y CARBONO.
 (BAH) Biomasa Abundancia Baja, (BR) Biomasa Reproductiva, (N) Biomasa, (BAT) Biomasa Abundancia Baja,
 (BS) Biomasa Subterránea.

significativo, para la N se obtuvo un 32 % observándose que la disminución fue de 33 %, aunque estadísticamente NS puede ser importante cuando se considera el valor obtenido para la BAH y la BR, ya que en efecto la BAH ligeramente incrementa en esta época pasando su valor de 14 % y el incremento de 18 % estadísticamente NS, y la BR aumentó hasta 18 % significando este aumento un 43 % estadísticamente significativo.

Senecio formosus en la ES (Fig. 5e) reparte la biomasa de la siguiente manera; la BS está representada con un 20 %, la N involucra el mayor porcentaje con respecto a la biomasa total siendo de un 71 %, la BAH tiene un valor de 4 % y la BR tiene un valor de 5 % (que representan las estructuras reproductivas totalmente senescentes). En la EH (Fig. 5f) la BS tiene un valor de 21 % con un ligero aumento de 4 %, la N disminuyó en un 63 % con respecto a la ES. Al igual que *R. acetosella*, esta especie para la época seca está en fase de roseta y para la EH ha alcanzado la elongación de los tallos, por lo que la biomasa asimilatoria se dividió en BAH y BAT con valores de 20 % y 30 % respectivamente, la suma de estos dos compartimentos separados como biomasa asimilatoria nos da un valor de 50 % el cual representa un 10.51 veces el valor con respecto a la ES.

Es característico de estas especies por ser una Hemicriptofita, tener en su ciclo de vida, periódicamente una fase en la cual ocurre una reducción de sus partes que se manifiesta en el marchitamiento y senescencia de la mayor parte de su biomasa aérea. El valor obtenido para la BR fue de 4 %, este valor representa el porcentaje de la biomasa total asignada

a las estructuras reproductivas propiamente dichas, es decir a las flores totalmente formadas y sin que haya ocurrido la fase de dispersión, con respecto a la ES es un valor menor el cual es un 24 % más bajo sin embargo, esta disminución puede ser debida al azar.

4.3.- Parcela de 12 años

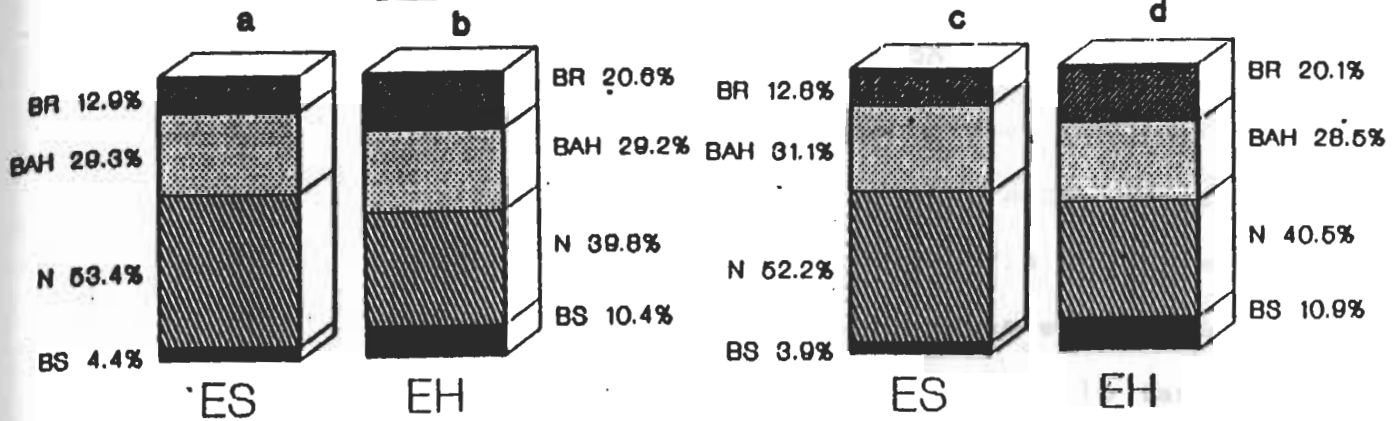
Para *Orthosanthus chimboracensis* en la ES (Fig. 6a) la BS tiene un valor de 4 % , la N tiene 53 % , la BAH alcanzó un 29 % y la BR un 13 % . Para la EH (Fig. 6b) la BS estuvo representada con un 10 % lo que significa un aumento con respecto a la ES de un 13.5 veces el valor de la ES; en esta especie en particular este aumento se debe en parte probablemente a un mejor procesamiento del material, ya que en la ES las dificultades de orden técnico en el muestreo y la falta de experiencia condujeron a una subestimación de la BS recolectada. La N con un valor de 40 % disminuyó en un 25 % , la BAH se mantuvo estable con un valor de 29 % y la BR con un valor de 21 % incrementó en un 37 % con respecto a la ES. Excepto para la BAH los cambios ocurridos entre ambas épocas resultaron estadísticamente significativos.

En *Espeletia schultzei* en la (Fig. 6e) la BS tiene un valor de 6 % , la N esta representada con un 44 % , la Biomasa No Asimilatoria (BNA) que aparece como un nuevo compartimento, dándonos con ello una idea de la complejidad de esta especie y de las especies que aparecerán a partir de esta etapa de la sucesión, representa un 3 % de la biomasa total, la biomasa asimilatoria dividida en esta especie en BAH que representa las hojas adultas y BAHj o biomasa asimilatoria de hojas jóvenes

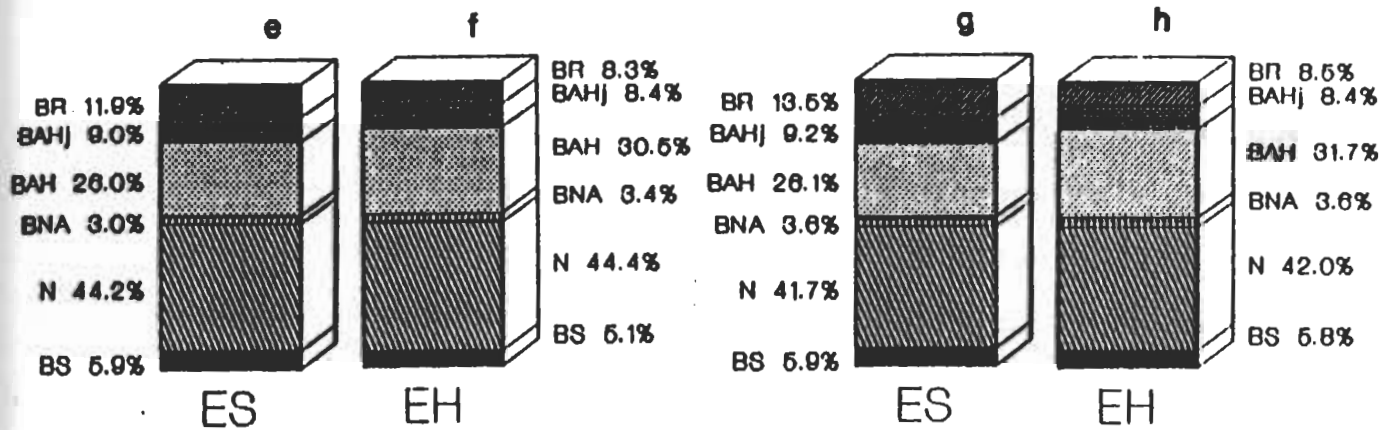
BIOMASA

CARBONO

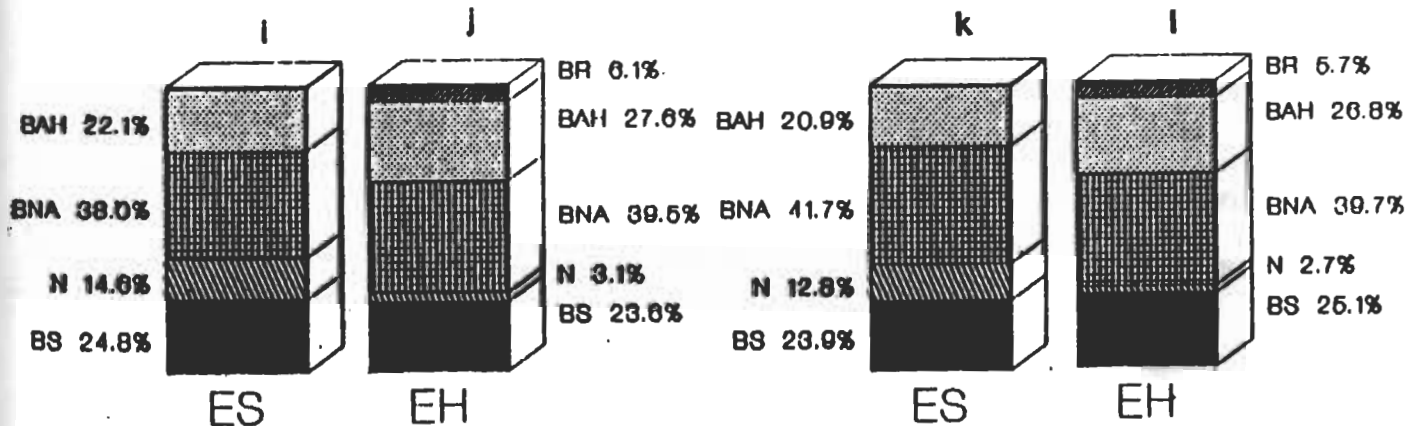
Orthosanthus chimboracensis



Espeletia schultzei



Hypericum laricifolium



PARCELA DE 12 AÑOS. PATRONES DE ASIGNACION DE BIOMASA Y CARBONO.
 (BAHj) Biomasa Administrada Hojas, (BR) Biomasa Reproductiva, (N) Nitrogeno, (BS) Biomasa Subteranea, (BNA) Biomasa No Administrada, (BAH) Biomasa Administrada Hojas yemas.

FIGURA 6

tienen un valor de 26 % y 9 % respectivamente, la BR alcanzó un valor de 12 %. Para la EH (Fig. 6f) el valor de la BS fue de 5 % , la N tiene un 44 % , la BNA 3 % , la BAH 30 % con un aumento del 14 % , la BAHj tiene un 8 % con una ligera disminución del 7 % y la BR obtuvo un 8 %. En esta especie si ignoráramos los ligeros cambios que ocurrieron en la biomasa asimilatoria para la EH, podemos decir que no hubo cambios importantes en el patrón de asignación de biomasa, ya que *E. schultzi* tiene a lo largo del año un crecimiento continuo y se puede decir que casi constante, debido a que las pocas variaciones, normalmente en la biomasa asimilatoria y necromasa, que se presentan entre una estación y otra en un año son compensadas en el siguiente de tal manera que se puede afirmar que un incremento realmente notable en el crecimiento vegetativo no se observa entre una estación y otra a lo largo de un año. En efecto los cambios observados en todos los compartimentos entre ambas épocas son estadísticamente NS.

Para *Hypericum laricifolium* en la ES (Fig. 6i) la BS está representada por un 25 % , la N tiene un valor de 15 % , la BNA alcanzó un 38 % más alto que en la especie anterior, esto es debido a que son formas de vida diferentes, ya que *H. laricifolium* es una especie arbustiva la BNA viene a representar una parte importante de la biomasa total; el valor promedio de la BNA en *E. schultzi* en ambas épocas es de 3 % y el de *H. laricifolium* es de 39 % lo que significa un factor de 13 veces más en esta última especie, esto nos da una idea por un lado de la complejidad de esta especie y por otro de lo compleja que se va haciendo la comunidad a medida que la sucesión transcurre, por

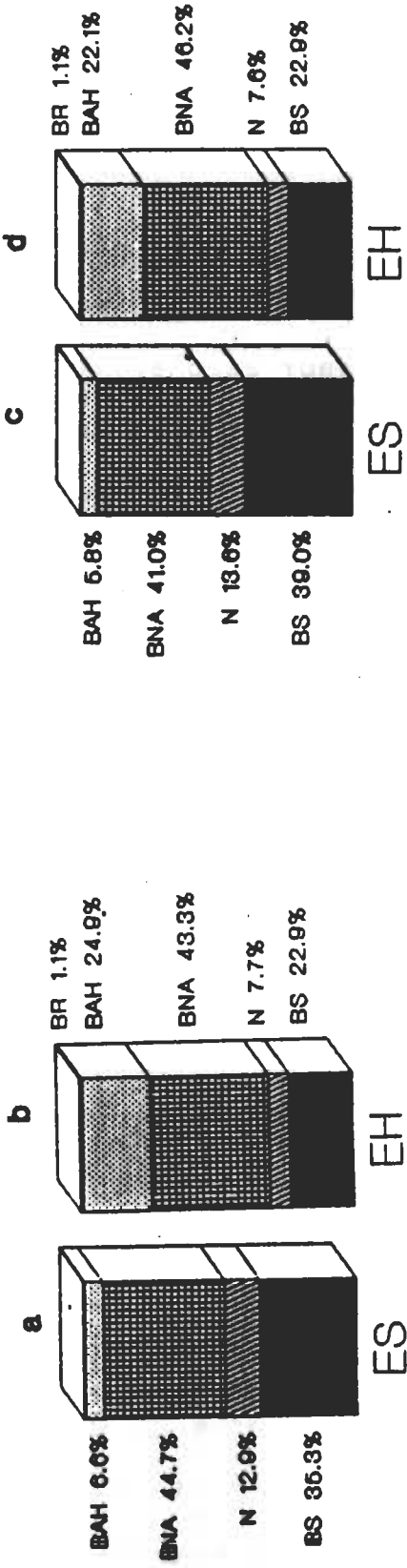
esta razón podemos tener una idea de la posición que ocupa esta especie en la sucesión así como de sus respuestas adaptativas frente a las principales variables ambientales del medio que explota.

La BAH tiene un valor de 22 % y la BR obtuvo un valor bastante bajo 0.6 %. En la EH (Fig. 6j) la BS tiene un valor de 24 % lo que significa una reducción ligera de un 4 % estadísticamente NS, la N disminuyó apreciablemente teniendo un valor de 3 %, esto significa una disminución del 79 % estadísticamente significativa, la BAH tiene un valor del 28 % con un aumento de un 20 % estadísticamente NS, la BR aumentó para obtener un 6 % siendo su incremento de 9,23 veces el valor de la ES, el cual resultó ser estadísticamente significativo, esto es debido al igual que en las otras especies a que en esta estación tiene un pico importante de floración.

4.4.- Parcela de 16 años.

Baccharis prunifolia en la ES (Fig. 7a) asigna a la BS un 35 %, a la N un 13 %, a la BNA un 45 %, a la BAH un 7 %, y a la BR un valor muy bajo, 0.5 %. En la EH (Fig. 7b) los valores para estos mismos compartimentos fueron los siguientes, para la BS se obtuvo un 23 % con una disminución de un 35 %, para la N el valor fue de 8 % lo que significa un 40 % menos, la BNA alcanzó un 43 % con un ligera disminución del 3 %, los cambios observados en estos tres compartimentos son estadísticamente NS, la BAH obtuvo un 25 % lo cual significa que aumentó un 2,78 veces el valor de la ES, la BR con 1 % aumentó 10.2 veces lo que significa el doble del valor obtenido para la ES.

Baccharis prunifolia



Acaena elongata

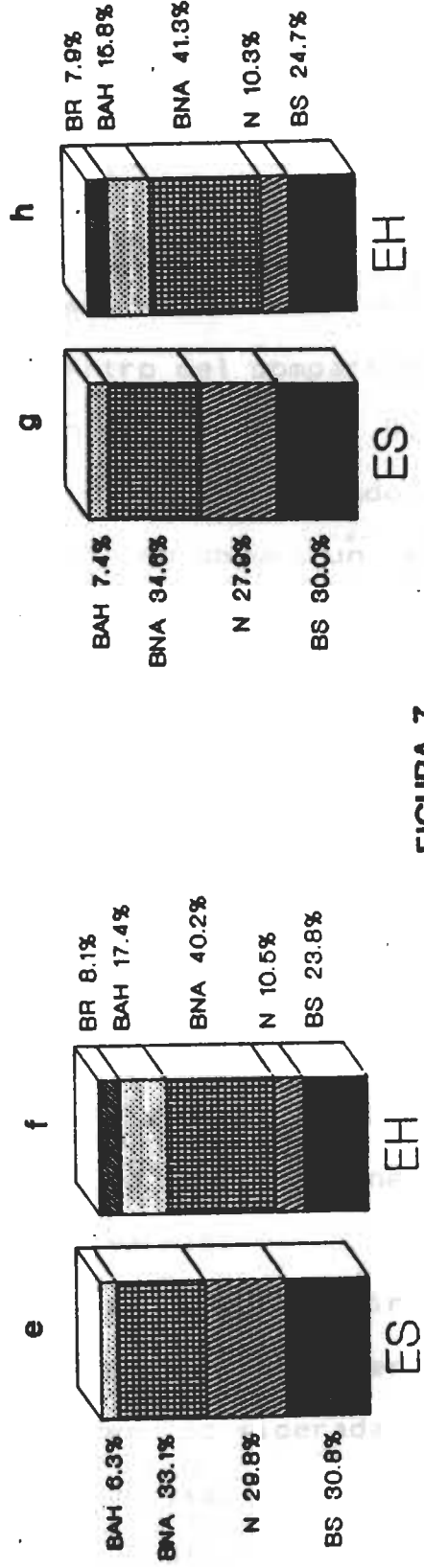


FIGURA 7

PARCELA DE 16 AÑOS. PATRONES DE ASIGNACION DE BIOMASA Y CARBONO.
(BAH) Biomasa Acabarrada Hoja, (BR) Biomasa Reproductiva, (B) Biomasa, (BS) Biomasa Subterránea, (BNA) Biomasa No Acabarrada.

Para *Acaena elongata* en la ES (Fig. 7e) el valor de la BS fue de 31 % , lo asignado a la N fue de 30 % , para la BNA se obtuvo 33 % , y en la BAH un 6 % , para la BR 0 % , en esta época esta especie ya ha pasado por su período de floración, bajo estas condiciones los individuos sólo tenían los pedúnculos de sostén de las estructuras reproductivas o flores, éstos por ser de características leñosas fueron incluidos dentro del compartimento BNA. Para la EH (Fig. 7f) la BS tiene un valor de 24 % , la disminución con respecto a la ES fue de un 23 % , lo asignado a la N fue de 10 % , disminuye un 65 % , en la BNA se obtuvo un 40 % con un aumento de un 18 % , la BAH alcanzó un 17 % lo que significa un incremento de 1.75 veces el valor de la ES y en la BR se obtuvo un valor de 8 % , para obtener este valor se consideraron los pedúnculos incluidos en la época anterior en la BNA. Excepto para la BS los cambios observados en los otros compartimentos resultaron estadísticamente significativos.

Esta parcela en la EH había sido arada unos pocos días antes del muestreo de tal manera que fue difícil seleccionar los individuos con las dimensiones que se consideraron en la ES; así que las diferencias para las dos especies en los patrones de asignación probablemente también se deban a esta razón.

De todos los resultados presentados se puede concluir que las diferencias más importantes entre los diferentes compartimentos y entre las dos estaciones consideradas se observan en la Necromasa, Biomasa Reproductiva, y Biomasa Asimilatoria, Biomasa Subterránea (tabla No. 5).

Como era de esperarse los resultados obtenidos en los

Tabla No.5. ANALISIS ESTADISTICO PARA NUTRIENTES ENTRE LA EPOCA SECA Y LA EPOCA HUMEDA.

ESPECIES	BAH	BR	N	BS	BNA	BAH _J	BAH ₂
<i>R. acetosella</i>	NS	***	***	***	---	---	***
<i>A. jahnii</i>	NS	*	NS	NS	---	---	---
<i>T. irazuense</i>	NS	***	NS	*	---	---	---
<i>S. formosus</i>	***	NS	NS	***	---	---	***
<i>O. chimboracensis</i>	NS	*	*	***	---	---	---
<i>E. schultzei</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	---
<i>H. laricifolium</i>	NS	***	***	NS	NS	---	---
<i>B. prunifolia</i>	***	NS	NS	*	NS	---	---
<i>A. elongata</i>	***	---	*	NS	*	---	---

NS= No Significativo

* = Significativo al 0.05 %

** = Significativo al 0.01 %

*** = Significativo al 0.001 % o menos

BAH₂= Tests que se hizo sumando sumando para la EH la BAH y BAT, y comparandolo con el valor de BAH de la época seca.

análisis de carbono, son equivalentes a los resultados de biomasa en peso seco, lo que significa que una vez más se comprueba que la biomasa se puede expresar en términos del carbono asimilado por la planta; sin embargo, es necesario aclarar que las pequeñas diferencias (esto es, cuando los valores de carbono obtenidos fueron mayores que los valores de biomasa) se deben al error cometido probablemente al realizar el análisis.

4.5.- Comparación de los patrones de asignación entre parcelas.

En la Fig. 8 se reunieron los patrones de Asignación de Biomasa de las nueve especies estudiadas (datos de la tabla No.13), las diferencias entre ellos se explica fundamentalmente por sus distintas formas de vida. En el caso particular de este trabajo ellas estaban distribuidas en un gradiente sucesional, lo que hace más importante esta comparación. Como era de esperarse según lo planteado en la teoría, especies de formas de vida, de características morfológicas y de arquitecturas menos complejas colonizan las primeras etapas de la sucesión, parcelas de 1 y 6 años. Estas especies son herbáceas perennes no lignificadas que normalmente reparten su biomasa aérea entre la Biomasa Asimilatoria, la necromasa (N), y la BR para el momento de la floración. En cuanto al patrón que sigue la BS se puede decir que es variable y dependiente en parte de la estacionalidad y de las técnicas de muestreo. En la parcela que representa la etapa intermedia la especie *O. chimboracensis* presenta un patrón muy parecido a las especies de las parcelas de 1 y 6 años debido probablemente a que según la clasificación de formas de vida es también una criptofita y por ello su forma de crecimiento es semejante. En esta parcela comienzan a aparecer formas de vida más complejas como *E. schultzi* e *H. laricifolium*, en ésta última la característica más importante radica, en que una porción importante de la biomasa total es asignada a la BNA, como era de esperarse ya que ésta es una especie leñosa arbustiva.

En la parcela de 16 años las especies presentan lo que podría en términos generales constituirse en el patrón de

PATRONES DE ASIGNACION DE BIOMASA.

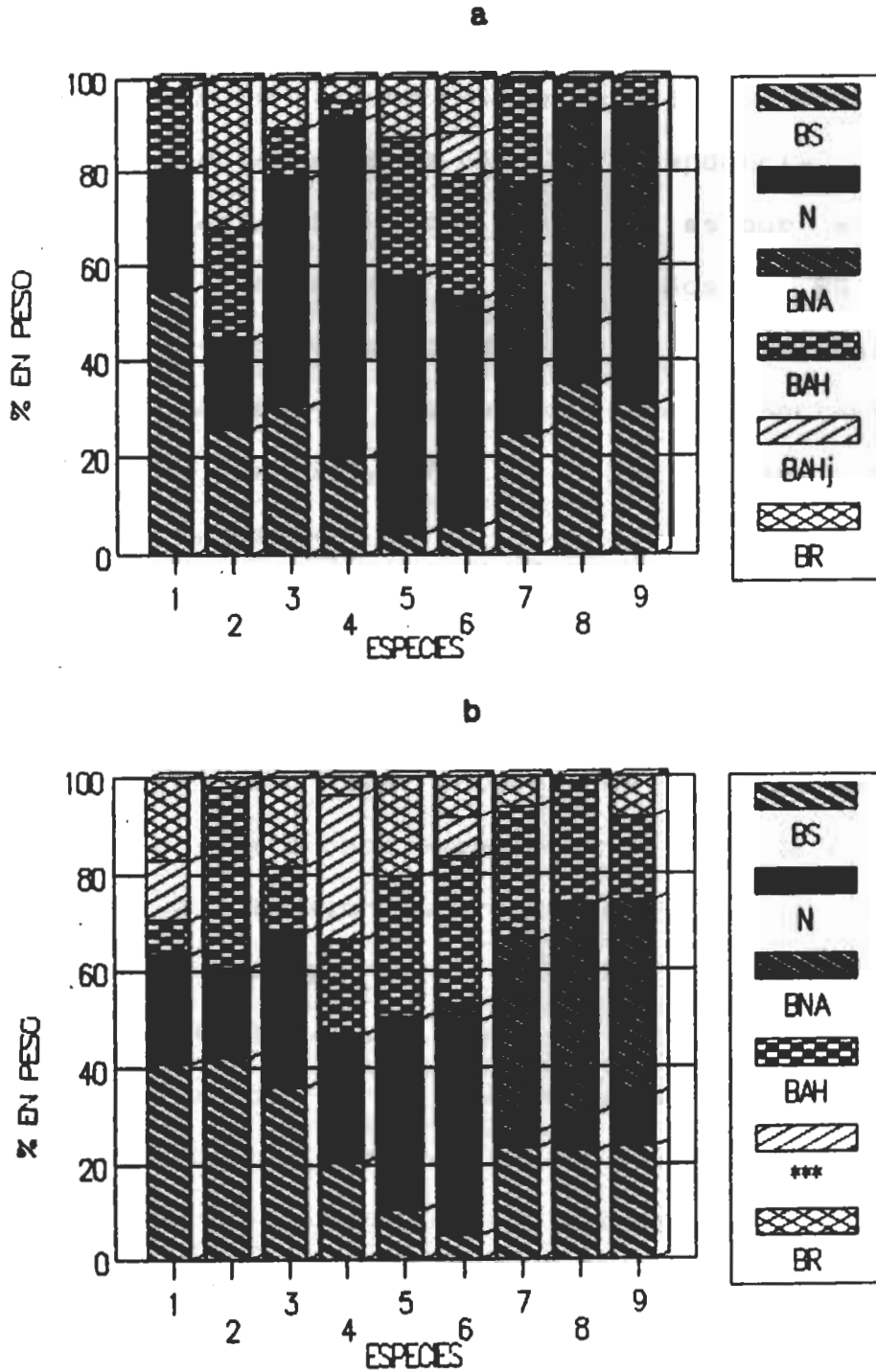


FIGURA 8, GRAFICO (a). EPOCA SECA. GRAFICO (b). EPOCA HUMEDA.

(1) *R. acetosella*, (2) *A. jahnii*, (3) *T. itazuense*, (4) *S. formosus*, (5) *O. chimboracensis*, (6) *E. schultzei*, (7) *H. lariolifolium*, (8) *B. prunifolia*, (9) *A. elongata*.

(***) Para la EH en *R. acetosella* y en *S. formosus* significa BAT; en *E. schultzei* significa BAHj.

asignación de una especie arbustiva; como en la última especie mencionada una porción importante de la biomasa es asignada a la BNA, las variaciones de la BAH, N y BR son debidas a la estacionalidad. Lo más importante en estos últimos patrones es la importancia creciente de la BNA. Otra tendencia clara a lo largo de la sucesión entre estas especies, es que en las especies arbustivas de la parcela de 12 y 16 años la BS disminuye con respecto a la fracción asignada para esta misma estructura en las especies herbáceas, en las cuales es más importante un sistema radicular más amplio y eficiente, por lo tanto hay una mayor fracción de la biomasa total asignada a ella; este punto que se discutirá más adelante. La biomasa asignada a las estructuras reproductivas tiene una marcada influencia estacional por lo tanto el patrón es variable.

Por otro lado las pruebas de t realizados para cada compartimento y para cada especie entre las dos épocas (ES y EH), mostraron que el mayor número de diferencias estadísticamente significativas se observaron en la BR, N, BS, y BAH en orden de importancia (tabla No.5). Los análisis de varianza de una vía (ANOVA) realizados para la biomasa aérea y también para la biomasa subterránea, dieron como resultado que existe una diferencia estadísticamente significativa entre los patrones de asignación de biomasa de las nueve especies consideradas; en un test a posteriori en el cual se compararon las medias, se observó para la ES homogeneidad entre las especies herbáceas y las especies arbustivas, por otro lado entre las especies herbáceas también se nota homogeneidad, al igual que entre las especies arbustivas. *Rumex acetosella* no se superpone con ninguna especie

arbustiva, y en la ES se sobrepone muy poco con las restantes especies herbáceas, es decir su comportamiento es poco homogéneo, esto puede ser debido a que por su forma de crecimiento ésta es un rizoma estolonífero, que desarrolla al mismo tiempo vástagos de origen vegetativo y sexual, por lo tanto su patrón de asignación de biomasa (y nutrientes) difiere de las otras especies; sin embargo, en la EH se observa mayor homogeneidad lo que puede sugerir maneras análogas de utilizar los recursos, los cuales están más disponibles en esta época. El comportamiento de *E. schultzi* también resulta interesante, en la ES esta especie se sobrepone con *O. chimboracensis*, en la EH en cambio su comportamiento es más homogéneo, no obstante se puede destacar que estas diferencias obedecen a su particular forma de crecimiento, patrón de asignación de recursos y patrón de arquitectura.

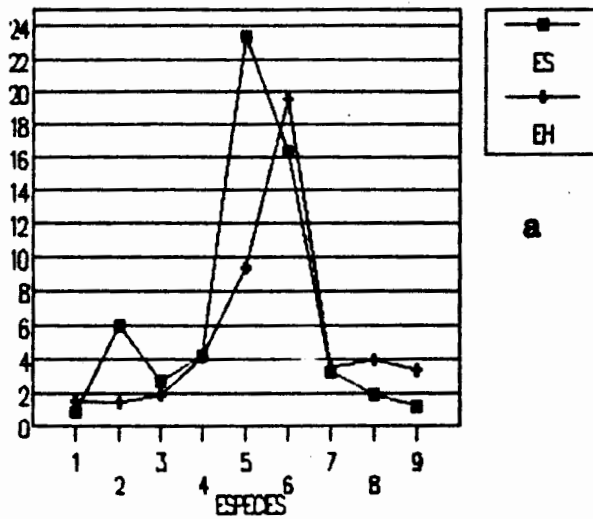
Para establecer una comparación más amplia y efectiva entre los diferentes patrones de asignación se calcularon las relaciones presentadas en la tabla N° 15, estos valores fueron graficados para hacer más fácil su comprensión, el análisis y discusión de ellos será presentado a continuación.

4.6.-Relaciones entre diferentes compartimentos vegetales.

4.6.1.- Relación Biomasa Aérea/ Biomasa Subterránea (Baé./BS):

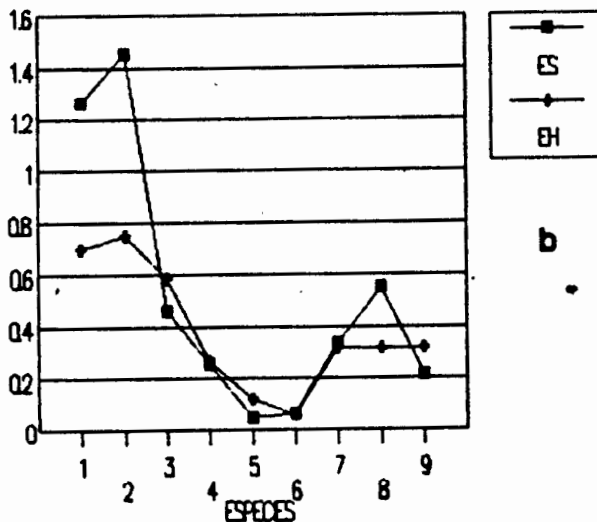
La Fig. 9a representa la relación Baé./BS en el se observa que las especies herbáceas de las parcelas de 1 y 6 años presentan los valores más bajos, ya que estas especies asignan una fracción importante de la Biomasa Total (BT) a la Biomasa

RELACION ENTRE
BIOMASA AEREA/BIOMASA SUBTERRANEA



a

RELACION ENTRE
BIOMASA SUBTERRANEA/BIOMASA AEREA



b

RELACIONES ENTRE DIFERENTES COMPARTIMENTOS VEGETALES.
(1) *R. acetosella*, (2) *A. jahnii*, (3) *T. irazuense*, (4) *B. formosus*, (5) *O. chimboracensis*,
(6) *E. schultzei*, (7) *H. lartotifolium*, (8) *B. prunifolia*, (9) *A. elongata*.

FIGURA 9

Subterránea (BS). Por otra parte la relación BS/Baé está representada en la Fig. 9b, lógicamente esta relación es alta para las especies (1) y (2), al igual que la relación Biomasa Subterránea/Biomasa Total (BS/BT, Fig. 10). Es bastante conocido que las especies perennes herbáceas movilizan una gran proporción de carbohidratos a la BS, de ellos una proporción pequeña es usada como reserva y una mayor es usada para el crecimiento del sistema de raíces y rizomas (Schulze, 1982). También ha sido planteado que las especies herbáceas que explotan Hábitats Fríos asignan una gran proporción de su BT a la BS (Grime 1979; Kürner y Renhardt 1987; Schulze 1982) como respuesta al stress producido en la disponibilidad de los nutrientes en el suelo debido a las bajas temperaturas, de tal manera que cuando el stock de nutrientes es bajo se asigna más recursos al crecimiento de las raíces a expensas del crecimiento del vástago, al mismo tiempo que incrementa la capacidad de absorción de las mismas, no obstante, éste efecto no compensa completamente la carencia de nutrientes debido a la poca disponibilidad de ellos (Chapin, 1980).

Para las especies de la parcela de 12 años *D. chimboracensis* con y *E. schultzei*, se obtuvieron los valores más altos de la relación Baé/BS, por lo tanto los más bajos en la relación inversa y en la BS/BT. Los altos valores obtenidos para la Baé/BS son apoyados por los también altos valores en la relación BAH/BT representados en la Fig. 11a.

En cuanto a las especies arbustivas, *H. laricifolium*, *B. prunifolia*, y *A. elongata*, presentan al contrario de lo que

RELACION ENTRE
BIOMASA SUBTERRANEA/BIOMASA TOTAL

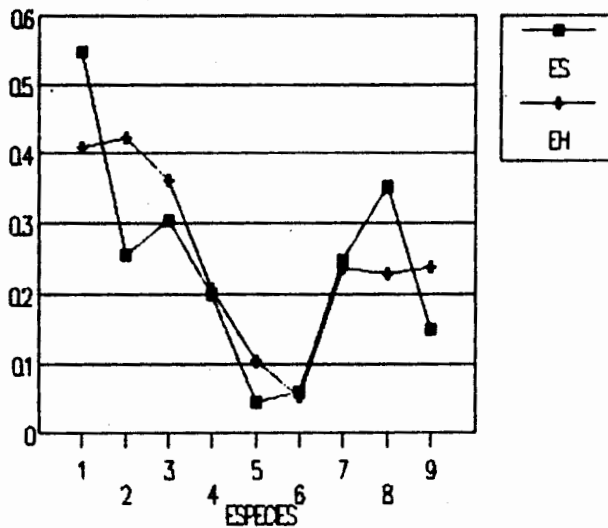


FIGURA 10

RELACIONES ENTRE DIFERENTES COMPARTIMENTOS VEGETALES.

(1) *R. acetosella*, (2) *A. jahnii*, (3) *T. irazuense*, (4) *S. formosus*, (5) *O. chimboracensis*,
(6) *E. schultzii*, (7) *H. lariofolium*, (8) *B. prunifolia*, (9) *A. elongata*.

habíamos esperado valores bajos en la relación Baé/BS, de cierta forma equivalentes a los obtenidos para las especies herbáceas, sin que esto signifique que el comportamiento entre ambos grupos de especies sea análogo. Al parecer este efecto es causado por una asignación baja a la BAH (Fig. 11a) que sumada a la BNA (la cual representa en estas especies un porcentaje importante de la BT) sin embargo, no supera a la fracción asignada a la BS, que más bien es moderada lo cual se puede observar en la Fig. 10. Otro factor que puede afectar estas relaciones es el tamaño de los individuos, es probable que en un individuo de mayor tamaño, de mayor edad, la relación Baé/BS sea alta. Una observación importante es que en la EH los valores obtenidos para las relaciones BS/Baé y BS/BT en estas tres especies son muy similares. Con respecto a los cambios entre estaciones se puede decir que para la relación Baé/BS en las especies *R. acetosella* (1), *T. irazuense* (3), *S. formosus* (4), e *H. laricifolium* (7) no hay diferencia entre la ES y la EH; y en la relación BS/BT es en las especies *D. chimboracensis* (5), y *E. schultzei* (6), y también en la especie (7) en donde se observan cambios.

4.6.2.- Relación Biomasa Asimilatoria Hojas/Biomasa Total (BAH/BT):

La Fig. 11a representa la relación BAH/BT. Se observa que excepto para *R. acetosella* los valores obtenidos para la EH son mayores que los de la ES. Las especies de la parcela de 12 años tienen los valores más altos. Por otro lado *A. jahnii* en la EH alcanzó un valor bastante alto, luciendo por lo tanto con más vigor vegetativo que en la ES, esta respuesta está relacionada a

el retraso que ésta presenta en su pico de floración con respecto a las demás especies, y sobre todo con respecto a *R. acetosella*; esta desincronización en los picos de floración se puede interpretar como una respuesta estratégica, probablemente para reducir la interferencia por los recursos. Otra observación importante es que las especies de la parcela de 16 años presentan una relación BAH/BT baja.

4.6.3.- Relación Necromasa/Biomasa Total (N/BT):.

La relación N/BT es así mismo una relación importante para evaluar a la hora de comparar los patrones de asignación entre las especies estudiadas, ésta se representa en la Fig. 11b destacándose los siguientes puntos: 1) En general esta relación es más alta en la ES que en la EH; esto concuerda con el hecho de que la relación BAH/BT es mayor en la EH, de tal manera que se pueden vincular estas dos respuestas, quedando tácito por lo tanto que un período importante de crecimiento vegetativo ocurre en el transcurso de la ES a la EH.

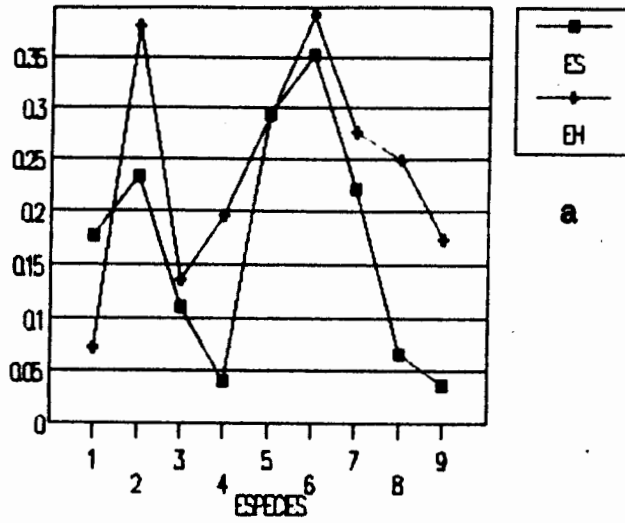
2) En la ES *S. formosus* se distingue por tener el valor más alto en esta relación, acompañado de cerca por *T. irazuense* y de *D. chimboracensis*.

3) Las especies *R. acetosella*, *A. jahnii* y *E. schultzi* no exhiben cambios entre la ES y la EH.

4) Comparando esta relación con la BAH/BT se puede decir que la primera (N/BT) es mayor en la ES para las especies de la parcela de 1 y 6 años, aunque en la EH los valores fueron más bajos. El comportamiento de *E. schultzi* parece ser un comportamiento

RELACION ENTRE

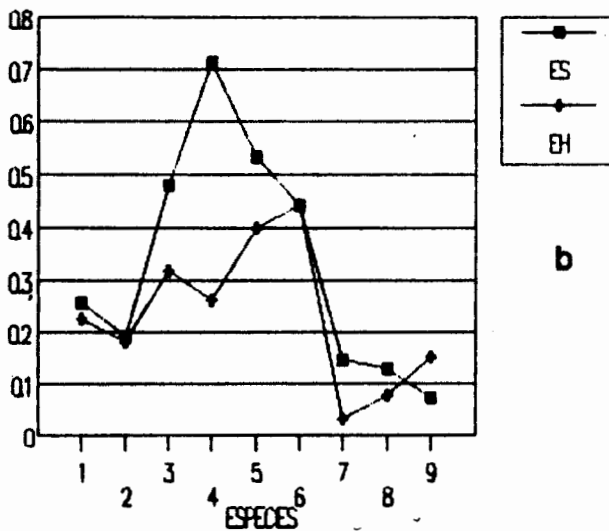
BAH/BT



a

RELACION ENTRE

NBCROMASA/BIOMASA TOTAL



b

RELACIONES ENTRE DIFERENTES COMPARTIMENTOS VEGETALES.

(1) *R. acetosella*, (2) *A. jahnii*, (3) *T. irazuense*, (4) *S. formosus*, (5) *O. chimborencensis*,
 (6) *E. schultzei*, (7) *H. laricifolium*, (8) *B. prunifolia*, (9) *A. elongata*.

FIGURA 11

intermedio, entre las respuestas de las especies de las primeras etapas de la sucesión, y las especies arbustivas representantes de las últimas etapas, en donde la relación N/BT es más baja que la relación BAH/BT, este hecho se corrobora en la Fig. 12a en el cual se ha representado la relación BAH/N del cual se desprende que los valores obtenidos para dichas especies son prácticamente los más altos.

Este complejo de interrelaciones nos da una idea del papel que juega la Necromasa, como Respuesta adaptativa a:

1) conservación de los nutrientes, a través de la permanencia de los órganos senescentes en pie para minimizar las pérdidas que ocurren por diversos mecanismos, y también para tolerar las fluctuaciones de los mismos en el suelo debido a los procesos estacionales.

3) y como estructura de Crioprotección, como en el caso de *E. schultzi* (Smith, 1979).

En base a estas observaciones se puede pensar por ejemplo, que entre *T. irazuensis* y *S. formosus* las grandes diferencias en las fracciones asignadas a la N son Estrategias diferentes. En *S. formosus* (Hemicriptofita) durante una fase de su ciclo de vida (ES) prácticamente todos sus órganos se encuentran senescentes, lo que significa que moviliza gran parte de sus nutrientes hacia los órganos de actividad meristemática, para ser utilizados posteriormente en el desarrollo de los nuevos vástagos, por ello el patrón de asignación de biomasa cambia tan bruscamente de la ES a la EH; no ocurre lo mismo en *T. irazuense* (Criptofita) en donde la fracción asignada a la N es menor ya que no todos los órganos se encuentran senescentes.

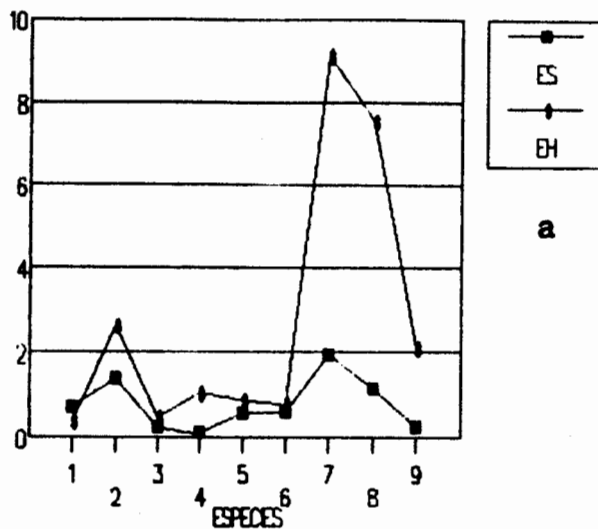
Una razón para pensar que la N juega un papel estratégico en el sentido en que se ha mencionado, es la importancia de ésta en las especies de las etapas tempranas de la sucesión, las cuales según Bazzaz (1979) experimentan grandes fluctuaciones en la disponibilidad de los recursos y condiciones impredecibles, lo que hace necesario crear respuestas para compensar esta inestabilidad, pudiendo ser uno de ellos el mantenimiento de una fracción importante de N. Por el contrario las especies de las etapas avanzadas, en nuestro caso las especies arbustivas, experimentan condiciones más favorables ya que, teóricamente los recursos se han estabilizado gracias a un incremento en el ahorro de los mismos, haciéndose al mismo tiempo en estas etapas más importantes la descomposición y la velocidad del reciclado (Sarmiento, 1984).

4.6.4.- Relación Biomasa Reproductiva/Biomasa Total (BR/BT):

La relación BR/BT (específicamente en las especies anuales) es una medida del Esfuerzo Reproductivo (ER) (Harper y Odgen, 1970; Hickman, 1975; Reekie y Bazzaz, 1987) queda implícito entonces que representa la proporción de la BT asignada a las estructuras reproductivas; en nuestro caso esta relación nos dará una idea aproximada de este valor. En la Fig. 12b está representada dicha relación, en el se observa que no hay una tendencia clara. Como se ha mencionado anteriormente en la EH, casi todas las especies presentan un pico de floración importante, sin embargo, el ER lógicamente no es el mismo puesto que esta característica es propia de cada especie, por ello el ER

RELACION ENTRE

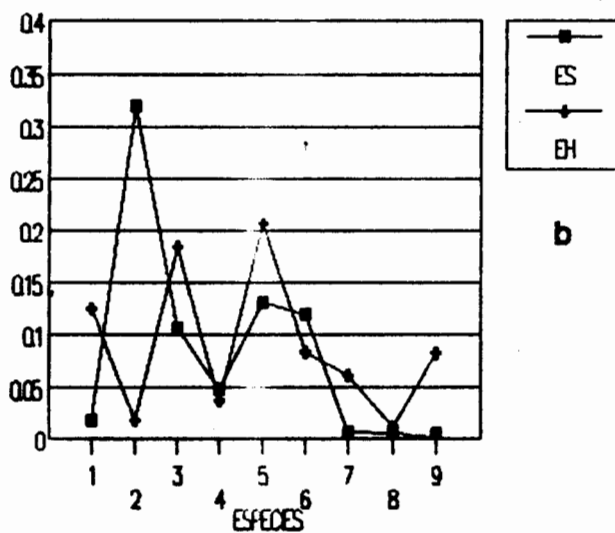
BAH/N



a

RELACION ENTRE

BIOMASA REPRODUCTIVA/BIOMASA TOTAL



b

RELACIONES ENTRE DIFERENTES COMPARTIMENTOS VEGETALES.
 (1) *R. acetosella*, (2) *A. jahnii*, (3) *T. irazuense*, (4) *S. formosus*, (5) *O. chimboracense*,
 (6) *E. schultzei*, (7) *H. lariofolium*, (8) *B. prunitolia*, (9) *A. elongata*.

FIGURA 12

TABLA No.6. RELACION BR/BT.

ESPECIES		ES %	EH %
R. acetosella		1.8	12.4
	±	0.02	0.04
A. jahnii		32	1.8
	±	0.2	0.03
T. irazuense		10.6	18.4
	±	0.1	0.06
S. formosus		4.8	3.7
	±	0.01	0.01
O. chimboracensis		13	20.6
	±	0.05	0.07
E. schultzei		11.9	8.3
	±	0.07	0.03
H. laricifolium		0.6	6.1
	±	0.01	0.03
B. prunifolia		0.6	1.1
	±	0.01	0.01
A. elongata		---	---
	±	---	---

BR/BT= Biomasa Reproductiva/ Biomasa Total.

TABLA No. 7. EZFUERSO REPRODUCTIVO DE ESPECIES DIFERENTES.

ESPECIE	FORMA DE VIDA	ER %	AUTOR
<i>Solidago nemoralis</i>	Herbacea perenne	32	Gross y colb. (1983)
<i>Solidago altissima</i>	Herbacea perenne	11.2	Gross y colb. (1983)
<i>Aster pilosus</i>	Herbacea perenne	12.5	Gross y colb. (1983)
<i>Potentilla recta</i>	Herbacea perenne	16 a 28	Soule y Werner (1981)
<i>Senecio vulgaris</i>	Anual	34	Harper y Ogden (1970)
<i>Poligonum cascadense</i>	Anual	38 a 58	Hickman (1975)
<i>Lupinus nanus</i>	Anual	57	Pitelka (1977)
<i>Lupinus variicolor</i>	Herbacea perenne	18	Pitelka (1977)
<i>Lupinus arboreus</i>	Arbusto	20	Pitelka (1977)
<i>Heteromeles arbutifolia</i>	Arbusto	10	Mooney y Chu (1974)

se constituye en un parámetro tan importante a la hora de tratar de comprender las estrategias globales de las especies, ya que la función fundamental de los organismos es maximizar los recursos disponibles para permitir una reproducción exitosa y asegurar su supervivencia (Hickman, 1975; Abrahamson y Caswell, 1982; Stearns, 1976; Newell y Tramer, 1978; etc.)

A. jahnii como se ha mencionado anteriormente a lo largo de este análisis se distingue por tener un ER mayor en la ES, y mínimo en la EH. En *S. formosus* y *B. prunifolia* el ER en ambas estaciones no varió, para *E. schultzii* fue menor en la EH. En las especies restantes el ER fue mayor en la EH.

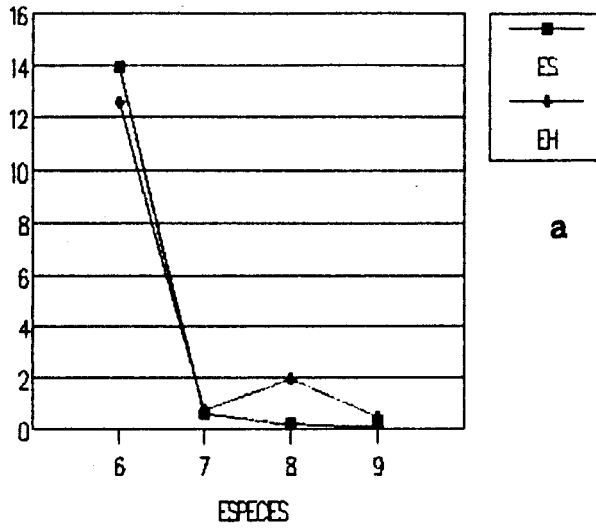
En la tabla N° (6) se ordenaron las especies de acuerdo a la relación BR/BT, según un orden creciente, pudiéndose decir entonces que en las especies tempranas de la sucesión la relación BR/BT es mayor, este hecho se hace más evidente en la EH. Por otro lado la relación BR/BT obtenido para todas ellas es comparable con el obtenido por otros autores para diversas especies (tabla No. 7).

4.6.5.- Relación entre Biomasa Asimilatoria Hojas/Biomasa No Asimilatoria (BAH/BNA:

En la Fig. 13b se ha representado la relación BNA/BAH; en el se observa que *E. schultzii* no presenta variación aparente entre ambas épocas. En las especies arbustivas esta relación fue mayor, destacándose *B. prunifolia* en la ES con el valor más alto. Para la EH los valores obtenidos fueron más bajos debido a un aumento en la fracción asignada a la BAH como se comprueba en la Fig. 13a el cual representa la relación BAH/BNA.

RELACION ENTRE

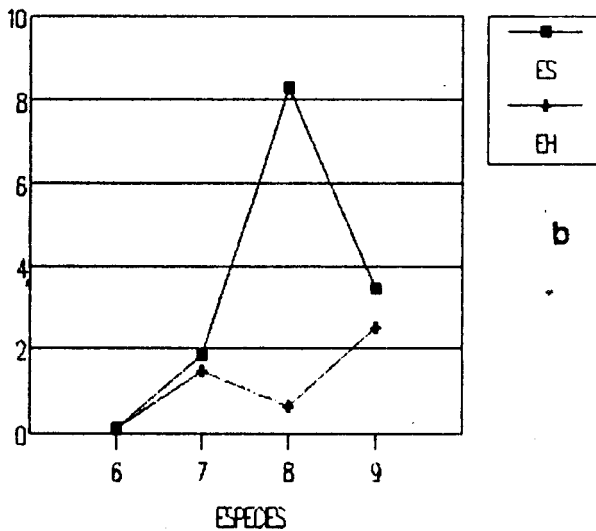
BAH/BNA



a

RELACION ENTRE

BNA/BAH



b

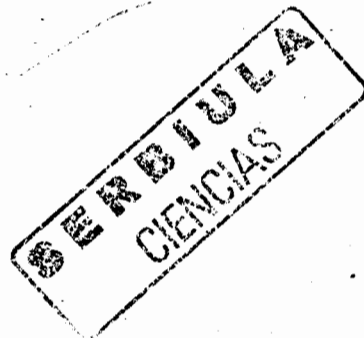
RELACIONES ENTRE DIFERENTES COMPARTIMENTOS VEGETALES.

(1) *R. acetosella*, (2) *A. jahnii*, (3) *T. irazuense*, (4) *S. formosus*, (5) *O. chimborecensis*,
 (6) *E. schultzei*, (7) *H. larioifolium*, (8) *B. prunifolia*, (9) *A. elongata*.

FIGURA 13

En estas relaciones al igual que en las relaciones N/BT, BS/Baé, BS/BT, e incluso en la relación BAH/N, *E. schultzei* parece tener un comportamiento intermedio entre las especies de las etapas tempranas de la sucesión y las etapas avanzadas, es decir un paso entre las formas de vida de arquitecturas menos complejas como las especies herbáceas y las especies arbustivas en las cuales la fracción de la BT asignada a la BNA es de vital importancia.

La teoría general de la sucesión plantea que en la medida en que la sucesión avanza ocurre un aumento en la BT, aumentando principalmente la relación Biomasa No Asimilatoria a la Biomasa Asimilatoria, acumulándose por lo tanto órganos y estructuras menos activos (estructuras menos leñosas), adaptados a optimizar recursos tales como la luz y a conseguir una mejor homeostasis (Sarmiento 1984; Margalef, 1977).



5.- Resultados de los Análisis de Nutrientes.

5.1.- Parcela de 1 año.

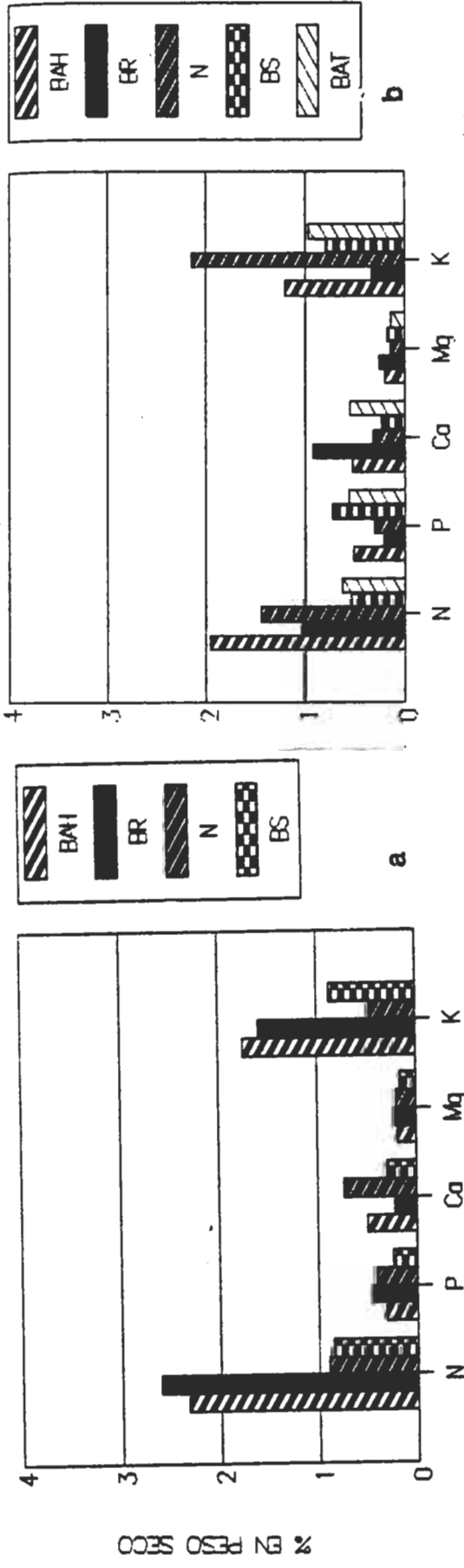
La Fig. 14a y 14b representan el % de nutrientes asignados a los diferentes compartimentos en la especie *R. acetosella* observándose que ésta acumula un alto porcentaje de Nitrógeno, Fósforo y Potasio en la Biomasa Reproductiva (BR) durante la ES, tiempo en el cual comienzan a diferenciarse las estructuras reproductivas, fenómeno que por lo tanto afectará la asignación de los nutrientes a los demás órganos de la planta. En la BR el Nitrógeno y el Potasio representan los mayores porcentajes. Por otra parte en la BAH también se observan porcentajes importantes de los mismos nutrientes, además de Calcio. En estos dos compartimentos se lleva a cabo una parte importante del metabolismo de la planta; la formación de nueva área foliar, la elongación de los tallos y la diferenciación y formación total de las estructuras reproductivas requieren por lo tanto de las cantidades necesarias de los nutrientes esenciales.

En la ES esta especie se encuentra en fase de roseta; durante el tiempo que transcurre entre la ES y la EH ocurre la elongación de los tallos a partir de la yema apical, y finalmente la formación total de las estructuras reproductivas, lo que significa que en este período hay crecimiento activo tanto en estructuras vegetativas como en estructuras reproductivas, como de hecho se confirma en los patrones de asignación de biomasa (Fig. 4a y 4b), y que por consiguiente requieren de una mayor disponibilidad de nutrientes. En la EH debido a estos cambios

Rumex acetosella

EH

ES



Agrostis jahnii

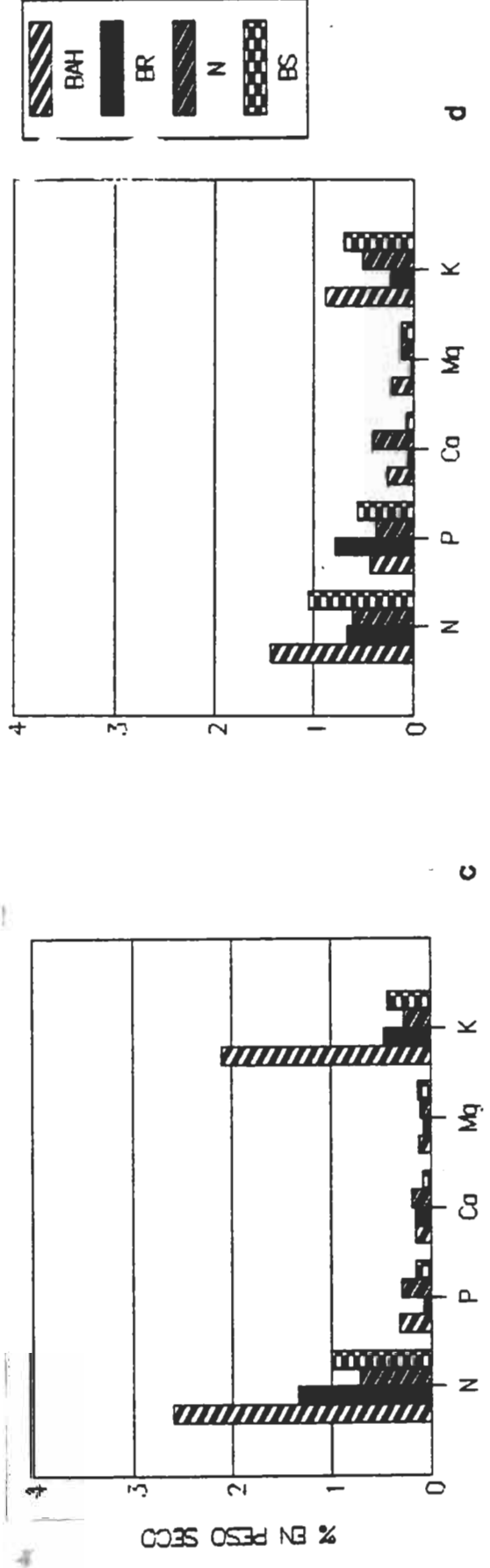


FIGURA 14 PARCELA DE 1 AÑO. GRAFICOS DE PORCENTAJES DE NUTRIENTES (ES) EPOCA SECA, (EH) EPOCA HUMEDA, (BAH) Siembra Admitida Hojas, (ER) Siembra Reproductiva, (N) Siembras, (BS) Siembras Admitidas Tallos.

fenológicos, la planta ha perdido las características de roseta; como la biomasa se reparte entre las estructuras formadas, a saber, estructuras de sostén y las estructuras reproductivas (Biomasa Asimilatoria Tallos (BAT) y flores propiamente dichas), los nutrientes se redistribuyen más, haciéndose menos evidente su acumulación en una estructura en particular como ocurre en la ES. Lo que significa que la BR y la BAH dejan de tener importancia como los compartimentos en los cuales se concentran los porcentajes más altos de los nutrientes analizados, de tal manera que este hecho explica la disminución observada en el Nitrógeno, Fósforo y Potasio en los mismos para la EH.

Por el contrario se observa que la N adquiere importancia como acumulador de Nitrógeno, con un valor que es casi el doble del obtenido en la ES, y de Potasio con un incremento de cuatro veces más, el Calcio también se hace importante. En estos gráficos se observa que la BAT, no tiene una participación resaltante como acumulador de nutrientes en comparación con los otros compartimentos, ésta observación también en parte es válida para la BS. El Magnesio en ambas épocas es el nutriente que se acumula en menor porcentaje y no hay diferencia apreciable entre compartimentos y estaciones.

A. jahnii en la ES concentra su mayor porcentaje de nutrientes fundamentalmente en la BAH, acumulándose principalmente Nitrógeno y Potasio (Fig. 14c y 14d). En la BS y en la N también se observan porcentajes importantes de los mismos, evidenciándose más en la EH. Esta especie en la ES tiene sus estructuras reproductivas prácticamente senescentes, razón

por la cual, a diferencia de *R. acetosella* en este compartimento son menores los porcentajes acumulados. Observando los patrones de asignación de biomasa (Fig. 4e y 4f) se pone de manifiesto que hay un cambio entre la ES y la EH, principalmente en la BAH y BS en las cuales se observa un incremento, lo que significa que está ocurriendo desarrollo vegetativo fundamentalmente, este hecho podría explicar porqué los nutrientes están asignados a estos compartimentos principalmente.

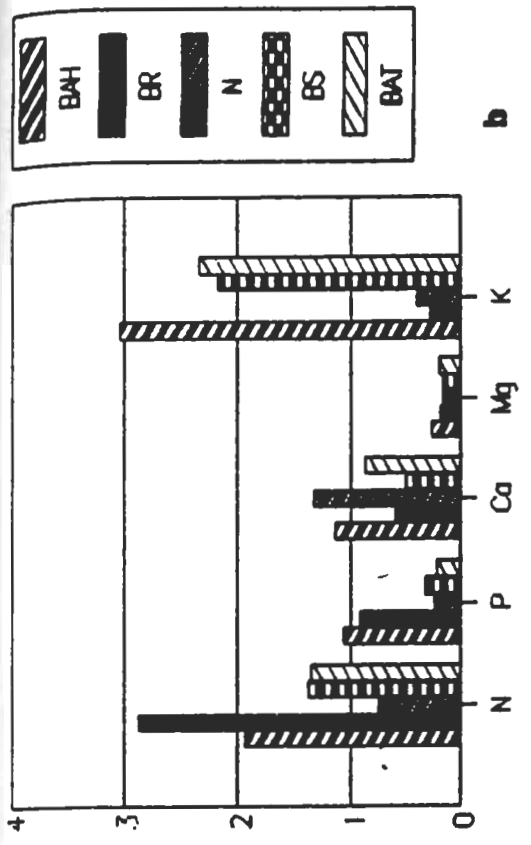
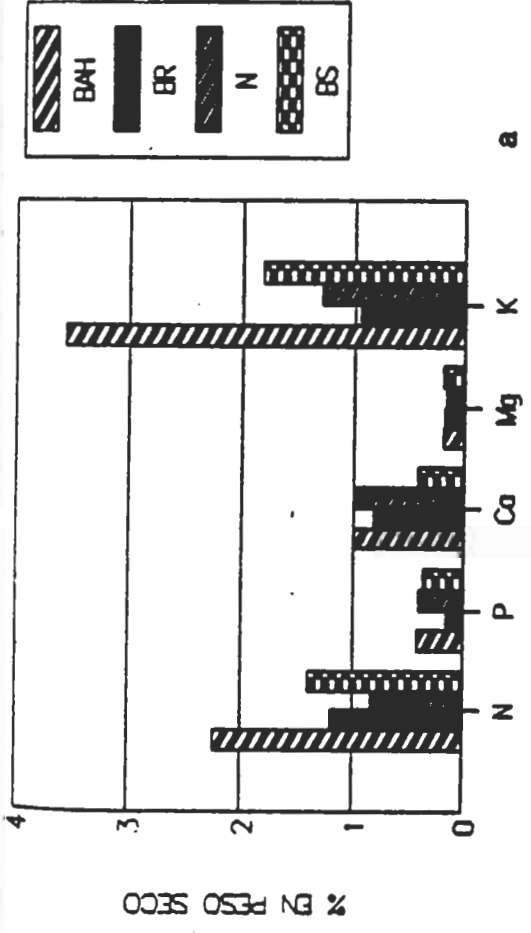
Como en la EH comienzan a diferenciarse las estructuras reproductivas, los porcentajes de Fósforo y también de Calcio aumentaron, no obstante, es en la BAH y BS donde se siguen observando los porcentajes más altos. Los valores obtenidos en la ES para el Nitrógeno, Calcio y Magnesio, son bajos con respecto a los obtenidos para el Nitrógeno y Potasio, sin embargo, para la EH hay un incremento en general; el Magnesio es el que se acumula en porcentajes más bajos. Este cambio en los porcentajes de la ES a la EH puede estar asociado a la dinámica de los nutrientes en el suelo, que está afectada por cambios estacionales en la humedad del suelo, pH, Capacidad de Intercambio Cationico (CIC), etc que por lo tanto condicionan su disponibilidad. Además se debe considerar también las características biológicas de la especie ya que ellas determinan la capacidad de utilizar los nutrientes y en general los recursos, bajo diferentes condiciones ya sean favorables o no; estas dos últimas observaciones son válidas en general para las nueve especies estudiadas, y será tomada en consideración sin que sea necesario mencionarla.

5.2.- Parcela de 6 años.

Para *T. irazuense* en ambas épocas se observa un comportamiento semejante al de *A. jahnii*, pareciendo que dicho comportamiento es privativo de ambas especies por ser ellas formas graminoides (Fig. 15a y 15b). El mayor porcentaje de nutrientes durante la ES se acumula en la BAH, BS, y N, en orden de importancia, siendo el Nitrógeno, Fósforo, y Potasio los principales. Para la EH en general se observa un incremento de los mismos haciéndose más resaltante el porcentaje de Potasio obtenido en la BAH. Como en *A. jahnii*, la BR en la ES se encuentra prácticamente senescente, por ello los porcentajes acumulados son tan bajos, sin embargo, esta especie sí está en floración en la EH advirtiéndose entonces un incremento en los porcentajes obtenidos en estas estructuras, principalmente en el Nitrógeno, Potasio, y Fósforo. Por otra parte en la N se evidencia un ligero incremento del Calcio; el Magnesio es el nutriente que se acumula en menor porcentaje y con valores muy bajos.

El patrón de asignación de esta especie no cambia mucho (Fig. 5a y 5b) de la ES a la EH, el cambio más apreciable es en la N la cual disminuye de una estación a otra, sin embargo, este cambio no se refleja mucho en la distribución de los nutrientes dentro de la planta, más bien el incremento de la BAH tiene un efecto mayor, probablemente la disminución en la N contribuye con el incremento en la BAH.

En *S. formosus* es más evidente que la BAH concentra los porcentajes más altos de Nitrógeno, Potasio, y Calcio para ambas



Trisetum irazuense

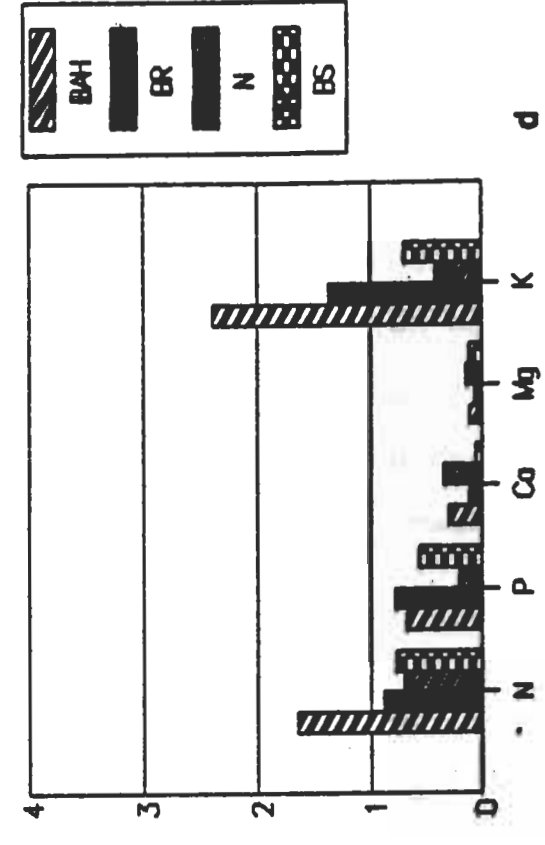
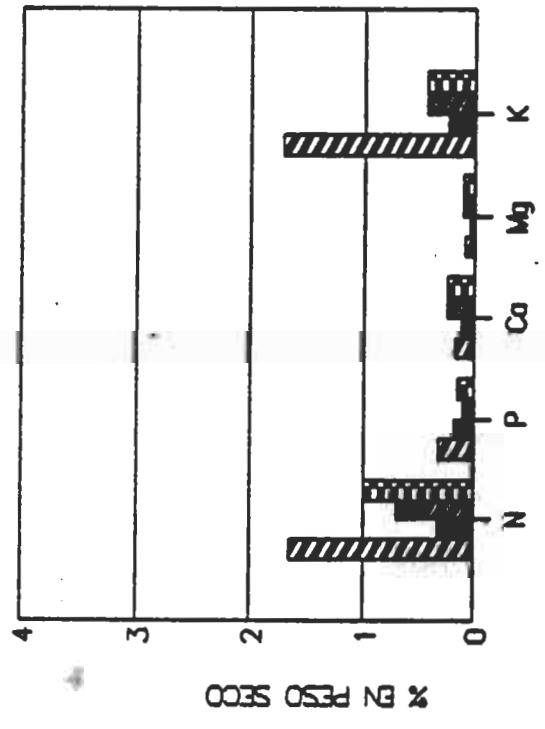


FIGURA 15 PARCELA DE 6 AÑOS. GRAFICOS DE PORCENTAJES DE NUTRIENTES
 (BA) 1900g SGA, (BR) 1800g SGA, (N) 1800g SGA, (BS) 1800g SGA, (BAT) 1800g SGA, (BAH) 1800g SGA, (BR) 1800g SGA, (N) 1800g SGA, (BS) 1800g SGA, (BAT) 1800g SGA

épocas (Fig. 15c y 15d). También se observa que la BS concentra porcentajes importantes, las variaciones entre la ES y la EH en estos dos compartimentos son ligeras. La BAT que aparece en la EH como un nuevo compartimento exhibe junto con la BS porcentajes importantes de Nitrógeno, Fósforo, y Potasio. La BR en esta misma época acumula el valor más alto de Nitrógeno, también se observa en ella un incremento del Fósforo; estos aumentos parecen obedecer a los cambios fenológicos. En la N el porcentaje de Calcio acumulado incrementa en la EH. El Fósforo y Magnesio son los que se acumulan en menores porcentajes.

S. formosus, al igual que *R. acetosella*, tiene cambios importantes de una estación a otra; desde su fase de roseta, en la cual casi toda la biomasa aérea se encuentra senescente incluyendo la BR, y en la cual se está formando nueva área foliar así como también los ejes florales, hasta la elongación y formación de las nuevas estructuras reproductivas (Fig. 5c y 5d). Estas últimas pueden condicionar, por un lado, una disminución en los porcentajes de Nitrógeno y Potasio en la BAH y posiblemente en la BS y, por otro lado, un incremento en el Nitrógeno y el Potasio en la BR por efectos de la redistribución, como se observó en la EH.

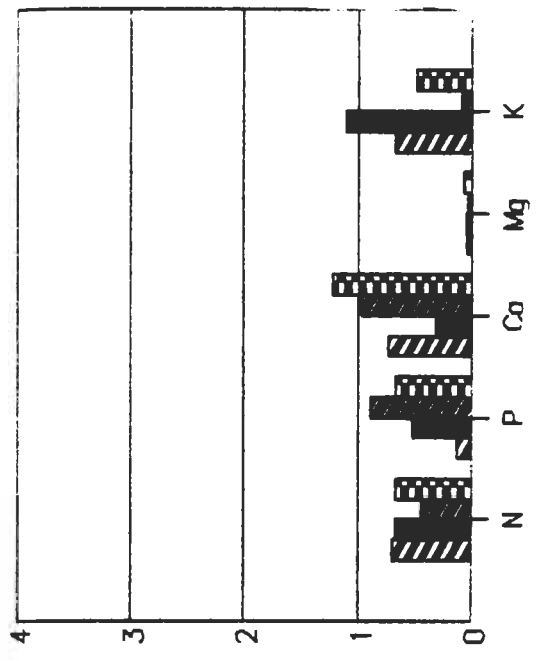
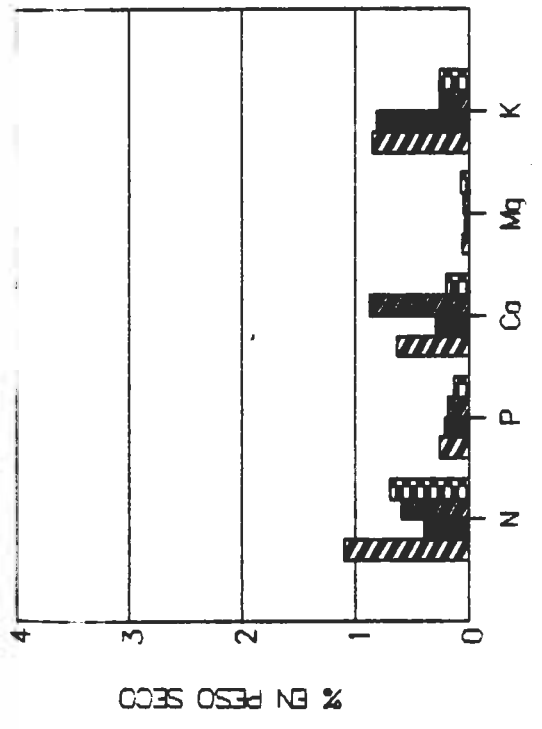
5.3.- Parcela de 12 años.

En *D. chimboracensis* se observan algunas similitudes con *A. jahnii* y *T. irazuense* debido probablemente a que son formas de vida similares (Fig. 16a y 16b). En la ES la BAH concentra principalmente Nitrógeno, Potasio y Calcio. En la BS se acumula el segundo valor en importancia de Nitrógeno, la BR acumula

Orthosanthus chimborasensis

ES

EH



Espeletia schultzei

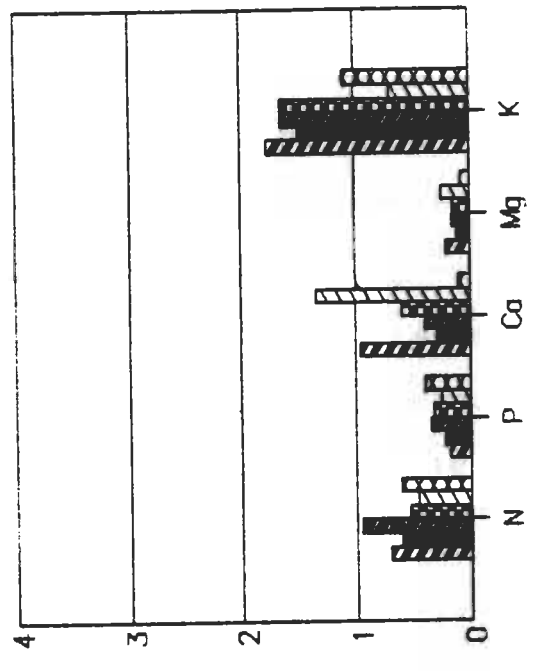
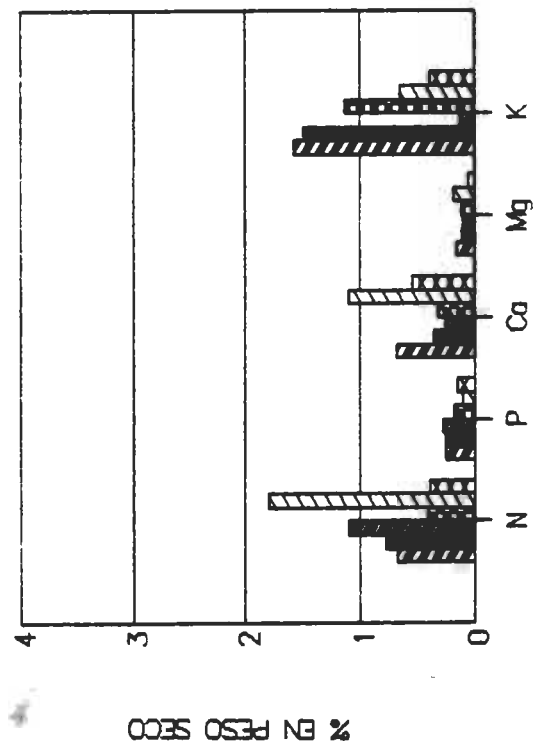


FIGURA 16 PARCELA DE 12 AÑOS. GRAFICOS DE PORCENTAJES DE NUTRIENTES

(ES) SPODA SPODA. (EH) SPODA HUMIDA. (BAH) Bosmas Abundante Hojas. (BAHj) Bosmas Abundante Hojas. (BNA) Bosmas No Abundante. (BR) Bosmas Reproductiva. (N) Noceces. (BS) Bosmas Subterranos. (BSA) Bosmas No Abundante. (BAH) Bosmas Abundante Hojas Inermes.

fundamentalmente Potasio y Calcio. En la EH el Nitrógeno prácticamente se reparte en forma equitativa, en la N y BS aumenta el contenido de Calcio Y Fósforo, en la BR incrementa el Nitrógeno, Potasio y Fósforo, esto se debe a que hay un aumento en el porcentaje de biomasa asignada a este compartimento que, como en las especies anteriores, obedece a cambios fenológicos, sin embargo, esta especie no presenta cambios apreciables en su patrón de biomasa (Fig. 6a y 6b) de una estación a otra, por lo que en alguna forma este hecho se refleja en la asignación y distribución de los nutrientes. El Magnesio sigue siendo el nutriente que menos se acumula.

En *E. schultzi* el Nitrógeno y el Potasio son los principales nutrientes acumulados (Fig. 16c y 16 d). En la ES el Nitrógeno se acumula preferentemente en la N con un valor bastante alto (1.80 %) que puede deberse a un aporte extra proveniente de agentes externos a la planta como por ejemplo microartrópodos y trazas de materia orgánica del suelo, sin embargo estos valores siguen siendo altos comparados con los obtenidos por Garay et al. (1983) los cuales fueron $1,25 \pm 0,13$ % y $1,20 \pm 0,18$ % para la N próxima al suelo.

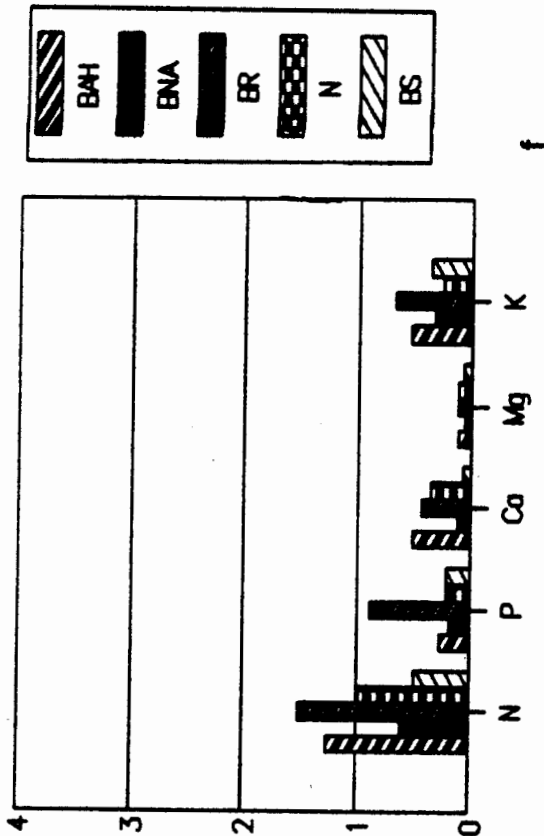
En la BNA, BAH y en la BAHj estos dos nutrientes son también importantes. El Potasio en la ES se acumula principalmente en la BAH, BAHj, y BR; el Calcio en ambas épocas se concentra mucho más en la N y los valores obtenidos (1,10 % para la ES y 1,34 % para la EH) son semejantes a los obtenidos por Garay et al. (1983) los cuales se encuentran entre 1.47 % y 2.13 %. En la EH en la BNA se encontró el mayor porcentaje de Nitrógeno, y los

restantes compartimentos presentan valores muy cercanos y con variaciones muy ligeras con respecto a la ES. El Potasio incrementa apreciablemente en la BNA, dos veces más que en la ES y también en la BS y BR pero con menor importancia. Al igual que en las especies anteriores, la BR incrementa el contenido de nutrientes. Por otro lado el Fósforo y Magnesio son los que se acumulan en menores porcentajes. Con relación a el comportamiento de estos nutrientes y los patrones de asignación de biomasa entre ambas épocas se puede decir muy poco ya que éstos no presentan cambios importantes (Fig. 6e y 6f).

En *H. laricifolium* se acumula principalmente Nitrógeno y Potasio (Fig. 16e y 16f). Durante la ES en la BAH se localiza el contenido más alto de Nitrógeno, Potasio, y Calcio; por otro lado en la BR se encuentra Nitrógeno y Fósforo preferentemente, y en la N Nitrógeno y Calcio. En la EH la BR concentra los porcentajes más altos de Nitrógeno, Fósforo y Potasio, observándose un incremento con respecto a la ES, este incremento se explica por el pico de floración que ocurre en esta época. En la N se siguen acumulando los mismos nutrientes y la variación con respecto a la ES es poca, esto es válido también para la BS. La BAH exhibe en general un incremento de los nutrientes acumulados, posiblemente relacionado con el incremento en el porcentaje de biomasa asignada a este compartimento en esta estación (Fig. 6i y 6j). La BNA realmente no concentra porcentajes importantes, en comparación con las especies anteriores se observa que el Potasio acumulado es menor. El Magnesio sigue siendo el nutriente que se acumula en menores porcentajes.

Hypericum laricifolium

EH



ES

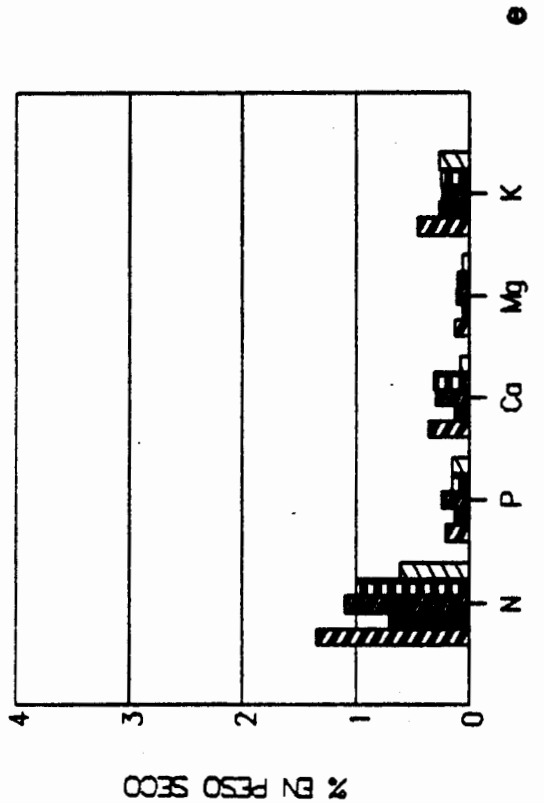


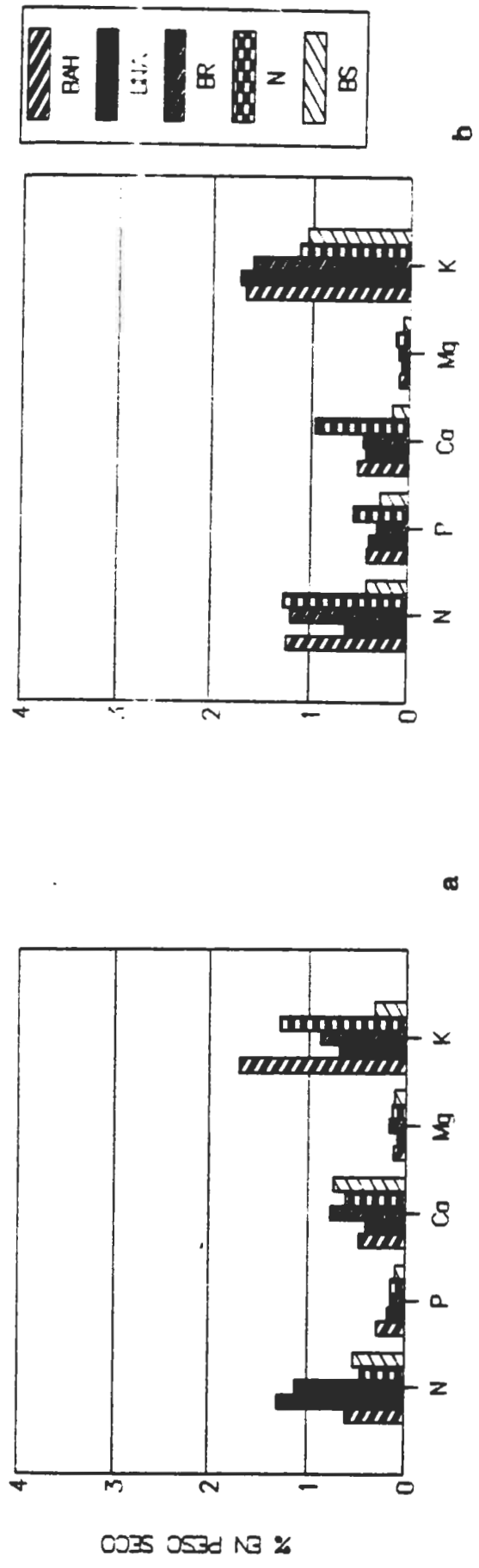
FIGURA 16 PARCELA DE 12 AÑOS. GRAFICOS DE PORCENTAJES DE NUTRIENTES
 (e) SPOOK SIDA. (EH) SPOCA HUMIDA. (BAH) Biomasa Aerial/Herb. (BNA) Biomasa Aerial/Herb. (BR) Biomasa Reproductiva. (N) Biomasa Subterranea. (MA) Biomasa No Aerial/Herb. (BAH) Biomasa Aerial/Herb. Hojas verdes.

UNIVERSIDAD
 CIENCIAS

5.4.- Parcela de 16 años.

En *B. prunifolia* los nutrientes se acumulan principalmente en la BAH, BNA, BR (Fig. 17a y 17b). Para la ES el contenido más alto de Nitrógeno se observa en la BNA y porcentajes importantes en la BR y BAH. El Potasio se acumula preferentemente en la BAH, en la N y en la BR, por otra parte el Calcio se concentra en la BR y en la BS. En la EH se hace resaltante el incremento del Potasio obteniéndose el porcentaje más alto en la BNA. En esta misma época la N adquiere importancia como acumulador de Nitrógeno, Calcio y Fósforo. En la BAH se observa un incremento del Nitrógeno, por el contrario en la BNA se observó una disminución apreciable y lo acumulado en la BR permanece prácticamente invariable no obstante, en este último compartimento se observó un incremento del Fósforo y Potasio. El Magnesio es el nutriente que se concentra menos. La BNA en esta especie, más que en *H. laricifolium*, ejerce un papel más importante en cuanto al contenido de nutrientes acumulados en ella. Los incrementos en la BAH y BR obedecen a un aumento en la fracción de biomasa asignada a estos compartimentos (Fig. 7a y 7b).

En *A. elongata* los nutrientes se acumulan principalmente en la BAH y en la N (Fig. 17c y 17d). El Nitrógeno, Potasio, y Calcio son los más importantes. En la BAH se acumuló principalmente Nitrógeno, Calcio y Potasio. En la N se concentró Nitrógeno, Calcio y Fósforo. En la BNA se observó el mayor porcentaje de Potasio; la BS concentra porcentajes bajos de todos ellos. En la EH la BAH sigue manteniendo porcentajes importantes



Acaena elongata

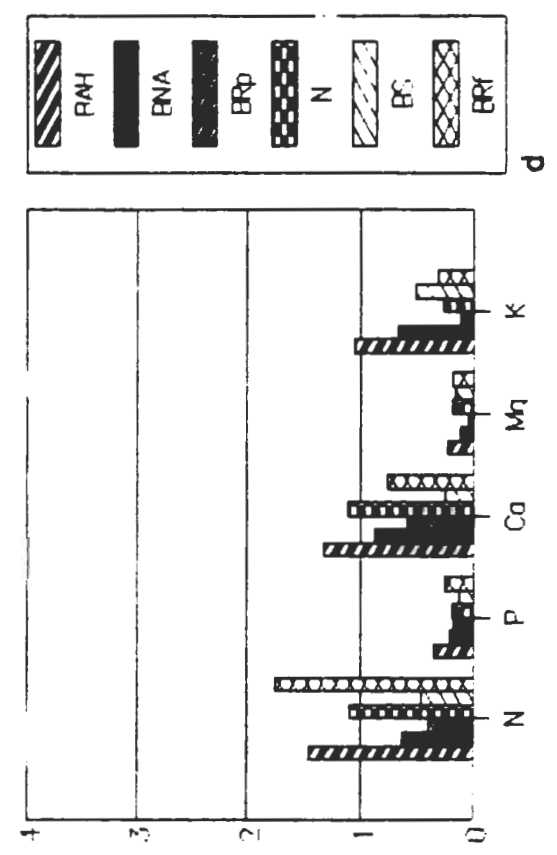
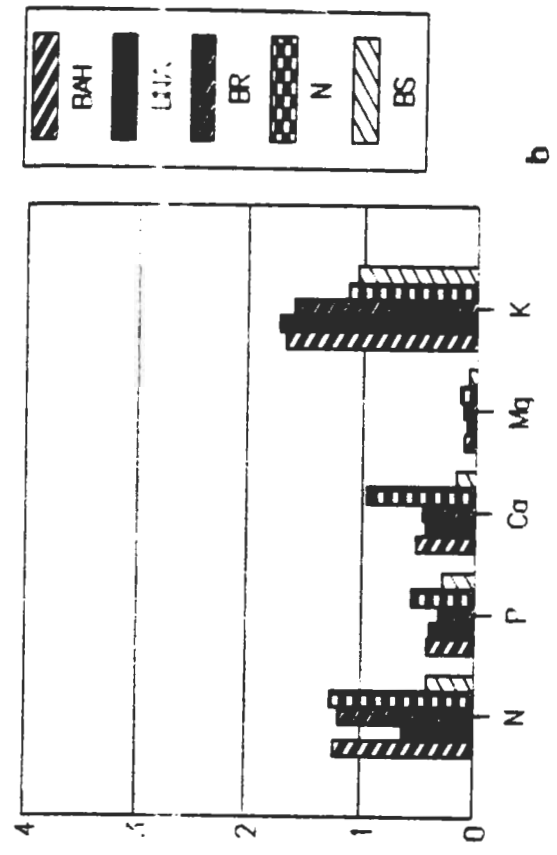
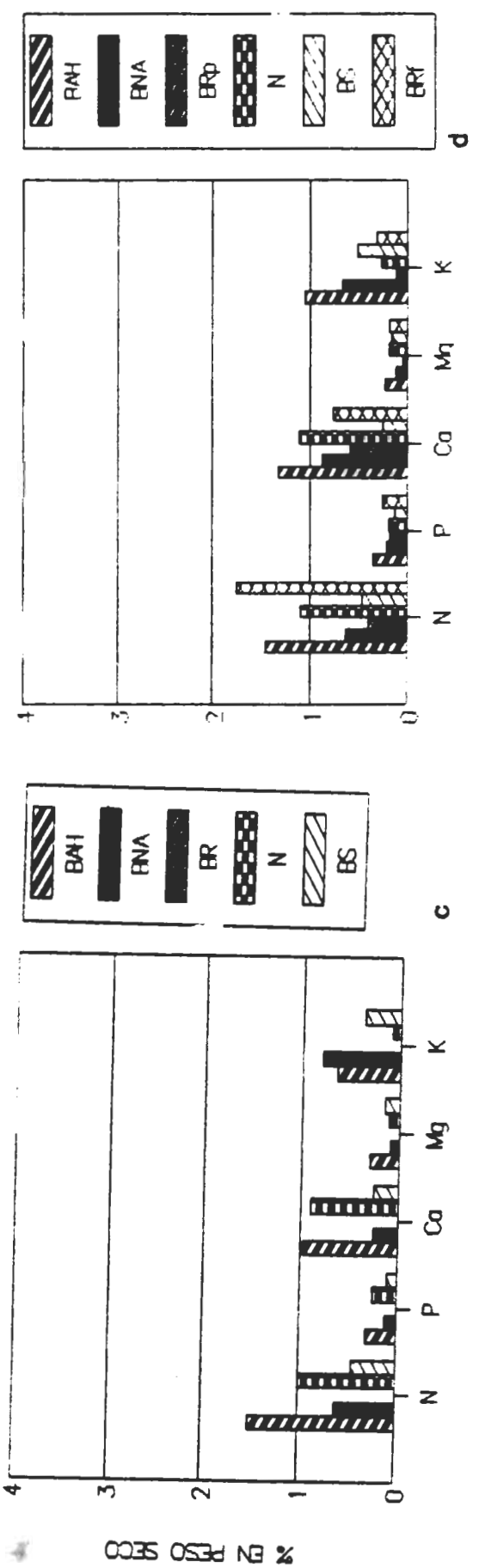


FIGURA 17 PARECELA DE 16 AÑOS. GRAFICOS DE PORCENTAJES DE NUTRIENTES.
 (BS) EPOCA SECA, (EH) EPOCA HUMEDA, (BAH) Sibbens Australis, (ENA) Sibbens Australis, (ER) Sibbens Australis, (ERD) Sibbens Australis, (ERF) Sibbens Australis, (N) Sibbens Australis, (BS) Sibbens Australis, (BAH) Sibbens Australis, (ENA) Sibbens Australis, (ER) Sibbens Australis, (ERD) Sibbens Australis, (ERF) Sibbens Australis, (N) Sibbens Australis, (BS) Sibbens Australis.

de los nutrientes mencionados arriba observándose al mismo tiempo un incremento con respecto a la ES, esta observación también es válida para la N; en la BNA se nota un incremento del Calcio. El valor más alto para el Nitrógeno se obtuvo en la BRf, no obstante se debe recordar la observación hecha en la metodología con respecto a la separación de este compartimento en esta época. Con respecto a la BNA se puede decir que su participación como acumulador de nutrientes es menos importante que en *B. prunifolia*, además en comparación a esta misma especie el Potasio se acumula en menores porcentajes. El Fósforo y Magnesio son los que se acumulan menos.

Los gráficos para todas las especies y para la ES y EH fueron construidos con los datos contenidos en la tabla No. 16a y 16b.

5.5.- CANTIDADES RELATIVAS Y ABSOLUTAS DE NUTRIENTES POR INDIVIDUO DE CADA ESPECIE EN AMBAS ÉPOCAS.

La Fig 18 representa la parcela de 1 año; comparando las dos especies vemos que el Nitrógeno en la ES (Fig. 18a) se acumuló un poco más en *A. jahnii*; el Fósforo, Calcio, Magnesio y Potasio se concentraron principalmente en *R. acetosella*. Para la EH (Fig. 18b), aunque con un valor menor que el anterior, se sigue observando en *A. jahnii* el valor más importante de Nitrógeno. En *R. acetosella* se concentraron los porcentajes más altos de Calcio y Potasio, con pocas diferencias para el Fósforo y el Magnesio entre ambas épocas. Además se observó un incremento general con respecto a la ES. De tal manera que a partir de estos resultados se puede concluir que *R. acetosella* acumula en relación a su biomasa total más nutrientes. En lo que respecta a los gramos totales acumulados (Fig. 18c y 18d) se observa que esta misma especie acumula cantidades mucho mayores que *A. jahnii*, acumulando más en la EH (Fig. 18c) debido simplemente a un aumento general de la biomasa, puesto que las proporciones de nutrientes no cambian apreciablemente entre estaciones (Fig. 18a y 18b).

La Fig. 19a y 19b representa la parcela de 6 años, en ellos se puede ver que en ambas estaciones *S. formosus* muestra la mayor concentración de nutrientes, excepto para el Fósforo en la EH (Fig. 19b). Con respecto a los gramos totales (Fig. 19c y 19d) se observa que esta misma especie supera en uno o dos órdenes de magnitud a *T. irazuense*. Ambas especies aumentaron alrededor del doble su cantidad absoluta de nutrientes de la ES a la EH. Esto

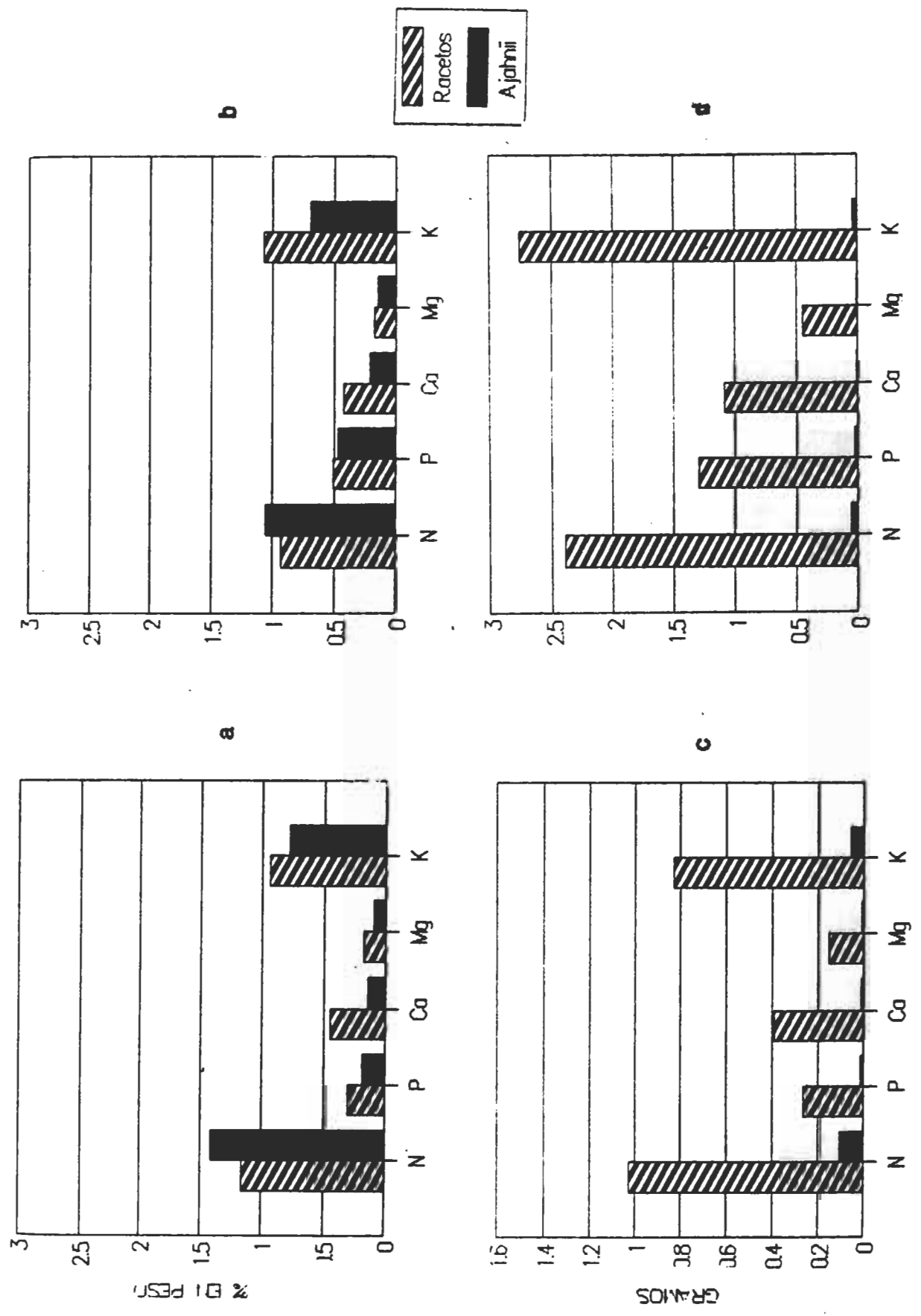


FIGURA 18 GRAFICOS (a y b). PORCENTAJES DE NUTRIENTES POR PLANTA (en peso seco). GRAFICOS (c y d) GRAMOS TOTALES DE NUTRIENTES ACUMULADOS.

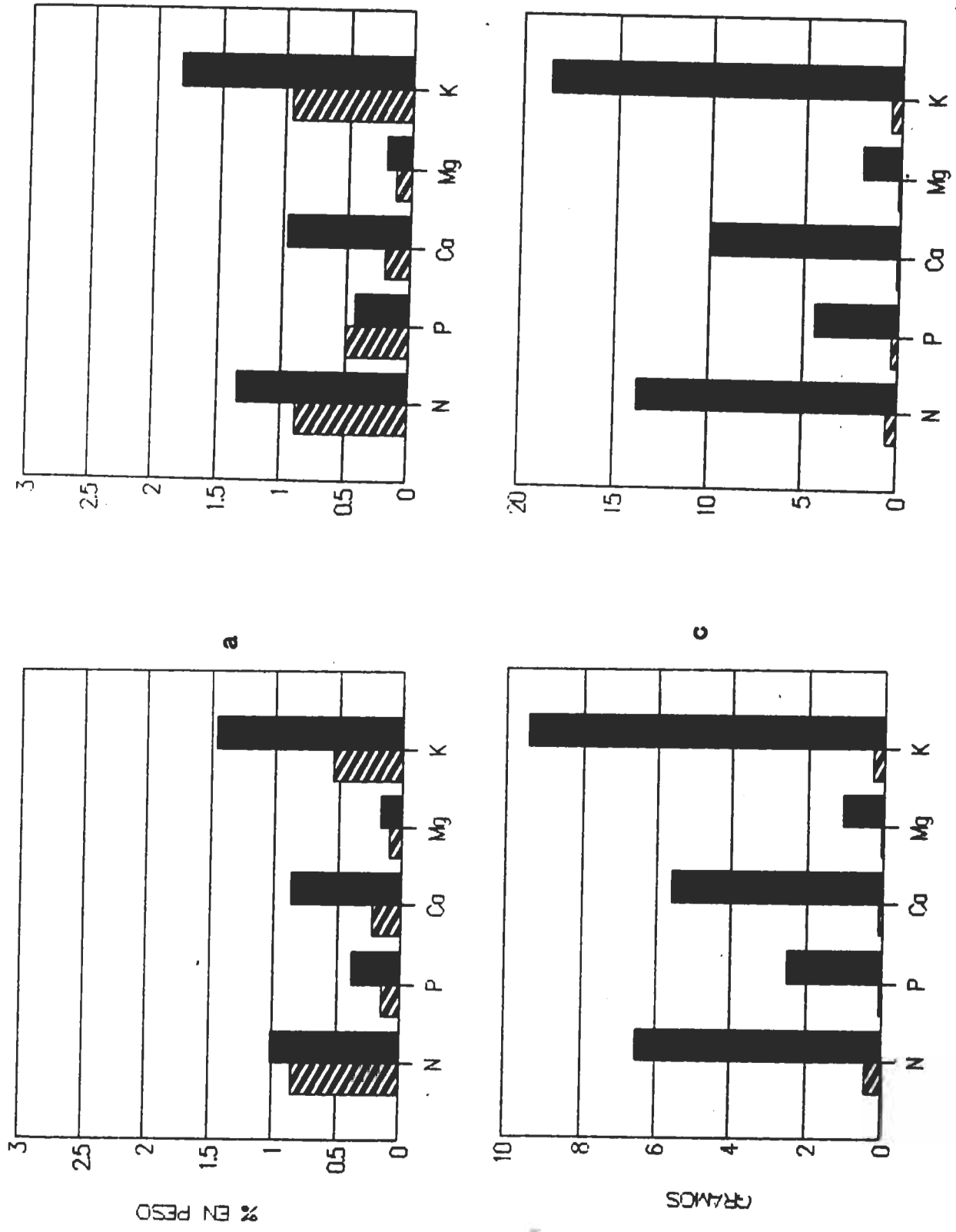


FIGURA 19 GRAFICOS (a y b). PORCENTAJES DE NUTRIENTES POR PLANTA (en peso seco).
 GRAFICOS (c y d). GRAMOS TOTALES DE NUTRIENTES ACUMULADOS

es debido en su mayor parte a un incremento en la biomasa en la EH, pero también a un aumento en esta estación en la acumulación relativa de los nutrientes (Fig. 19a y 19b).

En la parcela de 12 años (Fig. 20a y 20b) se observa que *E. schultzi* en ambas épocas presenta los mayores porcentajes de Potasio, Calcio, y Magnesio. El Fósforo en la EH se concentra principalmente en *D. chimboracensis*, mientras que no muestra diferencias importantes en la ES entre especies. El Nitrógeno en la ES se concentró principalmente en *E. schultzi*, y en la EH en *H. laricifolium*. Al mismo tiempo *D. chimboracensis* es la segunda especie en acumular porcentajes importantes de Calcio y Potasio, e *H. laricifolium* se destaca por acumular en forma apreciable Nitrógeno y Magnesio. En general se puede decir que el patrón de comportamiento de los nutrientes entre las tres especies es el mismo en ambas estaciones, excepto para el Nitrógeno; y que en general ocurre un incremento en el Fósforo, Calcio y Potasio entre la ES y EH. El Magnesio no muestra diferencias estacionales y el Nitrógeno disminuye su importancia relativa en la EH.

En la Fig. 20c y 20d están representados los gramos totales acumulados por estas mismas especies, en ellos se evidencia claramente que *E. schultzi* es la especie más importante en ambas estaciones debido a su mayor biomasa total, luego en orden de importancia aparece *H. laricifolium* y *D. chimboracensis*.

En la Fig. 21a y 21b se representaron los resultados obtenidos para la parcela de 16 años. En la ES no hay diferencia entre *B. prunifolia* y *A. elongata* en cuanto a los porcentajes de Nitrógeno y de Magnesio, esta observación también puede ser

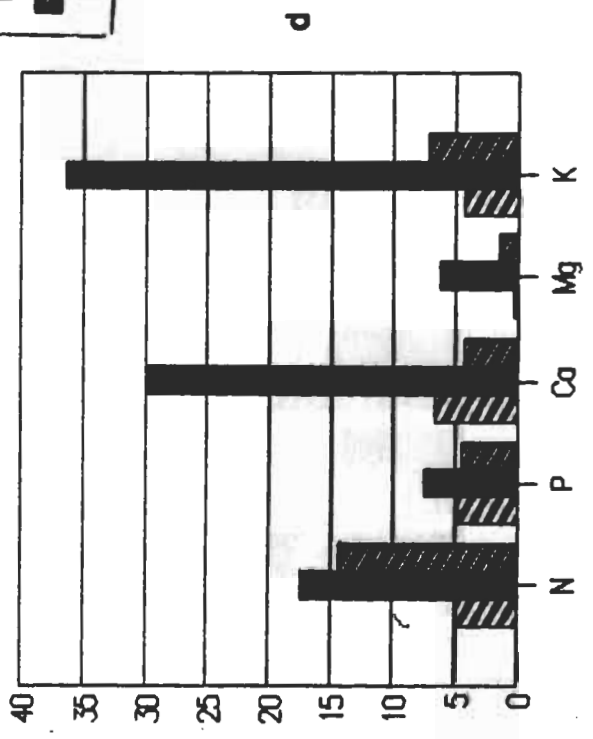
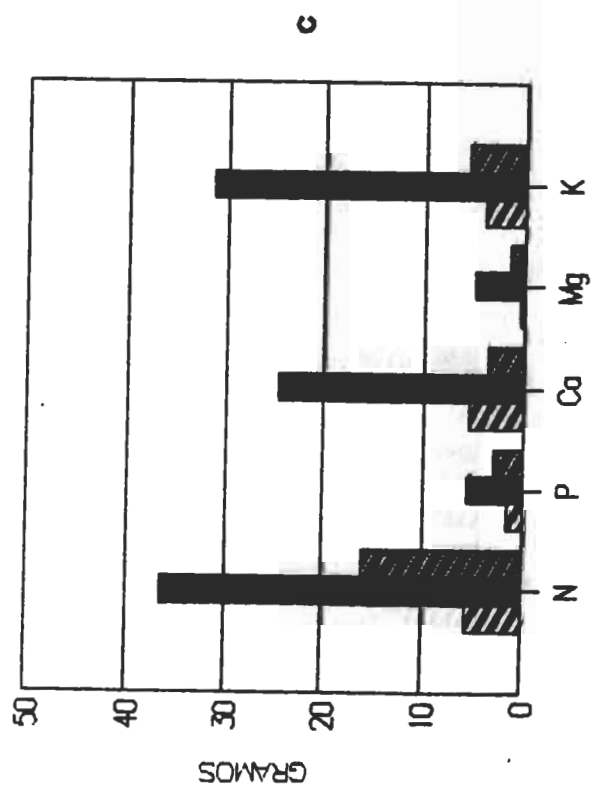
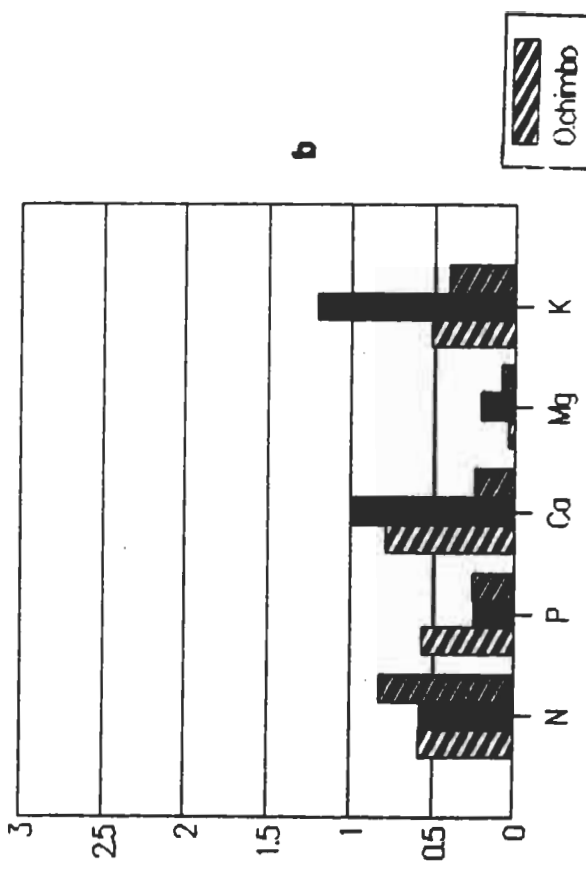
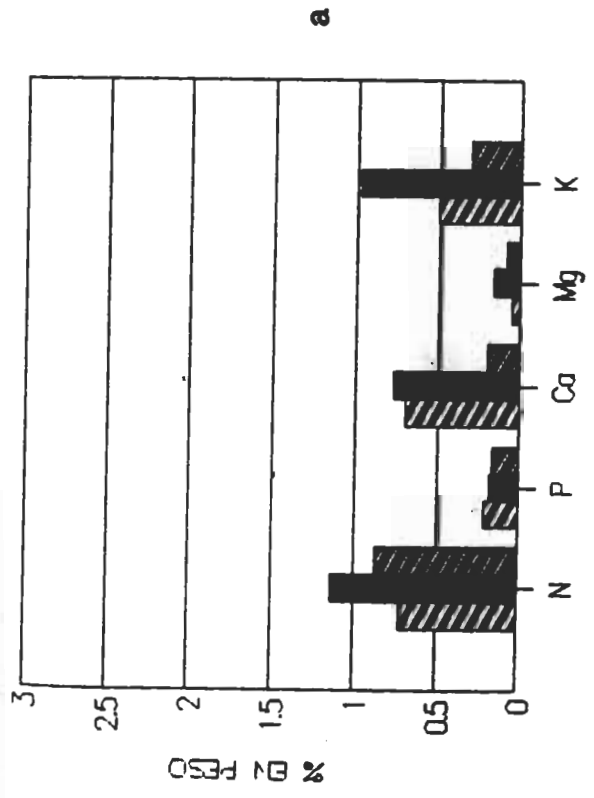


FIGURA 20 GRAFICOS (a y b). PORCENTAJES DE NUTRIENTES POR PLANTA (en peso seco). GRAFICOS (c y d). GRAMOS TOTALES DE NUTRIENTES ACUMULADOS

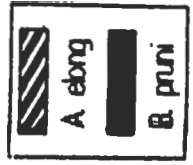
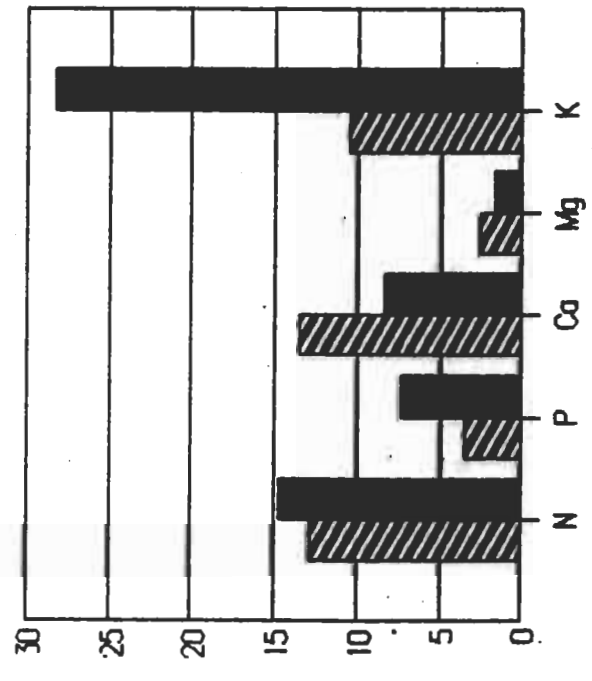
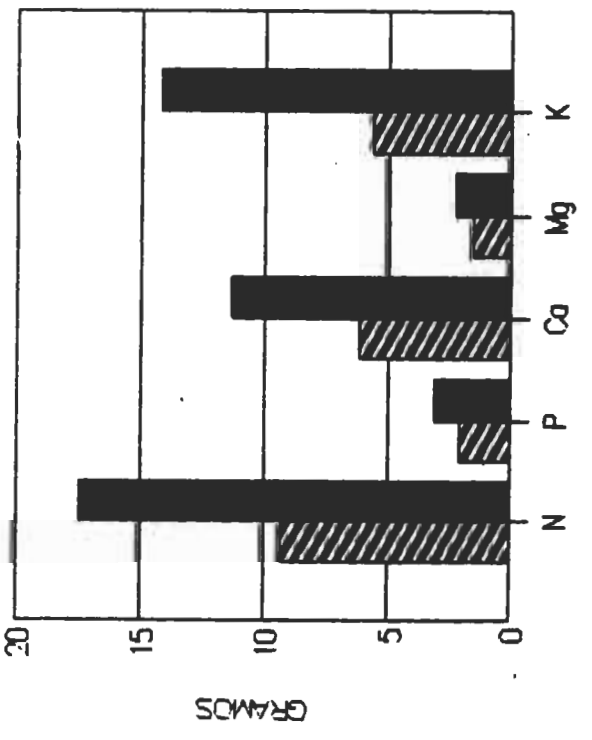
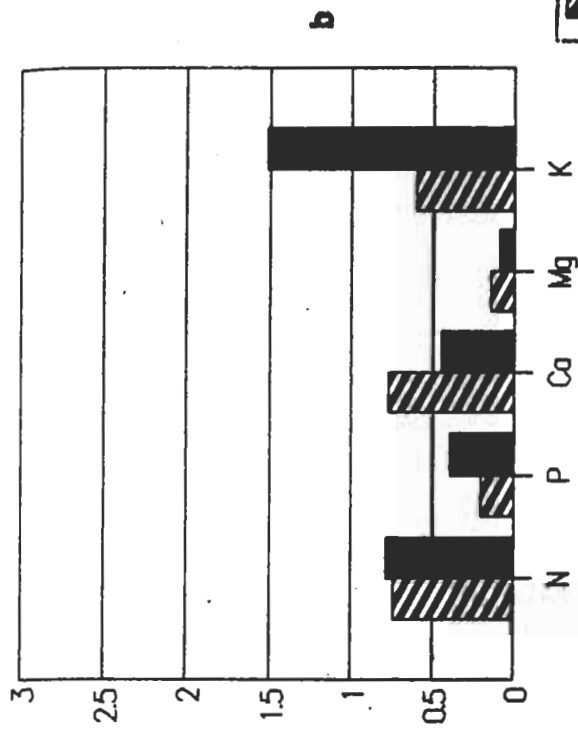
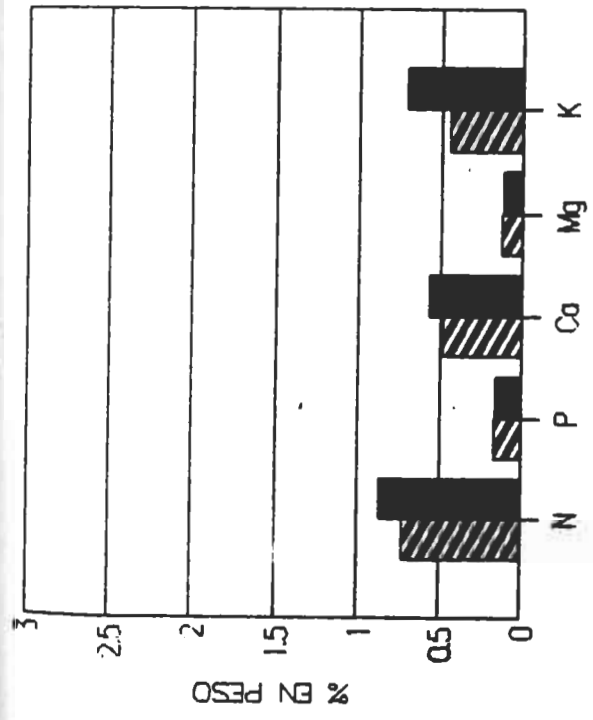


FIGURA 21 GRÁFICOS (a y b). PORCENTAJES DE NUTRIENTES POR PLANTA (en peso seco). GRÁFICOS (c y d). GRAMOS TOTALES DE NUTRIENTES ACUMULADOS

válida para el Fósforo. En cuanto al Calcio se acumuló más en *A. elongata* y el porcentaje de Potasio fue mayor en *B. prunifolia*. En la EH (Fig. 21b) no hay diferencia apreciable entre ambas especies con respecto al Nitrógeno; el Fósforo y Potasio fueron mayores en *B. prunifolia*, el Calcio y Magnesio en *A. elongata*. Como se ve no se puede decir a ciencia cierta cual especie es más importante; sin embargo, en la Fig. 21c y 21d en donde se representó los gramos totales, se observa que en la ES *B. prunifolia* es la especie más importante en este sentido probablemente debido a su mayor biomasa total, en la EH sigue siendo importante para el Nitrógeno, Potasio, y Fósforo, no así para el Calcio y Magnesio los cuales están en mayor cantidad (gramos totales) en *A. elongata*. En cuanto a los cambios estacionales no se puede establecer una tendencia clara.

Este análisis fue hecho con la finalidad de responder a una de las preguntas formuladas en este trabajo, específicamente aquella que plantea si alguna o algunas de las especies estudiadas contribuye en forma especial en cuanto a los nutrientes que puede aportar al sistema y, por lo tanto, a la recuperación de la fertilidad del suelo a lo largo de la sucesión.

Como las especies estudiadas tienen formas de vida diferentes que determinan arquitecturas y tamaños diversos y además se encuentran distribuidas a lo largo de la sucesión, entonces se compararon en grupos separados el conjunto de especies de las parcelas de 1 y 6 años, las de 12 años, y las de 16 años. Así se pudo establecer cuáles eran más importantes (siguiendo la idea anterior) en las etapas tempranas de la

sucesión, en la intermedia, y en la etapa final.

Se encontró que en las etapas tempranas *S. formosus* y *R. acetosella* son las principales especies en este sentido; en la etapa intermedia en primer lugar *E. schultzi* y luego *H. laricifolium*; y en la etapa avanzada se destaca *B. prunifolia*, sobre *A. elongata*. Por otro lado esta categorización permite inferir que *A. jahnii* y *T. irazuense* especies gramíneas de las primeras etapas no son importantes (según la consideración anterior), lo mismo se podría decir para *D. chimboracensis*. Este grupo de gráficos fue construido con el grupo de datos contenidos en la tablas No. 17a y 17b.

Estos resultados pueden complementarse con los obtenidos al tratar de conocer **los gramos de nutrientes totales acumulados en las especies por unidad de área**, y que en el punto siguiente se mostrarán.

5.6.- Cantidad de nutrientes en las especies por unidad de area.

En la Fig. 22a están representados los gramos de nutrientes totales/m² para la especie *R. acetosella*; se observa que los valores más altos ocurren en la EH, siendo el Nitrógeno, Potasio y Calcio los más importantes; los cuales son aportados principalmente por la BR, y BAT (Fig. 22c). Los valores obtenidos se encuentran entre 0 y 0.1 g/m² para la ES y para la EH entre 0 y 1 g/m².

Para la especie *S. formosus* estos resultados están representados en la Fig. 23a. Para la EH se acumularon principalmente Nitrógeno y Potasio en cantidades mayores que las

Rumex acetosella. GRAMOS DE
NUTRIENTES EN 1 METRO CUADRADO.

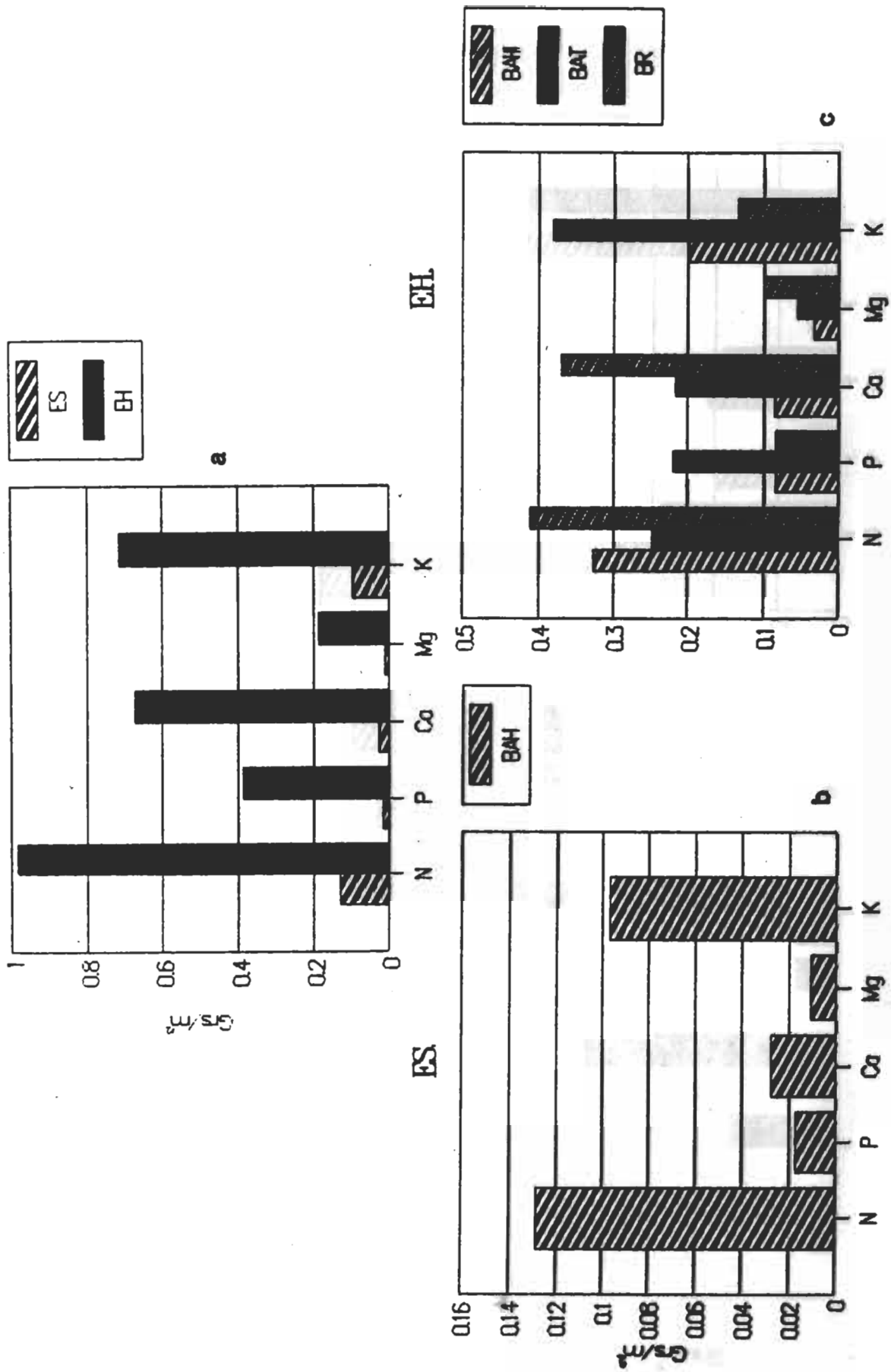


FIGURA 22 GRAFICOS (a). GRAMOS TOTALES DE NUTRIENTES POR UNIDAD DE AREA. GRAFICOS (b y c). GRAMOS DE NUTRIENTES EN CADA COMPARTIMENTO POR UNIDAD DE AREA.

Senecio formosus. GRAMOS DE
NUTRIENTES EN 1 METRO CUADRADO.

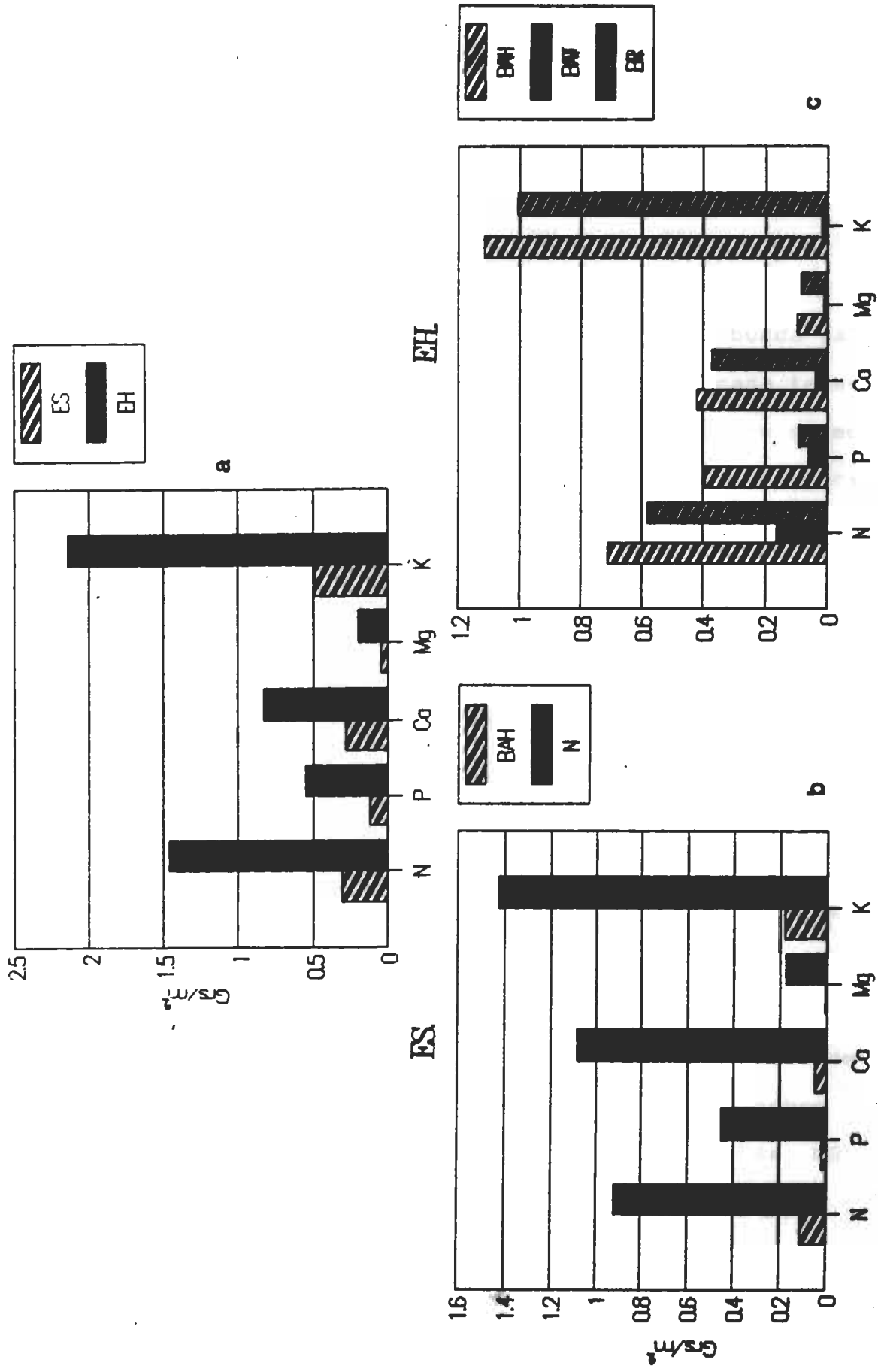


FIGURA 23 GRAFICOS (a). GRAMOS TOTALES DE NUTRIENTES POR UNIDAD DE AREA. GRAFICOS (b y c). GRAMOS DE NUTRIENTES EN CADA COMPARTIMIENTO POR UNIDAD DE AREA.

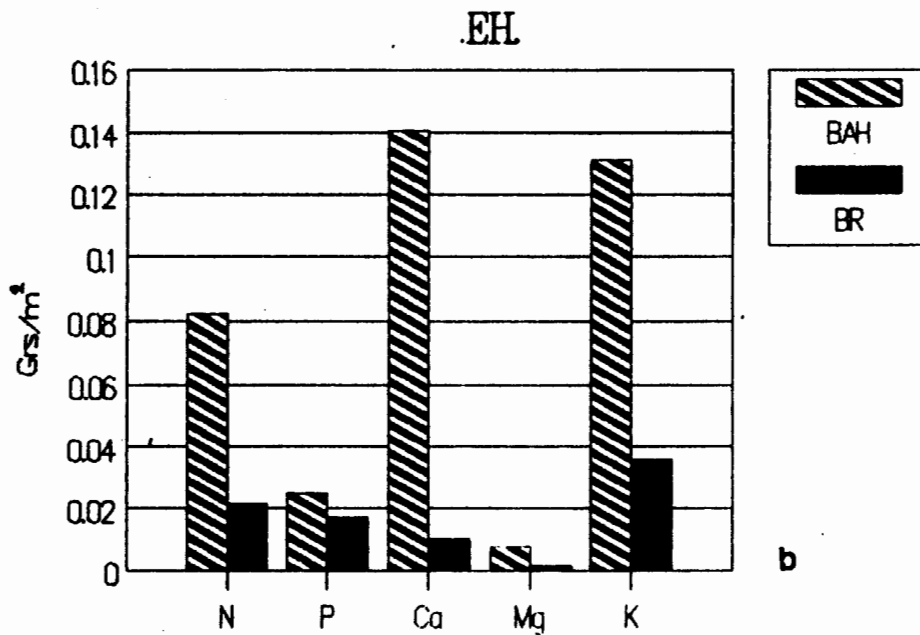
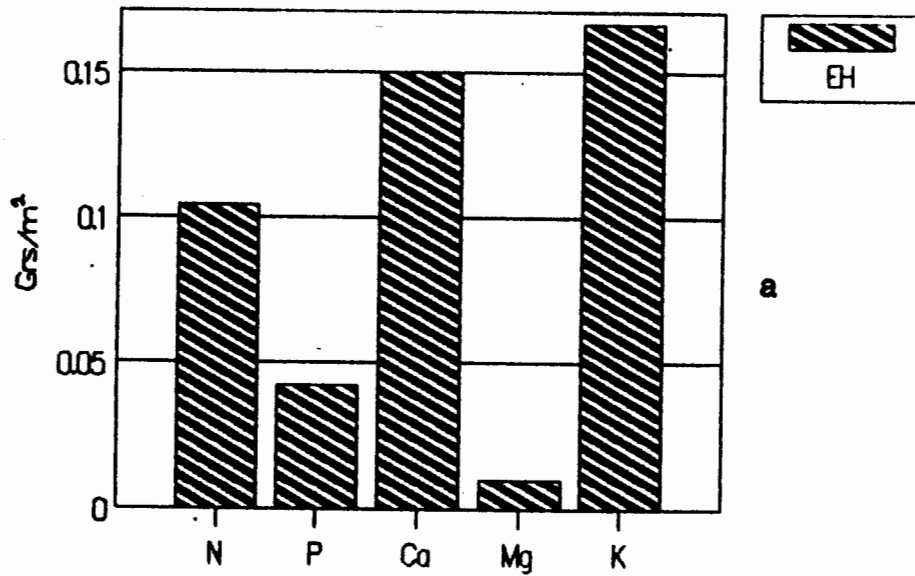
obtenidas para la ES, no se observa diferencia entre épocas para el Fósforo y Magnesio, el Calcio se acumuló más en la ES. En esta misma época el compartimento que contribuyó en mayor cantidad fue la N (Fig. 23b), al contrario, en la EH las mayores contribuciones surgieron de la BAH y BR (Fig. 23c). Los valores obtenidos para los gramos totales/m² están entre los 0 y 0.5 en la ES y 0 y 2.0 para la EH; esta es una apreciación burda ya que no discrimina ni nutrientes ni épocas, y fue hecha para tener mas o menos una idea de los resultados entre épocas y entre especies, sin olvidar que, por la razón expuesta antes, estas comparaciones no son realmente válidas.

En la especie *O. chimboracensis* sólo se obtuvieron los resultados de la EH, éstos están representados en la Fig. 24a; se desprende que el Nitrógeno, Potasio, y Fósforo son los que se acumulan primordialmente, aportados fundamentalmente por la BAH como se observa en la Fig. 24b. Los valores obtenidos se encuentran entre 0 y 0.2 g/m².

Los valores obtenidos para la especie *E. schultzei* se observan en la Fig. 25a. En esta especie el Potasio, Calcio, Fósforo, y Magnesio se acumulan primordialmente en la EH y el Nitrógeno en la ES; en esta época el mayor aporte de este nutriente y además de Calcio y Magnesio fue obtenido de la **Necromasa** y el Potasio de la BAH. En la EH se destaca sobre todo la participación de la **BAH** (Fig. 25b y 25c). Para la ES los resultados se encuentran entre 0 y 4.0 g/m² aproximadamente y en la EH entre 0 y 8 g/m².

En la Fig. 26a se representan los resultados para *H. laricifolium* destacándose en el que el Nitrógeno, Fósforo, y

Orthosanthus chimboracensis. GRAMOS DE
NUTRIENTES EN 1 METRO CUADRADO.



GRAFICOS (a). GRAMOS TOTALES DE NUTRIENTES POR UNIDAD DE AREA. GRAFICOS (b y c). GRAMOS DE NUTRIENTES EN CADA COMPARTIMENTO POR UNIDAD DE AREA.

FIGURA 24

NUTRIENTES EN 1 METRO CUADRADO.

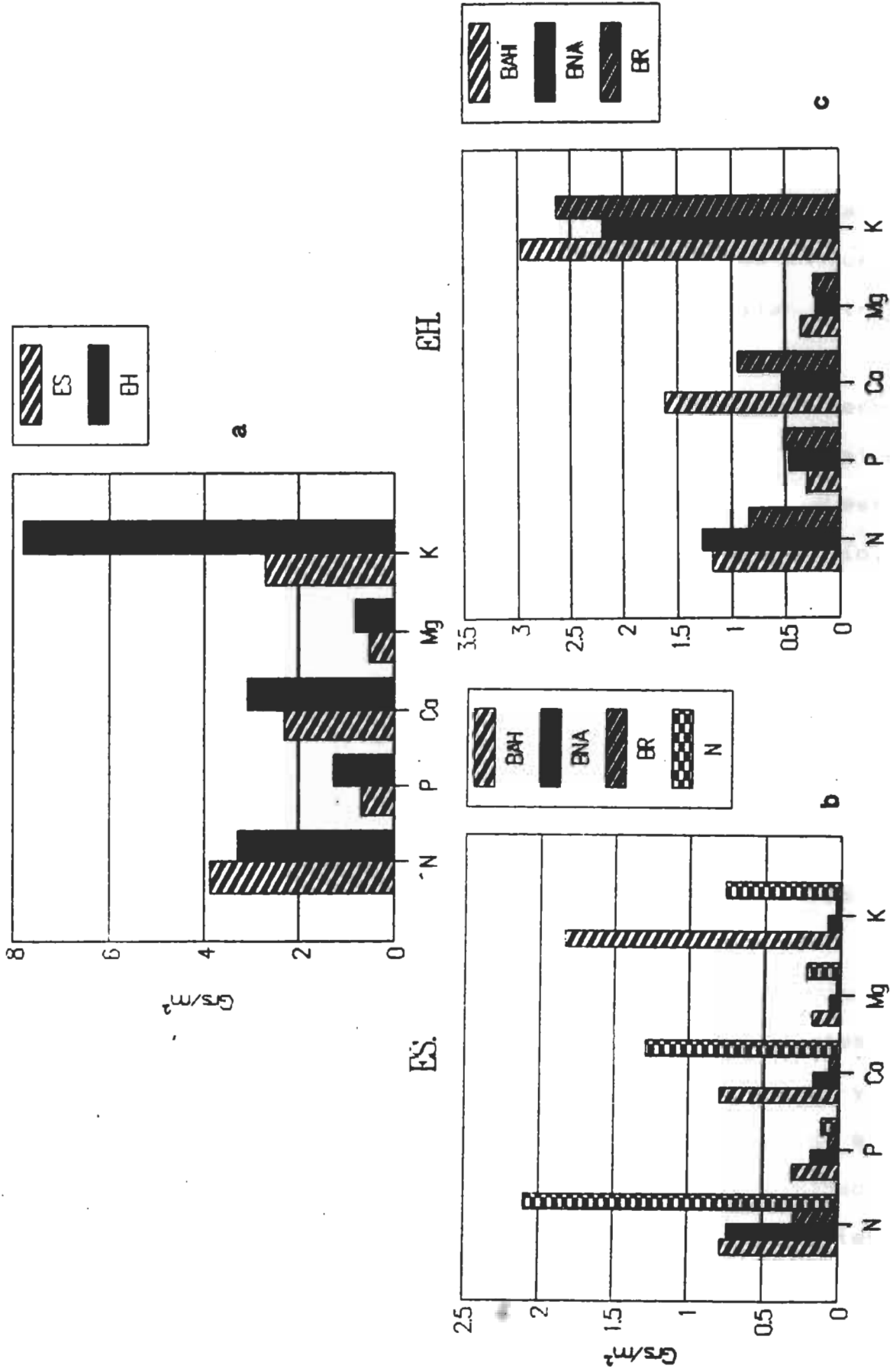


FIGURA 25 GRAFICOS (a). GRAMOS TOTALES DE NUTRIENTES POR UNIDAD DE AREA. GRAFICOS (b y c). GRAMOS DE NUTRIENTES EN CADA COMPARTIMENTO POR UNIDAD DE AREA.

Magnesio se acumularon más en la ES, en cambio el Calcio y Potasio fueron más importantes en la EH. La participación de la BNA fue más relevante en la ES (Fig. 26b), por el contrario en la EH se destaca la BAH aportando principalmente Nitrógeno, Calcio, y Potasio, pero para el Fósforo la participación de la BR fue muy importante (Fig. 26c). Para la ES los resultados oscilan entre 0 y 1.8 g/m² y en la EH entre 0 y 1.6 g/m².

Para *B. prunifolia* y *A. elongata* los resultados se muestran en la Fig. 27a y 27b, estos representan sólo los valores obtenidos para la ES (en la EH no fue posible hacer el muestreo de biomasa); en la primera especie el Nitrógeno, Potasio, y Calcio son los nutrientes más importantes y son aportados fundamentalmente por la BNA (Fig. 27b), los valores obtenidos están entre 0 y 8.5 g/m².

Para *A. elongata* los nutrientes acumulados principalmente son el Nitrógeno, Calcio, y Potasio, siendo aportados fundamentalmente por la BAH (Fig. 28b), los valores obtenidos se encuentran entre 0 y 0.4 g/m². De acuerdo a estos resultados y manteniendo la observación mencionada anteriormente varias veces acerca de la veracidad de ellos, se puede decir que aparentemente las especies que pueden contribuir más al stock de nutrientes del sistema son *B. prunifolia*, *E. schultzii*, por un lado y *S. formosus* por el otro. Indudablemente que estos resultados están asociados con el tamaño de los individuos y con la densidad de las especies estudiadas, además con la dinámica de nutrientes a lo largo de la sucesión, por eso para tener una idea de cual es la tendencia de ellos a lo largo de la sucesión se construyeron

Hypericum laricifolium. GRAMOS DE NUTRIENTES EN 1 METRO CUADRADO.

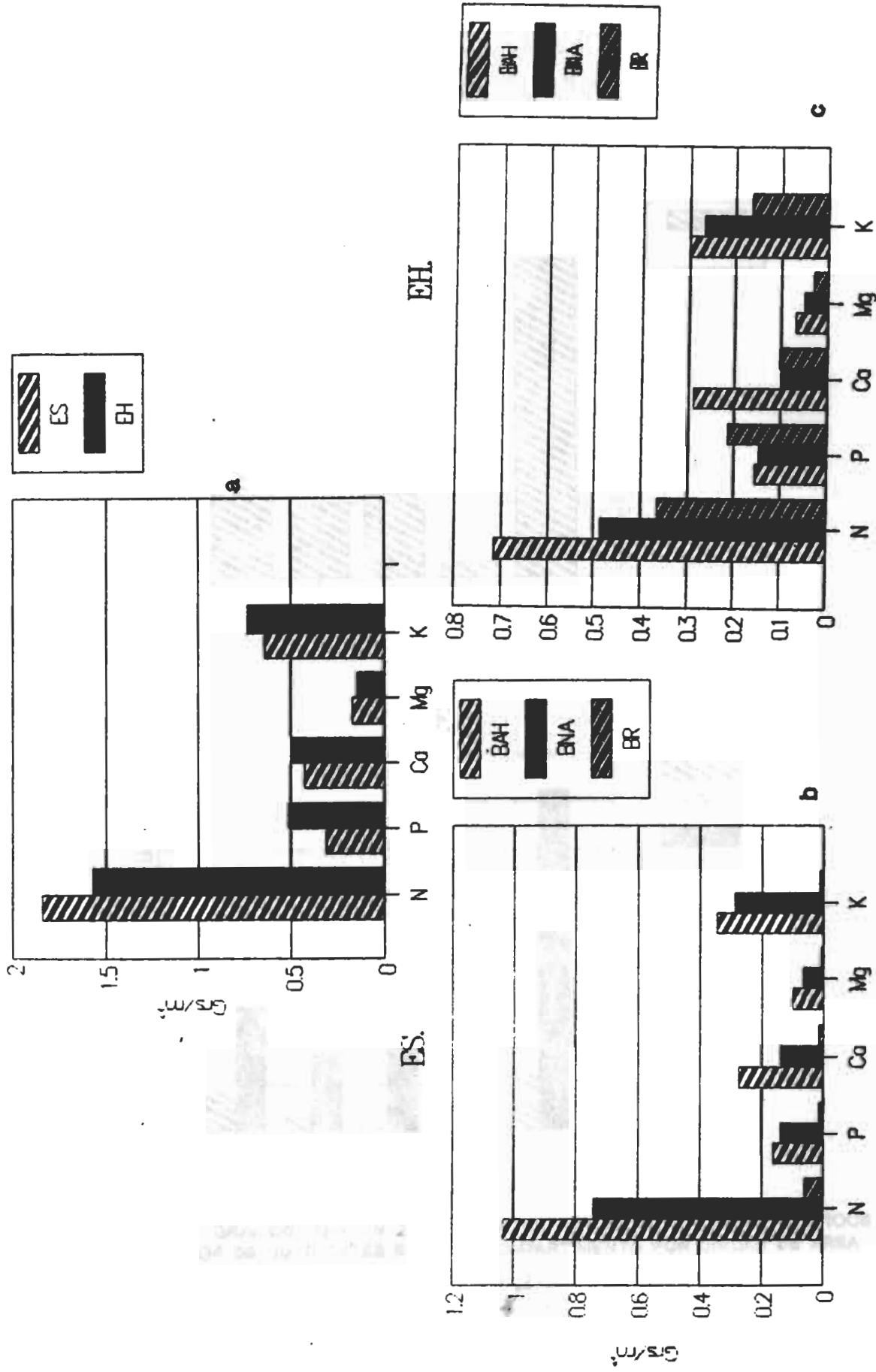
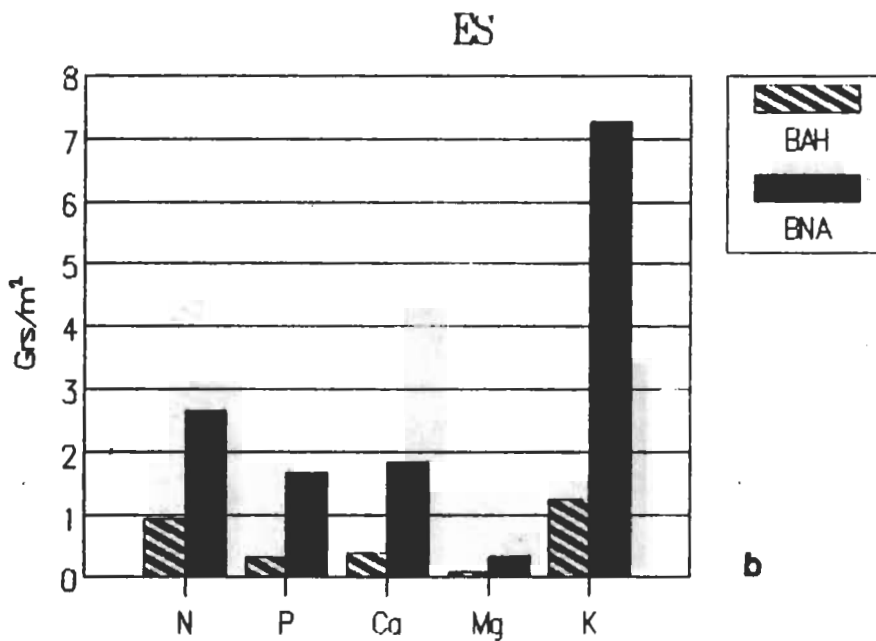
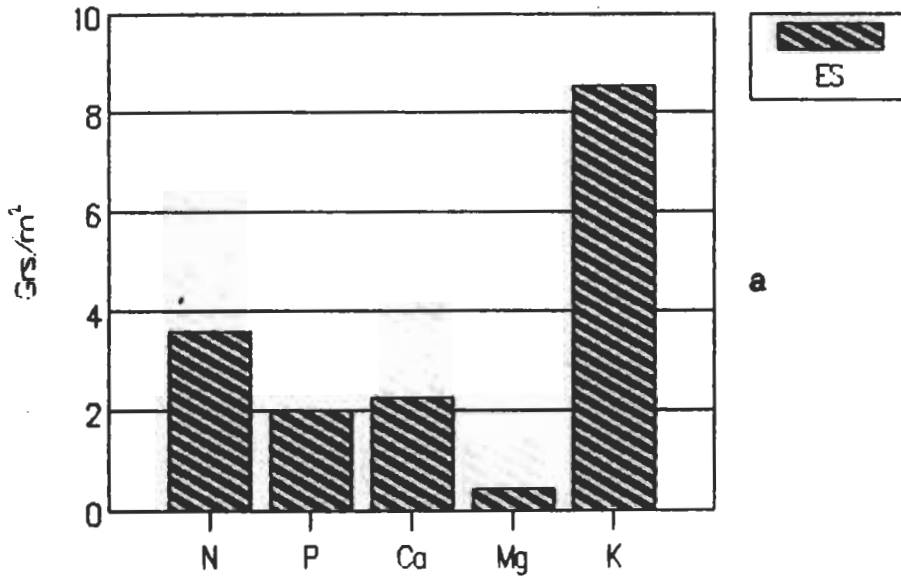


FIGURA 26 GRAFICOS (a). GRAMOS TOTALES DE NUTRIENTES POR UNIDAD DE AREA. GRAFICOS (b y c). GRAMOS DE NUTRIENTES EN CADA COMPARTIMIENTO POR UNIDAD DE AREA.

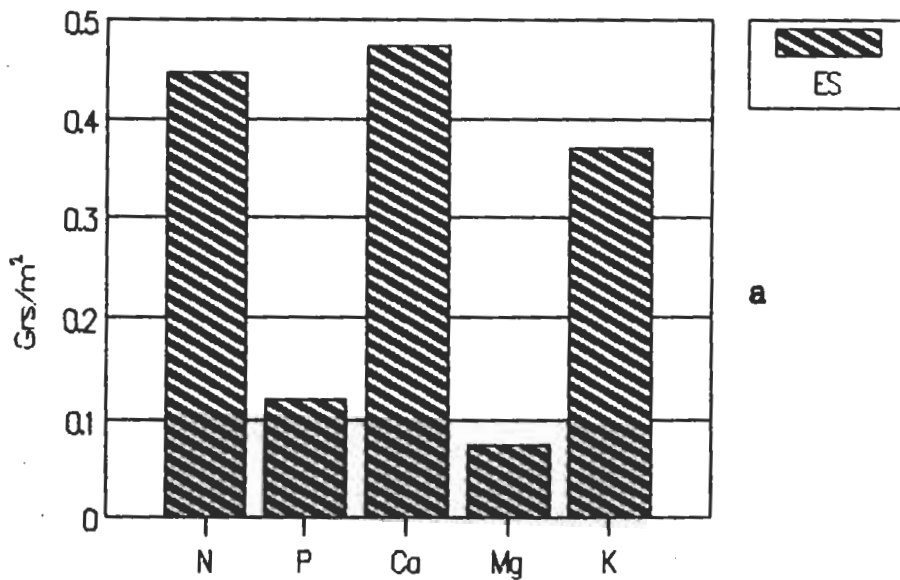
Baccharis prunifolia. GRAMOS DE
NUTRIENTES EN 1 METRO CUADRADO.



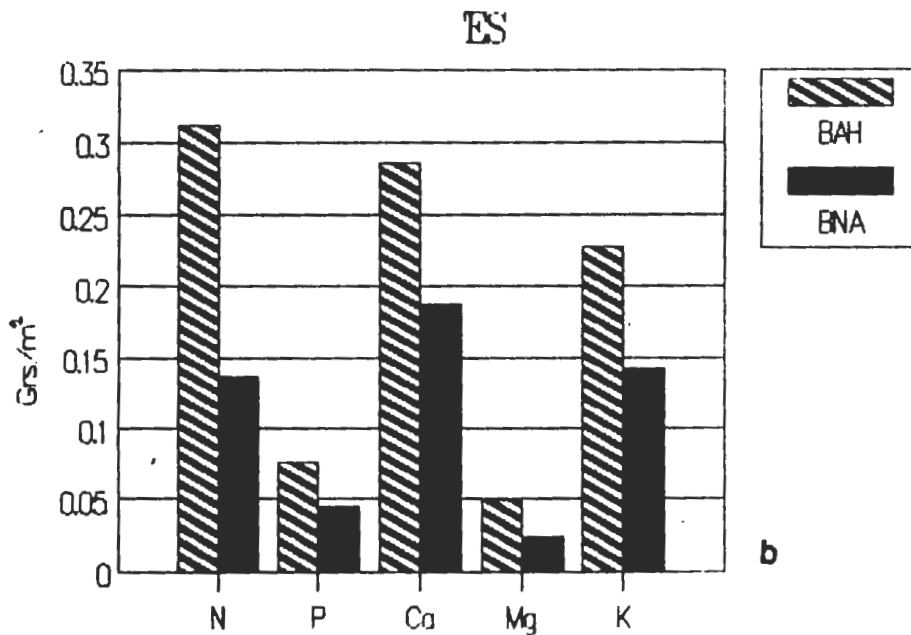
GRAFICOS (a). GRAMOS TOTALES DE NUTRIENTES POR UNIDAD DE AREA. GRAFICOS (b y c). GRAMOS DE NUTRIENTES EN CADA COMPARTIMENTO POR UNIDAD DE AREA.

FIGURA 27

**Acaena elongata. GRAMOS DE
NUTRIENTES EN 1 METRO CUADRADO.**



a



GRAFICOS (a). GRAMOS TOTALES DE NUTRIENTES POR UNIDAD DE AREA. GRAFICOS (b y c). GRAMOS DE NUTRIENTES EN CADA COMPARTIMENTO POR UNIDAD DE AREA.

FIGURA 28

gráficos que agruparon los porcentajes de nutrientes con respecto al valor total de ellos, siguiendo la secuencia en la cual están organizadas las especies a lo largo de la sucesión; este grupo de datos fue analizado en el punto que sigue. Estos gráficos fueron contruidos con el grupo de datos contenidos en la tablas No. 19a, 19b, 19c, y 20.

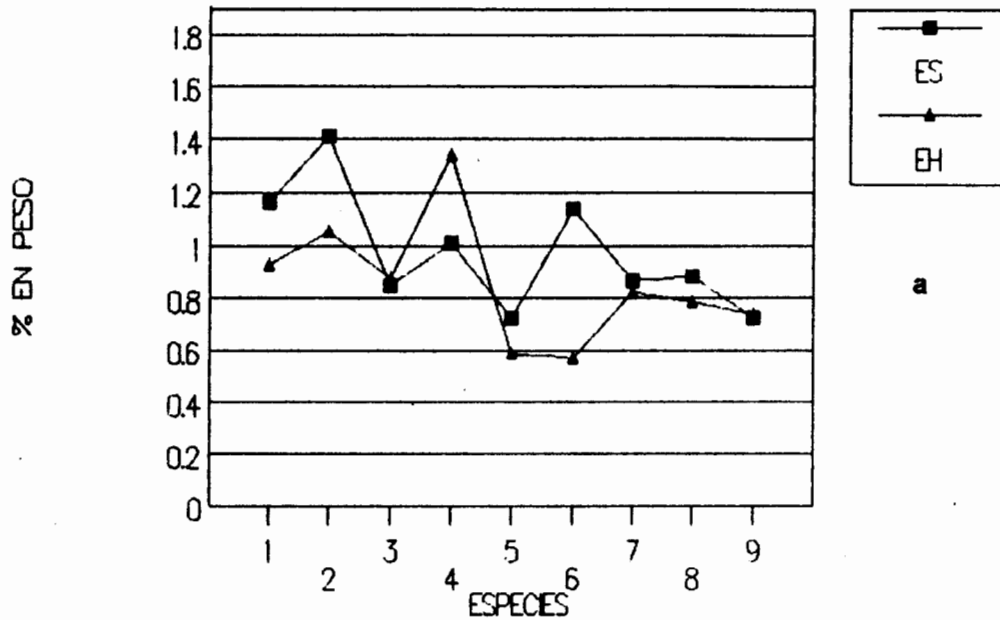
5.7.- Tendencia de los nutrientes a lo largo de la sucesión.

La Fig. 29a exhibe los porcentajes de Nitrógeno; si se ignora el valor obtenido para *S. formosus* en la EH se puede decir que este nutriente se concentra más en la ES, en cuanto al comportamiento a lo largo de la sucesión se puede decir que en la parcela de 1 año se obtuvieron los porcentajes más altos probablemente por efecto de los fertilizantes utilizados en el cultivo, ya que en la parcela de 6 años se nota una disminución, para luego observarse un incremento en la parcela de 12 años con la especie *E. schultzii*, pero en la parcela de 16 años de nuevo disminuyen, además los valores obtenidos para las tres especies arbustivas son semejantes de manera que en esta ultima parte se nota cierta estabilidad, indudablemente asociada a la estabilidad en los ciclos de nutrientes que se alcanza en la etapa madura de la sucesión..

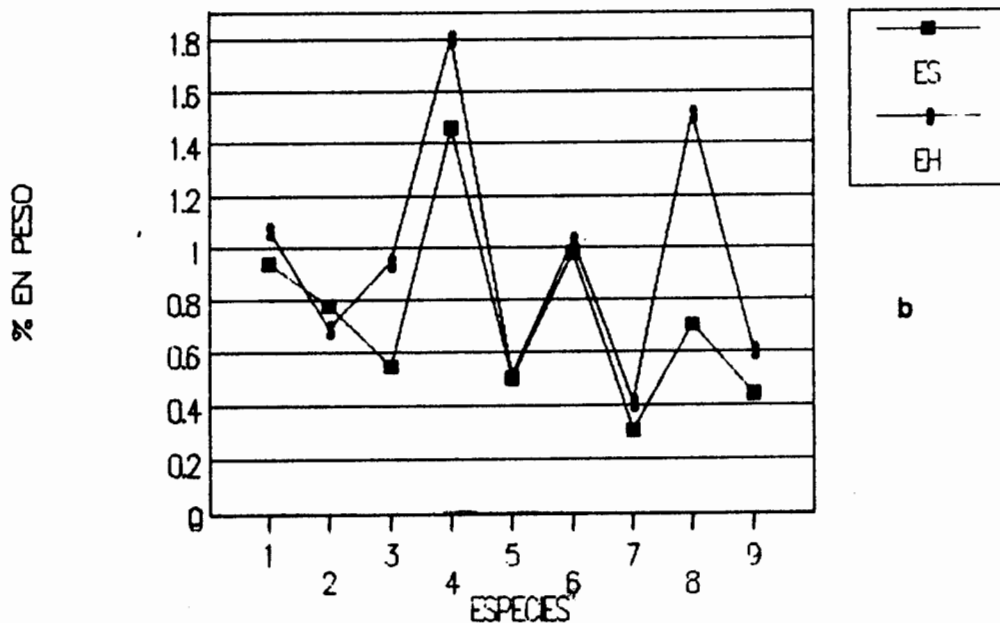
En la EH excepto por la respuesta de *S. formosus* el comportamiento en la primera y ultima etapa es el mismo que en la ES, pero en la etapa intermedia los valores tienden a disminuir. En conclusión se observan valores altos en la primera etapa, intermedios en la parcela de 6 y 12 años, y bajos en la de 16 años.

FIGURA 29

PORCENTAJE DE NITROGENO TOTAL POR
ESPECIES.



PORCENTAJE DE POTASIO TOTAL POR
ESPECIES.



TENDENCIA DE LOS NUTRIENTES A LO LARGO DE LA SUCESION.

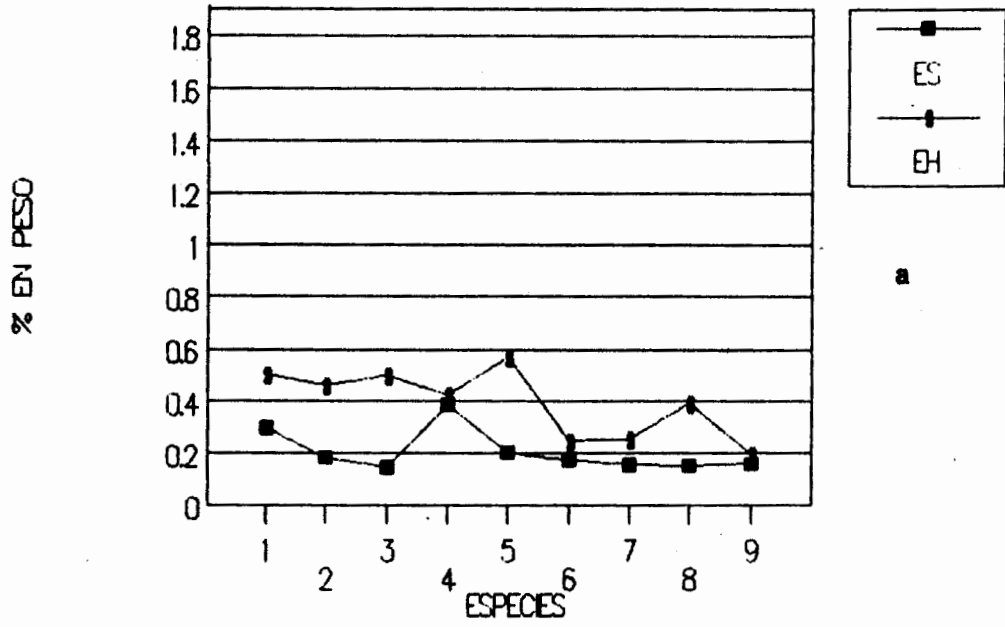
(1) *R. acetosella*, (2) *A. jahnii*, (3) *T. irazuense*, (4) *S. formosus*, (5) *O. ohimboraensis*,
(6) *E. schultzei*, (7) *H. lerpfolium*, (8) *M. oxycarpa*, (9) *A. elegans*

La tendencia que presenta el Potasio fue representada en la Fig 29b; se ve claramente que en la EH se concentraron porcentajes más altos, valores relativamente bajos se obtuvieron para la parcela de 1 año, en la parcela de 6 años se nota un aumento habiéndose obtenido en esta etapa el valor más alto, en la parcela de 12 años ocurre una disminución, y en la parcela de 16 años un incremento y al mismo tiempo una disminución; debido a esta gran variabilidad es difícil establecer una tendencia clara a lo largo de la sucesión, el patrón de comportamiento en la ES es el mismo.

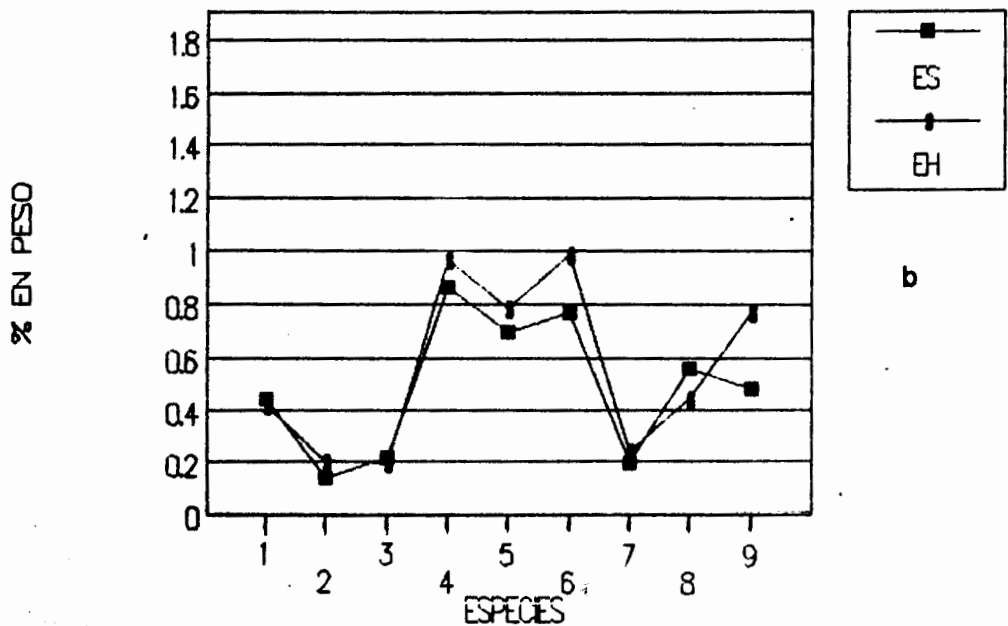
Los porcentajes de Fósforo se representaron en la Fig. 30a; en cuanto a este nutriente se puede decir que su concentración es mayor en la EH, la parcelas de 1 y 6 años presentan valores relativamente altos y semejantes entre sí, el mayor porcentaje se obtuvo en la parcela de 12 años, sin embargo, a partir de este valor ocurre una disminución que se mantiene en la parcela de 16 años. En la ES excepto por el comportamiento de *S. formosus* no hay cambio apreciable a lo largo de la sucesión.

En la Fig. 30b se representaron los valores obtenidos para el Calcio, en las tres primeras especies de las etapas tempranas se encontraron los porcentajes más bajos, en *S. formosus* y en dos de las especies de la etapa intermedia se obtuvieron los valores más altos, pero con *H. laricifolium* estos valores caen, para de nuevo aumentar en la última etapa, de tal manera que ocurre un cambio brusco marcado por *T. irazuense* en la primera etapa y por *H. laricifolium* en la etapa intermedia. Este comportamiento está relacionado con la cantidad de N asignada a cada una de estas

FIGURA 30
PORCENTAJE DE FOSFORO TOTAL POR
ESPECIES.



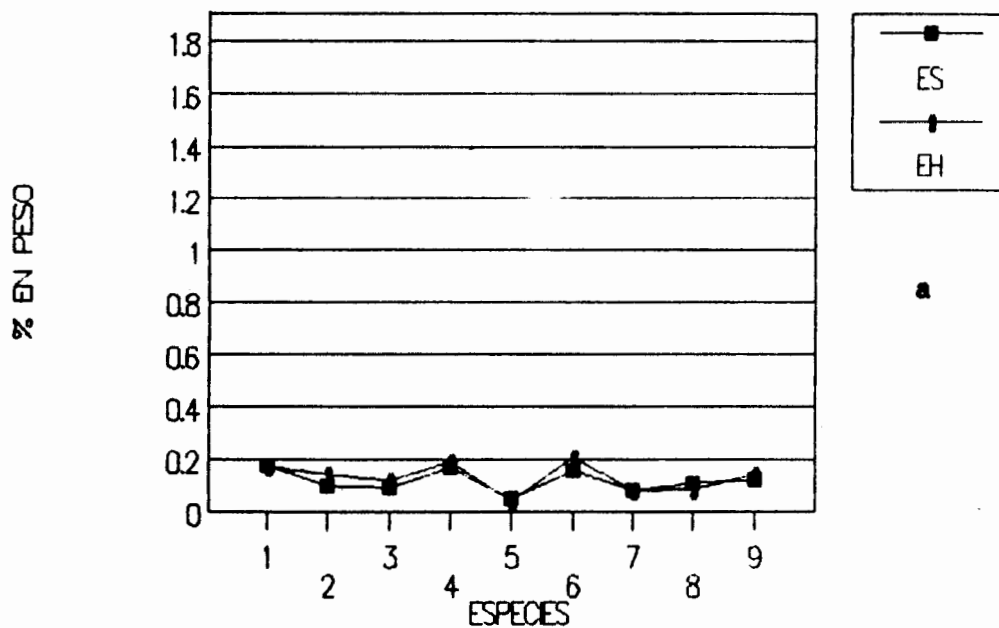
PORCENTAJE DE CALCIO TOTAL POR
ESPECIES.



TENDENCIA DE LOS NUTRIENTES A LO LARGO DE LA SUCESION.
 (1) *R. acetosella*, (2) *A. jahni*, (3) *T. irazuense*, (4) *S. formosus*, (5) *O. chimboracensis*,
 (6) *P. ...*, (7) *...*, (8) *...*, (9) *...*

FIGURA 31

PORCENTAJE DE MAGNESIO TOTAL POR
ESPECIES.



TENDENCIA DE LOS NUTRIENTES A LO LARGO DE LA SUCESION.

(1) *R. acetosella*, (2) *A. jahnii*, (3) *T. irazuense*, (4) *S. formosus*, (5) *O. ohimborensis*,
(6) *E. schultzei*, (7) *H. laticifolium*, (8) *B. prunifolia*, (9) *A. elongata*.

especies. Entre la ES y la EH no se observa diferencias apreciables, la tendencia es, valores altos en la primera etapa, valores altos en la etapa intermedia y valores bajos en la etapa final.

La Fig. 31a representa los porcentajes de Magnesio; en el se nota que no hay diferencias estacionales, ni tampoco entre especies, lo que significa que el magnesio se mantiene estable a lo largo de la sucesión.

Estos gráficos fueron contruidos con el grupo de datos de la tablas 17a y 17b.

5.8.- Patrones de asignación de nutrientes entre especies.

Hasta ahora se habían analizado los nutrientes acumulados por las especies estudiadas sobre una misma base (es decir los nutrientes acumulados en 100 g de material vegetal de cada compartimento estudiado), esto se había hecho con la finalidad de establecer comparaciones válidas entre las especies de una misma etapa de la sucesión, y entre especies de diferentes etapas, tratándose de destacar en cuáles compartimentos de los separados se acumulaban preferentemente los nutrientes, también cuál o cuáles especies acumulaban la mayor cantidad de ellos para así poder establecer qué especies participan más en la recuperación de la fertilidad del suelo a lo largo de la sucesión, sin embargo, estos resultados tal y como fueron presentados no representan realmente los patrones de asignación de cada uno de los nutrientes analizados en cada una de las especies; por ello en esta parte se procederá a analizar estos patrones.

5.8.1.- Patrón de asignación de nitrógeno:

En la Fig. 32a está representado el patrón de asignación de Nitrógeno para la ES; se observan tres comportamientos: a) el patrón de las especies de las parcelas de 1 y 6 años, b) el patrón de las especies de la parcela de 12 años, c) el patrón de las especies arbustivas incluyendo a *H. laricifolium* de la parcela de 12 años.

En el primer grupo el Nitrógeno asignado a la BS es más importante que en el resto de las especies, por el contrario en el segundo grupo al cual pertenecen las especies *D.*

chimboracensis y *E. schultzii*, la asignación hacia este mismo compartimento es muy baja, y en el tercero se asigna un poco menos que en el primero. En la N el Nitrógeno se acumula en cantidades importantes en *T. irazuense*, *S. formosus* (parcela de 6 años), *O. chimboracensis*, *E. schultzii* (parcela de 12 años) y en *A. elongata*.

En la BAH el comportamiento es variable notándose en *O. chimboracensis* el porcentaje más alto, y en *B. prunifolia* el menor. En las especies arbustivas la BNA como acumuladora de este nutriente es importante en *B. prunifolia* en la cual se asigna el 67 % del Nitrógeno de toda la planta, en las otras dos especies arbustivas se asigna más o menos una tercera parte. En *E. schultzii* es realmente baja la fracción asignada a este compartimento. En la BR la asignación es baja en casi todas las especies con la excepción de *A. jahnii*, en las especies arbustivas la asignación es mucho más baja estando alrededor de 0.5 y 1 %. En los grupos c y d (especies de las parcelas de 12 y 16 años) el 75 % del Nitrógeno fue asignado a la Biomasa aérea, esta observación resalta al mismo tiempo la importancia del Nitrógeno asignado a la BS en las especies de grupo a.

En la EH (Fig. 32b) estos patrones cambian apreciablemente, en *R. acetosella* disminuye el Nitrógeno asignado a la BS, el asignado a la Biomasa Asimilatoria se reparte entre la BAH y BAT, BR exhibe un incremento importante, y en la N es ligero, posiblemente por efectos de mayor peso seco. Los cambios observados en todos los compartimentos entre ambas épocas son estadísticamente significativos.

En *A. jahnii* incrementa la asignación a la BS y ligeramente

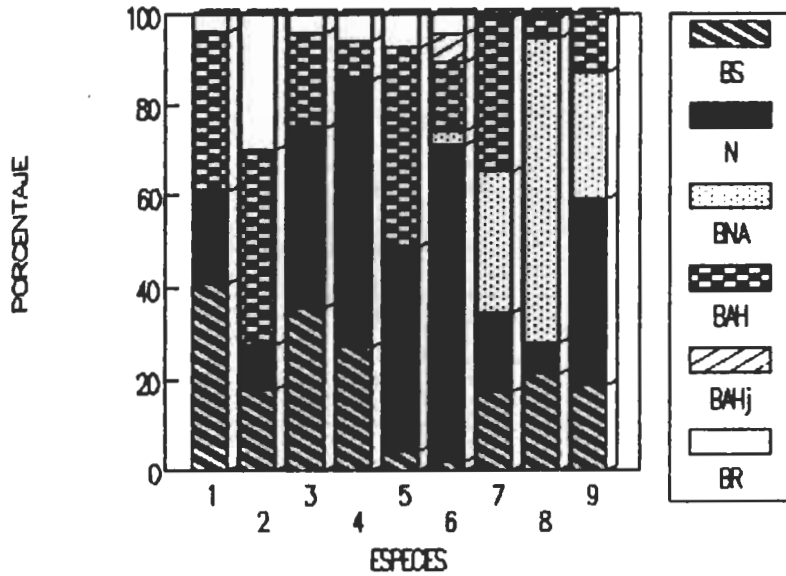
en la BAH, pero disminuye en la BR; excepto para la BR los cambios entre la ES y la EH son estadísticamente NS. En *S. formosus* el cambio más apreciable es la disminución del Nitrógeno contenido en la N desde un 58% a un 1%, en esta época una fracción importante fue asignada a la BR, observándose además un incremento en la Biomasa Asimilatoria (BAH y BAT) estadísticamente significativo. En las otras especies de forma general se nota una disminución del porcentaje asignado a la N estadísticamente significativa, y también disminuye en la BNA, e incluso en la BS, lo cual permite un aumento en los porcentajes de la BAH y BR. Esto se puede interpretar como reasignación desde la BNA y BS a la BAH y BR. De acuerdo con (Kramer, y Kozlowski 1979) en los árboles siempre verdes y deciduos de las zonas templadas las concentraciones de Nitrógeno en los tejidos leñosos tienden a incrementar antes de iniciarse el período de crecimiento, disminuyen cuando se inicia dicho período, para volver a incrementar cuando cesa el crecimiento. La disminución en las estructuras leñosas se debe a la reasignación hacia los nuevos vástagos, elongación de los mismos, formación de nueva área foliar. Todas estas afirmaciones pueden explicar los cambios observados entre la ES y EH. Por otra parte se sigue observando que en las especies de las parcelas de 12 y 16 años el 75 % del Nitrógeno se encuentra asignado a la Biomasa Aérea.

Los análisis de varianza para el nitrógeno asignado a la biomasa aérea y a la biomasa subterránea dieron como resultado que existe una diferencia estadísticamente significativa entre todas las especies consideradas. En un tests a posteriori en el

FIGURA 32

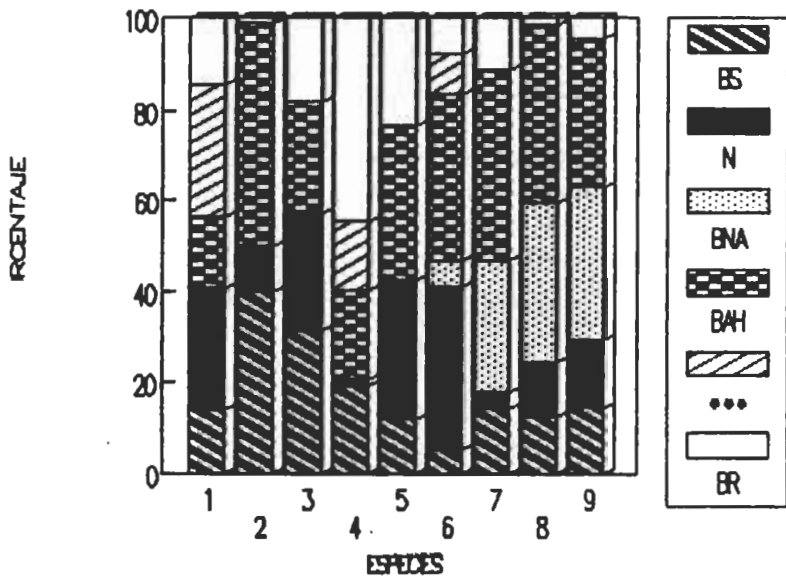
PATRONES DE ASIGNACION DE NITROGENO

ENTRE ESPECIES. ES.



PATRONES DE ASIGNACION DE NITROGENO

ENTRE ESPECIES. EH.



PATRONES DE ASIGNACION DE NUTRIENTES. (1) *R. acetosella*, (2) *A. jahnl*, (3) *T. irazuense*, (4) *S. formosus*, (5) *O. chimboracensis*, (6) *E. schultzei*, (7) *H. laricifolium*, (8) *B. prunifolia*, (9) *A. elongata*.

(***) Para la EH en *R. acetosella* y en *S. formosus* significa BAT; en *E. schultzei* significa BAHj.

TABLA No.8. ANALISIS ESTADISTICOS PARA NITROGENO ENTRE LA EPOCA SECA Y LA EPOCA HUMEDA.

ESPECIES	BAH	BR	N	BS	BNA	BAHj	BAT
<i>R. acetosella</i>	NS	***	***	*	---	---	*
<i>A. jahnii</i>	NS	*	NS	NS	---	---	---
<i>T. irazuense</i>	NS	***	NS	NS	---	---	---
<i>S. formosus</i>	***	*	*	***	---	---	***
<i>O. chimboracensis</i>	NS	***	***	***	---	---	---
<i>E. schultzei</i>	NS	NS	***	NS	NS	*	---
<i>H. laricifolium</i>	NS	***	***	*	NS	---	---
<i>B. prunifolia</i>	***	NS	NS	***	***	---	---
<i>A. elongata</i>	***	---	*	NS	*	---	---

NS= No significativo

* = Significativo al 0.05 o menos

** = Significativo al 0.01 o menos

*** = Significativo al 0.001 o menos

BAH2 = Para la especie *R. acetosella* y *S. formosus*, en la EH se sumó el valor correspondiente a BAT (Biomasa Asimilatoria Tallos) y BAH, - con este nuevo valor y el correspondiente de BAH en la ES se hizo la prueba estadística.

cual se compararon las medias se observó homogeneidad entre las especies herbáceas y las especies arbustivas, siendo mayor en la EH, también se notó por un lado homogeneidad entre las tres especies arbustivas y por el otro entre las especies herbáceas, aunque se observa menos homogeneidad, probablemente debido a que a pesar de ser especies herbáceas sus formas de crecimiento, morfología y patrones de asignación son diferentes entre si, evidenciandose más este hecho con *R. acetosella*. El comportamiento de *E. schultzei* es muy particular como se ha mencionado anteriormente, esta especie solo se superpone en la ES con su compañera de la misma etapa de la sucesión *O. chimboracensis*, y en el ANOVA para la biomasa aérea se nota que es la especie que asigna más nitrógeno, lo cual concuerda perfectamente con los resultados obtenidos en la sección 5.5 y 5.6.

5.8.2.- Patrón de asignación de potasio:

Para la ES (Fig. 33a) en *R. acetosella* se asigna el 50 % a la BS, el 32 % a la BAH, y a la N y BR una fracción menor. En *A. jahni* por el contrario el 60% fue asignado a la BAH, una fracción mucho menor a la BS y a la N, pero una mayor a la BR. En las especies de la parcela de 6 años es importante el porcentaje asignado a la N, sobre todo en *S. formosus* (62%) siendo el valor más alto entre las nueve especies para este compartimento; con respecto al Nitrógeno, este nutriente se concentra menos en esta estructura, así mismo en las especies de esta parcela la fracción asignada a la BAH y BR es menor, y cerca de una tercera parte fue asignada a la BS.

En *D. chimboracensis* y en *E. schultzii* el porcentaje en la BS es bajísimo, en esta última especie, el 50 % fue asignado a la BAH (incluyendo BAHj), y un porcentaje también muy bajo en la BNA; en la BR se obtuvo el mayor porcentaje con respecto a todas las especies. En las especies arbustivas entre el 34 y 60 % fue asignado a la BNA, una fracción bastante baja a la N y porcentajes más importantes a la BAH y BS, en la BR la asignación fue muy baja, alrededor del 1 %. En la EH (gráfico No.46b) en las especies de las parcelas de 6, 12, 16 años se observó un aumento en el Potasio asignado a la Biomasa Asimilatoria (incluyendo BAH y BAT) estadísticamente significativo para *R. acetosella*, *S. formosus*, *B. prunifolia*, *A. elongata*, también se notó un incremento para la BR excepto en *R. acetosella*, para las restantes especies este incremento fue estadísticamente significativo sin considerara a *E. schultzii*; por otro lado se observó una disminución en la N estadísticamente NS para *A. jahnii*, *T. irazuense*, *E. schultzii*, *A. elongata*. En las dos primeras especies de la parcela de 12 años se nota un incremento en el porcentaje asignado a la BS y específicamente en *E. schultzii* en la BNA, por el contrario en *R. acetosella* disminuye la fracción asignada a la BS; dichos cambios resultaron ser estadísticamente significativos.

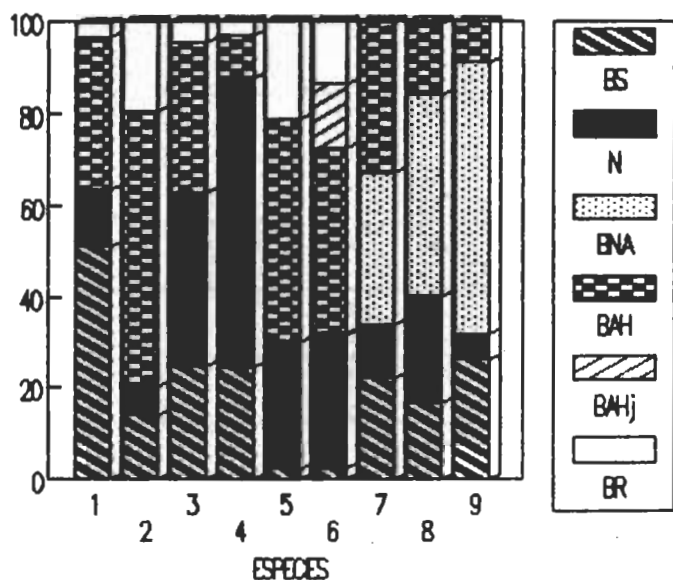
En la ES en la mayoría de las especies (sin considerar a *R. acetosella*) el 75 % del Potasio fue asignado a la Biomasa Aérea. En la EH sin incluir a *A. jahnii* este valor se puede seguir considerando válido.

Los ANOVAS muestran que existe una diferencia

FIGURA 33

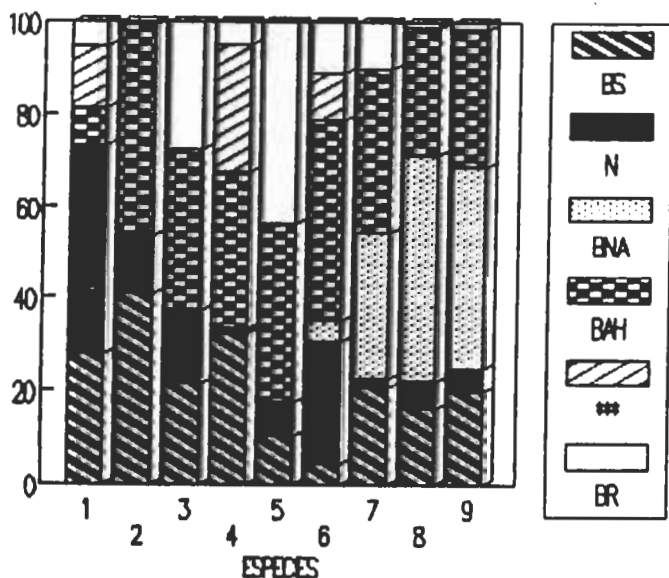
PATRONES DE ASIGNACION DE POTASIO

ENTRE ESPECIES. ES.



PATRON DE ASIGNACION DE POTASIO

ENTRE ESPECIES. EH.



PATRONES DE ASIGNACION DE NUTRIENTES. (1) *R. acetosella*, (2) *A. jahnii*, (3) *T. irazuense*, (4) *S. formosus*, (5) *O. chimboracensis*, (6) *E. schultzei*, (7) *H. laticifolium*, (8) *B. prunifolia*, (9) *A. elongata*.

(***) Para la EH en *R. acetosella* y en *S. formosus* significa BAT; en *E. schultzei* significa BAHj.

TABLA No.9. ANALISIS ESTADISTICOS PARA POTASIO ENTRE LA EPOCA SECA Y LA EPOCA HUMEDA.

ESPECIES	BAH	BR	N	BS	BNA	BAH ₂	BAT
<i>R. acetosella</i>	NS	***	***	***	---	---	***
<i>A. jahnii</i>	NS	*	NS	*	---	---	---
<i>T. irazuense</i>	NS	***	NS	***	---	---	---
<i>S. formosus</i>	***	***	***	***	---	---	***
<i>O. chimboracensis</i>	NS	***	***	***	---	---	---
<i>E. schultzei</i>	NS	NS	NS	***	***	NS	---
<i>H. laricifolium</i>	NS	***	***	NS	NS	---	---
<i>B. prunifolia</i>	***	*	*	***	***	---	---
<i>A. elongata</i>	***	---	NS	***	NS	---	---

NS= No significativo

* = Significativo al 0.05 o menos

** = Significativo al 0.01 o menos

*** = Significativo al 0,001 o menos

BAH₂ = Para la especies *R. acetosella* y *S. formosus*, en la EH se sumó el valor correspondiente a BAT (Biomasa Asimilatoria Tallos) y BAH, - con este nuevo valor y el correspondiente de BAH en la ES se hizo la prueba estadística.

estadísticamente significativa entre especies: la comparación entre las medias dió como resultado: homogeneidad entre las especies herbáceas y arbustivas, aunque con respecto al nitrógeno se notó menos homogeneidad; homogeneidad entre las especies arbustivas, el comportamiento de las especies herbáceas es menos homogéneo. Para la ES *R. acetosella* es la especie que asigna la menor cantidad de potasio a la biomasa aérea de acuerdo al test de comparación entre medias, por lo que no se sobrepone con ninguna otra especie, en la EH este comportamiento se observó en *A. Jahni*, estos resultados nos dan una idea de la falta de homogeneidad en la asignación del potasio en las especies herbáceas; por el contrario las especies que asignan más son *O. chimboracensis* y *E. schultzi*.

5.8.3.- Patrón de asignación de fósforo:

En la ES (Fig. 34a) *R. acetosella* asigna el mayor porcentaje de Fósforo a la BS y a la N, un valor menor a la BAH y uno mínimo a la BR. En *A. Jahni* aproximadamente un 50 % fue asignado a la N y BS y un 38 % a la BAH, y una fracción mayor que en la especie anterior a la BR. En *T. irazuense* el 65 % se reparte entre la N y BS, un porcentaje menor se encontró en la BAH, y uno muy bajo en la BR.

En *S. formosus* el 75 % se concentró en la N, un porcentaje muy pequeño en la BAH y en la BR, en la BS fue asignado un 14 %. En *O. chimboracensis* y *E. schultzi* la fracción correspondiente a la BS fue bajísima; en la primera especie se asignó más a la N, y en la segunda a la Biomasa Asimilatoria (BAH y BAHj)

aproximadamente el 50 %, en esta misma especie el porcentaje en la BNA fue muy bajo. En ambas especies el porcentaje asignado a la BR fue cerca de un 13 %.

En las especies arbustivas el Fósforo asignado a la BS se encuentra entre el 17 y el 24 %. En *B. prunifolia* el 52 % fue asignado a la BNA, en *A. elongata* el 44 % a la N, y en *H. laricifolium* el 30 % fue para la BAH representando el mayor valor entre estas tres especies. Los porcentajes asignados a la BR fueron muy bajos, cerca del 1 %.

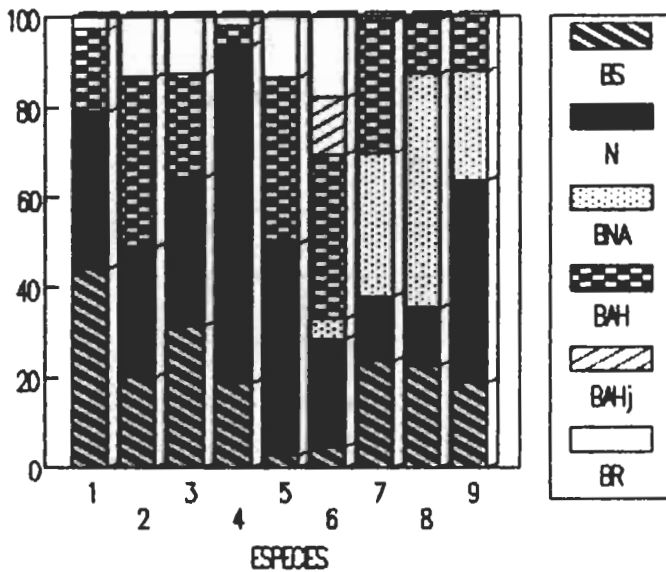
En la EH (Fig. 34b) ocurre un incremento importante del Fósforo en la BR, siendo válida esta observación para todas las especies, dentro de las que se destacan *T. irazuense* y *S. formosus*; este incremento es estadísticamente significativo excepto para *A. jahnii*, *E. schultzi*. En *R. acetosella* a la BAT se asigna el 45 %, y en la BAH disminuye por debajo de la mitad del valor obtenido en la ES siendo estadísticamente significativo este cambio, en *A. jahnii* se observa un aumento de la mitad en la BS (49 %), no se observan cambios en la BAH, y en la BR disminuye; excepto para la BS los cambios son estadísticamente NS. En *T. irazuense* disminuye el porcentaje asignado a la BS en casi la mitad, y también en la N, en la BAH no se observan cambios apreciables, todos los cambios son estadísticamente significativos.

En *S. formosus* el cambio más apreciable es la disminución del porcentaje en la N (1 %) y, como ya se mencionó antes el incremento en la BR (47 %), además ocurrió un incremento en la Biomasa Asimilatoria (BAH y BAT). En *O. chimboracensis* y *E. schultzi* aumenta el porcentaje en la N, BS, y BR, por el

FIGURA 34

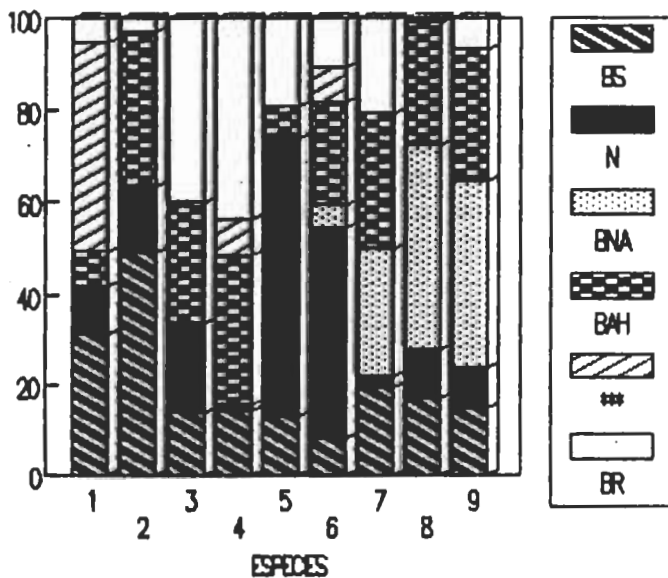
PATRON DE ASIGNACION DE FOSFORO

ENTRE ESPECIES. ES.



PATRON DE ASIGNACION DE FOSFORO

ENTRE ESPECIES. EH.



PATRONES DE ASIGNACION DE NUTRIENTES. (1) *R. acetosella*, (2) *A. jahni*, (3) *T. irazuense*, (4) *S. formosus*, (5) *O. chimboracensis*, (6) *E. schultzei*, (7) *H. laricifolium*, (8) *B. prunifolia*, (9) *A. elongata*.
 (•••) Para la EH en *R. acetosella* y en *S. formosus* significa BAT; en *E. schultzei* significa BAHj.

TABLA No.10. ANALISIS ESTADISTICOS PARA FOSFORO ENTRE LA EPOCA SECA Y LA EPOCA HUMEDA.

ESPECIES	BAH	BR	N	BS	BNA	BAH ₂	BAT
R. acetosella	***	***	**	***	---	---	***
A. jahnii	NS	NS	NS	***	---	---	---
T. irazuense	***	***	*	NS	---	---	---
S. formosus	***	***	***	*	---	---	***
O. chimboracensis	***	***	***	***	---	---	---
E. schultzei	NS	NS	***	***	NS	*	---
H. laricifolium	*	***	***	NS	*	---	---
B. prunifolia	***	*	NS	*	***	---	---
A. elongata	***	---	***	*	***	---	---

NS= No significativo

* = Significativo al 0.05 o menos

** = Significativo al 0.01 o menos

*** = Significativo al 0.001 o menos

BAH₂ = Para la especies R. acetosella y S. formosus, en la EH se sumó el valor correspondiente a BAT (Biomasa Asimilatoria Tallos) y BAH, - con este nuevo valor y el correspondiente de BAH en la ES se hizo la prueba estadística.

contrario disminuye el porcentaje asignado a la BAH. Para las dos primeras especies mencionadas los cambios son estadísticamente significativos, pero para *E. schultzi* solo lo son para los compartimentos N, BS, BAHj.

En las especies arbustivas disminuye la asignación del Fósforo a la N y también ligeramente en la BS. En *A. elongata* aumenta el porcentaje en la BNA y disminuye un poco en las otras dos especies, el porcentaje en la BAH incrementa en *B. prunifolia* y *A. elongata*. La mayoría de estos cambios resultaron ser estadísticamente significativos.

En la ES en las especies *S. formosus* y *A. jahni* y en las especies de las parcelas de 12 y 16 años prácticamente el 75 % del Fósforo fue asignado a la Biomasa Aérea; y en la EH este valor se observó en las especies de las parcelas de 6, 12, y 16 años.

El análisis de varianza nos dice que existe una diferencia estadísticamente significativa entre especies; el test de medias muestra homogeneidad entre hierbas y arbustos, haciéndose más notable en la EH; los arbustos forman un grupo bastante homogéneo, en las hierbas se observa menor homogeneidad notándose que *R. acetosella* no se subrepone con ninguna especie en ambas épocas ya que según el test de medias es una de las especies que asigna menores porcentajes de fósforo a la biomasa aérea, la mayor asignación se nota en *O. chimboracensis* y *E. schultzi*.

5.8.4.- Patrón de asignación de calcio:

En la ES (Fig. 35a) en *R. acetosella* el 80 % del Calcio fue

asignado a la BS y N, y un 20 % a la BAH. En *A. jahnii* la BR representa un porcentaje importante, y junto con la BAH representa el 50 %, una fracción menor fue asignada a la BS. En *T. irazuense* y *S. formosus* concentran un porcentaje importante en la N, fracciones mucho menores fueron asignadas a la BAH y BR (menos del 10 %), en *T. irazuense* la asignación a la BS fue mayor (32 %).

En *D. chimboracensis* y *E. schultzei* asignan el 60 % a la N, en la BAH el 26 % y para la BR el 5 %, el porcentaje en la BS es muy bajo. En *H. laricifolium* la BAH concentró el 40 %, y el 48 % se reparte entre la N y la BNA, por otro lado se asignó una fracción muy baja a la BS. En *B. prunifolia* por el contrario el 46 % fue asignado a la BS, un 33 % a la BNA y porcentajes bajos a la BAH y N. En *A. elongata* el 54 % se concentró en la N, el 34 % se reparte entre la BNA y BS y a la BAH se asignó un porcentaje más bajo.

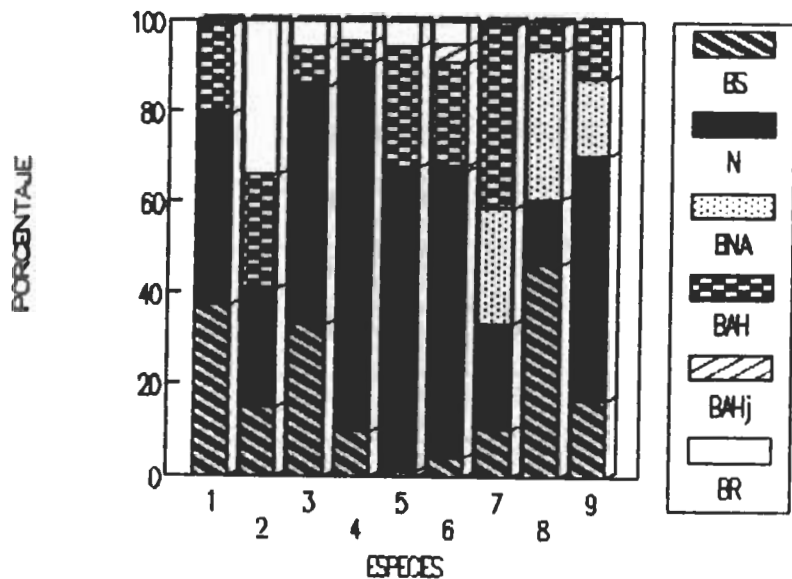
Como se ve el patrón de asignación del Calcio en estas tres especies es bastante diferente. En la EH (Fig. 35b) se observa un incremento en la Biomasa Asimilatoria en general (BAH y BAT) de todas las especies, este incremento es estadísticamente significativo excepto para *A. jahnii* y para *D. chimboracensis*; al mismo tiempo se nota una disminución la BS (excepto en *D. chimboracensis*), este cambio es estadísticamente NS para *A. jahnii*, *T. irazuense* y *A. elongata*.

En *R. acetosella* la BAT representa un 47 %, se nota un incremento en la BR, por otro lado en la BS ocurre una disminución de más de la mitad, siendo estos cambios estadísticamente significativos. En *A. jahnii* hubo un aumento de

FIGURA 35

PATRON DE ASIGNACION DE CALCIO

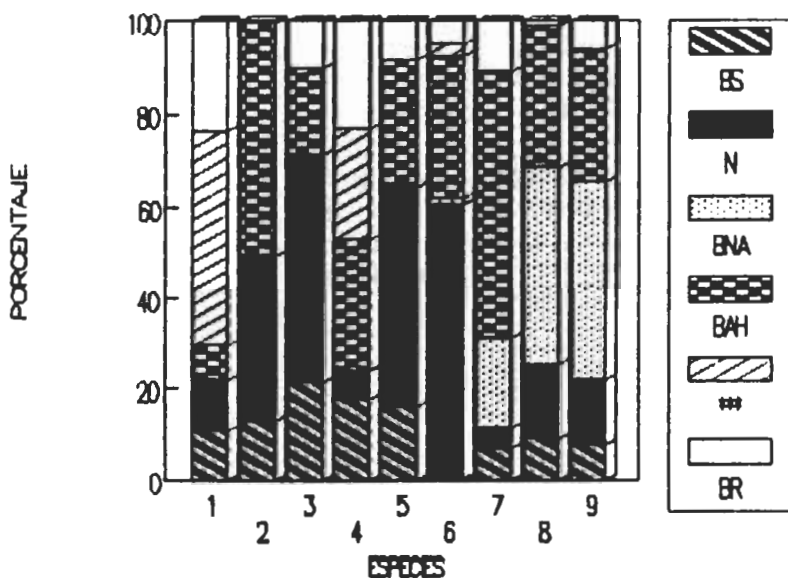
ENTRE ESPECIES. ES.



SERBIA
CIENCIAS

PATRON DE ASIGNACION DE CALCIO

ENTRE ESPECIES. EH.



PATRONES DE ASIGNACION DE NUTRIENTES. (1) *R. acetosella*, (2) *A. jahni*, (3) *T. irazuense*, (4) *S. formosus*, (5) *O. ohimboreana*, (6) *E. schultzei*, (7) *H. lariotifolium*, (8) *B. prunifolia*, (9) *A. elongata*.

(***) Para la EH en *R. acetosella* y en *S. formosus* significa BAT; en *E. schultzei* significa BAHj.

TABLA No.11. ANALISIS ESTADISTICOS PARA CALCIO ENTRE LA EPOCA SECA Y LA EPOCA HUMEDA.

ESPECIES	BAH	BR	N	BS	BNA	BAHj	BAT
R. acetosella	NS	***	NS	***	---	---	***
A. jahni	NS	***	NS	NS	---	---	---
T. irazuense	***	***	NS	NS	---	---	---
S. formosus	***	NS	NS	***	---	---	***
O. chimboracensis	NS	*	NS	***	---	---	---
E. schultzi	*	NS	NS	***	NS	*	---
H. laricifolium	***	***	***	*	NS	---	---
B. prunifolia	***	NS	NS	***	NS	---	---
A. elongata	***	---	NS	NS	***	---	---

NS= No significativo

* = Significativo al 0.05 o menos

** = Significativo al 0.01 o menos

*** = Significativo al 0.001 o menos

BAH2 = Para la especies R. acetosella y S. formosus, en la EH se sumó el valor correspondiente a BAT (Biomasa Asimilatoria Tallos) y BAH, - con este nuevo valor y el correspondiente de BAH en la ES se hizo la prueba estadística.

más de la mitad en la BAH, y ligero en la N. En *T. irazuense* los cambios no son muy importantes. En *S. formosus* los cambios más notables son la disminución del porcentaje en la N, y el incremento en la BR ambos cambios son estadísticamente NS, el porcentaje asignado a la BAT fue de 24 %. En *O. chimboracensis* ocurre un incremento en la BS estadísticamente significativo y una disminución en la N estadísticamente NS, los restantes cambios son ligeros. En *E. schultzei* incrementa el porcentaje en la Biomasa Asimilatoria (BAH y BAHj) y disminuye en la BS siendo estadísticamente significativos, los otros cambios son poco apreciables.

En las especies arbustivas disminuyen los porcentajes en la N y BS e incrementa lo asignado a la BAH y BR, en las dos especies de la parcela de 16 años especialmente se nota un incremento en la BNA, estadísticamente significativo solo para *A. elongata*. Para la EH en todas las especies el 75 % del Calcio es asignado a la Biomasa Aérea.

Los resultados de los ANOVAS mostraron que hay una diferencia estadísticamente significativa entre especies; el test de medias mostró homogeneidad entre hierbas y arbustos, aunque no tan notable como para el Nitrógeno y el Fósforo; en la ES no hay homogeneidad entre arbustos y entre hierbas es baja, sin embargo en la EH este comportamiento cambia, notándose la situación contraria. En la ES las especies *O. chimboracensis* y *E. schultzei* no se sobreponen es decir no forman grupos homogéneos con ninguna otra especie y son las que de acuerdo al test de medias asignan mayores porcentajes de calcio a la biomasa aérea,

la menor asignación se observó en *B. prunifolia* y en *R. acetosella*. En la EH *E. schultzi* sigue asignando el mayor porcentaje sin embargo, en esta época es *T. irazuense* el que asigna el menor porcentaje. En general se puede decir que la asignación del calcio a la biomasa aérea, considerando todas las especies, es menos regular.

5.8.5.- Patrón de asignación de magnesio:

En la ES (Fig. 36a) *R. acetosella* asigna aproximadamente el 50 % del Magnesio a la BS y el otro 50 % lo reparte entre la N y la BAH, la asignación a la BR fue muy baja. En *A. jahnii* se observa cierta equidad entre los cuatro compartimentos, destacándose el porcentaje asignado a la BR entre todas las especies. En las especies de la parcela de 6 años fue importante el porcentaje asignado a la N (51 y 68 %), entre el 20 y 30 % se acumula en la BS y valores bajos fueron obtenidos para la BAH y BR. *D. chimboracensis* y *E. schultzi* se destacan por asignar muy poco a la BS y aproximadamente el 50 % a la N, alrededor del 30 % a la BAH y un 10 % a la BR. En las especies arbustivas la N y BNA representan casi el 50 % del Magnesio asignado. En *H. laricifolium* se asigna más a la BAH, y en los arbustos de la parcela de 16 años fue mayor el porcentaje asignado a la BS. La fracción correspondiente a la BR es bastante baja.

En la EH (Fig. 36b) en general se observa un incremento en la BAH estadísticamente NS para *D. chimboracensis*, *E. schultzi*, e *H. laricifolium* y también un incremento en la BR estadísticamente NS para *T. irazuense*, *E. schultzi*, *B. prunifolia*, por el contrario ocurre una disminución en la N

estadísticamente NS, los cambios en la BS no son muy importantes excepto en *O. chimboracensis* en donde se nota un aumento. En *R. acetosella* disminuye la fracción asignada a la BAH y a la BS, por el contrario incrementa en la BR, en la BAT fue asignado un 12 %, estos cambios son estadísticamente significativos. En *A. jahnii* aumenta apreciablemente el porcentaje en la BAH representando un 52 % estadísticamente significativo, disminuye ligeramente en la N, y no se observa cambio apreciable en la BS, ambos cambios resultaron estadísticamente NS.

En *T. irazuense* el cambio más apreciable es en la BR en donde ocurrió un aumento, y en la N hubo una disminución.

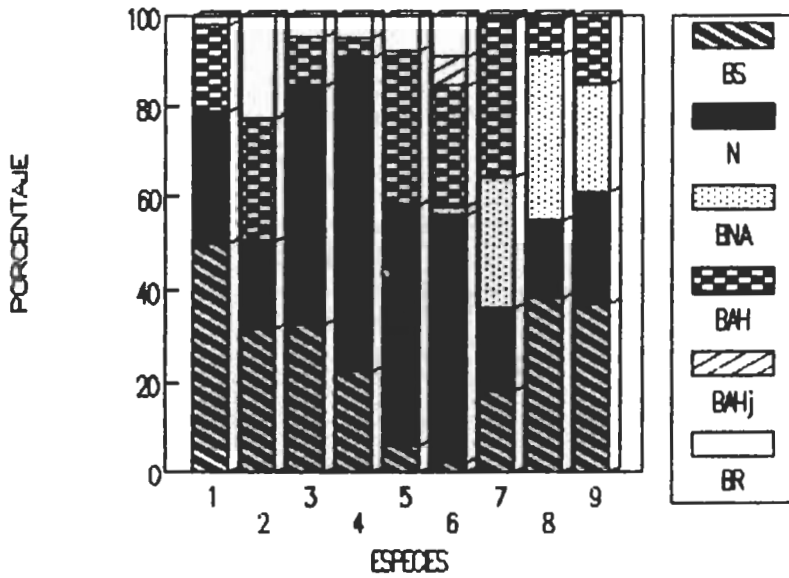
En *S. formosus* aumenta notablemente el porcentaje asignado a la Biomasa Asimilatoria (BAH y BAT) este aumento es estadísticamente significativo y también ocurre un incremento en la BR estadísticamente NS, en la N por el contrario ocurre una disminución. En *O. chimboracensis* disminuyen las fracciones asignadas a la BAH y N, e incrementa en la BR y BS estos cambios son estadísticamente significativos excepto para la BAH; en *E. schultzei* incrementa en la Biomasa Asimilatoria, en los otros compartimentos no se observa cambios notables, siendo estos estadísticamente NS.

En las especies arbustivas, el porcentaje asignado a la BAH y BR aumenta, y disminuye en la N y BS, en *A. elongata* incrementa la fracción asignada a la BNA. En la ES en *S. formosus* y en las especies de la parcela de 12 años el 75 % del Magnesio fue asignado a la Biomasa Aérea, y en la EH en las mismas especies y también en las de la parcela de 16 años.

FIGURA 36

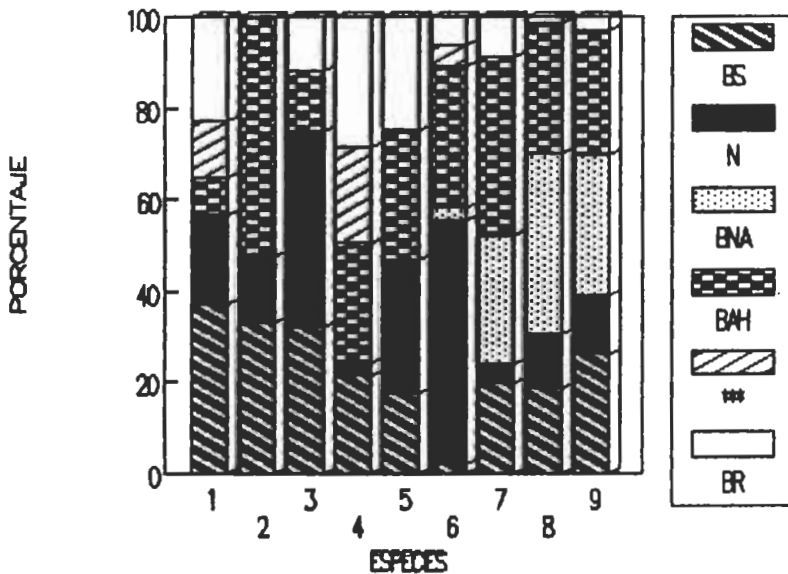
PATRON DE ASIGNACION DE MAGNESIO

ENTRE ESPECIES. ES.



PATRON DE ASIGNACION DE MAGNESIO

ENTRE ESPECIES. EH.



PATRONES DE ASIGNACION DE NUTRIENTES. (1) *R. acetosella*, (2) *A. jahnii*, (3) *T. irazuense*, (4) *S. formosus*, (5) *O. Chimboracensis*, (6) *E. schultzei*, (7) *H. laricifolium*, (8) *B. prunifolia*, (9) *A. elongata*.
 (***) Para la EH en *R. acetosella* y en *S. formosus* significa BAT; en *E. schultzei* significa BAHj.

TABLA No.12. ANALISIS ESTADISTICOS PARA MAGNESIO ENTRE LA EPOCA SECA Y LA EPOCA HUMEDA.

ESPECIES	BAH	BR	N	BS	BNA	BAHj	BAT
<i>R. acetosella</i>	NS	***	***	***	---	---	***
<i>A. jahnii</i>	*	***	NS	NS	---	---	---
<i>T. irazuense</i>	*	***	NS	*	---	---	---
<i>S. formosus</i>	***	NS	NS	*	---	---	***
<i>O. chimboracensis</i>	NS	***	***	***	---	---	---
<i>E. schultzei</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	---
<i>H. laricifolium</i>	NS	***	***	NS	NS	---	---
<i>B. prunifolia</i>	***	NS	NS	***	NS	---	---
<i>A. elongata</i>	***	---	NS	***	NS	---	---

NS= No significativo

* = Significativo al 0.05 o menos

** = Significativo al 0.01 o menos

*** = Significativo al 0.001 o menos

BAH2 = Para la especies *R. acetosella* y *S. formosus*, en la EH se sumó el valor correspondiente a BAT (Biomasa Asimilatoria Tallos) y BAH, - con este nuevo valor y el correspondiente de BAH en la ES se hizo la prueba estadística.

Los resultados de los análisis de varianza dieron una diferencia estadísticamente significativa entre especies; homogeneidad entre hierbas y arbustos, en arbustos entre si y también entre hierbas, siendo mayor en la EH. La sobreposición entre *D. chimboracensis* y *E. schultzi* es baja, es decir no existe homogeneidad entre estas dos especies ni para la ES ni para la EH. En ambas épocas *E. schultzi* de acuerdo a el test de medias es la especie que asigna el mayor porcentaje de magnesio, por el contrario *R. acetosella* asigna el menor porcentaje, ésta última especie en la ES no se sobrepone con ninguna otra, en la EH la superposición es baja.

En general, de acuerdo a este análisis se puede decir que el Calcio se acumula en porcentajes importantes en la Necromasa, el Magnesio en la ES también se acumula en la Necromasa y en además en la BS, en la EH se distribuye más observándose una asignación mayor a la BAH y BR.

El Nitrógeno, Fósforo y Potasio se acumula en porcentajes importantes en la BAH, en las especies arbustivas en la BNA, y en la EH en la BR.

En las especies *S. formosus*, *D. chimboracensis* y *E. schultzi*, un porcentaje importante de todos los nutrientes se acumulan en la Necromasa. En *R. acetosella* durante la ES se observan porcentajes importantes en la BS, para la EH se puede decir que hay redistribución sobre todo hacia la BAH, BAT y DR. *A. jahni* asigna en la ES los mayores porcentajes a la BAH y BR, en la EH a la BAH y a la N. En *T. irazuense* en la ES se asignan a la N y BS, en la EH no se nota claramente la asignación hacia un compartimento en particular aunque, ocurre un incremento en la

BR. En *O. chimboracensis* y en *E. schultzei* los nutrientes se asignan en la ES fundamentalmente hacia la N y BAH, en la EH no es tan evidente la acumulación en algún compartimento, en ambas épocas la concentración de todos los nutrientes en la BS es muy baja.

H. laricifolium para la ES asigna sus mayores porcentajes a la BNA y BAH, en la EH en la N disminuyen e incrementan en la BR. En *B. prunifolia* durante la ES se observan los valores más altos en la BNA y BS, en la EH hay una disminución en la BS y un aumento en la BAH. *A. elongata* concentra porcentajes importantes de Nitrógeno, Fósforo, Calcio y Magnesio en la N, el Potasio se asigna fundamentalmente a la BNA. En la EH disminuyen en la N e incrementan en la BNA, BAH, y BR.

5.8.6.- Tendencias Generales.

En términos generales, integrando todos los resultados, se puede decir que:

1.- Los nutrientes acumulados fundamentalmente son el Nitrógeno y el Potasio, acumulándose éstos primordialmente en la BAH y BR. En el ambiente de Alta Montaña Tropical, específicamente en los hábitats de páramo, se favorecen las especies de hábitos perennes que tienen un desarrollo vegetativo permanente durante todo su ciclo de vida. En el transcurso del año estas especies pasan por diferentes fases fenológicas que determinan cambios morfológicos, principalmente en los compartimentos BAH y BR en consecuencia determinan al mismo tiempo requerimientos distintos, de tal manera que la demanda de

nutrientes a la planta está asociada a estos eventos. En la BAH y en la BR se localizan las actividades más importantes del metabolismo de las plantas, fotosíntesis, formación de nueva área foliar, formación de flores y frutos etc. El Nitrógeno y el Potasio junto con el Fósforo son considerados como los nutrientes esenciales; según Chapin (1980), gracias a su movilidad ellos tienden a dirigirse y a concentrarse en los sitios de gran actividad meristemática. El Nitrógeno ejerce grandes efectos sobre el crecimiento de las células y su tamaño, el Fósforo actúa principalmente sobre el tamaño de las células, estas reacciones dependen de la disponibilidad de ellos y de los requerimientos de la planta.

2.- En la Necromasa se acumula principalmente Calcio ya que éste tiene poca movilidad, y también porcentajes importantes de Nitrógeno, Potasio y Fósforo. Al observar los patrones de asignación de biomasa se hace ostensible que la Necromasa involucra un porcentaje importante de la biomasa total en casi todas las especies, aunque más importante en las especies de las primeras etapas de la sucesión. Al parecer este hecho se puede considerar como una estrategia importante como ya se mencionó antes y en vista de que estas especies no poseen órganos de acumulación propiamente dichos, se puede conjeturar que la Necromasa cumple estas funciones aunque por mecanismos diferentes, hecha la salvedad de que ella más que un acumulador es un retensor transitorio de los nutrientes. Así, en efecto los nutrientes retenidos por este mecanismo durante el ciclo de vida de estas especies, son incorporados posteriormente a la dinámica

del suelo, a través de la descomposición de dicho material que se ve favorecida por los cambios en la humedad del suelo que ocurren estacionalmente; finalmente los nutrientes están de nuevo disponibles para la planta.

3.- Con respecto a la BS se observa que su papel como acumulador de nutrientes es mayor en la parcela de 1 y 6 años con las especies *A. jahni*, *T. irazuense* y *S. formosus*, igualmente en *D. chimboracensis* en la parcela de 12 años. Pero en las otras especies de ésta última parcela y en las especies de la parcela de 16 años esta característica es menos importante, por lo que se puede inferir de ello que este comportamiento está relacionado con las características biológicas, y en general con la estrategia de cada especie. Otro parámetro importante a considerar es la capacidad de absorción de las raíces, que difiere entre especies dependiendo del medio y de la disponibilidad de los nutrientes en el suelo, al mismo tiempo se debe considerar el hecho de que son especies que aparecen a lo largo de una sucesión. En las especies pioneras, por su forma de vida menos compleja, un sistema de raíces mayor será más ventajoso, pues capacita a la planta para tomar con más eficiencia los nutrientes y el agua. También debe considerarse la discusión hecha anteriormente acerca de la idea que plantea que las especies herbáceas que explotan habitats de gran altitud asignan una fracción mayor de la biomasa total a la BS. De acuerdo a nuestros resultados, en las formas arbustivas, la BS parece cumplir funciones de captación de nutrientes y mecánicas de sostén, más que de acumulador de nutrientes.

4.- El contenido de nutrientes en la BNA es menor con

respecto a los otros compartimentos separados; de las tres especies arbustivas, en la BNA de *B. prunifolia* es en donde se observan los mayores porcentajes acumulados. También en *E. schultzei* el papel de este compartimento como acumulador no es muy importante. Este hecho es razonable cuando se considera que la BNA cumple fundamentalmente funciones de sostén y de conducción.

5.- Los cambios observados de una estación a otra en los porcentajes de acumulación, son fundamentalmente producidos por los eventos fenológicos que se manifiestan en el ciclo de vida de dichas especies, con cambios fenotípicos, como mayor producción de BAH, la elongación de los tallos que se observa con la aparición de la BAT, disminución de la Necromasa, y el evento crucial la floración.

Todos estos eventos pero en particular la floración modifican la asignación de los nutrientes a toda la planta. Seguramente en estas especies ocurre redistribución, por ejemplo desde la BAH; normalmente los cambios en el contenido de nutrientes en este compartimento están asociados con la producción de inflorescencias, posiblemente el Nitrógeno, Fósforo, y Potasio hayan sido movilizados desde la BAH a la BR y el Calcio desde la BNA, sin embargo, en este estudio este fenómeno no se puede confirmar ya que no fue diseñado para ello.

6.- *A. jahnii* y *T. irazuense* asignan los nutrientes analizados de forma similar, ellas acumulan en ambas épocas porcentajes muy altos de Nitrógeno y Potasio; por otro lado en la ES el contenido de Fósforo, Calcio, y Magnesio es muy bajo,

observándose un incremento para la EH sólo en el Fósforo y el Calcio. Se puede asumir que este comportamiento es propio de estas especies ya que ambas son gramíneas y que es su estrategia.

En las especies arbustivas *H. laricifolium*, *B. prunifolia* y *A. elongata*, no es posible establecer a ciencia cierta un patrón ya que no tienen puntos comunes, en su defecto se puede resaltar que de las tres especies *H. laricifolium* acumula los porcentajes más bajos de nutrientes. Estas especies son arbustos esclerófilos, y según Chapin (1980) se puede asociar concentraciones bajas de nutrientes con ciertos tejidos estructurales como por ejemplo hojas esclerófilas. La falta de analogías en estas tres especies conlleva a pensar que tienen requerimientos nutricionales diferentes y que no hay unificación en la capacidad de utilizar los recursos disponibles, a pesar de que algunas de sus fases fenológicas coinciden y de que tienen picos de floración sincronizados en la EH; esto sugiere, de acuerdo con lo planteado por Parrish y Bazzaz (1982), que puede haber divergencia en sus Nichos y por lo tanto menores presiones competitivas, como respuesta a los cambios en la estructura de la comunidad a lo largo de la sucesión.

En base a estos planteamientos puede ser interpretado que entre *A. jahnii* y *T. irazuense* ocurre el caso contrario, ya que éstas presentan comportamientos semejantes, por lo tanto se puede decir que tienen Nichos relativamente amplios y superpuestos y mayores presiones competitivas. Pickelt y Bazzaz (1978), Parrish y Bazzaz (1982) sugieren que este comportamiento converge hacia una adaptación a las variables ambientales y que es observado en los individuos adultos de las especies de las primeras etapas de

la sucesión. Nuestros resultados parecen encajar dentro de la interpretación de estas ideas. En cuanto a *R. acetosella* su patrón de acumulación está determinado principalmente por los cambios morfológicos mencionados anteriormente. Como esta especie es un rizoma estolonífero, es importante considerar además que la formación de nuevos clones debe afectar la asignación de nutrientes, como lo demostraron Abrahamson y McCrea (1985) en *Solidago altissima* en la cual se observó que las concentraciones de nutrientes en los rizomas eran altas antes de que los nuevos clones emergieran, una vez que esto ocurrió y los tallos se desarrollaron tanto en altura como en volumen las concentraciones disminuyeron rápidamente; así mismo en este estudio se encontró que cuando los tallos comienzan el proceso de senescencia las concentraciones en los órganos aéreos disminuye; otra observación importante es que muchos de los cambios en los contenidos de nutrientes estuvieron asociados con la producción de inflorescencias.

A la luz de estos resultados se pueden interpretar los nuestros, aunque en este estudio no se haya considerado la formación y desarrollo de nuevos clones, sin embargo, se puede pensar que la disminución observada en el porcentaje de BS de la ES a la EH (Fig. 4a y 4b) y de algunos de los nutrientes como Nitrógeno, Potasio, y Calcio, puede significar la reasignación de estos recursos hacia el desarrollo de nuevos clones.

Para *S. formosus* los cambios en las concentraciones de nutrientes están determinados también por cambios morfológicos. La importante disminución de la N que se observa de la ES a la EH

da paso al desarrollo tanto vegetativo como reproductivo. De acuerdo a esta afirmación es plausible pensar que los nutrientes se van movilizando desde las estructuras senescentes hacia los órganos de renuevo (yemas apicales o zonas de actividad meristemática). Por otro lado los ligeros cambios observados en los contenidos de nutrientes de la BAH y BS (tabla 16a y 16b) entre ambas épocas pueden ser debidos a la dilución de ellos como consecuencia de un aumento en el área foliar y en el número de hojas y también debido al desarrollo de los tallos, o nuevos ejes florales.

En *E. schultzei* la presencia de un importante porcentaje de N y BAH por un lado y de un porcentaje bajo de BS debe afectar la asignación de los nutrientes. Esta última observación es discutible; para esta especie se obtuvieron los valores más bajos de las relaciones BS/BT, BS/Báe y naturalmente valores altos de Báe/BS. Una pregunta importante de plantear es ¿Cómo se mantiene esa gran fracción de biomasa aérea, si el sistema radicular en relación a ésta es tan pequeño?

La respuesta a esta pregunta tal vez se encuentre en las siguientes observaciones: 1) La N, o más bien el proceso de senescencia de las hojas, que permite la movilización de los nutrientes y, también la descomposición de dicho material (que según Garay et al. (1983), permite la reutilización de los nutrientes esenciales a lo largo de ciclos anuales sucesivos), juegan papeles muy importantes. 2) La tasa de crecimiento anual de esta especie es baja, así que la demanda de nutrientes puede no ser muy grande. En la época de floración los nutrientes requeridos son probablemente movilizados desde la BAH, BNA, N

etc. 3) La longevidad de *E. schultzi* (Garay et al. 1983) asociada a las dos características anteriores debe permitir un uso eficiente de los nutrientes disponibles. 4) Un poco en concordancia con la idea planteada por Benner y Bazzaz (1985) la estrategia de esta especie puede residir en que es capaz de absorber los nutrientes en el momento en que estén disponibles en mayores cantidades, comportándose como una especie oportunista, aunque no sea una especie colonizadora (sin embargo, puede ser considerada como una especie con características intermedias como se ha planteado en la Parte 4.6.4).

Con esta idea sobre el tapete se puede pensar que el desarrollo de un sistema radicular más amplio no es indispensable; en el caso contrario se constituiría en un gasto energético inútil ya que de acuerdo a Garay et al. (1983) en términos generales, la potencialidad de ocupación de las especies de Espeletia en habitats extremos es el resultado del compromiso entre la humificación de la Necromasa en pie y las funciones de crioprotección.

D. chimboracensis no tiene un comportamiento claramente definido, presenta algunos puntos en común con *A. jahnii* y *T. irazuense*, sin embargo con respecto a estas especies sus porcentajes de acumulación son más bajos, esta especie está presente en la parcela de 12 años, clasificada como una etapa intermedia de la sucesión o de transición. Teóricamente en dichas etapas se pueden encontrar especies de las etapas tempranas y avanzadas de la sucesión (Horn, 1974), y lógicamente especies propias de estas etapas con comportamientos transicionales. Por

lo tanto se puede pensar que el comportamiento de esta especie se acerca más al de las especies pioneras. También se debe considerar que sus bajos contenidos de nutrientes están asociados a la dinámica de los nutrientes en el suelo a lo largo de la sucesión. En las parcelas de 1 y 6 años los fertilizantes utilizados en el cultivo contribuyeron a aumentar los contenidos de nutrientes; pero este efecto tal vez no sea significativo en la parcela de 12 años, en la cual es más importante la recuperación natural de la fertilidad del suelo que ocurre en la medida en que la sucesión avanza. Este mismo razonamiento es válido para explicar los porcentajes bajos en *H. laricifolium* con respecto a las otras dos especies arbustivas.

Por otro lado los bajos contenidos de Nitrógeno, Fósforo, Magnesio, y Potasio que se observan en la EH en la BAH puede significar que haya ocurrido, por una parte dilución, y por la otra movilización desde este compartimento a la BR.

7.- Tratando de comparar el comportamiento de todas estas especies con la clasificación de las estrategias planteada por Grime (1979) y reeplanteada por Chapin (1980) se puede pensar que algunas de ellas son especies Stress Tolerantes las cuales tienen como características principales; 1) tasas de crecimiento bajas, 2) capacidad de absorción bajas ya que son especies que maximizan los nutrientes obtenidos a través del mantenimiento de un sistema de raíces grande y más efectivo, tienen además 3) un lento recambio del mismo y 4) presencia de micorrizas. Estas especies por lo demás 5) explotan ambientes con temperaturas bajas donde las tasas de descomposición son lentas y por lo tanto se desarrolla un stress producido por la carencia de nutrientes,

estas características se observan igualmente en especies de ambientes sometidos a sucesiones donde se desarrolla stress producido por la carencia de nutrientes y por la sombra.

Sin embargo, se debe hacer la aclaración de que sólo algunas de estas características (1, 3, 4, 5) están presentes en el comportamiento de algunas de nuestras especies como por ejemplo las de las parcelas de 12 y 16 años. Por el contrario las especies de las parcelas de 1 y 6 años parecen ser más bien Competitivas ruderales o Ruderales, con tasas de crecimiento altas y también una capacidad de absorción alta para lograr así proveerse de los nutrientes necesarios para su rápido crecimiento.

8.- Los análisis de varianza para los nutrientes dieron como resultado diferencia estadísticamente significativa entre todas las especies; las pruebas de comparación entre medias hechas a posteriori mostraron grupos homogéneos constituidos por las hierbas y los arbustos, esta homogeneidad pudiera darnos, una idea de comportamientos semejantes entre estos dos grupos de especies que puede ser interpretado hipotéticamente de varias formas. Primero, podríamos pensar, ya que estos análisis estadísticos fueron hechos con los porcentajes de nutrientes, (respecto a la concentración total de cada nutriente en cada individuo de cada especie; por lo tanto equivalentes entre especies) que las hierbas y los arbustos parecieran tener los mismos requerimientos nutricionales para sus diferentes estructuras y funciones y en consecuencia su asignación es semejante; sin embargo, esta observación puede resultar bastante

incierto ya que el metabolismo y la fisiología de estas dos formas de vida, contrarias entre si, deberían diferir. En base a esta observación dejaremos planteada como preguntas, primero si realmente concentraciones iguales de nutrientes en estas dos formas de vida significan requerimientos y formas de asignar los nutrientes semejantes; segundo si este comportamiento pudiera significar habilidades semejantes de explotar los recursos.

En segundo términos y colocándonos a nivel de la comunidad es decir en el contexto de la sucesión, podemos pensar que las especies herbáceas de las primeras etapas de la sucesión debido a la entrada extra de nutrientes a través de los fertilizantes usados en el ciclo agrícola y que aún quedan en el suelo para el momento en que se inicia la sucesión, disponen de cantidades de los nutrientes en el suelo parecidas a las disponibles en las etapas avanzadas de la sucesión en donde se encuentran las especies arbustivas; en cuyo caso las especies herbáceas por la característica que tienen de aprovechar de forma más eficiente, rápida y oportunista los recursos disponibles (Benner y Bazzaz 1985, 1988) utilizarían y asignarían tal cantidad de ellos. Así encontraríamos que un individuo mucho más joven de *R. acetosella*, de *A. jahnii* o de *S. formosus* tiene una asignación de nutrientes semejante a la de un individuo de *B. prunifolia* o de *H. laricifolium*, los cuales tienen un mayor tiempo de vida en el cual deben haber acumulado dentro de su biomasa un cierto stock de nutrientes, al final la cantidad acumulada por las especies herbáceas en el tiempo de vida que transcurrió para ellas, para el momento de nuestro muestreo, se equipararía con la acumulada por las especies arbustivas.

De tal manera que la homogeneidad observada en las pruebas de comparación entre medias entre las especies herbáceas y las arbustivas, se podría interpretar como un cuestión de índole circunstancial, virtual e incluso temporal; y por lo tanto no obedecería a razones de carácter adaptativo fijadas genéticamente.

El caso contrario sucede cuando observamos en ese misma prueba, que las especies arbustivas entre si son bastante homogéneas; en este caso si podríamos pensar y con mayor veracidad, que esta homogeneidad obedece a que son especies de la misma forma de vida y que por lo tanto su comportamiento es similar, asignando los nutrientes de forma semejante tanto para la biomasa aérea como para la biomasa subterránea.

Para el grupo de especies herbáceas también se observó homogeneidad pero en menor grado, esto se podría explicar si recordamos que a pesar de ser formas herbáceas sus formas de crecimiento difieren; por ejemplo *R. acetosella* es un rizoma estolonífero que desarrolla al mismo tiempo vástagos vegetativos e inflorescencias, por lo tanto sus requerimientos deberían ser diferentes a los de *A. jahnii* que se desarrolla en forma de macolla, o a los de *S. formosus* que es una hemicriptofita, con un período importante en el cual prácticamente toda su fitomasa se encuentra senescente. Esta podría ser la razón por la que el comportamiento de *R. acetosella* es menos homogéneo que el de las otras especies herbáceas.

Los "tests de t" que se hicieron para comparar las medias correspondientes a cada compartimento entre la ES y la EH,

mostraron que, para el Nitrógeno las mayores diferencias estadísticamente significativas se observaron en la BR, N, BS y en menor grado en la BAH; para el Fósforo se observaron en todos los compartimentos separados; para el Calcio se observaron en la BAH, BR y BS; para el Magnesio en la BAH, BR, BS; y para el Potasio en BR, N, BS, BNA, en menor grado en la BAH.

6.- DISCUSION GENERAL.

Hasta este momento se ha hecho el análisis y discusión parcial de los resultados sin considerar plenamente el ambiente en el cual se encuentran adaptadas las especies consideradas. La mayoría de los trabajos hechos sobre este tema plantean lógicamente, que las estrategias adaptativas constituyen la respuesta de las plantas frente a las limitaciones impuestas por el ambiente al cual se ajustan a través de ciertos mecanismos de costo y beneficio que se traducen en una serie de características estructurales y funcionales; pero muy pocos discuten claramente cuáles son esas características particulares. En la mayoría de los casos las discusiones se basan en conceptos teóricos, basados por ejemplo en la teoría de Mac Arthur y Wilson (1967) de estrategia r-k, o la clasificación de formas de vida de Raunkiaer (1904), (en Margalef, 1974) etc., que no dejan de ser aportes valiosísimos en la teoría del conocimiento ecológico, pero que no contribuyen con un conocimiento más profundo en la compleja trama de interrelaciones entre ambiente-especies vegetales y sus patrones de interrelaciones ecológicas que son particulares o específicas de las formas de vida que le corresponde.

La clasificación de Grime (1979, va más allá de una clasificación basada en atributos morfológicos estructurales o funcionales, por el contrario toma en consideración esencialmente dos factores externos, el stress y las perturbaciones (de índole diversa), a los cuales las especies vegetales están normalmente sometidas, sin embargo, y en concordancia con Schulze (1982) esta clasificación no se puede aplicar a ciencia cierta a la hora de

tratar de caracterizar las estrategias de diferentes especies, ya que no es posible hacer una clara distinción entre grupos a nivel de éstas pues muchas especies cambian dependiendo del ambiente y de la ontogenia, estableciéndose interacciones complejas que imposibilitan su ubicación dentro de las categorías planteadas. Aun cuando este planteamiento es bastante acertado más adelante trataremos de caracterizar las estrategias de nuestras especies según dicha clasificación.

Para Billings (1987) todos los ambientes producen stress ya sea por una razón o por otra y la supervivencia de la planta frente a ese stress depende de cuánto tiempo un ambiente ha existido y por eso de cuánto tiempo las plantas han respondido con adaptaciones a ese ambiente, lo determinante es que no todas las variedades de plantas responden con adaptaciones iguales.

En nuestro caso existe información muy valiosa del ambiente de páramo que de forma plausible explica las estrategias adoptadas por las especies de este medio, entre ellas las consideradas en este estudio, esta información ha sido en su mayoría aportada por nuestros investigadores y en parte por investigadores foráneos, y es esta información la que utilizaremos. En la medida en que sea necesario se harán comparaciones para establecer diferencias o analogías con otros hábitats, tomándose como eje central de esta discusión naturalmente el medio ambiente páramo.

El concepto de forma de vida de acuerdo a Sarmiento-Monasterio (1987) reúne las características estructurales y funcionales de la planta como formando parte de su estrategia adaptativa e incluye aspectos tales como su arquitectura, patrón

de asignación de biomasa, longevidad de los diferentes órganos etc, esperando que especies que pertenecen a una misma forma de vida posean atributos funcionales comunes que les confieran adaptabilidad a ciertas condiciones ambientales. Podemos decir por lo tanto que aspectos tales como los patrones de asignación y el modelo arquitectónico que presenta cada especie están estrechamente relacionados; este último en realidad representa las relaciones espaciales de las especies con el ambiente que las circunda, por lo tanto a la hora de tratar de entender los patrones de asignación de recursos se debe tomar en consideración este atributo, esto es lo que trataremos de hacer de acuerdo a la información disponible pero antes haremos referencia a las características especiales del medio ambiente páramo que determinan la preponderancia de ciertas formas de vida, sin las cuales no podríamos entender este fenómeno.

Desde el punto de vista tectónico el ambiente de páramo es de origen reciente y surge con las fases del Pleistoceno tardío de la Orogenia Andina, el levantamiento de esta cordillera condicionó el surgimiento de un ambiente con rasgos climáticos nuevos, en el cual se combinan el ritmo anual isotérmico tropical con la ocurrencia de heladas y nevadas (Monasterio 1973 en Azócar 1974).

Desde el punto de vista climático, los ritmos ambientales están muy cercanos a los patrones ecuatoriales debido a la situación casi ecuatorial de los páramos con: fotoperiodismo casi constante, isoterminia notable a lo largo del año, diferencias marcadas entre la temperatura del día y la noche, alta frecuencia de heladas durante todo el año como consecuencia del ritmo

térmico diario. Las precipitaciones con sus patrones estacionales introducen los cambios más importantes, cambios fundamentalmente originados por las oscilaciones cíclicas en el recurso agua. Así, vemos que estos elementos se convierten en factores ecológicos relevantes en este ambiente, que actúan como un conjunto de factores agrupados modelando la diversidad de hábitats del páramo (Monasterio, 1980c, 1980d).

Por ello Cuatrecasas (1968) argumenta que esta serie de elementos son el factor decisivo en la selección de las formas de vida, que por lo demás son muy particulares de este ambiente como lo veremos más adelante. El origen de la flora es Neotropical haciéndose importante destacar que tiene un doble origen; por un lado están los elementos extratropicales tanto australes como boreales preadaptados a las bajas temperaturas pero no a la isoterminia anual, ni a la falta de una estación definida de crecimiento, y por otra parte están los elementos de origen tropical que colonizaron las alturas adaptándose a los climas de ritmo diurno (Monasterio, 1980c).

Así, se puede encontrar que cinco formas de vida fundamentalmente dominan las formaciones vegetales de páramo: los arbustos exitosos en los páramos de altitudes más bajas, las gramíneas perennes en macollas, las rosetas leñosas acaule y caulescentes que constituyen las formas más típicas de los páramos destacándose el género *Espeletia*, los árboles con muy pocas especies, y también las hierbas perennes (Monasterio, 1980c; Cuatrecasas, 1968).

Hedberg y Hedberg (1979) comprueban que en la alta montaña

tropical del este de Africa han evolucionado formas paralelas, las cuales presentan similitudes morfológicas y funcionales, lo que sugiere que hay convergencia en la adaptación frente a estos dos tipos de ambientes como resultado de adaptaciones a las características del clima de alta montaña tropical y a los ritmos diarios; y además, estas formas de vida representan estrategias para mantener el balance de agua.

Para Monasterio (1980c) dicha evolución implica en las poblaciones exitosas la presencia de stocks genéticos que involucran no sólo adaptaciones a los climas diarios, sino también adaptaciones que les permiten enfrentar variaciones a través del tiempo.

Tomando en cuenta esta clasificación podemos decir entonces que nuestras especies representan un espectro de estas formas de vida. Así, *A. jahni* y *T. irazuensi* son gramíneas perennes que forman macollas, *H. laricifolium*, *B. prunifolia*, y *A. elongata* son arbustos esclerófilos, *E. schultzii* es una roseta leñosa caulescente, y *R. acetosella*, *S. formosus*, *D. chimboracensis* son hierbas perennes, las dos primeras en sus primeras fases de crecimiento, forman rosetas y en una fase más avanzada elongan los tallos o vástagos fenómeno este, que les permite desplegar sus estructuras reproductivas a una altura mayor, haciendo que la dispersión de semillas posiblemente sea más eficiente lo cual beneficia su valor reproductivo, y su capacidad colonizadora.

Es bastante importante resaltar que *E. schultzii*, roseta caulescente, es una de las formas de vida más típicas de la vegetación del páramo, esta especie ha desarrollado una serie de estrategias gracias a las cuales ha logrado adaptarse

exitosamente a este ambiente. Monasterio (1979) describe la estrategia global de las especies de *Espeletia* integrando varias características, siendo las de mayor interés para nosotros, las relacionadas a su forma de crecimiento y a su arquitectura o disposición en el espacio de los diferentes órganos. Sabiéndose por lo tanto que de acuerdo a su patrón de arquitectura *Espeletia* sigue el modelo de Corner o árbol monocaule policárpico definido así por Hallé y Oldeman (1970) (en Monasterio 1979).

Pero para una comprensión más completa de lo que significa este modelo estructural y su carácter de alto valor adaptativo es necesario describir sus características más relevantes; al mismo tiempo esto redundará en beneficio nuestro ya que nos ayudará a comprender de una manera integral los patrones de asignación de biomasa y nutrientes obtenidos para esta especie.

Según Monasterio (1979) las especies de *Espeletia* presentan en su fase vegetativa una estructura aérea formada por un único eje construido por un sólo meristema apical, terminado por una roseta. Las especies monocaulas policárpicas son todas perennifolias, la roseta apical posee una biomasa foliar siempre presente y los valores de cobertura y peso epígeo no presentan cambios significativos a lo largo del año. En la época de reproducción se forman numerosos ejes florales de vida relativamente restringida, este fenómeno trae consigo cambios en la biomasa total. La biomasa fotosintética está siempre presente y tiende a la constante todo el año, la biomasa reproductiva por el contrario es estacional. Una de las estrategias más importantes es la constante formación de primordios foliares

(cúpula meristemática, separada por nosotros como BAHj) y su posterior desarrollo foliar. Esta estructura confiere protección al órgano motor del crecimiento y reproducción y es depósito o banco activo de unidades foliares. La adquisición de un funcionamiento meristemático indefinido no interrumpido por la sexualidad, juega un papel muy importante en la evolución de estas formas monocaulares, permitiendo una mayor longevidad en las poblaciones y cosechas sucesivas a lo largo del tiempo que constituyen un factor altamente adaptativo. La biomasa de raíces es poco importante y la arquitectura subterránea contrasta con la riqueza de la arquitectura aérea.

Por otro lado los patrones de asignación de energía y recursos obtenidos por esta misma autora, coinciden con los nuestros, pudiéndose destacar en ellos que la mayor parte de la energía se encuentra como biomasa aérea; de ésta un porcentaje muy importante está representada por las hojas muertas y uno muy bajo por el tallo. La biomasa subterránea involucra también un porcentaje muy bajo, lo que significa que hay una escasa inversión en órganos de soporte y de sostén. La importancia de la materia muerta (Necromasa) es de gran valor adaptativo pues permite la transferencia de nutrientes desde el follaje en descomposición en un ciclo cerrado. Así mismo juega un papel de crioprotección, que de acuerdo a Goldstein y Meinzer (1983) reduce los daños por sobreenfriamiento en el tallo.

En cuanto a los patrones de asignación de nutrientes no hay información disponible que fundamente nuestros resultados; la observación hecha en el párrafo inmediato superior acerca del ciclaje de nutrientes es una de las características más

importantes a este respecto. No obstante en base a todas estas resultados podemos ver que los siguientes elementos:

- a) Una gran proporción de la biomasa total asignada a la biomasa aérea.
- b) Una proporción importante de ésta representada por la Necromasa.
- c) Una proporción muy baja asignada a las estructuras de sostén (tallos) y a la biomasa subterránea.
- d) Suelos oligotróficos, con tasas de descomposición muy bajas de M.O. se convierten en una combinación muy interesante de examinar, con un estudio que integre el balance de carbono (costos tanto para formación como para mantenimiento), balance de nutrientes y balance de agua; con lo cual podríamos tener realmente una comprensión integral de las estrategias de asignación de energía y recursos en esta especie.

Siguiendo con esta óptica de considerar la arquitectura y sus relaciones espaciales como una herramienta para la comprensión de los patrones de asignación de biomasa y nutrientes observados en nuestras especies, deberíamos entonces conocer los patrones arquitectónicos de las hierbas perennes, de las gramíneas, y de los arbustos esclerófilos, sin embargo estudios como los de *Espeletia* para estas especies no están disponibles.

Aun cuando esto sea así, para los arbustos podríamos establecer analogías con los modelos seguidos por los árboles, pero nos encontramos con que esto no es fácil, ya que no existen estudios previos del desarrollo vegetativo de estas especies desde su condición de plántulas, hasta convertirse en un

individuo adulto; y el concepto de modelo arquitectónico tal y como ha sido planteado por Halle et al. (1978) "puede ser ilustrado diagramáticamente por una serie de figuras o modelos que representan cada una de las fases efímeras (estadios vegetativos) en el desarrollo del árbol, su arquitectura real y observable en un tiempo dado. El modelo en contraste es un conjunto abstracto hecho visible solamente por una serie de arquitecturas". Lo que quiere decir que el modelo de arquitectura no es un modelo estático sino dinámico ya que considera la información genética que determina las sucesivas formas en su ciclo de vida. Además a nosotros más que el modelo en si, nos atañe su valor adaptativo y según los mismos investigadores este tópico es bastante especulativo.

No obstante, la información disponible sobre las especies de páramo nos dice que los arbustos presentes en este hábitat están activos a través de todo el año y normalmente son siempreverdes, considerándose esta característica como de importante valor adaptativo ya que permite conservar energía, que de lo contrario se perdería en la formación de nueva área fotosintética y economizar los nutrientes normalmente pocos disponibles; estudios realizados en ambientes semejantes como en la tundra encontraron que aun cuando las hojas viejas no juegan un papel importante en la fotosíntesis, se convierten en órganos de reserva desde donde los lípidos y proteínas son movilizados a las nuevas hojas (Bliss, 1971; Billings, 1987).

Para Bliss (1971) este mecanismo parece universal y por lo tanto válido también en el medio ambiente páramo, lo cual concuerda con nuestros resultados y con nuestra interpretación

del importante porcentaje de material vegetal muerto en pie (Necromasa) que en su mayoría proviene de la biomasa fotosintética observados en las especies arbustivas.

Otra característica importante y también de carácter adaptativo en estas especies es la reducción del tamaño. En las especies de *Hypericum* muy importantes en las comunidades del páramo y los cuales tienen hojas muy pequeñas e imbricadas según Hallé et al. (1978) la estatura total es reducida porque tanto el desarrollo del tronco como de las ramas están determinados por la aparición de la floración.

De acuerdo a la clasificación de Cuatrecasas (1968) *A. elongata* puede considerarse dentro de las especies denominadas cryptofrutex, o arbustos leñosos enanos de ramas lignificadas bajas o rastreras, algunas de ellas ocultas por una densa masa de restos consistentes en hojas senescentes y varios restos orgánicos. Para este autor la reducción del tamaño puede ser interpretada como una forma de alcanzar protección contra el ambiente desfavorable.

Por otro lado están las hierbas perennes *R. acetosella*, *A. jahnii*, *T. irazuense*, las cuales podemos considerar de porte bajo y *S. formosus*, *O. chimboracensis* con una estructura morfológica más sólida o de un porte mayor; aun cuando para Hallé et al. (1978) estas formas de vida pueden avenirse con alguno de los modelos planteados para árboles ya que están relacionados tanto en su filogenia como en su ontogenia, y la diferencia radica básicamente en una reducción del tamaño (miniaturización); Ataroff (1980) manifiesta que la adaptación de estos modelos

puede ser útil sólo en la medida en que dichos patrones muestren las estrategias de vida propias de estas especies que implican patrones de crecimiento originales que son adaptaciones a problemas específicos generados por esta forma de vida, y que no consisten simplemente en una reducción del tamaño.

Naturalmente, estos mismos investigadores y otros más reconocen la importancia que tiene la determinación y comprensión de los patrones de arquitectura desde el punto de vista evolutivo sin embargo, tal y como lo expresa Hallé et al. (1978) "La arquitectura de hierbas no ha sido explorada suficiente por lo que este campo es bastante fértil para futuras investigaciones". Para Ataroff (1980) "Son pocos los trabajos que se han realizado tendientes a unificar criterios y condensar el conocimiento que se tiene sobre la estructura de las plantas herbáceas"; en vista de esto sólo nos queda tomar en cuenta algunas consideraciones teóricas resaltando las de carácter adaptativo, y establecer algunas analogías ya que en el medio ambiente de páramo la información disponible es escasa.

Ataroff (1980) establece la estructura clonal de *Axonopus compressus*, una gramínea que domina en sabanas intervenidas de los Llanos Occidentales de Venezuela. Aun cuando son ecosistemas diferentes tanto estructuralmente como funcionalmente, con respecto a las gramíneas es permisible hacer ciertas extrapolaciones, pues al fin y al cabo las gramíneas son formas de vida que explotan un amplio rango de ambientes ya que su estrategia global así se lo permite, en todo caso lo que varía son las adaptaciones particulares a uno u otro ambiente. Se puede pensar que uno de los elementos a través de los cuales han

logrado esta gran plasticidad, entre otros, es su forma de crecimiento y su patrón de arquitectura, del cual sabemos que una gran mayoría de las gramíneas rizomatosas según Hallé et al. (1978) caen dentro del modelo de Tomlinson. Este modelo es modular, cada módulo desarrolla un sistema de raíces independiente que le permite establecerse rápidamente y tener al mismo tiempo autonomía fisiológica.

Esta forma modular la consiguen a través del desarrollo de rizomas y también de estolones cuya finalidad es facilitar la implantación de las réplicas lejos de la planta original formando clones, y también al mismo tiempo garantizar la longevidad de los genotipos, el primer mecanismo puede ser más rápido y seguro que por reproducción sexual, ya que tiene un suministro de materiales provenientes de la planta madre y evita los riesgos propios de la reproducción sexual, y la longevidad de los genotipos puesto que al aumentar el número de réplicas disminuye la posibilidad de eliminación de los mismos (Ataroff, 1980).

Cuando la planta se desarrolla a partir de rizomas cortos forma macollas, como es el caso de *A. jahnii* y *T. irazuense* e incluso de *O. chimboracensis*. Con respecto a esta forma estructural Oldeman (1969) en Hallé et al. (1978) (aunque refiriéndose a una palma, nos interesa aquí el valor adaptativo, que bien puede aplicarse a las especies mencionadas anteriormente) plantea que una posible ventaja al hábito de agrupamiento de vástagos, en nuestro caso las macollas, es el establecimiento de un ciclo cerrado de nutrientes en el cual intervienen la descomposición de las hojas caídas y ejes o vástagos muertos, que proveerán de nutrientes a las siguientes

generaciones de nuevos ejes vegetativos.

De acuerdo a los resultados de Ataroff (1980) sobre la dinámica de crecimiento de las macollas de *Axonopus compressus*, vemos que éstas tienen un tamaño limitado a partir del cual pueden darse el caso que desaparezca sólo algunas de sus partes, quedando entonces en un estado regresivo pudiendo reiniciar el proceso de crecimiento de nuevo; se nos ocurre relacionar este comportamiento con el planteamiento de Oldeman (1969) en Hallé et al. (1978) lo cual nos permite pensar que el proceso de envejecimiento de esas partes suministraría la energía y recursos necesarios para el desarrollo de los nuevos vástagos; en paralelo y por la analogía antes mencionada estos planteamientos pueden ser válidos para *A. Jahni* y *T. irazuensi*, aun cuando para estas especies no conocemos la dinámica de formación y desarrollo de las macollas no obstante, si sabemos que una parte importante de su biomasa total es material muerto o Necromasa y además que ésta y la biomasa verde (BAH) varían estacionalmente. Baruch et al. (1989) comprobaron que el crecimiento de las especies estudiadas por ellos es continuo y varía estacionalmente de acuerdo al ciclo de precipitaciones, observándose una reducción de la biomasa en la estación seca y una porción importante de Necromasa, se presume que esta participa en la reasignación de recursos. En la EH la biomasa asimilatoria fue mayor. Este fenómeno se puede constituir en una respuesta adaptativa para estas especies frente al oligotrofismo de los suelos.

Para el caso de *R. acetosella* y de nuevo siguiendo un poco las observaciones de Ataroff (1980), las unidades están dispersas en el área formando clones que ocupan superficies cada vez

mayores, los clones se sobreponen de tal manera que el origen se hace irreconocible, en nuestro caso este hecho fue determinante a la hora de hacer el muestreo. Este fenómeno de dispersión de las réplicas afecta lógicamente los patrones de asignación de recursos, ya que éstos deben ser redistribuidos tanto para el mantenimiento de las estructuras ya formadas como para la expansión y desarrollo de nuevos vástagos vegetativos, que van a permitir colonizar un área mayor al mismo tiempo que contribuyen con sucesivas generaciones; estas características le permiten maximizar la utilización de los recursos.

En nuestros resultados vimos que en *R. acetosella* ocurre un cambio de la ES a la EH tanto en la BS como en la Biomasa Asimilatoria y también en algunos de los nutrientes, este cambio lo hemos relacionado con la formación de nuevos vástagos o estolones, que seguramente contribuyen a aumentar el área fotosintética y a un aporte mayor a la reproducción sexual mediante el desarrollo de mayor número de ejes florales; contribuyendo así a aumentar la capacidad colonizadora de esta planta. En *Tusilago farfara* una hierba perenne Ogden (1974) demuestra que cuando esta especie crece en hábitats inestables y pobres en nutrientes, no compete por luz o por nutrientes con otras especies, por el contrario su respuesta es a incrementar la asignación de recursos a los rizomas para mantener y aumentar el sistema de clones *in situ*. Con esta última observación queremos resaltar la importancia de la formación de rizomas como adaptación a suelos oligotróficos como es el caso de los suelos del páramo.

Ahora es bueno tratar de relacionar las estrategias adaptativas de estas especies de páramo con especies de ambientes semejantes como la tundra (ya se mencionó antes la evolución paralela con especies de la alta montaña tropical en el este de Africa). Con respecto a esto tal y como lo plantea Bliss (1971) en la tundra las plantas han sido seleccionadas por regimenes cuya característica principal es la de poseer poca disponibilidad de energía biológicamente utilizable, la estación de crecimiento es muy corta y definida, a pesar de esto la fijación de energía es eficiente. En cambio en el medio ambiente páramo a pesar de ciertas condiciones rigurosas las especies adaptadas están prácticamente activas todo el año, y no existe una estación de crecimiento definida; en ambos ambientes el funcionamiento de las plantas está directamente influenciado por las bajas temperaturas y cuando se presentan temperaturas y regimenes de humedad favorables las plantas crecen rápidamente.

Análogamente en la tundra predominan las comunidades de especies perennes, las más abundantes son las hierbas perennes, gramíneas, arbustos siempre verdes; muchas de estas especies se reproducen vegetativamente ya que el balance de calor desfavorable y la estación de crecimiento corta hace inapropiada la reproducción sexual, así en las gramíneas y también en algunos arbustos es común la presencia de rizomas en los cuales los carbohidratos y otros compuestos son almacenados para luego ser reasignados. También son características las dicotiledóneas caulescentes y rosetas aculescentes (Bliss 1971; Billings 1987; Johnson y Tieszen 1976).

En la tundra estas formas de vida están adaptadas a

condiciones de mayor stress que las condiciones de páramo, producidas esencialmente por las muy bajas temperaturas, longitud corta del día, permanentes heladas, carencia de nutrientes y básicamente los aspectos adaptativos que contribuyen al establecimiento y éxito bajo estas condiciones Billings; (1987) y Bliss (1971) lo atribuyen a una gran habilidad de crecer y metabolizar rápidamente justo sobre el punto de congelamiento durante una estación de crecimiento muy corta.

Vemos entonces que las formas de vida de estos dos ambientes tienen muchas cosas en común, lógicamente este fenómeno no es fortuito, ya que está vinculado o más bien obedece al hecho de que la vegetación del páramo tal y como se mencionó anteriormente tiene elementos de origen boreal y austral.

En cuanto a los patrones de asignación de recursos en las especies de tundra son poco conocidos, así mismo la información en donde se comparan patrones de formas de vida diferentes. Trabajos como los de Johnson y Tieszen (1976), y Grulke y Bliss (1985) entre otros nos acercan un poco a este conocimiento sin embargo, nuestro objetivo en esta parte de la discusión no giraba en torno de los patrones propiamente dichos, sino más bien en torno a las características del ambiente que han determinado dichos patrones como respuesta adaptativa.

Finalmente para dejar esta parte de la discusión hasta aquí podemos acogernos a la idea de Schulze y Chapin (1967) según la cual la especialización de cada forma de vida a ambientes con un abastecimiento de recursos diferentes está regulada por una serie de procesos, tanto de carácter interno como externos. Así por

ejemplo, en ambientes con un abastecimiento limitado de recursos las plantas no pueden mantener altas tasas de flujos de los mismos, por lo que esos ecosistemas se distinguen por tener un reciclaje lento de todos los recursos limitantes y además se observa un alto porcentaje de reasignación interna.

Ahora bien, el segundo punto a discutir es a nivel de la comunidad, es decir el papel que cumplen nuestras especies a lo largo del gradiente sucesional de acuerdo a sus formas de vida, para finalmente comprender más profundamente su papel dentro de la dinámica de regeneración y recuperación de la vegetación natural del páramo y de la fertilidad del suelo y su relación con el tipo de manejo agrícola propio de este ecosistema.

Toky y Ramakrishan (1983a) concluyen que la importancia relativa de las diferentes especies que aparecen a lo largo de la sucesión varía dependiendo del tiempo que dura el ciclo agrícola y sobre todo de la composición florística y estructural de la vegetación que existía antes de la perturbación. Esta afirmación por lo demás se fundamenta en el postulado de Egler (1954) (citado en Lepart y Escarré, 1983) "composición florística inicial" en el cual se expone que en una sucesión secundaria en el suelo quedan rizomas y bancos de semillas que pueden ser diseminados por los mecanismos del cultivo; después de abandonado el terreno cultivado la vegetación se desarrolla a partir del banco de semillas y de los rizomas persistentes.

En nuestro caso y retomando la clasificación de formas de vida presentada por Cuatrecasas (1968), Monasterio (1980c) y Hedberg y Hedberg (1979), en las primeras etapas de la sucesión aparecen las especies herbáceas perennes y las gramíneas en forma

de macollas. Ambos grupos de especies forman rizomas, ya sean rizomas estoloníferos como en el caso de *R. acetosella* o rizomas cortos como en el caso de *A. jahnii* y *T. irazuense* y *O. chimboracensis*, al mismo tiempo estas especies se reproducen sexualmente en la estación más favorable para ello, es decir en la EH en la cual la disponibilidad de agua y nutrientes es mayor. La alta capacidad reproductiva lograda por ambos mecanismos les permiten maximizar el aprovechamiento de recursos, además que les confieren gran habilidad para colonizar áreas intervenidas.

R. acetosella la principal especie colonizadora desarrolla rizomas de gran longitud con lo cual puede cubrir áreas importantes confiriéndole de esta manera una gran capacidad colonizadora aunado al hecho de que la reproducción sexual a través de la dispersión de semillas le permite colonizar áreas más distantes. Esta especie no es reemplazada en la sucesión, pero disminuye su cobertura específica esta característica nos da una idea del potencial adaptativo que tiene. Según los resultados obtenidos por Escarré et al. (1987), Escarré y Houssard (1989) los cuales trabajaron con esta misma especie y en una sucesión, hay una disminución de la biomasa aérea y en el ER de las plantas de ambos sexos en la medida en que incrementa la madurez de la sucesión. Por otro lado la capacidad colonizadora y la persistencia de esta especie está relacionada a una alta proporción de plantas femeninas en las etapas tempranas de la sucesión y, en las avanzadas, de plantas masculinas, este hecho se refleja indudablemente en los patrones de asignación.

De acuerdo a Grime (1979) las especies colonizadoras son

Ruderales (normalmente especies anuales), pero al confrontar las características de estas especies con las características distintivas de las nuestras constatamos que esta estrategia no es aplicable en nuestro caso. Por el contrario consideramos que la estrategia que más se acopla es la seguida por las especies definidas por él como competitivas- ruderales (hierbas perennes ruderales) tal y como lo habíamos planteado en la discusión sobre los patrones de asignación de nutrientes. De acuerdo a sus características, la mayoría de estas especies se distinguen por desarrollar rizomas y estolones, muestran gran capacidad de extenderse vegetativamente y tienen un período largo de crecimiento vegetativo. Estas especies pueden ser progresivamente substituidas por hierbas perennes más grandes y con una forma de crecimiento más consolidada. Esta última observación puede explicar el papel que cumplen las especies *S. formosus* y *O. chimboracensis* en el proceso de cambio de la vegetación en esta sucesión, haciendo la salvedad de que en este caso las especies no son substituidas totalmente; dichas especies son también hierbas perennes pero de mayor porte, de hecho son especies que forman parte del segundo estrato (20 - 50 cm) en la estructura vertical de la vegetación del páramo, tal y como lo presenta Monasterio (1980b).

O. chimboracensis aparece en la parcela de 12 años junto con *E. schultzei* e *H. laricifolium*, es decir que esta etapa de la sucesión, considerada por nosotros como una etapa intermedia, es más compleja pues en ella aparecen de acuerdo a las formas de vida una hierba perenne, una roseta caulescente de gran complejidad tanto estructuralmente como funcionalmente, y un

arbusto esclerófilo; estas dos últimas especies forman parte del primer estrato de la vegetación (0.5 - 1.5 m). Esto nos da una idea de la complejidad estructural que va alcanzando la comunidad en esta etapa de la sucesión, en donde un número mayor de factores tanto de índole ambiental como de índole biológico ligados directamente con la dinámica de las poblaciones, adquieren importancia en la determinación de las respuestas adaptativas de las formas de vida que aparecen en la medida en que la sucesión progresa.

D. chimboracensis por un lado e *H. laricifolium* por el otro parecen marcar los límites entre las primeras etapas de la sucesión y las últimas etapas. *E. schultzii* con las características que la distinguen (entre ellas los patrones de asignación de biomasa y nutrientes obtenidos por nosotros) puede constituirse en una especie de transición entre las formas de vida herbáceas perennes y las formas de vida arbustivas, desde este punto de vista podemos pensar que esta especie es clave en la recuperación de la vegetación natural en esta sucesión.

Si consideramos los resultados obtenidos por nosotros para los patrones de asignación de biomasa, las relaciones entre los diferentes compartimentos, los patrones de asignación de nutrientes, el contenido en gramos de los nutrientes acumulados en estas especies sobre todo en esta última, el contenido de nutrientes por unidad de área, junto con los resultados obtenidos por Aranguren (1988) en el contenido de carbono orgánico y de nitrógeno total, los cuales fueron mayores en esta parcela, podemos notar que esta etapa de la sucesión es realmente

importante, esto se refleja entonces en los cambios futuros de la vegetación tanto en su estructura como en su funcionamiento.

Ya en la parcela de 16 años la estructura de la comunidad se ha hecho mucho más compleja, en ella se observan los tres estratos que forman la estructura vertical de la vegetación y por ello se considera que la vegetación natural se ha recuperado; este último estrato está dominado lógicamente por las especies arbustivas de las cuales se destacan *B. prunifolia* y *A. elongata*.

Retomando la clasificación de Grime (1979) estimamos que *E. schultzii*, *H. laricifolium*, *B. prunifolia*, *A. elongata* están más vinculadas a las estrategias de las especies calificadas como **stress tolerantes**, las cuales se caracterizan fundamentalmente por tener estrategias que están dirigidas a maximizar la captura y conservación de los recursos, esta actividad conservativa está adaptada a explotar las variaciones temporales de los recursos, en estas especies las respuestas más importantes a las variaciones del ambiente son más fisiológicas que morfológicas.

En realidad en la vegetación del páramo la mayoría de las especies se pueden considerar **stress tolerantes**, ya que en efecto ellas están adaptadas fundamentalmente a tres factores ambientales productores de stress, ellos son a saber; las bajas temperaturas, y sus contrastes diarios, el stress hídrico y los suelos oligotróficos, la mayoría de las adaptaciones se alcanzan a través de la tolerancia, aunque otras se alcancen a través de mecanismos de evasión. Es importante mencionar que el hecho de que hubiésemos considerado a las especies de las primeras etapas de la sucesión como competitivas-ruderales no contradice los planteamientos anteriores y estos siguen siendo válidos aún para

estas especies también, esta diferenciación se hizo para resaltar algunas características determinantes dentro de la dinámica seguida por las especies de las etapas tempranas de la sucesión.

Así tenemos, por ejemplo, que en especies como *E. schultzii* una mayor longevidad de las hojas y una menor tasa de reemplazo de las mismas se convierten en características altamente adaptativas, ya que a través de la permanencia en pie como material senescente (Necromasa) se reduce el ciclo de nutrientes entre la planta y el suelo evitando así las pérdidas por otros mecanismos, con lo cual se consolidan los procesos de conservación y por otro lado se convierte en una estructura que protege a la planta de las bajas temperaturas. De acuerdo a Smith y Young (1987) las rosetas de *Espeletia spp.* frecuentemente tienen una geometría parabólica y probablemente un incremento en la captura y retención de radiación solar de onda corta y larga por la yema apical y por hojas incrementa la temperatura en los tejidos; Meinzer y Goldstein (1985) plantean que la pubescencia de las hojas en *Espeletia spp.* participa también en la regulación de la temperatura ya que incrementa la resistencia de la capa límite disminuyendo la pérdida de calor por convección.

En las especies herbáceas, sobre todo en las gramíneas, la tolerancia a las bajas temperaturas se consigue tal y como lo plantean Hedberg y Hedberg (1979) a través de la protección de la parte central de la macolla con el agrupamiento de los vástagos y las nuevas inflorescencias, este mecanismo protege a la planta de los efectos de las heladas.

En los arbustos esto se consigue a través de las hojas las cuales son capaces de reducir la transpiración; y también con una

reducción en el tamaño de la planta (Cuatrecasas, 1968; Grime, 1979). Esta reducción de tamaño y el carácter escleromorfo de las hojas también puede ser interpretada como una respuesta adaptativa a las condiciones de oligotrofismo tal y como lo plantea Sarmiento (1984) para los árboles de las sabanas tropicales sometidos a suelos oligotróficos; aunque en el hábitat de páramo en general las especies se ven favorecidas por mecanismos de conservación de nutrientes que permiten inmovilizarlos en la biota del sistema, y también a través de procesos de simbiosis (presencia de micorrizas).

En síntesis estas formas de vida van apareciendo a lo largo de la sucesión en forma secuencial y acopladas a los cambios producidos en la estructura de la comunidad de acuerdo a sus estrategias en la medida en que ésta se dirige hacia un estado de mayor complejidad y madurez; así en las etapas tempranas aparecen las especies perennes herbáceas y gramíneas de porte bajo que forman el estrato de menor altura (3 a 10 cm), luego aparecen las hierbas perennes de un porte mayor con una estructura más sólida las cuales forman el segundo estrato (20 a 50 cm); en estas etapas de desarrollo de la comunidad se observan mayor número de estrategias: formas de crecimiento diferentes como rizomas estoloníferos, especies criptofitas rizomatosas formando macollas, especies hemcriptofitas, picos de floración desfasados, reproducción sexual y vegetativa, mayor subterranización de las estructuras vegetales (raíces y tallos), mayor amplitud de nichos etc.; estas respuestas les permiten superar las variaciones y la impredecibilidad en los recursos

disponibles, así como también las barreras para colonizar nuevos nichos que impone la distancia. Finalmente se forma el estrato más alto con las rosetas y los arbustos (0.5 a 1.5 m); a este nivel se ha estructurado una comunidad con características casi iguales a la comunidad original, por eso se considera que se ha recuperado tanto la vegetación natural como la fertilidad del suelo.

Ahora bien, integrando todos estos resultados con el uso agrícola que se le da a estos terrenos, podemos decir que es después de los 12 años de descanso que las condiciones son más propicias para iniciar de nuevo el ciclo, esto está favorecido por una mayor diversidad tanto en formas de vida como en especies, y además avalado en parte por el planteamiento de Aranguren (1988) según el cual en el lapso de 6 años aun no se siente el descanso de los terrenos (como menos para el nitrógeno total). Se presume entonces que iniciar el ciclo de cultivo en un terreno que tenga menos de 12 años de descanso iría en detrimento del rendimiento del cultivo, ya que en estas etapas se está iniciando la recuperación del agroecosistema tanto en su complejidad estructural como en la fertilidad del suelo.

El último punto a discutir se refiere a la variaciones de carácter temporal, es decir las variaciones de los patrones de asignación de biomasa y nutrientes entre ambas estaciones ES y EH. De ello sabemos que están influenciadas por los cambios climáticos que ocurren de una estación a otra, determinados por un régimen climático unimodal en el cual se destacan primordialmente los cambios termo-hídricos.

Durante la ES (menor aporte hídrico) se presentan las

mayores oscilaciones térmicas diarias y los máximos valores de insolación y radiación, en esta época se concentra el mayor número de heladas (Monasterio y Reyes 1980d); estas condiciones climáticas producen un stress termo-hídrico que indudablemente condiciona los patrones de asignación de recursos en las especies estudiadas; a pesar de que en esta época (ES) el balance energético es más positivo el stress hídrico afecta la disponibilidad del recurso agua y por ende de los nutrientes, por lo tanto podemos presumir que la producción primaria y el desarrollo vegetativo será menor. Esto condiciona que en esta época y en el transcurso de la ES a la EH los mecanismos de reasignación internos jueguen un papel importante, por ello en la ES observamos un porcentaje importante de material senescente y porcentajes menores de biomasa asimilatoria.

En la EH se concentran las lluvias y está casi libre de heladas, una mayor disponibilidad del agua en el suelo y de nutrientes favorece el crecimiento vegetativo y reproductivo, ocurre un mayor desarrollo de área foliar, elongación de los tallos y la formación de las estructuras reproductivas.

Aranguren (1988) encuentra que el contenido de agua en el suelo aumenta apreciablemente de la ES a la EH, al mismo tiempo aumenta la densidad del suelo tanto por el efecto dilatador del agua como por un aumento en la actividad biológica, con lo cual podemos esperar que ocurra una mayor disponibilidad de los nutrientes que las plantas puedan aprovechar para su crecimiento.

Sin embargo, resulta paradójico el hecho de que tanto el contenido de carbono orgánico, los porcentajes de nitrógeno total

y los porcentajes de P, K, Ca, Mg totales no varien entre estaciones, esto es tomando en cuenta los resultados de Aranguren (1988) y de Monasterio y Montilla (comunicación personal); lo que quiere decir que en base a estos resultados no podemos explicar las variaciones de los patrones de nutrientes observados en nuestras especies. No obstante, pensamos que las variaciones estacionales más importantes van a ocurrir a nivel de los compuestos utilizables para la planta, como es el caso de las variaciones encontradas por Aranguren (1988) en el contenido de nitrógeno mineral del suelo (amonio+nitrato+nitrato).

Otro factor importante a considerar y que en parte está influenciado por la estacionalidad es la reasignación interna; consideramos que el importante porcentaje de material senescente en pie observado en casi todas las especies sobre todo en la ES y el hábito siempre verde es un fuerte indicativo de este proceso. Así, los nutrientes conservados a través de este mecanismo pueden ser reutilizados en el próximo periodo de desarrollo y crecimiento activo o EH. Como la abscisión foliar prácticamente no ocurre la reasignación va ocurriendo en la medida en que el material vegetal se va secando.

Este fenómeno se hace especialmente evidente en las especies de *Espeletia spp.*, resultados obtenidos por Monasterio (inéditos, citados por Sarmiento, 1984) muestran que en estas especies el contenido relativo de N, P, K va disminuyendo a lo largo del ciclo de vida de cada unidad foliar, por el contrario el Ca y Mg aumentan en la medida en que la hoja se va secando.

Con respecto a esto es bueno resaltar que en los ecosistemas de páramo la reasignación es menos rítmica, y las sucesivas

etapas de desarrollo reflejan más bien ritmos internos o endógenos de cada especie (Sarmiento, 1984).

Baruch et al. (1989) plantean que aunque la reasignación de nutrientes en las gramíneas tropicales no ha sido comprobada experimentalmente, este puede ser un mecanismo de conservación importante, en ambientes de suelos oligotróficos como los de las sabanas. La retención de una proporción alta de biomasa seca y un índice de biomasa subterránea/biomasa aérea alto sobre todo en la estación seca, son indicativos de este proceso. Sarmiento (1984) plantea que en comunidades herbáceas de climas fríos especialmente, se observa un índice más alto de estructuras vegetales subterráneas, de tal manera que los órganos perennes se disponen en el hábitat más protegido del ecosistema. Además en estos órganos, como ya lo habíamos discutido antes, se observa un alto porcentaje de nutrientes acumulados ya que la retención de ellos en la materia orgánica es más fácil de asegurar que la retención en el suelo, por lo tanto este hecho se puede interpretar como una respuesta adaptativa.

Podemos afirmar por lo tanto que debido a las presiones producidas por la carencia de nutrientes la selección ha favorecido, también en nuestras especies, mecanismos de conservación y de reutilización de los mismos.

7.- CONCLUSIONES

1.- Tomando en consideración las nueve especies estudiadas podemos decir que básicamente se observan tres patrones de asignación de biomasa y nutrientes. Un patrón de asignación que corresponde a las especies herbáceas, en el cual se destaca un importante porcentaje de asignación de recursos a la biomasa subterránea la cual cumple funciones de acumulación y de reserva de los mismos y, una asignación muy baja a estructuras de sostén o en nuestro caso inexistente ya que por razones de índole técnico estas estructuras fueron incluidas dentro del compartimento BR pues constituían el soporte de las estructuras reproductivas.

Un segundo patrón correspondiente a la especie *E. schultzii* que según su forma de vida es una roseta caulescente, con características estructurales y funcionales muy particulares; en este patrón se puede resaltar una inversión de recursos muy baja para las estructuras de sostén (BNA) y para la BS, una inversión muy alta en material senescente (Necromasa) y una inversión menor para la biomasa asimilatoria, estas características se interpretan como de alto valor adaptativo ya que participan en los mecanismos de conservación de nutrientes y en los mecanismos de protección a las bajas temperaturas y heladas.

El tercer patrón de asignación es el exhibido por las especies arbustivas (arbustos esclerófilos). En el cual se observa una inversión muy importante a las estructuras de sostén (BNA) y también para la BS que en este caso cumple más funciones de sostén que funciones de acumulación de recursos como ocurre en

las especies herbáceas.

En estos tres patrones la biomasa asimilatoria (BAH, BAHj, BAT) y la BR tienen carácter estacional, durante la ES por efectos del stress hídrico y de la baja disponibilidad de nutrientes, en ambos compartimentos se observan porcentajes menores, por el contrario los porcentajes de material seco o Necromasa son mayores, en la EH la situación cambia y ocurre una mayor inversión para las estructuras fotosintéticas y reproductivas.

2.- El Nitrógeno y el Potasio son los nutrientes que más se acumulan observándose altas concentraciones de ellos en la biomasa asimilatoria, en la biomasa reproductiva y también pero en menores concentraciones en la biomasa de sostén. El Calcio se concentra fundamentalmente en la Necromasa. El Magnesio es el elemento que se acumula en menores concentraciones. El Fósforo adquiere importancia en la EH acumulándose en las estructuras reproductivas, y también en las hojas. La participación de la BNA como acumulador de nutrientes es muy baja.

3.- En las etapas tempranas de la sucesión (parcelas de 1 y 6 años) las especies que concentran la mayor cantidad en gramos totales de nutrientes son *R. acetosella* y *S. formosus*, en la etapa intermedia (parcela de 12 años) es *E. schultzi*, y en la etapa avanzada (parcela de 16 años) es *B. prunifolia*. Se puede decir que se observó esta misma tendencia en los resultados obtenidos para los gramos de nutrientes por unidad de área (grs/m²). Estos mismos resultados nos permitieron observar que de las nueve especies *E. schultzi* es la que potencialmente puede

las especies herbáceas.

En estos tres patrones la biomasa asimilatoria (BAH, BAHj, BAT) y la BR tienen carácter estacional, durante la ES por efectos del stress hídrico y de la baja disponibilidad de nutrientes, en ambos compartimentos se observan porcentajes menores, por el contrario los porcentajes de material seco o Necromasa son mayores, en la EH la situación cambia y ocurre una mayor inversión para las estructuras fotosintéticas y reproductivas.

2.- El Nitrógeno y el Potasio son los nutrientes que más se acumulan observándose altas concentraciones de ellos en la biomasa asimilatoria, en la biomasa reproductiva y también pero en menores concentraciones en la biomasa de sostén. El Calcio se concentra fundamentalmente en la Necromasa. El Magnesio es el elemento que se acumula en menores concentraciones. El Fósforo adquiere importancia en la EH acumulándose en las estructuras reproductivas, y también en las hojas. La participación de la BNA como acumulador de nutrientes es muy baja.

3.- En las etapas tempranas de la sucesión (parcelas de 1 y 6 años) las especies que concentran la mayor cantidad en gramos totales de nutrientes son *R. acetosella* y *S. formosus*, en la etapa intermedia (parcela de 12 años) es *E. schultzi*, y en la etapa avanzada (parcela de 16 años) es *B. prunifolia*. Se puede decir que se observó esta misma tendencia en los resultados obtenidos para los gramos de nutrientes por unidad de área (grs/m²). Estos mismos resultados nos permitieron observar que de las nueve especies *E. schultzi* es la que potencialmente puede

participar con más nutrientes al sistema.

4.- Las variaciones estacionales en el recurso agua y en los nutrientes, se reflejan en los patrones de asignación y se manifiestan a través de las fenofases de cada una de las especies, el cambio más importante en este sentido es la fase de floración que está asociado con una mayor producción de biomasa verde.

5.- Aunque la reasignación de recursos en estas especies no ha sido comprobada existen evidencias de que este mecanismo es importante, factores tales como un porcentaje importante de material seco en pie, una inversión alta a la BS especialmente en las especies herbáceas y en general las presiones producidas por los suelos oligotróficos hablan en favor de este planteamiento.

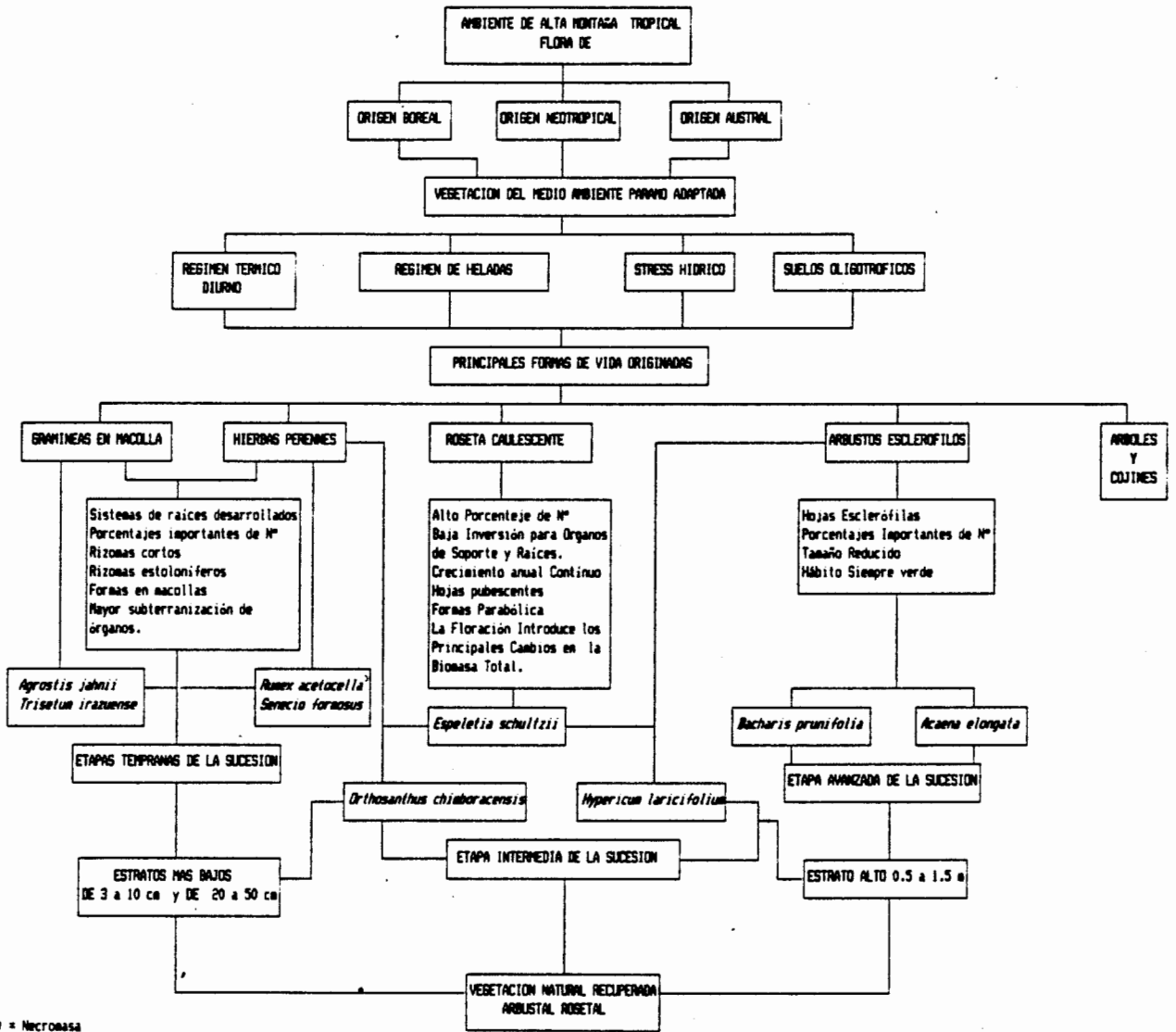
6.- En cuanto al papel que cumplen estas especies en los cambios de estructuración de la vegetación y su consiguiente recuperación en la medida en que la sucesión progresa podemos decir, que las especies herbáceas participan en la formación de los estratos más bajos, las especies arbustivas y *E. schultzi* forman el estrato más alto.

7.- Integrando algunos de los resultados obtenidos por Aranguren (1988) con los nuestros podemos concluir que por las características tanto de la vegetación como por su contenido de nutrientes, la parcela de 12 años es importante en el proceso de recuperación y regeneración de la vegetación natural y de la fertilidad del suelo.

8.- Tomando en cuenta la clasificación de Grime (1979) estimamos que en general la estrategia que más se acopla al comportamiento de nuestras especies es la de **stress tolerantes** y dentro del contexto de la sucesión las especies colonizadoras pueden ser consideradas como **competidoras ruderales** o hierbas perennes ruderales.

9.- En el ambiente de páramo la selección ha favorecido en la mayoría de las especies estrategias conservativas a través de mecanismos de reasignación y estrategias de protección contra las bajas temperaturas y el régimen de heladas, que se manifiestan en los individuos por la presencia de material muerto en pie. En las etapas tempranas de la sucesión se observan mayor número de estrategias: formas de crecimiento diversas como, rizomas estoloníferos, criptofitas rizomatosas que crecen en forma de macolla, hemicriptofitas, picos de floración desfasados, reproducción sexual y vegetativa, mayor subterranización de estructuras vegetales (raíces y tallos) y mayor amplitud de nichos.

10.- *E. schultzii*, de acuerdo a su patrón de asignación de biomasa y de nutrientes, al aporte potencial de nutrientes al sistema, y al lugar que ella ocupa dentro del proceso de cambio de la vegetación en esta sucesión secundaria, puede ser considerada como una especie clave de la sucesión.



= Necromasa

8.-BIBLIOGRAFIA

- Abrahamson, W. G. & M. D. Gadgil. 1973. Growth form and reproductive effort in goldenrods (*Solidago* Compositae). American Naturalist 107: 651-661.
- Abrahamson, W. G. 1979. Patterns of resource allocation in wild flower populations of fields and woods. American Journal of Botany 66: 71-79.
- Abrahamson, W. G. & H. Caswell. 1982. On the comparative allocation of biomass, energy and nutrients in plants. Ecology 63: 982-991.
- Abrahamson, W. G. & K. D. McCrea. 1985. Seasonal nutrient dynamics of *Solidago altissima* (Compositae). Bulletin of The Botanical Club. Vol 112, No. 4 pp. 414-420.
- Aranguren, A. I. 1988. Aspectos de la dinámica del Nitrógeno en parcelas con diferente tiempo de descanso en el Páramo de Gavidia. Trabajo Especial de Grado. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes.
- Ataroff, M. 1980. Arquitectura y dinámica del desarrollo de *Axonopus compressus* (Swartz) Beauv. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes.
- Aweto, A. O. 1981a. Secondary succession and soil fertility restoration in South-Western Nigeria. I. Succession. Journal of Ecology 69: 601-607.
- Azocar, I. A. 1974. Análisis de las características de diferentes hábitats en la formación de páramo. Facultad de

Ciencias. Universidad de los Andes.

- Bazzaz, F. A. 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern Illinois. *Ecology* 56: 485-488.
- Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 351-371.
- Barbour, M. G. 1980. *Terrestrial Plant Ecology*. The Benjamin Cummings Publishing Company.
- Baruch, Z. & A. B. Hernández & M. G. Montilla. 1989. Dinámica del crecimiento, fenología y repartición de biomasa gramíneas nativas e introducidas de una sabana neotropical. *Ecotrópicos* Vol. 2 (1): 1-13.
- Benner, B. L. & F. A. Bazzaz. 1985. Response of the annual *Abutilon theophrasti* Medic. (Malvaceae) to timing of nutrient availability. *American Journal of Botany* 72(2): 320-323.
- Benner, B. L. & F. A. Bazzaz. 1988. Carbon and mineral element accumulation and allocation in two annual plant species in response to timing of nutrient addition. *Journal of Ecology* 76: 19-40.
- Billings, W. D. 1974. Environment concept and reality. En Strain, B. R. & Billings, W. D. (Eds.). *Vegetation and Environment. Part IV*. Dr. W. Junk b. v. Publishers. The Hague.
- Billings, W. D. 1987. Constraints to plant growth, reproduction and establishment in Arctic environments. *Arctic and Alpine Research* Vol 19. No.4 357-365.
- Bliss, B. C. 1971. Arctic and Alpine life cycles. *Ann. Rev.*

Ecol. Syst. 2: 403-438.

- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13: 115-155.
- Calero, A. G. & Z. Baruch. 1986. Patterns in altitudinal and seasonal biomass allocation in two contrasting plant life forms from a tropical mountain biome. *Biotropica* 18: 189-194.
- Chapin F. S. III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11; 233-260.
- Contreras, N. & E. Teran. 1981. Clasificación de tierras con propósitos múltiples en el área de la Quebrada de Gavidia, Parque Nacional Sierra Nevada, Estado Mérida y Barinas. Trabajo Especial de Grado. Escuela de Geografía. Universidad de los Andes.
- Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution*, N. Y. 20: 174-184.
- Cuatrecasas, J. 1968. Paramo vegetation and its life forms. En Troll, C. (Ed.). *Geoecología de las regiones montañosas de América Tropical*. Proceedings of the UNESCO México Symposium. pp. 163-183.
- Doust, J. L. 1980. A comparative study of life history and resource allocation in selected Umbelliferae. *Biological Journal of Linnean Society* 13: 139-154.
- Ernst, W. H. O. 1983. Element nutrition of two contrasted dune annuals. *Journal of Ecology* 71: 197-209.
- Escarré J. & C. Houssard & J. P. Briane. 1987. Evolution du rapport des sexes de populations de *Rumex acetosella* le

- long d'une succession postculturale. Can. J. Bot. Vol. 65.
- Escarré J. & C. Houssard. 1989. Variations de populations de *Rumex acetosella* le long d'une succession secondaire: I. Allocation de biomasse. Acta Ecologica Oecol. Plant. Vol. 10. (1): 3-9.
 - Gaines, M. S. & K. J. Vogt & J. L. Hamrick & J. Caldwell. 1974. Reproductive strategies and growth patterns in sunflowers (*Helianthus*). American Naturalist 108: 889-894.
 - Garay I. & L. Sarmiento-Monasterio & Monasterio, M. 1983. Le paramo désertique: éléments biogènes, peuplements des microarthropodes et stratégies de survie de la végétation. Proceedings of the VII. Intl Colloquium of Soil Zoology. (Belgium).
 - Goldstein, G. & F. C. Meinzer. 1983. Influence of insulating dead, leaves and lower temperatures on water balance in Andean giant rosette plant. Plant cell Environ. 6:649-656.
 - Grime, J. P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons. 222 p.
 - Grime, J. P. 1982. The concept of strategies: use and abuse. Journal of Ecology 70: 863-865.
 - Gross, K. L. & T. Berner & E. Marschall & C. Tomcko. 1983. Patterns of resource allocation among five herbaceous perennials. Bulletin of the Torrey Botanical Club 110: 345-352.
 - Grulke, N. E. & L. C. Bliss. 1985. Growth forms, carbon allocation, and reproductive patterns of high arctic saxifrages. Arctic and Alpine Research Vol. 17 (3): 241-

- Hallé, F. & R. A. A. Oldeman & P. B. Tomlinson. 1978. Tropical Trees and Forests. An Architectural Analysis. Springer-Verlag N. Y.
- Harper, J. L. 1967. A darwinian approach to plant ecology. *Journal of Ecology* 52: 147-270.
- Harper, J. L. 1977. Population Biology of Plant. Academic Press. New. York. 892p.
- Harper, J. L. & J. Ogden. 1970. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. *Journal of Ecology* 58: 681-698.
- Hedberg, I. & O. Hedberg. 1979. Tropical-alpine life-forms of vascular plants. *Oikos* 33: 296-307.
- Hickman, J. C. 1975. Environmental unpredictability and plastic energy allocation strategies in the annual *Polygonum cascadense* (Polygonaceae). *Journal of Ecology* 65: 317-326.
- ----- 1977. Energy allocation and niche differentiation in for co-existing annual. Species of *Polygonum* in Western North America. *Journal of Ecology* 65: 317- 326.
- Hils, M. H. & J. L. Vankat. 1982. Species removals from a first-year old field plant community. *Ecology* 63(3): 705-711.
- Horn, H. S. 1974. The ecology of secondary succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 25-37.
- Jackson, M. L. 1964. Análisis químicos de los suelos. Ediciones Omega S. A. Barcelona.

- Johnson, D. A. & L. L. Tieszen. 1976. Aboveground biomass allocation, leaf growth and photosynthesis patterns in tundra plant forms in Arctic Alaska. *Oecologia (Berl.)* 24, 159-173.
- Körner, Ch. & U. Renhardt. 1987. Dry matter partitioning and root length/leaf ratios in herbaceous perennial plants with diverse altitudinal distribution. *Oecologia (Berl.)* 74:411-418.
- Kramer, P. J. & T. Kozlowski. 1979. *Physiology of Woody Plants*. Academic Press. N. Y.
- Lepart, J. & J. Escarre. 1983. La succession végétale, mécanismes et modèles :Analyse bibliographique. *Bull. Ecol.t.* 14. 3: 133-178.
- MacArthur, R. H. & E. O. Wilson. 1967. *Theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J. 203 p.
- Margalef, R. 1974. *Ecología*. Omega, Barcelona.
- Meinzer y Goldstein. 1985. Some consequences of leaf pubescence in the Andean Giant Rosette plant. *Espeletia timotensis*. *Ecology* 66(2): 512-520.
- Monasterio, M. 1979. El páramo desértico en el altiandino de Venezuela. En M. L. Salgado-Labouriau (Ed.): *El Medio Ambiente Páramo*. Actas del seminario de Mérida. Ediciones Centro de Estudios Avanzados. IVIC-Caracas.
- Monasterio, M. 1980ca. Poblamiento humano y uso de la tierra en los altos Andes de Venezuela. En Monasterio, M. (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.

- 1980b . Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. En Monasterio, M. (Ed.): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- 1980c . Los páramos andinos como región natural: características biogeográficas generales y afinidades con otras regiones andinas. En Monasterio, M. (Ed.): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes.
- Monasterio, M. & S. Reyes. 1980d. Diversidad ambiental y variaciones de la vegetación en los páramos de los Andes Venezolanos. En Monasterio, M (Ed.): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes.
- Monasterio, M. & I. Garay. 1987. Proyecto "Sucesión, Regeneración y Estabilidad de Ecosistemas y Agroecosistemas de Páramo". C.D.C.H-ULA;
- Montilla, M. & M. Monasterio. 1987. Análisis estructural de la vegetación en la sucesión y regeneración de ecosistemas y agroecosistemas de páramo. Resumen de la 37 a. Convención Anual de ASOVAC. Maracaibo.
- Mooney, H. A. 1972. The carbon balance of plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 3: 315-346.
- Mooney, H. A. & C. Chu. 1974. Seasonal carbon allocation in *Heteromeles arbutifolia* a California evergreen shrub. Decologia (Berl.) 14: 295-306.
- Newell, S. J. & E. J. Tramer. 1978. Reproductive strategies

herbaceous plant communities during succession. Ecology 59: 228-234.

- Noble, J. R. & R. O. Slatyer. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. Vegetatio 43: 5-21.
- Odum, E. P. 1960. Organic production and turnover in old field succession. Ecology 41: 34-49.
- Ogden, J. 1974. The reproduction strategy of higher plants. II. The reproductive strategy of *Tusilago farfara* L. Ecology 62: 291-324.
- Parrish, J. A. D. & F. A. Bazzaz. 1982. Response of plants from three successional communities to a nutrient gradient. Journal of Ecology 70: 233-248.
- Parrish, J. A. D. & F. A. Bazzaz. 1985. Ontogenetic niche shifts in old field annuals. Ecology 66(4): 1296-1302.
- Pickett, S. T. A. & F. A. Bazzaz. 1978. Organization of an assemblage of early successional species on a soil moisture gradient. Ecology 59(6): 1248-1255.
- Pitelka, L. F. 1977. Energy allocation in annual and perennial *Lupines* (*Lupinus* Leguminosae). Ecology 58: 1055-1065.
- Porrmann, M. J. & Ludtke, W. 1988. Breve análisis de la historia de una parcela bajo uso tradicional en Gavidia y aspectos geocológicos de la regeneración de la vegetación natural. Manuscrito.
- Reynal, D. J. & F. A. Bazzaz. 1973. Establishment of early successional plant populations on forest and prairie soil. Ecology 54: 1335-1341.
- Sarmiento, G. 1984. Los Ecosistemas y la Ecosfera. Editorial

Blume. Barcelona. S. A.

- Sarmiento-Monasterio, L. 1987. El páramo altiandino: producción, asignación de la biomasa, descomposición y demografía de *Arenaria jahni* Brake, una planta en cojín. Trabajo Especial de Grado. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes.
- Schulze, E. D. 1982. Plants life forms and their carbon, water and nutrient relations. En Lange, O. L. & P. S. Nobel & C. B. Osmond & H. Ziegler. (Eds.): Physiological plants ecology. II Water relations and carbon assimilation. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg. New York.
- Schulze, E. D. & F. S. Chapin III. 1987. A. Plant specialization to Environments of different Resource availability. Ecological Studies, Vol. 61: 120-147.
- Smith. A. P. 1979. The function of dead leaves in *Espeletia schultzii* (Compositae), an Andean giant rosette species: Journal of Ecology. 68: 63-74.
- Smith, A. P. & T. P. Young. 1987. Tropical alpine plant ecology. Ann. Rev. Ecol. Syst. 18: 137-158.
- Stearns, S. C. 1976. Life history tactics: a review of ideas. Q. Rev. Biol. 51: 3-47.
- Toky, O. P. & P. S. Ramakrishnan. 1983a. Secondary succession following slash and burn agriculture in north-eastern India. I. Biomass litterfall and productivity. Journal of Ecology 71: 175-745.
- -----, 1983b. Secondary succession following slash and burn agriculture in north-eastern

India. II. Nutrient cycling. *Journal of Ecology* 71:747-757.

- Van Andel, J. & F. Vera. 1977. Reproductive allocation in *Senecio sylvaticus* and *Chamaenerion agustifolium* in relation to mineral nutrition. *Journal of Ecology* 65: 747-758.
- Vitousek, P. M. & W. A. Reiners. 1975. Ecosystem succession and nutrient retention. A hypothesis. *BioScience* 25(6):376-381.
- Watson, M. A. & B. Casper. 1984. Morphogenetic constraints on pattern of carbon allocation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15; 233- 258.
- Wilbur, H. M. & D. W. Tinkle & J. P. Collins. 1974. Environmental certainty, trophic level and resource availability in life history evolution. *The American Naturalist* 108 (964): 805-812.

9.-APENDICE.

TABLA No.13. PORCENTAJE DE BIOMASA.

ESPECIES	EPOC.CLIM.	BAH	BAHJ	BAT	BNA	BR	N	BS	
<i>R. acetosella</i>	ES	17.75	---	---	---	1.83	25.63	54.78	
		+ 4.96	---	---	---	1.73	4.42	6.99	
	EH	7.16	---	12.39	---	17.11	22.49	40.85	
		+ 0.02	---	0.04	---	0.08	0.07	0.04	
	<i>A. jahni</i>	ES	23.34	---	---	---	31.96	19.09	25.62
			+ 6.05	---	---	---	15.19	7.44	10.94
EH		37.91	---	---	---	1.79	18.07	42.23	
		+ 0.06	---	---	---	0.03	0.06	0.06	
<i>T. irazunse</i>	ES	11.07	---	---	---	10.57	47.93	30.42	
		+ 6.31	---	---	---	5.45	5.34	9.05	
	EH	13.58	---	---	---	18.39	31.94	36.09	
		+ 4.58	---	---	---	6.30	7.07	7.23	
<i>S. formosus</i>	ES	3.96	---	---	---	4.85	71.26	19.94	
		+ 0.02	---	---	---	0.01	0.04	0.04	
	EH	19.60	---	29.93	---	3.67	26.14	20.66	
		+ 5.69	---	6.16	---	2.60	10.91	5.38	
<i>O. chimboracensis</i>	ES	29.29	---	---	---	12.99	53.31	4.41	
		+ 0.08	---	---	---	0.05	0.06	0.01	
	EH	29.16	---	---	---	20.61	39.85	10.38	
		+ 8.29	---	---	---	7.05	9.55	2.89	
<i>E. schultzei</i>	ES	25.99	9.08	---	3.03	11.89	44.11	5.96	
		+ 0.14	0.05	---	0.03	0.13	0.09	0.02	
	EH	30.48	8.43	---	3.35	8.30	44.37	5.07	
		+ 8.42	1.89	---	0.69	2.51	9.66	1.00	
<i>H. laricifolium</i>	ES	22.06	---	---	38.02	0.60	14.55	24.77	
		+ 5.66	---	---	3.00	0.56	5.48	5.72	
	EH	27.60	---	---	39.52	6.14	3.12	23.62	
		+ 3.53	---	---	5.14	2.62	0.64	6.29	
<i>B. prunifolia</i>	ES	6.60	---	---	44.76	0.54	12.93	35.17	
		+ 3.73	---	---	2.68	0.25	4.72	5.08	
	EH	24.93	---	---	43.31	1.09	7.73	22.93	
		+ 6.64	---	---	8.65	1.03	5.33	8.66	
<i>A. elongata</i>	ES	6.32	---	---	33.06	0.00	29.78	30.84	
		+ 1.51	---	---	5.79	0.00	7.50	4.22	
	EH	17.40	---	---	40.15	8.19	10.45	23.80	
		+ 4.68	---	---	4.10	3.72	5.15	4.53	

TABLA No.14. PORCENTAJES DE CARBONO.

ESPECIES	EPOC.CLIM.	BAH	BAH ₂	BAT	BNA	BR	N	BS
<i>R. acetosella</i>	ES	18.22	---	---	---	2.15	24.74	54.89
	EH	6.98	---	13.70	---	15.95	21.98	41.39
<i>A. jahnii</i>	ES	22.81	---	---	---	35.94	18.83	22.43
	EH	36.65	---	---	---	0.00	18.47	44.88
<i>T. irazuense</i>	ES	11.12	---	---	---	11.47	46.63	30.78
	EH	12.88	---	---	---	16.96	30.82	39.35
<i>S. formosus</i>	ES	3.69	---	---	---	5.42	70.48	20.41
	EH	18.57	---	28.48	---	3.36	28.71	20.87
<i>O. chimboracensis</i>	ES	31.08	---	---	---	12.82	52.11	3.99
	EH	28.41	---	---	---	20.21	40.40	10.98
<i>E. schultzei</i>	ES	26.11	9.20	---	3.60	13.45	41.70	5.93
	EH	31.72	8.39	---	3.57	8.47	42.06	5.79
<i>H. laricifolium</i>	ES	20.95	---	---	41.69	0.59	12.78	24.00
	EH	26.84	---	---	39.66	5.67	2.68	25.16
<i>B. prunifolia</i>	ES	5.85	---	---	40.94	0.59	13.63	38.99
	EH	22.12	---	---	46.21	1.07	7.61	22.99
<i>A. elongata</i>	ES	7.42	---	---	34.58	0.00	27.99	30.01
	EH	15.76	---	---	41.27	7.96	10.27	24.74

TABLA No.15 RELACIONES ENTRE LOS DIFERENTES COMPARTIMENTOS VEGETALES ESTUDIADOS.

ESPECIES	EPOCA	Bae/Bsub	Bsub/Bae	BAH/BT	BR/BT	N/BT	BS/BT	BAH/N	BNA/BAH	BAH/BNA	
<i>R. acetosella</i>	ES	0.86	1.26	0.18	0.02	0.26	0.55	0.72	---	---	
		± 0.25	0.35	0.05	0.02	0.04	0.07	0.27	---	---	
	EH	1.47	0.70	0.07	0.12	0.22	0.41	0.38	---	---	
		± 0.25	0.12	0.02	0.04	0.07	0.04	0.19	---	---	
	<i>A. jahnii</i>	ES	5.97	1.46	0.23	0.32	0.19	0.26	1.38	---	---
			± 9.07	0.63	0.06	0.15	0.07	0.11	0.52	---	---
EH		1.43	0.75	0.38	0.02	0.18	0.42	2.60	---	---	
		± 0.44	0.18	0.06	0.03	0.06	0.06	1.66	---	---	
<i>T. irazuense</i>		ES	2.70	0.46	0.11	0.11	0.48	0.30	0.24	---	---
			± 1.52	0.15	0.06	0.05	0.05	0.09	0.15	---	---
	EH	1.89	0.59	0.14	0.18	0.32	0.36	0.47	---	---	
		± 0.60	0.18	0.05	0.06	0.07	0.07	0.24	---	---	
	<i>S. formosus</i>	ES	4.24	0.25	0.04	0.05	0.71	0.20	0.06	---	---
			± 1.10	0.06	0.02	0.01	0.04	0.04	0.04	---	---
EH		4.10	0.27	0.20	0.04	0.26	0.21	1.04	---	---	
		± 0.98	0.09	0.05	0.02	0.10	0.05	0.78	---	---	
<i>D. chimboracensis</i>		ES	23.36	0.05	0.29	0.13	0.53	0.04	0.57	---	---
			± 5.95	0.02	0.08	0.05	0.06	0.01	0.19	---	---
	EH	9.38	0.12	0.29	0.21	0.40	0.10	0.87	---	---	
		± 2.83	0.04	0.08	0.07	0.10	0.03	0.60	---	---	
	<i>E. schultzii</i>	ES	16.39	0.06	0.35	0.12	0.44	0.06	0.61	0.10	13.93
			± 2.78	0.01	0.09	0.07	0.05	0.01	0.22	0.06	6.03
EH		19.58	0.05	0.39	0.08	0.44	0.05	0.77	0.09	12.54	
		± 4.43	0.01	0.10	0.03	0.10	0.01	0.42	0.04	5.64	
<i>H. laricifolium</i>		ES	3.25	0.34	0.22	0.01	0.15	0.25	1.95	1.83	0.58
			± 0.97	0.11	0.06	0.01	0.05	0.06	1.28	0.45	0.16
	EH	3.55	0.32	0.28	0.06	0.03	0.24	9.13	1.45	0.71	
		± 1.28	0.12	0.04	0.03	0.01	0.06	1.81	0.25	0.14	
	<i>B. prunifolia</i>	ES	1.91	0.55	0.07	0.01	0.13	0.35	1.16	8.30	0.15
			± 0.44	0.12	0.04	0.00	0.05	0.05	2.28	3.22	0.08
EH		3.98	0.32	0.25	0.01	0.08	0.23	7.57	0.62	1.91	
		± 1.76	0.17	0.07	0.01	0.05	0.09	7.00	0.25	0.73	
<i>A. elongata</i>		ES	1.17	0.21	0.04	0.00	0.07	0.15	0.25	3.45	0.07
			± 0.41	0.09	0.02	0.00	0.07	0.04	0.12	1.15	0.06
	EH	3.37	0.32	0.17	0.08	0.10	0.24	2.10	2.51	0.44	
		± 0.92	0.08	0.05	0.04	0.05	0.05	1.05	0.82	0.15	

TABLA No.16a. PORCENTAJES DE NUTRIENTES. (en 100 grs de cada cada compartimento separado)
EPOCA SECA.

ESPECIES	NUTRIENTES	BAH	BAHJ	BNA	BR	N	BS
R. acetosella	C	42.06	---	---	41.29	39.50	41.62
	N	2.32	---	---	2.60	0.90	0.85
	P	0.31	---	---	0.44	0.41	0.24
	Ca	0.50	---	---	0.22	0.73	0.30
	Mg	0.19	---	---	0.21	0.20	0.16
	K	1.75	---	---	1.59	0.47	0.87
A. jahnii	C	42.83	---	---	42.61	39.81	40.12
	N	2.60	---	---	1.33	0.71	1.00
	P	0.31	---	---	0.07	0.29	0.15
	Ca	0.15	---	---	0.15	0.19	0.08
	Mg	0.12	---	---	0.07	0.10	0.13
	K	2.11	---	---	0.46	0.27	0.43
T. irazuense	C	39.96	---	---	42.57	36.83	40.35
	N	1.65	---	---	0.33	0.70	1.00
	P	0.32	---	---	0.18	0.10	0.15
	Ca	0.17	---	---	0.12	0.24	0.24
	Mg	0.09	---	---	0.04	0.10	0.10
	K	1.71	---	---	0.24	0.43	0.43
S. formosus	C	37.22	---	---	40.38	37.22	40.56
	N	2.24	---	---	1.20	0.83	1.40
	P	0.42	---	---	0.15	0.41	0.37
	Ca	0.99	---	---	0.81	0.98	0.42
	Mg	0.19	---	---	0.17	0.16	0.19
	K	3.56	---	---	0.94	1.29	1.82

Continúa en la próxima página.

TABLA No.16a. PORCENTAJES DE NUTRIENTES. (en 100 grs de cada cada compartimento separado)
EPOCA SECA.

ESPECIES	NUTRIENTES	BAH	BAHj	BNA	BR	N	BS
<i>O. chimboracensi</i>	C	41.11	---	---	38.28	37.62	34.34
	N	1.10	---	---	0.40	0.60	0.70
	P	0.26	---	---	0.21	0.18	0.13
	Ca	0.64	---	---	0.29	0.87	0.20
	Mg	0.06	---	---	0.03	0.05	0.07
	K	0.85	---	---	0.81	0.26	0.26
<i>E. schultzei</i>	C	40.27	41.63	41.53	39.12	36.36	38.52
	N	0.67	0.77	1.10	0.41	1.80	0.40
	P	0.26	0.26	0.28	0.18	0.10	0.15
	Ca	0.68	0.36	0.26	0.32	1.10	0.55
	Mg	0.16	0.11	0.10	0.12	0.19	0.06
	K	1.57	1.49	0.13	1.13	0.65	0.40
<i>H. laricifolium</i>	C	26.57	---	31.69	27.51	25.64	28.53
	N	1.35	---	0.70	1.10	1.00	0.61
	P	0.21	---	0.13	0.24	0.15	0.15
	Ca	0.36	---	0.13	0.30	0.31	0.08
	Mg	0.13	---	0.06	0.11	0.10	0.06
	K	0.45	---	0.27	0.24	0.25	0.27
<i>B. prunifolia</i>	C	34.73	---	34.73	40.38	39.40	41.00
	N	0.61	---	1.30	1.12	0.45	0.53
	P	0.29	---	0.18	0.15	0.15	0.10
	Ca	0.48	---	0.41	0.77	0.62	0.74
	Mg	0.13	---	0.09	0.17	0.14	0.12
	K	1.70	---	0.69	0.88	1.29	0.33
<i>A. elongata</i>	C	41.42	---	34.94	0.00	33.66	34.34
	N	1.50	---	0.62	0.00	1.00	0.45
	P	0.31	---	0.12	0.00	0.25	0.10
	Ca	0.97	---	0.25	0.00	0.90	0.26
	Mg	0.30	---	0.09	0.00	0.10	0.15
	K	0.64	---	0.73	0.00	0.03	0.27

TABLA No.16b PORCENTAJE DE NUTRIENTES (en 100 g de cada compartimento separado).
EPOCA HUMEDA.

ESPECIES	NUTRIENTES	BAH	BAHj	BAT	BNA	BR	BRp	BRf	N	BS
R. acetosella	C	42.20	---	45.44	---	39.85	---	---	40.08	47.89
	N	1.96	---	0.63	---	1.02	---	---	1.44	0.53
	P	0.51	---	0.56	---	0.21	---	---	0.30	0.72
	Ca	0.52	---	0.55	---	0.92	---	---	0.31	0.23
	Mg	0.20	---	0.14	---	0.25	---	---	0.14	0.17
	K	1.20	---	0.97	---	0.33	---	---	2.14	0.79
A. jahnii	C	43.76	---	---	---	0.00	---	---	41.14	48.09
	N	1.44	---	---	---	0.67	---	---	0.60	1.05
	P	0.43	---	---	---	0.78	---	---	0.37	0.56
	Ca	0.26	---	---	---	0.67	---	---	0.40	0.06
	Mg	0.21	---	---	---	0.02	---	---	0.12	0.12
	K	0.88	---	---	---	0.22	---	---	0.51	0.70
T. irazuense	C	43.34	---	---	---	42.06	---	---	40.95	46.66
	N	1.65	---	---	---	0.88	---	---	0.70	0.77
	P	0.68	---	---	---	0.78	---	---	0.21	0.56
	Ca	0.30	---	---	---	0.12	---	---	0.35	0.06
	Mg	0.11	---	---	---	0.07	---	---	0.15	0.12
	K	2.39	---	---	---	1.37	---	---	0.42	0.70
S. formosus	C	41.36	---	40.31	---	41.07	---	---	40.87	41.27
	N	1.93	---	1.35	---	2.87	---	---	0.75	1.37
	P	1.07	---	0.22	---	0.92	---	---	0.24	0.32
	Ca	1.14	---	0.87	---	0.59	---	---	1.33	0.50
	Mg	0.27	---	0.20	---	0.19	---	---	0.16	0.16
	K	3.03	---	2.34	---	0.28	---	---	0.40	2.18

Continúa en la próxima página.

TABLA No.16b PORCENTAJE DE NUTRIENTES (en 100 g de cada compartimento separado).
EPOCA HUMEDA.

ESPECIES	NUTRIENTES	BAH	BAHj	BAT	BNA	BR	BRp	BRf	N	B5
<i>O. chimboracensis</i>	C	42.85	---	---	---	41.85	---	---	43.73	48.24
	N	0.70	---	---	---	0.67	---	---	0.45	0.67
	P	0.13	---	---	---	0.52	---	---	0.89	0.67
	Ca	0.73	---	---	---	0.31	---	---	0.97	1.22
	Mg	0.04	---	---	---	0.05	---	---	0.03	0.07
	K	0.68	---	---	---	1.11	---	---	0.09	0.49
<i>E. schultzei</i>	C	43.37	42.55	---	44.26	41.96	---	---	37.71	47.56
	N	0.70	0.60	---	0.95	0.53	---	---	0.46	0.60
	P	0.18	0.22	---	0.35	0.32	---	---	0.26	0.40
	Ca	0.96	0.29	---	0.40	0.59	---	---	1.34	0.10
	Mg	0.21	0.11	---	0.16	0.15	---	---	0.25	0.08
	K	1.77	1.49	---	1.64	1.64	---	---	0.69	1.09
<i>H. laricifolium</i>	C	43.14	---	---	44.68	41.75	---	---	38.72	47.56
	N	1.26	---	---	0.60	1.51	---	---	0.98	0.49
	P	0.27	---	---	0.18	0.89	---	---	0.21	0.21
	Ca	0.51	---	---	0.12	0.43	---	---	0.35	0.07
	Mg	0.12	---	---	0.06	0.12	---	---	0.12	0.07
	K	0.53	---	---	0.33	0.68	---	---	0.26	0.36
<i>B. prunifolia</i>	C	41.48	---	---	45.22	40.71	---	---	40.63	47.33
	N	1.23	---	---	0.63	1.19	---	---	1.26	0.42
	P	0.42	---	---	0.40	0.32	---	---	0.56	0.29
	Ca	0.52	---	---	0.44	0.47	---	---	0.96	0.17
	Mg	0.10	---	---	0.08	0.11	---	---	0.14	0.07
	K	1.67	---	---	1.72	1.60	---	---	1.13	1.05
<i>A. elongata</i>	C	42.96	---	---	44.79	---	40.87	39.18	40.14	47.56
	N	1.44	---	---	0.63	---	0.39	1.75	1.09	0.46
	P	0.35	---	---	0.21	---	0.17	0.26	0.18	0.13
	Ca	1.32	---	---	0.87	---	0.58	0.76	1.11	0.26
	Mg	0.23	---	---	0.11	---	0.05	0.18	0.18	0.16
	K	1.05	---	---	0.66	---	0.11	0.21	0.27	0.51

TABLA No. 17a. GRAMOS DE NUTRIENTES TOTALES ACUMULADOS. EPOCA SELA.

ESPECIES	NUTRIENTES	BAH grs	BAHj grs	BNA grs	BR grs	N grs	BS grs	GRAMOS TOTALES	PORCENTAJE DEL NUTRIENTE/ING.
R. acetosella	N	0.364	---	---	0.049	0.204	0.406	1.024	1.162
	P	0.049	---	---	0.008	0.093	0.115	0.265	0.301
	Ca	0.079	---	---	0.004	0.166	0.143	0.392	0.445
	Mg	0.030	---	---	0.004	0.045	0.076	0.156	0.177
	K	0.275	---	---	0.030	0.107	0.416	0.827	0.939
A. jahnii	N	0.042	---	---	0.034	0.010	0.017	0.103	1.412
	P	0.005	---	---	0.002	0.004	0.003	0.013	0.185
	Ca	0.002	---	---	0.004	0.003	0.001	0.010	0.142
	Mg	0.002	---	---	0.002	0.001	0.002	0.007	0.101
	K	0.034	---	---	0.012	0.004	0.007	0.057	0.781
T. irazuense	N	0.093	---	---	0.018	0.179	0.154	0.444	0.853
	P	0.018	---	---	0.010	0.026	0.023	0.076	0.147
	Ca	0.010	---	---	0.007	0.061	0.037	0.114	0.220
	Mg	0.005	---	---	0.002	0.026	0.015	0.048	0.093
	K	0.096	---	---	0.013	0.110	0.066	0.285	0.548
S. formosus	N	0.545	---	---	0.395	3.856	1.728	6.524	1.011
	P	0.102	---	---	0.049	1.905	0.457	2.513	0.389
	Ca	0.241	---	---	0.267	4.553	0.518	5.579	0.865
	Mg	0.046	---	---	0.056	0.743	0.234	1.080	0.167
	K	0.866	---	---	0.310	5.993	2.246	9.414	1.459
O. chimboracensis	N	2.515	---	---	0.405	2.513	0.246	5.679	0.725
	P	0.594	---	---	0.213	0.755	0.046	1.608	0.205
	Ca	1.463	---	---	0.294	3.651	0.070	5.478	0.699
	Mg	0.137	---	---	0.030	0.210	0.025	0.402	0.051
	K	1.943	---	---	0.821	1.091	0.091	3.946	0.503
E. schultzei	N	5.351	2.095	1.174	1.737	25.425	0.759	36.540	1.141
	P	2.076	0.707	0.299	0.762	1.413	0.285	5.542	0.173
	Ca	5.431	0.980	0.277	1.355	15.538	1.043	24.624	0.769
	Mg	1.278	0.299	0.107	0.508	2.684	0.114	4.990	0.156
	K	12.539	4.054	0.139	4.786	9.181	0.759	31.458	0.982
H. laricifolium	N	5.664	---	4.900	0.125	2.652	2.731	16.072	0.872
	P	0.881	---	0.910	0.027	0.398	0.671	2.888	0.157
	Ca	1.511	---	0.910	0.034	0.822	0.358	3.635	0.197
	Mg	0.545	---	0.420	0.012	0.265	0.269	1.512	0.082
	K	1.888	---	1.890	0.027	0.663	1.209	5.677	0.308
B. prunifolia	N	0.778	---	11.603	0.125	1.179	3.816	17.500	0.869
	P	0.370	---	1.607	0.017	0.393	0.720	3.106	0.154
	Ca	0.612	---	3.659	0.086	1.624	5.328	11.309	0.562
	Mg	0.166	---	0.807	0.019	0.307	0.864	2.219	0.110
	K	2.168	---	5.158	0.098	3.379	2.376	14.178	0.704
A. elongata	N	1.196	---	2.731	0.000	3.702	1.666	9.295	0.726
	P	0.247	---	0.529	0.000	0.926	0.270	2.071	0.162
	Ca	0.773	---	1.101	0.000	3.332	0.963	6.169	0.482
	Mg	0.239	---	0.396	0.000	0.370	0.555	1.561	0.122
	K	0.510	---	3.480	0.000	0.296	1.370	5.656	0.442

TABLA No.1/b. GRAMOS DE NUTRIENTES TOTALES ACUMULADOS. EPOCA HUMEDA.

ESPECIES	NUTRIENTES	BAH grs	BAHj grs	BAT grs	BNA grs	BR grs	N grs	BS grs	GRAMOS TOTALES	PORCENTAJE DEL NUTRIENTE/IND.
R. acetosella	N	0.347	---	0.203	---	0.437	0.846	0.559	2.392	0.931
	P	0.090	---	0.181	---	0.090	0.176	0.759	1.296	0.504
	Ca	0.092	---	0.177	---	0.394	0.182	0.242	1.088	0.423
	Mg	0.035	---	0.045	---	0.107	0.082	0.179	0.449	0.175
	K	0.212	---	0.313	---	0.142	1.257	0.833	2.756	1.073
A. jahnii	N	0.024	---	---	---	0.001	0.005	0.019	0.049	1.056
	P	0.007	---	---	---	0.001	0.003	0.010	0.022	0.462
	Ca	0.004	---	---	---	0.001	0.004	0.001	0.010	0.206
	Mg	0.003	---	---	---	0.000	0.001	0.002	0.007	0.145
	K	0.015	---	---	---	0.000	0.005	0.013	0.032	0.692
T. irazuense	N	0.127	---	---	---	0.092	0.137	0.168	0.524	0.880
	P	0.052	---	---	---	0.082	0.041	0.123	0.298	0.499
	Ca	0.023	---	---	---	0.013	0.068	0.013	0.117	0.197
	Mg	0.008	---	---	---	0.007	0.029	0.026	0.071	0.120
	K	0.184	---	---	---	0.143	0.082	0.153	0.563	0.945
S. formosus	N	3.639	---	4.005	---	0.985	2.213	2.909	13.751	1.339
	P	2.018	---	0.653	---	0.316	0.708	0.680	4.374	0.426
	Ca	2.150	---	2.581	---	0.202	3.924	1.062	9.918	0.966
	Mg	0.509	---	0.593	---	0.065	0.472	0.340	1.979	0.193
	K	5.713	---	6.942	---	0.096	1.180	4.630	18.561	1.807
O. chimboracensis	N	1.704	---	---	---	1.188	1.509	0.560	4.960	0.588
	P	0.316	---	---	---	0.922	3.018	0.560	4.816	0.571
	Ca	1.777	---	---	---	0.550	3.289	1.020	6.635	0.787
	Mg	0.097	---	---	---	0.089	0.102	0.058	0.346	0.041
	K	1.655	---	---	---	1.968	0.305	0.409	4.337	0.514
E. schultzei	N	6.309	1.470	---	0.944	1.318	6.322	0.901	17.264	0.572
	P	1.622	0.539	---	0.348	0.796	3.573	0.600	7.479	0.248
	Ca	8.652	0.705	---	0.398	1.467	18.416	0.150	29.788	0.987
	Mg	1.893	0.267	---	0.159	0.373	3.436	0.120	6.248	0.207
	K	15.953	3.621	---	1.630	4.079	9.483	1.636	36.401	1.207
H. laricifolium	N	6.082	---	---	4.132	1.592	0.526	2.011	14.343	0.824
	P	1.303	---	---	1.240	0.938	0.113	0.862	4.456	0.256
	Ca	2.462	---	---	0.826	0.453	0.188	0.287	4.217	0.242
	Mg	0.579	---	---	0.413	0.126	0.064	0.287	1.471	0.084
	K	2.558	---	---	2.273	0.717	0.140	1.477	7.165	0.412
B. prunifolia	N	5.439	---	---	5.338	0.259	1.957	1.692	14.684	0.786
	P	1.857	---	---	3.389	0.070	0.870	1.168	7.354	0.393
	Ca	2.299	---	---	2.728	0.102	1.491	0.685	8.305	0.444
	Mg	0.442	---	---	0.672	0.024	0.217	0.282	1.643	0.038
	K	7.385	---	---	14.574	0.348	1.755	4.229	28.290	1.513
A. elongata	N	4.180	---	---	4.595	---	2.208	1.894	12.877	0.740
	P	1.016	---	---	1.532	---	0.365	0.535	3.448	0.198
	Ca	3.832	---	---	6.345	---	2.248	1.071	13.496	0.775
	Mg	0.668	---	---	0.802	---	0.365	0.659	2.493	0.143
	K	3.048	---	---	4.814	---	0.547	2.100	10.509	0.603

TABLA No.18. GRAMOS DE BIOMASA POR COMPARTIMENTO EN 1 METRO CUADRADO.

ESPECIES	EPOCA	BAH	TALLOS	BNA	BR	N
<i>R. acetosella</i>	ES	5.53	22.83	---	---	---
	±	3.3	13.05	---	---	---
	EH	16.61	12.65	---	14.24	---
	±	8.97	8.25	---	6.93	---
<i>S. formosus</i>	ES	5.06	14.19	---	---	110.48
	±	12.6	40.38	---	---	---
	EH	36.81	43	---	5.7	---
	±	60.81	70.75	---	9.05	---
<i>O. chimboracensis</i>	ES	---	---	---	---	---
	±	---	---	---	---	---
	EH	19.24	---	---	3.24	---
	±	36.85	---	---	6.58	---
<i>E. schultzei</i>	ES	116.73	---	67.13	26.87	116.77
	±	149.47	---	117.64	54.15	146.95
	EH	167.75	---	133.67	160.18	---
	±	285.32	---	295.1	299.11	---
<i>H. laricifolium</i>	ES	76.64	---	106.54	5.23	---
	±	92.82	---	137.84	12.76	---
	EH	56.72	---	81.03	24.14	---
	±	62.27	---	94.17	33.09	---
<i>B. prunifolia</i>	ES	75.65	---	422.09	---	---
	±	99.9	---	744.9	---	---
	EH	---	---	---	---	---
	±	---	---	---	---	---
<i>A. elongata</i>	ES	21.63	---	176.95	---	---
	±	19.82	---	195.8	---	---
	EH	---	---	---	---	---
	±	---	---	---	---	---

Tomado de Monasterio y Montilla, datos no publicados.

Unidades = grs/m²

± = Desviacion Estandar.

TABLA No.19a. GRAMOS DE NUTRIENTES POR COMPARTIMENTO EN 1 METRO CUADRADO.

ESPECIES		BAH					BNA				
		N 1m ²	P 1m ²	Ca 1m ²	Mg 1m ²	K 1m ²	N 1m ²	P 1m ²	Ca 1m ²	Mg 1m ²	K 1m ²
R. acetosella	ES	0.128	0.017	0.028	0.011	0.097	---	---	---	---	---
	EH	0.326	0.084	0.086	0.033	0.199	---	---	---	---	---
S. formosus	ES	0.113	0.021	0.050	0.010	0.180	---	---	---	---	---
	EH	0.710	0.394	0.420	0.099	1.115	---	---	---	---	---
D. chimboracensis	EH	0.082	0.025	0.140	0.008	0.131	---	---	---	---	---
E. schultzei	ES	0.782	0.303	0.794	0.187	1.833	0.739	0.188	0.174	0.067	0.087
	EH	1.174	0.302	1.610	0.352	2.969	1.270	0.468	0.535	0.214	2.192
H. laricifolium	ES	1.035	0.161	0.276	0.100	0.345	0.746	0.138	0.138	0.064	0.288
	EH	0.715	0.153	0.289	0.068	0.301	0.486	0.146	0.097	0.049	0.267
B. prunifolia	ES	0.930	0.318	0.393	0.076	1.263	2.663	1.691	1.860	0.338	7.270
A. elongata	ES	0.311	0.076	0.286	0.050	0.227	0.136	0.045	0.188	0.024	0.143

TABLA No.19c. GRAMOS DE NUTRIENTES
POR COMPARTIMENTO EN 1 METRO CUADRADO.

BAT

ESPECIES		N 1m ²	P 1m ²	Ca 1m ²	Mg 1m ²	K 1m ²
<i>R. acetosella</i>	ES	---	---	---	---	---
	EH	0.247	0.220	0.216	0.055	0.381
<i>S. formosus</i>	ES	---	---	---	---	---
	EH	0.581	0.095	0.374	0.086	1.006
<i>O. chimboracensis</i>	EH	---	---	---	---	---
<i>E. schultzei</i>	ES	---	---	---	---	---
	EH	---	---	---	---	---
<i>H. laetifolium</i>	ES	---	---	---	---	---
	EH	---	---	---	---	---
<i>B. prunifolia</i>	ES	---	---	---	---	---
<i>A. elongata</i>	ES	---	---	---	---	---

Todos los valores están en grs/m².

TABLA No.20. GRAMOS DE NUTRIENTES TOTALES EN 1 METRO CUADRADO.

NUTRIENTES	EPOCA	N	P	Ca	Mg	K
		1m ²	1m ²	1m ²	1m ²	1m ²
		grs/m ²				
R. acetosella	ES	0.128	0.017	0.028	0.011	0.097
	EH	0.983	0.388	0.672	0.188	0.713
S. formosus	ES	0.310	0.119	0.283	0.048	0.487
	EH	1.455	0.551	0.833	0.198	2.140
O. chimboracensis	EH	0.104	0.042	0.150	0.010	0.167
E. schultzei	ES	3.865	0.683	2.322	0.503	2.714
	EH	3.288	1.283	3.090	0.806	7.788
H. laricifolium	ES	1.839	0.311	0.430	0.170	0.645
	EH	1.566	0.514	0.490	0.146	0.732
B. prunifolia	ES	3.593	2.009	2.253	0.414	8.533
A. elongata	ES	0.447	0.121	0.474	0.074	0.370

TABLA No.21a. PORCENTAJES DE NITROGENO.

ESPECIES	EPOCA	BAH	BR	N	BS	BAT	BNA	BAHJ
<i>R. acetosella</i>	ES	35.12	3.97	20.09	40.81	---	---	---
	±	7.34	3.63	3.87	7.59	---	---	---
	EH	15.61	14.22	26.75	13.96	29.47	---	---
	±	4.01	4.50	10.65	5.72	5.73	---	---
<i>H. jannii</i>	ES	42.31	29.95	9.60	18.14	---	---	---
	±	9.48	14.61	3.99	7.64	---	---	---
	EH	48.97	1.12	9.92	40.00	---	---	---
	±	6.62	1.81	3.55	6.24	---	---	---
<i>T. irazuense</i>	ES	20.94	4.11	39.31	35.65	---	---	---
	±	11.36	2.20	5.34	10.70	---	---	---
	EH	24.60	18.15	25.47	31.52	---	---	---
	±	7.16	5.65	6.53	6.94	---	---	---
<i>S. formosus</i>	ES	8.55	5.76	58.36	27.33	---	---	---
	±	4.69	1.60	5.66	5.08	---	---	---
	EH	19.72	44.80	1.41	19.25	14.82	---	---
	±	4.91	7.07	0.97	8.76	4.49	---	---
<i>O. chimboracensis</i>	ES	43.79	7.36	44.57	4.27	---	---	---
	±	9.91	3.12	7.67	1.32	---	---	---
	EH	34.28	23.25	30.65	11.82	---	---	---
	±	8.72	7.53	8.11	3.44	---	---	---
<i>E. schultzei</i>	ES	15.34	4.31	69.25	2.07	---	2.93	6.11
	±	4.57	2.43	4.38	0.35	---	1.24	1.56
	EH	36.85	7.66	35.85	5.32	---	5.57	8.76
	±	8.89	2.26	8.91	1.11	---	1.23	1.76
<i>n. variifolium</i>	ES	34.99	0.75	18.83	17.60	---	30.74	---
	±	7.49	0.70	6.41	4.75	---	2.70	---
	EH	42.14	11.14	3.71	14.19	---	28.81	---
	±	4.46	4.67	0.74	4.40	---	3.76	---
<i>B. prunifolia</i>	ES	4.57	0.33	8.70	21.43	---	66.61	---
	±	2.47	0.32	2.45	3.47	---	2.35	---
	EH	36.93	1.64	12.15	12.46	---	34.79	---
	±	9.83	1.57	8.18	5.39	---	7.21	---
<i>H. elongata</i>	ES	12.92	0.00	40.14	18.94	---	28.01	---
	±	3.19	0.00	8.96	3.12	---	5.88	---
	EH	32.79	4.28	14.96	14.46	---	33.50	---
	±	7.52	2.07	7.16	2.81	---	4.51	---

TABLA No.21b. PORCENTAJES DE POTASIO.

ESPECIES	EPUCA	BAH	BR	N	BS	BAT	BNA	BAHj	
<i>R. acetosella</i>	ES	32.79	3.03	12.95	51.23	---	---	---	
		+	7.44	2.78	2.57	8.27	---	---	
	EH	8.09	5.17	45.52	27.73	13.49	---	---	
		+	2.96	2.96	8.16	6.59	7.88	---	
	<i>A. jahnii</i>	ES	60.34	19.38	6.46	13.82	---	---	---
			+	10.00	12.24	2.65	5.41	---	---
EH		45.84	0.57	12.85	40.74	---	---	---	
		+	6.65	0.92	4.51	6.03	---	---	
<i>T. irazuense</i>		ES	32.38	4.60	38.22	24.80	---	---	---
			+	14.13	2.41	7.38	9.11	---	---
	EH	35.33	27.69	15.47	21.51	---	---	---	
		+	8.28	7.30	4.77	5.84	---	---	
	<i>S. formosus</i>	ES	9.39	3.13	62.85	24.63	---	---	---
			+	5.10	0.88	6.17	4.63	---	---
EH		34.50	4.89	0.88	32.18	27.55	---	---	
		+	11.24	1.30	0.66	12.27	5.84	---	
<i>O. chimboracensis</i>		ES	48.81	21.16	27.77	2.27	---	---	---
			+	11.69	8.51	4.78	0.64	---	---
	EH	38.65	43.71	7.34	10.30	---	---	---	
		+	10.04	11.32	2.38	3.75	---	---	
	<i>E. schultzei</i>	ES	40.67	13.85	29.11	2.39	---	0.40	13.56
			+	8.96	8.24	4.21	0.43	---	0.18
EH		43.66	11.17	25.77	4.59	---	4.58	10.24	
		+	8.55	3.17	7.50	1.03	---	1.14	1.78
<i>M. taricitoium</i>		ES	32.13	0.46	11.97	21.93	---	33.51	---
			+	7.09	0.43	4.72	5.53	---	2.78
	EH	35.54	10.08	1.90	20.75	---	31.74	---	
		+	4.29	4.23	0.38	5.88	---	4.26	---
	<i>B. brachyfolia</i>	ES	15.55	0.66	23.51	16.59	---	43.67	---
			+	8.15	0.29	7.92	3.37	---	2.66
EH		27.62	1.17	5.81	16.17	---	49.23	---	
		+	7.31	1.12	4.01	6.61	---	8.53	---
<i>A. elongata</i>		ES	9.20	0.00	5.59	26.09	---	59.11	---
			+	1.96	0.00	1.83	3.52	---	4.88
	EH	29.79	1.52	4.77	19.97	---	43.94	---	
		+	6.24	0.72	2.65	3.43	---	5.65	---

TABLA No.21c. PORCENTAJES DE FOSFORO.

ESPECIES	EPOCA	BAH	BR	N	BS	BAT	BNA	BAHJ
<i>R. acetosella</i>	ES	18.31	2.67	34.96	44.07	---	---	---
	+	4.91	2.49	5.39	6.78	---	---	---
	EH	7.34	5.24	10.52	31.58	45.32	---	---
	+	2.52	1.65	5.42	7.89	2.96	---	---
<i>A. jahni</i>	ES	37.87	13.20	28.58	20.35	---	---	---
	+	6.95	10.07	9.06	7.79	---	---	---
	EH	33.97	2.87	13.97	49.19	---	---	---
	+	5.90	4.65	4.77	7.13	---	---	---
<i>T. irazuense</i>	ES	23.02	12.62	32.78	31.58	---	---	---
	+	11.13	6.01	5.61	10.67	---	---	---
	EH	26.11	40.07	19.87	13.95	---	---	---
	+	6.98	9.03	5.90	4.18	---	---	---
<i>S. formosus</i>	ES	4.26	1.87	74.96	18.91	---	---	---
	+	2.49	0.48	4.59	3.85	---	---	---
	EH	33.13	43.84	1.35	14.17	7.51	---	---
	+	6.22	5.48	0.86	7.02	2.63	---	---
<i>O chimboracensis</i>	ES	36.89	13.40	46.91	2.80	---	---	---
	+	9.41	5.10	6.10	0.86	---	---	---
	EH	6.91	19.25	60.79	13.05	---	---	---
	+	2.82	8.48	10.02	3.28	---	---	---
<i>E. schultzei</i>	ES	36.22	17.84	23.86	4.75	---	4.55	12.74
	+	8.68	7.47	3.73	0.83	---	2.13	3.34
	EH	22.41	10.73	46.41	8.17	---	4.73	7.54
	+	7.02	3.23	8.97	1.50	---	0.90	1.85
<i>H. laricifolium</i>	ES	29.51	0.91	14.05	23.87	---	31.67	---
	+	6.86	0.85	5.44	5.84	---	2.65	---
	EH	29.23	20.75	2.57	19.54	---	27.91	---
	+	4.45	8.03	0.54	6.07	---	4.45	---
<i>B. brachyloba</i>	ES	18.09	0.52	12.80	22.83	---	51.50	---
	+	6.08	0.24	4.53	4.07	---	2.32	---
	EH	26.87	0.88	10.80	17.25	---	44.10	---
	+	7.48	0.83	7.30	7.24	---	8.11	---
<i>A. elongata</i>	ES	11.99	0.00	44.76	18.88	---	24.37	---
	+	3.12	0.00	9.32	3.30	---	5.69	---
	EH	28.94	6.71	9.08	14.83	---	40.44	---
	+	6.79	3.07	4.63	2.88	---	4.59	---

TABLA No.21d. PORCENTAJES DE CALCIO.

ESPECIES	EPOCA	BAH	BR	N	BS	BAT	BNA	EAH _j
<i>R. acetosella</i>	ES	19.91	0.91	41.90	37.27	---	---	---
	+	5.31	0.87	5.77	6.40	---	---	---
	EH	7.72	23.45	11.05	10.88	46.89	---	---
	+	2.25	6.17	5.23	3.79	5.79	---	---
	ES	25.18	33.98	25.76	15.08	---	---	---
	+	6.79	15.43	9.36	6.99	---	---	---
<i>A. jahnii</i>	EH	50.39	0.36	36.19	13.06	---	---	---
	+	9.85	0.57	10.51	2.70	---	---	---
	ES	8.76	5.91	52.38	32.95	---	---	---
	+	5.39	3.30	5.13	8.95	---	---	---
	EH	18.49	10.07	50.08	21.36	---	---	---
	+	6.51	3.71	8.72	5.01	---	---	---
<i>T. irazuense</i>	ES	4.57	4.54	81.10	9.79	---	---	---
	+	2.70	1.05	3.23	2.25	---	---	---
	EH	29.04	23.17	6.23	17.75	23.81	---	---
	+	6.58	4.06	4.01	8.32	6.42	---	---
	ES	26.87	5.44	66.41	1.28	---	---	---
	+	7.25	2.03	6.17	0.44	---	---	---
<i>O. chimboracensis</i>	EH	27.31	8.31	48.48	15.91	---	---	---
	+	8.99	3.41	10.15	3.74	---	---	---
	ES	22.87	5.00	62.69	4.21	---	1.03	4.22
	+	6.26	2.87	5.25	0.71	---	0.45	1.05
	EH	30.28	5.06	60.25	0.52	---	1.37	2.52
	+	9.57	1.72	10.60	0.11	---	0.26	0.67
<i>E. schultzi</i>	ES	40.30	0.90	23.04	10.34	---	25.41	---
	+	8.53	0.85	8.48	3.14	---	2.73	---
	EH	58.01	10.83	4.52	6.97	---	19.67	---
	+	4.66	4.64	0.89	2.37	---	2.67	---
	ES	5.72	0.74	14.31	46.39	---	32.84	---
	+	3.39	0.34	5.62	5.80	---	2.69	---
<i>B. prunifolia</i>	EH	30.09	1.12	16.03	9.28	---	43.42	---
	+	9.33	1.05	10.36	4.55	---	7.59	---
	ES	12.65	0.00	53.64	16.53	---	17.17	---
	+	3.58	0.00	9.64	3.29	---	4.84	---
	EH	28.51	5.94	14.32	7.74	---	43.50	---
	+	7.24	2.75	6.64	1.67	---	4.79	---

TABLA NO. 216. PORCENTAJES DE MAGNESIO.

ESPECIES	EPOCA	BAH	BR	N	ES	BAT	BNA	BAHj
<i>R. acetosella</i>	ES	19.06	2.17	29.01	49.76	---	---	---
		± 5.15	2.03	4.79	7.01	---	---	---
	EH	8.21	22.82	19.27	37.35	12.34	---	---
		± 2.38	9.86	5.86	9.71	8.22	---	---
<i>n. jannii</i>	ES	27.07	22.76	18.50	31.68	---	---	---
		± 6.62	13.40	7.18	12.16	---	---	---
	EH	52.01	0.24	14.39	33.35	---	---	---
		± 6.95	0.40	5.03	5.46	---	---	---
<i>T. irazuense</i>	ES	10.93	4.67	51.77	32.63	---	---	---
		± 6.60	2.60	5.12	9.03	---	---	---
	EH	13.47	11.86	42.57	32.30	---	---	---
		± 4.93	4.38	7.93	6.56	---	---	---
<i>S. formosus</i>	ES	4.47	4.92	68.04	22.56	---	---	---
		± 2.60	1.27	4.56	4.49	---	---	---
	EH	26.40	28.51	2.91	21.35	20.83	---	---
		± 6.72	5.31	2.00	9.48	5.52	---	---
<i>O chimboracensis</i>	ES	34.05	7.70	52.22	6.03	---	---	---
		± 8.56	3.00	6.97	1.85	---	---	---
	EH	28.25	24.88	29.23	17.64	---	---	---
		± 7.71	8.17	7.52	4.78	---	---	---
<i>E. schultzei</i>	ES	26.59	9.20	53.61	2.27	---	1.95	6.38
		± 7.16	5.22	5.14	0.38	---	0.83	1.62
	EH	31.26	6.08	53.57	1.97	---	2.60	4.52
		± 9.28	1.97	10.41	0.41	---	0.51	1.12
<i>n. var. albiflorum</i>	ES	34.91	0.80	17.87	18.40	---	28.02	---
		± 7.71	0.75	6.77	4.96	---	2.55	---
	EH	39.14	8.68	4.42	19.64	---	28.12	---
		± 4.36	3.70	0.84	5.52	---	3.91	---
<i>B. prunifolia</i>	ES	7.82	0.83	16.40	38.35	---	36.61	---
		± 4.52	0.37	5.91	5.54	---	2.46	---
	EH	28.55	1.34	12.06	18.53	---	39.52	---
		± 7.97	1.27	8.07	7.65	---	7.92	---
<i>A. elongata</i>	ES	15.11	0.00	24.01	36.99	---	23.89	---
		± 3.03	0.00	6.51	4.05	---	4.33	---
	EH	27.36	2.88	12.99	26.17	---	30.60	---
		± 6.23	1.42	6.51	4.44	---	4.28	---

Tabla No.22. ANALISIS ESTADISTICO PARA NUTRIENTES ENTRE LA EPOCA SECA Y LA EPOCA HUMEDA.

ESPECIES	NUTRIENTES	BAH	BR	N	BS	BNA	BAH _J	BAH ₂
R. acetosella	N	NS	***	***	*	---	---	*
	P	***	***	**	***	---	---	***
	Ca	NS	***	NS	***	---	---	***
	Mg	NS	***	***	***	---	---	***
	K	NS	***	***	***	---	---	***
A. jahni	N	NS	*	NS	NS	---	---	---
	P	NS	NS	NS	***	---	---	---
	Ca	NS	***	NS	NS	---	---	---
	Mg	*	***	NS	NS	---	---	---
	K	NS	*	NS	*	---	---	---
T. irazuense	N	NS	***	NS	NS	---	---	---
	P	***	***	*	NS	---	---	---
	Ca	***	***	NS	NS	---	---	---
	Mg	*	***	NS	*	---	---	---
	K	NS	***	NS	***	---	---	---
S. formosus	N	***	*	*	***	---	---	***
	P	***	***	***	*	---	---	***
	Ca	***	NS	NS	***	---	---	***
	Mg	***	NS	NS	*	---	---	***
	K	***	***	***	***	---	---	***

NS= No Significativo

* = Significativo al 0.05 %

** = Significativo al 0.01 %

*** = Significativo al 0.001 % o menos

BAH₂= Tests que se hizo sumando sumando para la EH la BAH y BAT, y comparandolo con el valor de BAH de la época seca.

Continúa en la siguiente página.

Tabla No.22. ANALISIS ESTADISTICO PARA NUTRIENTES ENTRE LA EPOCA SECA Y LA EPOCA HUMEDA.

ESPECIES	NUTRIENTES	BAH	BR	N	BS	BNA	BAHj	BAH2
<i>O. chimboracensis</i>	N	NS	***	***	***	---	---	---
	P	***	***	***	***	---	---	---
	Ca	NS	*	NS	***	---	---	---
	Mg	NS	***	***	***	---	---	---
	K	NS	***	***	***	---	---	---
<i>E. schultzei</i>	N	NS	NS	***	NS	NS	*	---
	P	NS	NS	***	***	NS	*	---
	Ca	*	NS	NS	***	NS	*	---
	Mg	NS	NS	NS	NS	NS	NS	---
	K	NS	NS	NS	NS	***	***	NS
<i>H. laricifolium</i>	N	NS	***	***	*	NS	---	---
	P	*	***	***	NS	*	---	---
	Ca	***	***	***	*	NS	---	---
	Mg	NS	***	***	NS	NS	---	---
	K	NS	***	***	NS	NS	---	---
<i>B. prunifolia</i>	N	***	NS	NS	***	***	---	---
	P	***	*	NS	*	***	---	---
	Ca	***	NS	NS	***	NS	---	---
	Mg	***	NS	NS	***	NS	---	---
	K	***	*	*	***	***	---	---
<i>A. elongata</i>	N	***		*	NS	*	---	---
	P	***		***	*	***	---	---
	Ca	***		NS	NS	***	---	---
	Mg	***		NS	NS	***	---	---
	K	***		NS	***	NS	---	---

NS= No Significativo

* = Significativo al 0.05 %

** = Significativo al 0.01 %

*** = Significativo al 0.001 % o menos

BAH2= Tests que se hizo sumando sumando para la EH la BAH y BAT, y comparandolo con el valor de BAH de la época seca.