

REGENERACION DE LA VEGETACION DE PÁRAMO DESPUES DE UN DISTURBIO AGRICOLA EN LA CORDILLERA ORIENTAL DE COLOMBIA

RECOVERY OF PARAMO VEGETATION AFTER AGRICULTURAL DISTURBANCE IN THE COLOMBIAN ORIENTAL CORDILLERA

Vilma Jaimes y Lina Sarmiento

*Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Facultad de Ciencias,
Universidad de los Andes, Mérida 5101, Venezuela.
E-mail: vilmdavi@col1.telecom.co, lsarmien@ula.ve.*

RESUMEN

Se estudió la sucesión secundaria luego del cultivo de papa en un páramo situado en la Cordillera Oriental de los Andes de Colombia. El objetivo principal fue conocer el ritmo de recuperación de la vegetación para determinar la duración óptima del descanso que permitiría restablecer la riqueza, la diversidad y la estructura del páramo. Se muestrearon seis edades sucesionales con tres réplicas por cada edad: 10 meses, 3 años, 6-8 años, 8-12 años, 12-15 años y páramo natural sin evidencias recientes de uso. Se analizaron los cambios sucesionales en la riqueza y diversidad de las comunidades y en la abundancia de las diferentes formas de vida. Se calcularon el porcentaje de reemplazo florístico y la distancia florística entre parcelas de edades consecutivas, como dos indicadores de la tasa sucesional. Los resultados muestran que la riqueza de especies aumenta linealmente a lo largo de la sucesión, alcanzando el máximo en el páramo regenerado. Las tasas de reemplazo florístico son altas y constantes a lo largo de la sucesión, mientras que la distancia florística tiende a disminuir, indicando una estructura de la vegetación cada vez más cercana a la del páramo natural. La secuencia de las especies se presenta en una forma ordenada, pudiéndose identificar con nitidez las especies pioneras (Ej. *Rumex acetosella* y *Agrostis humboldtiana*), intermedias (Ej. *Paspalum hirtum* y *Espeletia argentea*) y tardías (Ej. *Calamagrostis effusa* y *Espeletia grandiflora*). El aumento sucesional del grado de complejidad se refleja también en el éxito de un mayor número de formas de vida, dominando hacia el inicio de la sucesión las hierbas radicantes y las macollas, a medida que transcurre la sucesión van codominando las rosetas, macollas y arbustos. Al inicio de la sucesión se presenta un predominio de especies introducidas (Ej. *Rumex acetosella* y *Anthoxanthum odoratum*), cuya abundancia va disminuyendo a medida que transcurre el tiempo, para desaparecer después de 12 años de descanso. Un análisis mediante TWINSPLAN permitió clasificar las parcelas en cinco clases que se corresponden bastante bien con los grupos de diferentes edades sucesionales y hacer una caracterización de las variaciones estructurales de la comunidad vegetal. El tiempo mínimo necesario para recuperar una parte significativa de la vegetación sería de aproximadamente 12 años, cuando se presenta más del 90% de recuperación de la riqueza de especies nativas del páramo.

Palabras clave: páramo, sucesión, restauración, Andes, diversidad, formas de vida, reemplazo de especies, tasas sucesionales, Colombia.

ABSTRACT

The old field succession after potato crop abandonment, that takes place in a paramo situated in the Eastern Cordillera of the Colombian Andes, was studied. The aim was to analyse the dynamics of vegetation restoration and to estimate the optimal length of the fallow period that allows the restoration of paramo richness, diversity and structure. Six successional fallow periods were sampled: 10 months, 3 years, 6-8 years, 8-12 years, 12-15 years and natural paramo without evidence of recent use. The successional change in species richness and biodiversity was analysed as well as the abundance of the different life forms. The floristic turnover and floristic distance between plots with consecutive ages were calculated as two indicators of the rate of succession. The results show that the species richness increases linearly along the succession, reaching its maximum in the restored páramo. The rate of floristic turnover is high and constant along the succession but the floristic distance decreases progressively, indicating a community structure more and more close to the regenerated paramo. The sequence of species along the succession is very clear, with pioneer species (such as *Rumex acetosella* and *Agrostis humboldtiana*), intermediate successional species (like *Paspalum hirtum* and *Espeletia argentea*) and late successional species (such as *Calamagrostis effusa* and *Espeletia grandifolia*). The successional increase in structural complexity is also evidenced by the

REGENERACIÓN DE LA VEGETACIÓN DE PÁRAMO DESPUÉS DE UN DISTURBIO AGRÍCOLA

success of an increasing number of life-forms. Rhizomatous herbs and bunch grasses dominated the beginning of the succession, and progressively giant rosettes, bunch grasses and low shrubs become codominants. At the beginning of the succession most of the plant cover corresponds to introduced species, such as *Rumex acetosella* and *Anthoxanthum odoratum*, but during the succession their abundance decreases until their almost complete disappearance after 12 years. A TWINSPLAN analysis classified the plots in five groups, which match well with the successional ages of the plots. The minimum time required to restore a significant part of the paramo vegetation is approximately 12 years, when more than 90% of the natural paramo species richness is attained.

Key words: paramo, old field succession, recovery, Andes, diversity, life forms, species turnover, successional rate, Colombia

INTRODUCCION

En los páramos de los Andes de Colombia y Venezuela la producción tradicional de papa utiliza la práctica del descanso prolongado como estrategia de recuperación de la fertilidad de los suelos (Ferwerda 1987, Sarmiento y Monasterio, 1993). En el área de estudio el cultivo de papa involucra la roza de la vegetación natural, el arado con bueyes o tractor y las labores de siembra y cuidado del cultivo que usan agroquímicos intensivamente. Una vez recogida la cosecha el periodo de descanso oscila entre 3 y 20 años. Durante este periodo las parcelas son pastoreadas con ganado vacuno, principalmente durante los primeros 3-5 años y posteriormente con equinos hasta los 8 años. La tendencia actual, a medida que la presión de uso se intensifica, es a la introducción masiva de fertilizantes y otros insumos y a la reducción de los periodos de descanso, por lo que la sucesión no llega a regenerar el páramo.

El estudio de la sucesión secundaria es inseparable del estudio del disturbio, ya que este último es el que inicia la sucesión e influye en las condiciones bajo las cuales ésta ocurre. La frecuencia de disturbio puede tener efectos significativos en la respuesta de la comunidad debido a que la composición de especies cambia en el tiempo después del disturbio, y muchas especies requieren un intervalo largo para alcanzar la madurez reproductiva. La concepción de los disturbios como fuerzas que liberan espacios y que, por lo tanto, se oponen a la competencia, ha llevado al desarrollo de la hipótesis del **disturbio intermedio** (Connell 1978) la cual propone que una mayor diversidad se mantiene bajo un régimen intermedio de disturbio. Poco después de un disturbio grave llegan al espacio abierto los propágulos de unas pocas especies pioneras, que poseen mejores mecanismos de dispersión y más altas tasas de crecimiento (estrategia r), lo que les

permite dominar durante el inicio de la sucesión. Si los disturbios se producen con frecuencia, la composición florística estará dominada por estas especies pioneras y la diversidad del conjunto de la comunidad permanecerá baja. A medida que aumenta el intervalo entre las perturbaciones, aumentará también la diversidad, ya que habrá transcurrido el tiempo necesario para que otras especies invadan. Si la frecuencia de la perturbación es muy baja, la comunidad alcanzará el clímax, estado en el que la exclusión competitiva reduce la diversidad (Begon *et al.* 1995).

En este artículo se analizan los cambios en cobertura, diversidad de especies, formas de vida y estructura de la vegetación del páramo durante la sucesión secundaria luego de un disturbio agrícola originado por el cultivo de papa. Se busca conocer el ritmo de la recuperación para determinar la duración óptima del descanso que permitiría mantener una mayor riqueza y diversidad. De acuerdo a la hipótesis del disturbio intermedio esperamos mayores valores de riqueza y diversidad de especies en las etapas intermedias de la sucesión, cuando la mayoría de las especies han logrado colonizar sin que haya habido tiempo para una exclusión competitiva. También esperamos cambios estructurales y reemplazo de especies a medida que las formas de vida de crecimiento más lento se establecen.

METODOLOGIA

Area de estudio

El área de estudio se localiza en el Páramo de Cruz Verde, a 3200 m de altitud, en la jurisdicción del municipio de Choachí, departamento de Cundinamarca, Colombia (4°36' latitud Norte y 74°00' longitud Oeste). El uso actual de la tierra es principalmente el cultivo de papa y el levantamiento de ganado de doble propósito. Los suelos corresponden a Inceptisoles que se han

desarrollado a partir de cenizas volcánicas depositadas sobre arcillas (IGAC 1985).

La precipitación promedio anual es de 1254 mm y presenta un régimen monomodal de lluvias, con una estación lluviosa entre los meses de marzo a diciembre y un corto periodo seco entre los meses de enero y febrero. La temperatura media anual es de 8,4°C y varía mensualmente entre 6 a 10°C. La humedad relativa permanece durante todo el año por encima de 80% y presenta un promedio de 91,7%. La vegetación natural consiste en la comunidad de *Espeletia grandiflora* y *Calamagrostis effusa* (Lozano y Schnetter 1976).

Diseño del estudio

Se trabajó siguiendo una cronosecuencia en una misma unidad de suelo y clima. Se seleccionaron 18 parcelas con diferentes tiempo de sucesión, incluyendo una muestra de la comunidad original. Se escogieron 3 fincas, cada una con 6 edades sucesionales: 10 meses después de la cosecha, 3 años, 6-8 años, 8-12 años, 12-15 años y una parcela de páramo natural sin evidencias recientes de uso. En la elección se buscaron condiciones muy similares respecto a la historia pasada, intensidad de uso, tipos de suelo y topografía. Las edades de las parcelas fueron determinadas en entrevistas con los agricultores.

Cambios en la vegetación

Para analizar la cobertura de las especies y la estructura de la vegetación, se delimitaron tres sub-parcelas de un área de 10 x 10 m en cada una de las parcelas y por medio del método del cuadrado puntual (Greig-Smith 1983) se determinó la presencia/ausencia de cada especie en 100 puntos escogidos al azar. El número de puntos en los que la especie está presente sobre el número total de puntos muestreados, expresado en porcentaje, equivale a la cobertura de dicha especie. Con la información anterior se calculó la **Riqueza absoluta de especies**, el **Índice de Shannon** y la **Equidad** (Magurran 1988). Las diferencias entre edades sucesionales fueron comparadas utilizando ANOVAS de una vía y el test de Duncan para las comparaciones post hoc. Así mismo se agruparon las especies por forma de vida y se analizaron sus variaciones sucesionales comparando los valores promedios por edad sucesional.

La tasa sucesional o velocidad del proceso de cambio de la vegetación se analizó con dos enfoques (Sarmiento *et al.* 2003). El primero utiliza

índices de reemplazo florístico, bajo el supuesto de que la sucesión se produce por el reemplazo en el tiempo de unas especies por otras.

El índice de reemplazo florístico utilizado fue el de Shmida y Wilson (1985):

$$\beta_T = [g(H) + l(H)] / 2\alpha$$

donde B_T es el índice de reemplazo florístico, $g(H)$ es el número de especies ganadas en el periodo sucesional considerado, $l(H)$ es α el número de especies perdidas en dicho periodo y es el número promedio de especies. Este índice fue calculado entre todos los pares de parcelas con edades consecutivas y luego promediado. El segundo enfoque consiste en utilizar índices de distancia florística, partiendo del supuesto de que la sucesión se produce por variación en la abundancia de las especies y en la estructura de la comunidad, más que por aparición o desaparición de las especies. Para este segundo enfoque se calculó la distancia Euclidiana promedio entre parcelas de edades consecutivas (Pielou 1984):

$$d(j, k) = \sqrt{\sum_{i=1}^n (x_{ij} - x_{ik})^2}$$

donde i es cada una de las especies, j y k son las dos parcelas comparadas y x_i es la abundancia de cada especie.

Para visualizar la secuencia sucesional de las especies e identificar posibles indicadoras para cada edad se calculó el promedio ponderado de la abundancia por la edad y el rango de tolerancia (intervalo de confianza) para las especies más abundantes, utilizando las siguientes ecuaciones (Jongman *et al.* 1995):

$$w = \sum_{i=0}^n Y_i X_i / \sum_{i=0}^n Y_i$$

$$t = \sqrt{\sum_{i=0}^n Y_i (X_i - \mu)^2 / \sum_{i=0}^n Y_i X_i}$$

donde w es el promedio ponderado de la especie, Y_i es la abundancia de la especie en la parcela i , X_i es el tiempo de descanso de la parcela i y t es la tolerancia de la especie.

Otro aspecto que fue analizado fue el origen de las especies que intervienen en el proceso sucesional,

considerando la proporción de la cobertura total representada por especies nativas e introducidas para cada una de las edades sucesionales. La distinción se realizó con base en la clasificación de especies presentada por Verweij (1995).

La estructura de la vegetación fue analizada según el método de TWINSPAN (Hill *et al.* 1979) que realiza una clasificación de especies indicadoras de dos vías. Este análisis lleva a cabo una división política de los censos con base en la presencia de las especies, que son así mismo clasificadas gracias a su distribución. Estas especies son llamadas especies diagnóstico y son definidas como especies exclusivas o casi exclusivamente encontradas en un solo grupo (Jongman *et al.* 1995). Las comunidades están indicadas con un número romano y con los nombres de dos especies, la primera (especie diagnóstico) se encuentra exclusivamente en las parcelas que forman parte de la comunidad; la segunda especie tiene una alta abundancia y frecuencia en las parcelas de la comunidad. El análisis de TWINSPAN se realizó utilizando el programa PC-ORD, Versión 4.01, eliminando de la matriz de datos a las especies con coberturas menores al 0,5%.

RESULTADOS

Riqueza y Diversidad

El número total de especies registradas fue de 133, distribuidas en 29 familias de las cuales las mejor representadas, tanto en géneros como en especies, fueron las Asteraceae (25 especies) y Poaceae (17 especies). El menor número de especies promedio (19) se encontró en la edad de 10 meses y aumentó a un máximo de 42 especies en el páramo recuperado (Figura 1A).

Se presentaron diferencias significativas en el número de especies entre edades sucesionales (ANOVA, $p < 0,01$), con una tendencia a aumentar linealmente a lo largo de la sucesión y diferencias significativas entre los estadios iniciales y finales.

La diversidad y la equidad también aumentan con la edad sucesional pero con diferencias significativas únicamente entre los 10 meses y el resto de las edades (Figuras 1B y 1C). Esto nos indica que si bien el número de especies tiende a aumentar progresivamente, las relaciones de abundancia y dominancia entre las especies se mantienen bastante semejantes a partir de los 10 meses de sucesión.

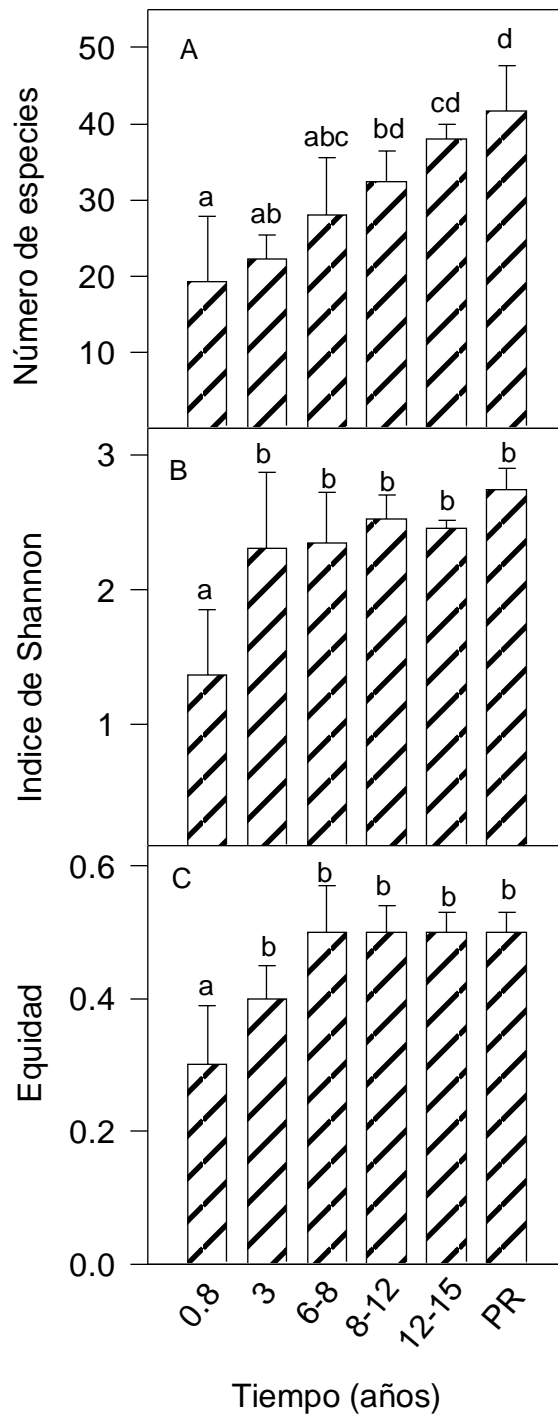


Figura 1. A) Riqueza, B) diversidad y C) equidad en parcelas con diferente tiempo de descanso. Valores promedio \pm 1 SD. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las edades según la prueba de Duncan ($p < 0,05$).

Tabla 1. Especies exclusivas de cada una de las edades sucesionales analizadas en el páramo de Cruz Verde, Colombia.

Edad	Número	Lista de especies exclusivas
10 meses	8	<i>Arenaria serpyllifolia</i> , <i>Cerastium</i> sp1, <i>Cerastium</i> sp2, <i>Eragrostis</i> sp., <i>Galinsoga</i> sp., <i>Lolium</i> sp., <i>Plantago</i> sp., <i>Stellaria recurvata</i> .
3 años	2	<i>Gamochaeta</i> af. <i>páramorum</i> y <i>Gnaphalium</i> sp.
6-8 años	3	<i>Agrostis breviculmis</i> , <i>GratSalvia palifolia</i> y <i>Veronica serpyllifolia</i>
8-12 años	1	<i>Pentacalia gracilis</i>
12-15 años	12	<i>Agrostis tolucensis</i> , <i>Castilleja integrifolia</i> , <i>Cladonia rangiferina</i> , <i>Cortaderia nitida</i> , <i>Gautheria hapalotrichia</i> , <i>Heteroscyphus polyblepharis</i> , <i>Huperzia</i> sp., <i>Hypnum amabile</i> , <i>Lycopodium</i> sp., <i>Lycopodium clavatum</i> , <i>Pentacalia</i> sp., <i>Pernettya hirta</i> .
Páramo recuperado	17	<i>Aragoa abietina</i> , <i>Campylopus</i> sp1, <i>Carex tristicha</i> , <i>Chusquea tessellata</i> , <i>Diplostephium phyllicoides</i> , <i>Diplostephium revolutum</i> , <i>Eryngium humile</i> , <i>Geranium santanderiense</i> , <i>Hypericum strictum</i> , <i>Leptodontium wallisii</i> , <i>Lobelia tenera</i> , <i>Oritrophium peruvianum</i> , <i>Pentacalia gynoxioides</i> , <i>Pentacalia nitida</i> , <i>Puya goudotiana</i> , <i>Puya nitida</i> y <i>Sphagnum magellanicum</i> .

Tasas sucesionales

La sucesión presentó una tasa de reemplazo florístico constante entre las etapas sucesionales estudiadas (Figura 2A), con un reemplazo promedio del 45% de las especies entre periodos consecutivos. Las especies exclusivas de cada etapa sucesional se encuentran listadas en la Tabla 1. Puede observarse que el número de especies exclusivas fue alto a los 10 meses, luego disminuyó y volvió a aumentar a partir de los 12 años, lo que indica la existencia de un grupo grande de especies exclusivamente pioneras o tempranas, un grupo más restringido de especies especializadas como intermedias y un grupo muy grande de especies exclusivas de los páramos recuperados. Cuando la tasa sucesional se analiza en función de los cambios en estructura de la comunidad (distancia florística) y no únicamente por la presencia o ausencia de las especies, se observa una tendencia a disminuir con el tiempo, con distancias florísticas mayores entre los 10 meses y los 3 años, que indican cambios importantes en la estructura de la comunidad y distancias mucho menores entre los 12 años y el páramo recuperado, lo que nos indica que la mayor parte del “camino sucesional” ya estaría recorrido después de 12 años.

Patrones sucesionales de las especies y formas de vida

En las primeras edades de la sucesión se reconocieron 5 formas de vida, incrementándose a

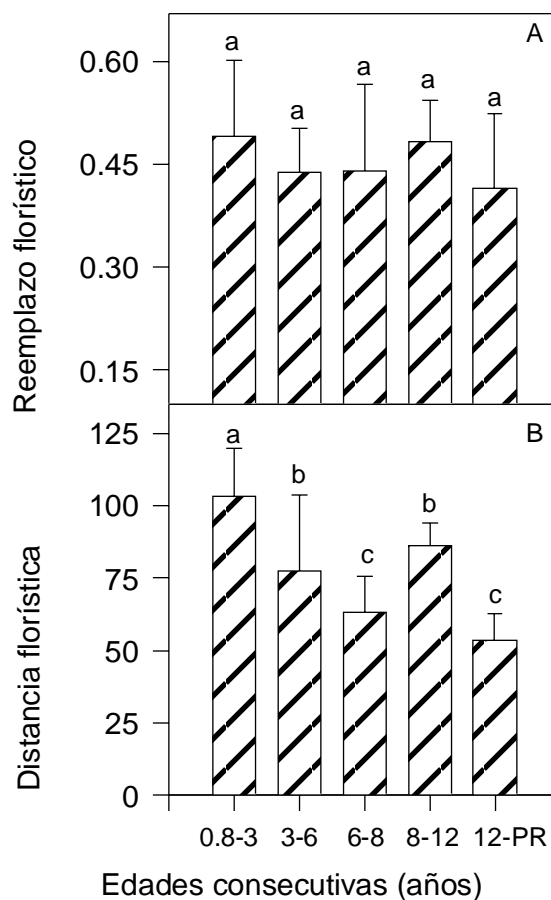


Figura 2. A) Tasa de reemplazo florístico y, B) distancia florística entre etapas consecutivas de la sucesión

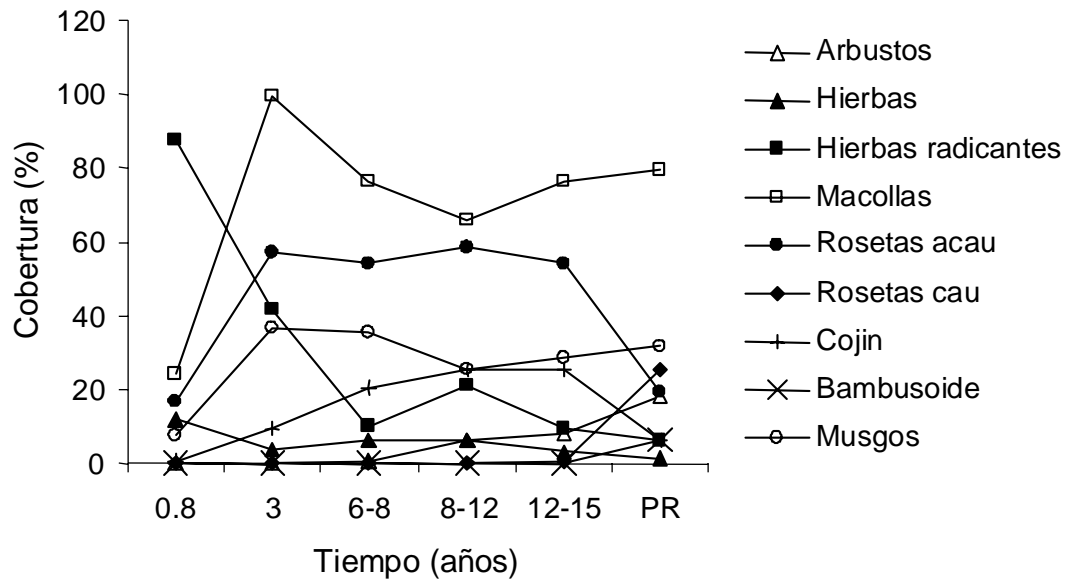


Figura 3. Cobertura de las distintas formas de vida a lo largo de la sucesión en el páramo de Cruz Verde, Colombia.

9 a partir de los 12-15 años (Figura 3). Nótese la presencia de musgos durante todo el desarrollo sucesional, con mayores valores promedio de cobertura en la edad de 3 años (37%) y en el páramo regenerado (32%), donde *Breutelia chrysea* es la especie que aporta mayor cobertura (Figura 4b). Las macollas están presentes con altos porcentajes de cobertura durante todas las edades sucesionales (Figura 3) y están representadas principalmente por gramíneas en las que hay un reemplazo de especies según la edad. A los 10 meses y a los 3 años los mayores porcentajes de cobertura lo aportan *Anthoxanthum odoratum* y *Agrostis humboldtiana* (Figura 4a). En las edades 6-8 y 8-12 años sigue siendo importante en cobertura *Anthoxanthum odoratum* y aumentan las especies *Paspalum hirtum* y *Agrostis trichodes* (Figura 4b). Al final de la sucesión y en las parcelas de páramo regenerado la mayor cobertura de las macollas la aportan las especies nativas *Calamagrostis effusa* y *Festuca dolichophylla* (Figura 4c).

La forma de roseta caulescente representada por la especie *Espeletia grandiflora* sólo está como adulto en el páramo regenerado (Figura 3 y 4). Las rosetas acaulescentes presentaron un promedio de cobertura más bajo al inicio y al final de la sucesión

y en las edades intermedias alcanzan valores similares (Figura 3). A esta forma de vida corresponden las especies *Espeletia argentea*, *Paepalanthus columbiensis*, *Acaena cylindristachya*, *Paepalanthus karstenii* y *Lachemilla aphanoides*.

Las especies *Hydrocotyle bonplandii* y *L. aphanoides* presentan el mismo comportamiento, con bajos porcentajes al inicio de la sucesión y con sus máximos a la edad de 3 años (9 y 11% respectivamente) para luego disminuir en las siguientes edades. *L. aphanoides* se presenta ocasionalmente en el páramo regenerado (Figura 4a). *E. argentea* comienza a aparecer a los 6 años y su máximo de cobertura lo alcanza a los 8 años (32%) para luego disminuir a 8% en el páramo regenerado. *A. cylindristachya* aparece a los 3 años y alcanza su máximo de cobertura (10%) a los 12 años para disminuir posteriormente al 2% (Figura 4b).

Como representante de la forma de vida bamusoide tenemos únicamente a *Chusquea tessellata*, la cual está presente exclusivamente en el páramo regenerado (Figura 3 y 4c). La dominancia de esta forma de vida en la fisonomía de la vegetación es indicadora de páramos húmedos (Cleef 1981).

Las plantas formadoras de cojines están representadas por un conjunto de especies que forman ya sea pequeños cojines o grandes masas compactas. Por ejemplo *Oreobolus venezuelensis*, *Arcytophyllum muticum* y *Geranium sibbaldioides*. Las formas en cojín están presentes en todas las edades pero son más importantes en las edades de 8-12 y 12-15 años, disminuyendo en importancia al final de la sucesión (Figura 3). *A. muticum*, alcanza el máximo de cobertura (22%) a los 12 años y *G. sibbaldioides* alcanza un 28% a los 6 años; en el páramo natural son especies muy escasas (Figura 4).

La forma de vida de las hierbas incluye las plantas no lignificadas en todos sus órganos, tanto aéreos como subterráneos, como: *Stellaria recurvata*, *Stachys elliptica*, *Halenia asclepiadae*, *Bidens triplinervia*. Constituye la forma de vida dominante en el inicio de la sucesión (Figuras 3 y 4A). La especie *Melilotus* sp. solo está presente en las edades de 10 meses y 3 años donde alcanza un porcentaje máximo de cobertura de 13% (Figura 4A). Esta especie no es común en la sucesión y solo presentó alta cobertura en una de las fincas en donde había sido sembrada manualmente por el agricultor.

Las hierbas radicantes incluyen las plantas que crecen extendiendo los tallos rasantes sobre el suelo y/o con rizomas o estolones bajo los primeros centímetros del suelo como *Rumex acetosella*, *Sysirinchium jamesonii*, *Carex pygmaea*, *Carex bonplandii* y *Rhynchospora macrochaeta*. Es notoria su mayor abundancia al inicio de la sucesión, en la edad de 10 meses, donde alcanzan coberturas de más del 80% (Figura 3 y 4A). *Rumex acetosella* es la especie que alcanza mayor cobertura, con un promedio de 87% a la edad de 10 meses para luego disminuir drásticamente a 24% a los 3 años y posteriormente desaparecer (Figura 4A).

La cobertura de los arbustos es más importante en el páramo recuperado (Figura 3), los pocos contactos evaluados a los 10 meses corresponden a retoños de sepas que permanecen después del arado, como fue el caso de *Ageratina gracilis* y *Pentacalia vaccinioides*. En este grupo están plantas como *Pernettya prostrata*, *Aragoa abietina*, *Hypericum juniperinum*, *H. goyanesii*, *Arcytophyllum nitidum*, los cuales sólo incrementan su cobertura a más del 20% en el páramo recuperado (Figura 3).

Los líquenes presentaron porcentajes muy bajos de cobertura, estando presentes al final de la sucesión (Figura 3).

Promedios ponderados y tolerancia

En la Figura 5 se observa la distribución de las 36 especies más abundantes ordenadas de acuerdo a sus promedios ponderados. El valor promedio de cada especie indica la edad en la que su abundancia es mayor y la tolerancia la dispersión entorno a esta edad. Entre las especies que tienen un rango de tolerancia pequeño se encuentran *Arenaria serpypholia*, *Eragrostis* sp., *Melilotus* sp. y el musgo *Dydimodum* sp. como posibles indicadores de sucesión temprana. *Espeletia*

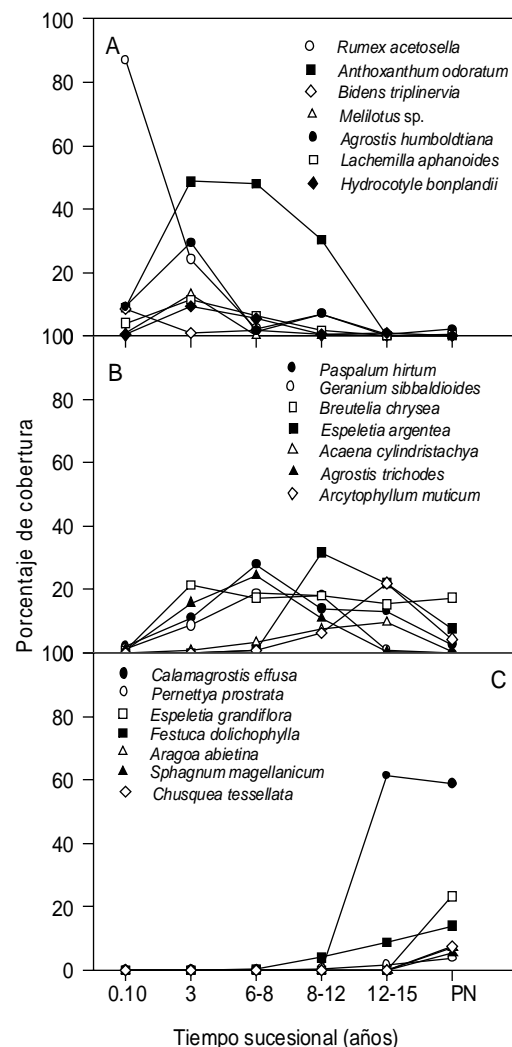


Figura 4. Dinámica sucesional de la cobertura de especies a) tempranas, b) intermedias y c) tardías.

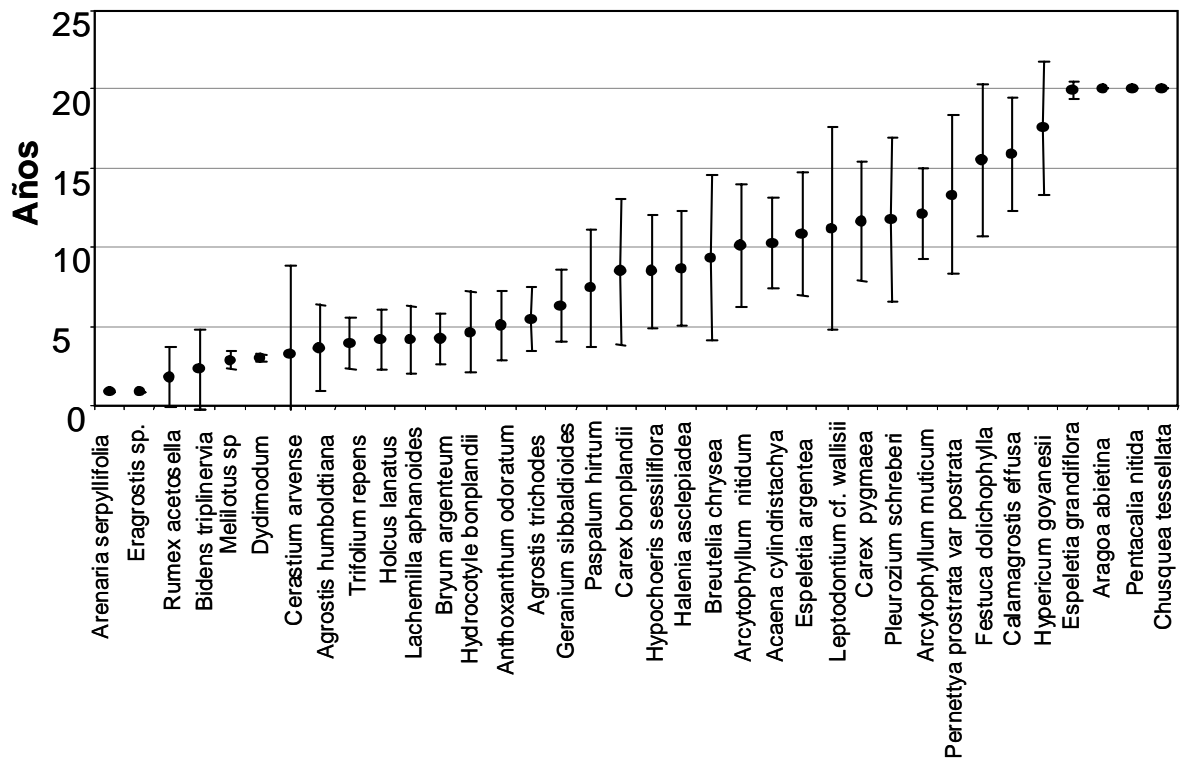


Figura 5. Promedios ponderados y tolerancia de las principales especies del páramo de Cruz Verde, Colombia.

grandiflora, *Aragoa abietina*, *Pentacalia nitida* y *Chusquea tessellata* podrían ser indicadoras del páramo recuperado.

Las especies con más amplia tolerancia fueron *Cerastium arvensis*, los musgos *Leptodontium cf. wallisii*, *Breutelia chrysea* y *Pleurozium schreberi*.

Especies nativas e introducidas

En la Figura 6 se observa el predominio de especies introducidas al inicio de la sucesión, las cuales van disminuyendo progresivamente hasta desaparecer a partir de los 12 años. Entre estas especies, las que presentan mayor cobertura son *Rumex acetosella* y *Anthoxanthum odoratum*. El disturbio agrícola abre una importante posibilidad para la invasión de estas especies, las cuales pueden clasificarse como estrategias r, con gran capacidad colonizadora y competitiva, lo que las convierte en excelentes pioneras en relación con las especies nativa.

Clasificación de la vegetación

Los resultados del análisis de clasificación

utilizando TWINSpan se presentan en el Anexo 1 que muestra la secuencia de las divisiones correspondientes a cada etapa sucesional. En total se formaron 5 grupos con patrones semejantes. Hacia la derecha se encuentran las parcelas de menor edad sucesional que corresponden a parcelas con 10 meses (0,8 años) después de la cosecha del cultivo de papa (E0,8-1, E0,8-2, E0,8-3) y una de las réplicas con 3 años de edad (E3-2). En posición opuesta, al extremo izquierdo se encuentran las parcelas con mayor edad sucesional.

Existen también especies que muestran una distribución muy dispersa, lo que da como resultado frecuencias muy bajas. En total 34% de las especies tienen una frecuencia de 1 (especies únicas). Los grupos florísticos creados por el análisis según el gradiente de edad sucesional y de vegetación con especies tardías a vegetación más temprana son los siguientes:

I *Calamagrostis effusa*-*Espeletia grandiflora*.
Edades: EPR-2, EPR-3

Este grupo está integrado por dos muestras de las parcelas consideradas como páramo recuperado. Corresponde a la comunidad dominante

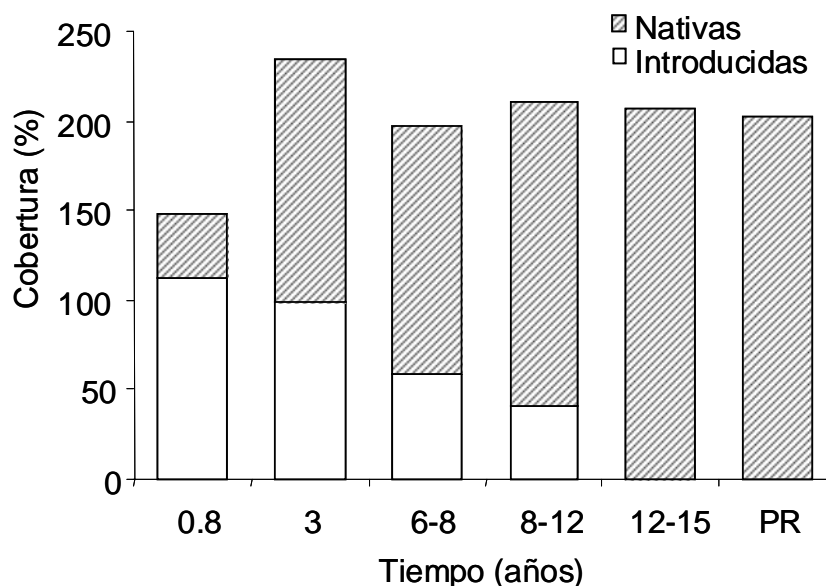


Figura 6. Proporción de la cobertura total de las especies nativas e introducidas para cada una de las edades sucesionales.

de *Espeletia grandiflora* y *Calamagrostis effusa* descrita por Lozano y Schnetter (1976) en el páramo de Cruz Verde. El mayor porcentaje de cobertura lo aportan las especies *Calamagrostis effusa* (65%) y *Espeletia grandiflora* (17%), le siguen en importancia el musgo *Breutelia chrysea*, *Chusquea tessellata*, *Festuca dolichophylla*, *Aragoa abietina* y *Arcytophyllum muticum*.

II *Calamagrostis effusa-Espeletia argentea.*
Edades: E12-1, E12-2, E12-3, EPR-1.

Corresponde a las tres parcelas con edades entre 12-15 años y a una de las réplicas de páramo regenerado. La especie *Calamagrostis effusa* aporta el mayor porcentaje de cobertura (58%) seguida por *Espeletia argentea* (22%). También están presentes *Arcytophyllum muticum*, *Festuca dolichophylla*, *Breutelia chrysea*, *Paspalum hirtum*, *Acaena cylindristachya* y *Carex pygmaea*.

III *Espeletia argentea-Anthoxanthum odoratum.*

Edades: E8-1, E8-2, E8-3.

Las parcelas de este grupo presentan entre 8 y 12 años de edad sucesional. El mayor porcentaje de cobertura lo aportó la especie *Espeletia argentea* (32%) seguida por *Anthoxanthum odoratum* (30%). Otras especies que aparecen son: *Geranium sibbaldioides*, el musgo *Breutelia chrysea* sigue siendo importante en cobertura así

como *Paspalum hirtum*, *Arcytophyllum muticum* y *Acaena cylindristachya*.

IV *Anthoxanthum odoratum-Agrostis trichodes.*

Edades: E3-3, E6-1, E6-2, E6-3, E3-1.

En este grupo están presentes las parcelas de 6-8 años de sucesión y dos réplicas de la edad de 3 años. La vegetación en estas edades está dominada por pastos y hierbas rasantes con alta cobertura total. Los mayores porcentajes de cobertura corresponden a las especies *Anthoxanthum odoratum* (55%) y *Agrostis trichodes* (23%). Le siguen en importancia *Paspalum hirtum*, *Breutelia chrysea*, *Geranium sibbaldioides*, *Lachemilla aphanoides*, *Hydrocotyle bonplandii*, *Rumex acetosella* y *Trifolium repens*.

V *Rumex acetosella-Agrostis humboldtiana.*

Edades: E0.8-1, E0.8-2, E0.8-3, E3-2.

Las parcelas de este grupo corresponden al inicio de la sucesión secundaria, con edades de 10 meses después de la cosecha del cultivo de papa. También quedó incluida una réplica de la edad de 3 años. Las especies diagnóstico para esta edad son *Rumex acetosella* que aporta el 75,3% de cobertura y *Agrostis humboldtiana* con 24,8%. También aparecen *Anthoxanthum odoratum*, *Melilotus* sp., *Bidens triplinervia*, *Lachemilla aphanoides* y *Trifolium repens*.

DISCUSION

Riqueza, diversidad e invasión a lo largo de la sucesión

La riqueza de especies, la diversidad evaluada con el índice de Shannon y la equidad mostraron una tendencia a aumentar a lo largo de la sucesión. De los tres parámetros el que tarda más tiempo en reestablecerse es la riqueza, la cual solo alcanza valores comparables a los del páramo recuperado después de 8 a 12 años de sucesión. Este resultado nos lleva a pensar que si el sistema de manejo funciona con periodos de esta duración pudiera conservarse la riqueza de especies del ecosistema. Sin embargo, es necesario considerar si se trata de especies nativas o introducidas ya que estas últimas son especies más cosmopolitas, mucho menos interesantes desde el punto de vista de la conservación de la biodiversidad. En este sentido podemos observar que aunque la diferencia en riqueza entre parcelas de edad intermedia (6 a 8 años) y tardías (8 a 15 años) no es estadísticamente significativa, la riqueza de especies nativas solo se recupera luego de 12 a 15 años de sucesión.

En las edades tempranas e intermedias dominan en abundancia las especies introducidas, las cuales colonizan rápidamente ambientes bajo disturbio. El menor éxito de las colonizadoras nativas frente a las introducidas nos permite especular sobre el ecosistema páramo como un sistema natural sometido probablemente a una baja frecuencia de disturbios, tal vez por la ausencia de grandes herbívoros y/o por la escasa influencia humana en escalas evolutivas de tiempo. Una tendencia prácticamente idéntica con respecto a la abundancia de especies introducidas y nativas fue encontrada en los páramos venezolanos por Sarmiento *et al.* (2003). Una de las consecuencias directas del disturbio agrícola sería entonces abrir espacios para la invasión de estas especies exógenas, las cuales son progresivamente desplazadas por especies nativas, menos competitivas desde el punto de vista de la colonización y ocupación de espacios vacíos pero con mejores adaptaciones a las condiciones ambientales del páramo.

Tasas sucesionales

En la literatura es común encontrar la afirmación de que el ecosistema páramo presenta bajas tasas de regeneración después de que es sometido a disturbios como el fuego, el pastoreo o

la agricultura, debido a las lentas tasas de crecimiento de sus especies (Janzen 1973, Horn 1989, Luteyn 1992, Hofstede *et al.* 1995). En este trabajo vemos como en un periodo de tan solo 12 a 15 años logra regenerarse en buena medida la estructura y diversidad del ecosistema natural, aunque persisten algunas diferencias con respecto al páramo considerado como recuperado, el cual presenta una fisonomía con mayor dominancia de formas arbustivas y rosetas caulescentes gigantes. El análisis realizado de las tasas sucesionales indica que después de 12 a 15 años de sucesión aun se requiere un reemplazo florístico de 41% de las especies para llegar a la composición del páramo regenerado. Sin embargo, la distancia florística o euclidiana entre las parcelas de 12 a 15 años y el páramo recuperado es la menor de todas, lo que indica que estructuralmente la sucesión después de este periodo se acerca al ecosistema recuperado. Esto implicaría una tasa sucesional relativamente rápida, contrariamente al paradigma actual de tasas de regeneración lentas en ecosistemas de alta montaña. En los páramos venezolanos, Sarmiento *et al.* (2003), llegan a una conclusión similar estudiando una sucesión secundaria después de disturbio agrícola.

Otro aspecto interesante al analizar la tasa de sucesión es que si bien hay un reemplazo florístico siempre muy alto y constante a lo largo del tiempo, la distancia florística, que nos indica cambios en la estructura de la comunidad, presenta una tendencia a disminuir a lo largo de la sucesión. La tasa de reemplazo florístico es muy sensible a las especies raras (de baja frecuencia), cuya presencia puede obedecer a factores tanto aleatorios como a condiciones específicas de las parcelas y del muestreo. En este sentido la distancia euclidiana nos parece un mejor indicador de la tasa sucesional que el reemplazo florístico.

Reemplazo de especies y formas de vida

La secuencia de las especies durante la sucesión se presenta en una forma muy ordenada, pudiéndose identificar con nitidez las especies pioneras, intermedias y tardías. Igualmente, Moreno y Mora-Osejo (1994) en un páramo de la región de Tausa, también en la Cordillera Oriental de Colombia, encontraron que las primeras fases sucesionales luego de un cultivo están caracterizadas por el establecimiento de especies pioneras como *Rumex acetosella*, *Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis trichodes* y *Holcus lanatus*.

En parcelas de tres años aparecen *Lachemilla* sp., *Calamagrostis effusa*, *Hypochoeris radicata* y *Espeletia argentea*. En barbechos de quince años las plantas colonizadoras tienden a desaparecer y predominan las especies del páramo natural como *Rhynchospora aristata*, *Calamagrostis effusa* e *Hypericum mexicanum*. Ferwerda (1987) en el páramo de Laguna Verde, también en el mismo sector de la Cordillera Oriental de Colombia, menciona la presencia de *Rumex acetosella* y *Lachemilla* sp. como especies pioneras. Después aparece el pasto *Anthoxanthum odoratum*, luego a los 4-7 años siguen las fases con *Agrostis trichodes*, *Geranium sibbaldioides* y *Espeletia argentea* y los arbustos *Hypericum juniperinum* e *Hypericum mexicanum*, *Pernettya prostrata* y *Pernettya hirta*. Este autor estima que se requieren alrededor de 70 años después de la cosecha de papa para que se restablezca la vegetación natural de páramo con frailejones de *Espeletia barclayana*, *Espeletiopsis corymbosa* y las macollas de *Calamagrostis effusa* y para que una parcela alcance la fisonomía de la vegetación natural deben transcurrir por lo menos 15 años. En Venezuela, en el páramo de Gavidia, con una estación seca más marcada, Sarmiento *et al.* (2003) encuentran que *Rumex acetosella* es también la principal especie pionera, pero a diferencia de los estudios realizados en Colombia, permanece como especie dominante durante los primeros seis años de sucesión, y solo posteriormente comienzan a dominar progresivamente las rosetas caulescentes y arbustos característicos del páramo, con una abundancia mucho menor de gramíneas en macolla que en los páramos colombianos.

Nuestros resultados indican que el acortamiento del tiempo de descanso por debajo de los 10 años podría llevar a la desaparición de numerosas especies de páramo como las hierbas *Castilleja integrifolia*, *Pentacalia* sp., *Pentacalia abietina*, *Eryngium humile*, *Lobelia tenera*, *Oritrophium peruvianum*, *Orthrosanthus chimboracensis*, *Puya goudotiana*, *Puya nitida*, la Cyperacea *Carex tristicha*, las gramíneas *Calamagrostis effusa*, *Agrostis toluensis*, *Festuca dolichophylla*, *Chusquea tessellata* y *Cortaderia nitida*, los arbustos *Aragoa abietina*, *Arcytophyllum muticum*, *Diplostephium phyllicoides*, *Diplostephium revolutum*, *Pentacalia gynoxioides*, *Pentacalia nitida*, *Pernettya hirta* y *Gautheria hapalotrichia*, la roseta caulescente *Espeletia grandiflora*, la

hepática *Heteroscyphus polyblepharis*, los musgos *Hypnum* sp., *Rhacocarpus parparascens* y *Sphagnum magellanicum*, los licopodios *Huperzia* sp., *Lycopodium* sp., *Lycopodium clavatum* y el líquen *Cladonia rangiferina*.

La sucesión no solo implica un aumento en el número de especies sino también en el número de formas de crecimiento y en la abundancia de las formas de vida que tienen adaptaciones específicas al ambiente páramo. Las rosetas acaules y caulescentes, las macollas y los arbustos se presentan como formas de alta especialización en la captura de nutrientes, mecanismos de protección de los meristemas, acumulación de necromasa en pie y liberación lenta de nutrientes (Monasterio y Sarmiento 1991, Rada 1993, Meinzer *et al.* 1994) y son las formas de vida que progresivamente dominan en la sucesión. Sin embargo, la mayoría de las especies de estas formas de vida tienen bajas tasas de crecimiento, lo que impide su dominancia en las etapas tempranas de la sucesión. Probablemente los mecanismos de dispersión de estas especies también estén limitando su establecimiento.

Mecanismos sucesionales

Si analizamos los resultados de la recuperación de la vegetación a luz de la teoría del disturbio podemos constatar que la hipótesis del disturbio intermedio en este caso no se cumple ya que la mayor riqueza no se encuentra en etapas intermedias sino al final de la sucesión. La baja riqueza inicial puede explicarse por la presencia de solo pocas especies con características de pioneras, luego a medida que llegan las especies de páramo la riqueza va aumentando. Tampoco existen muchas especies especializadas en las etapas intermedias, lo cual tiene como consecuencia que la máxima riqueza no se produce por superposición de tempranas, intermedias y tardías sino cuando progresivamente las especies de páramo logran llegar y establecerse. Nuevamente pareciera que no hay un pool suficientemente grande de especies con adaptaciones a las condiciones iniciales o intermedias que pudiera permitir una mayor riqueza en etapas intermedias de menor exclusión competitiva.

Los cambios florísticos pueden ser explicados como una función de los rasgos diferenciales de las historias de vida (tiempo de llegada y tasa de crecimiento) y de la capacidad diferencial de las especies sucesionales tardías a tolerar las

REGENERACIÓN DE LA VEGETACIÓN DE PÁRAMO DESPUÉS DE UN DISTURBIO AGRÍCOLA

condiciones iniciales del ambiente. Los cambios en la estructura de la comunidad y del ecosistema están orientados a la acumulación de energía como necromasa acumulada en pie y reciclaje de nutrientes más rápido favorecido por la asociación con micorrizas (Montilla *et al.* 1992, 2002).

El descanso largo no solamente implica una recuperación de la fertilidad del suelo sino que también conlleva una serie de beneficios para la estabilidad ecológica del ecosistema ya que crea un mosaico de etapas sucesionales que favorecen la regeneración y aumentan la diversidad del páramo. Además permite la existencia de una alta heterogeneidad espacial dando como resultado una alta diversidad de especies, funcional y del paisaje.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico CDCHT de la Universidad de los Andes por el financiamiento otorgado a este proyecto (C-772-95-01-E). A David Rivera, Orlando Vargas y Luis Daniel Llambí por sus aportes conceptuales que enriquecieron la discusión de los resultados. A Edgar Linares por su ayuda en la determinación del material de briofitos y a las familias del páramo de Cruz Verde que de una forma desinteresada compartieron sus labores diarias y nos permitieron trabajar en sus fincas.

LITERATURA CITADA

- BEGON, M., J.L. HARPER y C.R. TOWNSEND. 1995. Ecología. Individuos, Poblaciones y Comunidades. Ediciones Omega. Barcelona.
- CLEEF, A. M. 1981. The vegetation of the paramos of the Colombian Cordillera Oriental. Dissertationes Botanicae 61. J. Cramer, Vaduz.
- CONNELL J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- FERWERDA, W. 1987. The influence of potato cultivation on the natural bunchgrass páramo in the Colombian Cordillera Oriental. Internal Report No. 220. Hugo de Vries Laboratory. Department of Palynology and Palaeo/Actuo-Ecology. University of Amsterdam.
- GREIG-SMITH, P. 1983. Quantitative plant ecology. University of California. Great Britain.
- HILL, M.O. 1979. TWINSPAN-FORTRAN Program for Arranging Multivariate Data in an Ordered two way table by classification of the individuals and the Attributes. Cornell University, Department of Ecology and Systematics, Ithaca, New York.
- HOFSTEDÉ, R.G., M.X. MODRAGON y C.M ROCHA.

- 1995 Biomass of grazed, burned and undisturbed páramo grasslands, Colombia. Aboveground vegetation. *Arctic and Alpine Research* 27:1-12.
- HORN, S.P. 1989. Post-fire vegetation development in the Costa Rica páramos. *Madroño* 36:93-114.
- INSTITUTO GEOGRAFICO AGUSTIN CODAZZI (IGAC). 1985. Estudio general de suelos del oriente de Cundinamarca y municipio de Umbita (Boyacá). Bogotá. Subdirección Agrología.
- JANZEN, D. 1973. Rate of regeneration after tropical high elevation fire. *Biotropica* 5:117-122
- JONGMAN, R., C. TER BRAAK y O. VAN TONGEREN. 1995. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press.
- LOZANO, G. y R. SCHNETTER. 1976. Estudios ecológicos en el Páramo de Cruz Verde, Colombia. II. Las comunidades vegetales. *Caldasia* 11(54): 54-68.
- LUTEYN, J.L. 1992. Páramos: why study them?. Pp. 1-14, *in* Balslev, H. y Luteyn, J.L. (eds): Paramos: an Andean ecosystem under human influence. Academic Press, Londres.
- MAGURRAN, A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- MEINZER, F.C., G. GOLDSTEIN y P.W. RUNDEL. 1994. Comparative water relations of tropical alpine plants. Pp. 61-76, *in* Rundel, P.W., Smith, A.P. y Meinzer, F. (Eds): Tropical Alpine Environments: Plant form and function. Cambridge University Press. Cambridge.
- MONASTERIO, M. y L. SARMIENTO. 1991. Adaptive radiation of Espeletia in the cold Andean tropics. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 387-391.
- MONTILLA, M., R. A. HERRERA y M. MONASTERIO. 1992. Micorrizas vesículo-arbusculares en parcelas que se encuentran en sucesión-regeneración en los Andes tropicales. *Suelo y Planta* 2: 59-70.
- MONTILLA, M., R. A. HERRERA y M. MONASTERIO. 2002. Influencia de los períodos de descanso sobre la distribución vertical de raíces, micorrizas va y pelos radicales en páramos andinos venezolanos. *Ecotropicos* 15(1): 85-98.
- MORENO, O.C. y L.E. MORA-OSEJO. 1994. Estudio de los agroecosistemas de la región de Sabaneque (Municipio de Tausa, Cundinamarca) y algunos de sus efectos sobre la vegetación y el suelo. Pp. 563-5582, *in* Estudios ecológicos del Páramo y del Bosque Altoandino, Cordillera Oriental de Colombia. T II. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.
- PIELOU, E. 1984. The interpretation of ecological data: A primer on classification and ordination. John Wiley and Sons. New York.
- RADA, F. 1993. Respuesta estomática y asimilación de CO₂ en plantas de distintas formas de vida a lo largo de un gradiente altitudinal en la alta montaña tropical venezolana. Tesis de doctorado. Postgrado de Ecología

