

LUIS EDUARDO MORA-OSEJO
HELMUT STURM
EDITORES

**ESTUDIOS ECOLOGICOS
DEL PARAMO Y DEL
BOSQUE ALTOANDINO
CORDILLERA ORIENTAL
DE COLOMBIA**

Tomo II

ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FISICAS Y NATURALES
COLECCION JORGE ALVAREZ LLERAS No. 6

10cm

III-93
Mergara
ETA.
Taller Botánico

ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FISICAS Y NATURALES
COLECCION JORGE ALVAREZ LLERAS No. 6



**ESTUDIOS ECOLOGICOS
DEL PARAMO Y DEL
BOSQUE ALTOANDINO
CORDILLERA ORIENTAL
DE COLOMBIA**

Tomo II

**Luis Eduardo Mora-Osejo
Helmut Sturm
*Editores***

***Prólogo:*
Santiago Díaz-Piedrahita**

SANTAFE DE BOGOTA, D.C.
1995

© **Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**
Cra. 3A No. 17-34, Piso 3o. - Apartado 44763 - Fax (571) 2838552
E. Mail acefyn@colciencias.gov.co
Segunda Edición, 1995 - Santafé de Bogotá, D.C. - Colombia

Reservados todos los derechos. Este libro no puede ser reproducido total o parcialmente sin autorización.

Presidente de la Academia: Luis Eduardo Mora Osejo
Director de Publicaciones: Santiago Díaz-Piedrahita
Comité Editorial: Eduardo Brieva Bustillo
Gonzalo Correal Urrego
Hernando Dueñas Jiménez
Hernando Groot Lievano
Gerardo Pérez Gómez
Carlos Eduardo Vasco Uribe

Clasificación Dewey: CDD 581.526.4

Materias: Páramos - Colombia; Bosques-Colombia; Ecología;
Cordillera Oriental; Colombia.

ISBN 958 - 9205 - 08 - 0 (Obra completa)
958 - 9205 - 09 - 7 (Tomo I)
958 - 9205 - 10 - 0 (Tomo II)

Autoedición e Impresión:
EDITORA GUADALUPE LTDA
Apartado 29765 - Tel.: 2690532
Printed in Colombia - Impreso en Colombia

Estudio morfológico del sistema radical de plantas del páramo y del bosque altoandino

Adriana Sierra Escobar*
Luis Eduardo Mora-Osejo**

RESUMEN

Se describen los sistemas radicales de 24 especies de plantas del páramo y del bosque alto andino procedentes de la región del páramo El Granizo. Se analizan las relaciones entre los sistemas caulinar y radical y se proponen varios modelos de relaciones topológicas. Para el estudio se empleó el método de observación mediante excavaciones y extracción de monolitos. Se presentaron dos sistemas generales: alorrícico y homorrícico secundario, con predominio del primero. La mayoría de las especies examinadas presentan raíces cladógenas, que facilitan la continuidad vegetativa y el desplazamiento paulatino de los brotes de innovación. La disposición de la mayoría de las raíces es superficial, en respuesta a los factores ambientales.

INTRODUCCION

La arquitectura primaria de los sistemas radicales está genéticamente condicionada, aunque puede ser secundariamente modelada por las condiciones am-

* Licenciada en Biología. Universidad Pedagógica Nacional. Magistrada en Saneamiento y Desarrollo Ambiental, Pontificia Universidad Javeriana. Participante en el Programa de investigación "Estudios Ecológicos comparados del páramo y del bosque alto andino" de la Universidad Nacional de Colombia.

** Dr. rer. nat. Profesor Titular, Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.

bientales. De acuerdo con GOEBEL (1928-1933), los sistemas radicales de las plantas son de dos tipos principales, alorríco y homorríco. Los sistemas alorrícos provienen de embriones bipolares provistos de un polo o meristema apical que da origen a la raíz y de un polo o meristema apical caulinar que origina el vástago. Los dos polos o meristemas mencionados son totalmente independientes. En contraste los sistemas homorrícos provienen de embriones monopolares en los cuales el único meristema apical presente es el caulinar. No existe un meristema radical independiente y todas las raíces se originan del sistema del vástago. Posteriormente TROLL (1935-1943) introduce el concepto de homorríca secundaria para referirse al sistema radical de plantas con sistemas radicales alorrícos en las etapas tempranas del desarrollo que luego, por suspensión del crecimiento de la raíz principal, se tornan homorrícas, como sucede en las angiospermas monocotiledóneas. La definición propuesta por GOEBEL (op cit), para homorríca, corresponde a la homorríca primaria que se presenta en los Pteridofitos. Como puede verse, la morfología de los sistemas radicales está determinada por las relaciones topológicas de las raíces en la planta y por la ontogenia de las mismas.

El objetivo del presente estudio es contribuir al conocimiento de la morfología de los sistemas radicales de plantas del páramo y del bosque altoandino, localizados en diferentes ambientes y comunidades de la región del páramo El Granizo. En particular, se trata también de encontrar cuales son las relaciones que existen entre la arquitectura del sistema caulinar y el sistema radical de cada una de las especies estudiadas. El conocimiento de estas relaciones contribuye además a complementar la información sobre la estructura de la vegetación. El conocimiento de los sistemas radicales en relación con los sistemas de vástago contribuyen a entender la dinámica de las comunidades vegetales. Los resultados pueden ser tomados como base para definir modelos de supervivencia, estrategias de regeneración, planear adecuadamente estudios de biomasa y productividad, etc.

METODOLOGIA

La investigación se realizó en la región de Monserrate, concretamente en las comunidades naturales altoandinas del páramo El Granizo. La zona se localiza a 3200 m.s.n.m., presenta una temperatura media de aprox. 8.4 grados centígrados y una precipitación anual de aproximadamente 1200mm.

La metodología seguida consistió en extraer monolitos (bloques de suelo) de diferentes tamaños según el porte de la planta, sometimiento a un proceso de lavado, durante el cual se observa la distribución de las raíces en el sustrato y se registran las estructuras y/o las características especiales del sistema radical. Tras el proceso de lavado de la raíz, se registran datos cuantitativos de las siguientes variables: longitud del vástago, diámetro de la corona, longitud radical, de la raíz principal y de las raíces de primer orden y de segundo orden, así mismo se anotan el diámetro de la raíz principal y el de las de primer orden, profundidad máxima de las raíces y la extensión radicular. Finalmente se dibuja

de un ejemplar seleccionado tanto el vástago como el sistema radical. El área de cada uno de los cuadrados de la cuadrícula que aparece en algunos dibujos equivale a 1 cm².

Para cada especie estudiada se efectuó un reconocimiento preliminar para lo cual se extrajeron monolitos y se los sometió al proceso de lavado con el fin de determinar la longitud y profundidad de la raíz de acuerdo con el tamaño de la parte aérea. De esta manera se definió el tamaño de los monolitos que finalmente se sometieron a estudio. Además, se realizaron observaciones directamente en el campo, mediante excavaciones superficiales y profundas.

Las especies estudiadas fueron las siguientes:

- Aragoa cupressina* H.B.K. (SCROPHULARIACEAE)
- Arcytophillum nitidum* (H.B.K.) Schl. (RUBIACEAE)
- Befaria resinosa* L. (ERICACEAE)
- Calamagrostis effusa* (H.B.K.) Steud. (GRAMINAE)
- Chusquea scandens* Kunth (GRAMINAE)
- Chusquea tesellata* Munro (GRAMINAE)
- Clethra fimbriata* H.B.K. (CLETHRACEAE)
- Digitalis purpurea* L. (SCROPHULARIACEAE)
- Diplostephium philycoides* (H.B.K.) Wedd. (COMPOSITAE)
- Drimys granadensis* Hieron. (WINTERACEAE)
- Epidendrum chionium* Linley (ORCHIDACEAE)
- Espeletia grandiflora* H.B.K. (COMPOSITAE)
- Espeletiopsis corymbosa* (H. et B.) (H. & B.) Cuatr. (COMPOSITAE)
- Gaultheria anastomosans* (L.f.) H.B.K. (ERICACEAE)
- Macleania rupestris* (H.B.K.) A.C.S. (ERICACEAE)
- Paepalanthus alpinus* Koern. (ERIOCAULACEAE)
- Pentacalia ledifolia* (H.B.K.) Cuatr. (COMPOSITAE)
- Pinus patula* Schlecht. & Cham. (PINACEAE)
- Puya nitida* Mez. (BROMELIACEAE)
- Rynchospora paramorum* Mora (CYPERACEAE)
- Rumex acetosella* L. (POLYGONACEAE)
- Solanum tuberosum* L. (SOLANACEAE)
- Vaccinium floribundum* Sleumer (ERICACEAE)
- Weinmannia tomentosa* L.f. (CUNNONIACEAE)

RESULTADOS

Los datos numéricos que aparecen en las tablas están dados en centímetros.

Aragoa cupressina H.B.K. (Figura 1)

COMUNIDAD: Cordón de ericaceas

FAMILIA: Scrophulariaceae

SUSTRATO: Suelos poco profundos, franco arenosos

EJEMPLAR NUMERO	1	2	3	4	5	6	7
FECHA	Febrero 2 de 1991						Dic 8/90
LONG. PARTE AEREA	0.9	0.8	2.5	1.4	3.7	4.5	30.5
LONG. RADICAL	8.8	2.0	5.0	6.5	8.0	8.0	27.5
LONG. RAIZ PRINCIPAL	8.8	1.0	3.2	6.5	3.5	6.0	27.3
LONG. R. PRIMER ORDEN	0.3	2.0	3.0	5.5	8.0	8.0	16.0
DIAM. R. PRINCIPAL	.04	.06	.04	.05	.08	.10	0.52
DIAM. R. PRIMER ORDEN	.02	.04	.04	.04	.10	.07	0.44
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	3.7	2.7	4.2	3.5	4.0	5.5	21.0
EXTENSION SIST. RADICAL	4.8	2.5	5.3	5.0	8.0	10.7	34.0

El sistema radical de *Aragoa cupressina* es alorráfico. El vástago presenta innovación vegetativa basitónica siléptica con brotes de renuevo generalmente ortótopos y a veces decumbentes, raras veces forman estolones.

Las plántulas tienen raíces primarias y de primer orden ortótropas, las de segundo y tercer orden plagiótropas. En algunas plántulas las raíces de primer orden salen de la base del cuello de la raíz principal y tienden a mostrar el mismo diámetro de la principal. A diferencia de las raíces de otras especies, las raíces de primero, segundo y tercer orden son de diámetro grueso y muy similares entre sí. En individuos adultos la raíz principal muestra diámetro similar al de la raíz de primer orden, esta última crece muy cerca de la base de la raíz principal. La raíz principal y las de primer orden iniciales crecen con tendencia ortótropa y las de segundo y tercer orden son plagiótropas. Se presentan raíces hasta de quinto orden, las más numerosas son las de tercer orden, las raíces de segundo orden y tercer orden son mucho más distales que las de primer orden. Algunas raíces secundarias presentan cicatrices y en la parte distal desarrollan largas raíces terciarias, con diámetros hasta de 1.3 mm y longitudes hasta de 11 cm. Existen raíces secundarias que cuando comienzan a crecer son de diámetro delgado y en la parte distal se engrosan.

Algunos individuos presentan brotes de renuevo decumbentes que generan brotes de renovación siléptica de segundo orden, los cuales a veces llevan raíces. La raíz de *Aragoa cupressina* es parasitada por *Gaiadendron punctatum*.

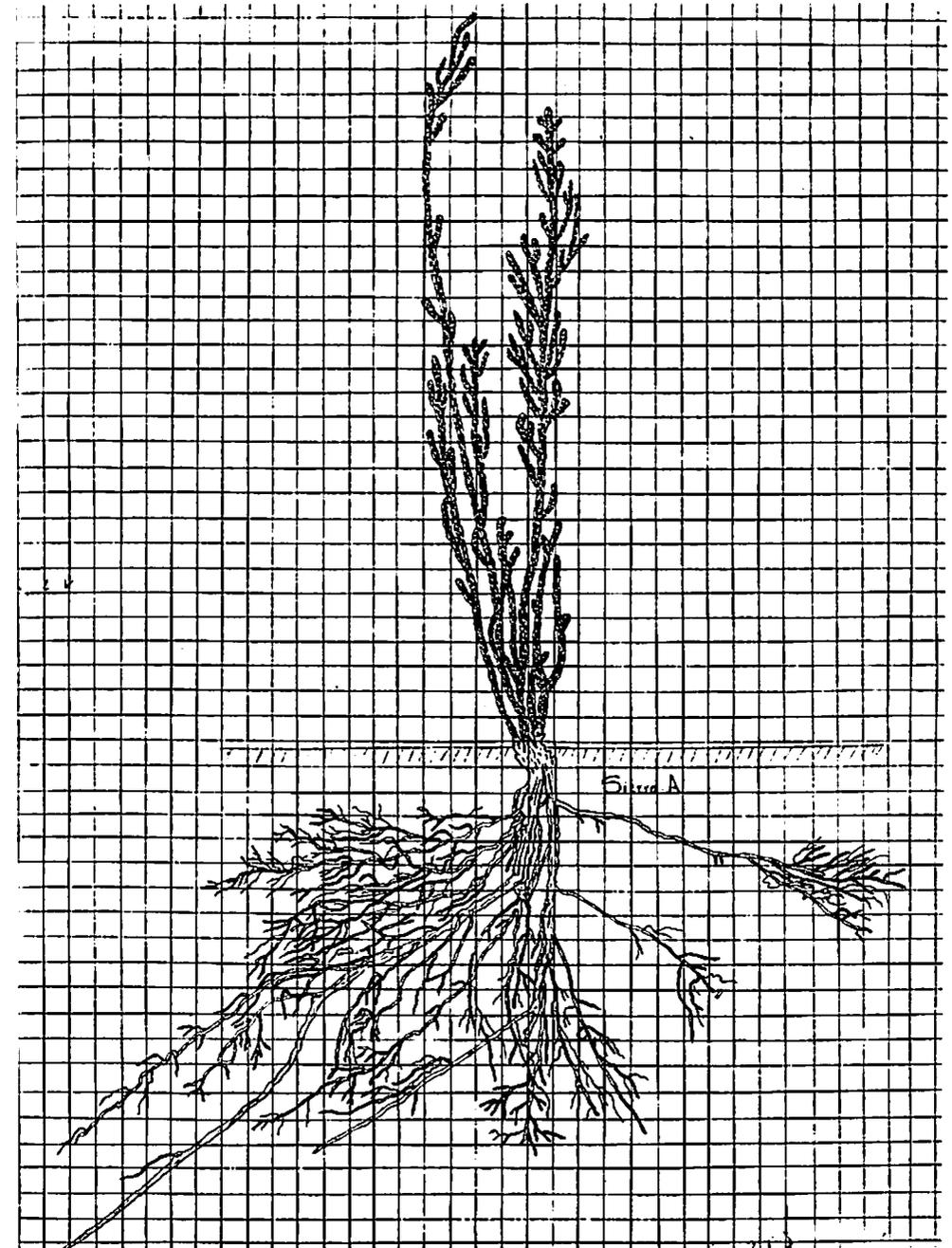


Figura No. 1. *Aragoa cupressina* H.B.K.

Arcytophyllum nitidum (H.B.K.) Schl. Figura No. 2

FAMILIA: Rubiaceae

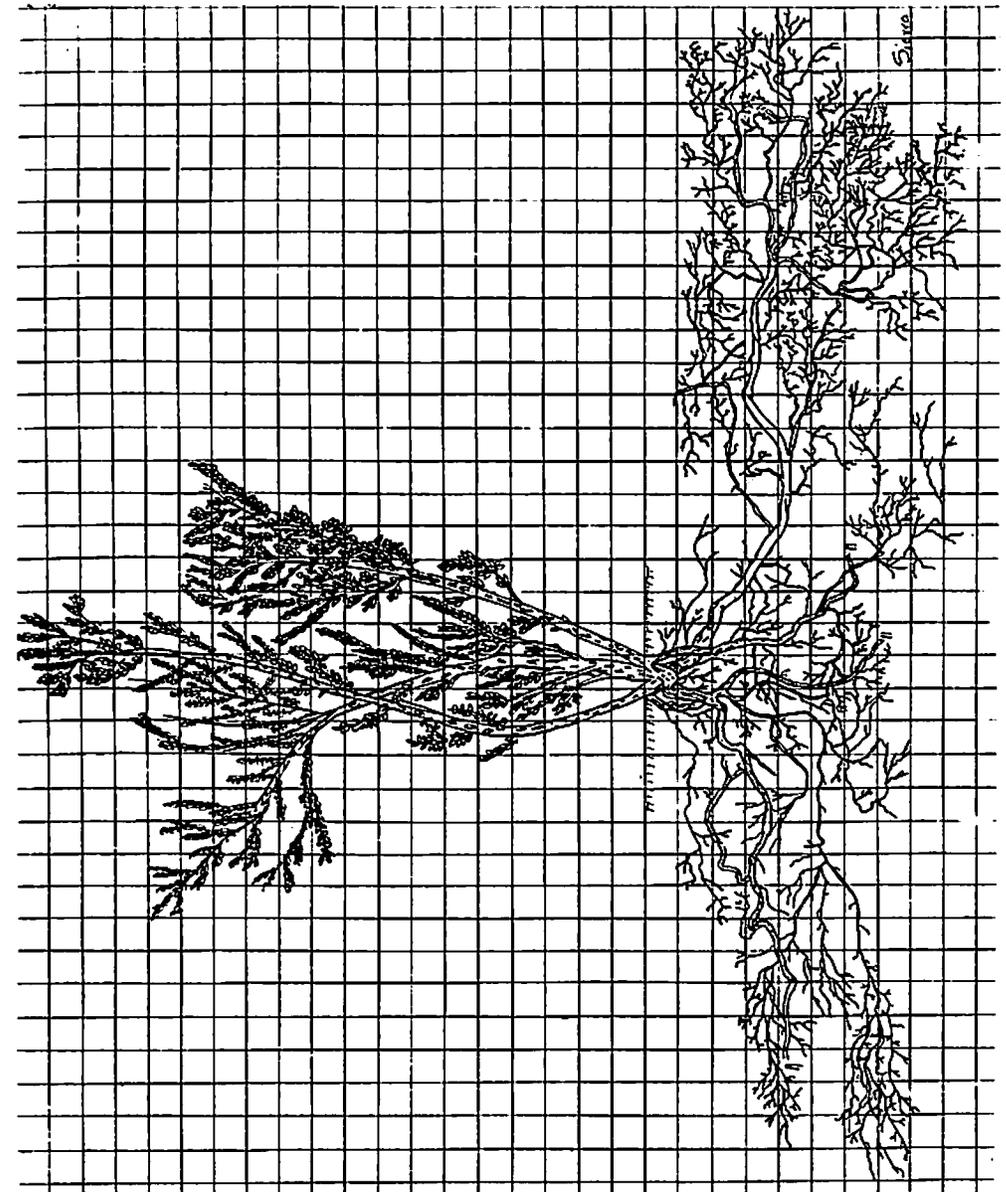
COMUNIDAD: Páramo rocoso

SUSTRATO: Suelos muy superficiales y rocosos

EJEMPLAR NUMERO FECHA	1 jul 30/91	2 ago 24/91	3 ago 17/91
LONG. PARTE AEREA	2.00	7.00	21.5
LONG. RADICAL	5.50	15.0	25.5
LONG. RAIZ PRINCIPAL	5.50	11.0	20.0
LONG. RAIZ PRIMER ORDEN	2.10	14.0	12.5
DIAMETRO R. PRINCIPAL	0.07	0.13	0.46
DIAMETRO R. PRIMER ORDEN	0.04	1.00	0.34
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	5.10	10.8	10.0
EXTENSION RADICAL	2.70	9.70	36.0

El sistema radical de *Arcytophyllum nitidum* es alorrícico. El vástago presenta innovación vegetativa basitónica siléptica. Los brotes de renuevo forman conjuntamente con la raíz principal un xilopodio, a veces se transforman en estolones con raíces cladógenas. La raíz principal de las plántulas es axonomorfo, ortótropo. El sistema radical presenta raíces hasta de tercer orden, las de segundo y tercer orden son cortas. Las raíces laterales son ya plagiótropas. Esta condición se acentúa en sistemas radicales de plantas adultas, las cuales presentan raíces hasta de quinto orden, aunque éstas son escasas. Las raíces de segundo orden son largas y bien ramificadas, principalmente en su parte distal. La raíz principal se torna plagiótropa y forma un ángulo de 90 grados con respecto a la ramificación de primer orden, la de primer orden que sale muy cerca de la base del cuello también es plagiótropa.

Las braquirrizas en su mayoría ocurren hacia la región distal de la raíz primaria y de las de primer y segundo orden; algunas de las braquirrizas se encuentran en crecimiento (agosto 17/91).

Figura No. 2. *Arcytophyllum nitidum* (H.B.K.) Schl

Befaria resinosa L. Figura No. 3

FAMILIA: Ericaceae

COMUNIDAD: Cordón de ericaceas

SUSTRATO: Suelos poco profundos, franco arenosos.

EJEMPLAR NUMERO	1	2	3
FECHA:	Mayo 25 y 26 1991		
LONG. PARTE AEREA	2.5	15.0	36.0
LONG. RADICAL	4.5	18.0	55.0
LONG. RAIZ PRINCIPAL	2.5	8.80	53.0
LONG. RAIZ PRIMER ORDEN	2.9	10.5	38.0
DIAMETRO R. PRINCIPAL	0.1	0.28	1.23
DIAMETRO R. PRIMER ORDENO.	04	0.13	0.43
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	2.8	7.60	28.0
EXTENSION RADICAL	4.1	19.50	73.5

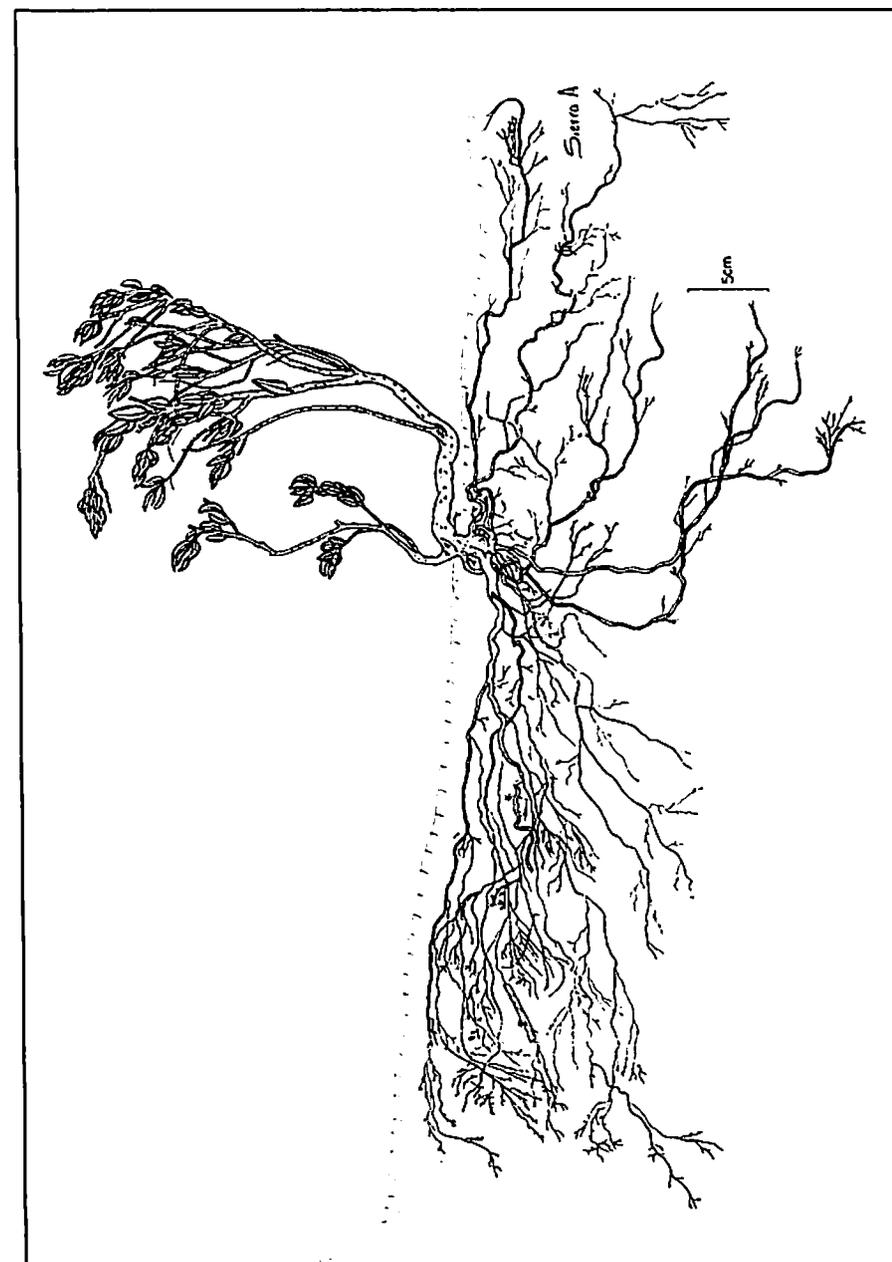
El sistema radical de *Befaria resinosa* es alorrífico. El vástago presenta innovación basi-mesotónica y xilopodio. A veces los brotes de renuevo son decumbentes, otras veces forman estolones y presentan raíces cladógenas.

Las plántulas estudiadas en la comunidad arbustiva del cordón de ericaceas, presentan raíz primaria ortótropa axonomorfa con tendencia a curvarse, con ramificaciones hasta de tercer orden. Las raíces laterales de primer orden son más o menos plagiótropas, las que se encuentran en crecimiento activo se distingue por ser de color blanco; las de segundo orden son largas y algunas en crecimiento (mayo/91).

En ejemplares adultos se pueden observar el xilopodio, por encima del cual el eje principal se curva y cambia radicalmente de dirección, en algunos casos pasa de ortótropo a plagiótropo, sin llegar a ser completamente horizontal. La tendencia a curvarse se observa desde muy joven. Del sector plagiótropo del eje principal se desprenden raíces cladógenas. La propia raíz primaria y las ramificaciones hasta de quinto orden tienden a crecer plagiotropamente; las de quinto orden son escasas y pequeñas; las raíces de segundo orden son bastante largas y se desarrollan casi desde la base de las de primer orden. Las raíces no tienen forma cilíndrica sino aplanada.

Parte del tallo de la planta madre permanece dentro de la hojarasca y mantillo. Algunas raíces crecen dentro de tallos viejos o raíces muertas, por ejemplo en rosetas muertas de *Puya nitida*.

El vástago principal genera estolones de aproximadamente diez a quince centímetros de longitud, los cuales emergen a la superficie del suelo, se dirigen

Figura No. 3. *Befaria resinosa* L.

paralelos al mismo y producen un vástago aéreo y otros a lo largo del estolón. Los estolones generan raíces cladógenas plagiótropas, regularmente largas que se desarrollan en la región anterior al sitio donde emerge el vástago aéreo. Este comportamiento produce cierto desplazamiento de los nuevos individuos con respecto a la planta madre.

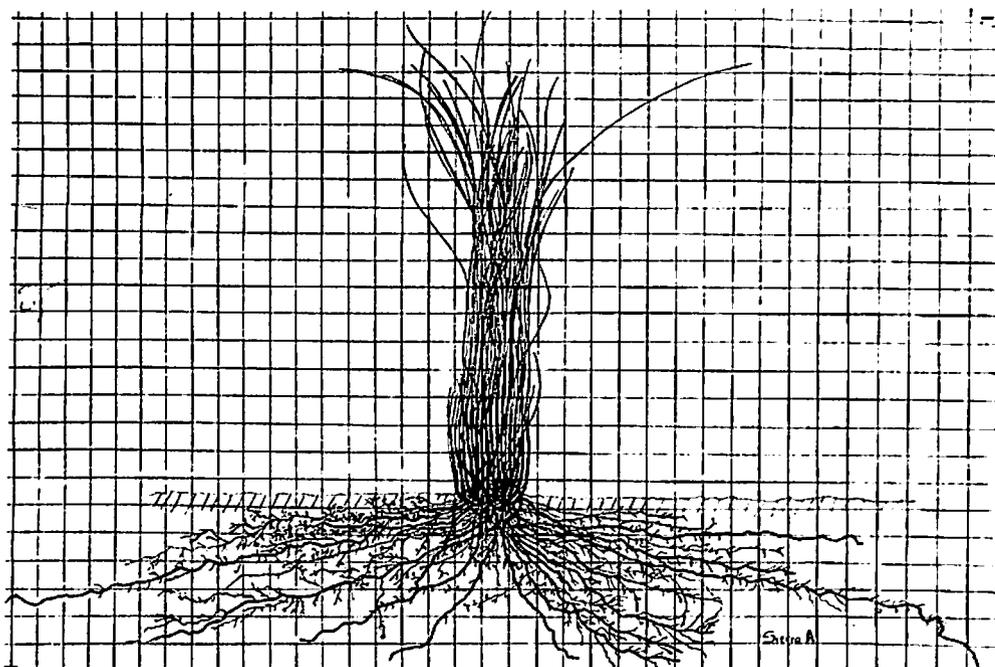
Calamagrostis effusa (H.B.K.) Steud. Figura 4

FAMILIA: Gramineae

COMUNIDAD: Frailejonal pajonal

SUSTRATO: Suelos profundos, franco arenosos

EJEMPLAR NUMERO	1	2	3
FECHA:		julio 7/90	
LONG. PARTE AEREA	7.10	7.5	22.0
LONG. RADICAL	13.1	5.5	21.2
LONG. RAIZ PRINCIPAL	0.00	0.0	0.00
LONG. RAIZ PRIMER ORDEN	13.1	5.5	21.2
DIAMETRO R. PRINCIPAL	0.00	0.0	0.00
DIAMETRO R. PRIMER ORDEN	0.05	0.04	0.05
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	8.40	3.4	5.80
EXTENSION RADICAL	13.5	8.7	36.0

Figura No. 4. *Calamagrostis effusa* (HBK) Steud

Especie característica de los pajonales de la regiones paramunas que crece en forma de macolla. El sistema radical es homorrhítico secundario, crecimiento de tendencia plagiótropa. La raíz principal desaparece muy pronto y es reemplazada por raíces secundarias de grosor similar. Presenta raíces hasta de tercer orden, éstas últimas cortas. Cuando la macolla es de gran tamaño, es decir involucra gran cantidad de brotes de renuevo, las raíces se tornan más gruesas y blanquecinas. El proceso de innovación iterativo de los vástagos conduce a la formación de rizomas de internodios cortos que crecen apretadamente.

En julio de 1990 se observaron raíces de segundo orden en crecimiento, de color blanco. En algunas macollas adultas y grandes se observaron raíces cladógenas de primer orden de diámetro más grande que el de la mayoría de la adultas y que alcanzan 0.12 cm de diámetro.

Chusquea scandens Kunth, Figura 5

FAMILIA: Graminae

COMUNIDAD: Bosque nativo de *Drimys granadensis* y *Weinmannia tomentosa*

SUSTRATO: Suelos con abundante humus, franco arenosos

EJEMPLAR NUMERO	1	2	3
FECHA:	ago 12/91	dic 12/91	sep 1/91
LONG. PARTE AEREA	24.0	38.0	121.0
LONG. RADICAL	0.00	47.0	+ de 60
LONG. RAIZ PRINCIPAL	12.0	0.0	0.0
LONG. RAIZ PRIMER ORDEN	12.0	43.0	14.0
DIAMETRO R. PRINCIPAL	0.00	0.0	0.0
DIAMETRO R. PRIMER ORDEN	0.07	0.22	0.45
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	4.40	13.0	10.0
EXTENSION RADICAL	10.8	68.0	50.0

Con sistema radical homorrhítico secundario de crecimiento plagiótropo. El sistema radical presenta raíces hasta de séptimo orden, estas últimas pequeñas y delgadas. Las raíces de primer orden son relativamente gruesas, largas y ramificadas. Poseen raíces de segundo, tercero y cuarto orden en crecimiento. A partir de la zona de innovación del vástago madre se desarrollan retardadamente brotes de renovación y raíces cladógenas. Los brotes de renovación repiten el comportamiento del vástago principal la cual conduce a la formación de rizomas simpodiales cuyo crecimiento es más lento entre mayor sea la altura a la cual se originan. De allí que el

desplazamiento de los brotes de innovación con respecto al vástago principal sea más rápido dentro del suelo. Posee un grupo de raíces y rizomas que forman nudos creando una geometría de expansión desordenada. El vástago genera raíces cladógenas aéreas cortas infranodales, estas raíces rodean el vástago y no tienen contacto con el suelo. Mientras que las raíces cladógenas del rizoma son supranodales. Si se desprende la corteza de la raíz, se puede observar que el cilindro central es muy fuerte y ofrece gran resistencia a la tensión.

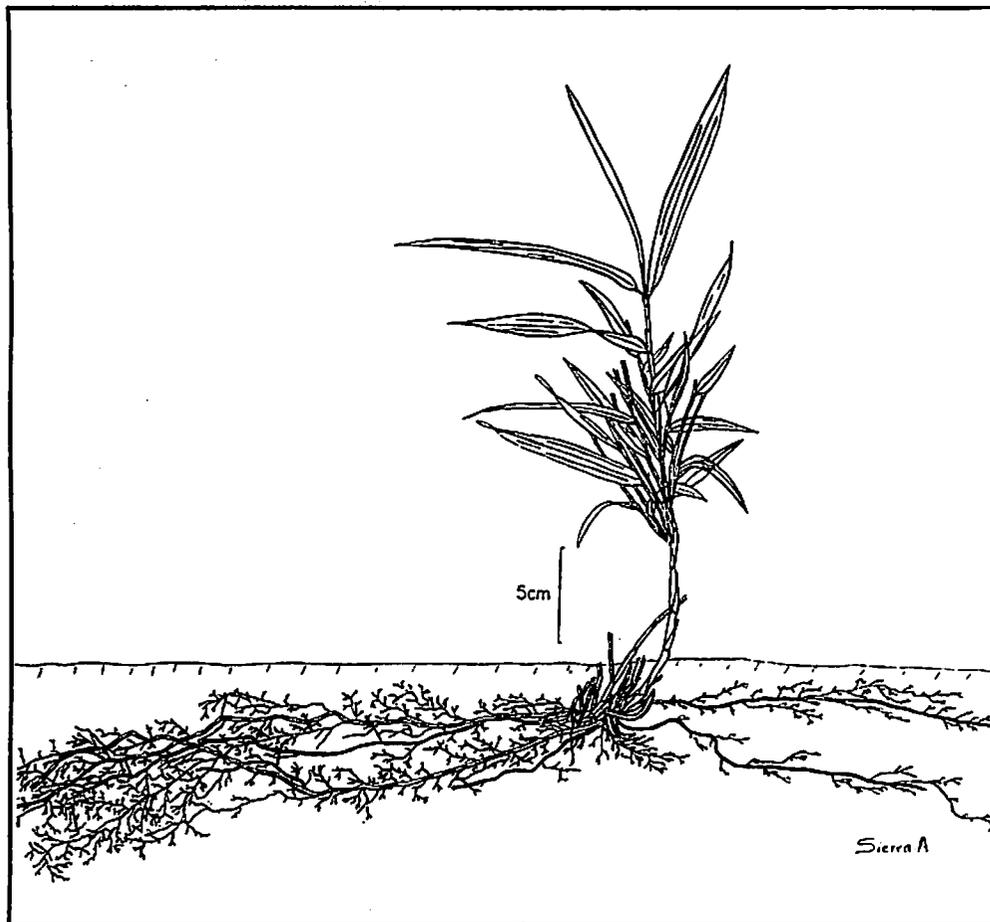


Figura No. 5. *Chusquea scandens* Kunth

Chusquea tesellata Munro Figura No. 6

FAMILIA: Graminae

COMUNIDAD: Turbera

SUSTRATO: Suelos permanentemente inundados, ricos en materia orgánico

EJEMPLAR NUMERO	1
FECHA	feb/92
LONG. PARTE AEREA	32.0
LONG. RADICAL	84.0
LONG. RAIZ PRINCIPAL	0.00
LONG. RAIZ PRIMER ORDEN	44.0
DIAMETRO R. PRINCIPAL	0.00
DIAMETRO R. PRIMER ORDEN	0.32
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	23.5
EXTENSION RADICAL	100.0

El sistema radical es homorrhítico secundario de crecimiento plagiótopo. La raíz principal desaparece y es reemplazada por muchas raíces secundarias. Estas presentan raíces hasta de séptimo orden, las de sexto y séptimo orden son cortas (branquiritizas). Las raíces de primer orden tienen casi el mismo espesor; las de segundo y tercer orden son por lo general largas y gruesas en toda su longitud, algunas se engrosan en unos sectores y se adelgazan en otros. Los rizomas generan raíces cladógenas relativamente largas. Las raíces cladógenas de los estolones son supradonales. Las raíces no presentan un patrón definido de

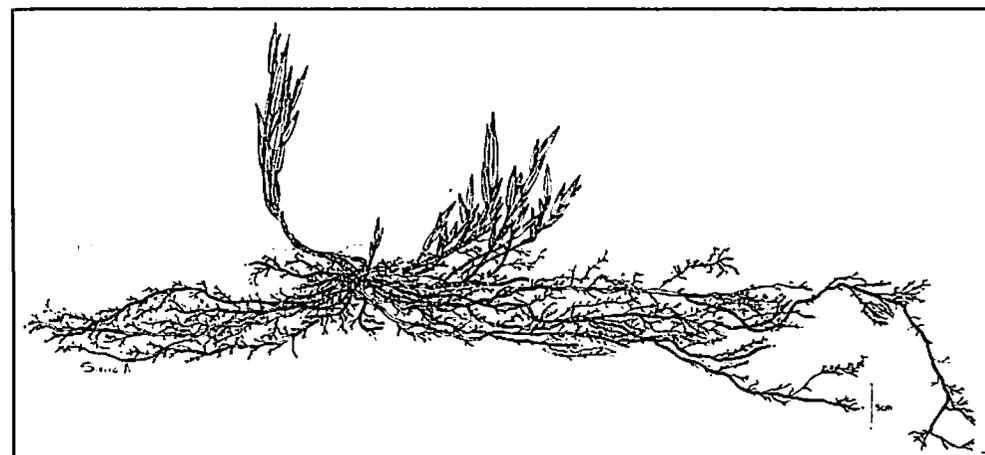


Figura No. 6. *Chusquea tesellata* Munro

ramificación. Los rizomas se ramifican simpodialmente y desarrollan raíces cladógenas en toda su longitud.

Clethra fimbriata H.B.K. Figura No. 7

FAMILIA: Clethraceae

COMUNIDAD: Páramo rocoso

SUSTRATO: Suelos superficiales y sustrato rocoso

EJEMPLAR NUMERO	1	2	3
FECHA:	Jul 22/92		Ene 18/92
LONG. PARTE AEREA	6.40	16	47.5
LONG. RADICAL	20.6	3.2	100
LONG. RAIZ PRINCIPAL	20.6	22	17
LONG. RAIZ PRIMER ORDEN	15.0	18.5	100
DIAMETRO R. PRINCIPAL	0.18	0.38	1.39
DIAMETRO R. PRIMER ORDEN	0.10	0.29	1.20
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	12.0	9.6	18
EXTENSION RADICAL	26.6	36.1	141

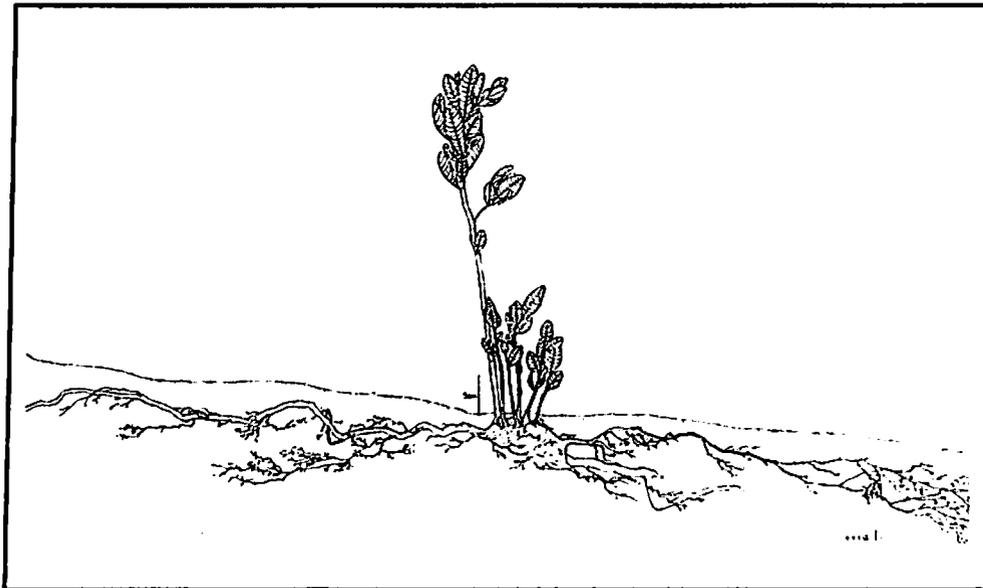


Figura No. 7. *Clethra fimbriata* H.B.K.

El sistema radical es alorrícico. El eje principal, los brotes de innovación y la raíz principal forman un xilopodio. Algunos brotes de renuevo son decumbentes, otros forman estolones y unos y otros generan raíces cladógenas. La raíz principal de la plántula aparece encurvada en el cuello, inicialmente es más o menos ortótropa y a unos cinco centímetros de la base se torna plagiótropa. Las ramificaciones alcanzan el cuarto orden; las de último orden (braquirrizas) son muy escasas. Los brotes de innovación desarrollan raíces cladógenas desde temprana edad, algunas de tales se observaron en crecimiento (julio 22 de 1991). Todas las raíces laterales tienden a crecer en dirección horizontal o plagiótropa. De la base de la raíz principal no brotan ramificaciones, estas surgen unos centímetros abajo del cuello; las raíces de primero y segundo orden son largas y delgadas.

En individuos adultos la raíz principal y el xilopodio aparecen fuertemente desarrollados y las ramificaciones del sistema radical se extienden hasta el séptimo orden. La raíz de primer orden está también fuertemente desarrollada, mientras las raíces de segundo a quinto orden son relativamente largas y ramificadas. Las raíces son sinuosas, de textura áspera y color rojo débil. Los brotes de renuevo que surgen del xilopodio generan raíces cladógenas; lo propio sucede a partir de los brotes decumbentes cercanos al suelo. En plantas que crecen en suelos profundos la raíz primaria alcanza más de un metro de profundidad y presenta raíces laterales plagiótropas.

Digitalis purpurea L. Figura No. 8

FAMILIA: Scrophulariaceae

COMUNIDAD: Páramo intervenido

SUSTRATO: Suelos profundos, húmferos, muy sueltos

EJEMPLAR NUMERO	1	2	3	4	5
FECHA:		Abril 13 1991		May 4 1991	Ago 6 1991
LONG. PARTE AEREA	1.3	1.5	2.2	14.0	84.0
LONG. RADICAL	7.5	5.5	12.5	42.5	50.0
LONG. RAIZ PRINCIPAL	2.5	4.5	10.0	19.1	48.0
LONG. RAIZ PRIMER ORDEN	5.8	4.0	7.5	26.0	44.0
DIAMETRO R. PRINCIPAL	0.06	0.09	0.1	0.15	1.36
DIAMETRO R. PRIMER ORDEN	0.03	0.04	0.03	0.12	0.51
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	1.6	2.0	4.7	16.2	26.0
EXTENSION RADICAL	8.5	6.6	12.3	33.3	50.0

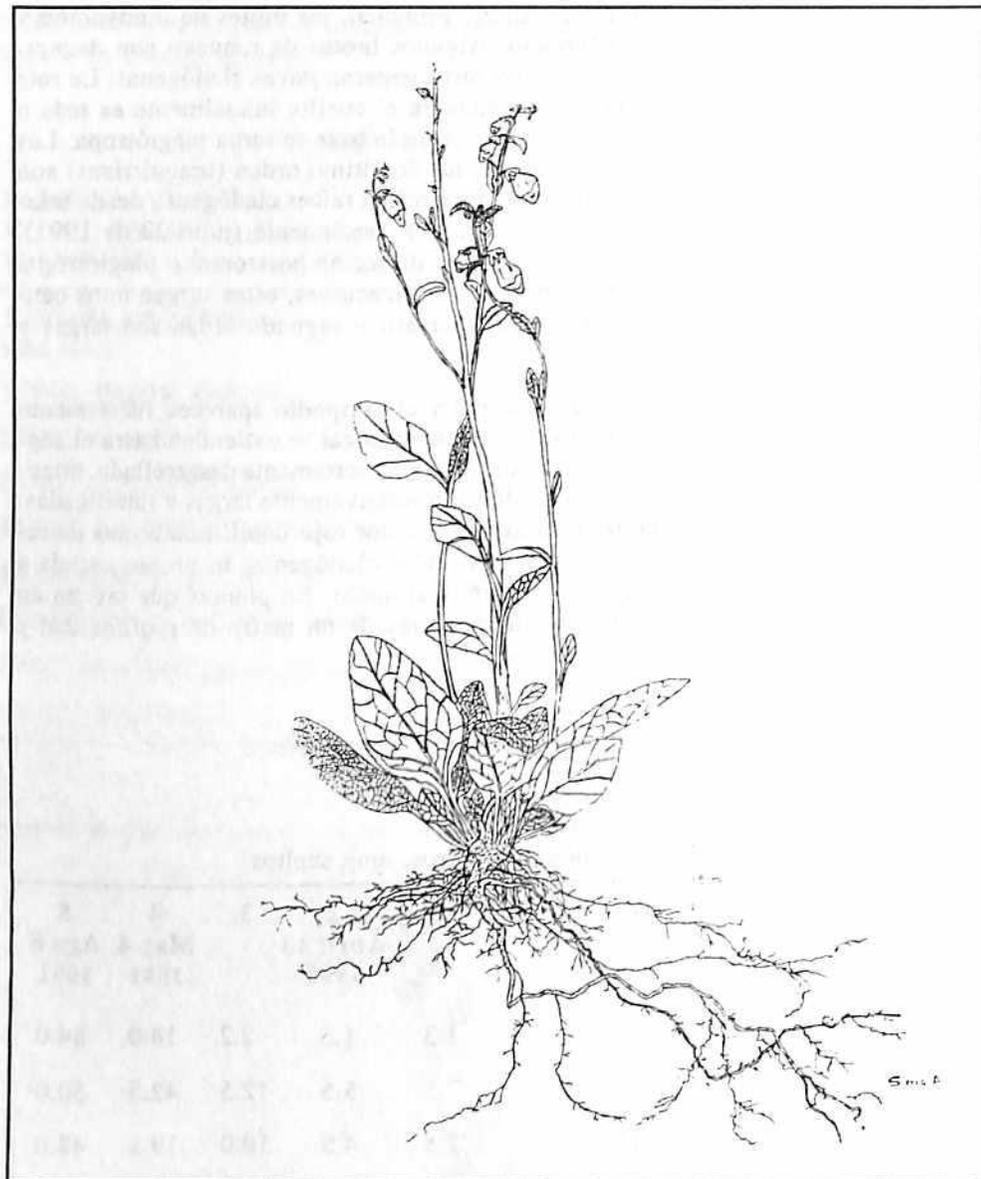


Figura No. 8. *Digitalis purpurea l.*

El sistema radical de esta especie es alorrífico y desde la base de los brotes surgen raíces cladógenas.

Las plántulas presentan raíces laterales hasta de tercer orden, las de segundo orden son pocas y cortas en estado juvenil, en cambio las de primer orden son largas, semejan hilos y tienen muy poca consistencia. La raíz primaria es ortótropa.

La raíz principal de las plantas adultas es axonomorfa y desarrolla raíces laterales de primer orden desde su base bastante largas, las numerosas raíces cladógenas que surgen de la base del tallo son delgadas y semejan una cabellera. En las plantas adultas se observan raíces hasta de quinto orden; las de cuarto y quinto orden son braquirrizas escasas y pequeñas. La raíz principal genera algunas raíces de primer orden, cuyo número aumenta en la parte distal, así como su longitud y diámetro, algunas fueron observadas en crecimiento activo (agosto 6 de 1991). La raíz principal es vertical hasta unos 10 cm de profundidad, luego tiende a ser plagiótropa y más tarde vuelve a crecer verticalmente. Las raíces cladógenas de la base del tallo son plagiótropas.

Algunas raíces de primer orden crecen paralelas a la base superficie del suelo, aparecen engrosadas en la zona cercana al cuello y luego se adelgazan a manera de hilos.

Los brotes de renuevo surgen acropetalmente a lo largo del eje principal y cuando completan su desarrollo generan raíces cladógenas a partir de la región cercana a la inserción con el eje principal las cuales aprovechan los nutrientes liberados por la necromasa foliar que permanece unida al tallo. Cuando la región distal del vástago principal perece, los brotes de innovación continúan su desarrollo merced a estas raíces que penetran en el suelo. El eje principal también genera raíces cladógenas en el sector cercano al suelo.

Diplostephium phlycoides (H.B.K.) Wedd Figura No. 9

FAMILIA: Compositae

COMUNIDAD: Turbera

SUSTRATO: Suelos permanentemente inundados, ricos en materia orgánica

EJEMPLAR NUMERO FECHA	1	2	3	4	5
	Abril 13 de 1991			Sep 14/91	
LONG. PARTE AEREA	1.20	2.5	3.0	7.2	38.0
LONG. RADICAL	2.40	5.6	10.0	26.4	42.0
LONG. RAIZ PRINCIPAL	2.40	3.6	3.2	9.6	18.0
LONG. RAIZ PRIMER ORDEN	1.30	4.0	9.5	11.7	25.0
DIAMETRO R. PRINCIPAL	0.06	0.10	0.10	0.22	0.67
DIAMETRO R. PRIMER ORDEN	0.04	0.07	0.06	0.16	0.23
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	2.10	4.2	5.7	10.0	17.5
EXTENSION RADICAL	2.00	4.0	13.4	34.5	39.0

El sistema radical es alorrífico. El eje principal, los brotes de innovación y la raíz principal forman un xilopodio. Algunos brotes de renuevo forman estolones y otras raíces cladógenas.

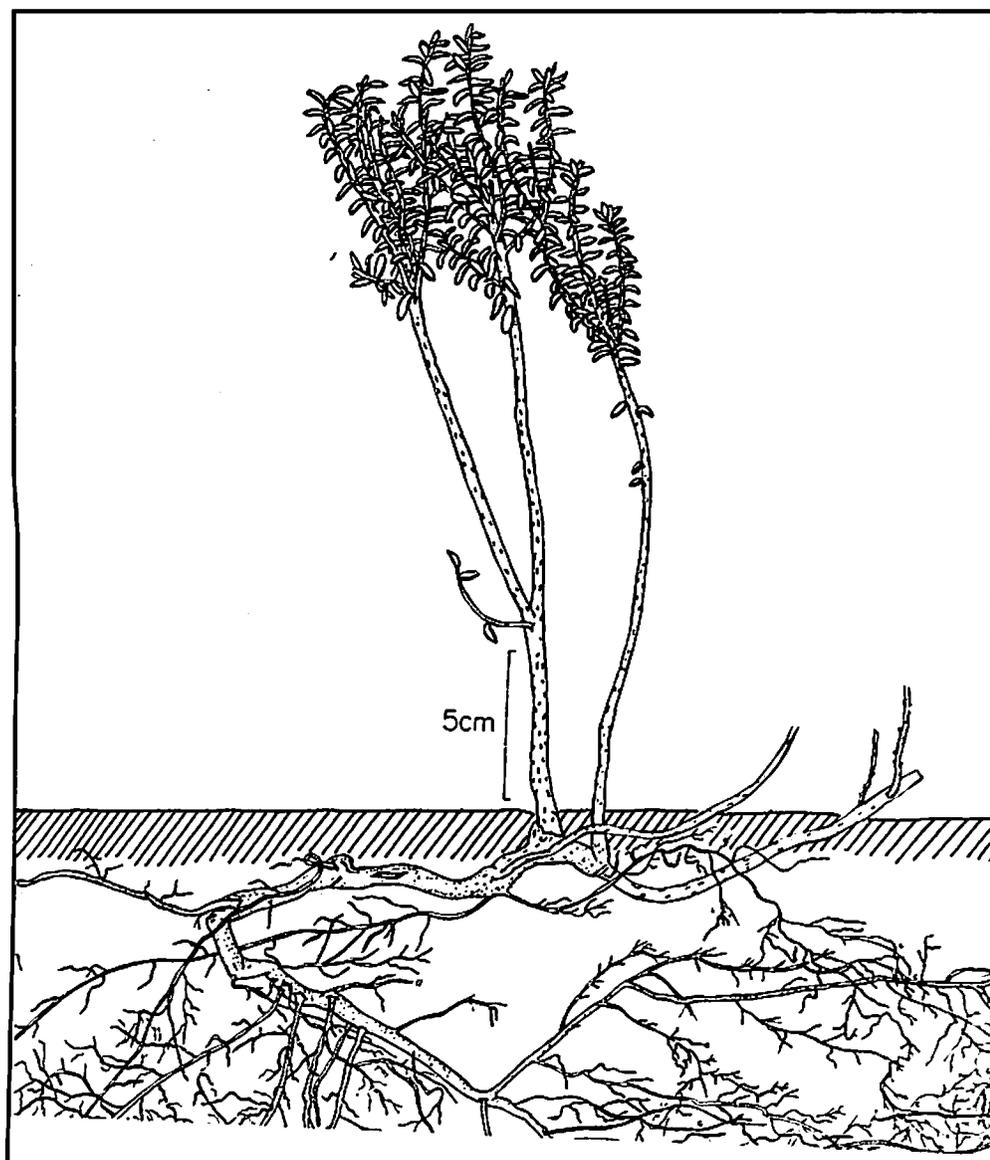


Figura No. 9. *Diplostephium phyllcoides* (H.B.K.) Wedd.

La raíz principal de las plántulas es axonomorfa, esta misma configuración tiende a ocurrir también en cada una de las raíces secundarias. La raíz primaria presenta ramificaciones hasta de tercer orden, con diámetros similares al de la primaria. A una distancia menor de un centímetro de la base de la raíz principal comienzan a brotar las raíces laterales. La raíz principal es ortótropa y las laterales con tendencia plagiótropa. La mayoría de las raíces de segundo orden y

por consiguiente los órdenes sucesivos surgen en la región distal de las de primer orden. En esta misma región se observan cicatrices a partir de las cuales se generan raíces de segundo orden, de diámetro y longitud similar a las de primer orden, dando la impresión de continuidad de las de primer orden (raíces pseudoarticuladas).

El sistema radical de plantas adultas genera raíces hasta de quinto orden, las de este último orden son cortas y escasas. Las de primero y segundo orden son largas y muy ramificadas desde la base hasta la región distal. La raíz principal es plagiótropa y en la región distal lleva numerosas ramificaciones de tercero y cuarto orden que se hallan en crecimiento activo. El eje del vástago principal se curva en la base y adopta posición casi horizontal a lo largo de un cierto trayecto, del cual brotan raíces cladógenas ramificadas con longitudes hasta de 23 cm. El tallo que se localiza paralelo al suelo forma un ángulo de 40 grados con relación a la raíz principal.

Drimys granadensis Hieron. Figura 10

FAMILIA: Winteraceae

COMUNIDAD: Bosque nativo de *Drimys granadensis* y *Weinmannia tomentosa*

SUSTRATO: Suelos de abundante humus, franco arenosos

EJEMPLAR NUMERO	1	2	3	4	5
FECHA	Sep 29/90	Mar 9	Mar 19/91	Oct 6/91	
LONG. PARTE AEREA	3.20	4.0	6.4	10.0	45.5
LONG. RADICAL	3.40	4.0	4.2	10.5	36.0
LONG. RAIZ PRINCIPAL	0.80	2.8	2.6	2.5	10.5
LONG. RAIZ PRIMER ORDEN	2.70	1.3	3.2	10.5	34.5
DIAMETRO R. PRINCIPAL	0.09	0.07	0.14	0.2	0.30
DIAMETRO R. PRIMER ORDEN	0.08	0.06	0.07	0.1	0.32
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	2.00	3.0	4.5	7.7	16.0
EXTENSION RADICAL	3.60	1.8	4.2	15.4	57.0

El sistema radical es alorrífico. Los brotes de innovación decumbentes llevan raíces cladógenas. El sistema radical de las plántulas es de orientación plagiótropa. En los ejemplares observados, parte del eje principal crece unido entre la hojarasca, tiene la tendencia a encurvarse y a desarrollar raíces hasta de segundo orden. Algunas plántulas presentan atrofiamiento de la raíz principal, la cual es reemplazada por una raíz de primer orden con crecimiento pseudoarticulado. Las plantas tienen raíces cladógenas aún desde muy jóvenes.

En árboles de 10 a 12 metros de altura la raíz principal es ortótropa, la de primer orden nace en el cuello de la principal y crece plagióticamente dentro del mantillo. Algunos arbolitos poseen brotes de innovación decumbentes con raíces cladógenas, estos brotes pueden independizarse de la planta madre y construir una nueva planta. Las raíces cladógenas poseen diámetro de 24.5 cm y forman ángulos de 90 grados con la raíz principal; esta última configura un ángulo de 85 grados con respecto a la de primer orden y esta a la vez otro de 40 grados con la de segundo orden.

La mayor parte de las raíces se encuentran en el mantillo y muy pocas en el suelo mineral. Las raíces tienen el mismo sabor picante de las hojas. Las terminaciones de las raíces más viejas presentan coloración y forma similar a la de las raíces de las plántulas y de las plantas juveniles.

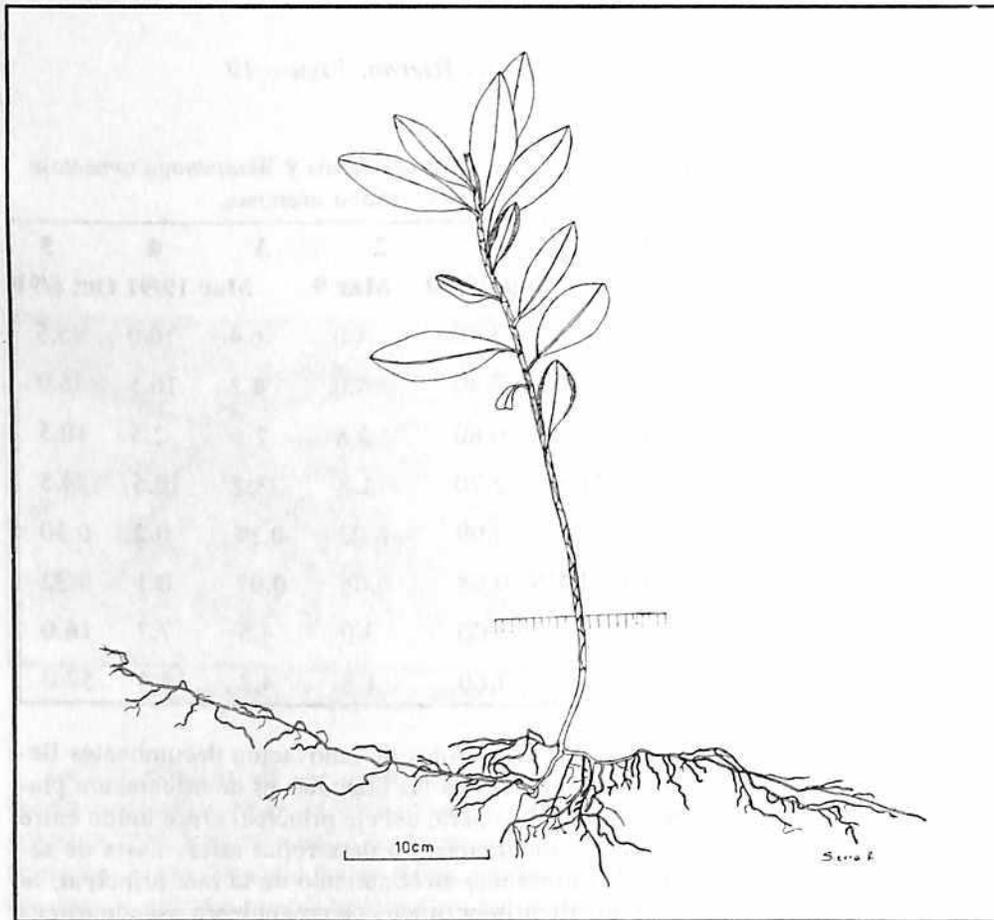


Figura No. 10. *Drimys granadensis* Hieron.

Epidendrum chioneum Lindley Figura No. 11

FAMILIA: Orchidaceae

COMUNIDAD: Páramo rocoso.

SUSTRATO: Suelos muy superficiales y sustrato rocoso.

EJEMPLAR NUMERO FECHA	1	2	3	4	5
	Julio 20 1991			Oct 13/91	
LONG. PARTE AEREA	1.20	1.3	1.50	3.50	8.00
LONG. RADICAL	1.30	1.5	2.10	10.6	37.0
LONG. RAIZ PRINCIPAL	1.00	0.0	0.00	0.00	0.00
LONG. RAIZ PRIMER ORDEN	1.30	1.5	2.10	10.6	37.0
DIAMETRO R. PRINCIPAL	0.16	0.0	0.00	0.00	0.00
DIAMETRO R. PRIMER ORDEN	0.14	0.2	0.18	0.27	0.50
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	0.80	1.0	1.70	2.80	6.00
EXTENSION RADICAL	2.20	1.6	2.60	11.7	57.0

El sistema radical de esta especie es homorrhítico secundario. El proceso de innovación vegetativa siléptico iterativa del vástago conduce a la formación de rizomas cortos.

Las plántulas poseen raíz primaria plagiótropa muy corta, posteriormente se estrangula y se separa del vástago. Antes de que esto ocurra la raíz primaria genera otra de primer orden que la reemplaza. La radícula crece formando ángulo de 90 grados con el vástago y tiene una longitud de 5 mm. En las etapas siguientes las raíces crecen de acuerdo con la forma de las rocas donde la planta se establece.

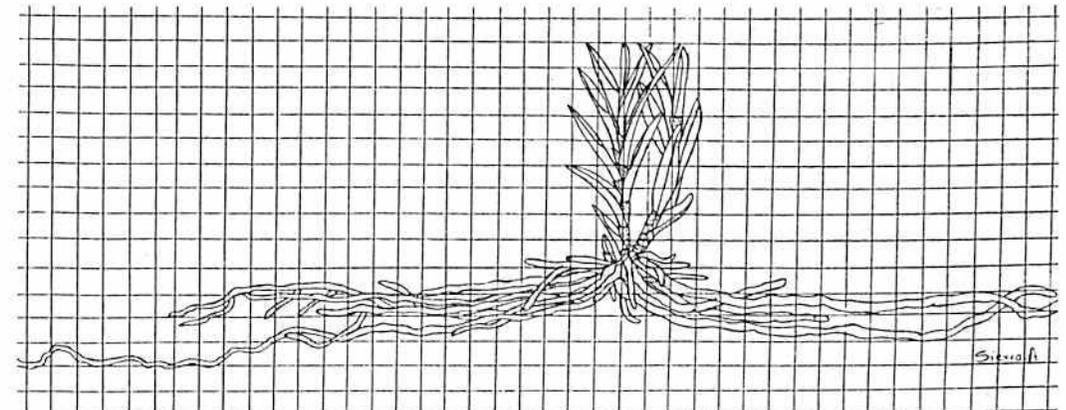


Figura No. 11. *Epidendrum chioneum* Lindley

En las plantas adultas las raíces de primer orden son cladógenas de crecimiento plagiótropo y se distribuyen radialmente; las raíces de segundo orden aparecen en serie alterna en la región distal de las raíces de primer orden y son gruesas y sinuosas. El diámetro de las raíces de segundo orden es similar al de las de primer orden, son largas y algunas crecen paralelas entre sí. En general la región distal de las raíces es gruesa al punto que en plantas de 15 cm de altura, las raíces llegan a tener diámetros de 4.5 mm. Son de textura suave, poco sinuosas, carnosas; de color blanco en las jóvenes, pardo oscuro en las adultas, y algunas de color verde en la parte distal, con función fotosintetizadora.

En raíces de algunos ejemplares la corteza se desprende por sectores y dejan descubierto el cilindro central. El ejemplar observado el 13 de octubre de 1991 presentaba raíces nuevas en la base y en crecimiento longitudinal.

Espeletia grandiflora H.B.K. Figura No. 12

FAMILIA: Compositae

COMUNIDAD: Frailejónal Pajonal

SUSTRATO: Suelos profundos, franco arenosos

EJEMPLAR NUMERO	1	2
FECHA:	Agosto 8/90	
LONG. PARTE AEREA	5.5	25.5
LONG. RADICAL	10.0	33.0
LONG. RAIZ PRINCIPAL	0.0	0.0
LONG. RAIZ PRIMER ORDEN	10.0	33.0
DIAMETRO R. PRINCIPAL	0.0	0.0
DIAMETRO R. PRIMER ORDEN	0.23	0.53
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	9.7	19.0
EXTENSION RADICAL	10.5	37.0

El sistema radical es alorrífico con raíces límite y ramificaciones hasta de quinto orden; las raíces de primer orden son gruesas en la base y poco a poco se adelgazan hasta casi el estrangulamiento, vuelven luego a ensancharse; en la región distal presentan cicatrices donde se generan raíces de tercer orden largas, que reemplazan a la de primero. La ramificación de la mayoría de las raíces de primer orden ocurre en la región distal; las raíces de cuarto orden son de regular longitud y las de quinto orden son braquirrizas, pequeñas y escasas; en general, las raíces gruesas de cualquier orden son ortótropas, mientras que las pequeñas son siempre plagiótropas. Son poco sinuosas, frágiles, de textura suave y color pardo muy pálido.

En ejemplares observados el 23 de noviembre de 1991 se comprobó la presencia de raíces nuevas en la base de la raíz principal en crecimiento activo.

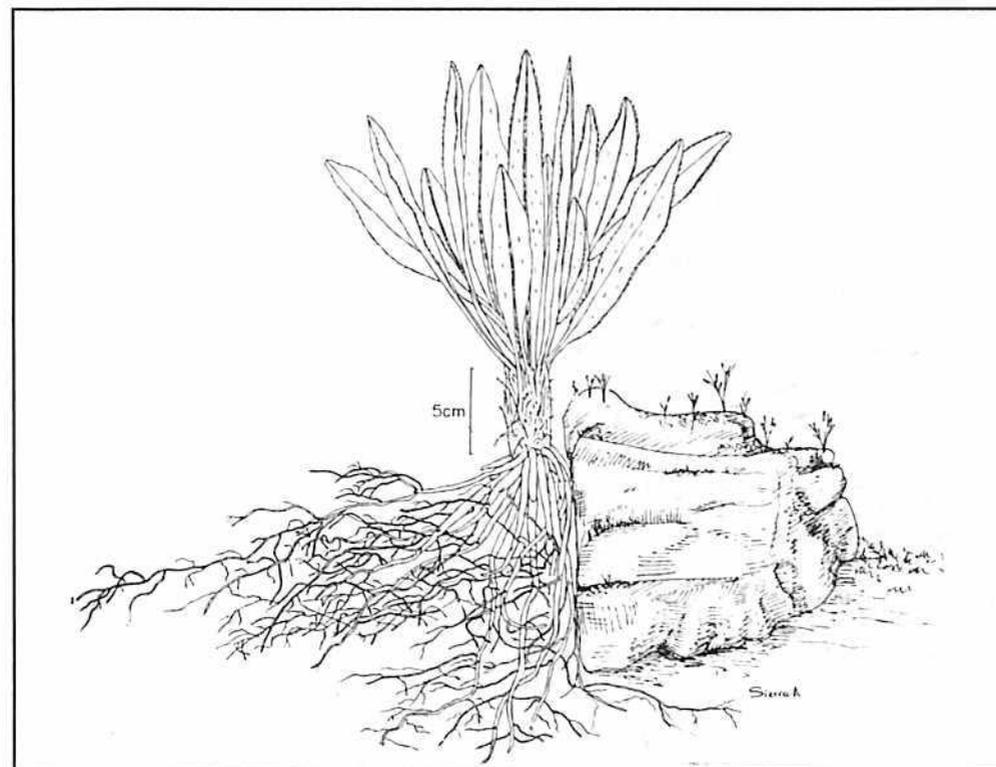


Figura No. 12. *Espeletia grandiflora* H.B.K.

Espeletiopsis corymbosa (H. et B.) Cuatr. Figura No. 13

FAMILIA: Compositae

COMUNIDAD: Páramo intervenido

SUSTRATO: Suelos medianamente profundos, rocosos y de pendiente alta

EJEMPLAR NUMERO	1	2	3	4
FECHA	Jul 6/9	Sep 28/91	Oct 13/91	
LONG. PARTE AEREA	1.5	7.2	20.5	71
LONG. RADICAL	5.2	16.5	47	260
LONG. RAIZ PRINCIPAL	5.2	1.1	38	133
LONG. RAIZ PRIMER ORDEN	2.2	15.5	47	150
DIAMETRO R. PRINCIPAL	0.03	0.20	0.7	2.1
DIAMETRO R. PRIMER ORDEN	0.03	0.17	0.5	1.5
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	5.5	9.5	31	80
EXTENSION RADICAL	2.5	24.5	35	200

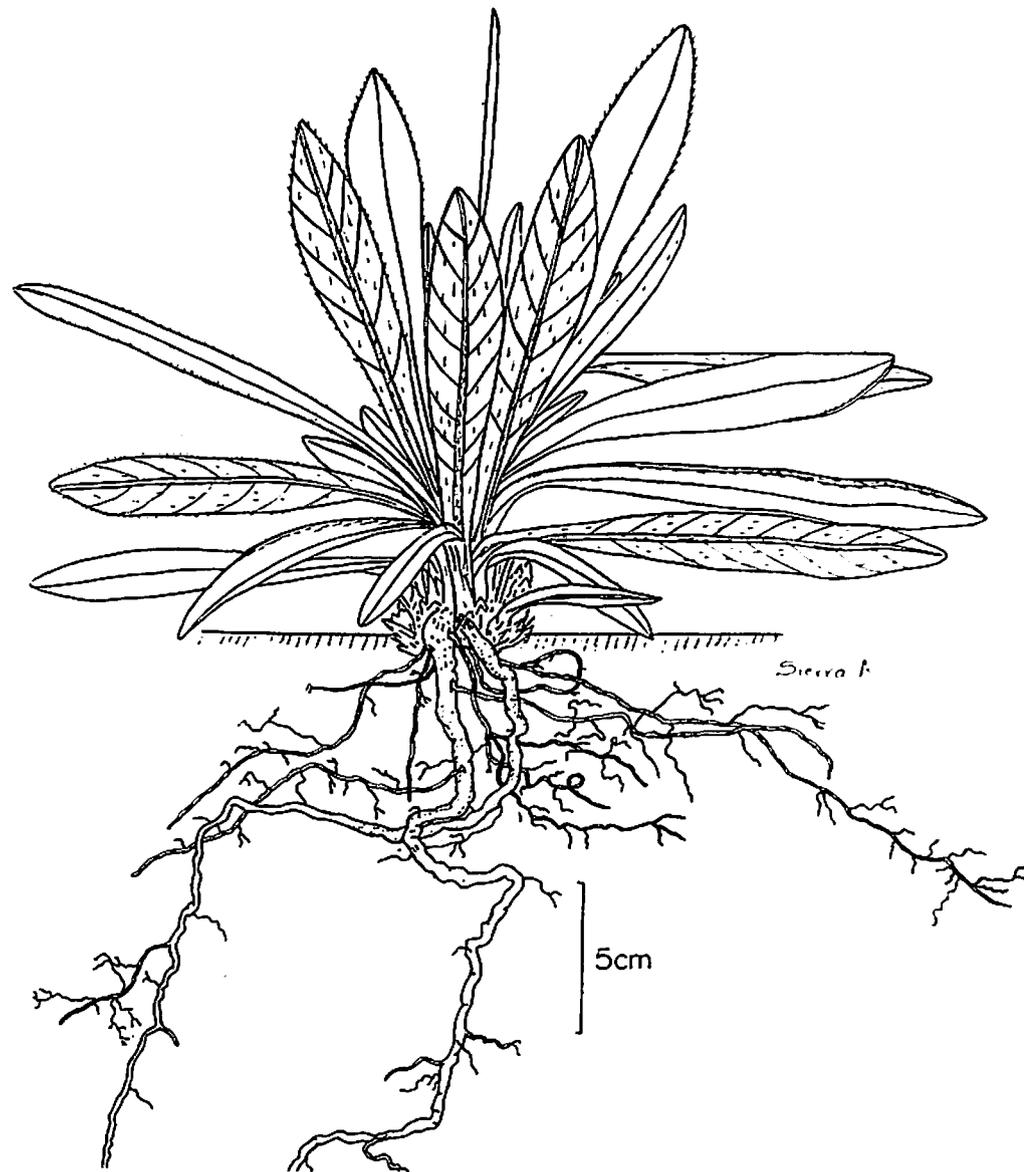


Figura No. 13. *Espeletopsis corymbosa* (H. et B.) Cuatr.

El sistema radical es alorrífico con raíces límite. Las plántulas poseen raíz principal axonomorfa, con tendencia ortótropa y ramificaciones hasta de tercer orden; las de este último orden son muy pequeñas (braquirrizas). En ejemplares colectados en el campo de 1.5 cm de altura todavía estaban presentes los cotiledones foliáceos de color rosado. En el cuello de la raíz principal se generan

raíces de primer orden de diámetro casi igual al de la raíz primaria; las de primer orden tienden a ser plagiótropas y las de segundo orden ortótropas. Un grupo de raíces de primer orden forman ángulo recto con relación a la primaria mientras otro grupo forma ángulo agudo con relación a ésta.

Las raíces de primer orden generan mayor número de raíces en la región distal; el cuello de la principal está ensanchado y origina una raíz de primer orden gruesa; las demás raíces de primer orden parten de la base de la raíz principal. Las raíces que se hallan en crecimiento activo se distinguen por el color blanco transparente. Las raíces laterales que brotan de la principal corren a escasos centímetros de la superficie del suelo; las raíces tienen olor a resina semejante al de los tallos.

Las raíces de primer orden de las plantas adultas son plagiótropas, pero luego se convierten en ortótropas. La raíz principal se ramifica desde el cuello, genera varias raíces de primer orden gruesas, el cuello se ensancha a manera de U y tiende a encurvarse. Las raíces que surgen del cuello se consideran raíces límite, en la medida que las más superiores surgen de la base del hipocótilo. El sistema radical presenta raíces hasta de séptimo orden; las de primer orden están fuertemente ramificadas y se originan a unos 10 - 20 cm del cuello, las terminaciones son más abundantes hacia la región distal de las raíces. Las raíces de segundo orden miden más de dos metros, inicialmente son plagiótropas, alcanzan longitudes de 130 cm muy cerca a la superficie del suelo y luego se profundizan hasta alcanzar más de 70 cm por debajo de la superficie del suelo.

Gaultheria anastomosans (L.f) H.B.K. Figura No. 14

FAMILIA: Ericaceae

COMUNIDAD: Cordón de ericaceas

SUSTRATO: Suelos pocos profundos, franco arenosos.

EJEMPLAR NUMERO	1	2	3	4	5	6
FECHA	enero 5/91	noviem. 3/90	enero 5/91	enero 3/91	noviem. 3/91	enero 3/92
LON. PARTE AEREA	1.5	3.4	6.5	6.0	15.0	17.0
LON. RADICAL	1.3	4.5	6.5	13.5	28.0	43.0
LON. RAIZ PRINCIP.	1.0	1.7	6.0	12.7	28.0	41.0
LON. R. PRIMER ORD.	0.8	2.9	4.5	5.3	16.0	24.0
DIA. R. PRINCIPAL	.04	.07	.14	.11	.30	.45
DIA. R. PRIMER ORD	.01	.02	.10	.04	.13	.20
PROF. MAX. RAIZ	1.0	2.3	5.5	7.5	8.0	11.0
EXTENSION RADICAL	1.5	2.1	8.6	14.7	3.8	71.0

El sistema radical es alorrícico, el vástago y la raíz principales forman xilopodio. Los brotes de innovación vegetativa siléptica a veces se desarrollan como estolones y originan raíces cladógenas.

La raíz principal de las plántulas genera ramificaciones hasta de segundo orden; las de este orden son cortas y de color carmelito claro. La epidermis tanto del hipocótilo de la raíz primaria tienen color idéntico, por lo cual en los primeros estadios de crecimiento, no es fácil determinar a simple vista donde comienza la raíz y termina el hipocótilo. Se observó raíces en crecimiento activo el 5 de enero de 1991. Los sistemas radicales de las plantas adultas presentan raíces laterales hasta de quinto orden; las de este último orden son pequeñas y cortas. La raíz principal y las ramificaciones de ésta tienden a crecer plagiotrópicamente. Las raíces de primero y segundo orden se ramifican con mayor intensidad en la región distal, donde se encuentran raíces de tercero a quinto orden. Las de segundo orden son largas y las de tercero relativamente largas. Se observaron raíces en crecimiento activo en diciembre 3 de 1990.

El vástago principal genera estolones por debajo de la hojarasca o suelo los cuales desarrollan pequeñas hojas de color lila (rosado) en toda su trayectoria. El estolón pasa de crecimiento plagiótropo a ortótopo, sale a la superficie y en la región de transición brotan raíces cladógenas pequeñas. El trayecto de crecimiento plagiótropo de los estolones, paralelo al suelo, alcanza longitudes de más de 42 cm. Del lado dorsal del estolón, al lado de cada yema se genera una raíz cladógena, sobre el estolón, que crece en dirección paralela. Posteriormente estas raíces penetran en el suelo y al morir el estolón que les dio origen, el vástago proveniente de la yema más cercana deviene en una planta independiente. Esta estrategia, permite que los vástagos provenientes de las yemas del estolón crezcan a cierta distancia del vástago original.

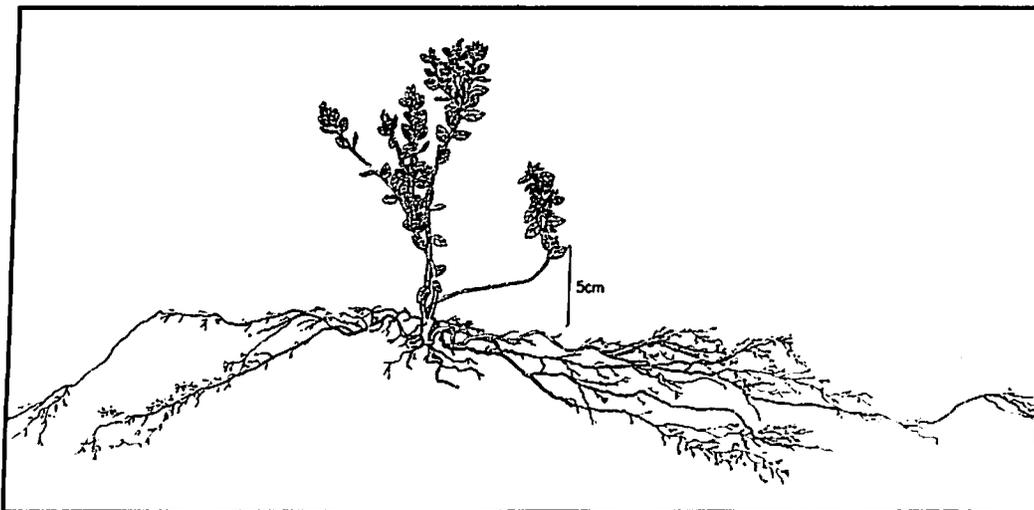


Figura No. 14. *Gaultheria anastomosans*(L.f.) H.B.K.

En plantas adultas se encuentra que los extremos de los brotes más antiguos han desaparecido y que por debajo de tales extremos muertos surgieron yemas vegetativas que dieron lugar a nuevos brotes cuyos extremos también fenecieron. Por repetición iterativa de este comportamiento surgen sistemas simpodiales de innovación vegetativa de toda la planta que se proyecta en diversas direcciones. La propagación vegetativa es quizás tan intensa como la propagación por semilla ya que en la zona de estudio, durante el período de muestreo, se encontró un buen número de plántulas.

Macleania rupestris (H.B.K) A.C.Smith, Figura No. 15

FAMILIA: Ericaceae

COMUNIDAD: Cordón de ericaceas

SUSTRATO: Suelos poco profundos, franco arenosos.

EJEMPLAR NUMERO	1	2	3	4	5	6
FECHA	Enero 5 de 1991				Feb 5 1992	Jun 13 1992
LONG. PARTE AEREA	2.00	2.7	3.3	3.4	25.0	46.0
LONG. RADICAL	2.10	5.0	13.3	4.7	56.0	43.0
LONG. RAIZ PRINCIPAL	2.00	1.6	6.5	3.7	44.0	41.0
LONG. RAIZ PRIMER ORDEN	1.80	4.7	12.0	4.7	26.0	39.0
DIAMET. R. PRINCIPAL	0.05	0.05	0.12	0.16	0.72	
DIAMET. R. PRIMER ORDEN	0.03	0.03	0.08	0.07	0.11	
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	4.00	2.8	6.8	3.3	10.0	
EXTENSION RADICAL	5.70	2.6	13.3	5.8	59.0	

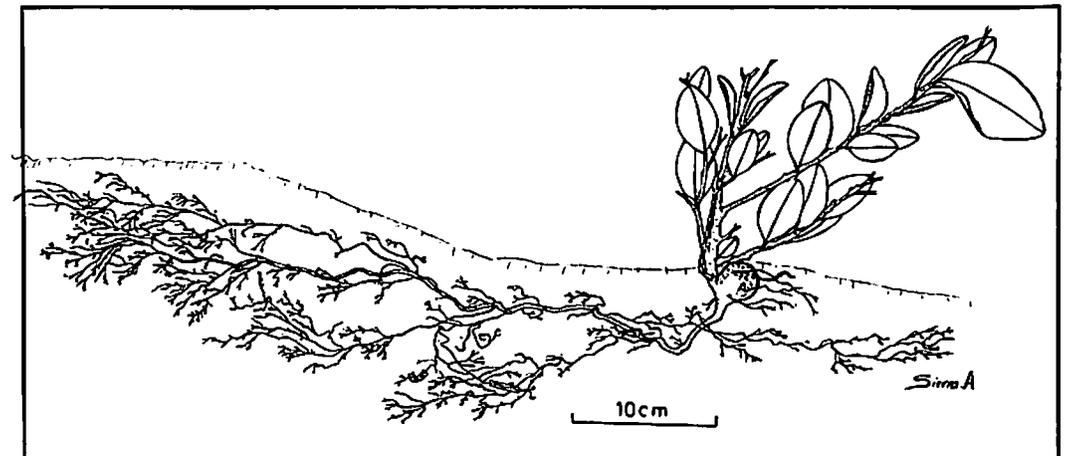


Figura No. 15. *Macleania rupestris* (H.B.K.) A.C.Smith

El sistema radical es alorrícico. A partir de brotes decumbentes surgen raíces cladógenas. También las raíces dan origen a vástagos.

La raíz primaria de la plántula se ramifica y produce raíces laterales hasta de tercer orden, las de último orden no son muy numerosas. Las raíces son rugosas y la coloración es café rojizo. El cuello de la raíz primaria se engrosa paulatinamente hasta formar un tuberculoide de espesor distalmente cada vez menor hasta alcanzar el espesor normal de la raíz del tuberculoide y de su prolongación se desprenden raíces de primer orden ramificadas. Uno de los tuberculoides observados en las plántulas alcanzó 3 mm de diámetro. El corte transversal de los tuberculoides presenta las siguientes características:

- Externamente está cubierto con tres a cuatro capas de suber.
- En el suber se encuentra una capa de células con taninos.
- El parénquima posee cristales de oxalato de calcio y almacena gran cantidad de almidón y agua.
- El floema es discontinuo, con grandes radios medulares.
- El xilema es abundante.
- El tejido secundario tiene pocos elementos conductores y de diámetro reducido.

Se colectaron plántulas germinadas en condiciones naturales a partir de deyecciones de mirra (*Turdus fuscater*) y se les siguió su crecimiento en condiciones de laboratorio.

De 20 individuos trasladados al laboratorio, sólo sobrevivieron dos ejemplares. Inicialmente las plántulas tenían una longitud de la parte aérea de 0.8 y 0.5 cm y long. radical de 2 mm y 0.8 mm respectivamente. A los nueve meses los ejemplares tenían 3.5 cm y 2.8 cm de longitud en la parte aérea y se podía apreciar un engrosamiento en el cuello de la raíz principal con un diámetro de 1.2 mm y 1 mm respectivamente. Este engrosamiento corresponde a las primeras etapas de desarrollo del tuberculoide.

En plantas adultas el sistema radical presenta ramificaciones hasta de séptimo orden y raíces cladógenas. La raíz primaria se engrosa en el cuello y forma un tuberculoide de donde se desprenden raíces de primer orden. Algunas raíces de primer orden generadas en el tuberculoide se engrosan en el cuello y se desarrollan otros tuberculoides que pueden alcanzar el mismo tamaño que el de la raíz principal. En ejemplares de más de 1.5 metros de altura del vástago se encontraron varios tuberculoides en una misma raíz, dispuestos en serie de mayor a menor tamaño, o en ningún orden particular, con longitudes de 30-32.5 cm y diámetros de 13-15.5 cm.

Las raíces de segundo orden son largas y bien ramificadas en la parte distal a manera de cabellera. Son muy sinuosas, de textura áspera y de color café rojizo. Las raíces tanto primaria como de segundo y tercer orden son superficiales y tienden a ser plagiótropas aunque se encuentren en suelos profundos. Las plantas de *Macle-ania rupestris* crecen en varios tipos de sustratos, suelos arenosos rocosos, o sobre ramas de árboles en el bosque, como epifitas.

En individuos de mayor tamaño se observó el desarrollo de tallos decumbentes que generan sus propias raíces. Cada tallo decumbente da origen a un nuevo individuo independiente, de esta manera surgen clones que poco a poco se alejan de la planta madre. Del tuberculoide también brotan vástagos. En febrero y junio se observaron raíces en crecimiento de sexto y séptimo orden. Algunas raíces se entrelazan con otras raíces y/o tallos descompuestos para tomar los nutrientes que se liberan en el proceso de degradación.

Paepalanthus alpinus Koern. Figura No. 16

FAMILIA: Eriocaulaceae

COMUNIDAD: Frailejónal pajonal

SUSTRATO: Suelos profundos, franco arenosos

EJEMPLAR NUMERO FECHA	1 Ago 11/90	2	3 Oct 27/90
LONG. PARTE AEREA	2.40	3.5	6.0
LONG. RADICAL	8.40	22.0	23.0
LONG. RAIZ PRINCIPAL	0.00	0.0	0.0
LONG. RAIZ PRIMER ORDEN	8.40	22.0	23.0
DIAMETRO R. PRINCIPAL	0.00	0.0	0.0
DIAMETRO R. PRIMER ORDEN	0.04	0.06	0.07
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	0.34	11.5	10.5
EXTENSION RADICAL	10.0	27.3	35.5

El sistema radical es homorrícico. El proceso de innovación vegetativa basitónica de la planta conduce a la formación de rizomas cortos. De los brotes de innovación de crecimiento basitónico surgen raíces cladógenas con ramificaciones hasta de tercer orden. En los primeros estadios de crecimiento del rizoma las raíces surgen tanto por el lado ventral como por el lado dorsal de éste; en estadios más avanzados de crecimiento, el rizoma emerge sobre la superficie del suelo y las raíces brotan sólo por el lado ventral del rizoma, el que presenta en la base gran cantidad de hojas muertas y en la misma zona se observan raíces

en crecimiento que probablemente aprovechan los nutrientes liberados por esta necromasa. Allí mismo, están presentes microtuberculoideos diminutos similares a los que se encuentran en *Rhynchospora paramorum*.

Como se dijo, de los brotes de innovación surgen raíces cladógenas, lo cual tarde o temprano les permite separarse de la planta madre al morir los sectores más viejos del rizoma. Las colonias son limitadas, se extienden radialmente con geometría de expansión desordenada. Las raíces de primer orden de más de 23 cm, alcanzan diámetros menores de un milímetro y crecen plagiotrópicamente a manera de hilos. Las raíces de segundo orden son numerosas, muy delgadas y relativamente largas, alcanzan hasta 4.5 cm de longitud; las braquirrizas son igualmente hilos. Las raíces de segundo orden son numerosas, muy deabundantes y no se observan pelos absorbentes a simple vista. Las raíces cladógenas ventrales alcanzan hasta el tercer orden.

Las plantas estudiadas se encontraban asociadas con *Rhynchospora macrochaeta*, *Calamagrostis effusa*, *Espeletia grandiflora*, *Hypericum sp.*, *Rhynchospora paramorum* y gran cantidad de musgo.

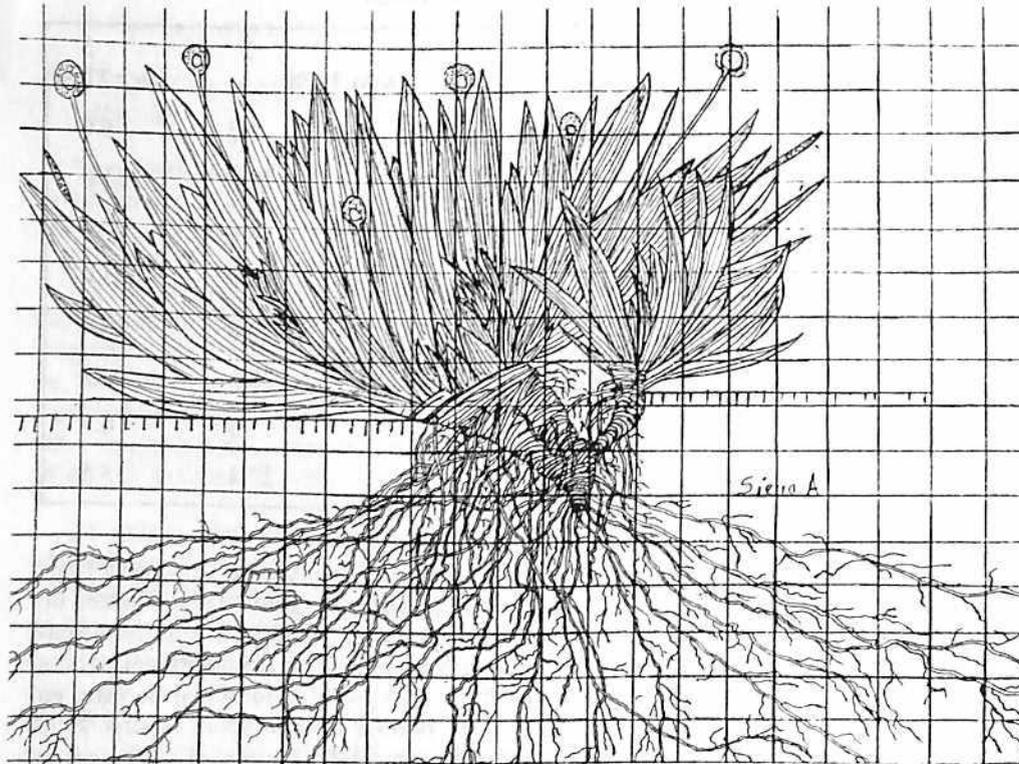


Figura No. 16. *Paepalanthus alpinus* Koern

Pentacalia ledifolia (H.B.K) Cuatr. Figura 17

FAMILIA: Compositae

COMUNIDAD: Turbera

SUSTRATO: Suelos permanentemente inundados, ricos en materia orgánica.

EJEMPLAR NUMERO FECHA	1	2
	Oct 12/91	Sep 14/91
LONG. PARTE AEREA	13.0	19.5
LONG. RADICAL	16.0	12.0
LONG. RAIZ PRINCIPAL	4.50	0.00
LONG. RAIZ PRIMER ORDEN	16.0	
DIAMETRO R. PRINCIPAL	0.30	0.00
DIAMETRO R. PRIMER ORDEN	0.28	
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	7.10	18.0
EXTENSION RADICAL	26.0	40.0

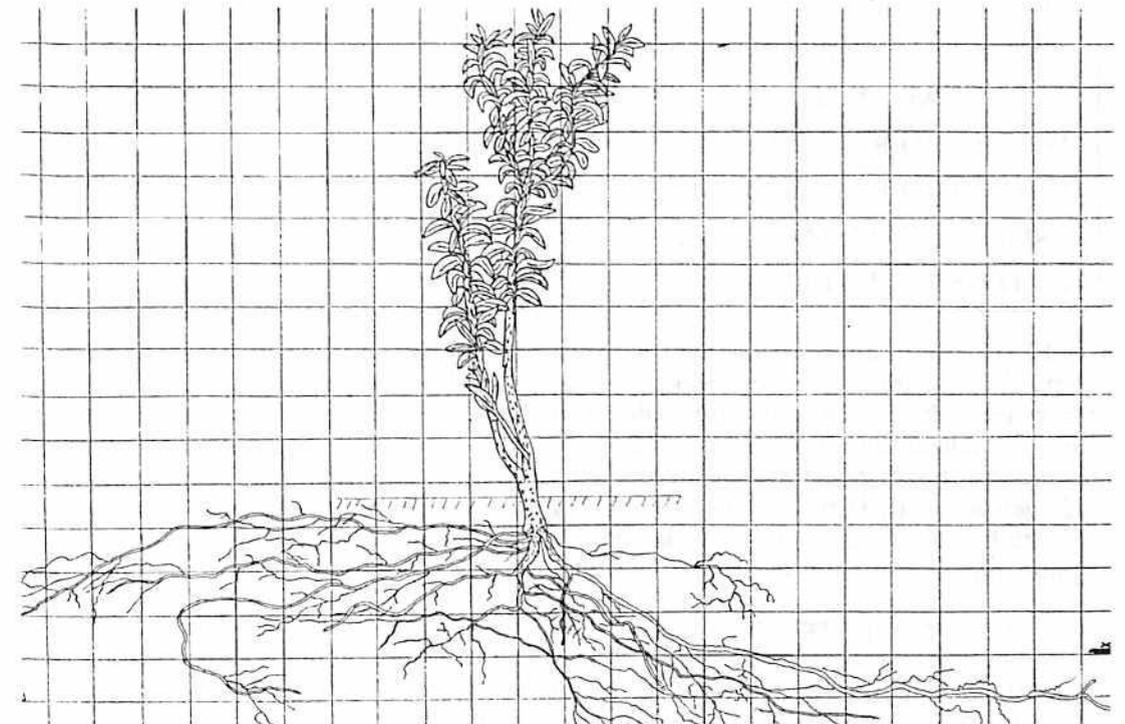


Figura No. 17. *Pentacalia ledifolia* (H.B.K) Cuatr.

El sistema radical es alorrícico con raíces cladógenas, estolones y tendencia general plagiótropa.

La raíz primaria es ortótrópa, se ramifica desde el cuello y genera una raíz de primer orden, tan gruesa como la principal. Entre la principal y la de primer orden se forma un ángulo de 50 grados. La principal se adelgaza paulatinamente, muere en la parte distal y genera dos raíces de primer orden que reemplazan la primaria; éstas son largas y ramificadas. Se estudió un vástago que brotó de un tallo rastrero cubierto por hojarasca, que genera vástagos y además raíces cladógenas hasta de cuarto orden.

Pinus patula Schlecht. y Cham

FAMILIA: Pinaceae

COMUNIDAD: Cultivo de pino

SUSTRATO: Suelos rocosos, o poco profundos, franco arenosos

EJEMPLAR NUMERO FECHA	1 Sep 7/91	2 Oct 13/91
LONG. PARTE AEREA	38.0	331.0
LONG. RADICAL	61.0	500.0
LONG. RAIZ PRINCIPAL	40.0	100.0
LONG. RAIZ PRIMER ORDEN	51.0	500.0
DIAMETRO R. PRINCIPAL	1.70	4.50
DIAMETRO R. PRIMER ORDEN	0.70	4.00
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	26.0	120.0
EXTENSION RADICAL	53.5	500.0

El sistema radical es alorrícico con raíces cladógenas. La raíz principal es ortótrópa. Las de primero y segundo orden pueden ser ortótrópas o plagiótropas. Las raíces pequeñas que nacen cerca al cuello de la raíz se ramifican a manera de cabellera y alcanzan longitudes hasta de 20 cm. La raíz de primer orden genera raíces de segundo orden dispuestas de manera alterna con longitudes que oscilan entre 26 cm y 2 metros, las de segundo orden generan raíces de tercer orden a lo largo de toda su longitud (hasta de un metro), las de cuarto orden tienen longitudes de 28 cm, las de quinto orden de 3 cm y las de sexto orden de 0.5 mm.

Las raíces de primer orden plagiótropas, cambian de dirección de crecimiento, penetran en el sustrato y evaden los obstáculos cambiando la orientación del crecimiento, de acuerdo con la forma del obstáculo. Se observaron raíces de primer y sexto orden en crecimiento activo en octubre 13 de 1991 y una que otra raíz cladógena delgada muy cerca de la base del tallo, hasta donde llega la capa de hojarasca.

El ángulo de la raíz principal con respecto a la de primer orden plagiótropa es de 85 grados, aproximadamente. En suelos profundos la raíz es ortótrópa y ramificada y llega un momento en que se atrofia. En suelos rocosos, como son en su mayor parte los que están sembrados de pinos en el Páramo del Granizo, la raíz no puede profundizar y adoptar crecimiento plagiótropo. Esto, en muchos casos, limita en gran medida el crecimiento de los árboles.

Puya nitida Mez. Figura 18

FAMILIA: Bromeliaceae

COMUNIDAD: Páramo rocoso

SUSTRATO: Suelos poco profundos, rocoso

EJEMPLAR NUMERO FECHA	1 Abr 18 1991	2 Jul 20 1991	3 Nov 23 1991
LONG. PARTE AEREA	3.50	10.0	9.0
LONG. RADICA	11.5	50.0	48.5
LONG. RAIZ PRINCIPAL	0.00	0.0	0.0
LONG. RAIZ PRIMER ORDEN	6.20	50.0	48.5
DIAMETRO R. PRINCIPAL	0.00	0.0	0.0
DIAMETRO R. PRIMER ORDEN	0.10	0.24	0.21
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	1.00	12.0	5.0
EXTENSION RADICAL	14.5	89.5	77.0

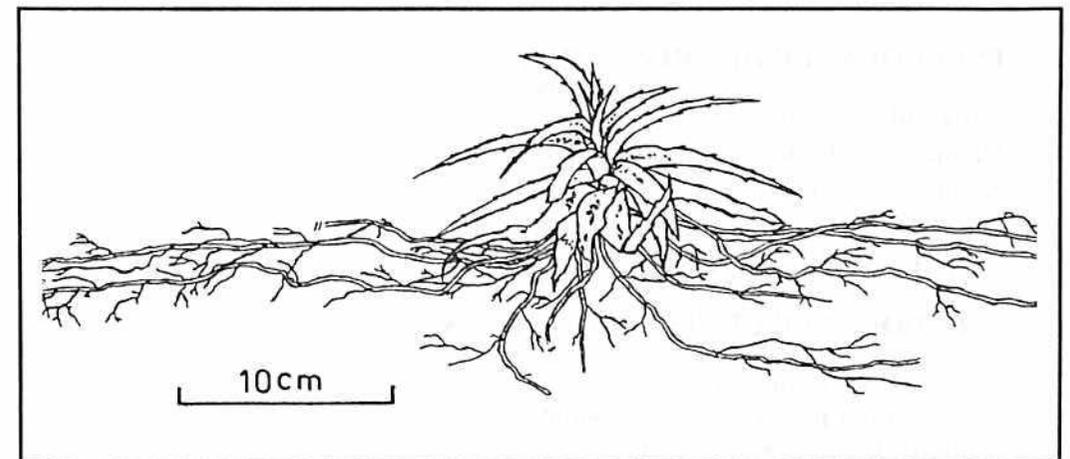


Figura No. 18. *Puya nitida Mez*

El sistema radical es homorrhítico secundario. El proceso de innovación vegetativa basitónica conduce a la formación de rizomas de internodios cortos.

En las plántulas predomina la dirección plagiótropa del crecimiento de las raíces. La raíz principal desaparece pronto y se desarrollan raíces cladógenas de primer orden que crecen horizontalmente. Las raíces de primer orden tienen, más o menos, el mismo diámetro, presentan cicatrices en la parte distal y originan raíces de segundo orden gruesas y largas que reemplazan las de primer orden. De modo que todo el sistema radical persistente y funcional se origina en el vástago, se extiende radialmente y presenta raíces hasta de cuarto orden. Tanto las de tercer y cuarto orden son pequeñas y cortas (braquirrizas). Las plantas de *Puya nítida* crecen en sitios rocosos con suelos muy incipientes, a veces inexistentes y el crecimiento de las raíces tienen que necesariamente adaptarse a la forma del contorno de las rocas.

En mayo se observaron raíces con meristemas apicales activos, alargamiento de raíces ya existentes y desarrollo de nuevas raíces de primer orden, generadas en la base de la planta.

En plantas adultas es evidente que las raíces cladógenas se comportan como raíces cladógenas internas, en cuanto que originan en la periferia del cilindro central del eje principal y corren paralelas a los haces conductores hasta alcanzar el suelo, protegidos por restos de corteza y de las hojas. Del sitio donde nacen las raíces cladógenas internas, se desprende un líquido viscoso y traslúcido, que al contacto con el aire se cristaliza. A medida que crece el vástago, se originan acropetalmente nuevas raíces cladógenas internas. Tanto el eje principal como los brotes de innovación poseen raíces en pleno crecimiento. La cofia de la raíz joven es gruesa y redonda. En general, las raíces jóvenes son aplanadas, duras y descienden hacia el sustrato por dentro del pseudocaule madre a manera de hilos.

Las características de los pseudocauls son las siguientes:

PSEUDOCAULE DE PRIMER ORDEN

Longitud del Pseudocaule	54
Diámetro de Pseudocaule de primer orden	1.19
Número de Raíces Cladógenas	65
Diámetro de Raíces Cladógenas	0.49
Longitud de Raíces Cladógenas	+ de 60

PSEUDOCAULE DE SEGUNDO ORDEN

Longitud del Pseudocaule	12
Diámetro del pseudocaule de segundo orden	9,2
Número de raíces Cladógenas	0.3
Longitud de Raíces Cladógenas	32

Rhynchospora paramorum Mora. Figura 19

FAMILIA: Cyperaceae

COMUNIDAD: Frailejonal pajonal

SUSTRATO: Suelos profundos, franco arenosos.

EJEMPLAR NUMERO FECHA	1	2	3
	Jun 23 1991	Junio 30 1991	
LONG. PARTE AEREA	2.50	5.00	7.7
LONG. RADICAL	6.00	12.5	17.3
LONG. RAIZ PRINCIPAL	0.00	0.0	0.0
LONG. RAIZ DE PRIMER ORDEN	6.00	13.0	17.3
DIAMETRO R. PRINCIPAL	0.00	0.0	0.0
DIAMETRO R. PRIMER ORDEN	0.03	0.05	0.11
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	3.50	8.50	9.5
EXTENSION RADICAL	9.30	16.5	27.0

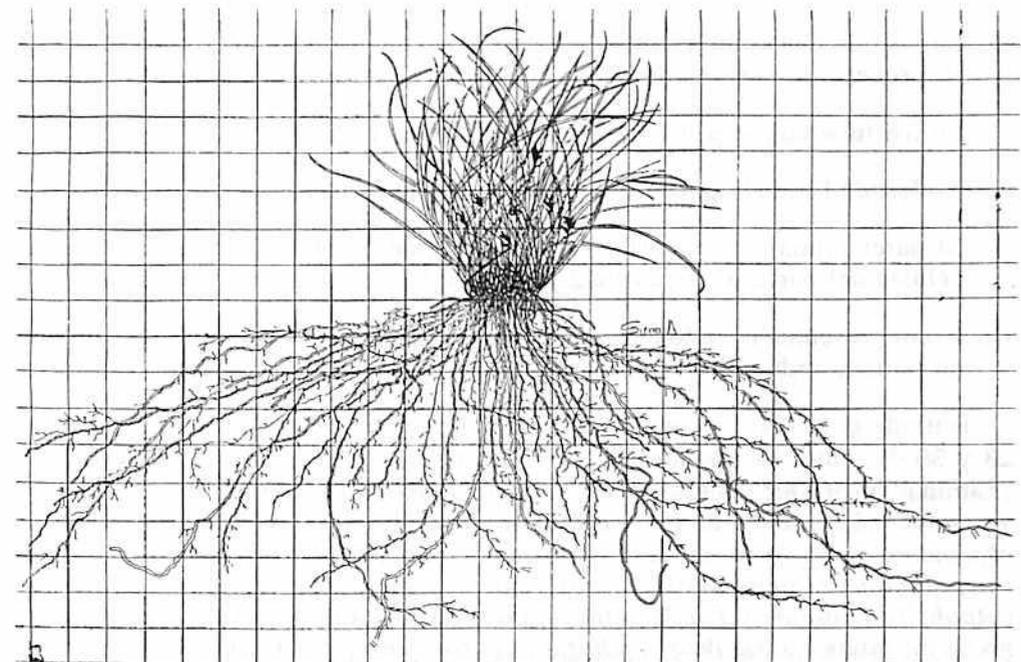


Figura No. 19. *Rhynchospora paramorum* Mora

Esta especie, cuya forma de vida es un cojín, presenta un sistema radical de tipo homorrístico secundario. El proceso de innovación vegetativa basitónica conduce a la formación de rizomas de internodios cortos. En los primeros estadios de desarrollo la raíz principal es ortótropa, se atrofia y surge un conjunto de raíces cladógenas a manera de manojo con un grosor parecido. En los primeros estadios de desarrollo de la raíz su comportamiento es ortótropa. Plantas juveniles con vástagos de 2.3 cm y sistemas radicales de 3.6 cm, poseen todavía radículas de 0.3 cm de largo. El sistema radical presenta ramificaciones hasta de tercer orden. Las raíces de primer orden son abundantes; las raíces de segundo orden son igualmente abundantes y muy cortas. Cuando las raíces de primer orden se atrofian por fuerzas mecánicas u otros factores, desarrollan, en la región apical, raíces de segundo orden largas de hasta nueve centímetros que asumen la función de la raíz de primer orden, dando lugar a sistemas parciales de raíces de crecimiento pseudoarticulado. Las raíces de tercer orden son braquirrizas y relativamente abundantes. En las raíces de segundo y tercer orden no se observan a simple vista pelos radicales.

Algunas raíces de segundo y tercer orden presentan microtuberculoides de color blanco transparente y vidrioso. Estas estructuras alcanzan una longitud de casi 3 mm y un diámetro menor de 0.5 mm. Los microtuberculoides aparecen en la región distal de las raíces y algunas veces desarrollan raíces que continúan ramificándose. (Fig 20)

En corte transversal los microtuberculoides muestran las siguientes particularidades:

- En las que han completado el desarrollo la epidermis aparece fraccionada y en proceso de desprendimiento.
- En los tuberculoides más jóvenes se observan tricomas.

La exodermis formada por una capa de células alargadas.

- El parénquima cortical está formado por cuatro capas de células. Algunas células del parénquima cortical contienen taninos y gránulos de almidón.
- Están presentes la endodermis, el periciclo y los haces conductores, aunque de tamaño reducido.

Durante el período en que se coleccionaron las raíces, comprendido entre el 23 y 30 de junio, en ese año aún en época de lluvia, la mayoría de las plantas examinadas, presentaban raíces en crecimiento longitudinal y formación de nuevas raíces. Las raíces en crecimiento son más gruesas, de color blanco. Esta especie crece en sitios abiertos y asociada con plantas de *Calamagrotis effusa*, *Paepalanthus alpinus*, *Rhynchospora macrochaeta*, musgos y plántulas de *Arcytophyllum nitidum* y *Paepalanthus alpinus*. Las plántulas se desarrollan al abrigo de las hojas adultas de *Rhynchospora paramorum*. Las raíces de las especies asociadas forman una trama intrincada con las de *Rhynchospora paramorum*.

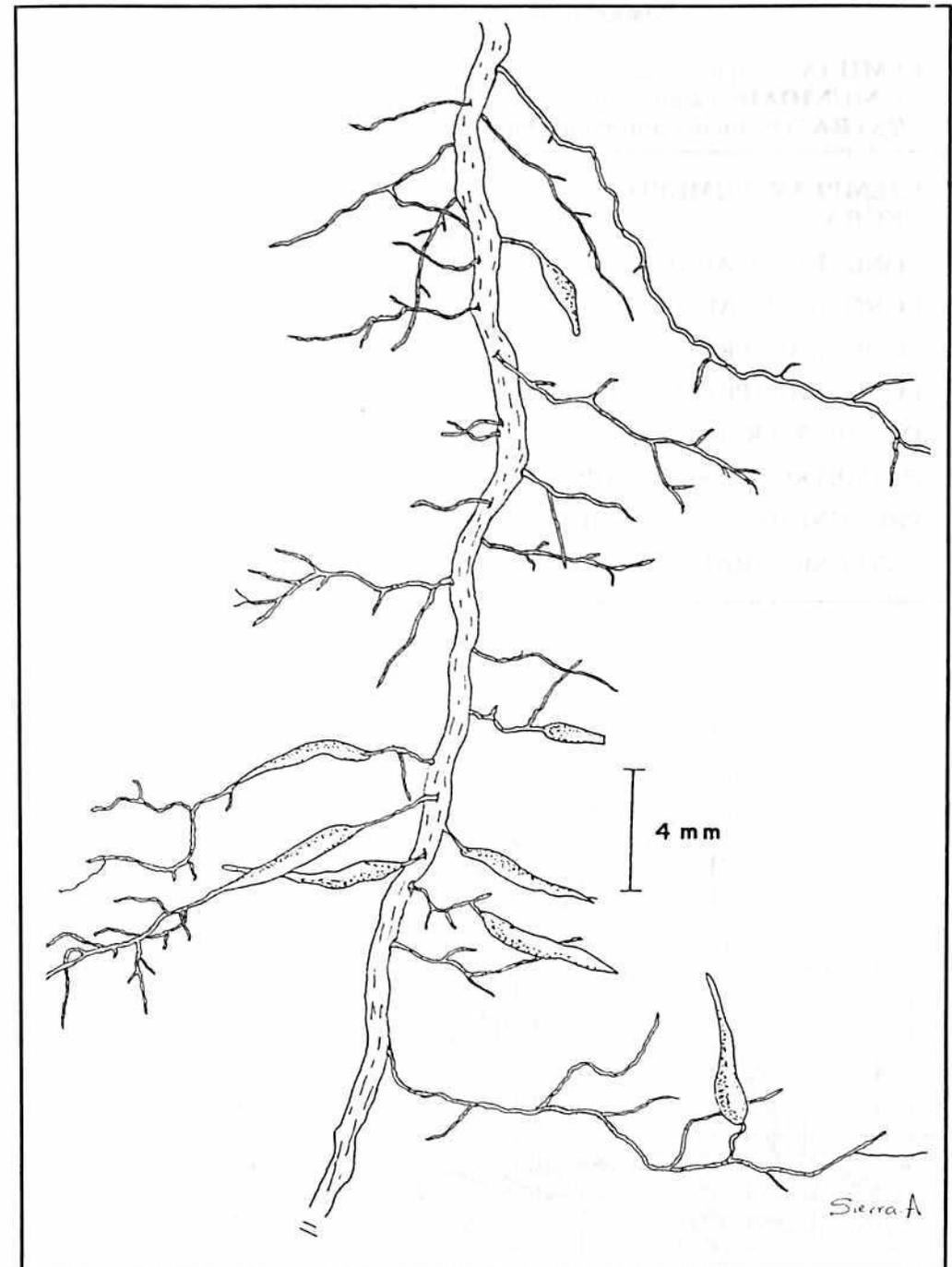


Figura No. 20. Raíz de primer orden con microtuberculoides de *Rhynchospora paramorum* Mora

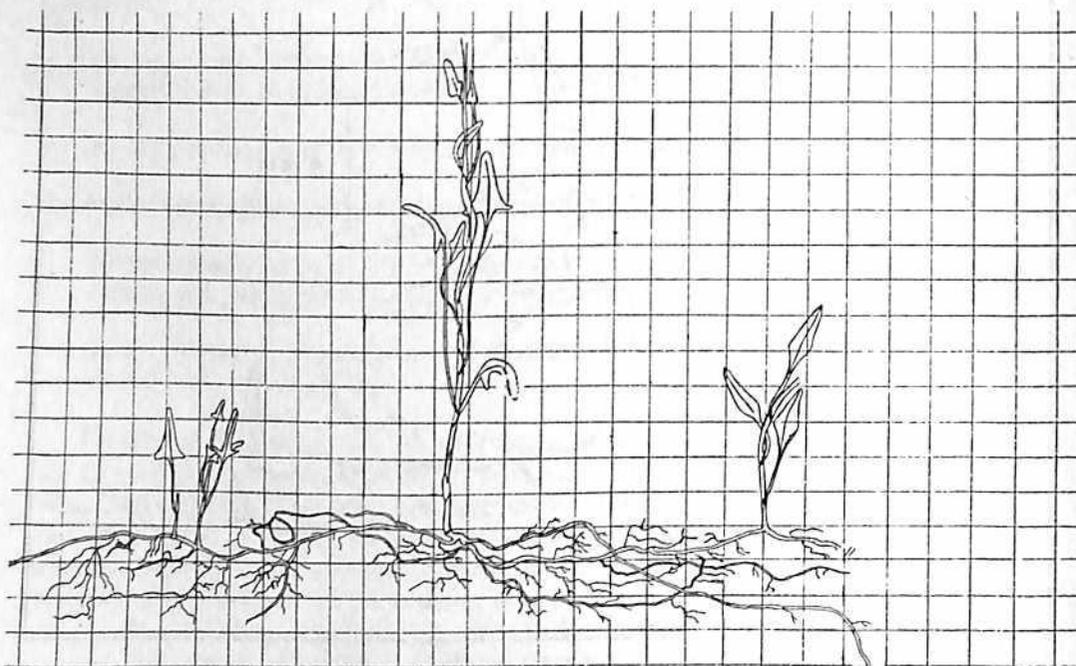
Rumex acetosella L. Figura No. 21

FAMILIA: Polygonaceae

COMUNIDAD: Páramo intervenido

SUSTRATO: Suelos profundos, húmiferos, muy sueltos.

EJEMPLAR NUMERO FECHA	1 Oct 19/91	2	3 Ago 6/91
LONG. PARTE AEREA	2.20	2.5	15.0
LONG. RADICAL	4.20	7.3	25.5
LONG. RAIZ PRINCIPAL	2.30	4.5	0.00
LONG. RAIZ PRIMER ORDEN	2.00	6.2	25.5
DIAMETRO R. PRINCIPAL	0.10	.11	0.00
DIAMETRO R. PRIMER ORDEN	0.03	.05	0.12
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	1.70	2.8	7.00
EXTENSION RADICAL	5.10	11.4	32.0

Figura No. 21. *Rumex acetosella* L.

El sistema radical es alorrícico. Los brotes de innovación forman raíces cladógenas y las raíces pueden dar origen a vástagos.

Las raíces forman redes extensas de más de un metro de longitud. Las raíces corren paralelas a la superficie del suelo, no profundizan, ya que tanto las de primer orden como las de segundo y tercer orden son plagiótropas. También la raíz principal presenta esta condición y es axonomorfa. Las raíces de primer orden que genera son largas y ramificadas. Algunas raíces de primer orden son plagiótropas y otras ortótropas y se ramifican en la región distal. Son raíces consistentes, de textura suave, rugosa, de color amarillo pálido a pardo rojizo. Los vástagos salen de la raíz y cada uno genera sus propias raíces, las cuales a la vez generan raíces largas, a manera de cordones, de donde saldrán otros vástagos.

Solanum tuberosum L. Figura No. 22

FAMILIA: Solanaceae

COMUNIDAD: Páramo intervenido

SUSTRATO: Suelos profundos, húmiferos, muy sueltos.

EJEMPLAR NUMERO FECHA	1 Ago 31/91	2	3 Nov 30/91
LONG. PARTE AEREA	11.7	8.0	26.5
LONG. RADICAL	7.00	11.0	22.5
LONG. RAIZ PRINCIPAL	0.00	0.00	0.00
LONG. RAIZ PRIMER ORDEN	7.00	11.0	22.5
DIAMETRO R. PRINCIPAL	0.00	0.00	0.00
DIAMETRO R. PRIMER ORDEN	0.04	0.08	0.10
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	8.00	13.0	13.5
EXTENSION RADICAL	11.0	17.0	31.0

El sistema radical es alorrícico. El vástago principal genera raíces cladógenas y vástagos laterales tuberíferos de crecimiento plagiótropo, en cuyo extremo distal surgen los tubérculos. Las plantas de *Solanum tuberosum* se propagan vegetativamente a partir de tubérculos. Parte del vástago principal permanece dentro del suelo y desarrolla raíces alternas. Las raíces cladógenas se ramifican hasta el cuarto orden. Las de este último orden son cortas. Las raíces de primer orden, en cambio, son largas, delgadas, se ramifican continuamente y tienen la apariencia de una cabellera, brotan muy cerca de los vástagos laterales tuberíferos y se desarrollan paralelamente con estos vástagos. Los vástagos laterales tuberíferos generan tubérculos por engrosamiento de la región distal. Las raíces muestran predominantemente crecimiento plagiótropo. La región distal de la raíz presenta grados de ramificación más altos que las regiones media y basal.

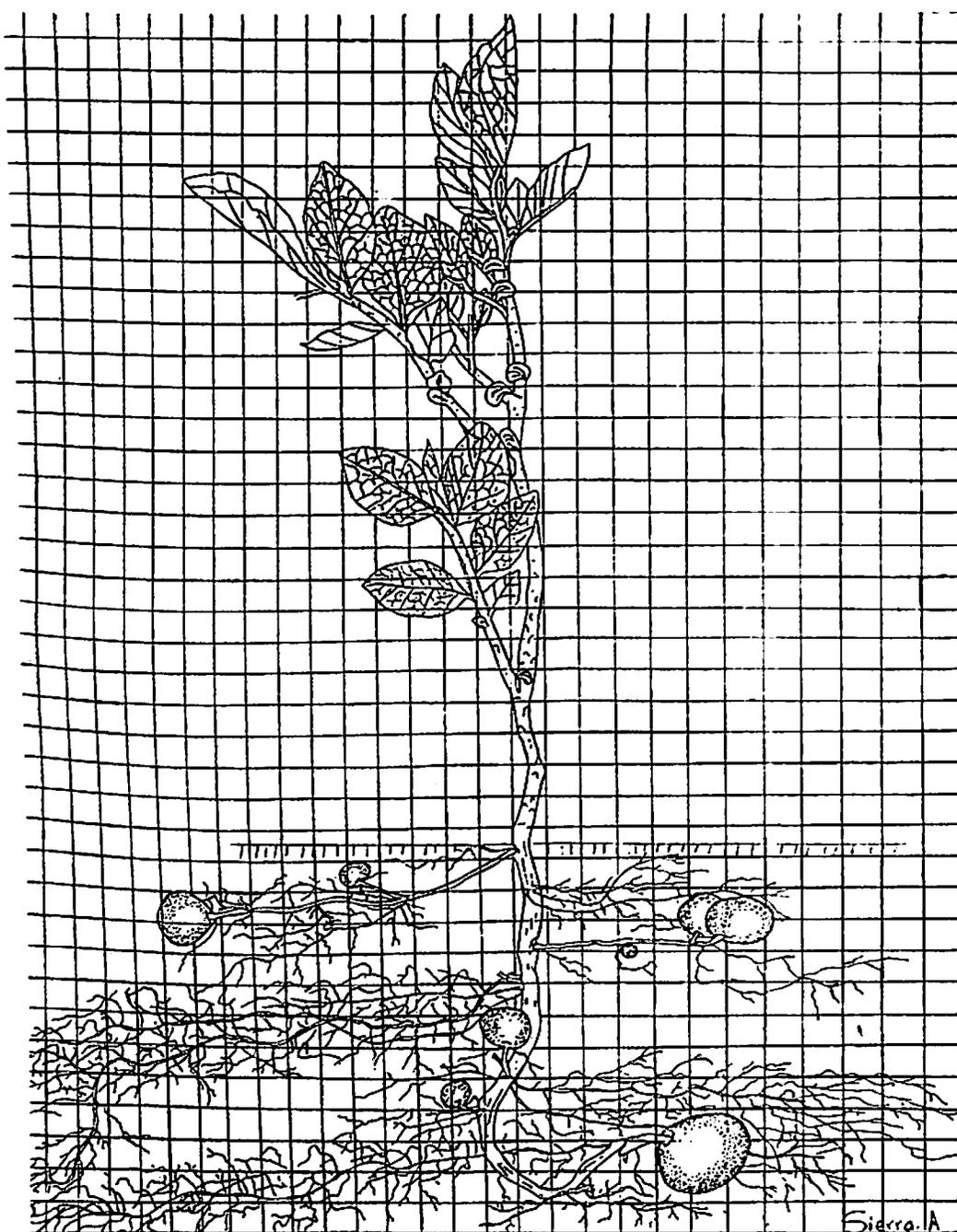


Figura No. 22. *Solanum tuberosum* L.

Vaccinium floribundum Sleumer. Figura No. 23

FAMILIA: Ericaceae

COMUNIDAD: Turbera

SUSTRATO: Suelos permanentemente inundados, ricos en materia orgánica.

EJEMPLAR NUMERO	1	2	3
FECHA	Jun 22 1991	Jun 30 1991	Ene 4 1992
LONG. PARTE AEREA	2.30	5.0	30
LONG. RADICAL	10.5	15.5	69
LONG. RAIZ PRINCIPAL	10.0	10.0	64
LONG. RAIZ PRIMER ORDEN	5.00	13.5	61
DIAMETRO R. PRINCIPAL	0.23	0.16	0.65
DIAMETRO R. PRIMER ORDEN	0.11	0.14	0.46
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	4.60	5.3	24
EXTENSION RADICAL	9.50	14.5	92

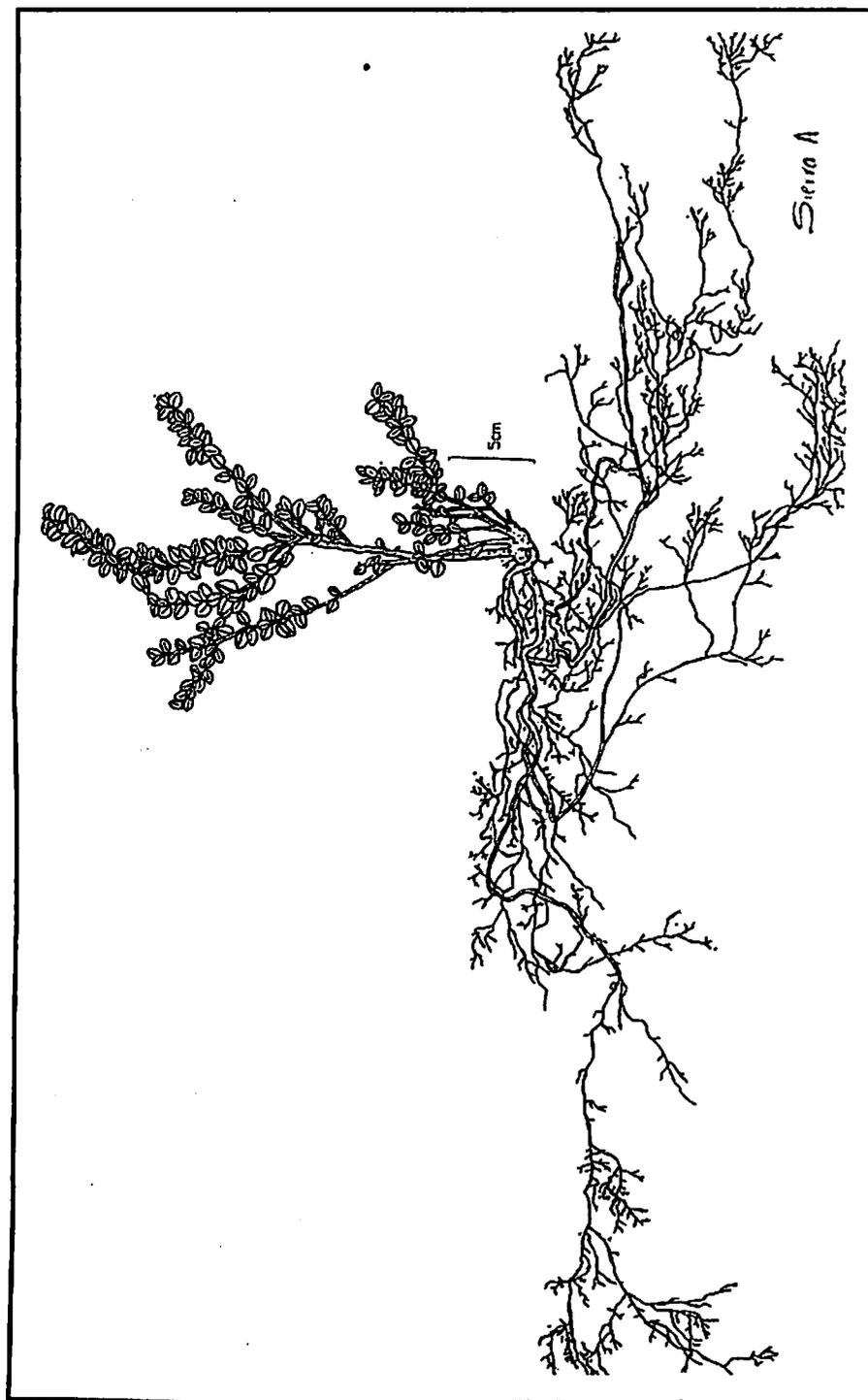
El sistema radical es alorrífico. El proceso de innovación vegetativa basitónica conduce a la formación de xilopodio. Los brotes de innovación decumbentes y estolones forman raíces cladógenas.

El sistema radical presenta raíces hasta de cuarto orden, aunque estas últimas son cortas y de número reducido. La de primer orden nace muy cerca de la base del cuello de la raíz principal, tiene diámetro y longitud muy similar al de la principal y genera numerosas raíces de segundo orden. La raíz de primer orden que nace de la base del cuello de la primaria repite la morfología de ésta; ambas son plagiótropas y corren más o menos paralelas, aunque la de primer orden es ligeramente menos profunda. Las raíces jóvenes son bastante consistentes, de textura rugosa. Ya en estadios muy tempranos del desarrollo de las plantas el vástago principal tiende a formar brotes de innovación y crece horizontalmente sobre el suelo. El sistema radical de plantas adultas presenta raíces hasta de octavo orden, las de séptimo y octavo orden son pequeñas. Las de primer orden nacen en la base del cuello de la raíz principal y el espesor es bastante similar al de ésta y se ramifica casi desde la base. Las de segundo y tercer orden son largas y ramificadas. La presencia temprana del xilopodio dificulta los puntos de origen de la raíz principal y de la de primer orden. Las raíces hasta del sexto orden son bien consistentes, mantienen su posición con bastante rigidez. Entre los brotes de innovación algunos son relativamente decumbentes, crecen muy cerca del suelo y generan raíces cladógenas. La presencia de estos brotes con raíces cladógenas permitirá que posteriormente se independicen y formen nuevos clones.

Weinmannia tomentosa L. f. Figura No. 24**FAMILIA:** Cunnoniaceae**COMUNIDAD:** Bosque nativo**SUSTRATO:** Suelos con abundante humus, franco arenosos.

EJEMPLAR NUMERO	1	2	3
FECHA	Jun 1/91	Ene 19/91	Ene 12/91
LONG. PARTE AEREA	3.30	5.2	22.0
LONG. RADICAL	7.20	20.5	47.5
LONG. RAIZ PRINCIPAL	1.50	20.5	36.0
LONG. RAIZ PRIMER ORDEN	4.50	7.0	23.0
DIAMETRO R. PRINCIPAL	0.07	.11	0.47
DIAMETRO R. PRIMER ORDEN	0.04	.04	0.20
PROFUNDIDAD MAX. RAIZ	5.20	7.8	15.5
EXTENSION RADICAL	8.50	17.3	54.3

El sistema radical es alorrícico. Presenta raíces cladógenas y las raíces tienen la capacidad de generar nuevos vástagos. La raíz principal de las plántulas es axonomorfa, presenta un abultamiento en la base, genera raíces hasta de tercer orden y una que otra de cuarto orden (braquirriza). La raíz primaria y algunas de primer orden tienden a ser ortótropas, las de segundo orden son plagiótropas. En la región distal desarrollan numerosas raíces de tercer orden, cortas. Algunas de estas presentaban crecimiento activo en 19-I-1991. La raíz primaria de las plantas juveniles lleva en la parte basal un abultamiento similar al de las plántulas y tiende a curvarse. El sistema radical de estas plantas presenta ramificaciones hasta de quinto orden. Las de segundo orden son bastante largas y en la región distal desarrollan muchas raíces de tercer orden con longitudes de hasta 11 cm. Las regiones distales de las raíces de segundo orden presentan conjuntos de raíces que semejan una cabellera. Tanto la principal como la de primero y segundo orden son bien consistentes, con textura áspera y rugosa. En la base del tallo se observa la presencia de raíces cladógenas con longitudes que oscilan entre 3 y 15 cm. Algunas raíces de cuarto y quinto orden se adhieren a hojas en descomposición o invaden raíces o rizomas muertos, por ejemplo, de *Puya nitida* en el cordón de ericáceas. En algunos microhábitats del bosque parte del vástago principal de *Weinmannia tomentosa* permanece dentro de la hojarasca y el mantillo. En la comunidad vegetal arbustiva, Cordón de ericáceas, *Weinmannia tomentosa* está asociada a *Puya nitida*, *Pernettya prostrata* y *Espeletia grandiflora*. En ejemplares de 10 metros de altura la raíz principal es ortótropa y las de primer orden tienen la tendencia plagiótropa. Las raíces distales son delgadas y crecen principalmente en la capa de hojarasca y mantillo del bosque. La raíz principal tiene un diámetro de 37 cm a la altura del cuello, mientras que el de la

Figura No. 23. *Vaccinium floribundum* Sleumer

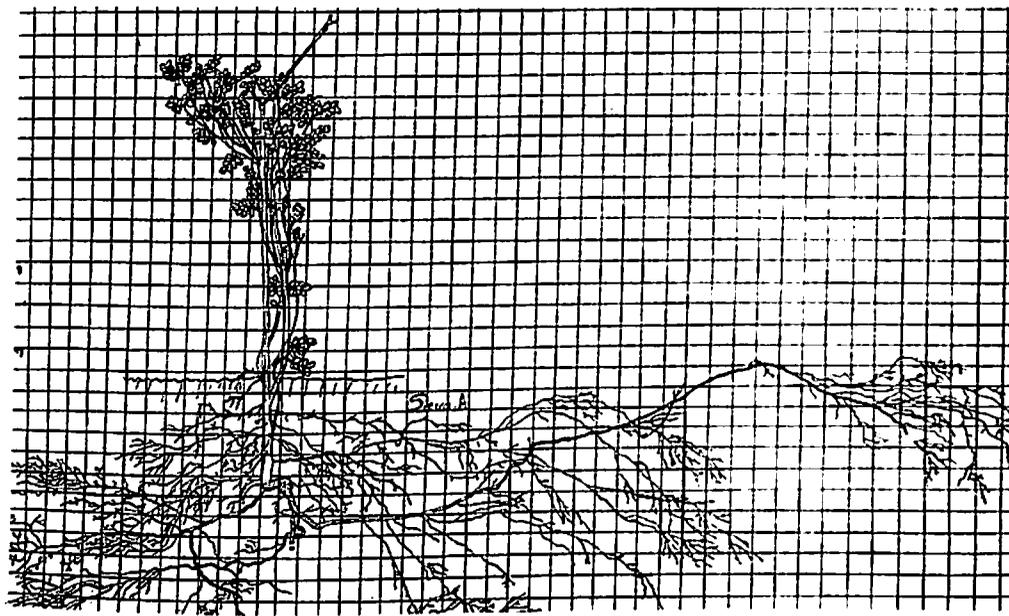


Figura 24. *Weinmannia tomentosa* L. f.

de primer orden alcanza 41 cm y el de la de segundo orden 23 cm de diámetro. La raíz primaria y la de primer orden forman un ángulo de 35. Las de primer orden forman un ángulo de 40 grados con respecto a la de segundo orden. Por otra parte, las raíces de primer orden se conectan entre sí a través de raíces de segundo orden. Los árboles de gran porte también presentan raíces cladógenas, y algunos generan vástagos a partir de raíces. En uno de los ejemplares observados se tomaron los siguientes datos:

- Altura de un vástago que brotó a partir de una raíz: 16 cm
- Diámetro de la corona de este vástago: 23cm por 16.5cm
- Diámetro raíz de primer orden que origina el vástago: 42.9cm
- Diámetro raíz de segundo orden del árbol original: 12.1mm
- Diámetro raíz de tercer orden del árbol original: 4.1mm

DISCUSION DE LOS RESULTADOS

Sistemas radicales

Dieciséis de las especies estudiadas tienen sistema radical alorráfico y ocho sistema radical homorráfico secundario. El estudio de esta radicación se efectuó no solamente teniendo en cuenta la raíz como órgano del cormo, sino también las relaciones entre los sistemas radicales, propiamente dichos, y los sistemas caulinares de cada especie. Dentro del grupo de especies con sistema radical alorráfico se distinguieron las siguientes variantes: 1. Especies con sistema radical alorráfico y raíces límite. 2. Especies con sistema radical alorráfico y raíces

ces cladógenas y 3. Especies con sistema radical alorráfico, raíces cladógenas y raíces originadoras de nuevos sistemas de vástagos y raíces. Dentro del grupo de especies con sistema radical homorráfico secundario se distinguieron dos variantes o modalidades: 1. Especies con rizoma corto 2. Especies con rizomas largos. (Fig 25).

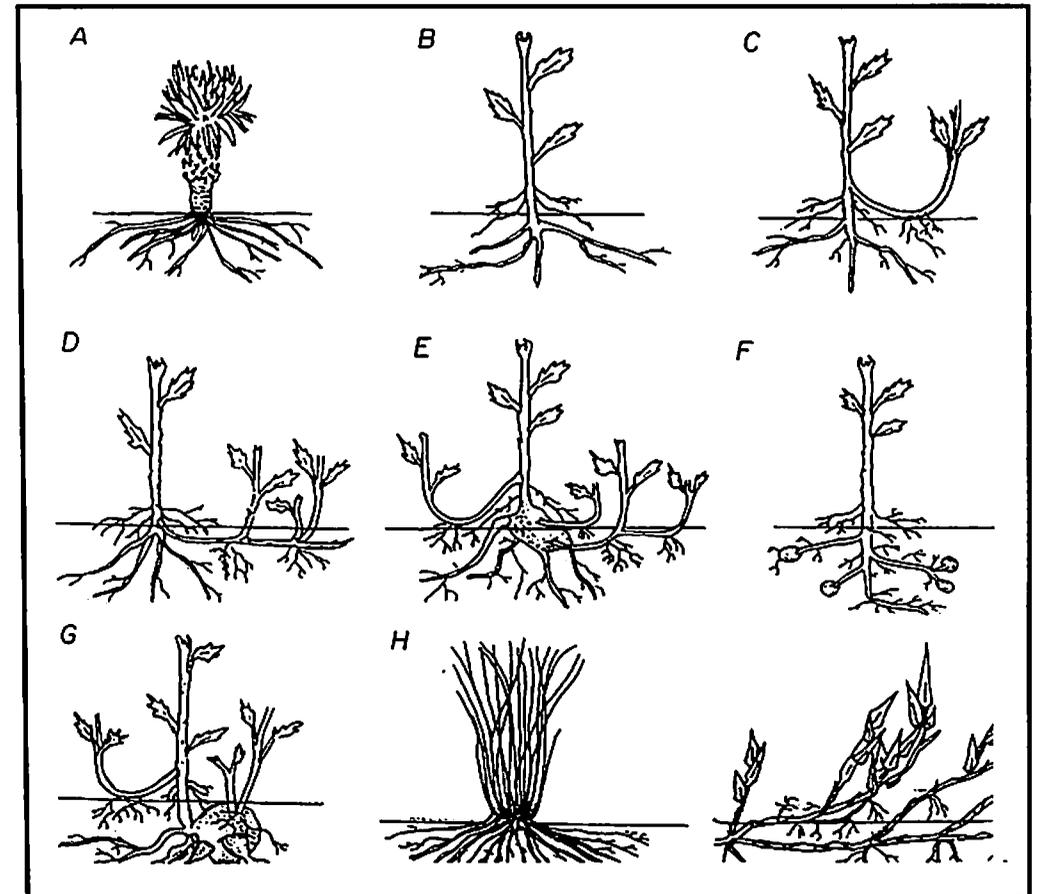


Figura 25. Modelos de relación de los sistemas radicales y sistemas de vástago para las especies estudiadas en el páramo
El Granizo A = Plantas alorráficas con raíces límite. B = Plantas alorráficas con raíces cladógenas. C = Plantas alorráficas con tallos decumbentes y raíces cladógenas. D = Plantas alorráficas con estolones y raíces cladógenas. E = Plantas alorráficas con xilopodio, tallos decumbentes, estolones y raíces cladógenas. F = Plantas alorráficas con formación de tubérculos y raíces cladógenas. G = Plantas alorráficas formando tanto vástagos nacidos de raíz como raíces nacidas de vástago. H = Plantas con sistema radical homorráfico secundario. I = Plantas con sistema radical homorráfico secundario y formación de rizomas largos.

Sistemas radicales alorrífcicos

Las plantas con sistema radical alorrífcico y raíces límite corresponden a la clase uno (plantas bipolares) de GROFF y KAPLAN (1988) ya que concuerdan con la definición "plantas de sistema caulinar y radical procedentes de embrión bipolar". A este grupo pertenecen dos de las especies estudiadas de biforma caulirrosula, pertenecientes a la comunidad frailejonal-pajonal de la zona de estudio: *Espeletia grandiflora* y *Espeletiopsis corymbosa*.

Las especies con sistema radical alorrífcico y presencia de raíces cladógenas son las más abundantes en las comunidades estudiadas y comprenden casi todos los biotipos, desde hierbas hasta árboles. Corresponde a la clase dos de GROFF y KAPLAN (op cit): "plantas formando raíces nacidas del vástago pero no vástagos nacidos de raíz, con un sistema de vástago simple que tiene sistema de raíz múltiple correlacionado con tipos de embrión bipolar y no bipolar.

En este grupo se presentan muchas variaciones; a saber:

Plantas alorrífcicas provistas de raíces cladógenas

Aquí pertenecen dos especies de las estudiadas, una roseta, *Digitalis purpurea* y un árbol *Pinus patula*

Plantas alorrífcicas con vástagos decumbentes provistos de raíces cladógenas

El árbol *Drimys granadensis* es la única especie de las estudiadas que pertenece a esta modalidad.

Plantas alorrífcicas, con estolones provistos de raíces cladógenas

Aquí pertenecen el arbusto *Pentacalia ledifolia* y el subarbusto *Pernettya prostrata*.

Plantas alorrífcicas con xilopodio, y estolones provistos de raíces cladógenas

Aquí se encuentran tres subarbustos *Arcytophyllum nitidum*, *Gaultheria anastomosans* y *Diplostephium philicoides*

Plantas alorrífcicas con xilopodio, vástagos decumbentes y estolones provistos de raíces cladógenas

Pertenecen cuatro especies, un arbusto *Clethra fimbriata* y tres subarbustos *Aragoa cupressina*, *Befaria resinosa* y *Vaccinium floribundum*

Plantas alorrífcicas con raíces cladógenas y vástagos laterales tubertíferos

Aquí corresponde una especie cultivada, de porte herbáceo *Solanum tuberosum*

Las plantas con sistema radical alorrífcico, presencia de raíces cladógenas y vástagos originados en una raíz, pertenecen a la clase cuatro de GROFF y KA-

PLAN (op cit), es decir: "Plantas con raíces originadas de vástagos con sistemas caulinar y radical múltiple procedentes de embrión bipolar". A este grupo pertenecen tres especies, un árbol *Weinmannia tomentosa*, un arbusto *Macleania rupestris* y una hierba en roseta *Rumex acetosella*.

VARGAS (1986), en su trabajo sobre el mismo bosque donde se realizó este estudio, comenta que las plántulas de *W. tomentosa* son escasas y que esta especie no tiene regeneración vegetativa notoria. JAIMES & RIVERA (1991) destacan la diferencia en el número de plántulas encontradas para las dos especies dominantes del bosque, *Drimys granadensis* y *Weinmannia tomentosa*, a saber: 402 para la primera y tan solo 4 para la segunda. Es probable que en esta especie la capacidad de las raíces de primer orden de formar brotes de innovación juegue algún papel en la propagación vegetativa y contribuya a compensar así sea parcialmente la escasez de plántulas en todas las épocas del año, hecho que llama mucho la atención, si se tiene en cuenta que *W. tomentosa* es especie codominante. Puesto que la formación de brotes vegetativos a partir de raíz no es muy común, persiste la pregunta, sobre ¿cuál es la estrategia reproductiva de *W. tomentosa* que le permite la codominancia con *D. granadensis*?

Sistemas radicales homorrífcicos secundarios

Como se mencionó anteriormente comprenden plantas con rizomas cortos y plantas con rizomas largos. Corresponde al tipo homorrífcica vicariante de AESCHIMANN & BOCQUET (op cit) y a la clase dos de GROFF & KAPLAN (op cit), ya enumerados anteriormente. En estas plantas el embrión es bipolar, pero pronto la raíz principal se atrofia y es reemplazada por raíces que se originan en vástago, cuyo sistema de innovación reiterativo conduce a la formación de rizomas. Cinco especies presentan rizoma corto: dos rosetas *Puya nítida* y *Paepalanthus alpinus*; una semi-roseta *Epidendrum chionium*, una macolla *Calamagrotis effusa* y un cojín *Rhynchospora paramorum*. Dos especies del mismo género, una de porte arbustivo *Chusquea scandens* y otra de porte subarbustivo *Chusquea tesellata*, poseen rizomas largos.

El sistema de rizomas cortos limita la expansión clonal y da lugar a biotipos tales como: la macolla, el cojín, la roseta y la semi-roseta. En cambio el sistema de rizomas largos permite la expansión clonal.

ORIENTACION DE LAS RAICES

Las raíces ortótropas crecen verticalmente y por tanto tienden a profundizar en el sustrato. Las raíces plagiótropas, en cambio, crecen en dirección oblicua u horizontal y tienden a ser superficiales. La gran mayoría de las especies estudiadas presentan orientación plagiótropa y no alcanzan profundidades mayores de 30 centímetros. En este comportamiento pueden incidir factores tales como: disponibilidad de agua y aireación del suelo, disponibilidad de nutrientes, pH, factores genéticos.

Disponibilidad de agua en el suelo

En general, la disponibilidad de agua en el suelo en el páramo y el bosque altoandino es suficiente para el crecimiento de las plantas durante la mayor parte del año; sólo en algunas comunidades vegetales la profundidad del sustrato, la pendiente, y las características físicas del suelo pueden incidir en su disponibilidad.

Las especies estudiadas del páramo rocoso, *Puya nitida*, *Arcytophyllum nitidum*, *Clethra fimbriata*, *Epidendrum chioneum* son las más expuestas a deficiencia de agua en el suelo. El crecimiento plagiótropo de las raíces de estas especies guarda relación con la superficialidad del sustrato donde se desarrollan.

Las especies estudiadas en la comunidad arbustiva del cordón de ericáceas, *Gaultheria anastomosans*, *Aragoa cupressina*, *Befaria resinosa* y *Macleania rupestris* crecen en pendientes maderadas a altas, con sustratos algunas veces rocosos y relativamente superficiales, condiciones que inciden negativamente en la retención de agua en el suelo. En esta comunidad las plantas extienden las raíces superficialmente con el fin de captar las aguas que ingresan al ecosistema por precipitación. En algunos sectores del cordón de ericáceas, el perfil del suelo presenta una capa superficial de hojarasca y humus, un primer horizonte franco, rico en materia orgánica y un segundo horizonte arcilloso. Las raíces se localizan en las capas de hojarasca y humus y en el horizonte franco absorben el agua retenida por la materia orgánica y los nutrientes que se liberan en estas capas. *Macleania rupestris* se desarrolla muchas veces sobre las rocas desnudas, a partir de semillas que germinan allí, luego de haber sido depositadas por las deyecciones de las aves de la región, especialmente de la mirla negra, *Turdus fuscater*. Esta ericáceae se comporta bajo estas condiciones como una xerófita en la medida que el sustrato no ofrece suficiente agua. *Macleania rupestris* se caracteriza por poseer un tuberculoide, producto del engrosamiento de la raíz principal, donde se almacenan agua y almidones, que le permiten sobrevivir a las condiciones adversas donde crece. Según BLACK (1975), cuando los carbohidratos no utilizados se acumulan en las partes aéreas de la planta, por la deficiencia del agua, la mayor proporción del total de carbohidrato se desplaza hacia las raíces donde queda disponible para el crecimiento de la raíz.

Aireación

La aireación deficiente de las capas profundas del perfil del suelo parece ser otro factor determinante de la superficialidad de las raíces de las plantas del páramo.

En algunas comunidades el suelo es profundo, pero está saturado de agua, al punto que ésta se convierte en factor limitante por su exceso en el ecosistema. Desde luego, el agua no es limitante en sí misma sino por los efectos secundarios que produce al desplazar el aire del suelo. Según LOPEZ y SANCHEZ (en este mismo volumen), la deficiencia de oxígeno en los suelos del frailejónal-pajonal del páramo El Granizo se torna severa por debajo de los 30 centímetros

de profundidad, independientemente de las características estructurales y/o del desplazamiento del nivel freático. Cuando el suelo se satura de agua, puede sufrir anoxia en corto tiempo. El posible efecto de períodos de anoxia en el suelo se refleja con mayor intensidad en cicatrices y desarrollo de raíces pseudoarticuladas en algunas de las especies estudiadas en la comunidad del frailejónal-pajonal, tales como *Espeletia grandiflora* y *Rhynchospora paramorum*, entre otras. Al parecer, el secamiento y desaparición de el extremo distal de algunas raíces es producto de la anoxia en el suelo. Las raíces afectadas son reemplazadas por raíces del orden de ramificación siguiente que surge y crecen tan pronto desaparecen las condiciones adversas. La abundancia en el páramo de especies de plantas provistas de raíces cladógenas quizás esté relacionada con la aireación deficiente del suelo; como quiera que las raíces cladógenas puedan captar oxígeno de la superficie del suelo y abastecer de este elemento a las raíces más profundas.

Disponibilidad de nutrientes y pH del suelo

Los resultados de los análisis de suelos del páramo del Granizo en la región de Monserrate reportados por varios autores, SALAMANCA (en este mismo volumen), LÓPEZ y SÁNCHEZ (en este mismo volumen), entre otros, muestran que el porcentaje de materia orgánica es alto, los niveles de Calcio y Potasio son bajos, el del Fósforo muy bajo, el Aluminio muy alto y los valores de pH son muy ácidos. También se ha comprobado que la concentración de nutrientes disminuye con la profundidad, lo cual puede también ser otro factor que contribuye a la superficialidad de las raíces del páramo, ya que ellas se sitúan donde encuentran mejores recursos. Las raíces distales, más delgadas, sin engrosamiento secundario, que cumplen funciones fundamentales como absorción de nutrientes y síntesis de compuestos orgánicos JENIK (1978), se encontraron, la mayoría de veces, en la parte más superficial del perfil del suelo, unidas a hojas, tallos y raíces en descomposición, en sitios donde pueden aprovechar los nutrientes que se liberan de estos restos vegetales. La mayoría de los suelos son pobres en fósforo, cuando el pH es bajo, en estas condiciones, la solubilidad de aluminio y el hierro es elevada y estos elementos precipitan el fósforo en forma de compuestos insolubles, no aprovechables para las plantas, GARAVITO (1979). La deficiencia de fósforo disponible para las plantas es superada gracias a la relación simbiótica con las micorrizas. En el páramo El Granizo, COBA & COGUA (én este mismo tomo) mencionan gran número de especies de micorrizas asociadas a las plantas del páramo y del bosque nativo. La simbiosis de estos hongos con las raíces, permiten que las plantas capturen el fósforo.

Factores genéticos

La orientación de las raíces puede estar determinada por factores genéticos de las plantas, independientes de las condiciones del sustrato. En dos de las especies estudiadas, *Puya nitida* y *Epidendrum chioneum*, se pudo apreciar que siempre tienen raíces plagiótropas, superficiales, así crezcan en sustratos profundos. En las demás especies la orientación de las raíces es flexible y se adecúa a los diferentes tipos de sustratos.

Propagación vegetativa

La mayoría de las plantas del páramo presentan innovación vegetativa intensa, ya sea a partir de vástagos o raíces. La presencia de raíces cladógenas posibilitan la independización de los brotes de renuevo, con lo cual la innovación o renuevo deviene en propagación vegetativa.

Este fenómeno es más frecuente en especies que poseen tallos decumbentes, estolones, y rizomas con raíces cladógenas. Ver fig 26 y 27. Este proceso conduce a la formación de clones en los cuales los individuos están separados físicamente pero se mantienen genéticamente idénticos. Estos clones así originados pueden perdurar indefinidamente. A medida que las plantas viejas perecen, los brotes jóvenes pueden generar plantas nuevas BELL (1976). De esta potencialidad depende la posibilidad de que la vegetación eventualmente pueda recuperarse poco a poco, aún después de haber sido sometida al impacto de prácticas nocivas como quemas, pastoreo, entre otras.

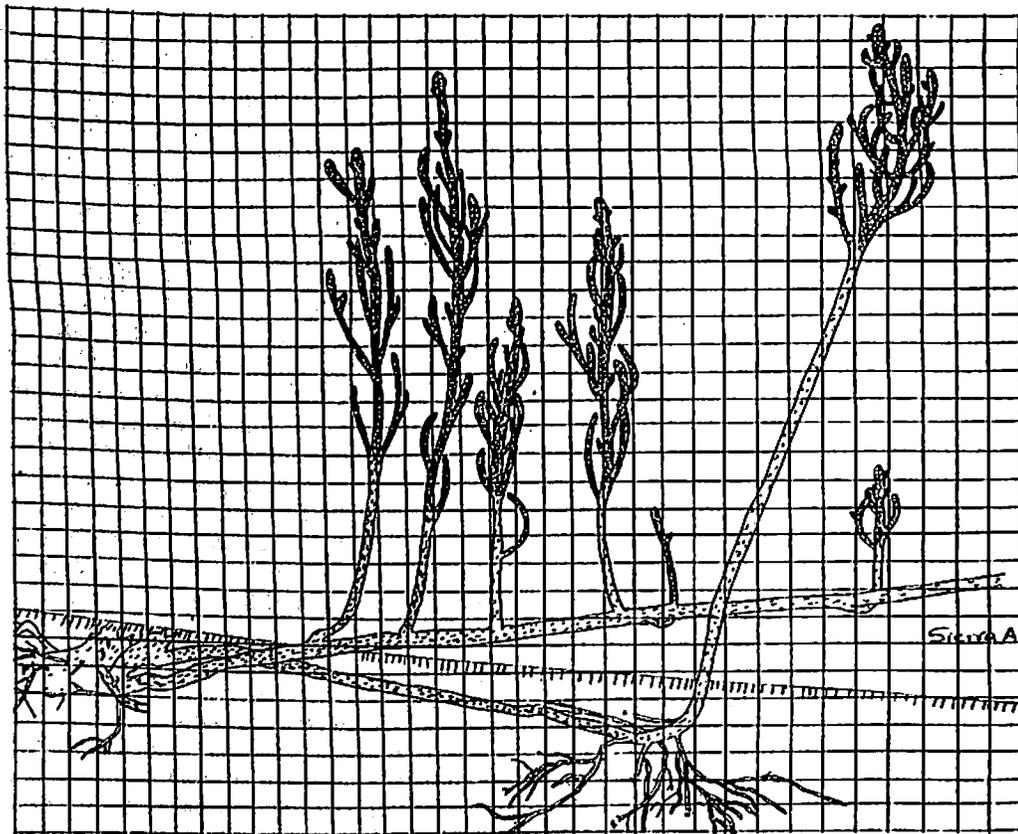


Figura 26. *Aragoa cupressina* H.B.K

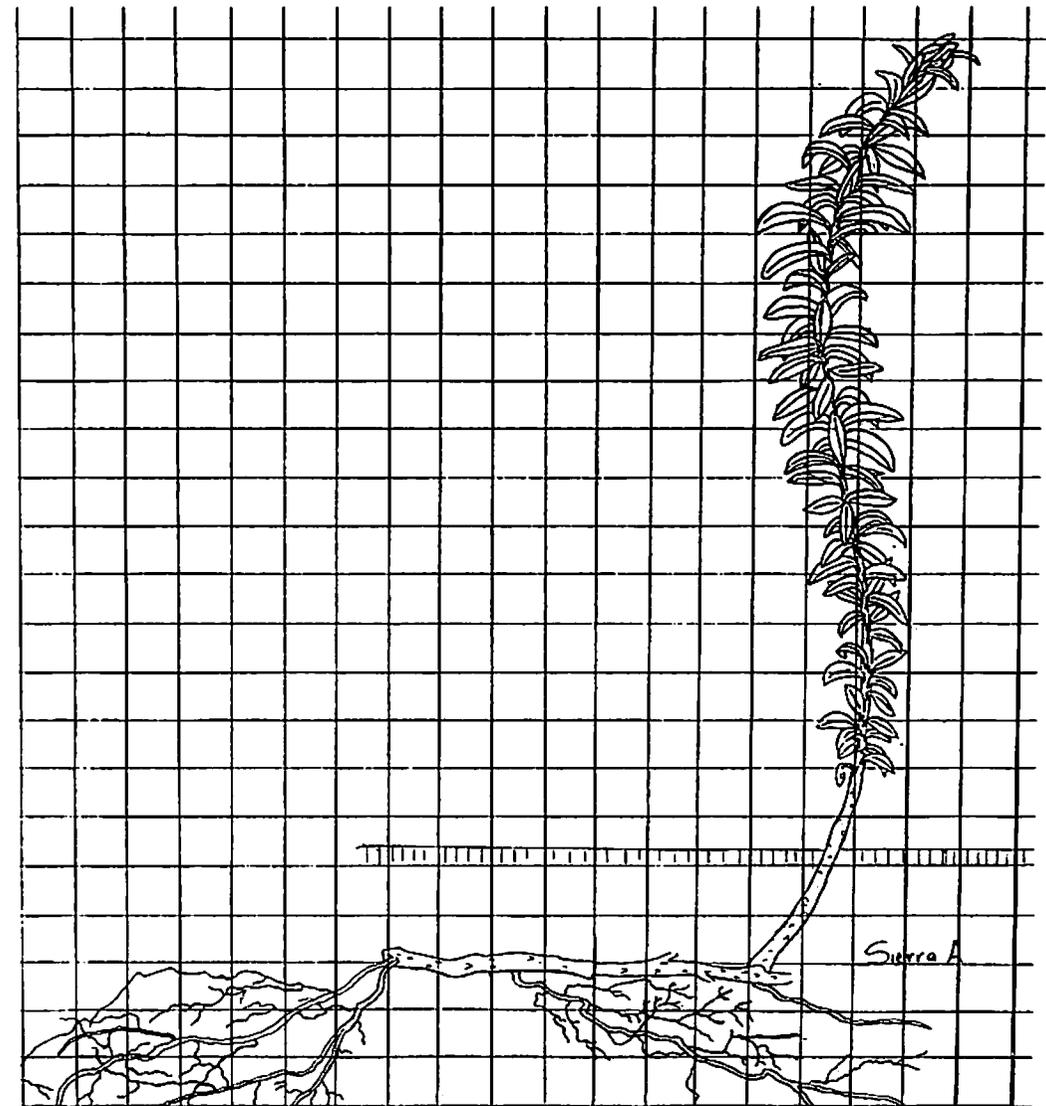


Figura No. 27. *Pentacalia ledifolia* (H.B.K.) Cuatr.

CONCLUSIONES

Las especies estudiadas presentan dos tipos de sistemas radicales: Alorríco y Homorríco secundario. El primer grupo, sistema alorríco se subdividió en tres subgrupos: 1. Plantas con sistema radical alorríco y raíces límite, 2. Plantas con sistema radical alorríco y presencia de raíces cladógenas y 3. Plantas con sistema radical alorríco, presencia de raíces cladógenas y vástagos que

brotan de la raíz. El segundo grupo se dividió en dos subgrupos: 1. Plantas con sistema radical homorrhizo secundario con rizomas cortos y 2. Plantas con sistema radical homorrhizo secundario con rizomas largos.

La orientación en los primeros estadios de desarrollo es ortótropa y en estado adulto plagiótropa.

Más de la mitad de las especies evaluadas presentan estructuras subterráneas, tales como xilopodios, tubérculos, tuberculoides y microtuberculoides que funcionan como órganos almacenadores de agua y almidones que facilitan la supervivencia de las plantas cuando en el páramo se presentan condiciones extremas.

Plantas de la misma especie cuando crecen en suelo rocoso enraizan de manera diferente con respecto a las que crecen en suelos profundos.

De las especies estudiadas, las siguientes presentan raíces hasta de séptimo y octavo orden: *Espeletopsis corymbosa*, *Chusquea scandens*, *Chusquea tesellata*, *Clethra fimbriata*, *Vaccinium floribundum* y *Weinmannia tomentosa*. Las raíces que alcanzan mayor extensión y profundidad son las de *Pinus patula*, con cinco metros de extensión y menos de un metro de profundidad y de *Clethra fimbriata*, con un metro sesenta y dos centímetros de profundidad y ochenta centímetros de extensión.

Los sistemas radicales de la mayoría de las especies estudiadas se localizan a profundidades que oscilan entre tres y treinta centímetros y extensiones que alcanzan hasta dos metros.

Muchas de las especies estudiadas forman clones que se desplazan en el espacio, como consecuencia del proceso de innovación vegetativa y la presencia de raíces cladógenas en los brotes de renuevo que les permiten independizarse.

AGRADECIMIENTOS

Los autores de este trabajo agradecen al Prof. Dr. Helmut Sturm por la lectura crítica del texto; a la Profesora Nubia de Lozano y a Doña Bertha Coba de Gutiérrez por su permanente apoyo.

BIBLIOGRAFIA

- AESCHIMANN, D. & G. BOCQUET. 1980. Allorhizie et homorhizie, une reconsideration des definitions et de la terminologie. *Candollea* 35: 19-35
- BELL, A. 1976. Computerized vegetative mobility in rhizomatous plants. In: *Automata, Languages, Development at the cross roads of Biology, Mathematics and Computer Science*. Lindenmayer A. & G. Rozenberg eds. North-Holland Publ. Co. Amsterdam.
- BLACK, C. A. 1975. Relaciones suelo-planta. vol 1. Editorial Hemisferio Sur, S. R. L. Buenos Aires Argentina.

- COBA, B. & J. COGUA. 1992. Reconocimiento de micorrizas vesículo arbusculares (M.V.A.) en el páramo y bosque alto-andino de la región de Monserrate. En este volumen.
- GARAVITO, N.F. 1979. Propiedades químicas de los suelos. IGAC. 321 pp. Bogotá.
- GOEBEL, K. 1928-1933. *Organographie der Pflanzen*, 3 Aufl. 3 Vol. Verlag von Gustav Fischer, Jena
- GROFF, P. A. & D. R. KAPLAN. 1988. The Relation of Root Systems to Shoot Systems in Vascular Plants. *The Bot. Rev.* 54(4):387-422.
- JAIMES, S. V. & D. RIVERA. 1991. Banco de semillas y tendencias en la regeneración natural de un bosque altoandino en la región de Monserrate. *Perez-arbelaezia* 3(9):3-35.
- JENIK, J. 1978. Roots and systems in tropical trees: morphologic and ecologic aspects. In: *Tropical trees as living systems*. Tolimson, B.P. & Zimmerman. eds. Cambridge University.
- LOPEZ, F. C. & A. G. SANCHEZ. 1989. Contribución al conocimiento de los sistemas radicales de algunas plantas de biotipo diferente, localizadas en el páramo del Granizo. (N.E. del cerro de Monserrate, Bogotá.) En este volumen.
- SALAMANCA, N. 1988. Contribución a la edafofauna del páramo de Monserrate, Hacienda Santa Bárbara. En este volumen.
- TROLL, W. 1935-1943. *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Gebrüder Borntraeger, Berlín.
- VARGAS, R. O. 1986. Estudios Ecológicos en un relicto de bosque de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granadensis* en la región de Monserrate. *Perez-arbelaezia* 1(3): 337-356.

Aproximación a un modelo de flujo de biogeoelementos en el bosque altoandino de Monserrate, Cundinamarca, Colombia¹

Lily Díaz Daza*
Martha Mendoza Vargas*

RESUMEN

En un relicto de bosque nativo a 3100 m.s.n.m en la vertiente oriental de la Cordillera Oriental andina se realizó el estudio de la dinámica hídrica y el flujo de biogeoelementos por agua y hojarasca. A partir de los análisis químicos de las muestras recolectadas durante un año de muestreo (1986-1987) se establecieron las cantidades de N, P, K, Ca, Mg que ingresan al ecosistema, su flujo interno y su egreso de la microcuenca en estudio. También se estimaron las reservas de los biogeoelementos en los componentes de mantillo y suelo y el proceso de liberación de elementos de descomposición de la hojarasca. Con base en dicha aproximación de modelo de flujo de biogeoelementos se recomiendan pautas de manejo del ecosistema.

INTRODUCCION

En Colombia el Bosque Altoandino, ubicado sobre 2500 m.s.n.m ha sido un recurso natural sobreutilizado y desplazado por paisajes agropecuarios, plan-

¹ El presente artículo se basa en el capítulo de síntesis del trabajo de grado de DIAZ, L. y M, MENDOZA, titulado "Flujo de Biogeoelementos en un Ecosistema de Bosque Alto Andino de Cundinamarca. Colombia". Departamento de Biología. Universidad Nacional. Bogotá. 1989.

* Bióloga. Apartado Aéreo 30633. Santafé de Bogotá. Colombia.

taciones forestales, paisajes semiurbanos y recreativos de mayor rentabilidad. Sin embargo, con el afán de aprovechar económicamente la tierra, se ha desconocido su papel en la regulación del ciclo hidrológico, en la formación y retención del suelo y en la regulación de los ciclos biogeoquímicos básicos que determinan la producción, el desarrollo de cadenas tróficas y el desarrollo de las diferentes etapas sucesionales que regeneran los ecosistemas de bosque nativo, protectores de las cuencas altas de la región Andina.

Con el concepto, no muy crítico, que los bosques son recursos renovables, el bosque que protege las cuencas altas de los ríos sigue en proceso de extinción, originando problemas regionales y nacionales incorrectamente denominados "catástrofes naturales". Tales problemas de deterioro ambiental se reflejan en el agotamiento de suelos agrícolas por erosión física y química, en los deslizamientos y derrumbes de áreas deforestadas, en los cambios climáticos, en la disminución de las fuentes de agua para usos múltiples y la extinción de fauna y flora.

A la configuración de esta realidad también ha contribuido la falta de investigación básica, que resalte la importancia del funcionamiento de los ecosistemas de bosque y que permita desarrollar modelos de manejo y de aprovechamiento de los ecosistemas naturales, sin ocasionar deterioro del medio ambiente.

Dentro de los procesos ecológicos más importantes para el mantenimiento del equilibrio dinámico de los ecosistemas se destaca el flujo de biogeoelementos a través de los componentes del sistema, los cuales interactúan entre sí, creando mecanismos que minimizan las pérdidas de bioelementos, permitiendo su permanencia en el paisaje y la continuidad de su papel protector de los suelos de ladera, así como de regulador del flujo hídrico.

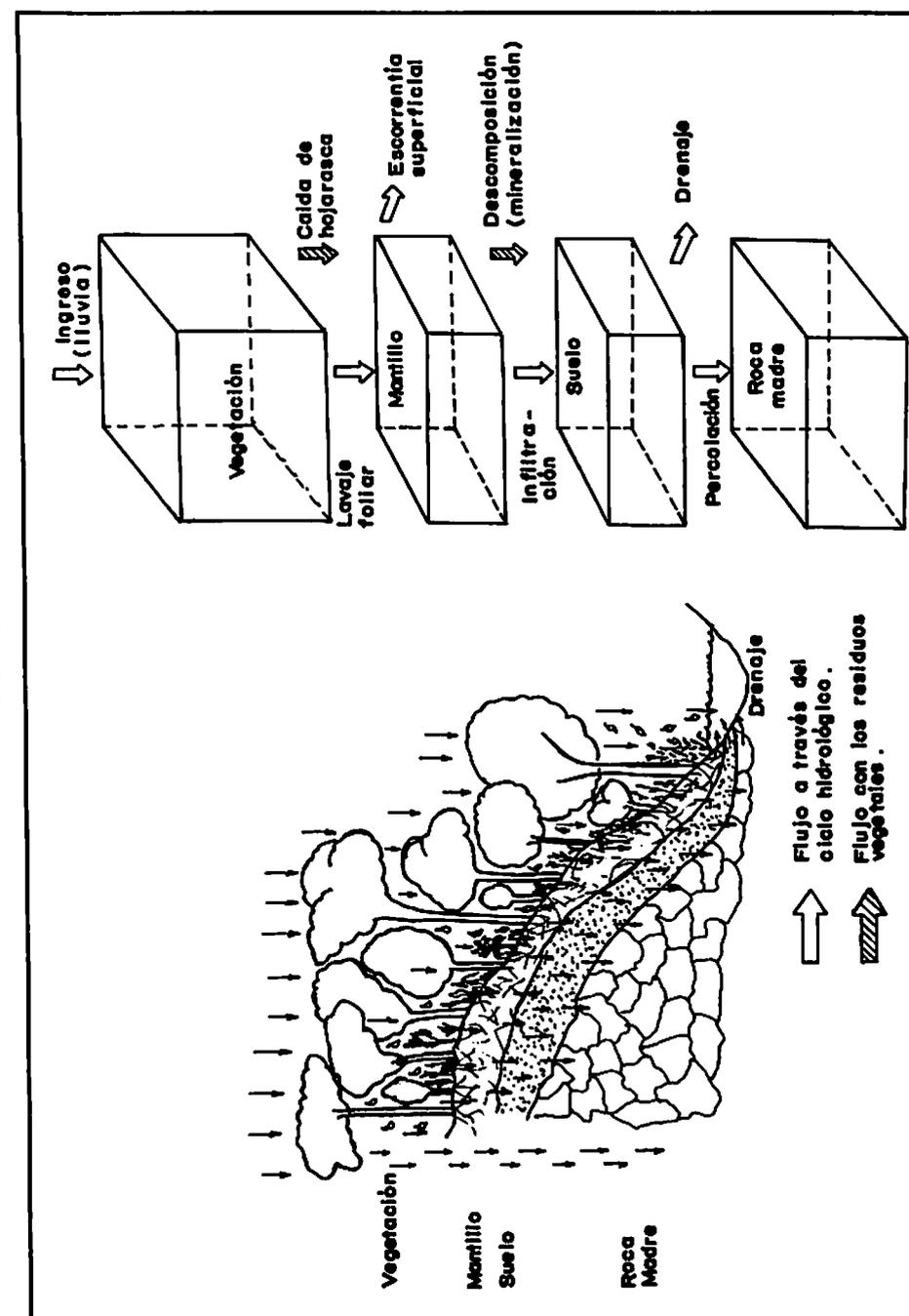
La mayoría de las investigaciones realizadas sobre el tema se han efectuado principalmente en ecosistemas forestales bajos y montano bajos, en donde por las condiciones climáticas, esencialmente, los flujos de biogeoelementos poseen una dinámica diferente por lo cual sus resultados y recomendaciones no pueden ser aplicados a ecosistemas de bosques montanos altos. Debido a esto, el presente estudio pretende contribuir al conocimiento sobre el flujo de biogeoelementos en un ecosistema de bosque alto andino, como un primer aporte a la comprensión de su dinámica y disponibilidad de nutrientes, por medio del desarrollo de un modelo aproximativo de su estructura y funcionamiento que permita sugerir pautas para planear un tipo de manejo adecuado.

METODOLOGIA

Modelo teórico básico

Para determinar el flujo de biogeoelementos del ecosistema, se basó el estudio en un modelo gráfico y descriptivo de compartimentos, que nos permite comprender las vías de circulación, las trampas o reservorios, las salidas de los nutrientes y de los elementos limitantes del ecosistema (Fig. 1). De acuerdo al

de los bioelementos



modelo, se evaluaron el flujo de biogeoelementos a través del ciclo hidrológico (lluvia, lavado foliar, escorrentía superficial y drenaje) y el flujo a través de residuos vegetales (caída de hojarasca y descomposición). También se analizaron las reservas de los componentes mantillo y suelo y su influencia conjunta con el factor clima en el flujo de biogeoelementos del ecosistema.

El flujo a través del lavado de troncos, las pérdidas por percolación o infiltración, los aportes de biogeoelementos al suelo por la meteorización de la roca madre, la fijación y volatilización de nitrógeno, las pérdidas y ganancias por migración de animales y las transferencias por herbivoría no se tuvieron en cuenta en la presente investigación.

Datos climáticos

Se utilizaron los datos climáticos de 1948 a 1987 tomados en la estación "El Granizo" de la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá y los datos de la estación climática cercana al bosque en estudio, instalada por el Programa "Estudio Ecológico Comparativo del Páramo y el Bosque Altoandino" dirigido por el Prof. Dr. L.E. Mora-Osejo del Departamento de Biología de la Universidad Nacional y el Prof. Dr. Helmut Sturm de la Universidad de Hildesheim. Los parámetros considerados fueron:

- Precipitación: pluviógrafo de registro semanal.
- Viento: Anemógrafo de registro mensual.
- Temperatura y humedad relativa del aire: Termohigrógrafo de registro semanal en caseta de 2 m de altura, con termómetro de máxima y mínima.

Además, dentro del bosque se ubicaron termómetros de máxima y mínima a 0 y 0.50 m de altura y a 0.05 m de profundidad del mantillo.

MUESTREO DE LOS BIOGEOELEMENTOS DEL CICLO HIDRICO

Recolección de las muestras con biogeoelementos aportados por la precipitación

Para la recolección de agua lluvia se colocaron 10 pluviómetros plásticos de 19 cm de diámetro distribuidos al azar en la estación climática principal, abarcando un área total de 0.28 m². Cada pluviómetro contenía una bolsa y un embudo plásticos para la recepción de agua, los cuales se cambiaron cada ocho días por nuevo material plástico previamente lavado con agua deionizada, con el fin de controlar la alteración de las muestras debido al material aportado por el medio y el uso continuo de los pluviómetros (crecimiento de algas y acumulación de partículas). Se realizó análisis químico del agua deionizada utilizada en el lavado del material plástico, la cual no demostró concentraciones detectables de los biogeoelementos estudiados y tuvo valores muy bajos de conductividad (1.33.- 2.3 mhos cm⁻¹).

Cada 8 días se midió el volumen de cada pluviómetro y, con el fin de obtener una muestra compuesta y un volumen suficiente para el análisis químico, se homogenizó el contenido de los 10 pluviómetros, tomando, cuando fue posible 400 ml del homogenizado o más para su preservación. De acuerdo a las recomendaciones de GRIMM y FASSBENDER (1981 b), las muestras se almacenaron en botellas plásticas nuevas a temperatura de congelación y en la oscuridad mientras se realizaba el análisis químico respectivo. Los biogeoelementos analizados en todas las muestras de agua fueron: P_{total}, N orgánico, N-NH₄⁺, N-NO₃⁻, K, Ca, Mg y Na.

RECOLECCION DE MUESTRAS DEL APORTE DE BIOGEOELEMENTOS EN EL LAVAJE FOLIAR

En dos parcelas de muestreo de 25 por 25 m, escogidas al azar dentro del bosque, se distribuyeron aleatoriamente 10 pluviómetros (de 19 cm de diámetro) en cada una de ellas, abarcando un área total de 0.57 m². Los pluviómetros plásticos contenían una bolsa y un embudo plástico como en el caso anterior. Se procedió igual que con las muestras de lluvia, sacando una muestra homogenizada por parcela para disminuir la variación de las concentraciones en el proceso de lavado foliar y obtener un volumen suficiente para el análisis químico.

RECOLECCION DE MUESTRAS DE LOS BIOGEOELEMENTOS QUE EGRESAN DEL ECOSISTEMA

Egresos por escorrentia o flujo superficial

En las dos parcelas utilizadas para el muestreo del lavado foliar, se colocaron 4 subparcelas de 2 m² cada una, para un área de total de 8 m², con el fin de coleccionar el agua de escurrimiento superficial del mantillo. Cada subparcela de muestreo se delimitó con plástico grueso enterrado a 10 cm de profundidad como lo recomiendan GRIMM y FASSBENDER (1981 b). En el extremo inferior de la pendiente se colocaron canales de PVC en forma de V para coleccionar el agua que desemboca en un pluviómetro, el cual permaneció cubierto de la lluvia. Al igual que para los otros pluviómetros, las bolsas y embudos recolectores fueron lavados con agua deionizada y cambiados cada 8 días. El procedimiento de recolección, homogenizado y almacenamiento fue igual al de las muestras anteriores.

Egresos de biogeoelementos por drenaje

Para evaluar las pérdidas de biogeoelementos por drenaje se delimitó topográficamente la parte alta de la microcuenca de la Quebrada "El Granizo". Las muestras de agua se recolectaron periódicamente (cada 8 días), en el mismo punto de la quebrada. Para determinar el flujo base se realizaron aforos volumétricos mensuales en un sitio de caída libre del agua en la misma quebrada, además de las mediciones realizadas por el HIMAT y el IAN, utilizando el método volumétrico y de radioisótopos, respectivamente; este último recomendado para cuencas pequeñas y estrechas como la estudiada (RODRIGUEZ, 1977).

Utilizando la información de la precipitación multianual de la estación de la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá y las características físicas de la microcuenca (tipo de cobertura vegetal, área total cubierta por cada una de las propiedades físicas del suelo), se aplicó el Método del Número de Curva, Modelo Soil (Mc CUEN, 1982), para obtener la información diaria de la escorrentía superficial. Este modelo fue desarrollado especialmente para aplicarlos en microcuencas donde se tienen registros de caudales, pero sí, información de la precipitación por lo menos de 30 años. El programa fue desarrollado por el Departamento de Hidrología Aplicada del HIMAT, con ajustes a las condiciones climáticas del país. A la información obtenida se le adicionaron los valores de flujo base (aforos volumétricos) para obtener el valor mensual del caudal.

MUESTREO DE LOS BIOGEOELEMENTOS APORTADOS POR EL CICLO DE LA MATERIA ORGANICA

MUESTREO DE LOS BIOGEOELEMENTOS APORTADOS CON LA CAIDA DE HOJARASCA

En 3 parcelas de muestreo de 25 por 25 m, escogidas al azar, que en lo posible no fueron alteradas físicamente durante el período de estudio, se colocaron, en cada una de ellas, 10 colectores de hojarasca de 50 cm de diámetro para un área total de muestreo de 6 m² (ARENAS, 1988). Durante un año, cada 15 días se colectaron muestras, se secaron a 70 °C hasta peso constante; se homogenizaron mensualmente para el análisis químico de N, P, K, Ca, Mg, B, Cu, Fe, Mn, y Zn. Además, se realizaron análisis foliares de hojas maduras de las siguientes especies: *Weinmannia tomentosa*, *Drimys granadensis*, *Clusia multiflora*, *Macleania rupestris* y *Chusquea scandens*; análisis de los órganos aportados por la hojarasca: estructuras reproductivas, epífitas, ramas y ramillas, para los cuales se realizaron homogenizados de diferentes especies para análisis químico de los mismos elementos mencionados anteriormente.

MUESTREO DE LOS BIOGEOELEMENTOS LIBERADOS DURANTE EL PROCESO DE DESCOMPOSICION

Utilizando hojas maduras y frescas de las especies más frecuentes en los diferentes estratos (*Weinmannia tomentosa*, *Drimys granadensis*, *Chusquea scandens* y *Polypodium sp*), se determinó la liberación de biogeolementos durante el proceso de descomposición. El material vegetal recolectado fue secado durante 24 horas a 40 °C. Posteriormente, se colocó un peso seco total de 57 g en bolsas de fibra de vidrio de 40 por 40 cm, con ojo de malla de 1 mm y agujeros de 10 mm de diámetro para permitir la entrada de macrofauna descomponedora.

En cada una de las tres parcelas de muestreo, se colocaron 8 bolsas con material a descomponer. Cada 3 meses se recogieron 2 bolsas de cada parcela de muestreo, cuyo material se secó a 40 °C hasta peso constante y se homogenizó para el análisis químico de macronutrientes (N, Ca, K, P y Mg) y micronutrientes (B, Cu, Fe, Mn y Zn).

RESERVAS DE BIOGEOELEMENTOS DE EL ECOSISTEMA DE BOSQUE ALTOANDINO

RESERVAS EN MANTILLO Y SUELO

En el bosque fueron abiertas, al azar, 7 calicatas para describir los perfiles y extraer las muestras de suelo y mantillo para análisis físico químicos. Las descripciones de los perfiles fueron realizadas utilizando la guía de las libretas de campo del Instituto Geográfico "Agustín Codazzi" (IGAC). Por medio del método de cuarteo se tomaron muestras homogenizadas del suelo a tres profundidades de 0 - 20, de 20 - 40 y de 40 a 60 cm. De cada profundidad se obtuvieron 2 muestras de aproximadamente 1 Kg cada una, correspondientes a un período seco y un período de lluvias.

Para el mantillo, se tuvieron en cuenta 2 profundidades, de 0 a 10 cm y mayor de los 10 cm de profundidad. El mantillo de los 7 perfiles se homogenizó para cada profundidad, posteriormente se secó a 70°C y se envió al laboratorio de Suelos y Aguas de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional.

CARACTERIZACION DE LA VEGETACION

Se realizó un levantamiento de vegetación de 100 m², área mínima recomendada por VARGAS y ZULUAGA (1980), anotando las siguientes características fisonómico-estructurales: DAP, altura, cobertura, número de individuos, presencia de epífitos y cantidad de necromasa al nivel del suelo.

ANALISIS QUIMICOS

Las muestras de agua (lluvia, lavaje foliar, escorrentía y drenaje), a las cuales se les realizaron análisis químico de P total, N orgánico, nitratos y amonio, se homogenizaron mensualmente y se analizaron en el Laboratorio de Ingeniería Ambiental de la Facultad de Ingeniería de la Universidad Nacional, siguiendo los Métodos Estandarizados por APHA, (1963). Los valores fueron expresados en mg/l.

Para controlar las posibles interferencias del material plástico con respecto al fósforo, se realizó una prueba de almacenamiento del material con agua deionizada. De esta manera, se comprobó la inexistencia de la influencia de aporte de fósforo por el material plástico, aunque cabe la posibilidad de pérdida de este elemento de la muestra, por adherencia a las paredes de los recipientes plásticos.

Las muestras de aguas para los análisis químicos de Na, K, Ca y Mg se analizaron para cada semana en el Laboratorio de Espectrofotometría del Departamento de Química de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional. Para el Ca y el Mg se utilizó espectrofotometría de absorción atómica con óxido de lantano, para controlar interferencias, y para el K y el Na, espectrofotometría de emisión de llama.

Los análisis químicos de las muestras del material vegetal y mantillo se realizaron en el Laboratorio de Suelos y Aguas de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional, observando los siguientes métodos:

- **Nitrógeno:** Semimicrokjeldahl, destilación y titulación.
- **Fósforo:** Cenizas y colorimetría con metavanadato de amonio.
- **Potasio:** Cenizas y espectrofotometría de emisión.
- **Calcio y Magnesio:** Cenizas y espectrofotometría de absorción atómica.
- **Boro:** Titración seca y colorimetría con azometina.
- **Cobre, Hierro, Manganeso y Cinc:** Digestión vía seca y espectrofotometría de absorción atómica.

Los análisis físicos y químicos de las muestras de suelos se realizaron en el Instituto Geográfico Agustín Codazzi, según la metodología descrita en el Manual de Métodos Analíticos del Laboratorio de Suelos, IGAC (1979). Los parámetros medidos fueron:

- pH 1:1 y 1:5 (en agua)
- Bases intercambiables Ca, Mg, K y Na (meq/100 g)
- Capacidad catiónica de cambio (meq/100 g)
- Porcentaje de saturación
- Materia orgánica, porcentaje de carbono, porcentaje de nitrógeno y relación C/N
- Fósforo (ppm)
- Aluminio (ppm)
- Granulometría
- Porcentaje de humedad
- Punto de saturación, capacidad de campo (0.3 bares), punto de marchitez permanente (15 bares)
- Índice de agregación
- Densidad real y densidad aparente

INDICES UTILIZADOS EN EL MODELO DE FLUJO DE BIOGEOELEMENTOS

Para establecer un modelo aproximativo del flujo de biogeoelementos del Bosque Altoandino de Monserrate se realizaron las siguientes estimaciones:

- Balance hídrico anual del bosque alto andino.
- Tasa de ingreso de biogeoelementos por precipitación (Kg/ha/año)
- Tasa de transferencia por lavaje foliar (Kg/ha/año)
- Tasa de egreso por escorrentía superficial y drenaje del ecosistema (Kg/ha/año)
- Índice ingreso/egreso de biogeoelementos por agua (Kg/ha/año)
- Tasa de transferencia de biogeoelementos por la caída de hojarasca (Kg/ha/año)
- Reservas de biogeoelementos en el mantillo y suelo (Kg/ha)
- Eficiencia de uso de la vegetación de cada nutriente expresada como la relación materia seca/cantidad de nutriente transferido por la hojarasca.
- Cantidad y porcentaje de nutrientes liberados durante 1 año de proceso de descomposición de la hojarasca.

Toda la información se procesó para los siguientes elementos: N, P, K, Ca y Mg.

RESULTADOS Y DISCUSION

Los resultados obtenidos para los parámetros establecidos se muestran en las Tablas 1, 2, 3, 4, 5 y 6. El modelo de "Caja Negra" del ecosistema lo muestra la Figura 2 y el flujo de biogeoelementos al interior del bosque alto andino, se muestra la Figura 3. Las Tablas 7, 8 y 9 comparan características del Bosque Altoandino con otros ecosistemas descritos en la literatura. Un análisis más amplio de la comparación entre ecosistemas, en cuanto a la concentración de nutrientes en la vegetación, el estatus nutricional del suelo y los procesos de descomposición y balance hídrico, es realizado en DIAZ & MENDOZA, 1989.

LA MICROCUENCA DE LA QUEBRADA EL GRANIZO COMO UNA CAJA NEGRA

La parte alta de la microcuenca, cubierta con vegetación de páramo y bosque, fue considerada como una caja negra cuyos límites topográficos siguen la divisoria de aguas, excluyendo las posibles entradas de biogeoelementos por agua subterránea y los egresos del sistema por percolación profunda (Figura 2).

El ingreso anual de biogeoelementos con la precipitación fue de 10.08 Kg/ha/año, de los cuales el 35.7% fue de Nitrógeno, el 30.7% de Calcio, el 13.9% de fósforo, el 11.9% de potasio, el 6.7% de Sodio y el 0.99% de Magnesio (Figura 2). El egreso total anual por drenaje y escorrentía fue de 7.85 Kg/ha/año

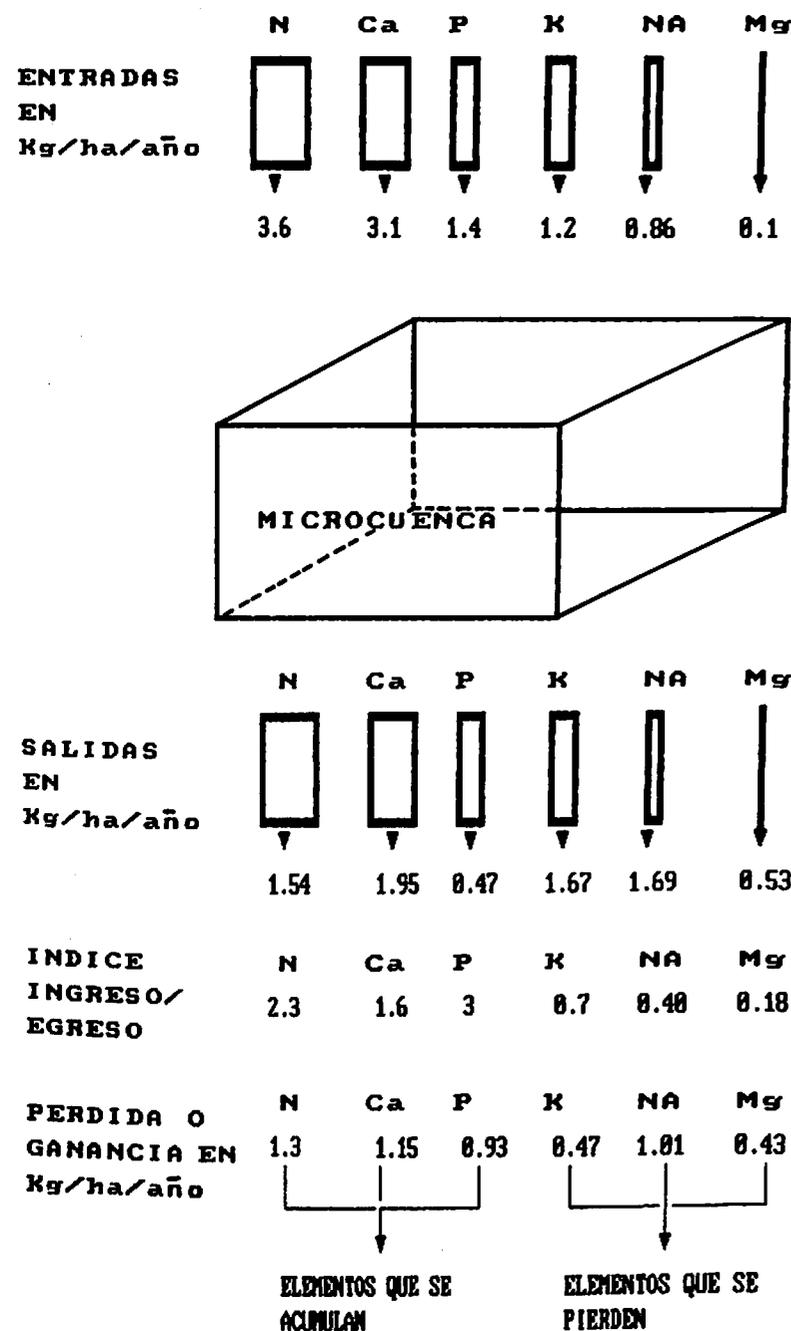


Figura No. 2. Modelo de la "Caja Negra" de la microcuenca de la Quebrada de el granizo de la Región de Monserrate

Tabla No. 1. Balance Hídrico Mensual del Bosque Altoandino en la región de Monserrate (mm)

Mes	Jui	Agost	Sept	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Total
Precipitación	152,3	72,49	44,79	206,8	81,67	37,58	61,39	70,64	20,37	747,66
Lavaje foliar	71,74	31,18	21,19	178,7	61,15	22,1	56,52	21,37	8,72	428,19
Lavaje tallos	18,87	9,33	6,93	28,22	11,18	4,72	8,41	3,67	2,79	102,12
Intercepción	60,14	31,38	17,11	40,1	9,84	13,87	4,82	29,39	8,85	215,54
x	41,65	46,37	52,68	20,49	14,54	50,84	74,45	46,62	50,36	28,8
Ingreso al mantillo	92,21	41,11	27,28	166,1	72,33	20,86	64,93	41,24	11,51	538,25
x	58,34	53,62	47,31	79,5	94,77	49,15	25,54	53,37	49,63	71,9
Escurrentía	1,70	0,58	0,27	2,68	1,14	0,31	1,03	0,66	0,17	8,58
x	2,01	1,24	0,87	1,16	0,87	6,91	1,15	1,94	1,54	1,5
Evapotranspiración	38,9	43,1	48,6	52,7	49,8	50,1	50,6	46,3	60,5	440,61
Drenaje	44,34	26,6	17,73	96,45	119,5	44,68	53,2	44,32	26,68	473,4
Almacenamiento o Déficit	113,45	29,39	-4,21	154,1	31,8	-12,42	10,7	24,29	-40,2	307,25

Fuente de información: Díaz & Mendoza, 1989.

Tabla No. 1A. Transferencias de Bioelementos con el Ciclo Hidrológico (Kg/ha/1 año)

INGRESO	N org	Nitratos	Amonio	P total	K	Ca	Mg	Na
Lluvia	1,92	1,18	0,54	1,44	1,21	3,13	0,15	0,68
TRANSFERENCIAS INTERNAS								
Lavaje	1,16	0,72	0,69	1,05	27,34	6,73	3,32	2,36
Escurrentía	0,02	0,02	0,06	0,03	0,74	0,08	0,03	0,03
EGRESO								
Drenaje	0,5	0,61	0,33	0,44	0,93	1,87	0,5	1,66
INDICE (I/E)	3,84	1,93	1,64	3,27	1,29	1,67	0,31	0,41
GANANCIA GANANCIA GANANCIA GANANCIA GANANCIA GANANCIA PERDIDA PERDIDA								

Fuente de información: Díaz & Mendoza, 1989.

compuesto por un 22.5% de Nitrógeno, 28.5% de Calcio, 6.8% de Fósforo, 24.4% de Potasio, 24.5% de Sodio y 7.7% de Magnesio.

De acuerdo al índice ingreso/egreso (JORDAN, 1985), para los biogeoelementos de la microcuenca existe una relación superior a 1 para el Nitrógeno, Calcio y Fósforo, indicando que éstos elementos se están acumulando anualmente en las siguientes cantidades: N : 1,3 ; Ca : 1.15 y P : 0.93 Kg/ha. Los biogeoelementos restantes presentan una relación inferior a 1 sugiriendo una pérdida anual en las siguientes cantidades: Na: 1.01, K: 0.47 y Mg: 0.43 Kg/ha (Figura 2). Por lo tanto, se puede concluir, que la cuenca de la quebrada El Granizo, que abarca área de páramo y bosque altoandino, es un sistema frágil por poseer escasas reservas de éstos elementos y estar sufriendo su pérdida por mayor egreso que ingresos de nutrientes al área. Sin embargo no se tuvieron en cuenta los aportes por meteorización.

FLUJO INTERNO DE BIOGEOELEMENTOS EN EL BOSQUE ALTO ANDINO

En la Figura 3 se esquematizan las reservas de los nutrientes de los compartimientos del bosque en kg/ha y las vías de flujo de los elementos en Kg/ha/año. Se exceptúan las reservas de la vegetación que no fueron medidas, pero se presenta la relación de concentración de nutrientes en dicho compartimento.

El agua lluvia al lavar la vegetación del bosque aumenta su contenido de biogeoelementos de 10.08 kg/ha/año a 43.1 kg/ha/año, con un aporte real del lavado foliar de 33kg/ha/año. De los 43.1kg/ha/año de biogeoelementos lavados 4.9% fue de Nitrógeno, 2.3% de Fósforo, 63.3% de Potasio, 5.3% de Sodio y 7.6% de Magnesio.

La relación de aumento anual de las tasas de biogeoelementos lavados con respecto a los elementos aportados por la lluvia es de: 33: 22.8: 3.4: 2.1: 0.69 veces para el Mg, K, Na, Ca y N total; para el P y N en forma de nitrógeno orgánico y nitratos (no detallados en el modelo), la relación de las tasas de lavado de elementos muestra una disminución aproximada de uno con relación al aporte, lo que sugiere que en el bosque alto andino el Mg y el K son lavados con facilidad, el Na y el Ca en menor grado, mientras que el P y el N orgánico y nitratos son retenidos y/o absorbidos por el follaje. TUKEY (1970), encontró que el K, Ca, Mg y Mn son lavados usualmente en grandes cantidades; UNESCO/CIFCA (1980), analizan los trabajos realizados en Bosques Tropicales, anotando que el lavado de biogeoelementos no siempre se comporta de la misma forma, pero en general toma de la hojas K, Mg, N y Ca, mientras que los demás elementos permanecen en las hojas o son absorbidos por éstas. Investigaciones realizadas en Malasia en un Bosque Húmedo Siempreverde, demostraron que durante algunos días, el agua lluvia lixivia N, K, Ca y Mg de la cubierta arbórea, pero otros días el Na y Ca tienen más tendencia a ser absorbidos, mientras que el Mg y sobretodo el K raras veces son absorbidos. Ello significa que los resultados obtenidos son parciales y se requiere de mayor continuidad entre los períodos de muestreo, para comprobar las estrategias de lavado y retención de nutrientes de la

Tabla No. 2 . Aporte de Biogeoelementos por Hojarasca en Kg/ha/mes

Mes	Peso kg/ha/mes	Cargas en Kg/ha/mes									
		N	P	K	Ca	Mg	B	Cu	Fe	Mn	Zn
Abr	420.000	4.410	0.294	1.470	2.604	0.336	0.007	0.004	0.069	0.095	0.032
May	1036.560	13.061	0.829	4.043	4.872	0.622	0.011	0.010	0.119	0.197	0.073
Jun	888.370	9.950	0.533	2.132	4.797	0.622	0.011	0.004	0.120	0.160	0.076
Jul	896.000	8.781	0.627	1.792	4.301	0.448	0.012	0.004	0.193	0.139	0.067
Agost	322.000	3.156	0.258	1.063	1.707	0.225	0.005	0.003	0.060	0.066	0.023
Sept	610.960	6.415	0.428	1.405	3.482	0.428	0.008	0.031	0.067	0.110	0.043
Oct	462.000	4.851	0.370	0.970	3.003	0.601	0.005	0.002	0.080	0.097	0.014
Nov	708.120	6.444	0.566	1.487	3.611	0.921	0.005	0.002	0.062	0.149	0.016
Dic	353.920	3.716	0.354	1.026	1.840	0.531	0.003	0.001	0.069	0.080	0.008
Ene	582.960	5.713	0.466	1.341	3.381	0.874	0.003	0.003	0.114	0.122	0.017
Feb	467.040	4.577	0.467	1.214	2.615	0.701	0.011	0.002	0.114	0.105	0.028
Mar	403.480	4.237	0.767	0.968	2.300	0.646	0.003	0.002	0.103	0.103	0.016
Kg/ha/año: 7151.410		75.309	5.959	18.912	38.514	6.953	0.083	0.069	1.170	1.422	0.412

Fuente de Información: Díaz & Mendoza, 1989.

Tabla No. 3. Reservas orgánicas [kg/ha] en el ecosistema de bosque Altoandino de la región de Monserrate

MANTILLO	H.O.[1]	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	B	Ca
0 a 10 cm	79.4	1221.5	79.3	95.2	7.9	7.9	35.3	1.2	1.2	0.2	0.2
10 a 50 cm	230.8	3392.8	277	369.3	161.6	92.3	76.4	20.8	7.2	1.2	1
TOTAL	310.2	4614.3	356.3	464.5	169.5	100.2	111.7	22	8.4	1.4	1.2
SUELO							Na	Al	C [1]		
0 a 20 cm	238.3	12328	15.6	82.5	73.6	44.2	105.8	1636.6	138.2		
20 a 40 cm	208.5	8272	6.6	21.9	75.2	45.1	64.8	949.4	120.9		
40 a 60 cm	135.9	6360	9.5	24.8	84.2	50.9	121.9	784.4	78.9		
TOTAL	582.7	26960	31.8	129.2	233.6	140.2	292.5	3370.4	337.9		

[1] = ton/ha

Fuente de Información: Díaz & Mendoza, 1989.

Tabla No. 4. Nutrientes remanentes (g) y su porcentaje en hojarasca a través del proceso de composición durante 12 meses de muestreo.

MES	% DE PESO	C			H			N			P			K			Ca			Mg		
		GRAMOS	%	GRAMOS	GRAMOS	%	GRAMOS	GRAMOS	%	GRAMOS	GRAMOS	%	GRAMOS	GRAMOS	%	GRAMOS	GRAMOS	%	GRAMOS	GRAMOS	%	
MAY-06	100	29.49	100	3.10	100	0.52	100	0.05	100	0.59	100	0.32	100	0.06	100							
AGTO	81.18	22.59	82.17	2.85	91.94	1.46	280.99	0.03	71.03	0.17	28.88	0.40	126.11	0.07	121.76							
NOV.	72.05	20.04	72.89	2.56	82.67	0.52	100	0.04	81.06	0.08	13.16	0.39	122.23	0.06	100							
FEB-87	66.63	18.62	67.73	2.40	77.31	0.58	112.76	0.03	71.03	0.05	7.69	0.36	113.04	0.06	100							
MAY	62.26	16.86	61.34	2.25	72.7	0.55	105.37	0.04	81.06	0.04	7.18	0.42	132.31	0.09	149.43							
% LIBERADO O ACUMULADO	37.74	38.66	27.3	5.37	18.94	92.82	49.43															

MES	% DE PESO	B			Cu			Fe			Zn		
		GRAMOS	%	GRAMOS	GRAMOS	%	GRAMOS	GRAMOS	%	GRAMOS	GRAMOS	%	
MAY-86	100	0.9258	100	0.0001	100	0.0196	100	0.0157	100	0.0843	100	100	
AGTO	81.18	0.7311	108.23	0.0004	81.17	0.1108	56.2	0.0041	39.85	0.0808	101.47	101.47	
NOV.	72.05	0.9258	100.07	0.0035	48.04	0.0668	66.51	0.0032	43.23	0.0867	99.07	99.07	
FEB-87	66.63	0.0001	88.84	0.0048	44.42	0.1460	51.26	0.0105	29.68	0.2344	99.98	99.98	
MAY	52.26	0.0030	41.5	0.0486	24.91	0.0471	74.72	0.0016	54.39	1.2300	71.6	71.6	

Fuente de información: Díaz & Mendoza, 1989.

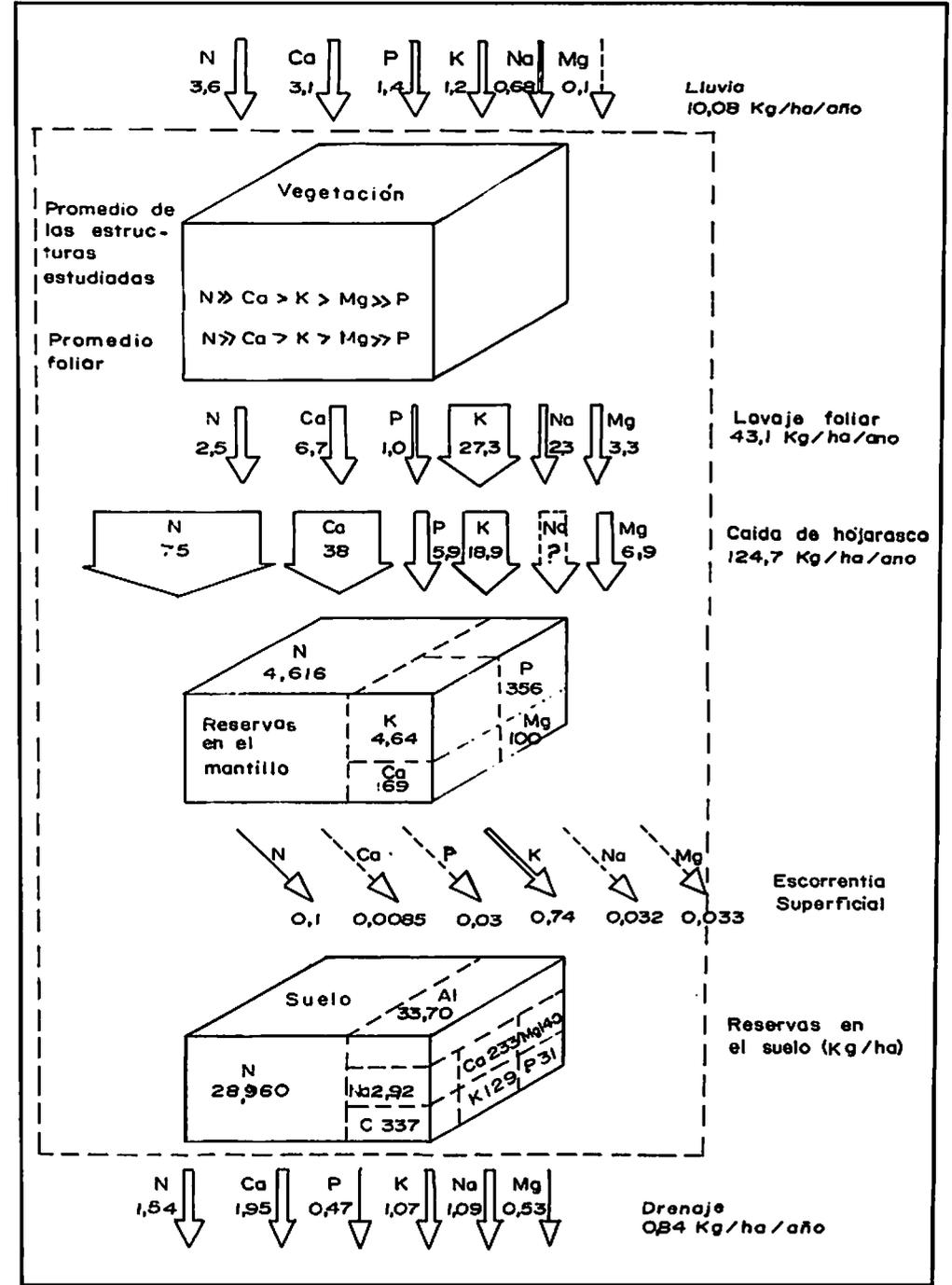


Figura No. 3. Modelo del flujo de bioelementos y reservas en el Bosque Altoandino de la Región de Monserrate

Tabla No. 5. Concentración de Biogeoelementos en la vegetación del Bosque Altoandino

	PORCENTAJE EN MATERIA SECA A 80 C					CONCENTRACION EN PPM					B
	H	P	K	Ca	Mg	Cu	Fe	Zn	Mn		
Epífitas	0,77	0,11	0,27	0,17	0,08	4,5	316	39	105	5	
Estructuras Reproductivas	0,91	0,10	0,56	0,27	0,13	4,5	79	19	90	7	
Madera	1,05	0,05	0,13	0,54	0,06	4,5	169	70	165	3	
HOJAS											
Macleania sp.	0,56	0,08	0,54	0,43	0,12	4,5	232	37	135	47	
Chusquea sp.	0,91	0,12	0,46	0,27	0,07	4,5	171	10	150	20	
Weinmannia sp.	1,19	0,12	0,24	0,81	0,18	4,5	156	58	255	11	
Dryas sp.	1,12	0,10	0,57	0,51	0,18	4,5	385	43	180	19	
Ternstroemia sp.	0,77	0,06	0,54	0,67	0,16	4,5	67	19	30	27	
Clusia sp.	0,70	0,08	0,49	1,44	0,21	4,5	99	75	180	11	
PROMEDIO	0,89	0,09	0,42	0,57	0,13	4,5	186,00	41,11	143,33	16,67	
DESVIACION	0,21	0,03	0,16	0,39	0,05	0	107,94	23,02	64,13	13,60	
MANTILLO HOMOGENIZADO											
0 - 10 cm	1,54	0,10	0,12	0,01	0,01	3,0	445	15	15	2	
> 10 cm	1,47	0,12	0,16	0,07	0,04	4,5	331	31	90	5	
PROMEDIO	1,47	0,11	0,15	0,04	0,03	4,0	359,0	29,67	55,0	3,33	
DESVIACION	0,07	0,01	0,03	0,03	0,02	0,87	75,97	14,05	37,75	1,53	

FUENTE DE INFORMACION: DIAZ & MENDOZA. 1989.

vegetación del bosque altoandino. Sin embargo, es importante resaltar la *absorción de fósforo y nitrógeno realizada en el dosel del bosque, como una estrategia del ecosistema para capturar estos elementos de poca disponibilidad en los suelos del área de estudio*. La alta tasa de transferencia de potasio, magnesio y sodio por lavado foliar, contribuye a que el ecosistema sufra pérdidas anuales de dichos elementos, cuyas reservas en él son bajas, por lo cual se tornan en elementos limitantes, como veremos más adelante.

Tabla No. 6. Clasificación cualitativa de las características de los suelos de Monserrate.

Parámetro	Profundidad del suelo	Promedio n=2	Variación standar	Cualificación	Parámetro	Profundidad del suelo	Promedio n=2	Variación standar	Cualificación
pH 1:1	0-20 cm [1]	3.9	0.28	SUELO ACIDO	Ptotal ppa	1	8.5	5	BAJO
	20-40 [2]	4.3	0.35			2	3.5	2.1	
	40-60 [3]	4.6	0.14			3	4.5	2.1	
pH 1:5	1	3.6	0	SUELO ACIDO	Al mg/100 g	1	8.15	0.21	ALTO
	2	4	0.07			2	5.05	0.07	
	3	4.1	0			3	3.7	0.28	
C.I.C.	1	48.1	7.1	ALTO A	BASES TOTALES	1	0.75	0.21	MUY BAJO
	2	42.8	1.5	MUY ALTO		2	0.55	0.07	
	3	33.8	2.8			3	0.65	0.07	
NB	1	0.67	0.05	ALTO A	Ca mg/100 g	1	0.2	0	MUY BAJO
	2	0.44	0.03	MUY ALTO		2	0.2	0	
	3	0.3	0.08			3	0.2	0	
XC	1	7.51	0.99	ALTO A	Mg mg/100 g	1	0.2	0	MUY BAJO
	2	6.43	0.44	MUY ALTO		2	0.2	0	
	3	3.72	1.29			3	0.2	0	
X H.O.	1	12.95		ALTO A	K mg/100 g	1	0.115	0.12	MUY BAJO
	2	11.09		MUY ALTO		2	0.03	0	
	3	6.41				3	0.03	0	
C/N	1	11.5	0.71	MEDIANO	Na mg/100 g	1	0.25	0.07	MUY BAJO
	2	15	0	A ALTO		2	0.15	0.07	
	3	12.5	0.71			3	0.25	0.07	

Fuente de información: Díaz & Mendoza, 1989.

La transferencia de biogeoelementos por hojarasca presentó un total de 124.5 kg/ha/año, de los cuales, el 60.1% fue de N, el 30.1% de Ca, el 4.1% de P, el 15.1 de K y el 5.5% de Mg. Se observa que la proporción de aporte se relaciona con la proporción en la concentración de elementos a nivel foliar y el promedio de las concentraciones de los elementos en las estructuras vegetales estudiadas son: N > Ca > K > Mg > P (Figura 3).

Comparando las vías de flujo de los biogeoelementos, se observa que la vía de la hojarasca transfiere mayor cantidad total de elementos (124.7 kg/ha/año) que la vía de transferencia por flujo de agua (43.1 kg/ha/año). En general, el potasio es el único biogeoelemento transferido en mayor cantidad por el flujo de agua, convirtiéndose la hojarasca en la vía principal de transferencia de los elementos restantes. Esta característica de flujo interno de elementos asegura su mayor permanencia dentro del sistema, al quedar unidos a la materia orgánica y ser liberados lentamente durante el proceso de descomposición.

Los biogeoelementos totales que ingresan al mantillo por parte de lavado foliar y de la hojarasca alcanzaron los 167.8 Kg/ha/año. Sin considerar el aporte de Na en el agua, no medido en la hojarasca, el aporte anual se halla compuesto por: 47% de N, 27.3% de Ca, 4.2 % de P, 27.9% de K y 6.2% de Mg). El orden o secuencia de las cantidades aportadas al mantillo (N > P > K = Ca > Mg es similar a la secuencia de los biogeoelementos reservados en él (N > K > P > Ca > Mg).

ARENAS, 1988 establece una tasa baja de descomposición del material aportado por la hojarasca (35.97% / año), ello significa que la liberación de nutrientes unidos a la necromasa es lenta, permitiendo su acumulación alta a nivel del compartimento mantillo, que funciona como una trampa de retención de elementos dentro del ecosistema, aumentando su tiempo de permanencia en él. La retención de bioelementos a nivel del mantillo también es el resultado de la alta densidad de raíces (HERRERA et al, 1978); RODRIGUEZ & RICARDO (1983); la presencia de endomicorrizas (MOYANO et al, 1986) HERRERA; RODRIGUEZ & ULEHLOVA 1986); y la presencia de microorganismos (IRLEM & FURCH, 1980), que actúan como mecanismos de reciclaje de bioelementos dentro de éste compartimento.

Los nutrientes liberados por descomposición o aportados por el lavado foliar, que no son retenidos, fluyen superficialmente con la escorrentía en cantidades muy bajas (entre 0,03 y 0.74 Kg/ha/año). Esto indica que los egresos del ecosistema del bosque altoandino por escorrentía no son de gran importancia, ya que el agua se infiltra, transportando los elementos a mayores profundidades en el perfil del suelo o son retenidos por los briófitos y plantas del estrato rasante.

Las reservas de elementos en el suelo indican que los elementos más translocados en el perfil, por presentar mayores reservas en éste compartimento, son el $N > Ca > Mg$; mientras que el K y el P son más retenidos a nivel del mantillo. Sin embargo, el índice de ingreso/egreso sugiere que, además del N y el P, la única base que se está acumulando en el sistema es el Ca, probablemente debido a su mayor habilidad reemplazante, sólo superada por el aluminio, que representa una de las mayores reservas del suelo (3370.4 Kg/ha).

Según la clasificación de GOLLEY et al (1975), citado por UNESCO/CIFCA (1980), basada en la cantidad de biogeoelementos en el suelo y la velocidad del ciclo de los elementos, ya sean de tipo rápido o lento, se tiene:

- *Biogeoelementos limitantes* o aquellos con poca cantidad en el suelo y ciclo rápido, como el *Potasio* y *Fósforo* para el bosque altoandino estudiado.
- *Biogeoelementos probablemente limitantes*, caracterizados por su escasa cantidad en el suelo y ciclo lento, como el *Calcio* y el *Magnesio* en el bosque alto andino.
- *Biogeoelementos probablemente no limitantes*, caracterizados por presentar grandes cantidades en el suelo y ciclo lento, como el *Nitrógeno* en el caso del suelo del bosque, aunque es necesario resaltar que se determinó únicamente el nitrógeno total y no el disponible para las plantas.

Al comparar esta clasificación con el índice de ingreso/egreso, se observa que el fósforo se está acumulando en el sistema en el compartimento del mantillo, como se mencionó anteriormente. Por lo tanto, este elemento se podría clasificar como probablemente limitante, ya que aunque sus reservas son bajas, se está acumulando en el ecosistema y parece tener un ciclo cerrado dentro del bosque. El magnesio, clasificado como un elemento probablemente limitante,

según el índice de ingreso/egreso se está perdiendo del sistema y por lo tanto puede considerarse como un elemento limitante, por la erosión química presentada en el bosque estudiado.

MODELO DE FLUJO DEL NITROGENO

El nitrógeno es el elemento que se presenta en mayor cantidad en el ecosistema, como lo demuestra en su mayor concentración en la vegetación (0.89%) y las altas reservas en el suelo y el mantillo de 26960 y 4616 Kg/ha, respectivamente. Estos valores superan las reservas de otros ecosistemas tropicales de alta montaña (Tabla 8). La gran acumulación de nitrógeno en el bosque altoandino se explica por las bajas temperaturas y el pH ácido del suelo (Tabla 6), que permiten una lenta liberación del elemento aportado por el material vegetal (75 Kg/ha/año) y favorecen su lenta mineralización, al disminuir la velocidad de los procesos de nitrificación y por lo tanto el lavado de las formas solubles (NO₃). Otros mecanismos para acumular el nitrógeno dentro del ecosistema son su retención en la biomasa microbiana y en la necromasa vegetal, esta última, calculada en 5.52 m³/100 m² en el presente trabajo.

La ganancia del nitrógeno del ecosistema se refleja en los egresos menores a los ingresos y representa el elemento mayormente acumulado con 1.3 Kg/ha/año, sin considerar las ganancias y las pérdidas por la fijación y volatilización. Además de su acumulación, su alta reserva en el ecosistema y los mecanismos de absorción y retención de la vegetación, lo convierten en un elemento *probablemente no limitante* del ecosistema. Según FASSBENDER y GRIMM (1981), las altas reservas de Nitrógeno en el compartimento del suelo, implican estabilidad del ecosistema frente a alteraciones de origen natural o antrópico.

MODELO DE FLUJO DEL FOSFORO

En general, se observa que el fósforo es uno de los biogeoelementos presentes en menor cantidad en el Bosque, como lo demuestra su baja concentración promedio en la materia vegetal seca (0.09%), las bajas tasas de transferencia por vía de la hojarasca y el agua (6.9 Kg/ha/año) y su escasa reserva en el componente suelo (31 Kg/ha).

La acidez del suelo y su alta reserva de aluminio (3370 Kg/ha), permiten suponer que el poco fósforo presente se halla en formas no disponibles para la vegetación. Sin embargo, el componente mantillo presenta una reserva muy alta de éste elemento (356 Kg/ha), favorecida por una lenta mineralización (18.94% anual), siendo el valor de reserva más alto registrado en la literatura (Tabla 8).

Una posible absorción rápida, debido a la acción de las micorrizas o a la relación estrecha entre las raíces vivas y la hojarasca, permiten un ciclaje cerrado del fósforo a nivel del mantillo, explicando su baja reserva en el suelo, su escaso egreso del ecosistema y su acumulación anual de 0.93 Kg/ha. Ello indica que este elemento, a pesar de hallarse en bajas cantidades dentro del ecosistema, es un factor *probablemente limitante* del mismo, como lo reafirma la baja

Tabla No. 7. Concentración media de nutrientes en hojas maduras de árboles en varios bosques húmedos (concentraciones por unidad de peso en porcentaje)

	N	P	K	Ca	Mg	Mn	N/P	N/K
BOSQUES ENANOS NUBLADOS								
MACUIRA (n=6)	1.15	0.10	0.74	1.65	0.40	0.018	11.1	1.50
SANTA ANA (n= 9)	1.41	0.07	0.59	1.04	0.39	0.015	17.9	2.30
COPEY (n=9)	1.44	0.07	0.65	1.38	0.35	0.020	19.7	2.20
CARIBE (n=24)	1.40	0.08	0.64	1.29	0.39	0.018	16.1	2.16
ZUMBAADOR (n=9)	1.26	0.09	0.36	0.55	0.17	0.045	12.8	3.43
LUQUILLO (n=7)	0.99	0.06	0.51	0.67	0.16	0.020	16.5	1.94
BOSQUES MONTANOS ALTOS								
MOR FOREST (n=15)	1.05	0.05	0.55	0.62	0.33	0.020	21.0	1.90
MULL FOREST (n=14)	1.61	0.07	1.23	0.93	0.43	0.024	23.0	1.30
WET S. FOREST (n=9)	1.27	0.08	0.97	1.14	0.37	0.019	15.8	1.30
BOSQUE NUBLADO (n=7)	1.17	0.08	0.55	0.87	0.26		14.2	2.12
NUEVA GUINEA (n=15)	1.42	0.08	1.01	1.09	0.28	0.051	17.7	1.40
PUERTO RICO (n=40)	0.97	0.05	0.39	0.76	0.19	0.019	18.3	2.40
BOSQUE ALTO (n=6)	0.88	0.09	0.47	0.69	0.14	0.015	9.4	1.86
ANDINO COL*				0.59 **				
BOSQUES MONTANOS BAJOS								
PUERTO RICO (n=43)	1.62	0.08	1.04	1.00	0.37		20.2	1.55
N. GUINEA (n=14)	1.32	0.08	0.91	1.19	0.29		16.5	1.45
N. GUINEA (n=23)	1.52	0.09	1.11	0.95	0.25	0.022	16.8	1.36
GAP FOREST (n=8)	1.76	0.10	1.49	1.26	0.39	0.029	17.6	1.18
TABONUCO (n=7)	1.36	0.05	0.48	0.63	0.17		25.1	2.80
BOSQUES TIERRAS BAJAS								
BRASIL (n=2)	1.04	0.060	0.33	0.21	0.16		30.60	5.57
N. BRITAIN (n=14)	2.08	0.150	1.67	2.04	0.30	0.005	13.86	1.24
AMAZONICO (n=2)	2.29	0.180	0.75	0.30	0.26		12.72	3.05
MALAYA (n=10)	1.55	0.071	1.00	0.58	0.18	0.024	21.83	1.55
AMAZONICO MIXTO (n=7)	1.27	0.060	0.46	0.19	0.10		21.16	2.76
CAATINGA ALTA (n=6)	1.16	0.073	0.62	0.44	0.15		15.89	1.87
CAATINGA BAJA (n=14)	0.74	0.050	0.64	0.58	0.14		14.80	1.15
NEATH FOREST (n=9)	0.87	0.022	0.35	0.75	0.20		39.54	2.4

* = DATOS DEL PRESENTE ESTUDIO

** = DATO EXCLUYENDO *Clusia multiflora* o especie acumuladora de Ca.
FUENTE DE INFORMACION CAVELIER, 1986**Tabla No. 8.** Reservas minerales del componente mantillo y suelo en algunos ecosistemas forestales tropicales (Kg/ha/año).**

TIPO DE BOSQUE	MANTILLO					SUELO				PROFUNDIDAD (cm)	
	N	P	K	Ca	Mg	N	P	K	Ca		Mg
Ecosistemas montaños:											
- San Eusebio, Venezuela	538	29	59	216	55	3223	509	180	204	52	(40)
- Kerigona, Papua	150	9	24	162	25	6048	108	200	1350	270	(25)
- Blue Forest, Jamaica	---	---	---	---	---	2000	---	29	7	89	(45)
						1750	---	50	60	38	(40)
						1000	---	80	333	133	(30)
						2250	---	40	75	10	(40)
- El Verde, Pto. Rico	---	12	2	46	10	4600	220	34	450	310	(30)
- Monserrate, Colombia.*	4616	356	464	169	100	26969	31	129	233	140	(60)
						20600	22	104	149	89	(40)
Ecosistemas de Llanura:											
- Manaus, Brasil	77	1	3	20	8	1421	124	18	0	6	(30)
- Magdalena, Colombia:											
. Llanura	672	18	32	94	28	5350	254	119	31	43	(50)
. Depresión	650	16	30	90	25	4828	205	176	1761	203	(50)
- Kade, Ghana	35	1	10	45	6	1533	4	217	860	123	(30)
- Darién, Panamá:											
. Llanura	---	4	20	183	10	---	7	118	7222	852	(30)
. Premontano	---	1	25	44	12	---	3	100	683	442	(30)
- Costa de Marfil	---	---	---	---	---	1230	190	24	30	19	(50)

* Datos del presente estudio.

** Fuente de información: Grimm y Fassbender, 1981.

relación materia seca/nutriente del bosque altoandino (5.9), similar a la de ecosistemas forestales desarrollados sobre suelos fértiles (Tabla 9).

La posible existencia de un ciclaje cerrado del fósforo, reflejada en los mecanismos de absorción y retención en la vegetación y el mantillo y sus bajas reservas en el suelo, permiten suponer una alta fragilidad del ecosistema del bosque altoandino frente a alteraciones de la vegetación, que aceleren la pérdida del mantillo y por lo tanto, la pérdida de fósforo, limitando la regeneración de la vegetación.

MODELO DE FLUJO DEL POTASIO

La concentración de potasio en la vegetación es similar a la de otros ecosistemas montaños (promedio 0.42%, Tablas 5 y 7) y las reservas a nivel de mantillo de 464 Kg/ha son los valores más altos registrados para otros ecosistemas, como se observa en la Tabla 8.

Tabla No. 9. Materia seca y contenido de nutrientes en la Hojarasca de Bosques húmedos tropicales**

TIPO DE SUELO Y SITIO	HOJARASCA (Ton/ha/año)	NUTRIENTES (Kg/ha/año)				
		N	P	K	Ca	Mg
SUELOS MODERADAMENTE FERTILES:						
Ghana	10.7	202	7.4	68	209	45
Zaire	12.4	224	7.0	43	105	53
Panamá	11.4	---	9.4	29	256	34
Panamá	11.1	195	15.0	47	211	26
Costa rica	8.1	135	6.0	20	59	16
Guatemala	9.0	169	5.8	20	88	64
China	11.6	169	11.0	29	108	51
Sarawak	11.5	110	4.1	26	290	20
Australia	9.0	134	12.0	64	226	29
Australia	10.4	124	10.2	56	159	36
PROMEDIO	10.5	162	8.8	41	171	37
Desviación	1.4	39	3.3	18	78	16
Relación media materia seca/elemento		67	1370	302	76	328
Desviación		17	604	118	37	36
OXISOLES/ULTISOLES INFERTILES:						
Costa de Ivory: Banco	11.9	170	8.0	28	61	51
Yapó	9.6	123	4.0	26	105	23
Colombia: Terraza	12.0	141	4.2	17	90	20
Ladera	8.7	103	3.4	30	124	11
Brasil	9.9	156	4.1	17	33	27
Brasil	7.3	106	2.4	13	18	14
Brasil	7.9	114	2.2	18	42	14
Brasil	6.4	74	1.4	21	20	1
Venezuela	5.8	61*	0.8	6	8	4
Malasia	8.9	100	2.8	32	70	18
Sarawak	8.8	81	1.2	33	13	9

(Continuación Tabla No. 9.)

PROMEDIO	8.8	108	3.1	22	53	17
Desviación	1.9	38	1.9	8	41	13
Relación media materia seca/elemento		82	3740	472	294	1165
Desviación		13	1930	218	226	1768
ESPODOSOLES/PSAMENTS:						
Venezuela	5.6	42	2.6	27	43	9
Sarawak	9.2	55	1.6	18	83	12
PROMEDIO	7.4	48	2.1	22	63	10
Relación media materia seca/elemento		150	3950	359	120	694
BOSQUES MONTANOS:						
Papúa. Nueva Guinea	7.6	90	5.0	28	95	19
Venezuela	7.0	69	4.0	33	43	14
Puerto Rico	5.5	88	1.0	7	50	10
Filipinas	5.3	89	4.8	16	61	9
Sarawak	11.0	86	2.5	31	21	16
Sarawak	3.6	28	1.1	6	6.5	6
Jamaica-mull	5.5	49	1.5	39	50	17
Jamaica-mor	6.6	39	1.3	15	34	19
Hawai	5.2	37	2.4	12	84	10
Bosque alto andino. Colombia*	7.4	75	5.9	18.9	38.5	6.9
PROMEDIO	6.4	64	2.6	21	49	13
Desviación	2.0	25	1.7	11	28	5
Relación media materia seca/elemento						
Desviación						

* Datos del presente estudio, no incluidos en los cálculos para bosques monta.

** Fuente de información: PROCTOR, 1984, citado por VITOUSEK y SANFORD (1986).

Ella, también indica, que las reservas de potasio intercambiable en el componente suelo del bosque altoandino son bajas al igual que en otros ecosistemas montañosos.

El potasio es el elemento que presenta mayor movilidad en el interior del ecosistema a través del lavado foliar convirtiéndose el agua en su principal vía de flujo. El aporte por hojarasca es disminuido por el lavado y la reabsorción foliar antes de la abscisión, constituyéndose, este último, en un mecanismo de retención de elementos en el componente vegetal del ecosistema.

El potasio total transferido por la vía del agua y la hojarasca es alto (46.25 Kg/ha/año) y, aunque su porcentaje de liberación en el proceso de descomposición es muy alto (92.82% /año), su reserva en el mantillo es la más alta de todas las bases (464 Kg/ha). Sin embargo, las reservas de potasio en el suelo son bajas (129 Kg/ha hasta los 60 cm de profundidad), posiblemente esto obedece al carácter ácido del suelo y a su forma iónica monovalente que disminuyen la capacidad de fijación y retención en el suelo. Por esta misma razón, el potasio es lavado con facilidad, lo que propicia una pérdida anual de 0.47 Kg/ha de la parte alta de la microcuenca.

La mayor reserva de potasio en el mantillo y, probablemente en la vegetación, con relación con la cantidad disponible en el suelo; la alta movilidad, la alta mineralización y la pérdida del ecosistema sugieren que éste es un *elemento limitante* del bosque altoandino, más aún cuando el ecosistema es sometido a la desaparición de la vegetación y el mantillo lo cual limita la regeneración espontánea. El potasio también ha sido registrado como elemento limitante en los ecosistemas de San Eusebio (FASSBENDER y GRIMM, 1981) y Costa de Marfil en Africa (UNESCO/CIFCA, 1980).

MODELO DE FLUJO DEL CALCIO

La concentración media de Calcio en la vegetación del bosque es la más alta de las bases estudiadas (0.57%), pero al compararla con otros bosques montañosos (Tabla 5 y 7), presenta valores bajos, debido a la acidez del suelo, que influye en las bajas reservas de calcio disponible para las plantas (233 Kg/ha).

La concentración baja de calcio en la vegetación y su escasa susceptibilidad al lavado influye en un menor aporte del elemento por la vía del agua. La hojarasca, representa su principal camino de translocación al mantillo (Figura 3). Sin embargo, la relación materia seca/calcio de la hojarasca, muestra una eficiencia de uso media respecto a ecosistemas infértiles (Tabla 9), los cuales son más eficientes en el uso del elemento. Esto implica que el calcio es un *elemento probablemente limitante* en la dinámica del bosque alto andino de la región de Monserrate, ya que a pesar de registrar los valores mayores de egreso de la parte alta de la microcuenca (1.95 Kg/ha/año), presenta una acumulación de 1.15 Kg/ha/año, siendo la única base que es retenida dentro del ecosistema. El proceso de acumulación de calcio en el sistema es favorecido por su lenta liberación en el proceso de descomposición (Tabla 4) y posible acumulación neta de 32.31% observada en la prueba de descomposición.

Aunque el calcio es un elemento *probablemente limitante* en el bosque alto andino estudiado, debe ser tenido en cuenta para su manejo, ya que su escasa reserva en el suelo aumenta la fragilidad del sistema a posibles alteraciones.

MODELO DE FLUJO DEL MAGNESIO

El magnesio es la base que presenta menor concentración media en la vegetación (Tablas 5 y 7), tasas bajas de transferencia por hojarasca y agua (10.2 Kg/ha/año) y las menores reservas tanto en el suelo como en el mantillo (140 y 100 Kg/ha, respectivamente). Sin embargo, la reserva del mantillo registrada es la más alta reportada en la literatura (Tabla 8), debido a la lenta liberación durante el proceso de descomposición y su retención en la biomasa microbiana de un 49% del valor inicial, según lo demostraron los ensayos de descomposición realizados. La lenta mineralización del magnesio (Tabla 4), su reabsorción antes de la abscisión y su alta eficiencia de uso, expresada en la relación alta de materia seca/nutriente transferido por la hojarasca (Tabla 9), son mecanismos de adaptación del bosque altoandino frente a la baja cantidad y disponibilidad del magnesio, que constituye en un *biogeoelemento limitante* del funcionamiento del sistema. La fragilidad del bosque por la escasez de magnesio, aumenta cuando se observa que este elemento se está perdiendo de la microcuenca a una razón de 0.43 Kg/ha/año.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

El modelo de flujo de biogeoelementos para el bosque altoandino de la región de Monserrate permite concluir lo siguiente:

- El orden de cantidad de biogeoelementos que ingresan al bosque por lluvia es: Ca > P > K > Na > Mg.
- El orden de cantidades de biogeoelementos que egresan de la microcuenca por escorrentía y drenaje es: Ca > Na > K > Mg > P.
- Según el índice de ingreso/egreso, la microcuenca muestra ganancia de N > P > Ca y pérdida de K > Na > Mg.
- Según los resultados obtenidos en el estudio, la clasificación de biogeoelementos que realizan GOLLEY et al. (1975) citado por UNESCO/CIFCA, 1980, varía para el bosque altoandino, teniendo en cuenta el índice de ingreso/egreso y el flujo interno de los biogeoelementos en el ecosistema, de la siguiente manera:

TIPO DE BIOGEOELEMENTO	CLASIFICACION SEGUN :	
	Golley et al	Indice ingreso/egreso
1. Biogeoelementos limitantes	K y P	K, Mg, Na
2. Biogeoelementos probablemente limitantes	Ca y Mg	P y Ca
3. Biogeoelementos probablemente no limitantes	N	N

- Sobre los mecanismos de los compartimentos del bosque altoandino para la retención y reciclado de los biogeoelementos: el bosque altoandino presenta mecanismos de ciclaje diversos que le permiten desarrollarse a bajas temperaturas y muy pocas bases disponibles, fósforo total bajo, pH ácido y altos contenidos de materia orgánica y aluminio. Entre estos mecanismos se distinguen:
 - Acumulación de nutrientes en la biomasa vegetal, presentando un promedio de concentración de elementos en las estructuras estudiadas de $N \gg Ca > K > Mg > P$.
 - Mecanismos de reabsorción de nutrientes en el compartimento vegetal, realizado por las plantas antes de la abscisión de las partes senescentes, probablemente en la siguiente secuencia:
 $K > Ca > Mg > Fe > B$.
 - La gran cantidad de necromasa acumulada a nivel del mantillo, es un mecanismo de retención de nutrientes ligados a la materia orgánica proveniente de la biomasa. El mantillo del bosque acumula los nutrientes en la siguiente tendencia:
 $N > K > P > Ca > Mg$, siendo únicamente las reservas de P y K superiores a las del suelo.
- Reservas de biogeoelementos en el compartimento suelo:
 - El alto contenido de materia orgánica en el suelo mineral aumenta la capacidad de intercambio catiónico. Sin embargo, los niveles de las bases totales son muy bajos debido a la acidez del suelo que favorece la acumulación de N el cual es excepcionalmente alto (26960 kg/ha), en relación a otros suelos forestales. Las reservas de biogeoelementos en el suelo presentan la siguiente tendencia: $N \gg Ca > K > Mg > P$.
- En cuanto a los mecanismos biológicos a nivel del mantillo para la retención de nutrientes, el bosque recurre a:
 - La presencia de micorrizas vesículo arbusculares y otros microorganismos que aumentan la eficiencia del ciclado de nutrientes, minimizando sus pérdidas del ecosistema, al transferirlos directamente a la vegetación o acumularlos en su biomasa antes del lavado del material en proceso de descomposición. Estos microorganismos posiblemente estarían reteniendo los elementos en el bosque altoandino en la siguiente secuencia: $Mg > Ca > N > P > K$ y $Fe > Zn > Mn > B > Cu$.
 - La presencia de una red superficial de raíces en el mantillo que reabsorbe los nutrientes provenientes del lavado foliar y la lluvia, así como los producidos por la descomposición al establecer contacto directo con la hojarasca.

- La necromasa en pie de árboles muertos (5.52 m³/100 m²), y de otro tipo de vegetación como los helechos, es un mecanismo de retención de nutrientes y liberación lenta, que favorece el aumento de reservas de biogeoelementos en un nivel superior al suelo.
- Sobre los mecanismos de reciclado entre los compartimentos del bosque altoandino se concluye:
 - La transferencia de biogeoelementos vía hojarasca - mantillo presenta la siguiente tendencia dentro del bosque: $N \gg Ca > K > Mg > P > Mn > Fe > Zn > B > Cu$ para 7.4 ton/ha/año de materia seca, transfiriéndose anualmente 124.7 Kg/ha de macronutrientes.
 - La transferencia de bioelementos vía lavado foliar - mantillo presenta la siguiente tendencia: $P \gg Ca > Mg > Na > N > P$ con un total de 43.1 Kg/ha/año.
 - La liberación lenta de bioelementos durante el proceso de descomposición mostró la siguiente secuencia: $K \gg P > N > Ca > Mg$ y $Cu > B > Mn > Zn > Fe$.

Con base en los resultados se realizan las siguientes consideraciones y recomendaciones para el manejo del bosque altoandino:

Se demuestra la fragilidad del ecosistema del bosque altoandino representada en la escasez de bases en el suelo, su alta concentración en la vegetación y por lo tanto, su alta acumulación de biogeoelementos en este compartimento. Además, la función del mantillo y la vegetación en la retención, reabsorción y acumulación de elementos como estrategias del ecosistema para capturar los elementos que circulan por el flujo hídrico. Por lo tanto, al ser intervenido el ecosistema en el compartimento de la vegetación se pueden ocasionar los siguientes efectos:

- Alteración de la principal vía de translocación y retención de nutrientes y agua del ecosistema.
- Se afecta la reabsorción de fósforo y nitrógeno del agua lluvia que pueda realizar la vegetación.
- Se disminuye o anula la principal vía de transferencia de nutrientes, la vegetación, con su aporte anual de 124.7 Kg/ha de biogeoelementos transferidos únicamente por la caída de hojarasca (4.27 ton/ha/año).
- Se altera la función de acumulación de materia orgánica del ecosistema de bosque altoandino. Teniendo en cuenta los datos del bosque en estudio, la producción anual de hojarasca es de 4.27 ton/ha, de las cuales sólo se descompone un 42.6% por año, ocasionando una acumulación de 2.45 ton/ha/año. Entonces, se concluye que la tala rasa de la vegetación extingue la fuente de materia orgánica básica para la renovación del mantillo, principal cobertura del suelo contra la erosión.

- Al quitar la cobertura vegetal se alteraría el microclima, afectando de manera negativa la estrategia de una lenta descomposición y liberación de nutrientes, lo cual puede aumentar las pérdidas de los elementos limitantes del ecosistema como son K, Mg y Na.
- Al talar el bosque, también se elimina su función de regulador del aporte de elementos a zonas bajas, aumentando probablemente la erosión química de los biogeoelementos que el ecosistema es capaz de acumular: nitrógeno, calcio y fósforo.

Al ser alterado el mantillo se puede ocasionar:

- Disminución de la retención de potasio y fósforo, nutrientes que son acumulados principalmente en este compartimento, como lo comprueban sus reservas mayores a las del suelo.
- Probable aumento de las pérdidas de biogeoelementos por escorrentía superficial y aumento de la cantidad de agua y nutrientes que egresan del ecosistema. Al aumentar los egresos del ecosistema, el índice de ingreso/egreso para los biogeoelementos puede variar al punto de llegar a un balance negativo y la degradación del bosque conllevaría a la pérdida de su función reguladora y acumuladora de nutrientes, acelerándose la erosión química.
- Disminución y/o desaparición de los mecanismos biológicos presentes en el mantillo, tales como micorrizas vesículo arbusculares y otros microorganismos que aumentan la eficiencia del ciclado de nutrientes, minimizando sus pérdidas del ecosistema al transferirlos directamente a la vegetación o acumularlos en su biomasa, antes del lavado del material en proceso de descomposición. En el bosque altoandino, se encontró que este tipo de retención se produce en la siguiente secuencia, durante el proceso de descomposición: Mg > Ca > N > P > K y Fe > Zn > Mn > B > Cu.
- Disminución y/o desaparición de la presencia de una red superficial de raíces en el mantillo que, reabsorbe los nutrientes provenientes del lavado foliar y la lluvia, así como los producidos por la descomposición, al establecer contacto directo con la hojarasca como se observó en los experimentos de descomposición.

Por lo tanto se considera necesario realizar las siguientes recomendaciones para el manejo del bosque alto andino desarrollado bajo condiciones similares al bosque en estudio:

Regular las actividades de extracción de madera, sustituyendo el clareo total de áreas por la entresaca; ello permite disminuir el impacto negativo de la extracción en el ciclo de biogeoelementos y en el balance hídrico. Además, así se favorece la renovación del bosque y se evita la extensión de los procesos de paramización. Es probable que la paramización se produzca como efecto de la erosión química, que sigue a la tala raza del bosque altoandino, al no poder volver a establecerse los mecanismos de reciclaje de biogeoelementos interes-

pecíficos del bosque, se establece otra estrategia de acumulación de nutrientes, caracterizada por la captación, acumulación y reciclaje por la plantas individuales, lo que favorece el establecimiento de la vegetación de páramo.

Procurar seleccionar las especies que se extraen, evitando sacar grandes cantidades de una sola especie, ya que éstas se especializan en acumular diferentes nutrientes, según lo demuestran las concentraciones de nutrientes en la vegetación. Las especies probablemente acumuladoras de Ca, K, P y Mg en el bosque alto andino son: *Clusia multiflora* y *Weinmannia sp* acumulan Ca; *Drimys granadensis*, *Macleania rupestris* y *Ternstroemia meridionalis* acumulan K; *Clusia sp*, *Weinmannia sp* y *Drimys granadensis* acumulan Mg; *Chusquea scandens*, *Weinmannia sp* y *Drimys granadensis* acumulan fósforo. Todas estas recomendaciones se pueden deducir de los resultados de la concentración de nutrientes en la vegetación, según los elementos limitantes del bosque en estudio. Sin embargo, es necesario estimar la biomasa de cada especie para determinar las cantidades de extracción de la diferentes especies, sin causar impactos irreversibles para la restauración y mantenimiento del flujo de biogeoelementos del ecosistema en uso.

Seleccionar las especies para forestar, teniendo en cuenta las especies acumuladoras de los elementos limitantes del ecosistema, ya que ello puede disminuir el impacto de las actividades extractivas en el ciclo de nutrientes del bosque y ayudar a su renovación y permanencia como un ecosistema productivo manejable, sin necesidad de su reemplazo por cultivos forestales.

Evitar las actividades extractivas de briófitos, bromelias y helechos, de los diferentes estratos de la vegetación, así como el mantillo, ya que éstos contribuyen a regular el flujo hídrico y el flujo de nutrientes del ecosistema.

Implementar la regeneración de bosques altoandinos o la forestación con especies nativas en cuencas hidrográficas, debido a su característica de acumulador y regulador de flujo de agua y nutrientes.

Para fines agrícolas, el bosque nativo se debe conservar como regulador del flujo hídrico, acumulador y regulador del aporte de nutrientes, como hábitat de organismos reguladores de las cadenas tróficas y por lo tanto, de la transferencia de energía y biogeoelementos entre los dos sistemas. Además, el bosque es fuente de organismos de control biológico de los cultivos y fuente de alimento de insectos benéficos como las abejas.

Aprovechar la función del bosque altoandino de acumular materia orgánica, utilizando únicamente el excedente de hojarasca acumulado, para mejorar estructuras de suelos degradados y/o ser utilizado en procesos de compostación como fuente de materia orgánica para las lombrices de tierra en el proceso de producción de abono orgánico. En el caso del bosque estudiado, la cantidad acumulada que se podría utilizar para dichos fines es de 2.45 ton/ha/año.

Utilización de las hojas maduras u hojarasca de algunas especies vegetales del bosque que acumulan determinados nutrientes. Estas plantas pueden tener propiedades fertilizantes en agroecosistemas utilizándolas como abonos orgánicos. Ade-

más de ésta propiedad de las hojas, se suma su lenta descomposición, que contribuye a una residualidad de su efecto como abono, ya que los nutrientes son liberados lentamente durante el proceso de descomposición de la hojarasca.

A nivel del conocimiento de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas de alta montaña tropical se recomienda profundizar en los siguientes aspectos:

- Determinación de la biomasa vegetal del bosque alto andino de El Granizo, región de Monserrate y su reserva de bioelementos, lo cual permitirá calcular la velocidad del reciclaje de cada elemento dentro del sistema y evaluar los elementos limitantes, en cuanto a su permanencia y tiempo de remoción del ecosistema.
- Evaluar la transferencia de biogeoelementos vía hojarasca-mantillo, separando el aporte por especie y órganos, para profundizar en el mecanismo de reabsorción de elementos por especie y conocer el potencial alimenticio que ofrece el bosque altoandino a la fauna.
- Profundizar en el estudio de la participación de los microorganismos durante el proceso de descomposición y reciclaje directo de la hojarasca a la vegetación, teniendo en cuenta principalmente la humedad a nivel del mantillo y las variaciones estacionales del pH.
- Evaluar el estatus nutricional del suelo en cuanto a la concentración y reservas de micronutrientes en el ecosistema del bosque altoandino de la región de Monserrate.
- Realizar ensayos de fertilización de la propagación de especies nativas para comprobar las adaptaciones de éstas plantas al estatus nutricional del suelo del bosque altoandino y determinar los bioelementos limitantes durante las diferentes etapas de crecimiento.
- Desarrollar ensayos de fertilización forestal y su influencia en la producción de hojarasca, crecimiento, descomposición y ciclaje de nutrientes, ya que el estatus nutricional del suelo es uno de los factores limitantes para la regeneración o forestación con especies nativas.
- Investigar el flujo de biogeoelementos en bosques altoandinos desarrollados bajo condiciones de mayor precipitación y material parental volcánico, para determinar su incidencia en la estructura, la biomasa, la producción vegetal, las reservas y el ciclaje de bioelementos.

Realizar investigaciones tendientes a buscar un manejo adecuado de los recursos que ofrecen los bosques alto andinos existentes; estudios tendientes a la propagación de especies nativas con fines de forestación y/o regeneración de áreas boscosas de alta montaña.

- Profundizar en los ensayos de descomposición y liberación de nutrientes de hojarasca, así como de las alteraciones del flujo de biogeoelementos, bajo condiciones generadas por el uso antrópico del bosque altoandino, tales como:

áreas de clareo del bosque por extracción de madera, áreas para el establecimiento de potreros y/o agricultura, áreas en proceso de paramización y áreas de tumba y quema.

- Realizar estudios históricos, geográficos y económicos sobre las formas de uso o explotación a los cuales se ha sometido el bosque altoandino, así como de los agroecosistemas de alta montaña tropical, para establecer sus interrelaciones ecológicas y deducir alternativas de uso sostenible.
- Profundizar en las alternativas de manejo del bosque alto andino que permitan su permanencia en el paisaje y su uso racional por las comunidades que aún disponen de dicho ecosistema.

BIBLIOGRAFIA

- AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION (APHA) 1980. Métodos estándar para el examen de aguas y aguas de desecho. México.
- ARENAS S. HERNANDO. 1988. Producción y descomposición de hojarasca en un bosque nativo y un bosque de eucaliptos en la región de Monserrate, Colombia. Tesis de Pregrado en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. 97 p.
- CAVALIER, J. 1986. Relaciones hídricas y de nutrientes en bosque enanos nublados tropicales. Tesis de Postgrado Ecología Vegetal. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. 273 p.
- IGAC, 1979.
- DIAZ DAZA, LILY Y MENDOZA VARGAS, MARTHA. 1989. Flujo de biogeoelementos en un ecosistema de Bosque Alto Andino, Cundinamarca, Colombia. Tesis de Pregrado en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. 265 p.
- FASSBENDER, H. W., 1975. Química de suelos con énfasis en suelos de América Latina. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas (IICA), Turrialba. Costa Rica. 398 p.
- , 1984. Bases Edafológicas de los sistemas de producción agroforestales. CATIE. Costa Rica. 190 p.
- , y U. GRIMM, 1981. Ciclos biogeoquímicos en un ecosistema forestal de los Andes Occidentales de Venezuela. II. Producción y descomposición de los residuos vegetales. Turrialba 31(1): 39-47 pp.
- GOLLEY, FB., J.T. Mc GINNIS, R.G. CLEMENTS, G.I. CHISLD, M.J. DUEVER, 1975. Mineral cycling in a tropical moist forest ecosystem. Univ. of Georgia Press Athens. 245 p.
- GRIMM, U. y FASSBENDER, H.W., 1981a. Ciclos biogeoquímicos en un ecosistema forestal de los Andes Occidentales de Venezuela. I. Inventario de las reservas orgánicas y minerales (N, P, K, Ca, Mg, Mn, Fe, Al, Na). Turrialba 31(1): 29-36 pp.
- , 1981b. Ciclos biogeoquímicos en un ecosistema forestal de los Andes Occidentales de Venezuela. III. Ciclo hidrológico y translocación de elementos químicos con el agua. Turrialba 31(1): 89-99 pp.
- HERRERA, R., MERIDA, T., STARK, N. y C.F. JORDAN, 1978. Direct phosphorus transfer from leaf litter to roots. *Naturwissenschaften* 65: 208-209 pp.
- IRMER, U. y K. FURCH, 1980. Weight energy and nutrient changes during the decomposition of Central - Amazonian inundation forest. *Pedobiología* 20: 118-130 pp.
- JORDAN, C.F. 1985. Nutrient cycling in tropical forest: principles and their application in management and conservation. Ed. John Wiley & Sons Ltda. 179 p.

- Mc CUEN, RICHARD H., 1982 A guide to hydrologic analysis using SCS methods. Prentice-Hill, Inc, Englewood. Cliff. New Jersey USA. 200 p.
- MOYANO, T. YOLANDA Y M. MURILLO S. 1986. Contribución al conocimiento de micorrizas, vesículo arbusculares (MUA) en tres especies vegetales presentes en páramo y bosque Andino de la región de Monserrate. Tesis pregrado en Biología. Facultad de Ciencias Universidad Nacional de Colombia. 72 p.
- RODRIGUEZ, M. y N. RICARDO, 1983. Descomposición de la hojarasca en los tres lugares del bosque siempreverde de la estación ecológica Sierra del Rosario, Providencia del Pinar del Río, Cuba. Revista Ciencias Biológicas 9: 55-65.
- RODRIGUEZ, M. E. y B. ULEHLOVA, 1986. Ciclo de nutrientes en el sistema detritus-suelo en dos ecosistemas del bosque de Sierra del Rosario, Cuba. Revista del Jardín Botánico Nacional 7 (1): 63-72.
- TUKEY, H. B., 1970. The leaching of substances from plants. Ann Rev Plant Physiology 21: 305-324 pp.
- UNESCO/CIFCA, 1980. Ecosistemas de bosques tropicales. Informe sobre el estado de los conocimientos preparado por UNESCO/PNUMA/FAO. Editado por el Centro Internacional de Formación en Ciencias Ambientales (CIFCA) y ONU. Madrid. 771 p.
- VARGAS, J. O. y S. ZULUAGA, 1980. Contribución al estudio fitoecológico de la región de Monserrate (ecosistemas alto andinos). Tesis de Grado. Dpto de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- VITOUSEK, P. M., and R. L. SANFORD, 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. Ann Rev Ecol Syst 17: 137-167 pp.

Reconocimiento de micorrizas vesículo arbusculares (MVA) en el páramo y bosque altoandino de la región de Monserrate

Bertha Coba de Gutiérrez*
Jorge Cogua**

RESUMEN

En muestreos de raíces y suelos rizosféricos, en referencia a 11 especies de plantas que crecen en tres sitios (páramo, cordón de ericáceas y bosque) de la región de Monserrate, se determinó la presencia de hongos formadores de micorrizas vesículo arbusculares (M.V.A.), en las raíces; y de esporas de hongos micorrizógenos (V.A.), en los suelos respectivos. La abundancia y diversidad de especies fue apreciable; lo cual demuestra que en presencia de suelos ácidos y pobres en nutrientes, especialmente en fósforo, la actividad entre planta y hongos micorrizógenos es intensa.

INTRODUCCION

La ampliación de las fronteras agrícolas en los países del trópico americano y el crecimiento necesario de la producción, exigen obtener información cada vez más completa de los recursos naturales y determinar cuáles son los métodos apropiados para desarrollarlos y aprovecharlos (O.E.A, 1969).

* Bacterióloga. Lab. Investigación de Morfología Vegetal Dpto. de Biología U. N. de Colombia

** Profesor Asociado Dpto. de Biología U.N. de Colombia

Los ecosistemas de bosques tropicales pueden caracterizarse, entre otros, por que acopian una gran cantidad de biomasa, por la enorme reserva de elementos almacenados y por la velocidad con que estos elementos se reciclan. Estos elementos biogeoclimáticos, permiten valorar la relevancia de los procesos de metabolismo de materiales orgánicos e inorgánicos, en el mantenimiento del ecosistema.

La nutrición de las plantas depende esencialmente del flujo de nutrientes desde el suelo hacia la planta vía raíz, mediante una compleja interacción de procesos, de los cuales hacen parte los hongos formadores de micorrizas (QUINTERO, 1986).

En las regiones de Páramo, las asociaciones micorrizógenas son de gran importancia debido a que se encuentran suelos que presentan condiciones críticas a ciertos factores físico-químicos, como: pH, contenido de nutrientes, especialmente de fósforo disponible (9 ppm.), temperatura, humedad, aireación, estructura y contenido de materia orgánica; así como intensidad de luz, épocas de lluvia y de sequía, factores que juegan un papel básico en la formación de un ecosistema, contribuyendo al reciclaje de nutrientes.

La vegetación del páramo y del bosque en la región de Monserrate es predominantemente de suelo húmifero con influencia de cenizas volcánicas, clasificado como «*Dystric Cryandept*»; en donde se registra alta acidez y bajo nivel de nutrientes y que presenta una concentración muy baja de fósforo disponible, (9.0 ppm) que lo identifica como un suelo distrófico.

Debido a la diversidad de la flora tropical y al interés por el estudio de especies benéficas, el objeto del siguiente trabajo fue el de realizar un inventario de las especies de hongos micorrizógenos VA existentes en los suelos rizosféricos de algunas de las especies nativas del páramo y del bosque altoandino. Además, determinar la presencia de la asociación MVA en el sistema radical de estas especies.

Este trabajo forma parte del Programa de Investigación «Estudio ecológico del Páramo y del Bosque Altoandino», dirigido por los doctores Luis Eduardo Mora-Osejo y Helmut Sturm, de la Universidad Nacional de Colombia y la Universidad de Hildesheim, respectivamente.

MATERIALES Y METODOS

Se recolectaron raíces y suelo rizosférico de: *Espeletia grandiflora*, *Espeletia corymbosa*, *Eucalyptus globulus*, *Solanum tuberosum*, *Pernettya prostrata* y *Pinus patula*, en el páramo; *Weinmannia tomentosa*, *Clusia multiflora* y *Drimys granadensis*, en el bosque; y *Macleania rupestris* y *Gaylussacia buxifolia* en el cordón de ericáceas, en el páramo de El Granizo, región de Monserrate, situada a 3.200 msnm, según las recomendaciones de TIEDERMAN y TRAPPE (1974).

Para la tinción de raíces se utilizó el método de PHILLIPS y HAYMAN (1970) modificado por SIEVERDINH (1983).

El suelo rizosférico fue procesado según el método de GERDEMANN y NICOLSON (1963), con modificaciones de SIEVERDINH (1983). La identificación de los géneros y especies de las esporas se realizó con el manual de micorrizas VA de SCHENCK (1988).

RESULTADOS Y DISCUSION

El exámen microscópico de las raicillas, reveló la presencia de micorrizas VA en todas las 11 especies de plantas del páramo y del bosque estudiadas. (Figuras 1, 2).

En todos los suelos rizosféricos, se encontraron esporas MVA, con un promedio de 2.500 esporas por 100 gramos de suelo, en el bosque; de 1.800 esporas por 100 gramos de suelo, en el cordón de ericáceas y de 2.000 esporas por 100 gramos de suelo en el páramo; lo que demuestra una buena actividad micorrizógena (Figura 3).

Los análisis microscópicos de esporas, permitieron identificar los esporas *Acaulospora scrobiculata*, con un 73% y *Glomus claroideum*, con un 55%, como las especies más representativas (Tablas 1 y 2).

En el suelo rizosférico del bosque, asociado con *Weinmannia tomentosa*, se determinó la presencia de cinco géneros de esporas MVA (*Acaulospora*, *Enthro-*

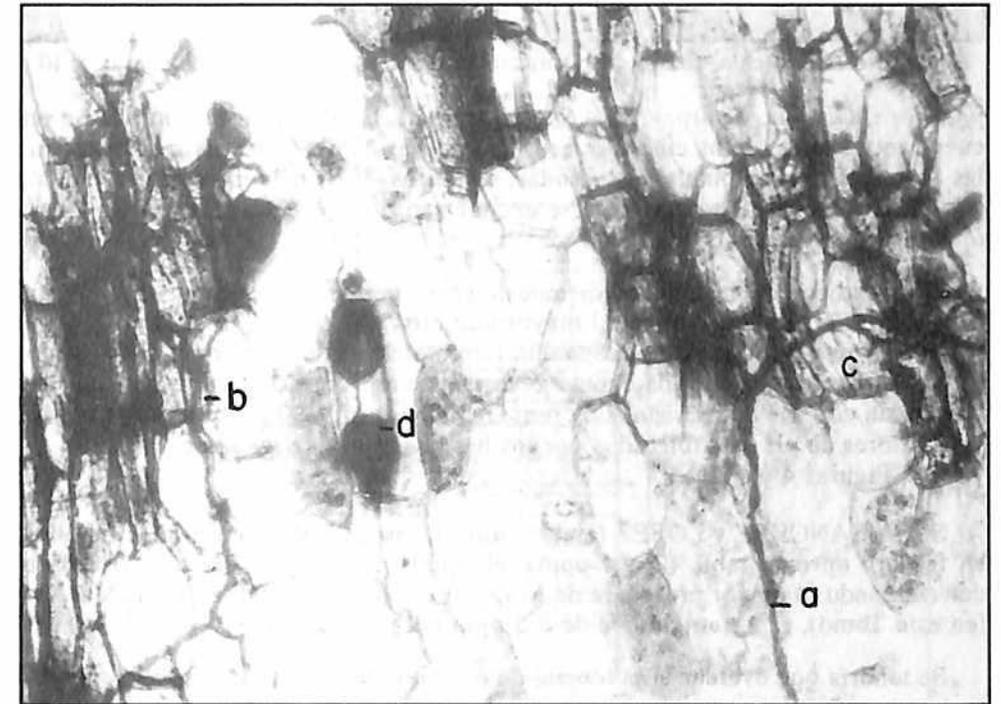


Figura No. 1. Micrografía de raíz de *Espeletia grandiflora*, a- hifa intercelular. b- hifa intracelular. c- arbuscúlo. d- vesícula x10.



Figura No. 2. Vesícula, dentro de la cual se aprecia la gran vacuola de aceite. x 40.

phospora, *Glomus*, *Sclerocystis* y *Scutellospora*). En el páramo, también se encuentran presentes estos cinco géneros de esporas MVA, pero distribuidos entre las seis especies de plantas estudiadas, mientras que en la zona de transición (Cordón de Ericáceas), solamente se encuentran dos géneros de esporas: *Acaulospora* y *Glomus* (Tabla 1).

Independientemente del sitio de muestreo, los géneros de esporas MVA, *Acaulospora* y *Glomus*, presentaron el mayor número de especies, lo cual nos permite suponer que estos géneros poseen un rango amplio de tolerancia a pH ácidos (3.9 a 4.6), en tanto que los demás géneros, tienen una tolerancia baja, lo que concuerda con los datos señalados por GREEN et al (1976), quien afirma que «los valores de pH más tolerados por los hongos micorrizógenos están entre 5.0 y 5.8» (Figuras 4 y 5).

Según SANCHEZ y LOPEZ (en este tomo), los suelos del páramo son pobres en fósforo aprovechable (2 a 4 ppm), al igual que en el bosque; lo que está determinando la mayor presencia de MVA en estos suelos: DIAZ y MENDOZA (en este Tomo), reportan valores de 8.5 ppm para el bosque.

Se tendría que evaluar el potencial de efectividad infectiva, a partir de cultivos puros de endomicorizas VA en el campo, con plantas como *Solanum tuberosum*, *Pinus patula* y *Macleania rupestris*, a cuyos suelos no se les adicione nutrientes, como fosfatos.

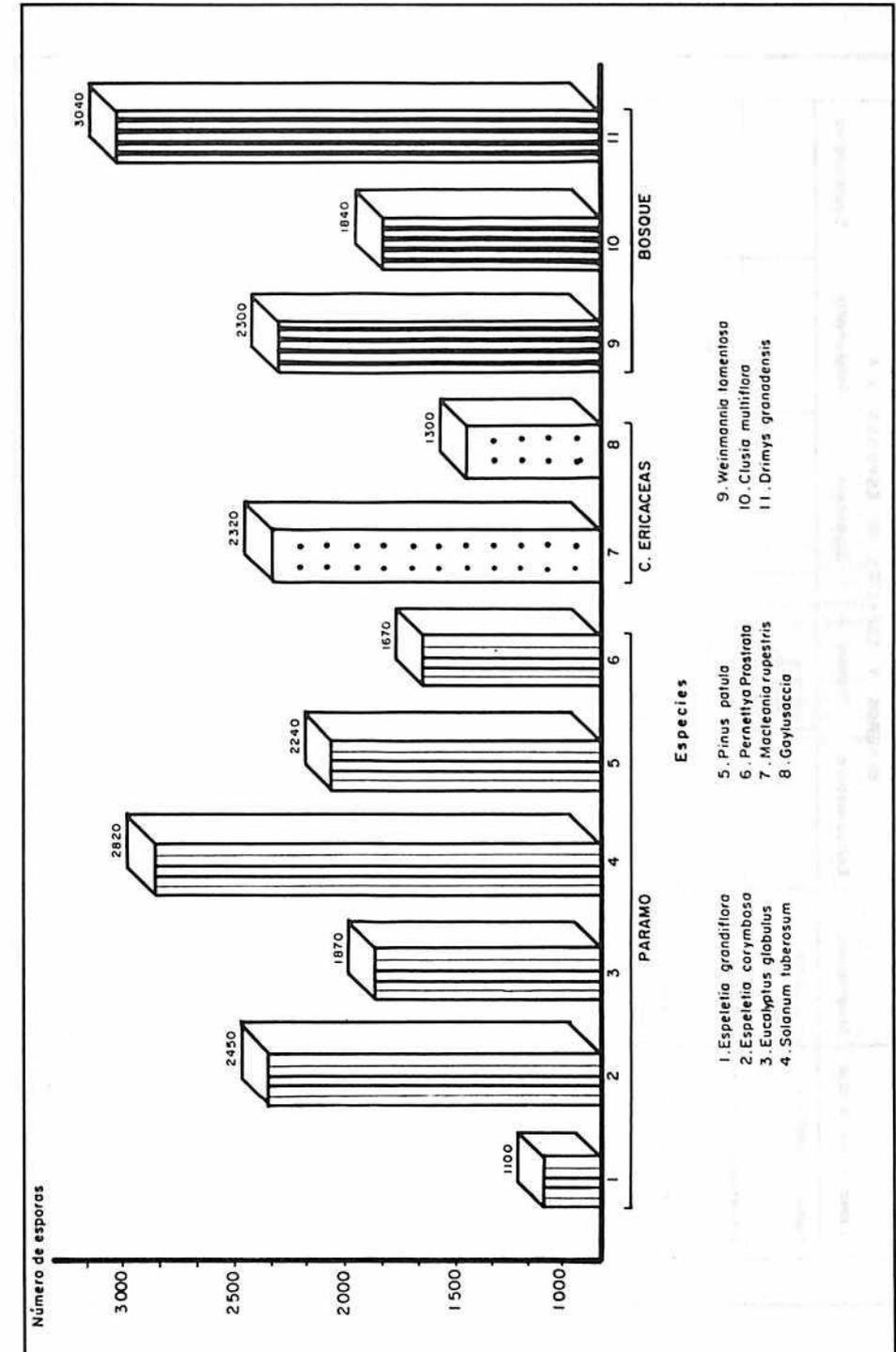


Figura No. 3. Conteo de esporas en 100 gr. de suelo rizosférico en la región de Monserrate.

Tabla No. 1. Cuadro sinóptico de esporas M.V.A. encontradas en los suelos rizosféricos de once especies de plantas de la región de Monserrate

Especies de plantas	GENEROS Y ESPECIES DE ESPORAS V. A.						Scutellospora
	Acaulospora	Entrophospora	Gliomus	Gigaspora	Sclerocystis	Scutellospora	
Espeletia grandiflora	scrobiculata foveata						
Espeletopsis corymbosa	scrobiculata						
Eucalyptus globulus	scrobiculata rugosa mellea delicata						pellucida
Pinus patula	scrobiculata rugosa spinosa longula				Sp. ni e		
Pernettya prostrata	scrobiculata delicata mellea	colombiana					
Macleania rupestris	rehmii appendicula						
Gaylussacia buxifolia	rugosa delicata						
Drimys granadensis	scrobiculata	colombiana					
Weinmannia tomentosa	scrobiculata appendicula mellea spinosa tuberculata						tenuis
Clusia multiflora	scrobiculata mellea	colombiana					
Solanum tuberosum	delicata rugosa longula mellea laevis bireticulata					Sp. ni	

Tabla No. 2. Esporas MVA encontradas en suelos rizosféricos de once especies vegetales de la región de Monserrate

Nombres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	tot.	%
Acaulospora scrobiculata	*	*	*	*	*			*	*		*	8	73
Gliomus claroideum		*	*	*	*	*		*			*	6	55
Acaulospora mellea	*				*			*		*	*	5	45
Gliomus geosporum					*			*	*	*	*	5	45
Acaulospora delicata					*	*		*		*		4	36
Acaulospora rugosa					*	*		*		*		4	36
Entrophospora colombiana	*	*						*			*	4	36
Sclerocystis rubiformis			*	*						*		3	27
Acaulospora appendicula							*				*	2	18
Acaulospora longula								*	*			2	18
Acaulospora spinosa								*	*		*	2	18
Gigaspora sp								*	*			2	18
Gliomus batryioides			*	*								2	18
Gliomus heterosporum					*			*				2	18
Gliomus macrocarpum								*			*	2	18
Sclerocystis tenue								*	*		*	2	18
Acaulospora bireticulata										*		1	9
Acaulospora foveata				*								1	9
Acaulospora laevi									*			1	9
Acaulospora rehmii							*					1	9
Acaulospora tuberculata										*		1	9
Entrophospora infrequens										*		1	9
Gigaspora gigantea										*		1	9
Gliomus aggregatum			*									1	9
Gliomus albidus								*				1	9
Gliomus elegans								*				1	9
Gliomus glomerulatus										*		1	9
Gliomus mosseae									*			1	9
Gliomus radiatum				*								1	9
Gliomus sp					*							1	9
Sclerocystis turigloba									*			1	9
Sclerocystis sinuosa					*							1	9
Scutellospora pellucida					*							1	9

1. Clusia multiflora
2. Drimys granadensis
3. Espeletopsis corymbosa
4. Espeletia grandiflora
5. Eucalyptus globulus
6. Gaylussacia buxifolia
7. Macleania rupestris
8. Pernettya prostrata
9. Pinus patula
10. Solanum tuberosum
11. Weinmannia tomentosa

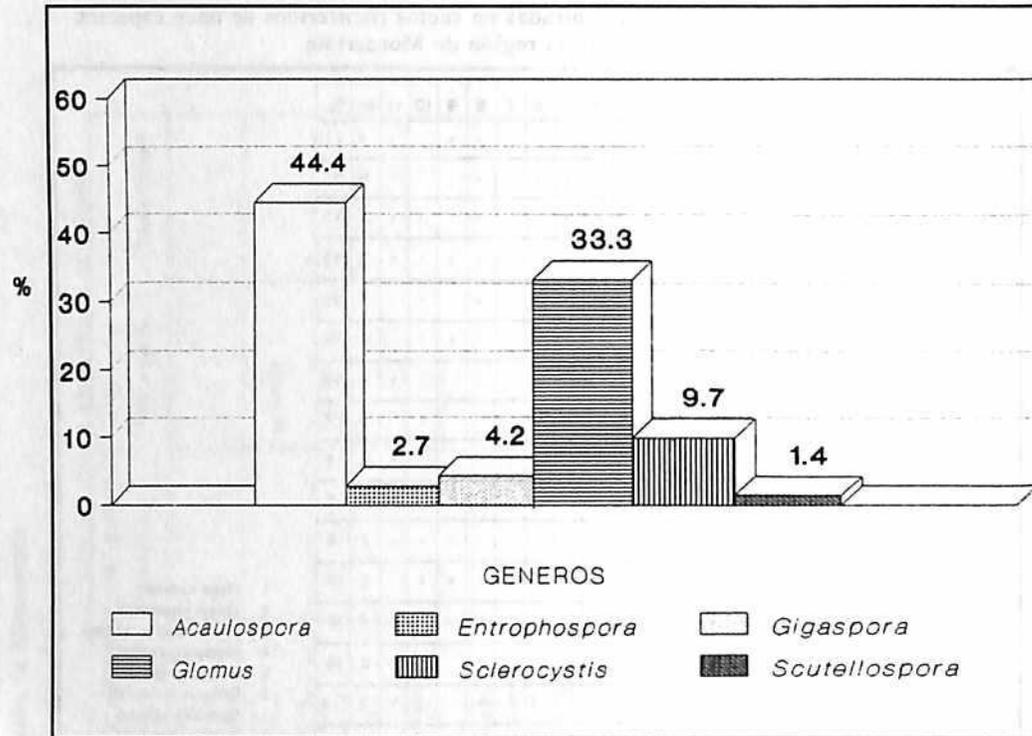


Figura No. 4. Esporas MVA encontradas en suelos de la región de Monserrate Páramo El Granizo

Se deben realizar trabajos de investigación, encaminados a conocer el papel que desempeñan las micorrizas en los ecosistemas de páramo, bosque y transición, para encontrar su potencial de utilidad en los campos de la edafología, la nutrición humana y otros.

BIBLIOGRAFIA

- ASCON, G.G., & BAREA, J.M. 1980. Micorrizas. Investigación y Ciencia. 47: 8-16.
- DIAZ, L.D. & MENDOZA V.M. 1989. Flujo de Biogeoelementos en un ecosistema de bosque Altoandino Cundinamarca Colombia. En este tomo.
- GERDEMANN, J.W. & NICOLSON, T.H. 1963. Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. Trans. Br. Mycol Soc. 46: 235-244.
- GREEN, N.F., GRAHAMS S.D. & SHENK. 1976. The influence of pH on the germination of vesicular arbuscular mycorrhizae. Mycologia 72: 457-471.
- HAYMAN, D. S. 1982. Influence of soils and fertility on activity and survival of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Phytopatology. 72: 1119-1124.
- MOSSE, B., STRIBLEY & LETACON F. 1981. Ecology of mycorrhizae and mycorrhizal fungi. In Advances in Microbiol. Ecology M. Alexander (ed.) Plenum press 137-209.

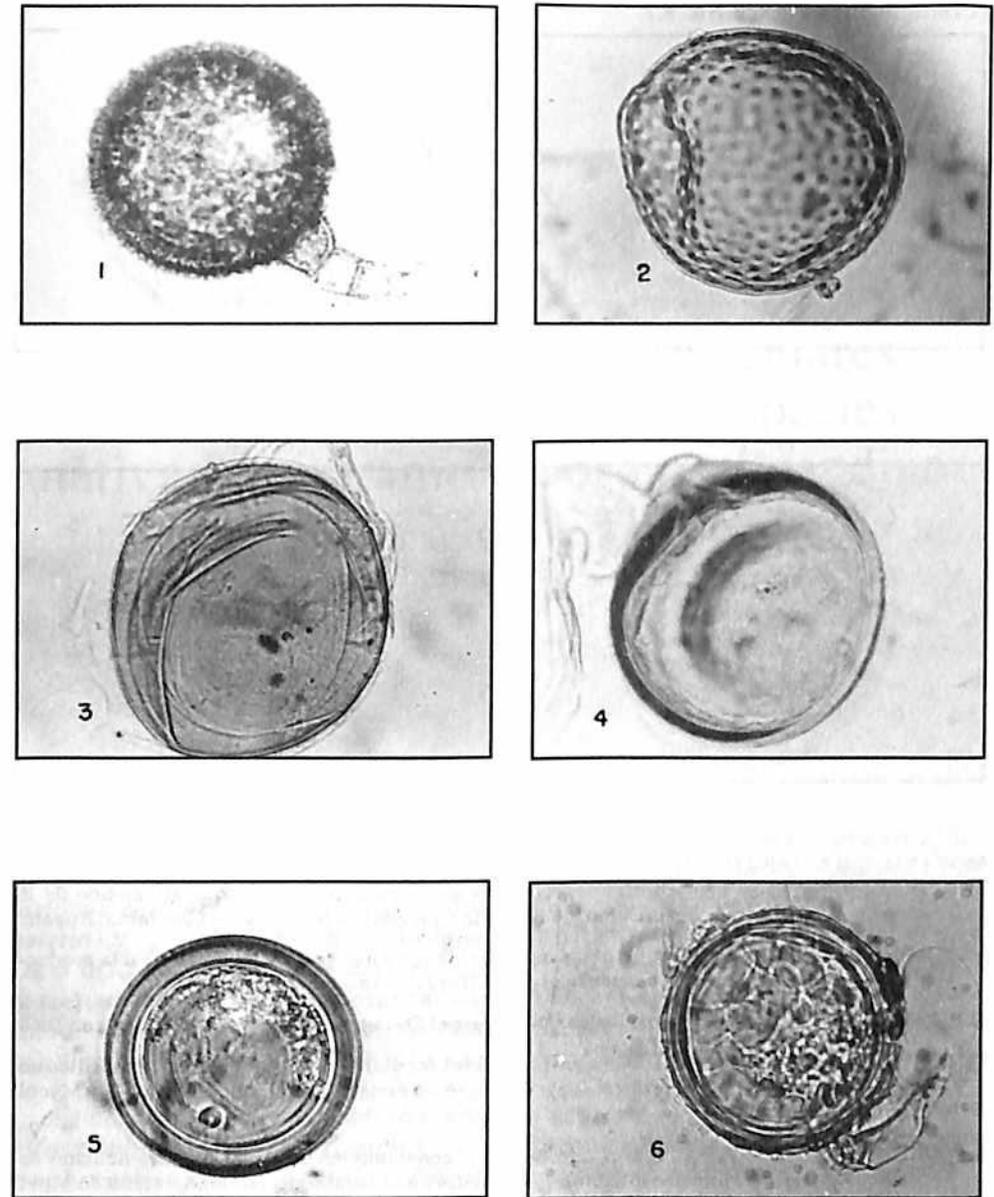
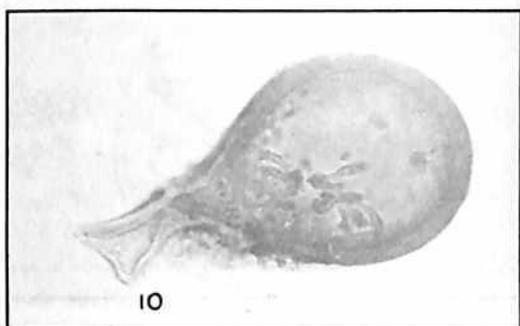
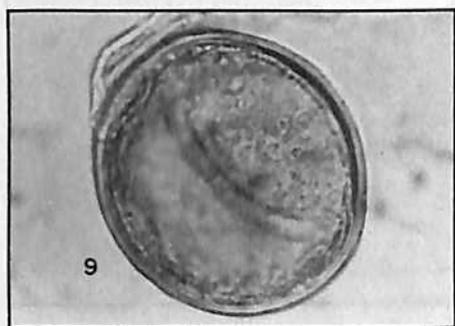
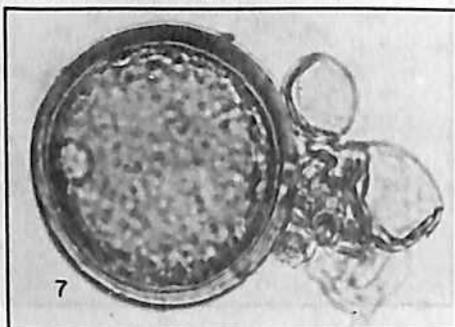


Figura No. 5. Micrografías de algunos géneros y especies de esporas identificados en los suelos rizosféricos de la región de Monserrate. 1- *Acaulospora spinosa*. 2- *Acaulospora scrobiculata*. 3- *Acaulospora foveata*. 4- *Acaulospora dellicata*. 5- *Acaulospora mellea*. 6- *Glomus claroideum*. 7- *Glomus fasciculatum*. 8- *Glomus geosporum*. 9- *Scutellospora pellucida*. 10- *Esclerocystis rubiformis*. x40.

(continúa)

(Continuación Figura No. 5.)



Micorrizas vesículo-arbusculares (MVA) asociadas con tres especies nativas de páramo y bosque altoandino de la región de Monserrate, Colombia

Hernando Valencia*
Maritza Murillo y Yolanda Moyano**

RESUMEN

Se realizó un estudio comparativo de MVA asociadas a *Calamagrostis effusa* (Gramineae), *Gaylussacia buxifolia* (Ericaceae) y *Bucquetia glutinosa* (Melastomaceae) presentes en Frailejónal-Pajonal de Páramo (*Calamagrostis-Espeletia*) y bosque Altoandino (*Weinmannia-Drimys*) localizados a 3200 msnm. De 8 taxa encontrados se determinaron 6 especies pertenecientes a los géneros: *Acaulospora*, *Entrophospora*, *Gigaspora* y *Glomus*, con la siguiente diversidad: *Glomus fasciculatum*, *G. manihotis*, *G. multicaule*, *Acaulospora appendicula*, *A. longula*, *Gigaspora aurigloba* y *Entrophospora sp.*

Es notorio el efecto rizosférico especialmente de la gramínea *Calamagrostis effusa* sobre especies de *Glomus*. Como especies exclusivas se encontraron *Entrophospora sp.* en la comunidad de Páramo y *Gigaspora aurigloba* en la comunidad de bosque. El Frailejónal-Pajonal de Páramo presentó mayor diversidad de especies de MVA, y grado de infección por vesículas, hifas y esporas en las raíces de las plantas, con respecto a las del bosque, lo que guarda relación con factores ecofisiológicos.

- MOYANO, T. & MURILLO, S.M. 1987. Contribución al conocimiento de micorrizas vesículo arbusculares (MVA) en tres especies vegetales presentes en páramo y bosque altoandino de la región de Monserrate. Tesis Depto. de Biología Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- MUNEVAR, M.F. 1983. Principales procesos microbiológicos en el suelo y su función en la producción agropecuaria. Suelos Ecuatoriales. V. XIII (2): 7-18.
- O.E.A. 1989. Investigación de los resultados físicos para el Desarrollo Económico. Washington D.C.
- PHILLIPS, J.P. & HAYMAN. 1970. Improved procedures for diaring roots and staining parasitic and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi for rapid arresment of infection. Trans. Br. Mycol Soc. 55: 158-161.
- SANCHEZ, G.U. & LOPEZ, F.C. 1989. Contribución al conocimiento de los sistemas radiculares de algunas plantas de biotipos diferentes localizadas en el páramo El Granizo, región de Monserrate. Tesis Depto de Biología Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- SIEVERDING, E. 1983. Manual de método para la investigación de la micorriza vesículo arbuscular en el laboratorio. Centro Internacional de Agricultura Tropical, (CIAT). Apdo. Aéreo 6713. Cali. Colombia.
- SCHENCK, N. C. & PEREZ I. 1988. Manual for the identification of VA Mycorrhizal fungi. INVAM of Florida pp. 241.
- STURM, H. & RANGEL, O. 1985. Ecología de los Páramos Andinos: Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

* Profesor Departamento de Biología, Universidad Nacional.

** Licenciadas en Biología y Química, Universidad Nacional.

ABSTRACT

The occurrence of vesicular-arbuscular (VA) mycorrhizal fungi was investigated in rhizosferic soils of *Calamagrostis effusa*, *Gaylussacia buxifolia* and *Bucquetia glutinosa*, which are present both in Frailejónal-Pajonal (Paramo prairie) and forest at 3.200 m.o.s. Eight taxa were identified belonging to four genera, *Acaulospora*, *Entrophospora*, *Gigaspora* and *Glomus* with the following species diversity: *Glomus fasciculatum*, *G. manihotis*, *G. multicaule*, *Acaulospora appendicula*, *A. longula*, *Gigaspora aurigloba* and *Entrophospora* sp.

It is inferred a rhizosferic effect, specially by *Calamagrostis effusa* (Gramineae) upon *Glomus* species and *Entrophospora* sp., in the vegetation of Frailejónal-Pajonal, while *Gigaspora aurigloba* was found only in the forest and associated to *Bucquetia glutinosa* (Melastomataceae). The diversity of species and the extent of mycorrhizal infection was greater in the Frailejónal-Pajonal ecosystem, what may be related to ecophysiological factors.

INTRODUCCION

Los hongos formadores de micorriza vesículo-arbuscular (MVA) tienen un amplio rango de hospedantes (Nicolson, 1967; Gerdeman, 1968; Saif, 1975) y curiosamente la mayoría de las plantas bajo condiciones naturales están infectadas con este tipo de hongo (Mosse, 1973). Estos microorganismos permiten un ciclaje directo de nutrientes e iones, en especial fosfatos, K, Cu, Zn (Mosse & Haymann, 1971; Powel, 1975; Dighton, 1991), además ayudan a evitar el lavado de nutrientes fuera del perfil del suelo o su inmovilización por otros organismos.

En el caso de suelos distróficos pobres en nutrientes, como los de los páramos (Zottl, 1970), reviste gran importancia la función ecológica que desempeñan éstos microorganismos simbióticos. En este trabajo se investigó la ocurrencia de MVA en tres plantas nativas *Calamagrostis effusa*, *Gaylussacia buxifolia* y *Bucquetia glutinosa* presentes en dos comunidades vegetales, el Frailejónal-Pajonal, donde predominan *Calamagrostis effusa* y *Espeletia grandiflora* y un relicto de bosque de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granadensis*, localizados en la misma zona de vida a una altura de 3200 m.s.n.m. Se analiza en forma comparativa la distribución de MVA entre estas especies vegetales y los tipos de ecosistemas.

El trabajo se enmarca dentro del Programa de Investigación "Estudio Ecológico del Páramo y del Bosque Alto-Andino" bajo la Dirección del Dr. LUIS EDUARDO MORA OSEJO del Departamento de Biología Universidad Nacional de Colombia y el Dr. HELMUT STURM de la Universidad de Hildesheim-Alemania.

MATERIALES Y METODOS

Muestreo en el campo de raíces y suelo rizosférico

Se erradicaron las plantas de *Calamagrostis effusa* (Gramineae), *Gaylussacia buxifolia* (Ericaceae) y *Bucquetia glutinosa* (Melastomataceae) del suelo.

Del sistema radical de cada especie se tomaron raicillas finas y se fijaron en solución preservadora. El resto de la raíz se sacudió para tomar muestras integradas de suelo rizosférico aproximadamente 1 Kg por especie, todo por triplicado. El porcentaje de infección de MVA por hifas y vesículas se determinó por la técnica de microtransecto y la extracción de esporas del suelo (por 100 g) se realizó mediante tamizado en húmedo y centrifugación en gradiente de sacarosa. Se aplicó la metodología descrita por SIEVERDING, 1983.

Las comunidades vegetales en las que se realizó el estudio, han sido ampliamente estudiadas en lo concerniente a la estructura y función de la vegetación (VARGAS & ZULUAGA en STURM & RANGEL, 1985; ARENAS 1988) y corresponden al Frailejónal Pajonal de Páramo, donde abundan *Calamagrostis effusa* y *Espeletia grandiflora* y al Bosque de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granadensis*, localizados a 3.200 y 3.100 m.s.n.m. respectivamente y distantes unos 300 m entre sí.

Los horizontes A de los suelos son de tipo orgánico y entre sus propiedades presentan pH 3.9 y 2-6 ppm de fósforo disponible en el sitio de Frailejónal-Pajonal, mientras el suelo de Bosque tiene pH 4.2 y 8.5 ppm de P disponible.

RESULTADOS

Determinación del porcentaje de infección de raíces

Los resultados consignados en la Tabla No. 1 indican un mayor porcentaje de infección por hifas, vesículas y esporas en raíces de *Calamagrostis effusa*, *Gaylussacia buxifolia* y *Bucquetia glutinosa* que se encuentran en el Frailejónal-Pajonal de Páramo, con valores superiores al 50% (Figura No. 1). No obstante no se presentaron diferencias significativas en cuanto a los porcentajes de infección entre las especies.

En el sitio de Bosque en general, se registró un menor porcentaje de infección fúngica de estructuras de MVA y entre las especies se encontró una mayor presencia de esporas, vesículas e hifas en *C. effusa* con relación a *G. buxifolia* y *B. glutinosa*.

Es posible que en el sitio de vegetación abierta sometido a un mayor lavado de nutrientes se estimule un mayor crecimiento del sistema radical y una mayor probabilidad de infección. Por otra parte, probablemente la tasa de fotosíntesis de las especies presentes en el sitio de Frailejónal-Pajonal de Páramo sea mayor que en el Bosque, dado la matriz dominante de plantas gramíneas con metabolismo C4. Al respecto, KUCEY & PAUL, (1992) han reportado una gran susceptibilidad de la tasa fotosintética a la concentración de fósforo inorgánico, así mismo una inhibición de la fotosíntesis por la deficiencia de P. De esta forma se compensa la mayor presencia de micorrizas vesículo-arbusculares, donde hay mayor demanda de P, y la consecuente relación entre el grado de infección y el proceso de la fotosíntesis, lo que se ha comprobado experimentalmente.

Tabla No. 1. Determinación del porcentaje de infección de estructuras de micorrizas vesículo-arbusculares en *Calamagrostis effusa*, *Gaylusaccia buxifolia* y *Bucquetia glutinosa* presentes en vegetación de *Frailejonal-Pajonal* de Páramo y relicto de Bosque en la Región de Monserrate.

	Frailejonal pajonal de páramo			Relicto de Bosque		
	Esporas %	Vesc. %	Hifas. %	Esporas %	Vesc. %	Hifas %
<i>Calamagrostis effusa</i>	75	60	83	75	45	83
<i>Gaylusaccia buxifolia</i>	80	55	75	45	25	35
<i>Bucquetia glutinosa</i>	70	65	80	65	30	55

Vesc.: vesículas

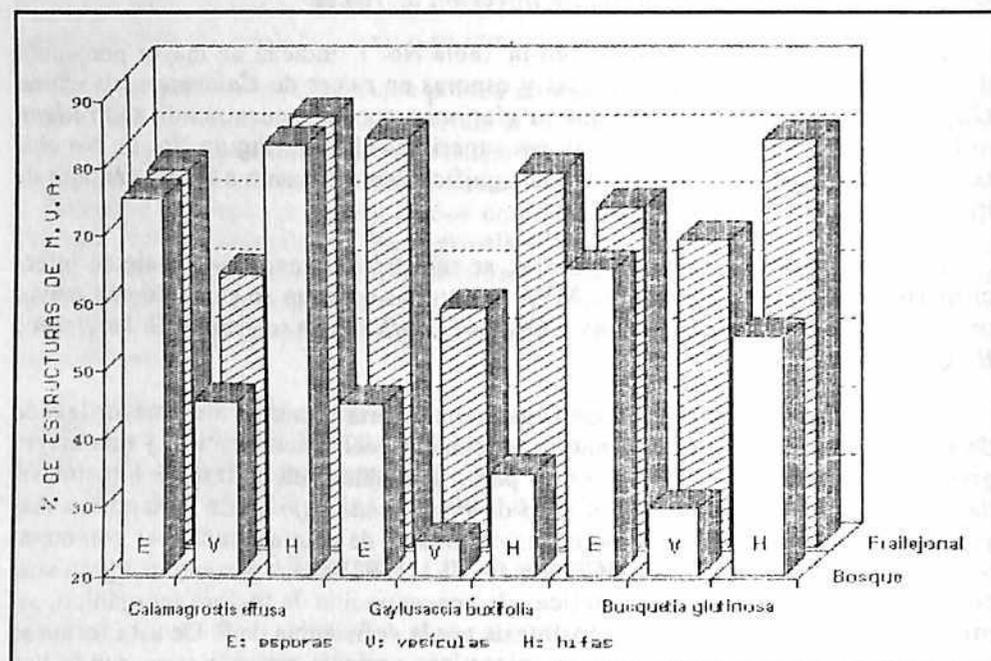


Figura No. 1. Determinación porcentual de micorrizas vesículo-arbusculares en *Calamagrostis effusa*, *Gaylusaccia buxifolia* y *Bucquetia glutinosa*.

Micorrizas vesículo-arbusculares aisladas en el Frailejonal-Pajonal de Páramo y relicto de Bosque

En el *Frailejonal-Pajonal* de Páramo se aislaron las siguientes especies: *Acaulospora appendicula*, *A. scrobiculata*, *Glomus fasciculatum* y *G. manihotis* en rizosfera de *Calamagrostis effusa*. *Acaulospora scrobiculata* y *Glomus manihotis* en rizosfera de *Gaylusaccia buxifolia*. *Acaulospora longula*, *Glomus fasciculatum*, *G. mosseae* y *G. multicaule* en suelo rizosférico de *Bucquetia glutinosa*.

Es notoria la presencia de especies de *Glomus* y *Acaulospora* en los tres suelos rizosféricos, aunque no se encontró una especie en particular de MVA asociada a las tres plantas. En el caso de especies comunes asociadas a dos especies vegetales se encontró: *Acaulospora scrobiculata* y *Glomus manihotis* en *C. effusa* y *G. buxifolia*. Mientras *Glomus mosseae* se encontró en *G. buxifolia* y *B. glutinosa* y *Glomus fasciculatum* está asociado a la gramínea y a *B. glutinosa*. De esta forma no se aprecia un patrón común de asociación de los microsimbiontes con las especies vegetales en los dos sitios (Tabla 2).

Calamagrostis effusa presentó la mayor diversidad de especies con cinco taxa de tres géneros, *Acaulospora*, *Entrophospora* y *Glomus*, seguida de *Bucquetia glutinosa* con cuatro taxa de los géneros *Acaulospora* y *Glomus* y por último *Gaylusaccia buxifolia* con tres taxa pertenecientes a *Acaulospora* y *Glomus*.

Tabla No. 2. Esporas de micorrizas vesículo-arbusculares (MVA) asociadas a suelos rizosféricos de tres especies vegetales presentes en *Frailejonal-Pajonal* y Bosque de Páramo en la Región de Monserrate (3.200 m.s.n.m.) Colombia

	FRAILEJONAL-PAJONAL Calamagrostis Espeletia			BOSQUE Weinmannia Drimys		
	C.e.	G.b.	B.g.	C.e.	G.b.	B.g.
<i>Acaulospora scrobiculata</i>	+	+				
<i>Acaulospora longula</i>			+		+	
<i>Acaulospora appendicula</i>			+	+		+
<i>Entrophospora</i> sp.	+					
<i>Gigaspora aurigloba</i>						+
<i>Glomus manihotis</i>	+	+				
<i>Glomus fasciculatum</i>	+		+			
<i>Glomus mosseae</i>		+	+			
<i>Glomus multicaule</i>			+			
<i>Glomus</i> sp.				+		

C.e.: *Calamagrostis effusa* (Gramineae)

G.b.: *Gaylusaccia buxifolia* (Ericaceae)

B.g.: *Bucquetia glutinosa* (Melastomataceae)

La mayor diversidad de MVA asociadas a la gramínea, puede ser debido al hecho de que en el *Frailejónal-Pajonal* hay gran cantidad de raicillas finas aportadas por este tipo de planta, además de que se encuentran otras plantas pequeñas asociadas con sus rizomas y raicillas difíciles de separar.

En el sitio de vegetación de bosque se aislaron especies de *Acaulospora* en todas las muestras de rizosfera y en general se presentó una menor diversidad de géneros y especies de MVA. Asociado a *C. effusa* se encontró *Acaulospora appendicula* y *Glomus* sp en *G. buxifolia*, *Acaulospora longula* y en *B. glutinosa*, *Acaulospora appendicula* y *Gigaspora aurigloba*, (Tabla 2).

Asociado a *C. effusa* se encontró solo dos taxa de micorrizas vesículo-arbusculares, posiblemente por encontrarse esta planta localizada en el ecotono de las dos tipos de comunidades vegetales. Al comparar la totalidad de especies de MVA obtenidas a través del aislamiento de las esporas, se encontró un mayor número de especies en el sitio de vegetación de *Frailejónal-Pajonal* de Páramo con respecto al área de vegetación de Bosque Altoandino.

Si bien se aprecia el hecho de no existir una especificidad de MVA por un hospedante determinado, en ciertas especies hay una preferencia por el sitio debido a que solo se encontraron en el *Frailejónal-Pajonal* paramuno, tales como: *Acaulospora scrobiculata*, *Entrophospora* sp y la mayoría de las especies de *Glomus*, *G. fasciculatum*, *G. manihotis*, *G. mosseae* y *G. multicaule*, (a excepción de una especie de *Glomus* no determinada). Mientras en la zona de bosque, *Gigaspora aurigloba* se encontró solamente en este tipo de vegetación.

Como especies exclusivas de cada ecosistema se aislaron a *Entrophospora* sp en rizosfera de *C. effusa* en el *Frailejónal-Pajonal* y *Gigaspora aurigloba* asociada a *B. glutinosa* en el relicto de Bosque, (Tabla 2).

REID, 1991, en su trabajo sobre micorrizas en ecosistemas relaciona las diferentes clases de micorrizas (micorriza vesículo arbuscular, ericoide y ectomicorriza) según el ecosistema y tipo de suelo, en especial tipo de humus. Este autor aplica un enfoque integral y concluye que el conocimiento del rango completo de funciones de cada tipo de hongos micorrizógenos es esencial para entender su dinámica y distribución en el ecosistema en el cual predomina. Lo anterior contrasta con el enfoque convencional de estudiar las micorrizas a partir de plantas aisladas y generalmente en condiciones controladas.

Con base a lo anterior se puede determinar que las especies de micorrizas vesículo-arbusculares aisladas de suelos rizosféricos de tres especies comunes al *Frailejónal-Pajonal* y al bosque, presentan una mayor afinidad con el tipo de ecosistema que una especificidad a nivel de planta hospedante.

OTROS ORGANISMOS AISLADOS CON LAS ESPORAS DE MVA

En todos los suelos rizosféricos de ambos ecosistemas se encontró conjuntamente con el aislamiento de las esporas una alta proporción de cuerpos fructíferos correspondientes a zigotos de algas clorofíceas conjugales filamentosas tipo

yignemataceae. El zigoto es globoso, amarillo claro y presenta una ornamentación de finos alveolos y un tamaño de 50-60 µm. Igualmente otros zigotos de apariencia similar, pero con un rango mayor de tamaño (70-120 µm). Los anteriores corresponden a zigotos de *Zygnema* y *Spirogyra*, de acuerdo con las descripciones de STREBLE & KRAUTER (1979). La presencia de estos zigotos de algas fue característicamente mayor en las rizosferas de vegetación de *Frailejónal-Pajonal* de Páramo. Igualmente se encontraron diversos micronemátodos, lo que es lógico de esperar ya que las técnicas de aislamiento de esporas de MVA, son adaptaciones de técnicas de extracción de nemátodos, y éstos se encontraron indistintamente en ambos tipos de ecosistemas, no obstante con mayor frecuencia asociados a *Gaylussacia buxifolia*.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ARENAS, H. 1988. Producción y descomposición de hojarasca en un bosque nativo y bosque de eucalipto en la Región de Monserrate, Colombia. Tesis Departamento de Biología Universidad Nacional.
- DIGHTON, J. 1991. Acquisition of nutrients from organic resources by mycorrhizal autotrophic plants. *Experientia* 47:362-369.
- FITTER, A.H. 1991. Cost and benefits of mycorrhizae: Implications for functioning under natural conditions. *Experientia* 47:362-369.
- GERDEMAN, J.W. 1968. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and plant growth. *Ann. Rev. Phytopathol.* 6:397-418.
- MOSSE, B. 1973. Advances in the study of vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Ann. Rev. Phytopathol.* 11:171-196.
- MOSSE, B. & Hayman, D.S. 1971. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza II. in unsterilized soils. *New Phytol.*, 70:29-34.
- NICOLSON, T.H. 1967. Vesicular-arbuscular mycorrhiza a universal plant symbiosis. *Sci. Prog. Oxf.*, 55:112-130.
- POWEL, C. 1975. Potassium uptake by endotrophic mycorrhizae. En: *Endomycorrhizas*. Academic Press.
- REID, D.J. 1991. Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia* 47:376-390.
- SAIF, S.R. 1975. The occurrence of mycorrhizas and of Endogone spores in the rhizospheres of plants growing around University Campus Islamabad. *Pak. J. Bot.*, 7:175-182.g
- SIEVERDING, E. 1983. Manual de métodos para la investigación de la micorriza vesículo-arbuscular en el laboratorio. CIAT, Cali.
- STREBLE, H. & KRAUTER, D. 1978. *Das Leben im Wassertropfen*. Kosmos Verlag. Stuttgart.
- Vargas, J. & Zuluaga, S. 1985. La vegetación del Páramo de Monserrate. En: Sturm, H. & Rangel, O. *Ecología de los Páramos Andinos*. ICN-MHN, Biblioteca José Jerónimo Triana No 9. Editora Guadalupe.
- Zöttl, H.W. 1970. Die Eisendynamik in Boden der Paramostufe der Anden Venezuelas. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenk.*, 127:10-18.

Dinámica de la hojarasca en un bosque nativo altoandino y un bosque de eucaliptos en la región de Monserrate, Colombia

Hernando Arenas Salazar*

RESUMEN

*El presente trabajo aporta información sobre producción de hojarasca y descomposición foliar de dos comunidades altoandinas, un bosque nativo de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granadensis* y un bosque donde predomina una especie exótica, el *Eucalyptus globulus*. La producción de hojarasca se cuantificó durante un ciclo anual, entre abril de 1986 y marzo de 1987. Se distribuyeron aleatoriamente 30 colectores circulares de 0.2 m² en cada bosque y el material colectado quincenalmente, fue secado y separado en hojas, ramas (≤ 10 cm ϕ), estructuras reproductivas, epifitas y fragmentos no identificados. Las hojas fueron separadas por especie. La descomposición se realizó con material foliar de las especies más frecuentes. Las hojas se confinaron en bolsas de fibra de vidrio y de nylon de diferente ojo de malla, se fijaron sobre la hojarasca del suelo, se recogieron periódicamente, y se calculó la proporción desaparecida. La producción de hojarasca es similar para los dos bosques y menor con respecto a bosques situados a menor altura sobre el nivel del mar en la zona tropical. La descomposición foliar en los dos bosques presentó un comportamiento exponencial negativo, fue mayor en el bosque de eucaliptos y más lenta con relación a bosques tropicales situados a menor altura sobre el nivel del mar.*

* Biólogo. Universidad Nacional de Colombia. A.A. 47528

INTRODUCCION

La investigación ecológica de los ecosistemas altoandinos es muy reciente. Desde mediados de la década de 1970, algunos investigadores se han dedicado a su estudio, principalmente en el campo de la fitoecología. La mayoría de los esfuerzos han estado encaminados al estudio de la composición y estructura de las comunidades vegetales de la zona paramuna. Muchos de los trabajos sobre dinámica de ecosistemas en Colombia se han realizado en las zonas cálidas. Aspectos tales como producción de hojarasca y descomposición en bosques altoandinos no se han estudiado en la región altoandina (superior a 3000 m.s.n.m.). La producción de hojarasca y la tasa de descomposición son indicadores de procesos como producción primaria neta, el primero, y la eficiencia con que se liberan y transfieren los nutrientes del mantillo al suelo, el segundo. Considerando que hace falta información sobre la dinámica de las comunidades altoandinas y que es necesario evaluar comparativamente los bosques nativos y las comunidades forestales de especies exóticas con el fin de aportar información básica que contribuya a la toma de decisiones sobre la gestión forestal, se plantearon las siguientes preguntas con respecto a un bosque nativo de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granadensis* y uno de *Eucalyptus globulus* en la región de Monserrate.

- ¿Cómo es cuantitativamente y a través del tiempo, la producción de hojarasca y la descomposición foliar de estos bosques y con referencia a bosques situados a menor altura sobre el nivel del mar?
- ¿Cuál de las dos comunidades es más productiva?
- ¿En cuál se degrada con mayor rapidez la hojarasca acumulada sobre el suelo?

Para dar respuesta a estos interrogantes se formularon los siguientes objetivos:

- Estimar la producción de hojarasca en un ciclo anual y la tasa de descomposición foliar.
- Evaluar la influencia de algunos parámetros climáticos (precipitación, temperatura ambiente, humedad relativa y velocidad del viento) en la caída de hojarasca.
- Evaluar la participación de los organismos en la medida que se descompone el material foliar.

Este trabajo fue presentado como tesis para optar al título de Biólogo y hace parte del programa "Estudios Ecológicos comparativos en el Páramo y el Bosque Altoandino", apoyado financiera y logísticamente por la Universidad Nacional de Colombia y el Ministerio de Cooperación Económica de la República Federal de Alemania, bajo la dirección de los doctores Luis Eduardo Mora Osejo y Helmut Sturm.

MATERIALES Y METODOS

Descripción del área de estudio

Localización

La región de Monserrate, cerca de Bogotá, se localiza a los 4 grados 45' latitud N. y 74 grados longitud W. En la parte alta (3200 m.s.n.m.) con una temperatura media de 8.4 grados centígrados y una precipitación de 1200 mm, se establece una vegetación típica de las zonas altoandinas y paramunas colombianas VARGAS & ZULUAGA (1985). La zona de estudio está ubicada en los cerros, al oriente de Bogotá, en predios de una reserva forestal protectora, propiedad de la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá (Figura 1). Los bosques estudiados, a pesar de su cercanía, hacen parte de cuencas diferentes, el bosque nativo de la cuenca del río Arzobispo y el bosque de eucaliptos de la cuenca del río San Francisco. Las cuencas están localizadas en dirección oriente-occidente, sus ríos corren en esta dirección y surten de agua a la sabana de Bogotá. Estas cuencas junto con las del río San Cristóbal, la quebrada Las Delicias y La Vieja, fueron adquiridas por la Empresa de Acueducto entre los años 1916 y 1918; entre 1918 y 1922 se sembraron aproximadamente 437.600 plantas entre pinos, eucaliptos, nogales, cedros y robles y plantas de chusque, en las hoyas de los ríos San Francisco, San Cristóbal, Arzobispo, Las Delicias y La Vieja. (ECHEVERRI et al., 1982). El bosque de eucaliptos fue sembrado entonces hacia 1920. Por otra parte, el bosque nativo corresponde a un relicto de bosque de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granadensis* según VARGAS (1986), no muy intervenido por lo menos a partir de 1918.

Geología y suelos

Los suelos se han desarrollado de cenizas volcánicas andesíticas, depositadas sobre los sustratos de la formación geológica del Guadalupe Superior. ECHEVERRI (1982). Estos sustratos geológicos están integrados por cuatro formaciones de base a techo, Arenisca Dura, Plaeners, Arenisca de Labor y Arenisca Tierna. Consta de areniscas intercaladas rítmicamente con limolitas, arcillolitas, lodolitas y a veces liditas. PEREZ y SALAZAR (1978). Según CORTES et al (1982), cuando el material parental está constituido por cenizas volcánicas, en el clima frío, los suelos se clasifican principalmente como Dystrandeps y Placandeps, siendo para los páramos, suelos poco evolucionados, ricos en materia orgánica, generalmente desaturados y varían de superficiales a muy profundos con alta susceptibilidad al deterioro.

Características de los bosques

El bosque nativo está localizado entre los 3125 y 3250 m.s.n.m. con pendiente media de 26 grados. En su interior corren pequeñas quebradas que forman la quebrada El Granizo y constituye la cabecera del río Arzobispo. El bosque de eucaliptos se encuentra entre los 3050 y 3100 msnm con pendiente media de 13 grados. Está localizado en el extremo N-E de la divisoria de aguas de la cuenca del Río San Francisco.

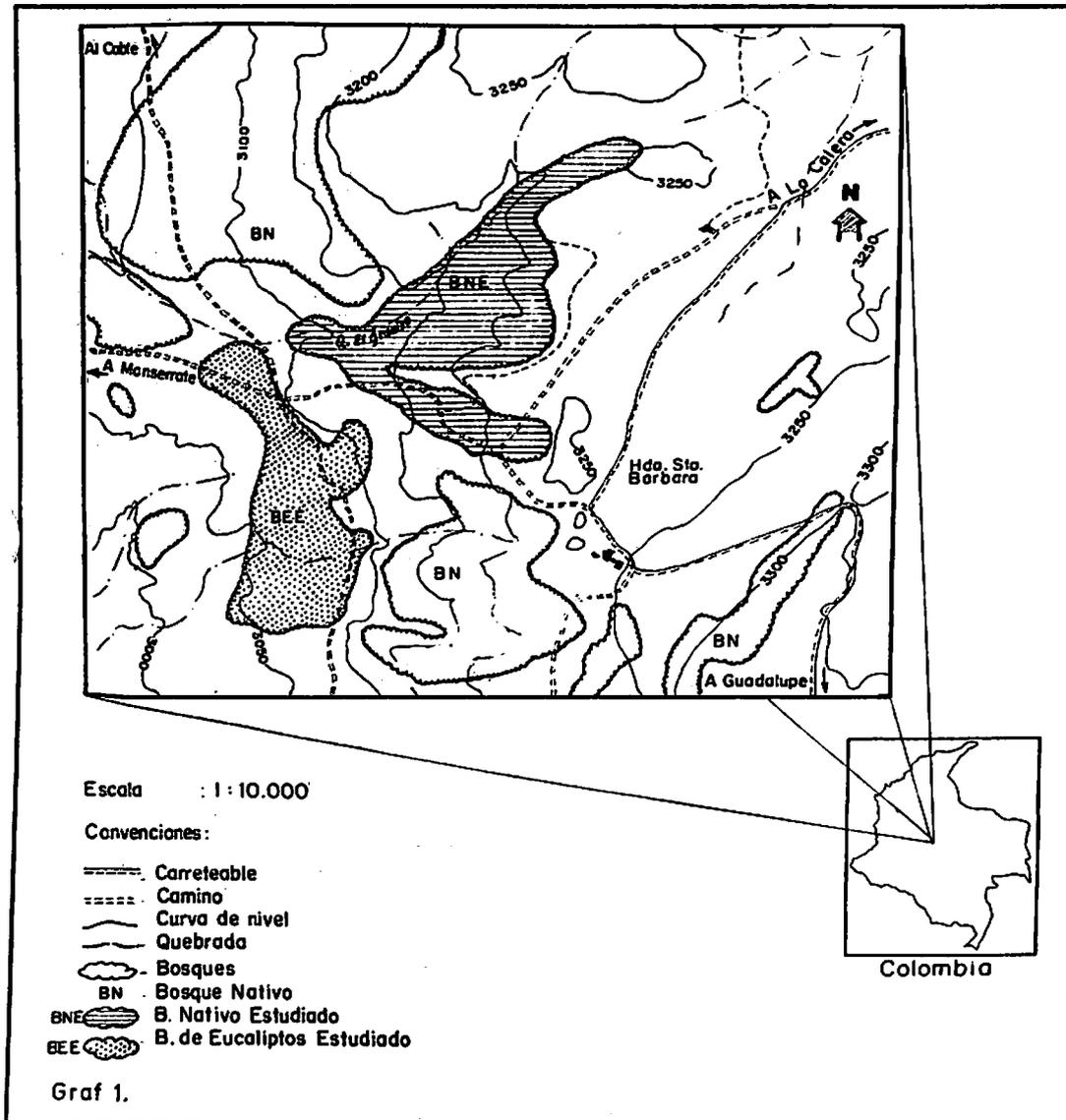


Figura No. 1

Vegetación del bosque nativo

En cuanto a fisonomía, estructura y composición de la vegetación, VARGAS (1986), afirma: El biotipo dominante lo constituyen árboles de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granadensis* que conforman el estrato arbóreo y subarbóreo, alcanzando máximas alturas hasta de 15 m. En la estructura vertical del bosque se presentan los siguientes estratos: Estrato arbóreo (de 7 hasta 15 m), estrato subarbóreo (arbolitos) (de 3 a 5(7) m), estrato arbustivo (de 1.5 a 3 m), estrato herbáceo (de 5 cm a 1(1.5) m), estrato rasante (0 a 5 cm). Existe también un estrato de epifitas fanerógamas y criptógamas. Las lianas y trepadoras son escasas. La composición florística por estratos es la siguiente: En el estrato arbóreo, además de *W. tomentosa* y *D. granadensis*, otras especies asociadas son: *Ternstroemia meridionalis*, *Clusia multiflora*, *Gaiadendrum punctatum*, *Ilex kunthiana*, *Persea mutisii* y *Prunus integrifolia*. En el estrato subarbóreo (arbolitos) también son dominantes *W. tomentosa* y *D. granadensis*. Otras especies son: *I. kunthiana*, *T. meridionalis*. En el estrato arbustivo dominan *Macleania rupestris* y *Macrocarpea glabra*, *Ilex kunthiana* y *Chusquea scandens*. En el estrato herbáceo, *D. granadensis*, *Macleania rupestris* y *Macrocarpea glabra*, *Chusquea scandens*, *Ugni myricoides*, *Piper sp*, *Polystichum aff. pycnolepis*, *Polypodium angustifolium*, *Dryopteris paralellograma*, *Polystichum aff. mindense*.

Vegetación del bosque de eucaliptos

En un levantamiento de 100 m² se encontraron 6 árboles de *Eucalyptus globulus* con DAP entre 17.8 y 89.1 cm, alturas comprendidas entre 28 y 55 m y cobertura del 92%, que constituyen el estrato arbóreo. Presenta además un estrato arbustivo que alcanza 4 m de altura, con una especie dominante, *Chusquea scandens*, con cobertura del 67%, acompañada de otras tres especies nativas con menos de 1% de cobertura cada una: *Gaiadendrum punctatum*, *Miconia ligustrina* y una especie de compuesta. El estrato herbáceo, con plantas menores de 20 cm de altura y cobertura del 25%. El estrato rasante se encuentra cubierto principalmente por hojas, ramas y corteza de *E. globulus* y hojas de *Ch. scandens*; los musgos tienen cobertura menor del 0.5%. Las epifitas no son abundantes, la cobertura en los troncos de *E. globulus* es de 15-20%.

MÉTODOS

Clima

Para la temperatura y humedad relativa se tomó la información de un termohigrógrafo de registro semanal colocado a dos metros de altura. La velocidad del viento con un anemógrafo de registro mensual colocado a tres metros de altura, ambos aparatos ubicados en la zona de estudio a 3200 m.s.n.m. La precipitación se tomó de la estación El Granizo, de propiedad de la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá, localizada en la zona de estudio a 3125 m.s.n.m. Esta estación tiene información desde 1947.

Suelos

Para el estudio del suelo mineral se tomaron muestras en los dos bosques a tres profundidades, 0-20 cm, 20-40 cm y 40-60 cm y se enviaron a los laboratorios de suelos del Instituto Geográfico Agustín Codazzi para los análisis físicos y químicos.

Producción de hojarasca

En cada bosque se seleccionaron aleatoriamente tres parcelas de 25 x 25 m. En cada una se distribuyeron aleatoriamente 10 colectores construidos con fibra sintética y alambre dulce, de 50 cm de diámetro, con un área de colección de 0.2 m². Se instalaron aprox. a 70 cm sobre el suelo. El muestreo se realizó entre abril de 1986 y marzo de 1987. La hojarasca colectada se secó a 70 grados centígrados hasta peso constante, se separó en estructuras: hojas, ramas (menor o igual 10 cm de diámetro), corteza, estructuras reproductivas, epifitas y restos (fragmentos no identificados, cuyo tamaño no supera a los 2 mm). Las hojas se separaron por especie con ayuda de una colección de referencia de plantas de los bosques estudiados. El peso se determinó en gramos más o menos 0.01 g, con una balanza electrónica Sartorius.

Descomposición foliar

Se usó el método de observar el material en tiempos distintos. Se coloca un peso conocido de hojas, en bolsas de malla de plástico, fijadas sobre el suelo. Periódicamente se recogen las bolsas, se determina la cantidad del material restante y se calcula la proporción desaparecida (UNESCO/CIFCA, 1980). Para el bosque nativo se usaron hojas de las especies dominantes según lo reportado por VARGAS & ZULUAGA (1985). Para el bosque de eucaliptus, hojas de *E. globulus*. Se realizaron tres ensayos:

Primer ensayo

Para el bosque nativo se tomaron hojas directamente de la planta, de siete especies: *Weinmannia tomentosa*, *Drimys granadensis*, *Ternstroemia meridionalis*, *Clusia multiflora*, *Macleania rupestris* y *Chusquea scandens* y una especie de helecho del estrato rasante *Elaphoglossum sp.* Se usaron bolsas de fibra de vidrio de 400 cm², de 1 mm de ojo de malla, con huecos de 10 mm de diámetro en la cara interior. En cada bolsa se colocaron 57 g. de material foliar previamente secado a 40 grados centígrados hasta peso constante. De las cinco primeras especies se pusieron 10 g. de cada una, de las otras dos especies, 2 y 5 g. respectivamente. Para el bosque de eucaliptos se pusieron 50 g. de peso seco de hojas de *E. globulus* en cada bolsa. En cada bosque se colocaron inicialmente 24 bolsas; fueron repartidas en las parcelas usadas para colectar la hojarasca, ocho en cada parcela. Las bolsas fueron retiradas aproximadamente cada tres meses, se las sometió a un proceso de separación de organismos vivos por el método de Berlesse-Tullgreen. Luego de secarlas a 70°C hasta peso constante, se les retiraron los animales muertos y las raíces, se las separó por especies y se les registró el peso. Los organismos se fijaron en alcohol del 70% y se clasificaron a nivel de orden. Posteriormente se molieron y se les envió para análisis de

valor calórico. A las muestras iniciales, además se les realizó análisis de valor alimenticio.

Segundo ensayo

Para el bosque nativo se tomaron hojas directamente de la planta de tres especies: *Weinmannia tomentosa*, *Drimys granadensis*, y *Chusquea scandens*. En cada bolsa se colocaron 20 g. de peso fresco de cada especie, para *Ch. scandens* se pusieron 10 g. Para el bosque de eucaliptos se usaron hojas frescas de *E. globulus*. Se usaron bolsas de fibra de vidrio de 225 cm², 1 mm de ojo de malla, con huecos de 10 mm de diámetro en la cara inferior. A diferencia de los otros dos ensayos, las hojas no se secaron antes de iniciado el experimento y cada especie se colocó en bolsas separadas. En el bosque nativo se colocaron inicialmente 15 bolsas para *W. tomentosa* y *D. granadensis*, y 30 para *Ch. scandens*. En el bosque de eucaliptos 15 bolsas. En cada fecha se repitió el procedimiento del primer ensayo luego de retiradas las muestras, pero no se les realizó análisis químicos. Para determinar el peso perdido a través del tiempo, varias muestras iniciales de 20 g. de peso seco fueron secadas a 70°C. hasta peso constante, para obtener un factor de conversión de peso fresco a peso seco.

Tercer ensayo

Este ensayo se realizó para evaluar la participación de los organismos en la descomposición. Se siguió el método usado por MORENO (1984), que consiste en colocar hojas a descomponer en bolsas con características diferentes en cuanto al ojo de malla.

Se usaron bolsas con las siguientes características:

Ojo de malla (mm)	Material	Diam. orificios cara inferior	Organismos con entrada libre
0.25	nylon	-	microorganismos
0.50	nylon	2.5	microorganismos y microartrópodos
1.00	fibra de vidrio	10.0	microorganismos e invertebrados en general.

En cada bosque se colocaron 36 bolsas, 12 de cada característica, se repartieron en las parcelas. En cada bolsa, para el bosque nativo, se colocó una mezcla de hojas tomadas directamente de la planta de seis especies: *W. tomentosa*, *D. granadensis*, *T. meridionalis*, *Cl. multiflora*, *M. rupestris* y *Ch. scandens*. De las cuatro primeras especies se colocaron 1.5 g. de peso seco de cada una, de las dos restantes, 1 g. de peso seco de cada una. Para el bosque de eucaliptos se usaron hojas de *E. globulus*. Las bolsas con las características antes señaladas, tienen 225 cm² y en cada una se colocaron 8 g. de material foliar previamente secado a 70 grados centígrados hasta peso constante. Las muestras retiradas cada tres meses, se las sometió al mismo proceso que las del segundo ensayo.

Análisis estadístico

Para todos los ensayos se realizaron análisis de regresión entre la variable dependiente peso y la variable independiente tiempo. Se probaron los modelos lineal, potencial, logarítmico y exponencial, luego se determinó el modelo de mejor ajuste, según el coeficiente de determinación. Para el tercer ensayo se realizaron análisis de varianza, con el fin de determinar si habían diferencias significativas entre los tratamientos.

RESULTADOS Y DISCUSION

Clima

Los resultados se presentan en la Tabla 1.

La precipitación muestra un régimen tetraestacional, dos períodos de alta precipitación, superior a 120 mm mensuales y dos períodos de baja precipitación, menos de 80 mm mes. Los meses de mayor precipitación son abril-mayo y octubre-noviembre, los dos últimos son los que alcanzan mayores valores, superiores a 150 mm mensuales. Los de menor precipitación son agosto-septiembre y diciembre-enero-febrero. Enero es el mes menos lluvioso, con 48.9 mm.

La velocidad máxima absoluta del viento se mantuvo en valores que oscilan alrededor de los 35 km/hr con un máximo en julio de 64 km/hr y un mínimo de 21 km/hr en octubre. Los vientos predominantes son los Alisios del S-E.

La temperatura media mensual durante el período de muestreo fue de 9.5°C con el valor más bajo en julio, 7.4°C y el más alto en marzo, 11.7°C. La temperatura máxima absoluta osciló entre los 12.2°C y 19.5°C en agosto y enero respectivamente. La mínima absoluta osciló entre 2.7°C y 7.5°C en agosto y marzo respectivamente.

La humedad relativa media osciló entre 77 y 90% con máximas absolutas en 100% durante todo el período de muestreo. Los meses con humedad relativa más alta fueron junio y octubre.

Suelos

La observación de los suelos en las diferentes parcelas permitió evidenciar la poca acumulación de hojarasca y humus en el bosque de eucalipto en relación con el bosque nativo. En el de eucaliptos el humus no supera a los 10 cm de profundidad en promedio, con un máximo no mayor de 18 cm. El bosque nativo presentó un promedio de 38 cm de profundidad y un máximo de 80 cm. Los resultados de los análisis físicos y químicos pueden verse en la Tabla 2. Los suelos de los dos bosques son de textura franca en las tres profundidades. En el nativo tiende a ser franco arenoso. El pH 1:1 aumenta con la profundidad en los dos bosques y es más ácido en la superficie del nativo. Los valores oscilan entre 3.7-4.7 para el bosque nativo y 4.2-4.5 en el de eucaliptos. El porcentaje de humedad también disminuye con la profundidad y en promedio es mucho mayor en el bosque nativo. La capacidad de intercambio catiónico, el porcentaje de

Tabla No. 1. Información climática de la estación principal localizada en la zona de estudio.

M E S	1986							1987				
	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR
Hum. rel. %												
Max. abs.	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Media	85	84	89	90	87	89	89	86	82	77	83	84
Mín. abs.	48	34	41	52	50	45	50	44	12	33	32	44
Temperat. °C												
Max. abs.	15.9	15.4	13.6	13.2	12.2	18.0	16.5	19.0	16.5	19.5	16.5	18.5
Media	9.7	9.7	8.2	7.4	8.2	9.6	10.2	10.0	9.8	9.8	10.0	11.7
Mín. abs.	6.0	5.9	5.1	4.0	2.7	5.0	7.0	6.0	6.0	5.0	3.0	7.5
Vel. viento km/h												
Max. abs.	29.0	30.0	30.5	64.0	46.0	39.0	21.0	35.0	29.0	30.0	28.5	33.0
Precipit. mm	134.5	126.9	92.2	85.2	71.6	69.2	156.4	166.3	86.9	48.9	72.7	90.1

La precipitación es tomada de la estación El Granizo, localizado a 3125 msnm y corresponde a la media multianual entre 1947 y 1986. (Comp. pers. con DIAZ, L. y MENDOZA, M.).

La información de temperatura, humedad relativa y velocidad del viento corresponden al período de muestreo de hojarasca. Durante los meses de junio y julio, falta información de la velocidad del viento para algunos días.

Tabla No. 2. Análisis de suelos bosques del Granizo

Profundidad cm	B. NATIVO			B. EUCALIPTOS		
	0-20	20-40	40-60	0-20	20-40	40-60
% Arena	64.0	64.0	50.0	50.0	30.0	20.0
% Limo	28.0	26.0	32.0	30.0	30.0	30.0
% Arcilla	8.0	10.0	18.0	20.0	20.0	30.0
Textura	FA	FA	F	F	F	FAr
pH 1: 1	3.7	4.0	4.7	4.2	4.4	4.5
pH 1: 5	3.6	3.9				4.1
% Humedad	5.3	4.2	3.1	3.1	3.1	2.0
Complejo de cambio me/100 g						
C.C.C. me/100 g	53.1	41.7	31.8	35.0	30.9	26.5
BT	0.6	0.6	0.6	1.7	3.3	1.7
Ca	0.2	0.2	0.2	0.8	1.2	1.2
Mg	0.2	0.2	0.2	0.4	0.4	0.4
K	0.0	0.0	0.0	0.4	0.3	0.0
Na	0.2	0.2	0.2	0.1	1.4	0.1
Saturaciones %						
ST	1.1	1.4	1.9	4.9	10.7	6.4
SCa	0.4	0.5	0.6	2.3	3.9	4.5
Smg	0.4	0.5	0.6	1.1	1.3	1.5
SK	0.1	0.1	0.1	1.1	1.0	0.1
Materia orgánica						
% C	8.2	6.7	2.8	5.2	5.1	2.4
% N	0.7	0.5	0.2	0.5	0.3	0.2
C/N	12.0	15.0	12.0	11.0	15.0	12.0
P (ppm)	12.0	5.0	6.0	13.0	7.0	5.0
Al me/100 g	8.3	5.0	3.5	7.0	7.4	6.9
Tensiones, bars	24.4	31.7	17.1	36.6	32.9	35.2
P.F. 4.2						
P. merch. perm						

Carbono y de nitrógeno, el fósforo total y el aluminio disminuyen con la profundidad en los dos bosques. El promedio de carbono y nitrógeno total es mayor en el nativo, mientras que el fósforo total es mayor en el de eucaliptos. Las bases totales y los cationes son mucho mayores en el bosque de eucaliptos.

Producción de hojarasca

La caída de hojarasca en los dos bosques es continua durante todo el año. Presenta cuatro picos máximos, que coinciden con las dos épocas de mayor precipitación, el mes de máxima velocidad del viento y con los meses más secos del año. (Figura 2). La producción en los bosques estudiados es mayor que en las zonas templadas y Artica-alpina y menor que lo reportado para la zona ecuatorial. La producción es mayor que en las zonas no ecuatoriales, dado que la producción es continua durante todo el año, estimulada por las condiciones ambientales de temperatura media más o menos constante a lo largo del año, abundante precipitación e iluminación suficiente por su posición ecuatorial. Asociado con las altas temperaturas y larga estación de crecimiento de la zona ecuatorial, es la zona de mayor cantidad de insolación durante el período de fotosíntesis. La cantidad de radiación solar recibida durante la estación de crecimiento está aproximadamente en la proporción 1: 3: 5: para la zona Artica-alpina, templada fría y ecuatorial, respectivamente, BRAY & GORHAM (1964). Los valores de caída de hojarasca son bajos con relación a los reportados para la zona ecuatorial, esto puede explicarse en razón de la posición altitudinal de los bosques estudiados. Al comparar los datos de bosques montanos con los reportados

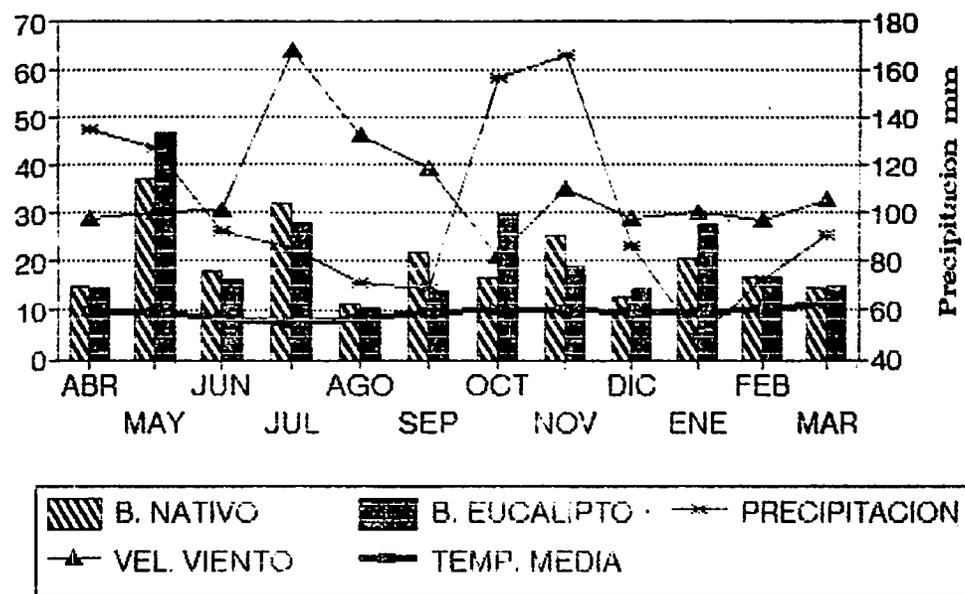


Figura No. 2. Producción de Hojarasca. Abril 1986 - marzo 1987

para tierras bajas, tanto para diferentes regiones del trópico como para Colombia (Tablas 3 y 4), se observa que en las zonas altas la producción es menor.

La estructura y las funciones globales del ecosistema están regulados por muchos factores, temperatura y precipitación merecen la consideración de factores primarios o modificativos. En las regiones tropicales la ausencia de una prolongada estación fría, permite que el crecimiento se produzca durante todo el año, siempre que las condiciones hídricas sean favorables. Únicamente en altitudes elevadas, las temperaturas descienden hasta valores que pueden ser inhibidores, existiendo además otros factores que reducen la productividad de las plantas a estas alturas, la extrema velocidad del viento, los sustratos inestables o poco adecuados y las condiciones nutricionales UNESCO/CIFCA (op cit). En la zona de estudio la temperatura media durante el período de muestreo fue de 9.5°C., con su valor medio más alto en 11.7°C., SARMIENTO (1984), reporta que la dependencia de la producción con respecto a la temperatura del aire es clara por debajo de un umbral de aproximadamente 15°C., de temperatura media anual, por debajo de este punto las temperaturas resultan subóptimas para la fotosíntesis en la mayoría de las especies, comenzando entonces a limitar la productividad. En relación con el viento, los bosques están ubicados en lados de la cuenca que ofrecen abrigo o protección de los vientos que ejercen mayor influencia sobre ellos, los alisios de sureste que circulan de oriente a occidente. Sólo en los meses de julio-agosto, cuando alcanzan mayores velocidades ejercen un efecto sobre la productividad, reflejado en el hecho que los bosques pierden abundante follaje. En cuanto al sustrato los bosques se encuentran localizados en las partes más altas de las cuencas, lugares con altas pendientes, que hacen que sus sustratos sean inestables. Las condiciones nutricionales del suelo no son buenas para el desarrollo de las plantas, son suelos de pH ácido, pobres en fósforo y nitrógeno disponibles.

Periodicidad de la defoliación

La defoliación depende de la acción combinada de la propia fisiología de las especies y de factores del medio, teniendo la lluvia una alta relevancia en las zonas tropicales, DEFINEAU (1976), citado por ALVAREZ & GUEVARA (1985). Algunos autores como MORENO (1984), ALVAREZ & GUEVARA (1985) y NYE (1961), en sus trabajos sobre bosques tropicales de tierra baja, reportan la mayor caída de hojarasca en los períodos de menor precipitación y atribuyen este comportamiento a un déficit hídrico en estas épocas, a lo cual las plantas reaccionan perdiendo abundante follaje. LEÓN & QUIROGA (1982), en su estudio sobre dos bosques montanos de los Andes colombianos (2600 msnm), reportan correlación entre la época de mayor precipitación y la hojarasca caída en un bosque de Quercus y uno de Ocotea-Croton. Esta última observación es similar a la del presente trabajo, donde los picos de mayor caída de hojarasca se producen en los meses con alta precipitación (Tablas 4 y 6). Publicaciones como las de MURPHY (1975) y UNESCO/CIFCA (1980) coinciden en afirmar que aunque la producción primaria neta se halla limitada con frecuencia por la escasez de precipitaciones, en altitudes elevadas las lluvias abundantes, combinadas con altos niveles de humedad atmosférica, pueden inhibirla. Este fenómeno se atribuye a la reducción de la transpiración y del transporte mineral y el bajo nivel de oxígeno del suelo debido al encharcamiento. La transpiración lenta es atribuida a las temperaturas frescas dominantes y a la elevada humedad atmosférica.

Tabla No. 3. Datos seleccionados de hojarasca ton/ha/año en bosques tropicales con base en Tabla presentada por Medina y Klinge (1983)

Tipo de bosque	Hojarasca (ton/ha/año)		Autor
	Hojas	total	
Bosques de lluvia ligeramente estacional de tierra baja			
1. Yangambi, Zaire	-	13.7	Laudelout y Meyer (1954)
2. Banco, Ivory Coast	8.2	12.4	Huttel y Bernhard-Reversat (/75)
3. Darién, Panamá	-	11.3	Golley et al. (1975)
4. Barro Colorado, Panamá	5.8	11.1	Haines y Folster (1977)
5. Pasoh, Malasia	5.3	10.6	Ogawa (1974)
6. Mucambo, Brazil	8.0	9.9	Klinge (1977)
7. Kade, Ghana	7.9	9.7	John (1973)
8. Yapo, Ivory Coast	7.1	9.6	Ibid (1975)
9. Omo, Nigeria	7.2	-	Hopkins (1966)
10. Mora, Trinidad	5.9	-	Cornforth (1970)
11. Tierra Firme, Brazil	5.6	7.3	Klinge y Rodríguez (1988)
12. Laterite, San Carlos, Ven.	-	6.2	Jordan (no publicado)
13. Podsol, San Carlos, Ven.	-	5.7	Idem 12
Bosques fuertemente estacionales de tierra baja			
14. Muhulu, Zaire	4.7	9.2	Malaisse (1976)
15. Calabozo, Venezuela	-	8.2	Medina y Zelwer (1972)
16. Varanasi, India	-	7.7	Misra (1972)
17. Olikemeji, Nigeria	4.7	-	Hopkins (1966)
18. Udipur, India	4.4	-	Ranawat y Vyas (1975)
19. Ibadan, Nigeria	3.4	5.6	Madge (1965)
Selva tropical			
20. Miombo, Zaire	2.9	4.3	Malaisse(1976)
21. Guinea, Nigeria	2.4	3.3	Collins (1977)
Bosque montano tropical			
22. Quercus, Cundinamarca		9.1	León y Quiroga (1982) /1
23. E. globulus, Cundinamarca	4.7	7.7	Arenas (1988) /1
24. Bosque de niebla, Venez.	-	7.8	Medina y Zelwer (1972)
25. Montano bajo, Puerto Rico	5.5	-	Odum (1970)
26. Mt. Kerigomma, Nueva Guinea	6.4	7.6	Edwards (1977)
27. Drimys-welnmannia, Cund.	4.3	7.4	Arenas (1988) /1
28. San Eusebio, Venezuela	3.9	7.0	Fassbender y Grimm (1981) /1
29. Blue Mountains, Jamaica	5.7	6.5	Tanner, citado en Grubb (1977)
30. Gundar, India	3.9	5.5	Blasco y Tassy (1975)
31. Ocotea-Croton, Cund.		4.8	León y Quiroga (1982) /1

¹ Información adicional a la presentada por Medina y Klinge (1983).

Tabla No. 4. Datos de producción de hojarasca en ton/ha/año, en bosques de Colombia

Tipo de bosque	Región	Hojarasca ton/ha/año	Autor
Piso térmico cálido 0-1000msnm >24°C			
1. R. mangle	Cga. Grande, Sta. Marta	19.7	Zamorano (1983) /1
2. De latifoliadas	Caldas	16.5	Jenny, G. (1950) /2
3. R. mangle y A. germinans	Cga. Grande, Sta. Marta	15.7	Zamorano (1983) /1
4. Pluvial	Caldas	12.1	Jenny y Binglan(49) /2
5. Muy húmedo tropical	Chucurí, Santander	11.7	Moreno (1984)
6. Muy húmedo tropical	Carare-Opón, Santander	11.0	De Las Salas (1978) /1
7. A. germinans	Cga. Grande, Sta. Marta	10.2	Zamorano (1983) /1
8. Pluvial	Caldas	10.1	Idem. 4
9. Muy húmedo tropical	Magdalena medio, Sant.	10.0	Folster y De Las Salas (1976) /2
10. Secundario	Caquetá, Florencia	10.0	Perea y Munevar /2
11. Secundario	Magdalena medio, Sant.	9.5	De Las Salas (1974) /2
12. Primario	Magdalena medio, Sant.	8.7	Idem. 9
13. Pluvial	Caldas	8.5	Idem. 4
14. Pluvial selvático		5.0	Idem. 2
Piso térmico medio 1000-2000msnm 18°-24°C			
15. Zona cafetera		8.0	Suárez y Rodríguez (1955) /2
Piso térmico frío 2000-3000msnm 12°-18°C			
16. Quercus	San Francisco, Cund.	9.1	León y Quiroga (/82)
17. Ocotea-Croton	San Francisco, Cund.	4.8	Idem. 16
Piso térmico muy frío 3000-4000msnm 6°-12°C			
18. Drimys-weinmannia	Monserate, Cund.	7.4	Arenas (1988)
19. E. globulus	Monserate, Cund.	7.7	Idem. 18

NOTA: Los pisos térmicos y límites de variación altitudinal y temperatura adaptado de la clasificación de Holdridge (según ICA-IGAC, 1985).

¹ Citado por Moreno.

² Citados por León y Quiroga (1982).

Producción de hojarasca por estructuras

Las estructuras que aportan mayor necromasa a la hojarasca son las hojas con más de 4 ton/ha/año. En los dos bosques; las estructuras leñosas ocupan el segundo lugar, en el bosque nativo lo constituyen las ramas y ramillas y en el de eucaliptos tanto las ramas como la corteza del *E. globulus*. Las estructuras reproductivas y las epifitas aportan aproximadamente el 10% de la hojarasca.

La composición de la hojarasca por estructuras para los dos bosques es la siguiente:

ESTRUCTURAS	BOSQUE NATIVO		BOSQUE EUCALIPTOS	
	t/ha/año	%	t/ha/año	%
Hojas	4.27	54.97	4.79	62.69
Ramas	1.89	25.64	1.09	14.17
Corteza	-	-	1.03	13.39
Est. reprod.	0.64	8.68	0.64	8.32
Epifitas	0.19	2.58	0.03	0.39
Restos	0.38	5.16	0.11	1.43
Total	7.37	100	7.69	100

Comportamiento foliar por especie en el bosque nativo

La producción de hojas de las especies más frecuentes, en orden decreciente es la siguiente:

ESPECIE	ton/ha/año	%
<i>Drimys granadensis</i>	1.14	26.61
<i>Weinmannia tomentosa</i>	1.02	23.99
<i>Chusquea scandens</i>	0.48	11.22
<i>Clusia multiflora</i>	0.27	6.23
<i>Macleania rupestris</i>	0.30	6.91
<i>Ternstroemia meridionalis</i>	0.22	5.20
<i>Melastomataceas</i>	0.20	4.61
Otras	0.65	15.3
Total	4.27	100.0

Las especies que más aportaron hojas fueron *D. granadensis* y *W. tomentosa*, sumadas contribuyeron con el 51%. Las especies en conjunto, parecen responder a factores climáticos como la precipitación, el viento y la temperatura, sin embargo, presentan comportamientos diferentes entre sí. (Tabla 5). *D. granadensis*, *T. meridionalis*, las melastomataceas y otras dejan caer más follaje en mayo; *W. tomentosa* y *Ch. scandens* en noviembre; *Cl. multiflora* en abril y *Macleania rupestris* en febrero.

Tabla No. 5. Promedio de producción de hojas por especie, en kilogramos por hectárea por día, en la hojarasca del Bosque Nativo (peso seco)

MES ESPECIE	1986												1987		
	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ENE	FEB	MAR
<i>Drinys granadensis</i>	3.38	5.54	2.65	3.52	2.52	3.13	2.43	3.66	2.13	3.20	2.55	2.63	3.20	2.55	2.63
<i>Weinmannia tomentosa</i>	2.02	3.36	1.52	2.30	1.54	4.79	3.70	4.91	1.93	3.16	2.20	2.23	3.16	2.20	2.23
<i>Chusquea scandens</i>	1.18	1.45	1.16	1.71	1.32	1.68	1.66	2.14	0.88	1.18	0.70	0.70	1.18	0.70	0.70
<i>Clusia multiflora</i>	1.39	0.89	0.56	0.21	0.79	1.13	0.66	0.93	.52	0.61	0.52	0.54	0.61	0.52	0.54
<i>Macleania rupestris</i>	0.52	0.25	0.49	0.89	0.66	0.86	1.02	0.79	0.79	0.75	1.14	0.55	0.75	1.14	0.55
<i>Ternstroemia meridionalis</i>	0.70	1.20	0.54	0.54	0.36	0.55	0.54	1.02	0.41	0.59	0.46	0.39	0.59	0.46	0.39
<i>Melastomataceas</i>	0.34	1.14	0.30	0.43	0.45	0.66	0.54	0.46	0.43	0.46	0.79	0.48	0.46	0.79	0.48
Otras	1.18	4.96	1.21	1.84	1.13	2.34	1.52	1.84	1.13	1.57	1.32	1.32	1.57	1.32	1.32

Tabla No. 6. Producción de hojarasca en ton/año para algunas especies de *Eucalyptus*

LOCALIZACION	AUTOR	ESPECIE	ORI GEN	EDAD ANOS	HOJARASCA (TON/HA/ANO)			
					Hojas	Otros	Total	
Australia 37°S 145E.	Ashton	<i>E. regans</i> (47arb/ha)	N.	200	4.2	3.9	8.1	/1
		<i>E. regans</i> (217arb/ha)	N.	55	4.1	3.9	8.1	
		<i>E. regans</i> (1013arb/ha)	N.	25	3.6	3.3	6.9	
Australia 33°S 116E.	Hatch /55	<i>E. marginata</i>	N.		1.2	1.1	2.4	/1
		<i>E. marginata</i>	N.	36	2.0	1.1	3.1	
		<i>E. marginata</i>	N.	25	1.6	1.0	2.6	
Australia 33°S 116E.	Soate /58	<i>E. diversicolor</i>	N.		2.8	2.9	5.7	/1
		<i>E. diversicolor</i>	N.		2.7	3.3	6.0	
Australia 30°S 150E.	Webb	<i>E. acmenoides</i>	N.		7.3			/1
		<i>E. pilularis</i>	N.		6.0			
Africa 2°N 27E.	Brynaert	<i>E. saligna</i> (1700msnm)	Ex.	22	8.3			/1
Africa 34°N 7W.	Cloudot/56	<i>E. camandulensis</i>	Ex.				5.0	/1
América 4°N 74W.	Buitrago y Salazar /86	<i>E. globulus</i> (2600msnm)	Ex.	2.8	1.0	3.8		
América 4°N 74W.	Este trabajo	<i>E. globulus</i> (3125msnm)	Ex.	69	4.79	2.90	7.7	/2
América (Brazil)	Navarro y Andrade /41	<i>Eucalyptus</i>	Ex.		3.95		14.0	/1

/1 = citados por Bray y Gorham (1974)
 Ex = especie exótica
 N = especie nativa
 /2 = producción de hojas sólo para *E. globulus* en el presente trabajo.
 arb/ha = árboles por hectárea

Comportamiento foliar en el bosque de eucaliptos.

La producción de hojas de las especies dominantes es la siguiente:

ESPECIE	ton/ha/año	%
<i>Eucalyptus globulus</i>	3.95	82.60
<i>Chusquea scandens</i>	0.26	5.44
Melastomátaceas	0.28	5.86
Otras	0.29	6.20
Total	4.68	100.0

PRODUCCION DE HOJARASCA EN *E. GLOBULUS*

Esta especie, exótica en nuestro medio, ha sido objeto de muchos estudios, tanto en su tierra nativa, suroriente de Australia FAO (1981), como en muchas regiones del mundo donde ha sido cultivada. Fue el primer eucalipto plantado en forma extensiva fuera de Australia FAO (op cit). La investigación se ha centrado en conocer las condiciones óptimas para su desarrollo y en determinar su rendimiento en producción de madera. Son pocos los estudios sobre producción de hojarasca en esta especie, en particular. Se hará referencia, entonces, a otras especies del mismo género (Tabla 6). La producción del bosque estudiado, 7.7 ton/ha/año, corresponde a los valores de mayor producción de hojarasca de las especies consideradas en la Tabla 11 para los bosques australianos. El valor es bajo con respecto a dos de los bosques citados para la región ecuatorial, ambos localizados a menor altura sobre el nivel del mar. FAO (op cit), se refiere a que la limitación en el desarrollo de *E. globulus*, está más influenciado por factores climáticos que edáficos. Reporta que las condiciones climáticas ideales como árbol exótico plantado están en las costas del noroeste de España y Portugal, donde la lluvia media anual es superior a 900 mm, sin una rigurosa estación seca y con temperatura mínima que no baja de -7°C. PARENT (1989) comenta en su guía de reforestación, que esta especie soporta heladas pasajeras hasta de -5°C., pero muere si las heladas permanecen largos períodos, además los calores le son perjudiciales y su distribución altitudinal se presenta entre 1800 - 3000 msnm. En cuanto a las características de los suelos, este último autor reporta las siguientes condiciones para un buen establecimiento de la especie: pH ácido a neutro, textura franca, franca arenosa, franca arcillosa, suelo profundo, drenaje bueno (tiene corta vida en suelos secos y encharcables). Las condiciones ambientales de la región de El Granizo, tanto climáticas como edáficas son por tanto propicias para un óptimo desarrollo de la especie, razón por la cual el eucalipto alcanzó un valor muy similar en la producción de hojarasca al del bosque nativo. En relación con el comportamiento en el tiempo, BRAY & GORHAM (1964), comentan que en los bosques templados cálidos del oriente de Australia, la caída de hojarasca es constante a través del año, pero con un máximo en primavera y verano temprano, épocas en que generalmente incrementa la precipitación junto con la temperatura. Estas características de respuesta al incremento en la precipitación podrían explicar su comportamiento similar en el patrón de lluvias de la zona de estudio.

PRODUCCION DE HOJARASCA EN BOSQUES NATIVOS Y ESPECIES EXOTICAS

No son muchos los trabajos sobre producción de hojarasca, comparando los bosques nativos y las plantaciones de especies exóticas. BRAY & GORHAM (op cit), en el escrito sobre producción de hojarasca en bosques del mundo, comentan que sólo un estudio, el de OHMASA & MORI (1937), da suficientes datos que permiten comparaciones en este sentido. Reportan para dos especies, *Chamaecyparis obtusa* y *Pinus densiflora*, no diferencias significantes entre el promedio de la hojarasca caída entre plantaciones y bosques.

Se refieren además, a una comunicación personal con Mitchel, quien encontró, estudiando una variedad de especies nativas en Malasia, producciones promedio de 7-8 ton/ha, para comunidades naturales y de 6-10 ton/ha, para plantaciones no necesariamente de las mismas especies. BUITRAGO & SALAZAR (1986), encontraron producciones de hojarasca de 3.0 y 3.4 ton/ha para *E. globulus* y *Pinus radiata* respectivamente y un rango de 0.095 a 4.1 ton/ha para ocho especies nativas de una región altoandina de Colombia. Estas observaciones, junto con los resultados encontrados en el presente trabajo sugieren que no son muy grandes las diferencias y que si las especies tóxicas se adaptan bien a las condiciones de un determinado ecosistema, este impone límites naturales a la producción primaria, que sólo logran ser superadas cuando recibe subsidio energético con prácticas culturales adecuadas como fertilización, manejo de densidad de siembra, etc.

Descomposición

En los ensayos realizados en los dos bosques se observa que la pérdida de peso en el proceso es alta en los primeros meses y decrece lentamente en la medida que aumenta el tiempo. Este comportamiento se aproxima a una curva exponencial negativa.

$$Y(x) = A e^{-Kx}$$

Donde, para este caso:

$Y(x)$ = Peso remanente en el proceso de descomposición.

A = Peso inicial del material sometido a la descomposición

e = Base de logaritmos naturales.

K = Constante

x = Tiempo de descomposición.

La curva exponencial negativa coincide con lo reportado por UNESCO/CIFCA (op cit), en el sentido que, cuando el mantillo es reciente la actividad biológica es máxima, pero a medida que las sustancias fácilmente degradables van siendo utilizadas, dicha actividad disminuye. Las ecuaciones de descomposi-

Tabla No. 7. Ecuaciones de descomposición para los bosques estudiados, las diferentes especies evaluadas y las tasas de descomposición en %/año

Ecuación		Tasa en %/año
PRIMER ENSAYO		
<i>W. tomentosa</i>	$y = 9.911 e^{-1.907 \times 10^{-3} x}$	50.16 (5)
<i>D. granadensis</i>	$y = 9.832 e^{-1.002 \times 10^{-3} x}$	30.63 (1)
<i>Cl. multiflora</i>	$y = 9.770 e^{-1.1288 \times 10^{-3} x}$	33.77 (3)
<i>T. meridionalis</i>	$y = 9.892 e^{-2.4604 \times 10^{-3} x}$	59.26 (7)
<i>M. rupestris</i>	$y = 9.933 e^{-1.0197 \times 10^{-3} x}$	31.04 (2)
<i>Ch. scandens</i>	$y = 1.9604 e^{-2.0112 \times 10^{-3} x}$	52.05 (6)
<i>Elaphoglossum sp.</i>	$y = 4.919 e^{-1.3759 \times 10^{-3} x}$	39.42 (4)
Bosque nativo	$y = 54.9916 e^{-1.1897 \times 10^{-3} x}$	35.97 (8)
Bosque eucaliptos	$y = 42.5603 e^{-2.8171 \times 10^{-3} x}$	64.24
SEGUNDO ENSAYO		
<i>W. tomentosa</i>	$y = 7.5359 e^{-1.0505 \times 10^{-2} x}$	50.88 (3)
<i>D. granadensis</i>	$y = 6.0796 e^{-1.0256 \times 10^{-3} x}$	31.23 (1)
<i>Ch. scandens</i>	$y = 2.19895 e^{-1.1771 \times 10^{-3} x}$	34.93 (2)
<i>E. globulus</i>	$y = 8.2063 e^{-3.9249 \times 10^{-3} x}$	76.12
TERCER ENSAYO		
Bosque eucaliptos		
Microorganismos	$y = 6.5832 e^{-2.7627 \times 10^{-3} x}$	63.52
Microorg. y microartrópodos	$y = 6.6588 e^{-3.1330 \times 10^{-3} x}$	68.13
Invertebrados	$y = 6.4043 e^{-3.2245 \times 10^{-3} x}$	69.18
Total organismos	$y = 6.5479 e^{-3.0401 \times 10^{-3} x}$	67.03
Bosque nativo		
Microorganismos	$y = 7.1859 e^{-1.8639 \times 10^{-3} x}$	49.35
Microorg. y microartrópodos	$y = 7.1819 e^{-1.7492 \times 10^{-3} x}$	47.19
Invertebrados	$y = 7.1215 e^{-1.7471 \times 10^{-3} x}$	47.15
Total organismos	$y = 7.1630 e^{-1.7868 \times 10^{-3} x}$	47.91

ción para las diferentes especies evaluadas en cada ensayo y las tasas de descomposición en % año, pueden verse en la tabla 7. Las tasas de descomposición expresadas en % año se calcularon a partir de las ecuaciones de regresión, calculando $Y(x)$ para un tiempo x de 365 días.

Primer ensayo

La tasa más alta corresponde a las hojas de *E. globulus*, que supera en más del doble a la del bosque nativo. En este último las especies que se descomponen más rápidamente son en su orden: *T. meridionalis*, *Ch. scandens*, *W. tomentosa* las más lentas son *D. granadensis* y *Macleania rupestris*. Las otras especies, *Cl. multiflora* y *Elaphoglossum sp.* muestran un comportamiento intermedio.

Segundo ensayo

Como en el caso anterior la tasa más alta se presentó en el *E. globulus*. En cuanto a las especies nativas las tasas (% año) para *W. tomentosa* y *D. granadensis* fueron similares con respecto al primer ensayo, pero en el caso de *Ch. scandens*, la tasa fue mayor en el primer ensayo. Podría esperarse que la tasa de descomposición fuera mayor en las hojas que no se secaron previamente (segundo ensayo), debido a que la descomposición se inicia antes que las hojas caigan al suelo, gracias a la intervención de larvas y microorganismos que las atacan. El secado previo destruye estos descomponedores y consumidores y el proceso debe reiniciarse en el momento de colocar las bolsas sobre el suelo del bosque. Lo observado puede estar indicando que el proceso adquiere una magnitud importante sólo cuando las hojas entran en contacto con el suelo, compartimiento donde abundan los organismos descomponedores.

Tercer ensayo

Los resultados muestran que al igual que en los ensayos anteriores, las hojas del eucalipto se descomponen más rápidamente que las del nativo. Mientras en un año en el bosque de eucaliptos se liberó el 70% del peso inicial, en el nativo se liberó el 50%. Para los dos bosques no se presentaron diferencias significativas entre los tratamientos en este ensayo, lo que indica que puede ser indiferente el tamaño de ojo que se use y por tanto son los microorganismos los que más participan en la descomposición de las hojas de los dos bosques, debido a que ellos tenían entrada libre en todas las bolsas. Resultados de otros investigadores muestran la importancia de los microorganismos, MACFEDEYEN (1963) citado por SINGH & GUPTA (1977), comentan que los microorganismos son los más importantes en la descomposición, el 80% de la energía fluye a través de la comunidad de descomponedores terrestres. REICHLER et al (1975) citado por SINGH & GUPTA (op cit), manifiestan que en este grupo, la microflora (bacterias, hongos, actinomicetes y levaduras), son los más importantes en el retorno de la energía capturada en la fotosíntesis, el 99% de la energía que entra al bosque pasa a través de la microflora.

Además de los microorganismos, muchos grupos de microfauna hacen parte de las complejas cadenas tróficas que participan en el proceso de descomposición. Los resultados con base en las cuantificaciones de organismos presentes en las muestras del primer ensayo permiten afirmar que son igualmente abundantes tanto

en el bosque nativo como en el de eucaliptos y que en ambos predominan los ácaros. Este grupo también fue reportado como dominante en este estrato del bosque nativo por Bernal (1985), por GARCÍA (en este volumen) y para el páramo por STURM (1985). En el bosque nativo también son abundantes los colémbolos, posiblemente porque la humedad en el suelo de éste es mayor que en el de eucaliptos.

Los resultados de la microfauna en algunos momentos del proceso de descomposición es como sigue:

	Bosque nativo		Bosque de eucaliptos	
Nro. días de descomposición	120	218	92	190
Acaros	234	158	216	846
Colémbolos	156	38	28	95
Coleópteros	21	25	12	58
Otros insectos	13	10	26	13
Larvas	47	31	57	63
Otros artrópodos	89	9	50	94
Otros invertebrados	4	0	4	1
Total	564	271	393	1170

Los promedios para la tasa de descomposición en los tres ensayos realizados en cada bosque son de 43 y 68 %/año para el bosque nativo y de eucaliptos respectivamente. No son valores altos en comparación con bosques de tierras bajas en la zona tropical. Las condiciones de alta acidez del suelo podrían ser las responsables primarias de las bajas tasas de descomposición a estas alturas, al influir negativamente en el desarrollo de los microorganismos del suelo. Es bien conocido que organismos potencialmente descomponedores son inactivos o menos activos cuando el pH es menor de 5.0 WILLIAM & GRAY (1974). Los suelos neutros o ligeramente alcalinos, donde el calcio es abundante, poseen las mayores y más vigorosas poblaciones de bacterias y favorece la abundancia de actinomicetes. Las condiciones ácidas tienden a reducir el número de organismos de estos grupos. THOMPSON (1980), DÍAZ & MENDOZA (en este volumen), GARCÍA (1987), JAIMES & RIVERA (1991) para suelos de bosque nativo de la región; CARRERA (1980), STURM Y RANGEL (1985), para páramos de la región, reportan valores de pH inferiores o cercanos a 5.0. Los análisis de suelos de los dos bosques también muestran estos resultados, siendo un poco más ácidos en los primeros 20 cm del suelo mineral en el bosque nativo.

Valor calórico y valor alimenticio

En las muestras iniciales, tiempo cero, tanto el valor calórico como el valor alimenticio, en las hojas evaluadas, es mayor en las de eucalipto que las nativas. (ver Tabla 7). El *E. globulus* tiene 393 cal/g más que el homogenizado de hojas de las especies nativas. El porcentaje de proteínas y grasas es aproximadamente el doble, la cantidad de carbohidratos es mayor y el porcentaje de fibras es casi la mitad en las hojas de eucalipto, con respecto a las nativas. Estos resultados indican que el *E. globulus* ofrece mayores recursos alimenticios y energéticos a los descom-

ponedores y puede explicar en buena parte, el hecho que las hojas de esta especie se descompongan con mayor velocidad.

En la medida que se descompone el material foliar, se observa un incremento en el valor calórico, especialmente en la primera fase de la descomposición. En el bosque nativo hasta los primeros cuatro meses el valor se incrementa aproximadamente 6% y decrece muy lentamente en los meses siguientes. En el de eucaliptos en los primeros seis meses el valor sufre un aumento del 10% y también decrece lentamente en los meses siguientes. Observaciones similares fueron reportadas por MORENO (op cit), quien reporta que el valor calórico se incrementa en 2.4% (0.1 Kcal/g) en el primer mes de exposición del material foliar sometido a la descomposición en el agua y luego decrece, a una tasa de 0.14 Kcal/g/mes, hasta el final del período de exposición (11 meses). En un trabajo similar usando hojas de *Rhizophora mangle*, ZAMORANO (1983), citado por MORENO (op cit) comenta que el valor se incrementa en un 10% durante los dos primeros meses. ODUM & HEALD (1985) citados por MORENO (op cit) dedujeron que el mantillo incrementaba el valor calórico durante los cuatro primeros meses, a partir de los cuales decrece. Se podría concluir que el aumento inicial de la energía en las muestras podría deberse a la acumulación de excrementos de los organismos descomponedores y a la biomasa de los microorganismos que no fueron retirados de las muestras, ya que éstas no fueron lavadas en el laboratorio antes de ser sometidas a los análisis. Además se podría decir que la actividad de los organismos descomponedores es muy intensa y que enriquece en energía al material vegetal que llega al suelo, por la vía de la hojarasca.

DESCOMPOSICION EN ESPECIES NATIVAS Y ESPECIES EXOTICAS

Los resultados de descomposición foliar en plantas altoandinas de BUITRAGO & SALAZAR (1986) en 8 especies nativas y dos exóticas, muestran que el promedio de la constante de degradación de las especies nativas (0.092 g/mes) es muy cercano al valor para *E. globulus* (0.075 g/mes) y menor en relación a tres de ellas. En el presente trabajo, los resultados indican que las hojas de *E. globulus* se degradan en menor tiempo que las especies nativas evaluadas. Aunque no hay mucha información al respecto, se podría afirmar que el hecho de que se trate de especies nativas o exóticas no es tan importante como las características propias de cada especie y las condiciones ambientales donde se produce la descomposición. Un aspecto importante de resaltar es que, a medida que aumenta la altura sobre el nivel del mar la tasa de descomposición decrece y se produce acumulación de hojas en el suelo del bosque. En el caso del bosque de *E. globulus* estudiado, el comportamiento cambia respecto al bosque nativo. La tasa de descomposición es alta, por tanto no se produce acumulación de hojas y se reduce la capa de humus. STEIN (1952) citado por FAO (1981) se refiere a que en áreas pendientes y secas, plantadas con *E. globulus*, el sotobosque desarrollado y la hojarasca acumulada fueron insuficientes para prevenir la escorrentia superficial. CORTEZ ET AL (1985) encontraron en un bosque de eucaliptos en la región del embalse del Neusa (Cundinamarca) que el suelo sufría agrietamiento severo, destrucción total de la estructura en el horizonte superficial Ap (0-7 cm) y la degradación de la estructura en la parte superficial del horizonte A. La falta de una capa profunda de hojarasca y humus sobre el

suelo mineral puede ser un factor que contribuye de manera importante en el deterioro de estas capas superficiales del perfil del suelo y lo hacen muy susceptible a la erosión. Este comportamiento muestra que la plantación de esta especie exótica en una región destinada a la conservación de agua, no es lo más aconsejable, dado que, se cambia la estructura multiestratificada de la vegetación, se reduce la cantidad de humus en el suelo, la vegetación nativa arbórea de porte no muy grande, se reemplaza por árboles que alcanzan gran altura y exigen grandes cantidades de agua para su rápido crecimiento, lo cual incide negativamente en el aporte de agua de la vegetación a algunas de las corrientes que surten de agua a la ciudad de Bogotá.

CONCLUSIONES

La producción de hojarasca es muy similar en los dos bosques, 7.69 ton/ha/año en el bosque de *Eucalyptus globulus* y 7.37 ton/ha/año en el bosque nativo. Para los dos bosques es menor con respecto a bosques situados a menor altura sobre el nivel del mar. La caída de hojarasca es continua a lo largo del año, pero se incrementa en los meses de mayor precipitación, en los más secos y en el mes que alcanzan mayores velocidades los vientos Alisios del S-E. *Drimys granadensis* y *Weinmannia tomentosa* son las especies del bosque nativo que más aportan hojas en la hojarasca, sumadas contribuyen con el 51%. En el bosque de eucaliptos el *E. globulus* aporta el 82.6% de hojas a la hojarasca.

La descomposición foliar presentó un comportamiento exponencial en los dos bosques. La velocidad de descomposición es mayor en el bosque de *E. globulus* y en conjunto, en los dos bosques, es más lenta que en los bosques tropicales de menor altura sobre el nivel del mar. Los microorganismos son los que más intervienen en la descomposición de las hojas en los dos bosques. *E. globulus* ofrece mayores recursos alimenticios y energéticos a los descomponedores, que las especies nativas evaluadas, explicando en parte, porque las hojas de esta especie se descomponen con mayor velocidad. La lenta descomposición foliar en el bosque nativo produce acumulación de mantillo, favoreciendo el desarrollo de un complejo sistema detritico en la hojarasca acumulada sobre el suelo. La rápida descomposición foliar del bosque de eucaliptos produce el efecto contrario modificando de manera importante la estructura y dinámica de esta comunidad forestal altoandina.

AGRADECIMIENTOS

El autor expresa su agradecimiento a los doctores LUIS EDUARDO MORA OSEJO y HELMUT STURM, directores del programa de investigación, por su dirección y apoyo científico y financiero; al doctor HERNAN CARDOZO, profesor del Departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia, por la dirección de la tesis de grado; a los doctores GONZALO DE LAS SALAS y HELIODORO ARGUELLO, por la codirección y sugerencias para el desarrollo del trabajo, respectivamente; a las compañeras LILI DIAZ y MARTHA MENDOZA, por su constante apoyo, colaboración y ayuda incondicional; a la doctora BERTHA COBA DE GUTIERREZ, por su colaboración en el laboratorio de investigación del programa; al Biólogo ALBERTO DIAZ, por su ayuda en

los análisis estadísticos y a mi hermano GERARDO ARENAS S., por su ayuda en el campo y en la determinación de las muestras de artrópodos.

BIBLIOGRAFIA

- ALVAREZ, J. y GUEVARA, S. 1985. Caída de hojarasca en la selva. in: GOMEZ-POMPA y DEL AMO eds. Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Alhambra, V. II. 421 pp.
- ARENAS, H. 1989. Descomposición de hojarasca en dos bosques altoandinos. Un bosque nativo de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granadensis* y un bosque de *Eucalyptus globulus*. Suelos Ecuatoriales Vol. XIX No. 1 p. 84-92.
- BERNAL, A. 1985. Estudio comparativo de la entomofauna del pajonal paramuno y del bosque altoandino de la región de Monserrate (Cundinamarca) In: STURM H. & O. RANGEL. Ecología de los páramos andinos: Una versión preliminar integrada. Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá, pp. 225-266.
- BERNHARD, F. 1970. Etude de la litière et de sa contribution au cycle des elements minéraux en forêt umbrophile de Côte-d'Ivoire Oecologia plantarum, 5. pp 247-266.
- , 1972. Decomposition de la litière de feuilles en forêt umbrophile de basse Côte-d'Ivoire. Oecologia plantarum, 7. pp. 279-300.
- , HUTTEL, C. y LEMEE, G. 1980. Estructura y funcionamiento de los ecosistemas del bosque pluvial siempre verde de Costa de Marfil. In: Informe preparado por UNESCO/PNUMA/FAO. Ecosistemas de los bosques tropicales. pp 631-651.
- BLASCO, F., TASSY B. (1975). Etude d'un ecosysteme forestier montagnard du sud de l'Inde. Bull. Ecol. 6: 525-539.
- BUITRAGO, B., C. y SALAZAR, L. 1986. Acción de *Eucalyptus globulus*, *Pinus radiata* y ocho especies nativas del alto andino sobre el suelo. Tesis. Biología. Bogotá, Universidad Nacional de Colombia.
- BRAY, J.R. y GORHAM, E. 1964. Litter production in forests of the world. Advances. In: CRAGG, J.B. ed. Ecological research. Academic Press. London & N.Y. V. 2. pp. 101-157.
- CARRERA, E., PICHOTT, F. y ALEXANDER, E.EB. 1980. Estudio general de los suelos de la cuenca alta del Río Bogotá para fines agrícolas. Bogotá, IGAC.
- CLAUDOT, M. 1956. Influence de l'Eucalyptus sur l'évolution des sols du Maroc (Mimeographed). FAO/SCM/EU/7-B.
- COLLINS, N.M. 1977. Vegetation and litter production. In: Southern Guinea Savanna, Nigeria. Oecologia. 28: 163-175.
- CORNFORTH, I.S. 1970. Leaf fall in a tropical rain forest. J. of Appl. Ecol. 7. pp 603-608.
- CORTES, L., A. CHAMORRO, C., y VEGA, V.A. Cambios en el suelo por la implantación de praderas, coníferas y eucaliptos en un área aledaña al embalse del Neusa (Cundinamarca). Bogotá. Fundación Universidad Jorge Tadeo Lozano, 1985. 96 p.
- DE LAS SALAS, G. 1974. Características y dinámica del ecosistema forestal Carare-Opón. Ponencia presentada al II Seminario Nacional de Ecología. Bogotá. 25-29, jul pp. 96-115.
- , 1978. El ecosistema forestal Carare-Opon. Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal, serie técnica. No. 8. Bogotá.
- DEFINEAU, J.L. 1976. Données préliminaires sur la litière et la chute de feuilles dans quelques formations forestières semi-décidues de moyenne Côte-d'Ivoire. Oecol. Plant. 11(4): 375-395.

- DIAZ, D.L. & L.V. MENDOZA. 1989. Flujo de biogeoelementos en un ecosistema de bosque alto andino, Cundinamarca, Colombia. Tesis, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá y en este tomo.
- ECHEVERRI, R., et al. 1982. Plan de ordenación de las cuencas hidrográficas de los ríos San Francisco y San Cristóbal. Informe técnico de Delsa Ltda.
- EDWARDS, P.J. 1977. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. II. Production and disappearance of litter. *J. of Ecol.* 65: 971-992.
- FAO. 1981. El eucalipto en la repoblación forestal. Roma. 723 p.
- FASSBENDER, H.W. y GRIMM, O. 1981. Ciclos bioquímicos en un ecosistema forestal de los Andes Occidentales de Venezuela. II. Producción y descomposición de los residuos vegetales. *Turrialba*. 31(1): 39-47.
- FOLSTER, H., DE LAS SALAS, G. y KHANNA, P. 1976. A tropical evergreen forest site with perched water table, Magdalena Valley, Columbia. Biomass and bioelement inventory of primary and secondary vegetation. *Ecol. Palnt.* 11(4): 297-320.
- GARCIA, C.M.R. 1987. La edafofauna del bosque alto andino en una región de Monserrate. En este tomo.
- GOLLEY, F.B. et al. 1975. Mineral cycling in a tropical moist forest ecosystem. Univ. Georgia Press. Athens.
- GRUBB, P.J. 1977. Control of forest grow and distribution on wet tropical mountains: With special reference to mineral nutrition. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 8:83-107.
- HAINES, B., FOSTER, R.B. 1977. Energy flow through litter in a Panamanian forest. *J. Ecol.* 65: 147-155.
- HATCH, A.B. 1955. The influence of plant litter on the jarrah forest soils of the Dwellingup region, western Australia. *Leafit. For. Bru., Canberra*, 70. 18 p.
- HOPKINS, B. 1966. Vegetation of the Olokemeji forest reserve, Nigeria. IV. The litter and soil with special reference to their seasonal changes. *J. of Ecol.* 54: 687-703.
- HUETTEL, CH., BERNHARD-REVERSAT, F. 1975. Recherches sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de basse Côte-d'Ivoire. V. Biomasse Vegetale et productivité primaire. Cycle de la matière organique. *Terre Vie*. 29: 203-228.
- ICA-IGAC. 1985. Zonificación agroecológica de Colombia. Segundo Seminario Ecológico y del Medio Ambiente, Suelo y Vida, Uso, Manejo y Recuperación. Memorias., Serie Vida No. 2. Fund Alma.
- JAIMES, S. V. & D. O. RIVERA. 1991. Banco de semillas y tendencias en la regeneración natural de un bosque altoandino en la región de Monserrate (Cundinamarca), Colombia. *Pérez-Arvela* 3(9): 3-36. 1991.
- JENNY, H. GESSEL, S.P. and BINGHAM, G. 1949. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Science*, 68: 419-432.
- JOHN, D.M. 1973. Accumulation and decay of litter and net production of forest in tropical west Africa. *OIKOS*. 24: 430-435.
- KLINGE, H. 1977. Fine litter production and nutrient return to the soil in three natural forest stans of Eastern Amazonia. *Geo. Eco. Trop.* 1: 159-167.
- _____ and RODRIGUEZ, W.E. 1968. Litter production in an area of Amazonian terra firma forest. *Amazoniana*, I. pp. 287-310.
- LAUDELOUT, H., MEYER, J. 1954. Les cycles d'éléments minéraux et de matière organique en forêt équatoriale congolaise. 5th Congr. Int. Sci. Sol. 2: 267-272.

- LEON, R. y QUIROGA, M. 1982. Producción de materia orgánica caída en dos bosques circundantes a la sabana de Bogotá. Tesis. Biología. Bogotá, Universidad Nacional de Colombia.
- LOPEZ, M. DEL R., ROCHA, O. y FOURNIER, L.A. 1983. Producción de mantillo en una comunidad natural y una de ciprés en el bosque montano bajo muy húmedo, Rfo de la Hoja, Heredia. Costa Rica. *Turrialba*. 34(1): 19-26.
- MADGE, D.D. 1965. Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest. *Pedobiologia*, 5: 273-288.
- MALAISSÉ, F. 1978. The miombo ecosystem. In: *Tropical forest ecosystems*. UNESCO. Nat. Resour. Res., 14. UNESCO. Paris.
- MEDINA, E., ZELWER, M. 1972. Soil respiration in tropical plant communities. En GOLLEY, P., GOLLEY, F.B. eds. *Tropical ecology with emphasis on organic matter production*. Proc. IIInd. Int Symp. Trop. Ecol. Univ. Georgia. Athens.
- _____, y KINGLE, H. 1983. Productivity of tropical forest and tropical woodlands. N.S. Bd. 12D. pp. 281-303.
- MISRA, R. 1972. A comparative study of net primary productivity of dry deciduous forest and grassland of Varanasi, India. In: GOLLEY, P.M., GOLLEY, F.B. eds. *Tropical ecology with an emphasis on organic productivity*. Univ. Georgia Press. Athens.
- MORENO, F. 1984. Producción de materia vegetal del cinturón litoral del bosque y su aporte al complejo de ciénagas de Chucurí. Tesis. Tesis. Biología. Bogotá. Universidad Nacional de Colombia.
- MURPHY, P.G. 1975. Net primary productivity in tropical terrestrial ecosystems. *Ecological Studies*. Bd. 14: 217-231.
- NAVARRO, P. y ANDRADE, E. 1941. The eucalypts in Brazil. *J. Hered.* 32. pp 215-220 and 240.
- NYE, P.H. 1961. Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. *Plant and Soil*. 13(4): 333-346.
- ODUM, H.T. 1970. Summary: An emerging view of the ecological system to El Verde. In: ODUM, H.T. y PIGEON, R.F. eds. *Atropical rain forest*. Div. Tech. Inf. US. At. Energ. Comm. (1678 pags).
- OGAWA, H. 1974. Litter production and Carbon cycling in Pasoh forest, IBP- synthesis meeting, Kuala Lumpur. Mimeograph.
- OHMASA, M. and MORI, K. 1973. The amount of fall and decomposition of the leaf litter of the forest trees of Japan. *Bull. For. Exp. Sta. Tokyo-Fu*, 3: 39-101.
- OLSON, J.S. 1963. Energy storage and the balance of producer and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44(2): 322-331.
- PARENT, O. 1989. Guía de reforestación. Corporación prodefensa de la meseta de Bucaramanga.
- PEREZ, G. y SALAZAR, A. 1978. Estratigrafía y facies del grupo Guadalupe. *Geología Colombiana* 10: 7-85.
- RANAWAT, M.P.S., VYAS, L.N. 1975. Litter production in deciduous forest of Korigat, Udaipur (South Rajasthan), India. *Biologia (Batislava)*. 30: 41-47.
- SARMIENTO, G. 1984. Los ecosistemas y la ecósfera. Barcelona. Blume.
- SING and GUPTA, S.R. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *The botanical review*. 43(4): 449-528.
- STOATE, T.N. 1958. Silvicultural and soils research. A Karri Silvicultura. Rep For. Dep. W. Austral, 25.
- STURM, H. & A. ABOUCHAAR. 1981. Observaciones sobre la ecología del páramo andino de Monserrate. Colombia. *Caldasia* 13(62): 223-256.

- SUAREZ DE CASTRO & RODRIGUEZ. 1955. Equilibrio de la materia orgánica en plantaciones de café. Bol. Tec. Fed. Nal. Cafeteros. Vol. 2 No. 15.
- TANNER, E. V.J. 1981. The decomposition of leaf litter in Jamaican montane rain forest. J. of Ecol. 69: 263-275.
- THOMPSON, L.M. 1980. Los suelos y su fertilidad. Versión de Juan Puig de Fabregas Tomas. Barcelona. Reverte. 649 pp.
- UNESCO-CIFCA. 1980. Ecosistemas de los bosques tropicales. Informe sobre el estado de los conocimientos. Preparado por UNESCO/CIFCA/FAO. 771 pp.
- VARGAS, O. & S. ZULUAGA. 1985. La vegetación del páramo de Monserrate. In: STURM H. & O. RANGEL. Ecología de los páramos andinos: Una versión preliminar integrada. Instituto de Ciencias Naturales. p. 167-224.
- VARGAS, R.O. 1986. Estudios ecológicos en un relicto de bosque de *Weinmannia tomentosa* y *Drymys granadensis* en la región de Monserrate. Pérez-Arbelaezia. 1(5): 337-356.
- WILLIAMS, S.T. & GRAY, G. 1974. Decomposition of litter on the soil surface. In: DICKSON & PUGH eds. Biology of plant litter decomposition. Academic Press. London & N.Y. pp. 611-632.
- WIEGERT, R.G. 1970. Effects of ionizing radiation of leaf fall, decomposition and litter microarthropods of a montane rain forest. In: ODUM, H.T. & PIGCON, R.F. eds. A tropical rain forest. United States Atomic Energy Commission. Oak Ridge, Tennessee. pp. 89-100.
- ZAMORANO, D. 1983. Productividad del manglar y su importancia para la pelagial de la Ciénaga Grande de Santa Marta. Tesis de Grado. Biología. Santa Marta, Universidad Nacional de Colombia.

Fenología de algunas especies de plantas del páramo "El Granizo", Monserrate (Cundinamarca - Colombia)

María Argents Bonilla*
Gerardo Zuloaga**

RESUMEN

*Durante 1986-1987 se estudió el comportamiento fenológico de 13 especies de plantas del páramo en la región de Monserrate cercana a Bogotá, localizada a los 4° 45' latitud Norte y 74° longitud Oeste, a 3.200 m. de altura. Los individuos de las especies estudiadas florecen sincrónicamente en las dos épocas secas del año con una periodicidad anual. Un grupo de especies florece en la época seca entre los meses de julio y septiembre y el otro entre noviembre y enero, con excepción de *Monnina salicifolia* que presenta el pico más alto en la primera época húmeda del año y *Puya nitida* que florece cada tres años en la primera época seca del año. Las especies estudiadas presentan el período reproductivo en las épocas secas preparando, por una parte, las semillas para la época húmeda siguiente, lo que favorece la germinación y el establecimiento de las plantas; y por otra, su propio crecimiento vegetativo. Estas características finalmente pueden constituir estrategias adaptativas para maximizar el uso de recursos limitantes como el agua en las épocas secas o los polinizadores que se traducen en el éxito reproductivo de las especies.*

INTRODUCCION

En el estudio de la vegetación de los páramos de Colombia ha predominado el enfoque fitosociológico de la escuela de Zurich- Montpellier, profundizando

* Bióloga. A.A. 59629, Santafé de Bogotá.

** Biólogo. A.A. 52742, Santafé de Bogotá.

en la descripción y clasificación de las diferentes comunidades, asociaciones y aspectos sinecológicos, como lo resumen los trabajos de VARGAS & ZULUAGA (1981) y STURM & RANGEL (1985).

Un acercamiento más profundo al funcionamiento de los páramos en Colombia, debe necesariamente, plantear estudios encaminados a dilucidar las estrategias adaptativas en sus dimensiones de espacio y tiempo, que han permitido el éxito ecológico de las especies, asociaciones y comunidades detalladamente descritas en los trabajos antes mencionados.

El estudio de las estrategias adaptativas globales de algunas especies de *Espeletia* típicas de los páramos desérticos venezolanos (MONASTERIO, 1986) incluye el conocimiento de diversos aspectos demográficos, fenológicos, de la dinámica de crecimiento y la distribución del presupuesto energético asignado a los diferentes órganos y funciones a lo largo del ciclo de vida de las plantas.

Estas y otras características como las formas de vida y las adaptaciones morfológicas de las especies a ambientes altamente estacionales, estudiados por SARMIENTO & MONASTERIO (1983), constituyen conceptos tan fundamentales que han permitido acercarse a entender el funcionamiento de las sabanas tropicales.

El estudio de la ritmicidad de las diferentes fases que ocurren en el ciclo de vida de las plantas (fenología), es un elemento de análisis importante en el conocimiento de las estrategias adaptativas globales de las especies. Las fenofases reproductivas (floración y fructificación) son las más conspicuas en el ciclo de vida de las plantas. Su estudio es fundamental ya que a través de ellas, las plantas logran la variabilidad genética necesaria para mantener o aumentar la eficacia biológica y el éxito reproductivo. Este último es determinado por factores selectivo tanto bióticos (endógenos y exógenos) como abióticos (climáticos y edáficos, entre otros). La acción de dichos factores genera en las poblaciones patrones o grupos fenológicos que implican, según MONASTERIO (1986), una repartición temporal del nicho para optimizar el uso de los recursos limitantes que finalmente lleva al éxito ecológico de las especies al interior del ecosistema.

A pesar de lo anterior, la fenología de las plantas en los páramos colombianos es poco conocida. El presente trabajo forma parte del Programa: Estudio ecológico Comparativo del Páramo y el Bosque Alto-Andino, y tiene como objetivo general iniciar el estudio de la fenología de algunas especies de plantas del páramo de Monserrate.

MATERIALES Y METODOS

Clima

Los datos climáticos que se tomaron de la estación meteorológica localizada en el páramo son: precipitación y horas de lluvia del pluviógrafo y humedad relativa y temperaturas máximas, medias y mínimas del termohigrógrafo.

Con los valores mensuales de precipitación y temperatura se calculó la evapotranspiración potencial por el método de Thornthwaite para obtener el balance hídrico del páramo en los años de estudio (Tabla 1, Fig.2).

Fenología

Fueron estudiadas 13 especies de plantas (Tabla 2), marcando 10 individuos de cada una; los especímenes testigo fueron identificados en el Herbario Nacional Colombiano, (COL).

El marco metodológico del presente trabajo, concebido a partir de los trabajos de SARMIENTO & MONASTERIO (1983) y MONASTERIO (1986), se presenta en la Figura 1.

Las observaciones fenológicas fueron realizadas semanalmente, desde enero de 1986 hasta diciembre de 1987, registrando para las fenofases reproductivas floración y fructificación los siguientes estados: Preantesis (desde yemas florales hasta antes de la antesis); antesis (desde la apertura hasta el marchitamiento floral); fruto verde (desde un aumento del volumen del ovario hasta antes de la dispersión); y fruto maduro (listo para dispersar).

Para el análisis de fenología de la floración y fructificación se tienen en cuenta los valores de las flores abiertas y frutos maduros ya que en estas fenofases se producen eventos de crucial importancia para el éxito reproductivo de las especies (polinización y dispersión de frutos y semillas).

Para 1986, la cuantificación de cada fenofase se hizo de acuerdo con la metodología propuesta por FOURNIER (1978), FOURNIER & CHARPANTIER (1978) y VENEGAS (1978) teniendo en cuenta la siguiente escala: 0= Ausencia, 1= 1-25 %, 2= 26-50 %, 3= 51-75 % y 4= 76-100 %. En 1987 para obtener registros más cercanos a las fenofases estudiadas en cada especie, la cuantificación se hace de acuerdo al número de vástagos comparables por individuo. Para la toma de los registros fenológicos se diseñó una tabla de acuerdo con las necesidades en el campo.

El análisis de la información se hace básicamente a dos niveles: poblaciones y comunidad; entendiendo por comunidad los grupos de poblaciones de plantas y animales en un sitio dado.

El valor mensual de cada fenofase se obtuvo promediando los valores semanales para cada especie, los cuales, a su vez, resultan del promedio de los 10 individuos estudiados.

Para comparar gráficamente los años y las especies, los valores mensuales de cada fenofase son expresados en porcentaje.

Los picos de floración y fructificación se determinan en el presente trabajo, como el máximo porcentaje que presenta cada fenofase en un mes determinado.

Tabla No. 1. Mesoclima de la región de Monserrate para 1986-1987

MES	AÑO	HORAS LLUVIA/MES	PRECIPIT. (mm)	TEMPERATURA (°C)		HUMEDAD RELATIVA (%)		EVAP. POT. (mm)		
				MAXIMA	MINIMA	MAXIMA	MINIMA			
ENE	1986	42.5	36.7	12.2	5.5	8.3	86.88	56.61	81.92	44.88
	1987	26.25	31.2	14.3	6.74	9.49	97.06	53.19	78.86	43.86
FEB	1986	67.75	143.5	13.56	6.85	8.25	99.85	60.57	89.09	45.1
	1987	71.75	45	13.19	7.01	9.63	96.25	62.25	82.88	42.78
MAR	1986	77.25	85.5	12.97	7.26	9.32	99.32	65.12	88.16	50.47
	1987	49.25	54.8	15.92	8.87	11.68	96.58	57.64	83.62	62.83
ABR	1986	98.5	107.4	12.96	7.31	9.7	98.73	67.03	86.3	51.84
	1987	104.5	60.8	15.25	9.38	11.67	96.96	62.96	83.43	62.22
MAY	1986	116.5	139.4	12.78	7.32	9.88	98.9	65.9	84.04	53
	1987	123.75	123.9	14.21	9	11.01	98.12	68.38	87.35	60.42
JUN	1986	141.5	89.2	10.71	6.21	8.2	99.6	74.76	89.6	44.29
	1987	121.75	49	13.18	8.75	10.93	98.16	72.6	88.86	56.65
JUL	1986	142.5	74.7	9.54	5.59	7.38	98.61	75.41	90.48	40.81
	1987	151.25	87.9	13.19	8.48	10.3	91.69	71.92	88.23	54.06
AGO	1986	92.75	54	11.21	6.14	8.21	97.83	68.58	87.2	45.36
	1987	133.25	60.7	12.61	8.2	9.82	96.35	72.41	89.41	49.87
SEP	1986	112.75	52	12.5	6.62	8.86	99.2	65.93	86.83	46.96
	1987	75.5	59.2	13.01	7.35	9.55	96.86	63.73	83.81	45.45
OCT	1986	111	152.7	13.26	7.77	9.9	99.29	66.96	89.06	53.04
	1987	106.75	130.4	13.54	7.97	10.34	100	66.32	86.1	52.53
NOV	1986	69.75	48.5	13.48	7.44	9.35	98.2	64.04	85.23	49
	1987	51.25	76.6	13.81	7.9	10.35	98.5	62.36	85.26	50.49
DIC	1986	27.5	15.5	13.51	7.11	9.79	98.54	59.8	82.17	52.02
	1987	54.25	49.1	13.85	7.41	10.1	91.65	55.34	75.38	48.96

RESULTADOS Y DISCUSION

Macroclima

El análisis pluviométrico multianual de 40 años (datos de 1947-1987 tomados de la estación meteorológica El Granizo, de la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá) muestra un régimen bimodal de lluvias con un promedio de 1183 mm, caracterizado por dos períodos de menor precipitación (diciembre a marzo y junio a septiembre) y dos de mayor precipitación (abril a mayo y octubre a noviembre) y una temperatura media multianual de 8.4°C.

Mesoclima.

El comportamiento de la precipitación, temperatura y humedad relativa para los años de estudio (1986-1987) se presenta en la Tabla 1 y en la Figura 2.

Clima del área de estudio durante 1986-1987

Para 1986, la precipitación total anual fue de 1001.1 mm, la temperatura promedio anual de 9.01°C y la humedad relativa promedio anual de 86.6%. Para 1987, la precipitación total anual fue de 828,6 mm, la temperatura promedio anual de 10.4 °C y la humedad relativa promedio anual de 84.43%. La duración de las épocas de mayor y menor precipitación varía de un año a otro. En 1986, la primera época de mayor precipitación duró cinco meses (febrero a junio) y se presentó un verano prolongado de 6 meses (noviembre de 1986 a

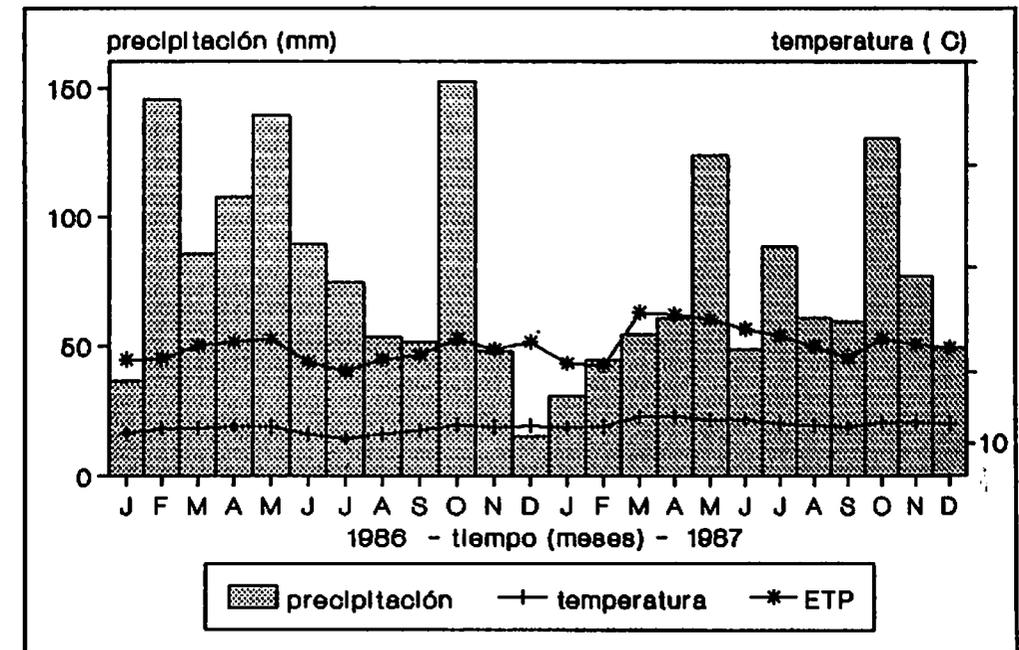


Figura No. 2. Clima del área de estudio durante 1986-1987

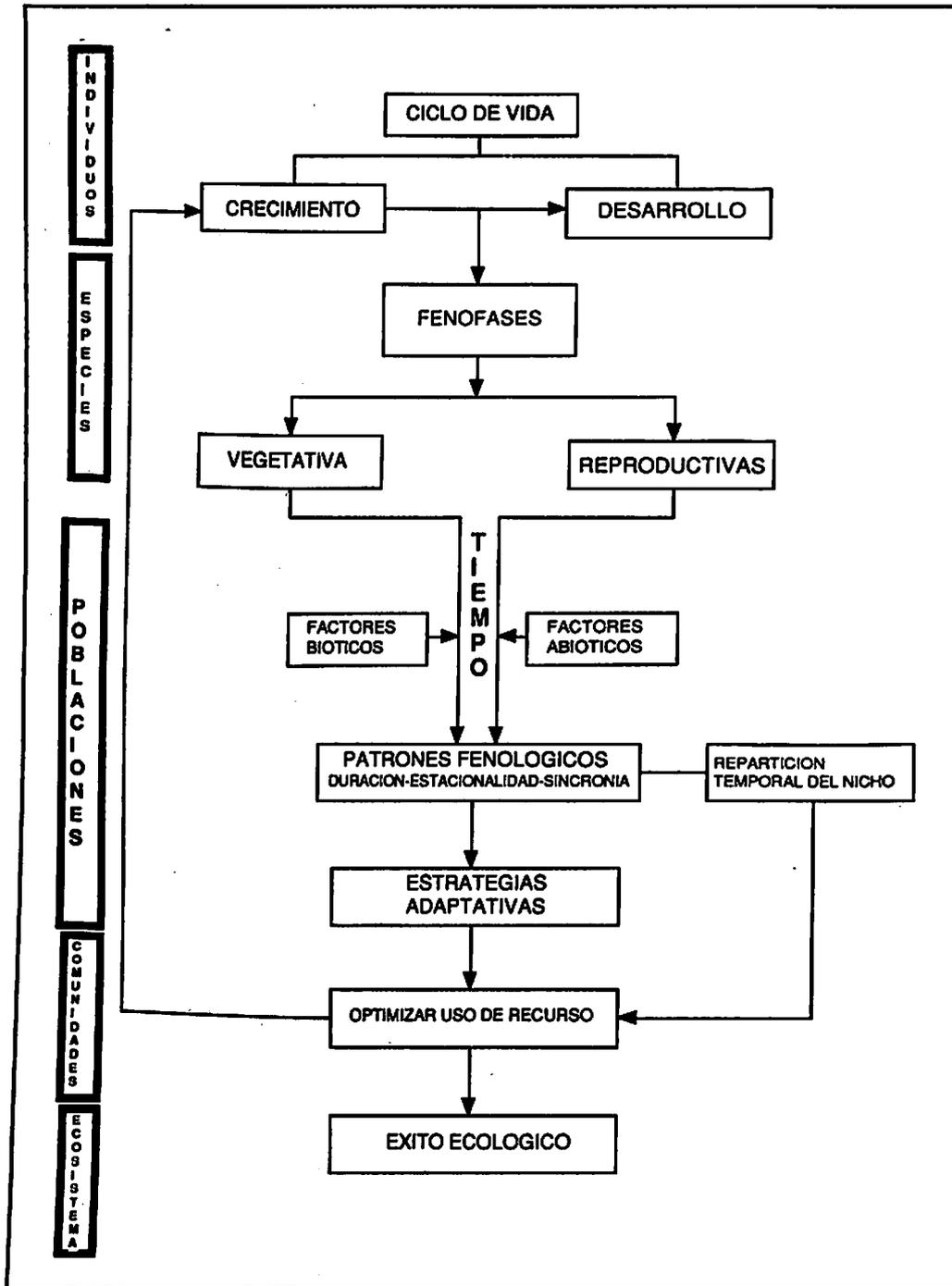


Figura No. 1. Marco conceptual del presente trabajo.

abril de 1987). En 1987, la primera época de mayor precipitación se vio restringida al mes de mayo, junio, considerado un mes húmedo, presentó una notable disminución en la precipitación, lo contrario ocurrió en julio.

Durante los meses de julio, agosto y septiembre, que conforman la que en este trabajo se denominará la primera época seca del año, se alcanzó un valor de precipitación y número de horas de lluvia el más alto ya que las lluvias se reparten a lo largo de este período. En contraste, en la segunda época seca (noviembre a abril) las precipitaciones duraron pocos días y horas, resultando así un verano más severo. En general, la precipitación total de cada año fue menor que la media multianual y 1987 se caracterizó por ser el año más seco.

Fenología de la floración

La Figura 3 muestra los resultados generales obtenidos en la fenología de floración y fructificación de las especies consideradas en este trabajo.

En las poblaciones

El análisis del comportamiento de la floración a lo largo del año, en cada una de las poblaciones estudiadas, permite ver coincidencias con las cuales se pueden establecer grupos y patrones desde tres aspectos jerárquicos en el tiempo: La continuidad, la anualidad y la estacionalidad en su orden (Fig. 4).

En primera instancia, en las poblaciones estudiadas las fluctuaciones en la continuidad de la floración presentadas a lo largo del año, permiten separar dos comportamientos: Uno de floración continua, en el cual el mínimo de floración no alcanza cero; y otro de floración discontinua, con períodos del año sin floración.

El comportamiento que predomina a nivel de las poblaciones es el discontinuo con el 69 % de las especies, el restante 31 % presenta flores abiertas durante todo el año.

De otra parte, la anualidad de los picos de floración de las poblaciones determina dos comportamientos, uno anual y otro trianual. Al grupo anual pertenece el 92 % de las especies, mientras que en el trianual solamente se encontró *Puya nitida*, que corresponde al porcentaje restante. Finalmente, las variaciones en la estacionalidad de los picos de floración de las poblaciones estudiadas permitieron determinar que ésta se produce para el 85 % de las especies en las épocas secas del año, el 8 % (*Monnina salicifolia*) presenta su pico de floración durante la primera época húmeda del año (entre abril y mayo) y el 7 % restante (*Hypericum mexicanum*) un comportamiento combinado.

A su vez, como se ve en las Figuras 5 y 6, de éste 85 %, el 31 % de las especies incluida *Puya nitida* presentan sus picos de floración en la primera época seca del año de junio a septiembre (Figs. 6a); el 46 % en la segunda época seca del año, de diciembre a marzo (Fig. 6c). El porcentaje restante (Fig. 6d) está constituido por dos especies: *Hypericum graciliforme* que en un año presentó su pico de floración en la segunda época seca del año y en el siguiente

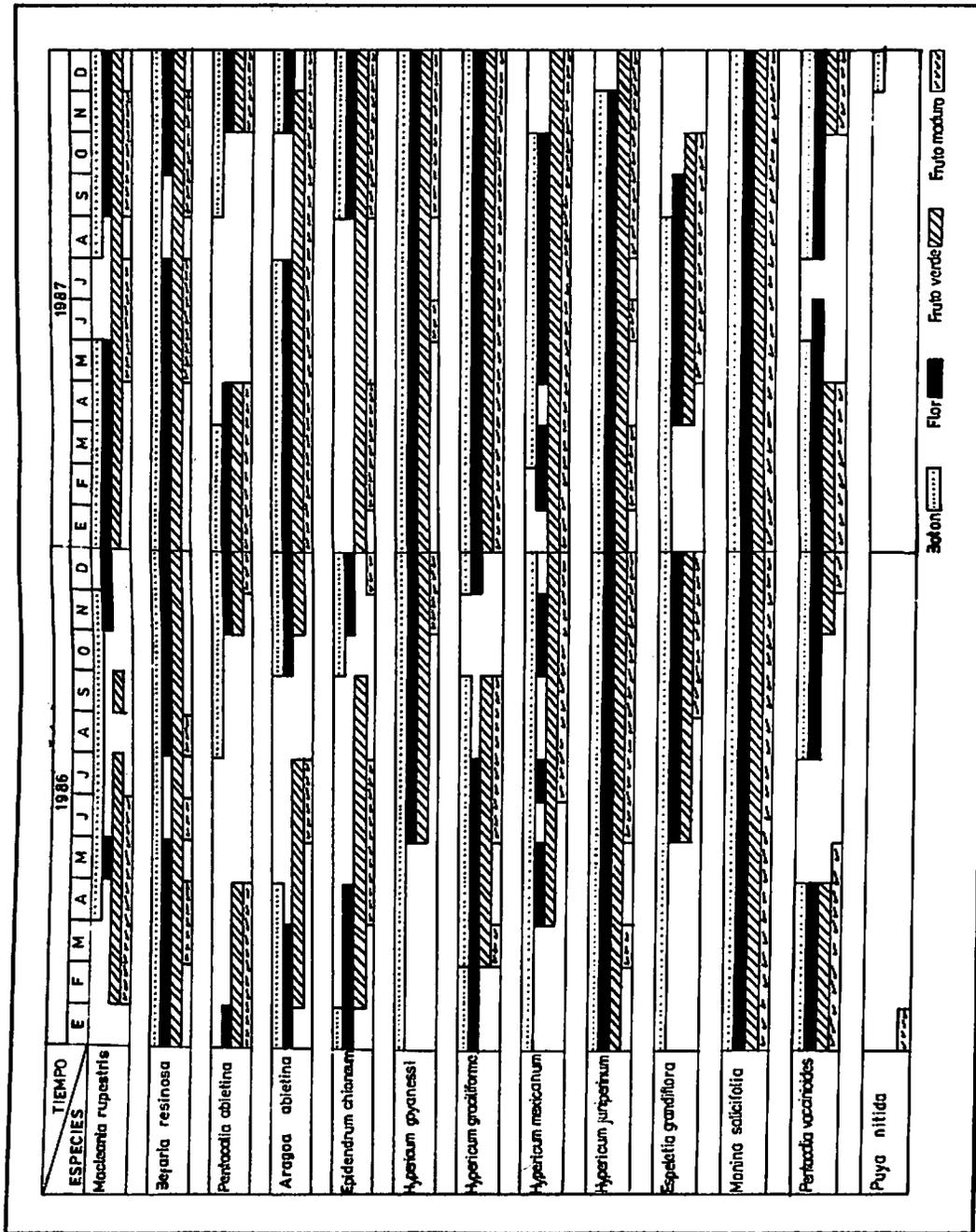


Figura No. 3

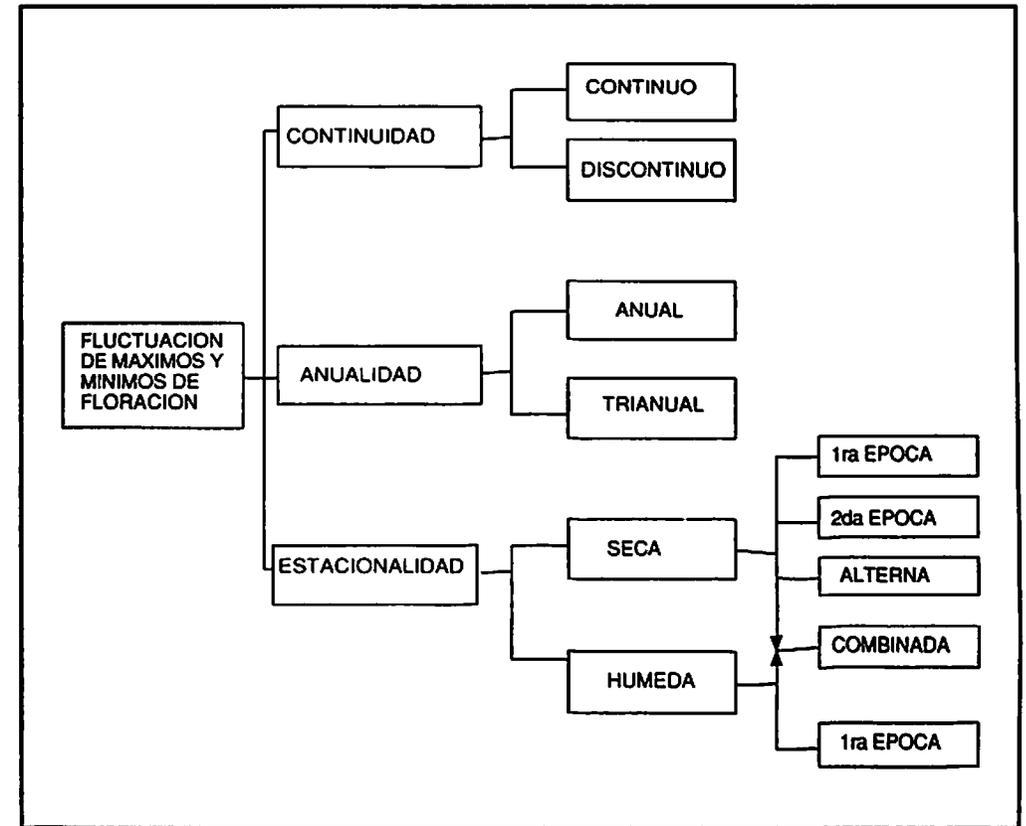


Figura No. 4. Grupos fenológicos formados desde tres aspectos jerárquicos en el tiempo. Continuidad, Anualidad y Estacionalidad

en la primera época seca; e *Hypericum mexicanum* cuya floración fluctúa a lo largo del año presentando picos en épocas diferentes. El comportamiento de estas dos especies es incierto y sería conveniente hacer un seguimiento más prolongado.

En la comunidad

A este nivel la floración es continúa, es decir, no se interrumpe en ninguna época del año. A pesar de este comportamiento, se presentan oscilaciones en el porcentaje de especies florecidas a lo largo del año. El máximo acumulado (cerca de 100 %) ocurre en la segunda época seca (diciembre a marzo) y el mínimo (40 %) en la primera época seca (junio a septiembre). Analizando el porcentaje de especies que presentan picos de floración, encontramos que éstos se concentraron en las épocas secas; sin embargo, el porcentaje más alto se encuentra en la segunda época seca (Fig. 7).

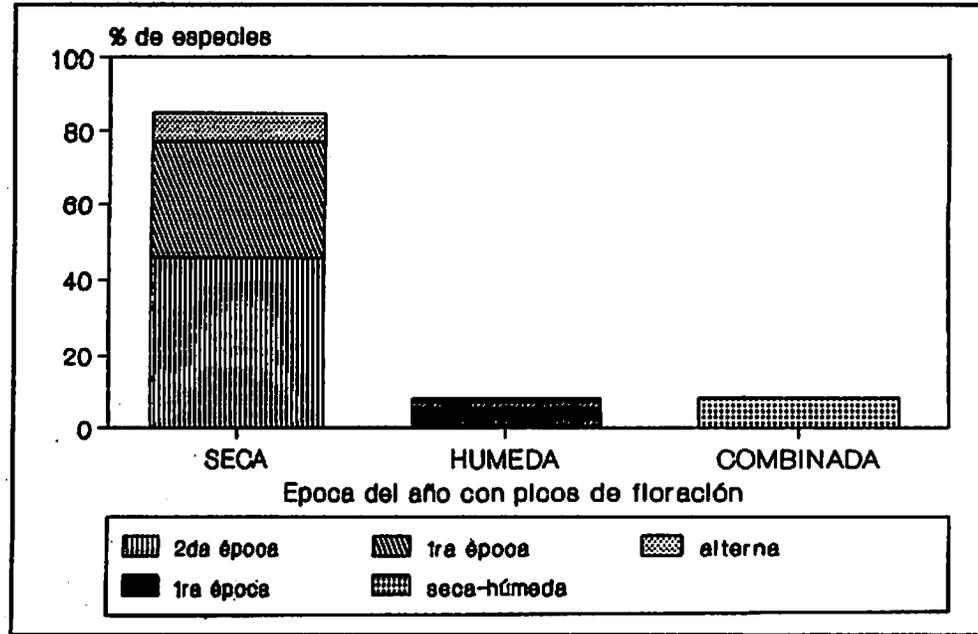


Figura No. 5. Porcentaje de especies que florecen en diferentes épocas del año

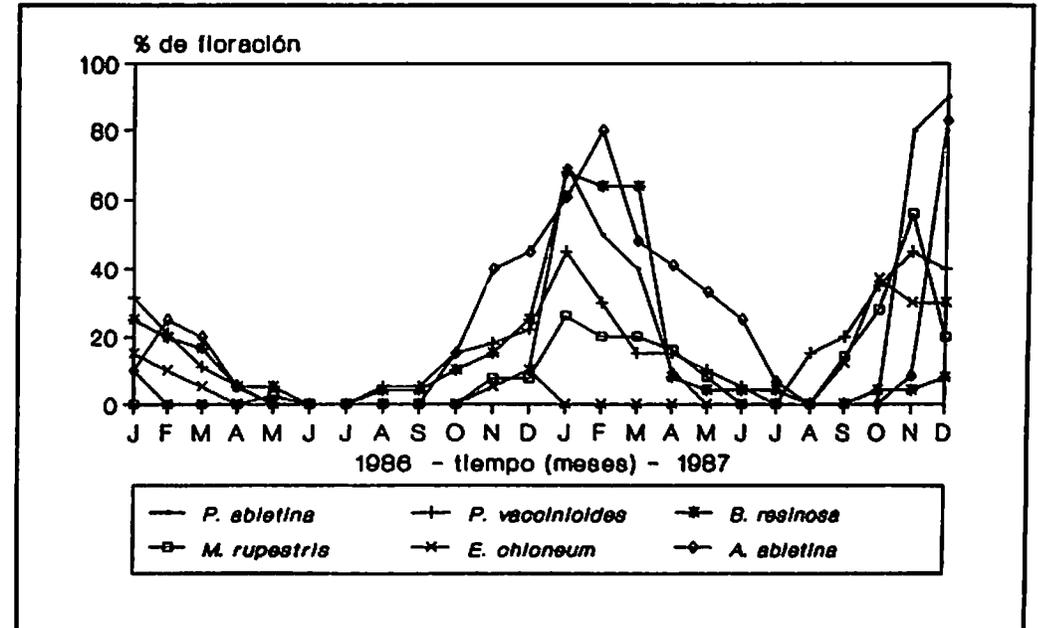


Figura No. 6c. Porcentaje de floración en distinta épocas del año.

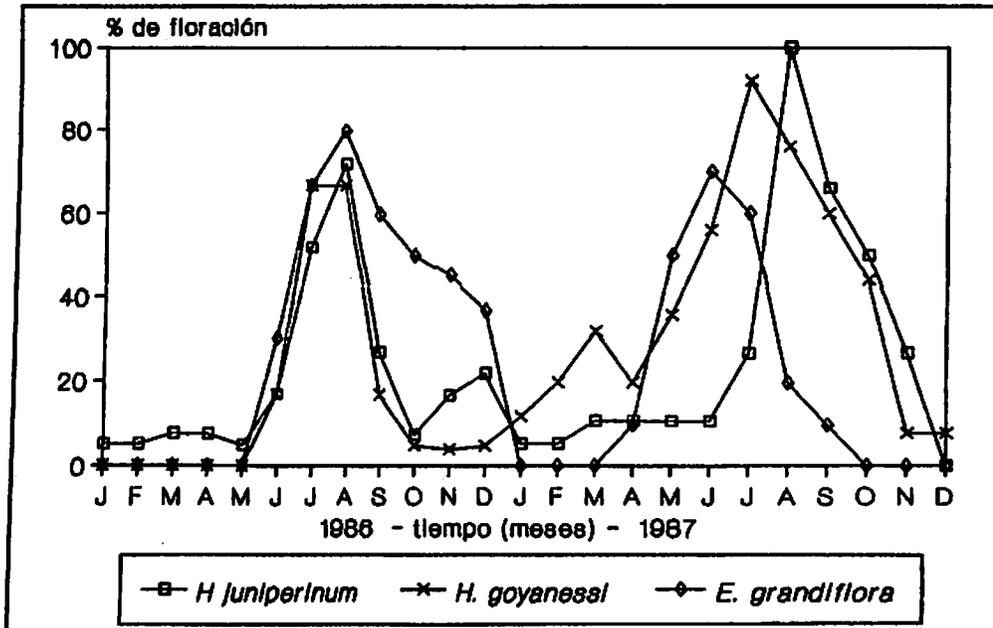


Figura No. 6a. Porcentaje de floración en las diferentes épocas del año.

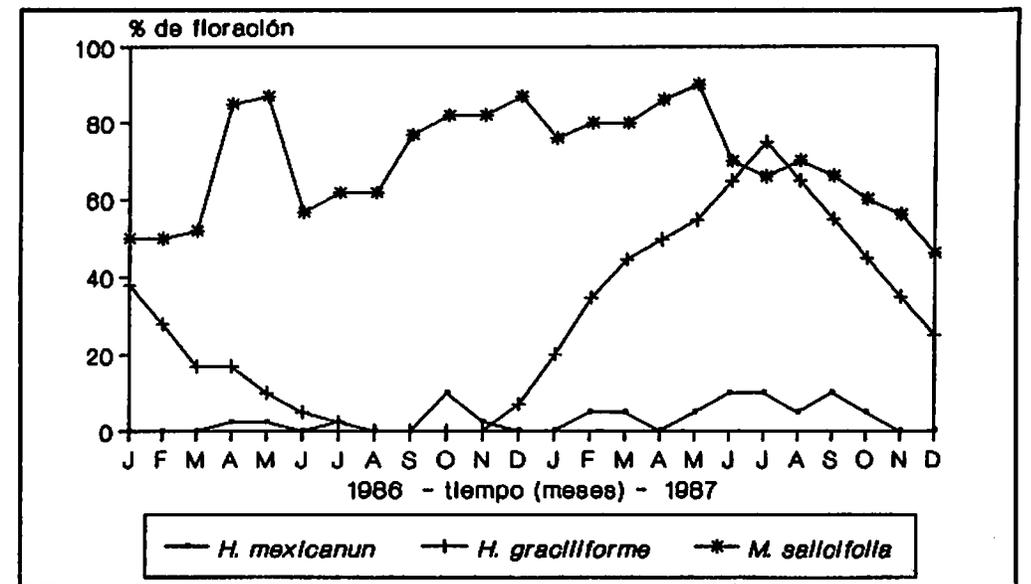


Figura No. 6d. Porcentaje de floración en distintas épocas del año.

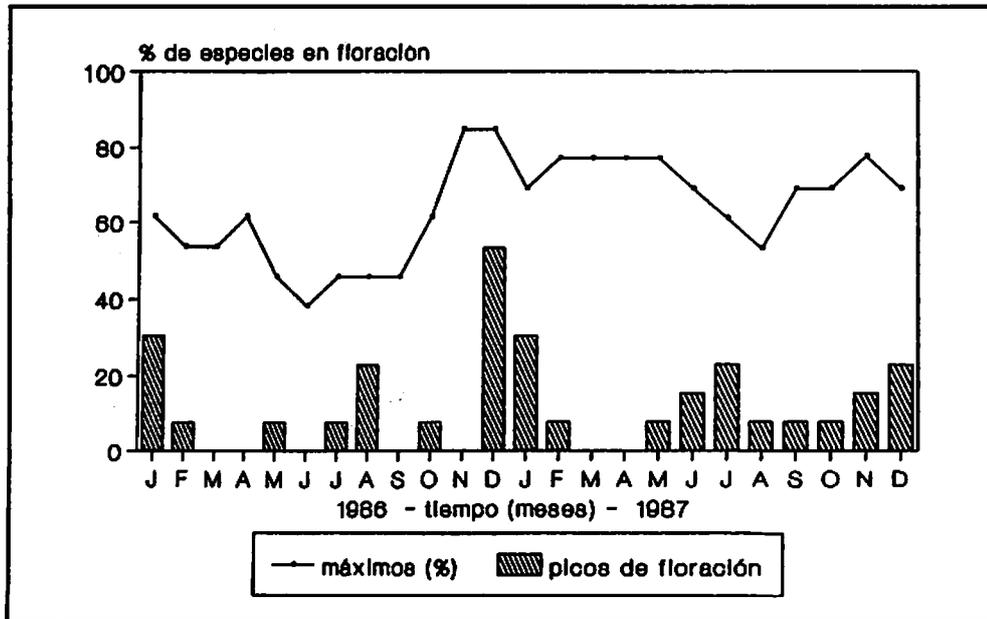


Figura No. 7. Floración a nivel de la comunidad.

FENOLOGIA DE LA FRUCTIFICACION

En las poblaciones

En cuanto a la continuidad, anualidad y estacionalidad de la fructificación, se encontró que el 69 % de las especies tiene comportamiento discontinuo, el 7 % continuo y el 23 % el primer año presentó comportamiento discontinuo y al siguiente continuo (Fig. 8).

Con relación a la anualidad un 92 % de las especies son anuales y el 8 % restante es trianual (*Puya nitida*). Respecto a la estacionalidad no se presentaron grupos que coincidan en determinadas épocas del año, es decir no hay patrones fenológicos definidos.

En la comunidad

La fructificación no se interrumpe en ninguna época del año y el porcentaje de especies fluctúa a lo largo del año con picos en las épocas secas y húmedas; sin embargo, los porcentajes máximos de fructificación tienden hacia la segunda época seca (Fig. 9).

Los resultados de este trabajo demuestran que, en general, las fenofases reproductivas de las especies estudiadas son largas. La duración de la floración por largos períodos de tiempo en hábitats andinos de altura ha sido registrada en Chile por ARROYO *et al.* (1981) y en Venezuela por MONASTERIO (1986). Al

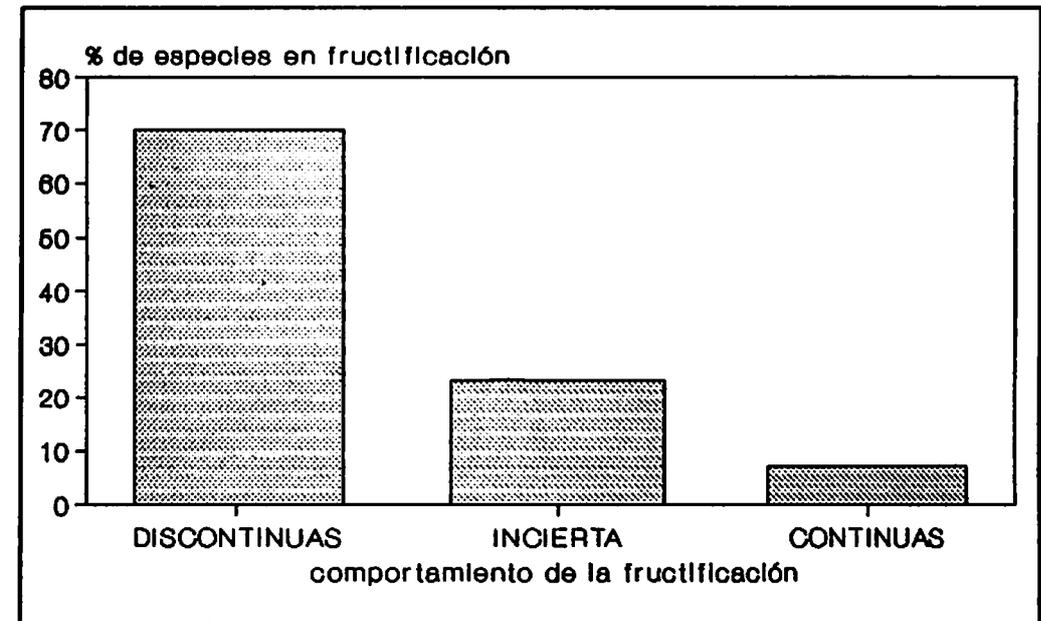


Figura No. 8. Comportamiento de la fructificación a nivel de poblaciones.

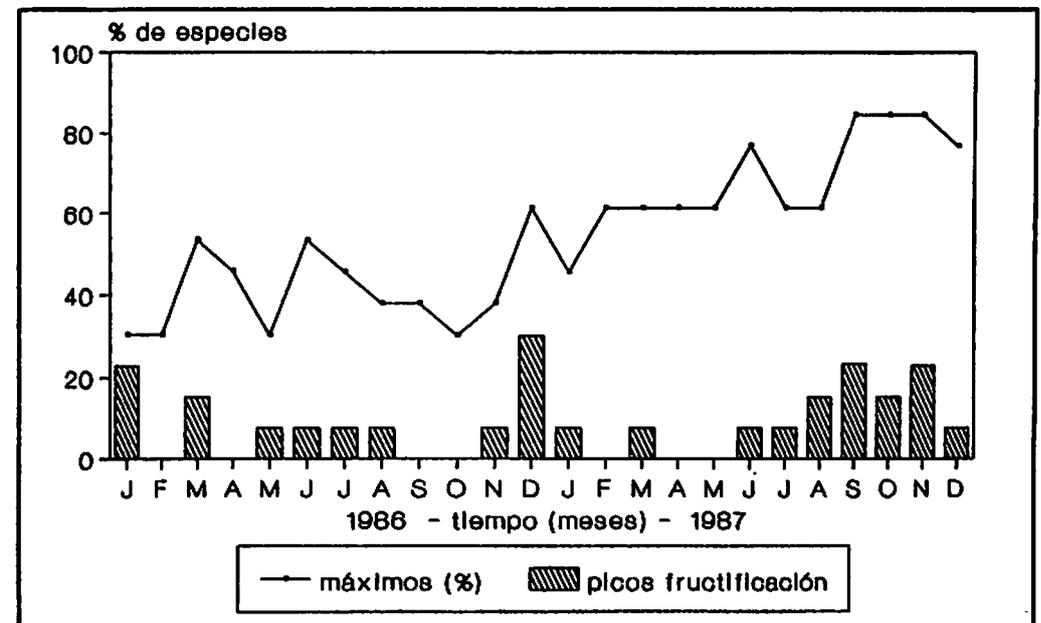


Figura No. 9. Fructificación a nivel de comunidades.

respecto ARROYO *et al.* (1981) proponen como posibles causas por una parte la baja temperatura, la cual puede ocasionar un retardo en la tasa de desarrollo floral, de tal manera que los botones requieren más tiempo para madurar y las flores pueden permanecer abiertas por más tiempo; y por otra parte, la producción de un gran número de flores.

En el páramo de Monserrate encontramos que los factores propuestos por ARROYO *et al.* (1981) se cumplen combinadamente: Las especies producen una gran cantidad de botones que se desarrollan lentamente y así hay una gran cantidad de flores abiertas en un momento dado. Según MONASTERIO (1986), los períodos largos de floración, disminuyen en las poblaciones, el efecto de los azares ambientales (por ejemplo las heladas) y producen una mayor probabilidad de éxito para fases claves del ciclo de vida de las plantas como la polinización.

De otra parte, los altos requerimientos energéticos de reconocidos agentes polinizadores de la flora de las grandes alturas de los Andes como los abejorros (Himenopteros), Lepidopteros, Dipteros y colibríes (CRUDEN, 1972; ARROYO *et al.*, 1982; Berry, 1987) hacen que las fuentes de energía (néctar) deban estar disponibles constantemente en el tiempo (ARROYO, 1987).

La sincronía y la estacionalidad son dos conceptos que hay que tratar en conjunto. La sincronía de la floración entre los individuos de las especies, favorece el intercambio genético y su ocurrencia en las épocas secas asegura el éxito reproductivo de las plantas, ya que tales condiciones climáticas son adecuadas para que las poblaciones de polinizadores puedan cumplir requerimientos de automantenimiento, locomoción (incluyendo el precalentamiento que tienen que realizar algunos grupos como los abejorros del género *Bombus* según HEINRICH, 1975) y reproducción, entre otros.

Por otra parte, el hecho de que un grupo de especies presente sus picos de floración en la primera época seca y el otro en la segunda, implica una anacronía interpoblacional que evitaría la competencia por polinizadores y permitiría una repartición temporal del nicho. Este comportamiento puede tener, según MONASTERIO (1986), un valor adaptativo ya que permite la «utilización» secuencial de las poblaciones de polinizadores, uno de los recursos más limitantes en los ecosistemas de altura (Tabla 2).

El análisis del balance hídrico muestra que hay un marcado déficit en la segunda época seca del año (Fig. 2), luego las plantas deben poseer mecanismos elaborados para aprovechar los recursos hídricos en las épocas de mayor precipitación, y conformar su estructura reproductiva que finalmente se expresa con una floración estacional en las épocas secas del año.

Todas las estrategias y mecanismos antes discutidos y muchos de ellos desconocidos van encaminados a garantizar la progenie (éxito reproductivo). Es así, como podemos destacar dentro de la fructificación, la gran cantidad de semillas que se presentan por fruto en las especies estudiadas, y la dispersión

Tabla No. 2. Especies estudiadas y algunas características ecológicas reproductivas

FAMILIA	ESPECIE	PICOS DE FLORACION	POLINIZAC	DISPERSION	
				FRUTO	DISPERSOR
Hypericaceae	<i>Hypericum mexicanum</i>	I	Insectos	Capsulas	Viento
	<i>Hypericum juniperum</i>	S-1	Insectos	Capsulas	Viento
	<i>Hypericum goyanense</i>	S-1	Insectos	Capsulas	Viento
	<i>Hypericum gracilliforme</i>	S-1/S-2	Insectos	Capsulas	Viento
Compositae	<i>Espeletia grandiflora</i>	S-1	Insectos	Aquenos	Viento/aves
	<i>Pentacalla abietina</i>	S-2	Insectos	Aquenos	Viento
	<i>Pentacalla vaccinioides</i>	S-2	Insectos	Aquenos	Viento
Ericaceae	<i>Befaria resinosa</i>	S-2	Colibríes	Bayas	Aves
	<i>Macleania rupestris</i>	S-2	Colibríes	Bayas	Aves
Pollgalaceae	<i>Monina salicifolia</i>	H-1	Insectos ?	Drupas	Aves ?
Orchidaceae	<i>Epidendrum chioneum</i>	S-2	Insectos ?	Capsulas	Viento
Scrophulariaceae	<i>Aragoa cupressina</i>	S-2	Insectos	Capsulas	Viento
Bromellaceae	<i>Puya nitida</i>	S-1	Colibríes	Capsulas	Viento

anemócora de la mayoría de estas que parece ser una característica común en la flora de las tierras altas andinas, según SIMPSON (1990). Este elevado número de semillas puede estar asociado con las difíciles condiciones de germinación en el páramo.

La conformación continua del banco de semillas debida a la amplia duración de la fructificación en la comunidad, representaría una respuesta análoga a la de la floración, en el sentido de minimizar el efecto de las condiciones ambientales drásticas y garantizar que en épocas favorables de lluvia las semillas puedan germinar.

El banco de semillas y ciertas estrategias de regeneración vegetativa como los encontrados en *Epidendrum chioneum* y *Befaria resinosa* (crecimiento cespitoso, rizomas), en *Macleania rupestris* (formación de tuberculoides, entre otros), permitirían la conformación de los llamados cordones de *Ericáceas* y posiblemente de las diferentes asociaciones y comunidades de plantas consideradas por VARGAS & ZULUAGA (1981).

CONCLUSIONES

Las fenofases reproductivas son eventos de larga duración superando en promedio los cuatro meses. La fase más prolongada es la de preantesis y la más corta es la de frutos maduros.

Para la mayoría de las especies las fenofases reproductivas se repiten año tras año, excepto para *Puya nitida* en la cual ocurren cada tres años, tal como se comprobó en observaciones posteriores.

Al interior de las poblaciones la floración es sincrónica, pero dentro de la comunidad de páramo es anacrónica.

El comportamiento de floración que predomina al interior de las poblaciones es el discontinuo con el 69% de las especies, el restante 31% presenta flores abiertas durante todo el año.

La floración es anual para el 92% de las especies; sin embargo, las variaciones en la estacionalidad de los picos de floración de las poblaciones estudiadas permitieron determinar que esta se produce para el 85% de las especies en las épocas secas del año, de las cuales el 46% florece en la segunda época seca del año, de diciembre a marzo.

En la comunidad de páramo la floración es continua, es decir, no se interrumpe en ninguna época del año.

La fructificación coincide con la floración en su patrón anual. En la comunidad ésta es continua y el porcentaje de especies fluctúa a lo largo del año con picos en las épocas secas y húmedas; sin embargo, los porcentajes máximos de fructificación tienden hacia la segunda época seca.

Respecto a la estacionalidad de la fructificación, no se presentaron grupos que coincidan en determinadas épocas del año, es decir no hay patrones fenológicos claros.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo hace parte del Programa «Estudio Ecológico Comparativo del Páramo y del Bosque Alto Andino» dirigido por los Doctores Luis Eduardo Mora-Osejo, de la Universidad Nacional de Colombia, y Helmut Sturm, de la Universidad de Hildesheim, Alemania. Agradecemos al doctor L.E. Mora-Osejo, por su constante ayuda, al profesor Favio González del Instituto de Ciencias Naturales, por la determinación del material botánico y las correcciones al manuscrito, al biólogo Hernando Arenas por su apoyo y sugerencias. A Hugo López y Pedro Sánchez por su colaboración.

BIBLIOGRAFIA

- ARENAS, H. 1988. Producción y descomposición de hojarasca en un bosque nativo y un bosque de *Eucalyptus* en la región de Monserrate. Trabajo de Grado. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- ARROYO, M. K., J. ARMESTO & C. VILLAGRAN. 1981. Plant phenological patterns in the high Andean Cordillera of Central Chile. *J. Ecol.* 69: 205-223.
- ARROYO, M. K., R. PRIMACK & J. ARMESTO. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. 1. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *Amer. J. Bot.* 69: 82-97.
- ARROYO, M. K., F. SQUEO & D. LANFRANCO. 1987. Polinización biótica en los Andes de Chile: Avances hacia una síntesis. *Anales IV Congreso Latinoamericano de Botánica*, 2: 55-76.
- BERRY, P. E. 1987. Los sistemas reproductivos y mecanismos de polinización del género *Espeletia* en los páramos venezolanos. *Anales IV Congreso Latinoamericano de Botánica*, 2: 25-33.

- CRUDEN, R. W. 1972. Pollinators in high-elevation ecosystems: Effectiveness of birds and bees. *Science*, 176: 1439-1440.
- DIAZ, L. & M. MENDOZA. 1989. Flujo de Biogeoelementos en un ecosistema de bosque alto-andino. Trabajo de Grado, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- FOURNIER, L. A. 1978. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas de árboles. *Cespedesia*, Suplemento 2:21-23.
- FOURNIER, L. A. & C. CHARPANTIER. 1978. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. *Cespedesia*, Suplemento 2:13-20.
- GARCIA, M. R. 1987. La edafofauna del bosque alto-andino en la región de Monserrate. Trabajo de grado, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- HEINRICH, B. 1975. Energetics of pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6:139-170.
- JAIMES, V. & D. RIVERA. 1990. Banco de semillas y tendencias en la regeneración natural de un bosque alto-andino en la región de Monserrate. Trabajo de Grado, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- MALAGON, Z. 1988. Estimación de algunos parámetros poblacionales de la fauna de pequeños mamíferos de la región de Monserrate. Trabajo de Grado, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- MONASTERIO, M. 1986. Adaptive strategies of *Espeletia* in the Andean desert paramo. In: F. Vuilleumier & M. Monasterio (Eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*, Oxford University Press, Oxford, pp: 49-80.
- RATHCKE, B. & E. P. LACEY. 1985. Phenological Patterns of Terrestrial Plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16:179-214.
- SALAMANCA, N. 1988. Contribución al conocimiento de la edafofauna de páramo de Monserrate, sector Hacienda Santa Bárbara, Cundinamarca. Trabajo de grado, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- SANCHEZ, A. & C. LOPEZ. 1989. Contribución al conocimiento de los sistemas radicales de especies de biotipo diferente localizadas en el páramo del granizo (N.E. del Cerro de Monserrate, Bogotá). Trabajo de Grado, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- SARMIENTO, G. & M. MONASTERIO. 1983. Life forms and phenology. In: F. Bourliere (Ed.), *Tropical Savannas*, Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, pp:79-108.
- SIMPSON, B. B. & C. A. TODZIA. 1990. Patterns and Processes in the Development of the High Andean Flora. *Amer. J. Bot.* 77: 1419-1432.
- STURM, H. & O. RANGEL. 1985. Ecología de los páramos andinos: Una visión preliminar integrada. Instituto de Ciencias Naturales, Biblioteca José Jerónimo Triana, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 292 pp.
- VARGAS, O. & S. ZULOAGA. 1981. Contribución al estudio fitoecológico de la región de Monserrate. Trabajo de Grado, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- VENEGAS, L. 1978. Metodología para observaciones fenológicas *Cespedesia*, Suplemento 2: 13-20.

Estimación de la productividad primaria de *Espeletia grandiflora* H & B y *Pinus patula* Schl & Cham en el páramo "El Granizo", Cundinamarca, Colombia¹

Myrlam L. Hernández C. *
Miguel A. Murcia R. *

RESUMEN

Se estimó la productividad primaria de una especie propia de páramo, Espeletia grandiflora H & B y una especie foránea, Pinus patula Schl & Cham. Para ello, se emplearon las mediciones de caída de hojarasca, descomposición e incremento de volumen del tronco y el área foliar, para Pinus patula y Espeletia grandiflora, respectivamente. Además, se evaluó la influencia de los factores ambientales (climáticos y edáficos) sobre los diferentes procesos. Se determinó la artropofauna asociada al proceso de descomposición para cada una de las especies mencionadas.

Los resultados obtenidos indican una mayor productividad primaria neta, al igual que un mayor porcentaje de descomposición para la especie foránea. No obstante, la producción neta (productividad primaria neta menos la descomposición) es superior en la especie nativa, lo que aunado a la capacidad de reten-

* Bióloga Universidad Nacional de Colombia. A.A. 21376.

¹ Trabajo de Tesis dirigido por el profesor Dr. Luis Eduardo Mora-Osejo. Universidad Nacional de Colombia y el Profesor Helmut Sturm Universidad de Hildeshesmm, Alemania. A.A. 56972 Santafé de Bogotá.

ción de nutrientes en los diferentes estadios de las hojas, muestra la mayor adaptación de Espeletia grandiflora al sistema.

INTRODUCCION

La producción es esencialmente un proceso fisiológico, que conduce a la síntesis de la materia orgánica y se encuentra regulada por una serie de factores como la precipitación, la temperatura y el ciclaje de nutrientes.

La caída de hojarasca ha sido utilizada como una medida indirecta de la productividad primaria neta unida al conocimiento de las tasas de descomposición y el incremento de biomasa, permite visualizar las estrategias de las especies para el reciclaje de los nutrientes y cuantificar el material que se acumula en los diferentes sistemas.

El conocimiento de las tasas de productividad primaria en ecosistemas tropicales es fragmentario; los datos disponibles son relativamente escasos y pertenecen a zonas muy diversas.

En el presente trabajo se determinó la caída de hojarasca, la tasa de descomposición, la influencia de los factores ambientales y edáficos sobre estos procesos, con el fin de estimar la productividad primaria neta de *Espeletia grandiflora* H & B y *Pinus patula* Schl & Cham., en el páramo El Granizo, Región de Monserrate.

METODOLOGIA

Selección de los sitios

Se seleccionaron dos sitios, uno en un cultivo de *Pinus patula* (páramo intervenido) y el otro, en una área con predominio de *Espeletia grandiflora* (páramo). En el primer sitio, y con fines comparativos, se establecieron dos zonas, la primera con pendiente alta (aprox. 50%) y la segunda con pendiente baja (10-15%). El estudio se inició en septiembre de 1990 y concluyó en febrero de 1992.

Clima

Se contó con la estación instalada por el Programa, la cual se encuentra ubicada a 3200 m.s.n.m. Se tuvieron en cuenta: temperatura, humedad relativa, precipitación, vientos y radiación; estos parámetros fueron evaluados diariamente, durante el período de muestreo.

Suelos

Para el análisis de las muestras de suelo se tuvieron en cuenta las diferencias observadas en los procesos de caída de hojarasca y descomposición. Se tomaron muestras para los primeros 20 cm de profundidad, nueve en el área de *Pinus patula* y nueve en el área de *Espeletia grandiflora*.

A cada muestra se le determinó: textura, pH, capacidad de intercambio catiónico, carbono orgánico, macronutrientes y micronutrientes, retención de humedad y conductividad hidráulica.

Los análisis se llevaron a cabo según la metodología establecida en el Laboratorio de Suelos del Instituto Geográfico Agustín Codazzi en dicha institución.

Análisis foliar

Se determinaron macronutrientes y micronutrientes de cuatro muestras vegetales de *Pinus patula* (hojas verdes, hojas amarillas, hojarasca recién caída y hojas necrosadas) y dos de *Espeletia grandiflora* (hojas verdes y hojas necrosadas).

Caída de hojarasca

Para *Pinus patula* se colocaron 36 colectores de hojarasca en la zona de pendiente alta (zona 1) y 12 colectores en la zona de pendiente baja (zona 2), a una distancia de 18 m entre ellos. El área por colector fue de 0.2 m². La colección del material se llevó a cabo cada 14 días, durante un año (enero de 1991-febrero de 1992). La hojarasca se secó a 105°C hasta peso constante y se determinó el peso seco de hojas, estructuras reproductivas y otros elementos (corteza principalmente).

En *Espeletia grandiflora* se contó el número de hojas que iban muriendo a través del tiempo, al finalizar el año se determinó el número total de hojas muertas y el peso seco de las mismas.

Descomposición

Para estudiar este proceso, se utilizó el método propuesto por la UNESCO/CIFCA (1980). El procedimiento consistió en colocar un peso conocido de hojas en bolsas de malla plástica de 20 x 20 cm.

Las bolsas de descomposición para *Pinus patula* se colocaron sobre la capa de hojarasca y las de *Espeletia grandiflora* se instalaron alrededor de la necromasa. Se llevaron a cabo dos ensayos con el fin de evaluar la participación de los organismos en la descomposición. En el primero, se utilizaron 250 bolsas por especie, con ojo de malla de 1 mm y orificios de 10 mm en la cara superior, que permitían el ingreso de microorganismos e invertebrados en general; este ensayo se inició en la transición de la época seca-húmeda (enero 1991). Para el segundo ensayo se utilizaron bolsas de iguales características a las anteriores y adicionalmente se usaron bolsas con un ojo de malla inferior a 0.02 mm, carentes de orificios, que permitían únicamente el ingreso de microorganismos. En este ensayo se utilizaron 100 bolsas de cada tipo por especie.

Las bolsas se colectaron cada catorce días, recogiendo en promedio, ocho bolsas por especie para el primer ensayo y seis bolsas de cada tipo por especie para el segundo ensayo. De ellas, se separó y recolectó la artropofauna presente para su posterior identificación. El material se secó a 70°C hasta peso constante, para determinar la pérdida de materia orgánica.

Incremento de biomasa en *Pinus patula*

Teniendo en cuenta que *Pinus patula* es una especie comercial y que su mayor importancia radica en la obtención de madera, se hizo énfasis en las medi-

ciones de DAP, y con el coeficiente mórfo y la densidad de la especie, se determinó el incremento de volumen del tronco y el peso seco. Además, se tomaron los datos de altura total y cobertura de cada individuo.

Incremento de biomasa en Espeletia grandiflora

Para esta especie, se tuvo en cuenta que la mayor acumulación ocurre en la parte aérea, con un 96.6% del total (MONASTERIO, 1986), razón por la cual se hizo énfasis en el número de hojas, la correlación entre área foliar y el peso seco, como un mecanismo para estimar el incremento de biomasa de la parte aérea. Adicionalmente, se determinó la altura total, la altura de la quema, la cobertura, el diámetro de la roseta y la altura de la necromasa en pie.

PRODUCTIVIDAD PRIMARIA NETA

Pinus patula

En *Pinus patula*, se utilizó la metodología propuesta por TANNER, en la cual:

$$PPN = IB \text{ madera} + C H + F$$

C H : caída de hojarasca = Incremento en biomasa foliar

F : folivoría (inexistente en esta especie)

Espeletia grandiflora

$$PPN = IB \text{ foliar}$$

Ya que tanto folivoría, como material vegetal, se pueden considerar como existentes.

RESULTADOS Y DISCUSION

Suelos

Los resultados físico-químicos (Tabla 1) no muestran diferencias apreciables entre la zona de *Pinus patula* y la de *Espeletia grandiflora*.

En la zona de estudio los suelos ácidos, con la consecuente acumulación de materia orgánica y la disminución en los procesos de mineralización y humificación; igualmente, se produce al aumento en el contenido de aluminio de cambio y deficiencias en calcio y magnesio; estos resultados coinciden con lo reportado por FASSBENDER, 1975.

Las diferencias encontradas en la cantidad de materia orgánica (C/N) para los suelos de las dos especies pueden ser atribuidas a la topografía, la cual afecta la distribución del humus y aireación. El IGAC, 1990, reporta que en las depresiones suaves existe una mayor cantidad de materia orgánica con relación

Tabla No. 1. Resultados físico-químicos de las muestras de suelo (promedio de nueve muestras).

FACTOR	<i>Pinus patula</i>	<i>Espeletia grandiflora</i>
% Arena	73.0	71.0
% Limo	19.0	25.0
% Arcilla	8.0	4.0
pH	4.0	4.0
CCC	55.7	67.4
Ca (meq/100g)	0.4	1.0
Mg (meq/100g)	0.2	0.4
K (meq/100g)	0.4	0.3
Na (meq/100g)	0.2	0.4
% C	15.2	22.0
% N	1.0	1.8
C/N	16.3	12.6
P (ppm)	8.	9.0
Al (meq/100g)	10.0	9.8
Mn (meq/100g)	0.5	0.2
Fe (meq/100g)	262.7	340.3
Zn (meq/100g)	0.5	0.9
Cu (meq/100g)	0.7	0.8

a áreas con pendientes pronunciadas, lo que explica la mayor proporción de materia orgánica en los suelos de *Espeletia grandiflora* con relación a los suelos de *Pinus patula*, al igual que la mayor humedad de los mismos, ya que la materia orgánica aumenta la retención de agua.

Análisis foliar

La disminución en el contenido de los macronutrientes, en las hojas a punto de caer de *Pinus patula* se atribuye a la translocación de los mismos hacia las hojas verdes (Tabla 2). Los porcentajes de translocación encontrados fueron: Ca 3.6%, Mg 27.3%, P 66.7% y N 61.7%. Estos valores concuerdan con los reportados por SARMIENTO (1984), quien señala que el calcio no desempeña un papel activo en el crecimiento y la asimilación fotosintética, como si es el caso del N, P y K, para los cuales, los valores de translocación siempre son elevados. (Tabla 2).

La acumulación de los elementos en las hojas necrosadas posiblemente está asociada a: inmovilización de los mismos por parte de los microorganismos, a ingreso por fuentes externas al propio sustrato y/o a lixiviación de iones, como lo reportan NYE (1961) citado por BABBAR y EWEL (1972).

Tabla No. 2. Contenido de nutrientes en las hojas

TIPO DE HOJA	Ca	Mg	K	P	N	Mn	Fe	Zn	Cu
(meq/100 g)									
1 Hojas verdes	0.83	0.10	0.45	0.06	1.49	285	58	32	5.5
2 Hojas amarillas	0.69	0.09	0.40	0.06	0.97	165	77	30	7.0
3 Hojarasca	0.80	0.08	0.03	0.02	0.57	110	109	29	6.3
4 Necromasa	0.84	0.04	0.04	0.04	0.91	97	250	36	3.0
5 Hojas verdes	0.87	0.18	1.39	0.03	0.79	145	123	20	1.8
6 Necromasa	1.10	0.17	0.03	0.01	0.42	122	492	32	1.3

1-4 Muestras de *Pinus patula*

5-6 Muestras de *Espeletia grandiflora*

La concentración de elementos en las hojas amarillas fue inferior a la concentración de las hojas verdes, lo cual, indica deficiencia de nutrientes en ellas, no obstante se mantienen adheridas a la planta (Tabla 2).

Para *Espeletia grandiflora*, la translocación de Mg, K, P y N, con valores de 56.6%, 71.9%, 66.7% y 46.8%, respectivamente, desde las hojas senescentes hacia la biomasa y la acumulación de Ca confirman las observaciones realizadas por MONASTERIO (citado por SARMIENTO, 1984), para *Espeletia moritziana* y *E. floccosa*, en las que se encontró que el contenido de estos elementos disminuye a lo largo del ciclo de vida de las hojas.

A pesar de que la mayoría de los macronutrientes son poco móviles, existe una translocación de los mismos desde las hojas a punto de caer hacia las hojas vivas; el único elemento que se acumuló en la necromasa de *Pinus patula* fue el Fe (Tabla 2). Los niveles encontrados para estos elementos en los diferentes estadios de las hojas son considerados como óptimos para el desarrollo adecuado de las especies.

En la necromasa de *Espeletia grandiflora* se presentó acumulación de Fe y Zn y translocación de Cu y Mn hacia las hojas vivas.

Al comparar las dos especies se hace evidente la ventaja de *Espeletia grandiflora* con respecto a *Pinus patula*, debido a que mantiene la necromasa adherida a su tronco, facilitando así el reciclado de nutrientes y utilizando los mismos indefinidamente, lo cual, unido a su capacidad de retención de agua en la médula permite definirla como una especie "autárquica".

Estos resultados indican que las especies típicas de suelos considerados pobres, como es el caso de los páramos, utilizan mecanismos que les evitan la pérdida de nutrientes.

Caída de Hojarasca en *Pinus patula*

La caída de hojarasca (hojas, estructuras reproductivas y corteza) se caracterizó por ser continua a lo largo del año, aunque con un comportamiento bimo-

dal. Para hojas y estructuras reproductivas; los valores máximos se presentaron en marzo y noviembre y los mínimos, en febrero y julio. La hojarasca total (Figura 1), presentó un comportamiento similar pero los valores máximos ocurrieron en abril y diciembre y los mínimos, en febrero y agosto.

El comportamiento de la caída de hojarasca difiere del encontrado por ARENAS (1988) para un bosque de *Weinmannia tomentosa* y *Drymis granadensis* y un bosque de *Eucalyptus globulus* en la misma región, quien reporta un comportamiento tetramodal para ambos bosques; además, la caída de hojarasca en la plantación de *Pinus patula* es aproximadamente 1 Tn/ha/año superior a la de aquellos bosques.

La caída de hojas en *Pinus patula* presenta una relación de 5:1 con respecto a las especies características del bosque (*Weinmannia tomentosa* y *Drymis granadensis*) lo cual está asociado a la densidad de siembra (2887 ind/ha) que supera ampliamente a la de las especies nativas.

Los dos picos máximos observados de caída de estructuras reproductivas, coinciden con las épocas de mayor porcentaje de estróbilos maduros.

Dentro de la hojarasca total, las hojas representaron el 39.5%, la corteza el 8.4% y las estructuras reproductivas el 2.1%.

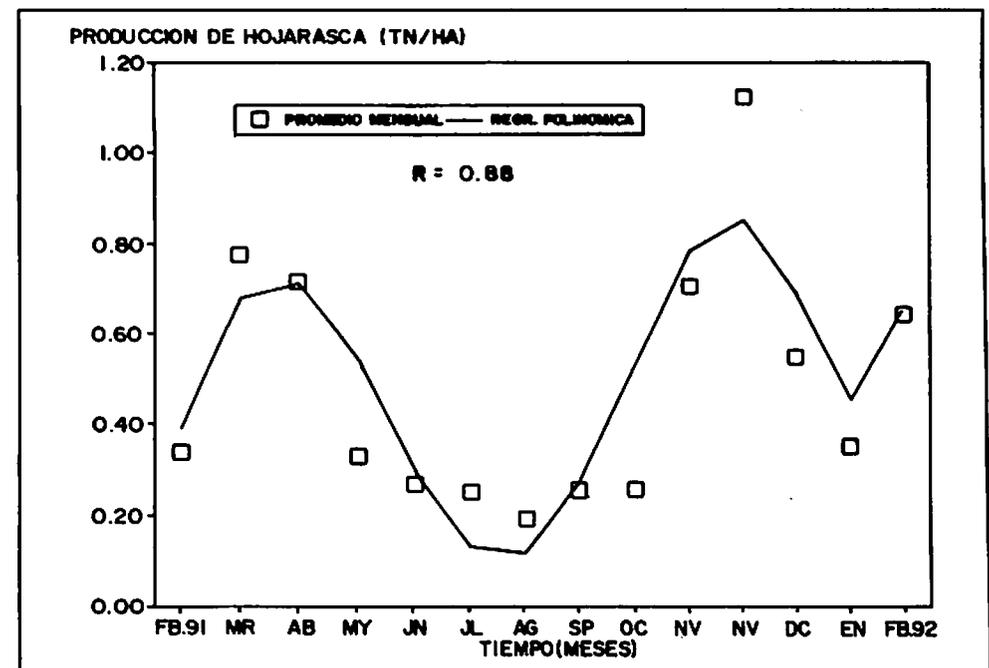


Figura No. 1. Comportamiento de la caída de hojarasca en una plantación de *Pinus patula*.

La caída de hojarasca está relacionada directamente con la biomasa de los individuos; es por ello que la zona con individuos de mayor porte y por ende mayor biomasa, presentó la mayor caída de hojarasca. Esta caída corresponde al 20-30% de la productividad primaria neta (MARGALEF, 1981).

La caída acumulada de hojarasca (Figura 2) presentó un comportamiento lineal. Con base en las ecuaciones obtenidas, se calcularon los intervalos de caída de hojarasca para un año, con un nivel de confianza del 95%:

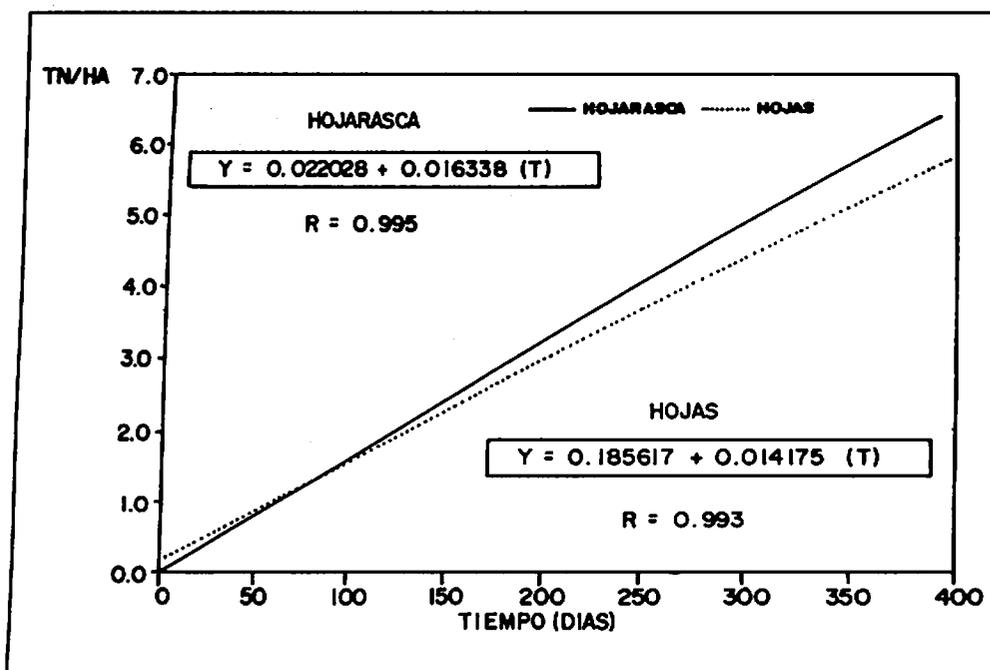


Figura No. 2. Caída de hojarasca y hojas acumulada en una plantación de *Pinus patula*.

	Valor Mínimo Tn/Ha/año	Valor Máximo Tn/Ha/año
Hojas	5.3593	5.3599
Estructuras reproductivas	0.127551135	0.127551136
Hojarasca total	5.985465	5.985812

Las pruebas de correlación llevadas a cabo, mostraron que la caída de hojarasca presenta mayor asociación con la temperatura, la humedad relativa mínima, la precipitación y la radiación.

La mayor caída de hojarasca se presentó en los meses de mayor precipitación.

La lluvia parece ejercer un efecto mecánico, que aunado a las fluctuaciones de temperatura y humedad relativa durante el día, ocasiona la caída de las hojas y la hojarasca en general.

El viento mostró una correlación negativa, lo que puede estar indicando que éste es un factor que está actuando desfasado en el tiempo, es decir, el viento de un período influye en la caída de hojarasca del siguiente, al ocasionar la reducción en la capacidad de sostén de la hoja sobre la rama. El viento no presentó diferencias apreciables en su velocidad; a través del período de estudio.

Se encontró que los elementos que presentaron una mayor correlación con la caída de hojas total, fueron los que se encontraban en concentraciones bajas a muy bajas en el suelo (Mn, Ca, Mg) (Tabla 3), hecho que estaría indicando que con el proceso de caída de hojarasca, estos elementos están siendo incorporados al suelo, resaltando la caída de hojas como fuente de nutrientes.

Los altos valores de correlación encontrados entre los nutrientes y la caída de estructuras reproductivas, señalan la importancia de éstas como órganos almacenadores y principales responsables de la proporción de nutrientes que pue-

Tabla No. 3. Coeficiente de correlación encontrados entre los parámetros edáficos y los diferentes procesos estudiados.

Variable	<i>Pinus patula</i>				<i>Espeletia grandiflora</i>
	Caída hojas	Caída E. reprod.	Caída hojarasca	Descomp.	Descomp.
pH	0.02 E	-0.66 LG	0.032 L	-0.28 E	0.72 L
CCC	-0.29 LG	0.65 P	0.06 E	0.10 L	0.02 L
Bases Total	0.04 L	0.59 P	0.52 P	-0.18 LG	-0.56 LG
Ca	0.56 LG	0.64 L	0.67 L	-0.10 LG	-0.61 P
Mg	0.45 L	0.72 L	0.56 L	-0.02 L	-0.89 LG
K	0.25 P	0.41 P	0.27 P	-0.10 L	-0.24 LG
Na	0.23 L	0.80 P	0.25 L	-0.25 L	-0.23 P
% C	0.17 E	0.52 P	0.15 E	-0.17 L	-0.15 L
% N	0.07 L	0.64 P	-0.08 LG	0.04 L	-0.27 L
C/N	0.36 P	0.44 LG	0.32 P	0.42 L	
P	0.28 L	-0.64 P	0.30 LG	0.00	-0.64 L
Al	0.06 L	0.68 P	0.02 E	0.21 L	0.40 L
Mn	0.68 P	0.54 L	0.73 P	-0.13 L	0.02
Fe	0.26 P	-0.57 L	0.30 P	-0.11 E	-0.31 E
Zn	0.06 L	0.16 L	0.05 LG	0.19 LG	-0.11 L
Cu	0.27 L	0.27 L	-0.26 L	0.13 L	-0.35 LG

den ser incorporados en un momento determinado a la hojarasca y/o al suelo. Este fenómeno debe ser corroborado mediante el análisis de nutrientes de estas estructuras.

Incremento de necromasa en *Espeletia grandiflora*

Este incremento fue continuo a través del tiempo, lo que estaría indicando que la muerte de las hojas responde tanto a características medioambientales como fisiológicas. El incremento de necromasa fue de 1.678 Tn/Ha/año en promedio, dentro de un intervalo de 0.714611 Tn/Ha/año, con un nivel de confianza del 95%.

L: regresión lineal

LG: regresión logarítmica

P: regresión potencial

E: regresión exponencial

DESCOMPOSICION

Pinus patula

La descomposición presentó un comportamiento de tipo exponencial ($Y = bo + e^{bx}$), la tasa de descomposición fue de 1.37×10^{-3} Tn/Ha/año y el porcentaje de descomposición estuvo entre 39.69 % y 54.01 % al año (Figura 3).

Estos porcentajes de descomposición son semejantes a los reportados por ARENAS (1988) para un bosque nativo y un bosque de *Eucalyptus* en la zona, encontró que el porcentaje de descomposición estaba entre 35.03 % y 47.95 %.

Los valores de descomposición de *Pinus patula* son inferiores a los reportados para un bosque nativo montano andino en Venezuela, con un porcentaje de descomposición del 72 % al año y un comportamiento lineal de la misma (FASBENDER, 1981).

No hubo una correlación alta entre los factores químicos del suelo y la descomposición (Tabla 3), lo que estaría indicando que éste es un proceso regulado por una serie de factores que se concatenan y entrelazan de tal forma, que no es factible atribuir dicho proceso a un solo factor o conjunto de factores. A pesar de esto, se encontró una correlación entre el pH y la tasa de descomposición, lo que está asociado a la reducción en las tasas de mineralización y humificación, como lo reportan DOUCE (1982) y DE LAS SALAS, 1989, citado por DIAZ y MENDOZA, 1989.

De igual forma, los valores de descomposición están asociados a la cantidad de nutrientes que poseen las hojas en un momento dado (ver análisis foliar), ya que ellos son los responsables de la cantidad de organismos descomponedores asociados que se pueden encontrar.

Dentro de la artropofauna asociada a la descomposición de *Pinus patula* (Tabla 4), la estructura trófica estuvo representada de la siguiente manera: saprófa-

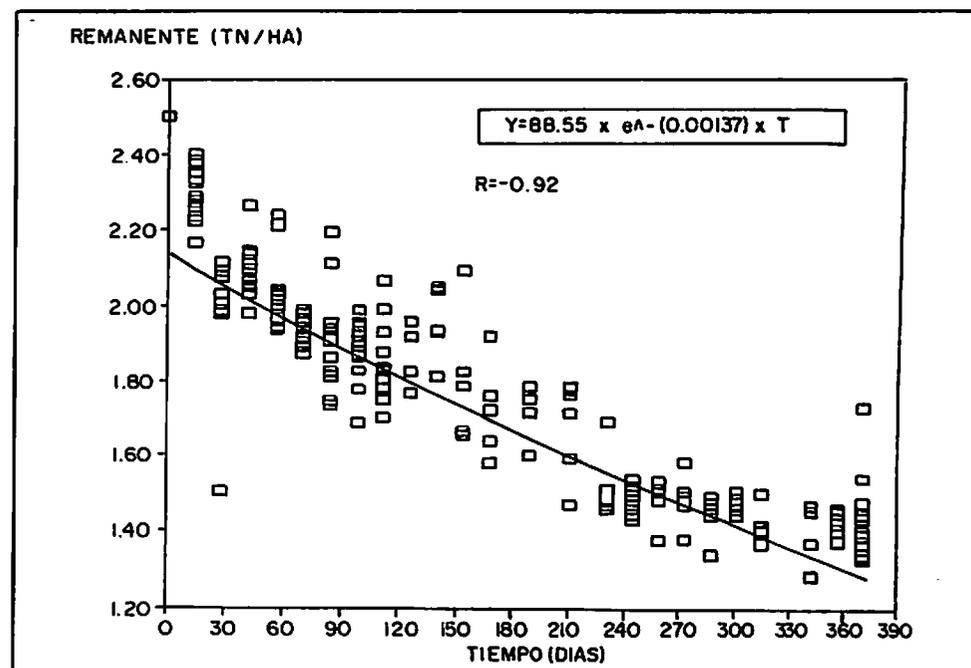


Figura No. 3. Tasa de descomposición anual de la hojarasca de *Pinus patula*.

gos 81.92 %, depredadores 6.31 %, fitófagos 1.20 % y mixtos de hábito desconocido 10.57 %.

Entre los organismos saprófagos, los más abundantes fueron Oribatide (Acarí) y Arthropleona (Collembola); dentro de estos últimos, se encontró la familia Entomobryidae, la cual se halla asociada a los meses de mayor precipitación (ESTUPIÑAN y MUÑOZ, 1992). En el presente estudio, esta familia tuvo los valores más altos en agosto, uno de los meses con menor precipitación, lo que estaría indicando que es más importante la humedad existente que la misma precipitación, para determinar su presencia.

Los Diplopodos corresponden aproximadamente al 5 % de la fauna asociada. Según RAW (1992), estos organismos son saprófagos primarios, consumen gran cantidad de hojas y excretan la mayoría de ellas sin ningún cambio químico, aunque sí muy fragmentadas. Estos organismos pueden ser los responsables de las pérdidas iniciales de peso, debido a su mayor abundancia en esta época.

Los depredadores estuvieron representados en su mayoría, por Araneida y Opiliones, con 4.33%. Su importancia radica en el control que ejercen sobre el resto de la población.

Tabla No. 4. Estructura trófica de la artropofauna asociada en la descomposición de *Pinus patula*.

SAPROFAGOS	%	DEPREDAADORES	%
Arthropleona	17.82	Staphylinidae	0.53
Symphyleona	1.77	Neuroptera	0.08
Campodeidae	0.08	Araneae	3.09
Lathridiidae	0.30	Anyphaenidae	0.06
Mordellidae	0.03	Theridiidae	0.03
Cyclorapha	2.06	Phalangodidae	1.15
Chironomidae	4.39	Opilionidae	0.44
Psocoptera	0.24	Pseudoescorpionida	0.74
Isopoda	5.26	Chilopoda	0.11
Oniscidae	2.07	Scolopendromorpha	0.08
Oribatida	43.41		
Diplopoda	4.49		
TOTAL	81.92	TOTAL	6.31
MIXTOS	%	FITOFAGOS	%
Carabidae	0.03	Curculionidae	0.21
Larva Coleóptera	0.61	Hemiptera	0.17
Thysanoptera	0.32	Pseudococcidae	0.17
Acari	2.19	Aphidae	0.29
Blattidae	2.63	Cicadoidea	0.36
Oribatide	1.98		
Hábito desconocido	2.81		
TOTAL	10.57	TOTAL	1.20

Los factores que presentaron una mayor correlación con la descomposición fueron: Mg, pH, P y Ca. Los valores encontrados confirman la importancia del reciclado interno de los nutrientes.

La composición trófica (Tabla 5) de la artropofauna asociada al proceso de descomposición fue: saprófagos 73.76 %, depredadores 9.49 %, fitófagos 7.61 % mixtos y de hábito desconocido 9.14 %. Dentro de los saprófagos, los de mayor importancia y abundancia fueron los Oribatide y los Collembola. La gran proporción de depredadores pueden ser la causante de la baja cantidad de organismos que se presentaron para los otros niveles tróficos. Dentro de este grupo, los más numerosos fueron los Araneida, con familias como Anyphaenidae, que parecen ser exclusivas de este merotopo y mantienen el equilibrio de otras.

El Ensayo 2 permitió comprobar que existe un mayor porcentaje de descomposición en aquellas bolsas a las que tienen acceso tanto microorganismos como invertebrados en general con un porcentaje de descomposición de 16.74 % para

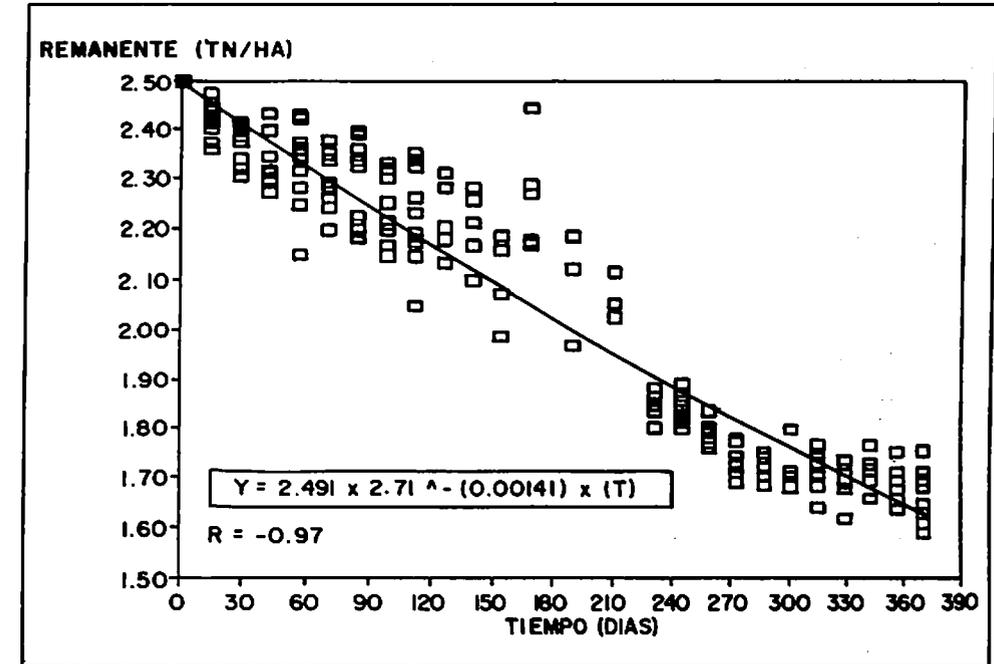


Figura No. 4. Tasa de descomposición anual de necromasa foliar en pie de *Espeletia grandiflora*. Páramo El Granizo.

Pinus patula y 17.3 % para *Espeletia grandiflora*. En tanto para las bolsas que solo permitían el ingreso de microorganismos y los porcentajes de descomposición fueron menores con valores de 12.61 en *Pinus patula* y 8.36 para *Espeletia grandiflora*. Estos resultados demuestran que si existe un efecto de los organismos (principalmente mesoartropofauna) sobre la descomposición, al igual que señala que el proceso es más rápido en *E. grandiflora* durante los primeros meses.

Productividad primaria neta:

Incremento de biomasa y productividad primaria neta en *Pinus patula*

Con base en los valores estimados de volumen y peso seco, se estimó el incremento acumulado de biomasa (madera), el cual se ajustó a una curva lineal (Figura 5). A partir de esta ecuación, se determinaron los valores máximo y mínimo del incremento de biomasa de madera, con un nivel de confianza del 95 % valor mínimo, 8.741193 Tn/Ha/año y valor máximo, 11.28393 Tn/Ha/año, con un incremento promedio de biomasa de 10.00129 Tn/Ha/año.

La productividad primaria neta promedio fue:

PPN = Incremento de biomasa + caída de hojarasca

Tabla No. 5. Estructura trófica de la artropofauna asociada a la descomposición de *Pinus patula*

SAPROFAGOS	%	DEPREDADORES	%
Arthropleona	11.12	Neuróptera	0.49
Symphyleona	0.78	Araneae	3.61
Lathridiidae	2.73	Anyphaenidae	2.93
Cyclorrapha	0.59	Theridiidae	0.59
Chironomidae	0.49	Salticidae	0.98
Isopoda	11.02	Tettigonidae	0.20
Oribatida	38.34	Acrididae	0.20
Nitidulidae	5.66	Lycosidae	0.49
Scolytidae	0.20		
Corylophydae	2.54		
Nematocera	0.29		
TOTAL	73.76	TOTAL	9.49
FITOFAGOS	%	MIXTOS	%
Curculionidae	1.66	Carabidae	0.20
Hemiptera (ninja)	1.27	Thysanoptera	1.07
Acari	5.27		
Pseudococcidae	3.51	Blattidae	0.78
Ipidae	0.29	Brachycera	0.98
Diesmatidae	0.39	Hábito	0.84
Hemiptera (adulto)	0.49	desconocido	
TOTAL	7.61	TOTAL	9.14

$$PPN = 10.00129 + 5.9866$$

$$PPN = 15.98789 \text{ Tn/ha/año}$$

El incremento de biomasa fue continuo, con variaciones entre los diferentes individuos. Esto se puede atribuir a la topografía propia de cada lugar, existiendo un efecto del microhábitat, principalmente los afloramientos rocosos, que ocasionan una disminución en la profundidad efectiva de la raíz. Esto conduce a un menor tamaño de los individuos, que en algunos casos, no sobrepasan los 70 cm, a pesar de poseer la misma edad (13 años, aproximadamente). Otro de los factores que afecta la productividad, es la carencia de energía de subsidio y de prácticas "culturales".

El incremento de biomasa (volumen de madera) de *Pinus patula* fue inferior al encontrado para las plantaciones de la misma especie en diferentes regiones

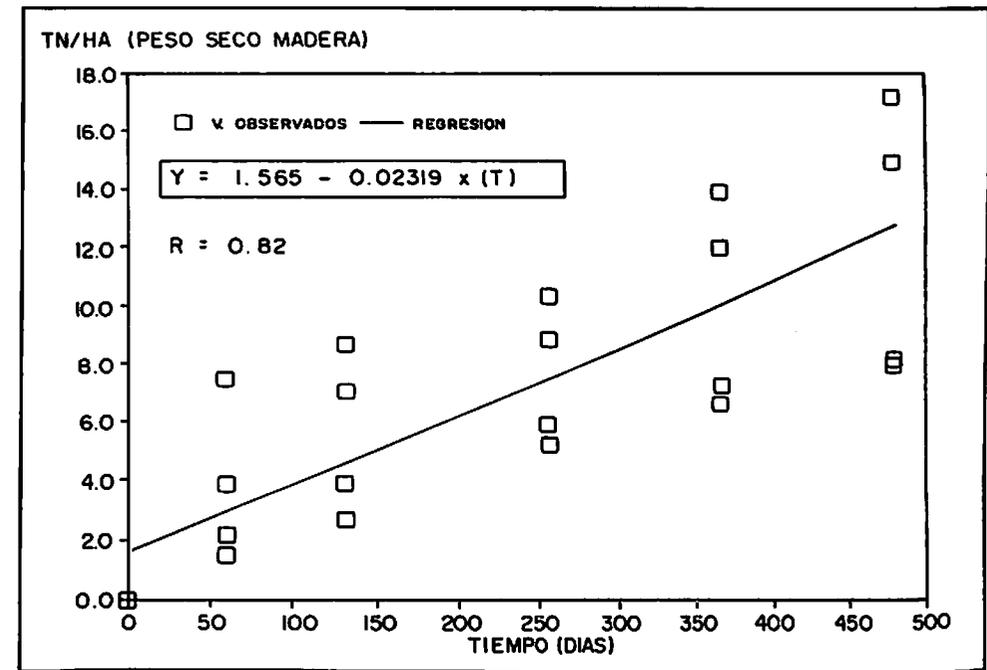


Figura No. 5. Estimación de la producción primaria neta de *Pinus patula*.

del país, donde se reportan diámetros (DAP) promedio de 24 cms para individuos de 10 años y un DAP promedio de 28 cm para individuos de 14 años.

(Smurfit, Cartón de Colombia, 1978). En el presente estudio el DAP promedio fue de 8,5 cm, lo que indica que la plantación, en la zona de estudio presenta un rendimiento inferior (aproximadamente tres veces) al que se esperaría para una plantación de tipo comercial.

MARGALEF (1980) y WHITTAKER (1975), reportan que la caída de hojarasca representa entre el 20 % y el 30 % de la productividad primaria neta. En este estudio la caída de hojarasca corresponde al 37.4 % de la productividad primaria neta.

La productividad primaria neta de *Pinus patula* es semejante a la reportada para un bosque montano bajo, un bosque subecuatorial y un bosque húmedo semicaducifolio (UNESCO/CIFCA, 1980). Sin embargo, se debe tener en cuenta, que las comparaciones se hacen entre ecosistemas naturales y agroecosistemas; en estos últimos, la productividad primaria neta es siempre superior, IWAKI (1970), reporta para un arrozal una productividad primaria neta superior en 2 Tn/Ha/año a la de un bosque siempre verde.

Incremento de biomasa y productividad primaria neta en Espeletia grandiflora

El comportamiento del incremento de biomasa foliar (estimación del peso seco con base en el área foliar) se ajusta mejor a una curva lineal (Figura 6).

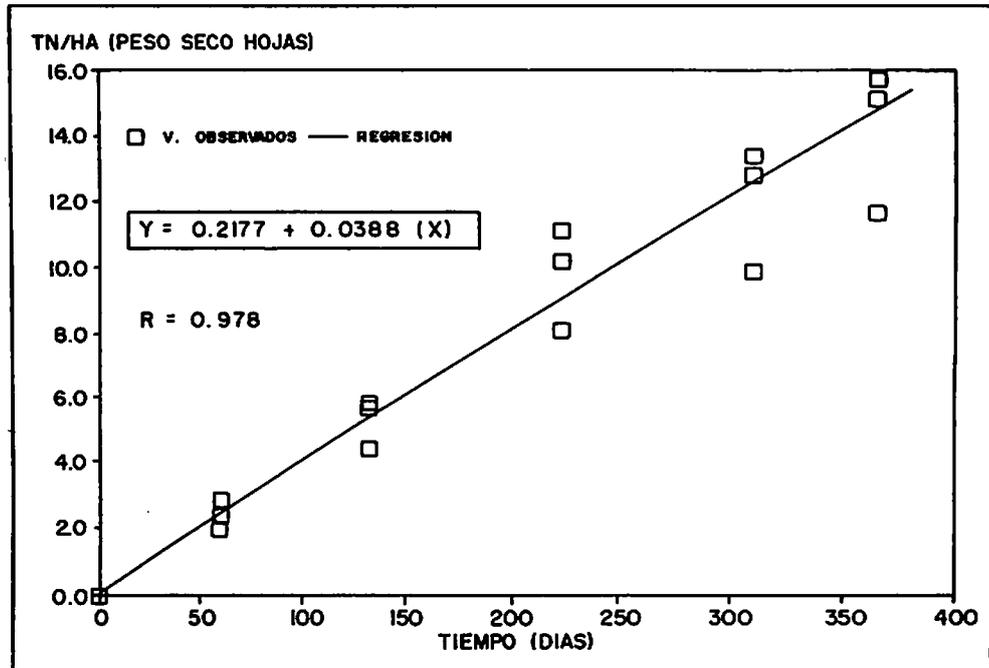


Figura No. 6. Estimación de la productividad primaria neta de *Espeletia grandiflora*.

El valor mínimo del incremento de biomasa fue de 13.909 Tn/Ha/año y el valor máximo de 14.800 Tn/Ha/año. El número promedio de hojas formadas por individuo fue de 54. Este número es inferior al encontrado por MONASTERIO (1986) para *E. timotensis* y *E. moritziana*, no obstante, estas especies poseen una menor área foliar con respecto a *E. grandiflora*, razón por la cual, esta última tiene mayores requerimientos energéticos para la formación de una hoja.

El incremento de biomasa y por lo tanto la producción de hojas es continuo a lo largo del período de observación. Este proceso está relacionado con la mayoría de los parámetros climáticos, en especial, con la precipitación y la radiación (joules/cm²/min); ésta última, presentó la menor variabilidad a lo largo del año. A dichos factores se les atribuye la mayor importancia como reguladores de la productividad (SARMIENTO, 1984; LIETH & WHITTAKER, 1975).

Se asume que el incremento de biomasa es igual a la productividad primaria, debido a que los estimativos se basaron en el área foliar y por lo tanto, no se consideró la folivoría y la muerte del material.

La productividad primaria neta promedio de *Espeletia grandiflora* fue de 14 Tn/Ha/año, valor que se puede considerar alto si se compara con el encontrado para otros ecosistemas montañosos, lo que refleja la gran adaptación de la especie a las condiciones de la alta montaña tropical y, explica el hecho de que *Espeletia grandiflora* sea considerada como una especie autárquica.

CONCLUSIONES

La productividad primaria neta de *Espeletia grandiflora* es un indicativo de su gran adaptación al sistema, en tanto que el valor de productividad primaria neta de *Pinus patula* refleja la regulación del sistema sobre la especie; esta productividad primaria neta está representada por el incremento de material foliar y del volumen del tronco, respectivamente. La productividad primaria neta en *Pinus patula* es limitada por los afloramientos rocosos superficiales, que impiden el normal desarrollo de las raíces. No así en *Espeletia grandiflora*, que logra un desarrollo normal, aún en estos sitios.

La caída de hojaraca presentó un comportamiento bimodal, relacionado con la precipitación, al igual que con la temperatura, la humedad y la radiación.

La descomposición presentó un comportamiento exponencial para dos especies, con un porcentaje mayor de materia descompuesta en *Pinus patula*. En este proceso juega papel importante la mesoartropofauna, la cual presentó la misma estructura trófica en las dos especies, aunque con diferencias apreciables en los valores absolutos.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional de Colombia, al Dr. Helmut Sturm por su valiosa sugerencia y ayuda en la determinación del material biológico, al biólogo Alberto Díaz por su asesoría estadística.

BIBLIOGRAFIA

- ARENAS, S. 1988. Producción y Descomposición de hojarasca en un bosque nativo y un bosque de *Eucalyptus* en la región de Monserrate, Colombia. Tesis Biología, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- BRAY, R. & E. GORHAM 1964. Litter production in forests of the world. in *Advan. Ecol. Res.*, J. B. Cragg, ed. 2: 101-157 New York - Acad. Press.
- DIAZ, L. & M. MENDOZA. 1989. Flujo de biogeoelementos en un ecosistema de bosque andino, Cundinamarca, Colombia. Tesis de grado, Universidad Nacional de Colombia, Departamento de Biología, Bogotá. 265 pp.
- DOUCE, G. & D.A. CROSSLEY, Jr. 1982. The effects of soil fauna on litter mass loss and nutrient loss dynamics in arctic tundra at Barrow, Alaska. *Ecology* 63 (2): 523-537.
- ESTUPIÑAN, L. H. & D. MUÑOZ. 1992. Estudio comparativo de la artropofauna presente en los receptáculos axilares de las epífitas *Tillandsia turnerii* Baker y *Tillandsia complanata* en un bosque altoandino y uno subandino. Tesis de grado, Universidad Nacional de Colombia, Departamento de Biología.
- FASSBENDER, H. W. & U. GRIMM. 1981. Ciclos biogeoquímicos en un ecosistema forestal de los Andes Occidentales de Venezuela. II. Producción y descomposición de residuos vegetales. *Turrialba* 31 (1): 39-47.

- IWAKI, H. 1970. Comparative productivity of terrestrial ecosystems in Japan with emphasis on the comparison between natural and agricultural systems. National Institute of Agricultural Sciences, Kitamoyo, Saitama, Japan. Pag. 40-45.
- LIETH, H. & R. H. WITTAKER 1975. Primary productivity of the Biosphere. Ecological studies 14. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- MARGALEF, R. 1981. Ecología. Ediciones Omega. Barcelona.
- MONASTERIO, M. 1986. Estrategias adaptativas en rosetas gigantes de *Espeletia* en el ambiente periglacial tropical andino. Anales del IV Congreso Latinoamericano de Botánica. Vol I. Simposio de Ecología de Tierras Altas. Medellín, Colombia. Pag 11-34.
- MONASTERIO, M. 1986. Adaptive strategies of *Espeletia* in the andean desert paramo. En Vuilleumier, F. & M. Monasterio (eds). High altitud biogeography. New York, Oxford. Pag 49-80.
- MORENO, C. & E. MORA. 1994. Contribución al conocimiento de la fenología de algunas especies de plantas que crecen en el páramo "El Granizo" (Región de Monserrate). En este tomo.
- SARMIENTO, L. 1984. Los ecosistemas y la ecósfera. Editorial Blume, Barcelona, España. 268 pp.
- SMURFIT, Cartón de Colombia. 1978. Informe técnico. Cali Colombia.
- UNESCO/CIFCA. 1980. Ecosistemas de bosques tropicales. Informe sobre el estado de los conocimientos, preparado por UNESCO/PNUMA/FAO. Centro Interamericano de Formación en Ciencias Ambientales, Madrid. 771 pp.

Distribución vertical de epífitas vasculares en un relicto de bosque de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granadensis* en la región de Monserrate, Cundinamarca, Colombia*

Ramón Alberto Serna Isaza**

RESUMEN

En este estudio se caracteriza la distribución vertical de epífitas vasculares en un relicto de bosque de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granadensis* en la Región de Monserrate, Cundinamarca, Colombia (3200 m, ca. 1200 mm de precipitación anual). Se colectaron individuos de las especies de epífitas vasculares que se encontraron en un muestreo de 30 árboles pertenecientes a las dos especies. Se tuvo en cuenta la altura y biomasa de las epífitas sobre los árboles hospederos, así como la orientación y el substrato sobre el cual crecían las plantas. Se discute la distribución vertical de especies, individuos y biomasa.

Se registró un total de 941 individuos de epífitas vasculares, pertenecientes a 34 especies, 18 géneros y 9 familias. La distribución vertical de epífitas vasculares presenta un patrón caracterizado por la presencia de *Lycopodiaceae*, *Hymenophyllaceae* y *Piperaceae* hacia la base del fuste. La familia *Polypodiaceae* se extiende desde esta misma zona, pero alcanza niveles más elevados. *Orchidaceae* es más abundante hacia el dosel y el fuste superior. *Bromeliaceae* presenta el rango de distribución más amplio de las familias registradas y colo-

* Trabajo de tesis dirigido por los Profesores Drs. L.E. Mora-Osejo y H. Sturm.

** Biólogo. Universidad Nacional de Colombia.

niza todos los niveles de los forófitos. El mayor número de especies de epífitas vasculares pertenece a la familia Polypodiaceae, en tanto que las Orchidaceae presentan el mayor número de individuos y el mayor aporte a la biomasa proviene de las Polypodiaceae y Bromeliaceae.

INTRODUCCION

La distribución de epífitas vasculares puede variar en sentido horizontal según el árbol hospedero y el tipo de bosque involucrado, y en sentido vertical, debido al cambio en las condiciones microambientales sobre el forófito en cuestión.

Aunque la distribución vertical de epífitas varía de un árbol a otro, el rango vertical promedio de la sinusia tiende a ser constante para un tipo de bosque y difiere de un tipo a otro (RICHARDS 1964).

Los patrones de distribución de las epífitas vasculares pueden variar horizontalmente debido a diferencias entre las especies hospederas y al tipo de bosque que las alberga. La composición de la vegetación epifítica está relacionada con la estructura del bosque, las especies arbóreas y la humedad atmosférica. La especie de forófito afecta la vegetación epifítica debido al substrato y al material que aporta, dando lugar, en muchas ocasiones, a una especificidad hospedero-epífita. La inclinación del tronco y de las ramas inciden indirectamente sobre la distribución vertical de las epífitas (JOHANSSON 1974, STEEGE & CORNELISSEN 1989).

Las epífitas no son el objeto ideal para estudios ecológicos cuantitativos debido a que su hábitat no permite utilizar muchos de los métodos comúnmente empleados para el registro y análisis de datos ecológicos concernientes a plantas que enraizan en el suelo (SUGDEN & ROBINS 1979). JOHANSSON (1974) sugiere que la comparación ideal debería realizarse sobre forófitos de las mismas especies y de tamaños similares pero en diferentes sitios, ya que con frecuencia existe una fuerte correlación entre el hospedero y su flora epifítica. El problema de este método es que tiene en cuenta sólo una parte de la población epifítica en cualquier localidad, por lo cual su uso es extremadamente limitado cuando dos áreas carecen o tienen muy pocas especies arbóreas en común (SUGDEN & ROBINS 1979).

La mayor parte de los estudios sobre epífitas vasculares se han realizado desde el suelo del bosque, bien sea derribando los árboles (VALDIVIA 1977, KELLY, 1985) o por observaciones a distancia (JOHANSSON 1974, SUGDEN & ROBINS 1979), métodos con los cuales se pierde información ambiental, especialmente del dosel del bosque, obteniéndose, en algunos casos, datos erróneos sobre la distribución (STEEGE & CORNELISSEN 1989). Estos últimos autores estudian los patrones de distribución vertical y horizontal de los taxa epifíticos vasculares en bosques climáticos en Guyana mediante investigación *in situ*.

Se han utilizado muchos métodos para registrar la distribución de epífitas sobre el árbol hospedero que generalmente implican la subdivisión de éste en

unidades ecológicas (HOSOKAWA 1949, JOHANSSON 1974; OCHSNER 1928, RICHARDS 1939 en JOHANSSON 1978, KELLY 1985, STEEGE & CORNELISSEN 1989) y que en algunas pocas ocasiones se ajustan a modelos estadísticos (HAZEN 1966, MADISON 1979, GARCÍA-FRANCO & PETERS 1987).

Son pocos los estudios que cuantifican la distribución vertical de la biomasa de epífitas vasculares sobre los forófitos (VALDIVIA 1977, NADKARNI 1984). NADKARNI (1984) utiliza métodos de muestreo no destructivos para evaluar la composición, biomasa y concentración de nutrientes de epífitas sobre forófitos representativos.

Son escasos los estudios relacionados con la distribución vertical de epífitas vasculares en ecosistemas montanos en nuestro país. SOTA (1972), compara sistemática y estructuralmente comunidades epifíticas en diferentes localidades del Chocó. SUGDEN y ROBINS (1979) estudian la distribución de epífitas vasculares en la Sierra Nevada de Santa Marta y la Serranía de Macuira. Posteriormente, SUGDEN (1981) evalúa las preferencias de hábitat de ocho especies de Bromeliaceae epifíticas registradas en la Serranía de Macuira que pueden dar indicios sobre el papel de la cubierta de neblina en el mantenimiento de la vegetación. CLEEF et al. (1984) al realizar estudios fitosociológicos en las selvas del flanco norte de la Sierra Nevada de Santa Marta, observan un elevado grado de epifitismo en la asociación *Clusio multiflorae-Weinmannietum pinnatae*. Encuentran que la cobertura por epífitas es mayor en lugares con frecuente nubosidad y que las epífitas vasculares son más abundantes en la selva subandina y los briófitos en la andina.

WILDE (1988), al trabajar en la zona de transición subandino-andina de la Cordillera Central, encuentra que es prácticamente imposible explicar las relaciones observadas entre las especies registradas y los parámetros morfométricos de los forófitos evaluados, así como con algunos parámetros medioambientales.

El presente estudio caracteriza la distribución vertical de epífitas vasculares sobre las especies dominantes en una comunidad de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granadensis* en la Región de Monserrate. Para ello se evaluó la distribución en transectos y parcelas. Se muestreó el estrato arbóreo dominado por las especies que definen la comunidad y en el cual está mejor representada la flora epifítica.

METODOLOGIA

Con ayuda de fotografías aéreas y por reconocimiento directo del área de estudio, se escogió una zona de la comunidad de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granadensis* que tuviera la mínima intervención antrópica y fuera lo más representativa posible del bosque. En ella se ubicaron cinco parcelas de 100 m², inmersas dentro de la comunidad típica del bosque para evitar el efecto de borde -el área mínima de la comunidad fué estimada en 96 m² (VARGAS & ZULUAGA 1980)-. En cada parcela se escogieron al azar 3 árboles de cada especie de forófito que presentaran la arquitectura típica (SERNA 1992, VARGAS 1986). Esto arroja un total de 30 árboles muestreados. Sobre estos se colectaron todos los individuos epifíticos vasculares desde la base del fuste

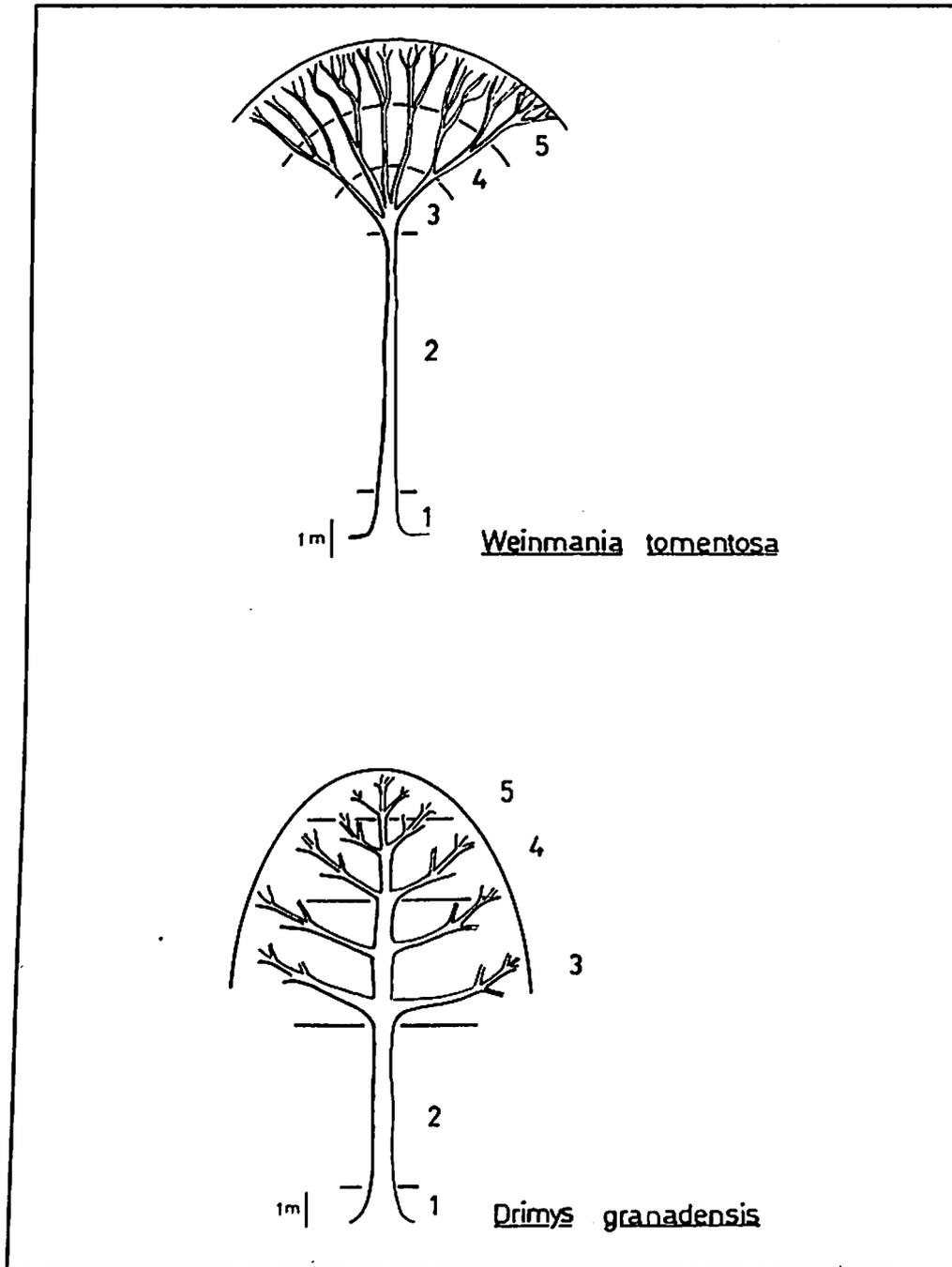


Figura No. 1. Diagramas arquitecturales de los forófitos evaluados. (1) Fuste basal, (2) Fuste, (3) Copa interna, (4) Copa media, (5) Copa externa.

hacia la copa arbórea. Para las plantas se registró la altura vertical a la cual se colectó la epífita, la orientación (con ayuda de una brújula), la cobertura del sustrato de crecimiento y la localización según estratos definidos, para lo cual se hizo una subdivisión de los forófitos en cinco zonas (Figura 1): (1) fuste basal con abundante acumulación de materia orgánica y alta cobertura del sustrato; (2) fuste, subdividido (con fines de registro) en una porción proximal y otra distal; (3) copa interna, cuyas ramificaciones son de primer orden; (4) copa media, con ramificaciones de segundo orden, también sin hojas y (5) copa externa con ramificaciones de último orden y presencia de hojas. También se realizaron observaciones relativas al estado fenológico y características de la forma de vida (p.e. longitud de tallo y raíz, tipos de raíces y ejes, indumento, etc.). Se cuantificó la biomasa de las epífitas, definida como el peso seco de la materia viva presente (*sensu* NADKARNI 1984). La colección fue realizada durante los meses de julio a diciembre de 1990.

Se correlacionó el número de individuos y la biomasa de las epífitas con la altura sobre el árbol hospedero, para lo cual se calcularon los coeficientes de determinación (r^2) (STEEL & TORRIE 1985). Para definir el patrón de distribución de las especies epifíticas más abundantes, se utilizó el Índice de Dispersión de Simpson (I.D.) que es un indicador relativamente imparcial, cuyos resultados son poco afectados por el tamaño del cuadro de muestreo.

RESULTADOS Y DISCUSION

Se registró un total de 34 especies de plantas vasculares en estadio epifítico, pertenecientes a 18 géneros y 9 familias (Tabla 1), que pueden ser agrupadas en 4 grupos principales: Pteridófitos y plantas afines con 19 especies; Bromeliaceae con 3 especies; Orchidaceae con 6 especies y las demás epífitas vasculares con 6 especies.

Adaptaciones morfológicas al epifitismo

Las especies de 'epífitas típicas' encontradas (*sensu* Hosokawa 1943, 1949), presentan raíces cladógenas, sustentada por la composición taxonómica, en la cual predominan los helechos y las monocotiledóneas, tanto en número de especies como de individuos. Esto constituye una importante preadaptación al epifitismo (MADISON 1977) y permite la reproducción clonal por fragmentación de la planta.

Las epífitas de las partes más bajas de los árboles viven vajo condiciones bastante constantes de humedad. Existe poca necesidad de adaptaciones en respuesta a la desecación. Los helechos laminares del género *Hymenophyllum* presentan características comunes con las epífitas no vasculares. Las hojas tienen una sola capa de células de espesor, no presentan estomas y pueden absorber agua de forma similar a los musgos (JOHANSSON 1974).

Los helechos, ubicados preferencialmente en el fuste, forman densas redes de rizomas que pueden acumular materia orgánica, la cual, a su vez, puede actuar

Tabla No. 1. Especies de epifitas vasculares registradas en el Bosque El Granizo.

FAMILIA LYCOPODIACEAE

Huperzia sp.

FAMILIA HYMENOPHYLLACEAE

Hymenophyllum myriocarpum Hook.

Hymenophyllum polyanthos Sw.

Hymenophyllum trichophyllum H.B.K.

FAMILIA POLYPODIACEAE

Subfamilia Asplenioidae

Asplenium serra Langsd. & Fisch.

Subfamilia Elaphoglossoideae

Elaphoglossum cuspidatum (Willd.) Moore

Elaphoglossum glossophyllum Hieron.

Elaphoglossum aff. *glossophyllum*

Elaphoglossum muscosum (Sw.) Moore

Subfamilia Polypodioidae

Campyloneurum angustifolium (Sw.) Fée

Grammitis flabelliformis (Poir.) Morton

Grammitis jamesonii (Hook.) Morton

Grammitis meridensis (Kl.) Morton

Grammitis moniliformis (Lag. ex Sw.) Proctor

Polypodium funckii Mett.

Polypodium aff. *mindense*

Polypodium murorum Hook.

Polypodium rusbyi Maxon

Polypodium sessilifolium Desv.

FAMILIA ERICACEAE

Macleania rupestris (H.B.K.) A. C. Smith

FAMILIA PIPERACEAE

Peperomia reflexa (L.f.) A. Dietr.

Peperomia saligna H.B.K.

Peperomia aff. *trinervis*

FAMILIA POLYGONACEAE

Muehlenbeckia tamnifolia (H.B.K.) Meiss.

FAMILIA COMPOSITAE

Pentacalia sp.

FAMILIA BROMELIACEAE

Subfamilia Tillandsioideae

Tillandsia brunonis André

Tillandsia complanata Benthham

Tillandsia turneri Baker

FAMILIA ORCHIDACEAE

Subfamilia Epidendroideae

Elleanthus aff. *lupulinus* (Lindl.) Rchb.f.

Epidendrum sp.

Pleurothallis secunda

Stelis sp.

Subfamilia Vandoideae

Fernandezia sanguinea (Lindl.) Garay & Dunsterv.

Pachyphyllum sp.

como reservorio de agua; muchos de los tricomas que presentan los helechos epifíticos tienen capacidad de absorción (BENZING 1986), otros poseen características reflectivas como las escamas iridiscentes que cubren el rizoma de *Polypodium sessilifolium*, lo cual probablemente ayuda a disminuir la carga de calor sobre la planta. Dicha especie está presente en hábitats expuestos.

Es común la tendencia a acumular agua en tejidos suculentos como tallos, hojas y rizomas, v.g., el rizoma de la mayoría de las Polypodiaceae registradas, *Peperomia* spp. (que gracias a una baja relación superficie/volumen puede mantener una baja tasa de transpiración por unidad de humedad retenida al interior de la planta) y *Macleania rupestris* (en los tuberculoides).

Existe una hipodermis uni- o multiestratificada bajo la superficie adaxial de la hoja en *Elaphoglossum*, *Macleania*, *Peperomia*, y en las Bromeliaceae y Orchidaceae, que puede tener gran incidencia en la regulación hídrica de la planta (METCALFE & CHALK 1950 en MADISON 1977).

Todas las especies de *Tillandsia* encontradas presentan tanques, formados por solapamiento foliar. Acumulan humedad y detritus al interior del reservorio. Estos materiales son procesados por organismos que liberan iones esenciales en los fluidos del tanque (BENZING 1986) y son absorbidos gracias a la alta permeabilidad dada por los tricomas de las vainas foliares, lo que permite que las plantas sean nutricionalmente independientes del sustrato y requieran del hospedero básicamente para su fijación (BENZING 1970, 1973). En las especies de este género se observó pigmentación cianica de las bases foliares, lo cual beneficia el desarrollo microlimnológico al interior del tanque (filtrando radiaciones nocivas para la microbiota) y por lo tanto la absorción de nutrientes por las plantas (BENZING & FRIEDMAN 1981).

Tillandsia turneri presenta un denso recubrimiento de tricomas sobre la superficie foliar, lo que le confiere un brillo metálico plumoso cuando seca (mucho más escaso en *T. complanata*). Estos tricomas peltados poseen un gran significado ecológico y en la subfamilia Tillandsioideae (a la cual pertenecen las especies registradas) actúan como órganos primarios de absorción de agua y probablemente sales (BENZING & BURT 1970; SCHIMPER 1888, MEZ 1904 en Benzing 1973, 1976, 1984), sin producir incremento en las tasas de transpiración o pérdida de minerales a través de estas mismas estructuras. Probablemente, también ayudan a reducir la transpiración por medio del incremento en el espesor de las capas anexas y reducen la carga de calor al reflejar la radiación infrarroja (BENZING 1976). Esto explica que especies con un denso recubrimiento de tricomas como *Tillandsia turneri* presenten una distribución más amplia.

Las raíces de las orquídeas registradas están delimitadas por el velamen, tejido especializado en la absorción de agua y sales bajo las condiciones que prevalecen en el dosel del bosque al tiempo que incrementa la adhesión del sistema radical al sustrato (BENZING 1986).

En géneros de orquídeas altamente especializados al epifitismo, el tallo constituye un porcentaje pequeño del total de la longitud de la planta (BENZING

1973). Esto es evidente al comparar los promedios de la longitud del tallo (T) y de la raíz (R) para las especies encontradas (n=20, para cada especie); simultáneamente se observó que dicho valor disminuye a medida que la especie ocupa estratos superiores. *Epidendrum* sp. presenta la relación más baja tallo/raíz (T=12.8 cm, R=30.5 cm, T/R=0.4), se ubica en la copa media y externa sobre corteza desnuda o líquenes, y está orientada preferencialmente hacia el oeste, es decir, es una especie con un sistema radical adaptado a condiciones de exposición ambiental. Un poco más internamente en la copa se presenta *Fernandezia sanguinea* (T=6, R=9.8, T/R=0.6). Hacia la copa interna aparece *Pachyphyllum* sp. especie con una alta relación T/R (1.8), condición que puede ser 'tolerada' gracias al tamaño pequeño de la planta (T=3.3, R=1.8) y a la ubicación en un sector en donde es posible una buena retención de agua y nutrientes (debe recordarse que la interfase planta-sustrato aumenta superficialmente en tanto que el volumen de la planta lo hace en tres dimensiones, de tal forma que un aumento pequeño en el tamaño de la planta puede ocasionar grandes restricciones en la economía hídrica y por el contrario, al disminuir el tamaño de ésta, se favorece dicha economía).

En *Stelis* sp. y *Elleanthus* aff. *lupulinus*, dos especies relativamente grandes (T=13.1, 17.4; R=15.4, 24.6, respectivamente), ubicadas en lugares con poca acumulación de materia orgánica y humedad (preferencialmente en el fuste), disminuye nuevamente la relación T/R (0.9 y 0.7, respectivamente). Hacia el fuste basal se presenta *Pleurothallis secunda*, con una mayor relación T/R (T=37.9, R=31.9, T/R=1.2) pero con suficiente disponibilidad de recursos.

DISTRIBUCION HORIZONTAL DE LAS EPIFITAS VASCULARES

Se encontró que el 100 % de los árboles de *Drimys granadensis* y el 86.7 % de los árboles de *Weinmannia tomentosa*, sobrellevaban por lo menos un individuo epifítico vascular en estadio de desarrollo diferente al de plántula, con un promedio de epifitas vasculares por forófito de 39 para *Drimys granadensis* y de 24 para *Weinmannia tomentosa*, lo cual contrasta con otras observaciones de biótopos epifíticos (JOHANSSON 1974, BENNET 1986). Otra característica que llama la atención en el bosque estudiado, es la alta diversidad que presenta la familia Polypodiaceae en comparación con la encontrada en otros bosque montanos (cf. SUGDEN & ROBINS 1979, KELLY 1985) o en bosques de baja altitud (STEEGE & CORNELISSEN 1989). Las especies más frecuentemente encontradas sobre *D. granadensis* fueron *Elaphoglossum glossophyllum* (frecuencia, f=0.73), *Tillandsia turneri* (f=0.53), *T. brunonis* (f=0.40) y *Pachyphyllum* sp. (f=0.40); en tanto que sobre *Weinmannia tomentosa* lo fueron *Tillandsia turneri* (f=0.47), *Epidendrum* sp. (f=0.47), *Pachyphyllum* sp. (f=0.40) y *Elaphoglossum glossophyllum* (f=0.33) (Tabla 2). De esta forma, las especies más frecuentes sobre una especie de forófito también lo son sobre el otro, con una notable excepción, *Epidendrum* sp., tal vez el único taxon que presenta especificidad por el hospedero (se registraron 20 individuos sobre *W. tomentosa* y ninguno -ni siquiera por observación ocasional- sobre *Drimys granadensis*). Esto podría estar relacionado con la mayor aspereza de la corteza de la copa de *W. tomentosa*, lo que podría producir deformación del velamen, que de acuerdo

Tabla No. 2. Distribución vertical porcentual de las especies epifíticas vasculares encontradas en el bosque El Granizo según niveles definidos sobre los forófitos.

A. *Drimys granadensis*

Especie*	No. Indiv.	Frecuenc.	Rango de altura (m)			Localización (%)		
			Inf.	Sup.	F. Basal	Fuste	C. Interna	C. Media Externa
<i>H. myriocarpum</i>	7	0,27	0,10	4,55	57,1	28,6	14,3	
<i>H. polyanthos</i>	5	0,27	0,40	1,95	80,0	20,0		
<i>H. trichophyllum</i>	1	0,07	0,00	0,50	100,0			
<i>A. serra</i>	1	0,07	1,30	1,50	100,0			
<i>E. glossophyllum</i>	18	0,73	0,00	6,00	72,1	16,7	5,6	5,6
<i>E. aff. glossophyllum</i>	6	0,20	0,20	6,00	33,3	33,3	33,3	
<i>E. muscosum</i>	8	0,20	2,40	7,30		50,0	37,5	12,5
<i>G. flabelliformis</i>	10	0,27	0,25	6,00	11,1	11,1	22,2	55,6
<i>G. jamesonii</i>	3	0,20	2,20	3,40		33,3	66,7	
<i>G. meridensis</i>	1	0,07	1,20	1,20	100,0			
<i>G. moniliformis</i>	6	0,13	1,15	2,95		100,0		
<i>P. funckii</i>	4	0,27	0,00	1,85	100,0			
<i>P. aff. mindense</i>	1	0,07	0,15	0,15	100,0			
<i>P. murorum</i>	3	0,13	0,15	6,30	33,3		33,3	33,3
<i>P. sessilifolium</i>	2	0,13	5,30	5,90			50,0	50,0
<i>M. rupestris</i>	15	0,33	1,95	7,90		33,3	20,0	33,3
<i>P. reflexa</i>	1	0,07	2,10	2,10		100,0		
<i>P. saligna</i>	3	0,13	0,50	0,80	100,0			
<i>P. aff. trianae</i>	4	0,13	0,40	2,95		75,0	25,0	
<i>T. brunonis</i>	9	0,40	2,10	8,90		67,0	11,0	11,0
<i>T. complanata</i>	2	0,07	2,05	5,40		50,0		50,0
<i>T. turneri</i>	30	0,53	0,95	8,10	10,0	20,0	20,0	33,3
<i>E. aff. lupulinus</i>	1	0,07	1,50	1,60		100,0		
<i>F. sanguinea</i>	2	0,07	7,00	7,30		50,0		50,0
<i>Pachyphyllum</i> sp.	402	0,40	2,90	8,00		71,6		28,4
<i>P. secunda</i>	6	0,07	0,40	0,45	100,0			
<i>Stelis</i> sp.	36	0,20	0,65	4,55	8,3	5,6	80,5	5,6
TOTAL		587						

Tabla No. 2 (continuación)

B. *Weinmannia tomentosa*

Especie*	No. Indiv.	Frecuenc.	Rango de altura (m)			Localización (%)		
			Inf.	Sop.	F. Basal	Fuste	C. Interna	C. Media
<i>Huperzia</i> sp.	1	0,07	0,00	0,60	100,0			
<i>H. myriocarpum</i>	3	0,20	0,00	1,50	100,0			
<i>H. trichophyllum</i>	2	0,13	0,40	1,00				
<i>A. serra</i>	2	0,13	0,90	1,00	100,0			
<i>E. cuspidatum</i>	5	0,07	0,00	0,50	100,0			
<i>E. glossophyllum</i>	7	0,33	0,00	1,80	100,0			
<i>E. aff. glossophyllum</i>	4	0,07	1,05	1,80		100,0		
<i>E. muscosum</i>	1	0,07	2,90	2,90			100,0	
<i>C. angustifolium</i>	2	0,13	0,35	10,00	50,0			50,0
<i>G. flabelliformis</i>	1	0,07	0,85	0,85	100,0			
<i>G. meridensis</i>	1	0,07	0,45	0,45	100,0			
<i>G. moniliformis</i>	1	0,07	1,05	1,05	100,0			
<i>P. funckii</i>	4	0,20	0,60	3,15	75,0	25,0		
<i>P. aff. mindense</i>	4	0,20	0,45	6,30	75,0		25,0	
<i>P. murorum</i>	5	0,20	2,70	8,60		60,0		40,0
<i>P. rusbyi</i>	2	0,13	3,45	3,90		50,0	50,0	
<i>P. sessilifolium</i>	1	0,07	8,00	8,00				8,0
<i>M. rupestris</i>	7	0,20	1,80	6,40		71,4	28,6	
<i>P. aff. trinervis</i>	5	0,07	0,60	0,90	100,0			
<i>M. tamnifolia</i>	1	0,07	7,40	7,40				7,4
<i>P. aff. trianae</i>	4	0,13	2,70	5,80		50,0		50,0
<i>T. brunonis</i>	3	0,07	2,00	2,20		100,0		
<i>T. complanata</i>	16	0,13	0,65	5,75	87,5	6,3	6,3	
<i>T. turneri</i>	31	0,47	0,90	12,50	6,4	32,3	22,6	25,8
<i>Epidendrum</i> sp.	20	0,47	2,70	11,00		25,0	5,0	45,0
<i>Pachyphyllum</i> sp.	218	0,40	1,13	6,05		22,5	67,9	9,6
<i>P. secunda</i>	1	0,07	1,90	1,90	100,0			
<i>Stelis</i> sp.	2	0,13	0,90	3,15	100,0			
TOTAL	354							

* Para los nombres completos de las especies, ver la Tabla 1

con DYCUS y KNUDSON (1957 en JOHANSSON 1974) lo haría fisiológicamente más activo en la incorporación de agua y sales hacia la estela.

Se registró una relación de pteridófitos a orquídeas de 3.0, valor similar al observado para selvas de alta montaña por SUGDEN & ROBINS (1979). Según JOHANSSON (1974), el empobrecimiento en la flora orquideológica al aumentar la altitud puede deberse a las bajas temperaturas.

DISTRIBUCION VERTICAL DE LAS EPIFITAS VASCULARES

No se encontró relación entre la altura sobre el forófito y el número de individuos epifíticos, tanto para el conjunto total de los forófitos evaluados (coeficiente de determinación, $r^2=0.0274$), como para las especies con mayor contribución al número de individuos; por ejemplo *Pachyphyllum* sp. ($r^2=0.3224$), *Tillandsia turneri* ($r^2=0.0725$), *Epidendrum* sp. ($r^2=0.0416$), *Stelis* ($r^2=0.0257$), *Macleania rupestris* ($r^2=0.0388$) o *Elaphoglossum glossophyllum* ($r^2=0.0554$). Situaciones similares se observaron al analizar independientemente cada una de las especies de forófitos.

En general, se observaron patrones de distribución agregado para las dos especies de forófitos estudiadas y que son básicamente el resultado del gran aporte numérico por parte de *Pachyphyllum* sp. Como el patrón de distribución de dicha especie presenta un mayor carácter de agregación sobre *Drimys granadensis* que sobre *Weinmannia tomentosa* (Índice de Dispersión de Simpson, I.D.=9.79 y 4.11, respectivamente), así mismo ocurre con la distribución vertical de epífitas vasculares sobre las dos especies de forófitos (I.D.=18.0097, 3.8832, respectivamente), valores a su vez relacionados con el aporte diferencial de la mencionada especie a *Weinmannia tomentosa* (218 individuos) en relación con *Drimys granadensis* (402 individuos). *Tillandsia turneri* presenta una clara distribución aleatoria sobre los forófitos, afirmación igualmente válida para la epífito ocasional (*sensu* HOSOKAWA 1943, 1949) *Macleania rupestris*. Los pteridófitos del fuste basal frecuentemente presentan un patrón de distribución agregado. Sin embargo, al diferenciar biotopos verticalmente, es posible reconocer algunas regularidades.

En la Figura 2 se observa que, en general, el mayor número de especies se presenta en el fuste y que la diversidad disminuye hacia la copa. En el fuste basal se presentan especies de gran plasticidad en el crecimiento, ya que la mayoría puede asumir también un hábito terrestre. El mayor aporte tanto de especies como de individuos pertenece a la familia Polypodiaceae (Figuras 2 y 3; Tabla 2). Llama la atención la frecuencia con que se encuentran asociadas muchas especies de la familia Polypodiaceae, por lo cual se hipotetiza una acción alelopática de ésta sobre los demás grupos de plantas (VALDIVIA 1977). Otros autores plantean que es precisamente esta capacidad de los helechos para 'construir substrato' la que permite la colonización por nuevas especies (JOHANSSON 1974).

Los helechos laminares (*Hymenophyllum* spp.) están restringidos a esta zona basal, en donde es mayor la humedad atmosférica y la cobertura por musgos, al

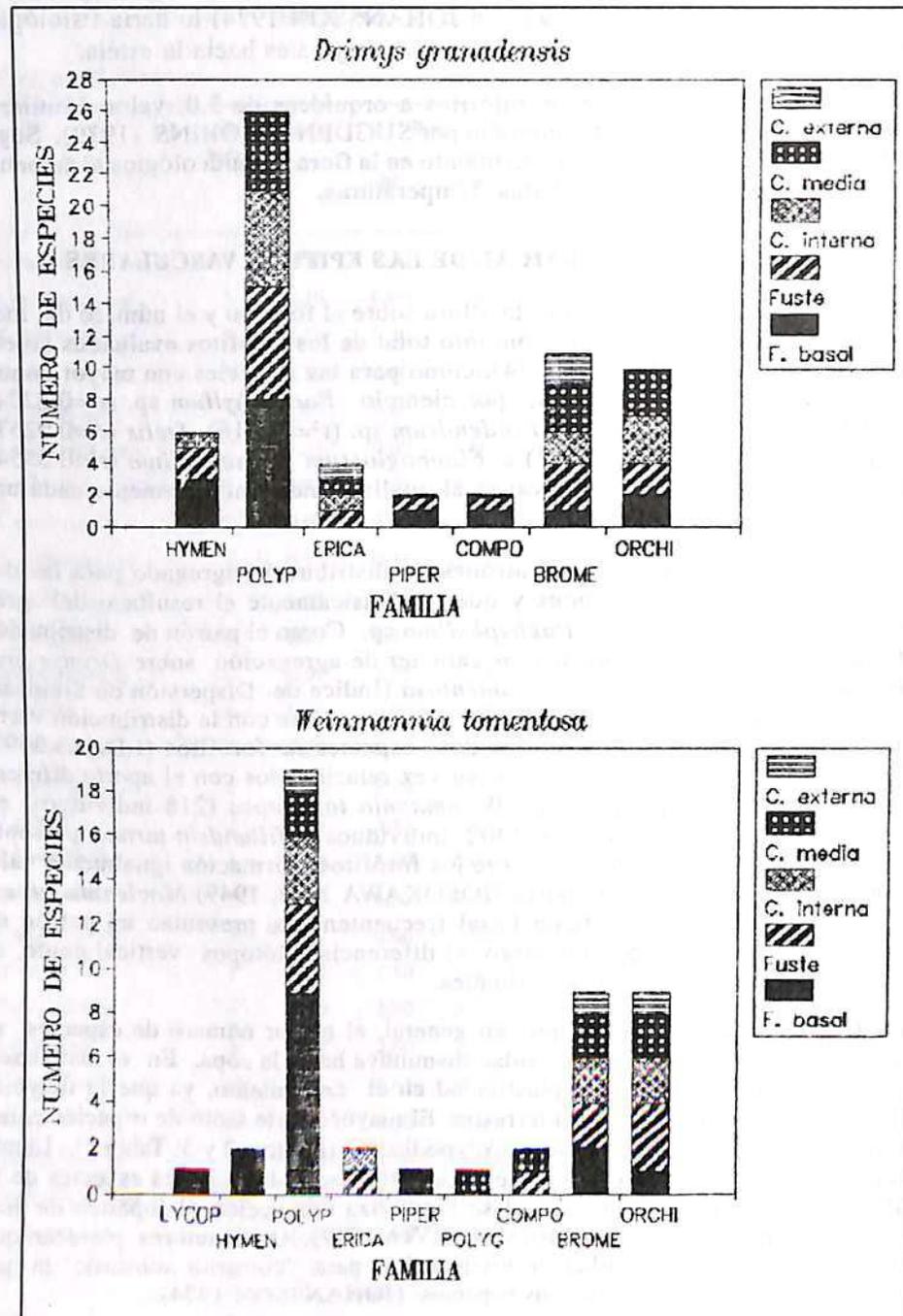


Figura No. 2. Número acumulado de especies aportado por las familias de epfitas vasculares a los diferentes niveles de los forófitos.

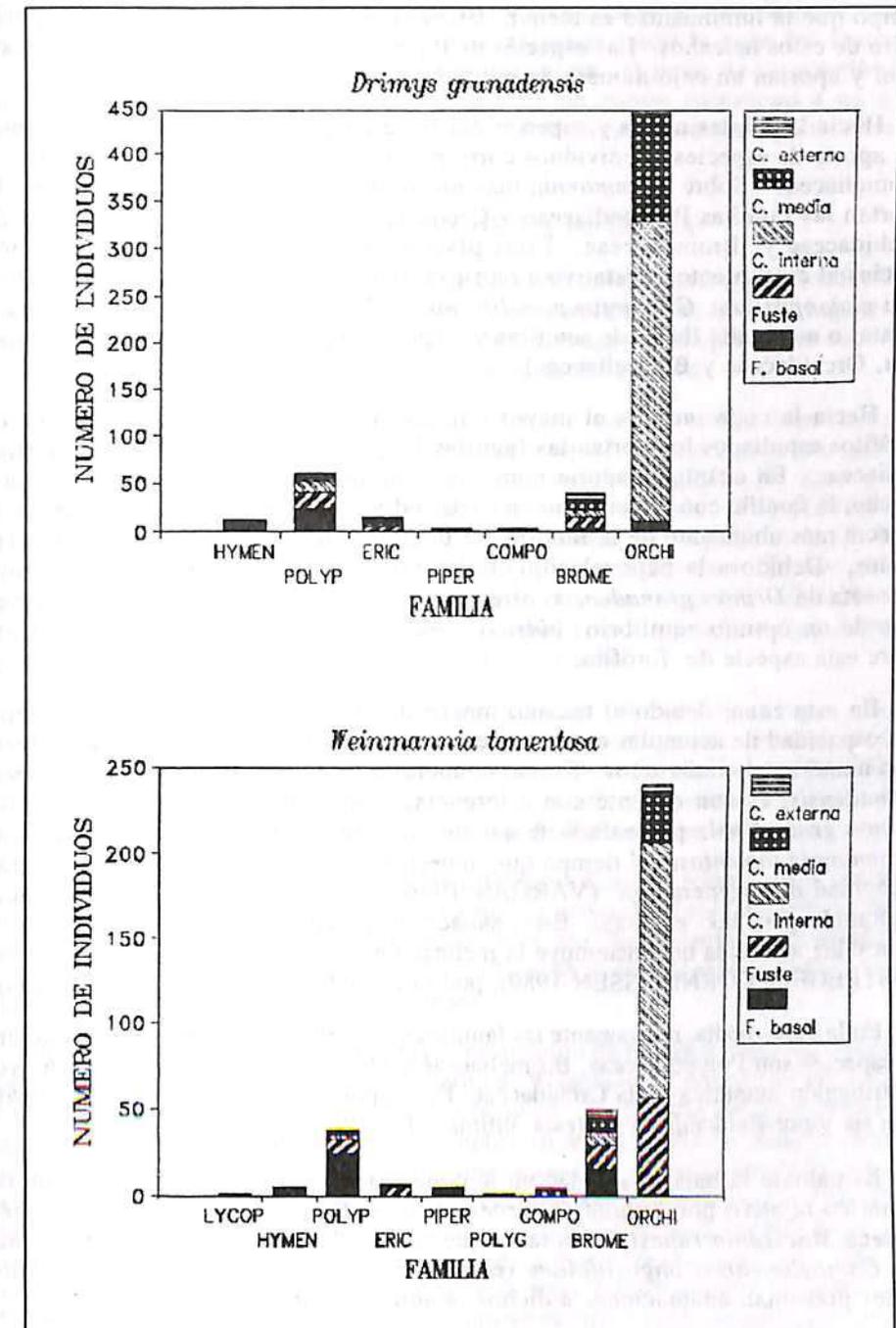


Figura No. 3. Número de individuos aportados por las familias de epfitas vasculares a los diferentes niveles de los forófitos.

tiempo que la luminosidad es menor. Estos factores favorecen el óptimo desarrollo de estos helechos. Las especies de Piperaceae también se limitan al fuste basal y aportan un bajo número de individuos y de especies.

Hacia las partes media y superior del fuste de *Drimys granadensis*, el mayor aporte de especies e individuos corresponde a las familias Polypodiaceae y Bromeliaceae. Sobre *Weinmannia tomentosa* el mayor número de especies lo aportan las familias Polypodiaceae y Orchidaceae, con prelación numérica de Orchidaceae y Bromeliaceae. Estas plantas pueden alcanzar dicha posición gracias al crecimiento vegetativo a partir de rizomas escandentes (*Elaphoglossum glossophyllum*, *Grammitis moniliformis* y *Polypodium murorum* principalmente) o a una alta lluvia de semillas y esporas (*Elaphoglossum* spp., *P. murorum*, Orchidaceae y Bromeliaceae).

Hacia la copa interna, el mayor número de especies para ambos taxa de forófitos estudiados lo aportan las familias Polypodiaceae, Orchidaceae y Bromeliaceae. En cuanto al aporte numérico a dicho nivel, Orchidaceae es, con mucho, la familia con el mayor número de individuos y es *Pachyphyllum* sp. la especie más abundante de la familia, de la copa interna y de los forófitos evaluados. Debido a la baja relación tallo/raíz en esta especie, la copa menos expuesta de *Drimys granadensis* ofrece mejores condiciones para la conservación de un óptimo equilibrio hídrico y es, por consiguiente, más abundante sobre esta especie de forófito.

En esta zona, debido al tamaño mayor de las ramas, se forman horquetas con capacidad de acumular materia orgánica que contribuye a la alta proliferación numérica de individuos. El mayor aporte a este nivel por parte de *Drimys granadensis*, es consecuente con diferencias arquitecturales de los forófitos. *Drimys granadensis* presenta sistemas de ramificación más horizontales que *Weinmannia tomentosa*, al tiempo que muestra alta reiteración debido a su gran capacidad de regeneración (VARGAS 1986), con lo cual aumenta el espacio disponible para las epifitas. Esto, aunado al incremento en la intercepción de agua y luz a medida que disminuye la inclinación de las ramas (RICHARDS 1984 en STEEGE & CORNELISSEN 1989), podría contribuir al incremento numérico.

En la copa media, nuevamente las familias que participan con el mayor número de especies son Polypodiaceae, Bromeliaceae y Orchidaceae (Figura 2), la mayor contribución numérica la da Orchidaceae. Es importante el aporte por *Pachyphyllum* sp. y por *Epidendrum* sp. (esta última sobre *Weinmannia tomentosa*).

Es patente la baja diversidad en la copa externa. Es importante el aporte numérico relativo por *Tillandsia turneri*. Sobre *Drimys granadensis* también aparece *Macleania rupestris*, en tanto que sobre *Weinmannia tomentosa* lo hacen *Campyloneurum angustifolium* (estadio inmaduro) y *Epidendrum* sp., los cuales presentan adaptaciones a dichos ambientes expuestos.

El mayor número de individuos lo aporta la familia Orchidaceae, localizada principalmente hacia la copa interna y media sobre ambas especies de foró-

fitos, como también hacia el fuste de *Weinmannia tomentosa*. Aunque menor, la contribución por Polypodiaceae, especialmente hacia la base del fuste, incrementa el porcentaje de individuos en esta zona. A pesar de su contribución numérica, la familia Bromeliaceae no hace un aporte sustancial a un nivel particular debido a que presenta una distribución vertical muy amplia sobre los forófitos (Tabla 2).

DISTRIBUCION DE LA BIOMASA

La relación entre la altura vertical de las epifitas vasculares sobre los forófitos y su biomasa, permitió calcular coeficientes de determinación (r^2) muy bajos (en la mayoría de los casos r^2 es del orden de 10^{-3}). Nuevamente, la opción más coherente y explicativa es hacer una subdivisión ecológica del forófito.

Las especies con mayor aporte de biomasa son, en orden decreciente de contribución, *Polypodium funckii*, *Tillandsia turneri*, *Elaphoglossum glossophyllum*, *Pleurothallis secunda* y *Tillandsia complanata* (Tabla 3). Aporte sustentado por un gran crecimiento masivo de la colonia (Polypodiaceae y *Pleurothallis secunda*) o por desarrollo de cada uno de los individuos (*Tillandsia* spp.). Consecuentemente, las familias que contribuyen en mayor proporción a la biomasa son Polypodiaceae y Bromeliaceae (Figura 4). Orchidaceae, a pesar de ser la más numerosa, hace un menor aporte a la biomasa, debido a que en general presenta plantas de tamaño pequeño.

La mayor proporción de la biomasa se concentra hacia el fuste basal (Figura 5). La disminución hacia estratos superiores no es homogénea, debido principalmente al patrón aleatorio en la distribución vertical de Bromeliaceae, v.g. *Tillandsia turneri* que aporta bastante biomasa a la copa externa de *Drimys granadensis* y a *T. complanata* que lo hace a la copa media de *Weinmannia tomentosa*.

En cuanto al aporte relativo de las diferentes familias a los niveles ecológicos establecidos (Figura 6), se observa que el mayor porcentaje de biomasa se concentra en todos los casos en el fuste, bien sea basalmente (Hymenophyllaceae, Polypodiaceae, Piperaceae y Orchidaceae) o en las partes media y superior de éste (Ericaceae y Bromeliaceae).

Polypodiaceae participa en la mayor proporción de biomasa del fuste basal de los forófitos (Figura 7) y en la copa interna de *Weinmannia tomentosa*, en este caso por la contribución de *Elaphoglossum muscosum*. En el resto del fuste, Bromeliaceae proporciona biomasa a esta zona pobre en acumulación de materia orgánica (y de la cual no depende para su nutrición). La escasa acumulación de biomasa en la copa es atribuible principalmente a Orchidaceae en *Drimys granadensis* y a Polypodiaceae en *Weinmannia tomentosa*. La fijación pequeña de biomasa en la copa media de *Drimys granadensis* es debida principalmente a *Stelis* sp. que presenta crecimientos coloniales pequeños en la zona y a *Tillandsia complanata* en *W. tomentosa*. Bromeliaceae, con bajo número de individuos de gran crecimiento, aporte la mayor fijación de biomasa en la copa externa. El uso eficiente de minerales en las familias con mayor contribución a la biomasa puede ser atribuido en las

Bromeliaceae a la formación de vástagos monocárpicos de crecimiento determinado con presencia de tanque acumulador de materia orgánica (BENZING 1973) y en las Polypodiaceae al desarrollo activo del sistema de rizomas que origina crecimiento de la colonia y/o fragmentación clonal de la misma.

Tabla No. 3. Biomasa aportada por las especies de epífitas vasculares registradas en el Bosque El Granizo.

A. *Drimys granadensis*

Especie	Biomasa (g)	F. Basal	Distribución (g)			
			Fuste	Copa Interna	Copa Media	Copa Externa
<i>Hymenophyllum myriocarpum</i>	1,52	1,52				
<i>Hymenophyllum polyanthos</i>	3,42	0,21	3,21			
<i>Hymenophyllum trichophyllum</i>	1,34	1,34				
<i>Elaphoglossum glossophyllum</i>	143,38	121,36	22,02			
<i>Elaphoglossum aff. glossophyllum</i>	0,43	0,29	0,07	0,07		
<i>Grammitis flabelliformis</i>	2,12	1,64		0,05	0,43	
<i>Grammitis jamesonii</i>			0,19	0,19		
<i>Grammitis moniliformis</i>	0,03	0,03				
<i>Polypodium funckii</i>	435,10	435,10				
<i>Polypodium aff. mindense</i>	1,80	1,80				
<i>Polypodium murorum</i>	1,80	1,80				
<i>Macleania rupestris</i>	36,32		34,59		1,73	
<i>Peperomia saligna</i>	2,97	2,97				
<i>Tillandsia brunonis</i>	1,40		1,25	0,04		0,11
<i>Tillandsia turneri</i>	516,65	125,83	150,34	0,10	0,29	240,09
<i>Elleanthus aff. lupulinus</i>	1,10		1,10			
<i>Fernandezia sanguinea</i>	0,74			0,06	0,68	
<i>Pachyphyllum sp.</i>	5,07			4,50	0,57	
<i>Pleurothallis secunda</i>	67,60	52,89		14,71		
<i>Stelis sp.</i>	42,77	10,20	15,37	4,86	12,34	
TOTAL	1265,75	756,95	227,98	24,58	16,04	240,20

Tabla No. 3 (continuación)

B. *Weinmannia tomentosa*

Especie	Biomasa (g)	F. Basal	Distribución (g)			
			Fuste	Copa Interna	Copa Media Externa	
<i>Hymenophyllum myriocarpum</i>	33,59	33,59				
<i>Hymenophyllum trichophyllum</i>	2,02	2,02				
<i>Elaphoglossum cuspidatum</i>	21,74	21,74				
<i>Elaphoglossum glossophyllum</i>	175,97	175,97				
<i>Elaphoglossum aff. glossophyllum</i>	0,24		0,24			
<i>Elaphoglossum muscosum</i>	5,82			5,82		
<i>Grammitis flabelliformis</i>	0,06	0,06				
<i>Grammitis meridensis</i>	0,23	0,23				
<i>Grammitis moniliformis</i>	0,04	0,04				
<i>Polypodium funckii</i>	447,42	447,42				
<i>Polypodium murorum</i>	1,53				1,53	
<i>Macleania rupestris</i>	3,58		3,47	0,11		
<i>Tillandsia brunonis</i>	0,03	0,03				
<i>Tillandsia complanata</i>	207,72	6,52			201,20	
<i>Tillandsia turneri</i>	361,90	0,06	338,44		23,40	
<i>Epidendrum sp.</i>	1,83		1,00		0,83	
<i>Pachyphyllum sp.</i>	0,68		0,06	0,62		
<i>Pleurothallis secunda</i>	253,27	253,27				
<i>Stelis sp.</i>	1,71	1,19	0,52			
TOTAL	1519,38	942,14	343,73	6,55	202,73	24,23

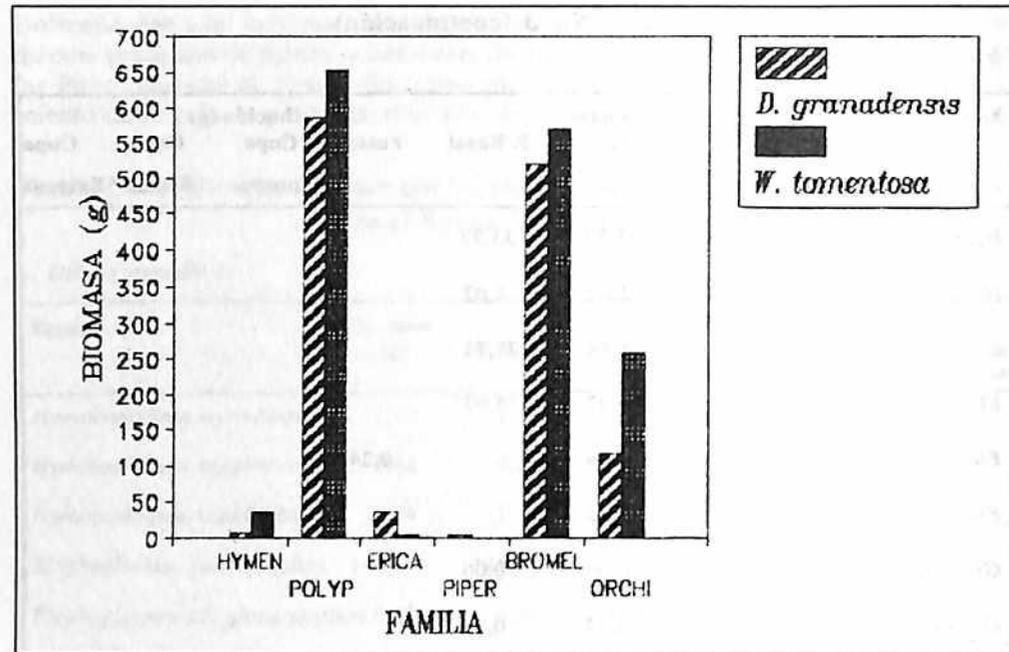


Figura No. 4. Biomasa aportada por las familias epífitas.

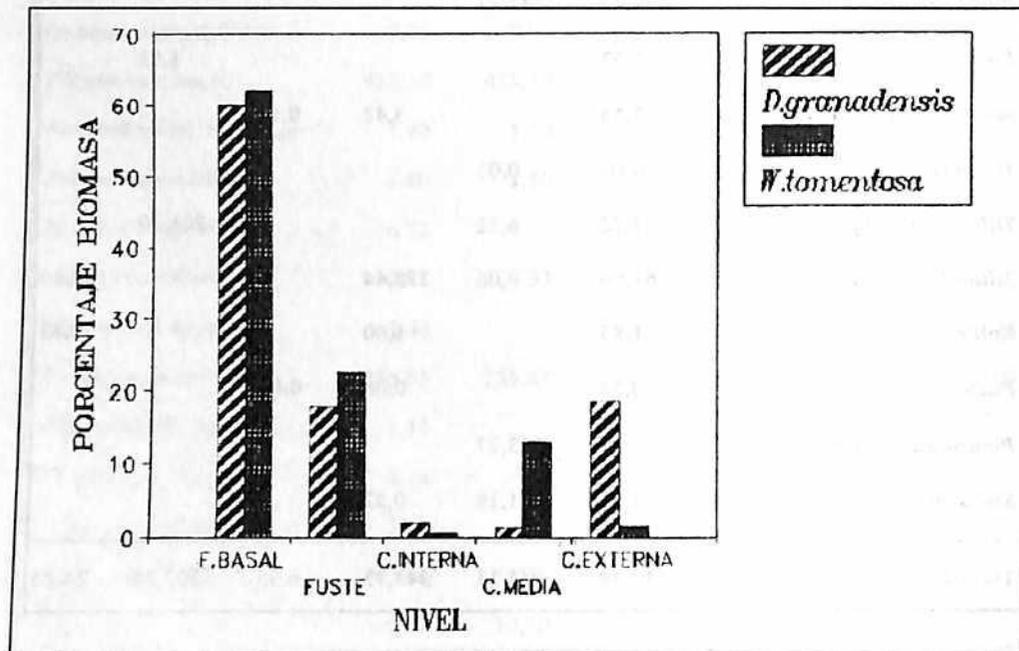


Figura No. 5. Distribución porcentual de biomasa en diferentes niveles.

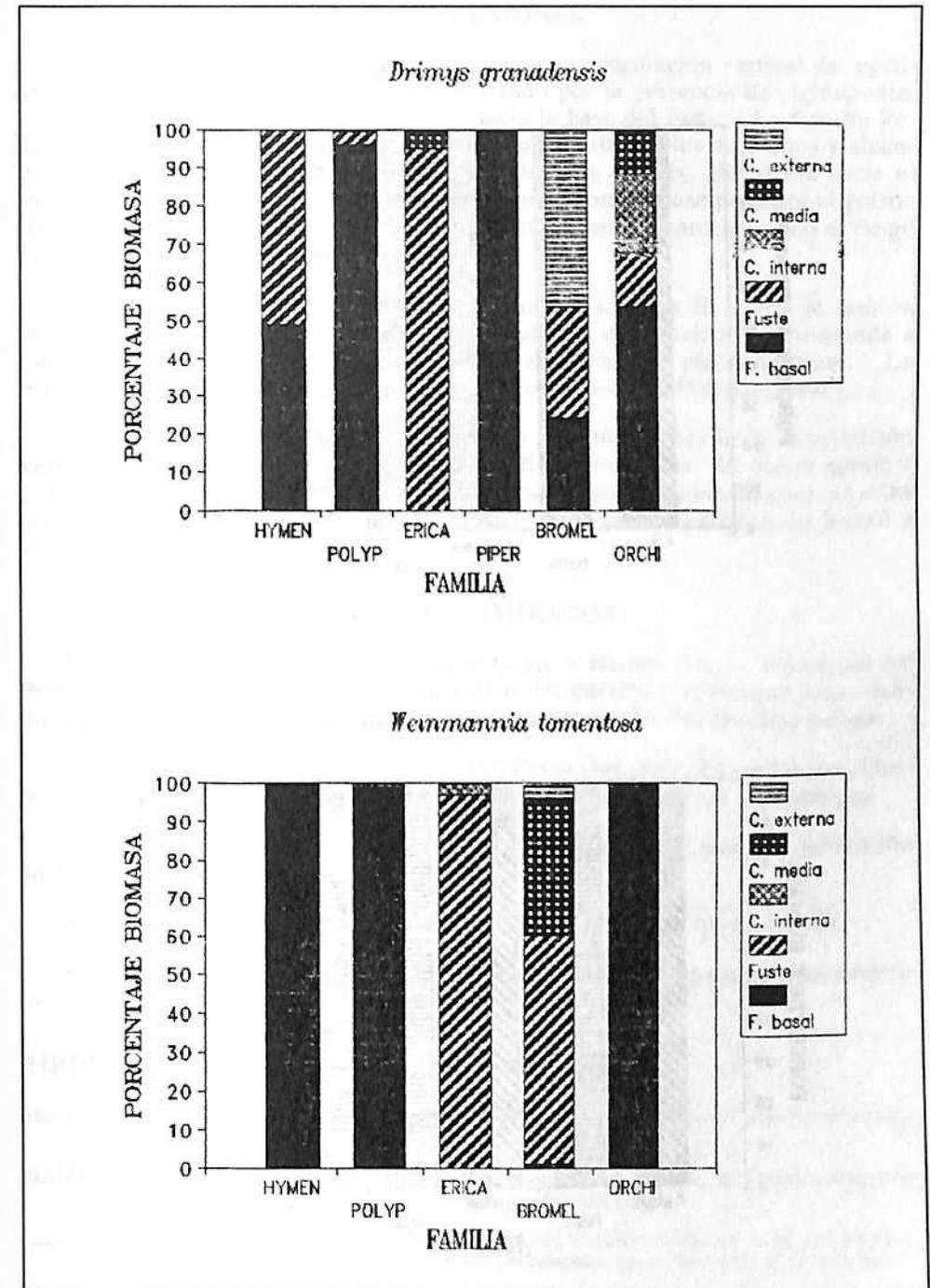


Figura No. 6. Distribución porcentual de biomasa en las familias epífitas vasculares.

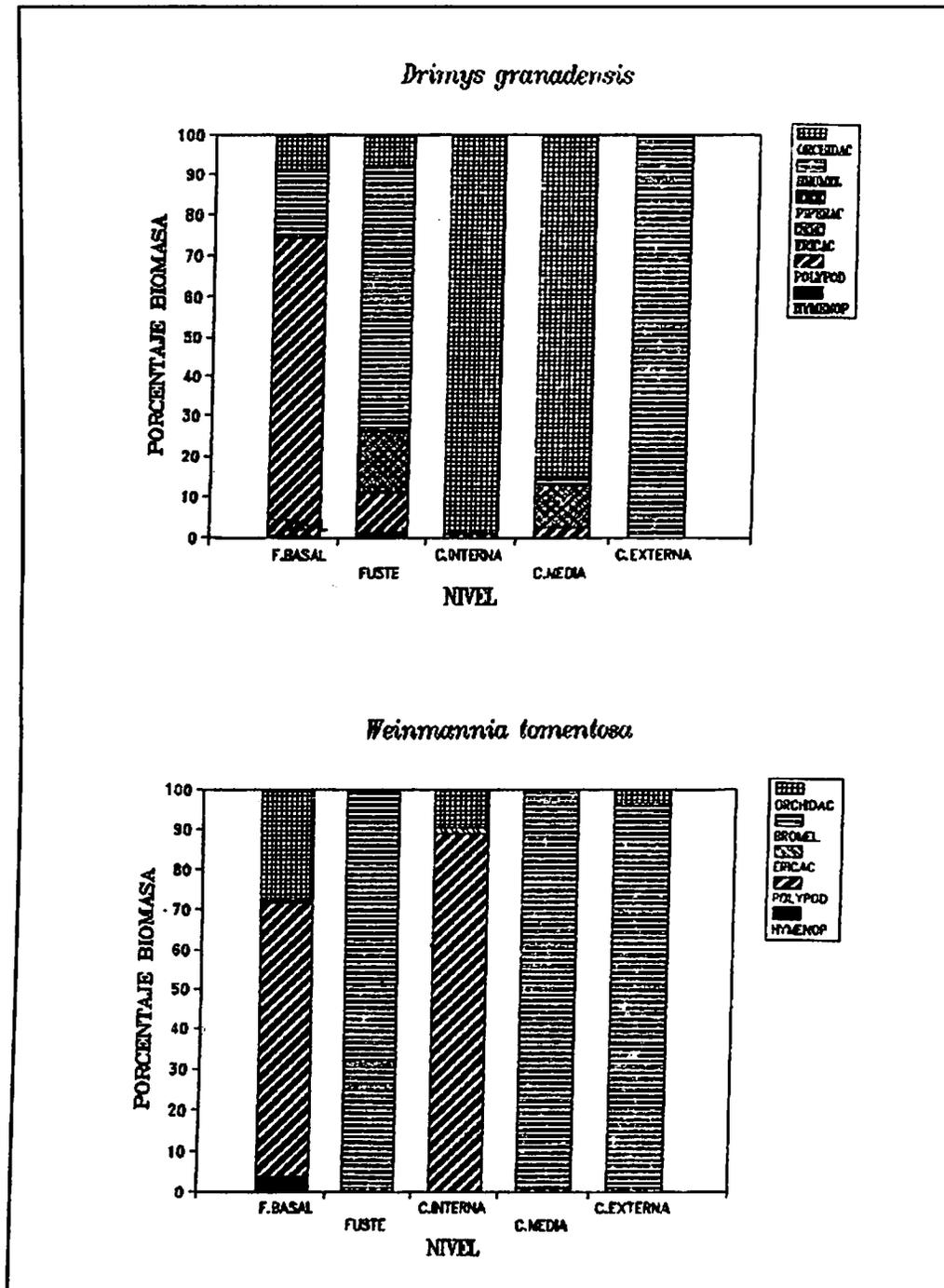


Figura No. 7. Aporte relativo de biomasa por las familias de epifitas vasculares.

CONCLUSIONES

Sobre las especies de forófitos evaluados, la distribución vertical de epifitas vasculares exhibe un patrón caracterizado por la presencia de Lycopodiaceae, Hymenophyllaceae y Piperaceae hacia la base del fuste. La familia Polypodiaceae se extiende desde esta misma zona hasta niveles más altos y alcanza en muchos casos la copa interna. Orchidaceae es más abundante hacia el dosel y algunas veces hacia el fuste superior. Bromeliaceae presenta el patrón de distribución más amplio de las familias registradas, abarcando todo el rango altitudinal de los forófitos.

El mayor número de especies de epifitas vasculares lo aporta la familia Polypodiaceae; la mayor contribución al número de individuos corresponde a Orchidaceae y, en ella, *Pachyphyllum* sp. es la especie más abundante. La especie más frecuente es *Elaphoglossum glossophyllum* (Polypodiaceae).

La biomasa de las epifitas vasculares no presenta un patrón de distribución vertical definido sobre las especies de forófitos evaluados. El mayor aporte a la biomasa está dado por las familias Polypodiaceae y Bromeliaceae; en ellas las especies más importantes por su participación son *Elaphoglossum funckii* y *Tillandsia turneri*, respectivamente.

AGRADECIMIENTOS

A los Doctores Luis Eduardo Mora Osejo y Helmut Sturm, Directores del Programa "Estudio Ecológico Comparativo del Páramo y el Bosque Alto Andino", por la dirección y la codirección, respectivamente, del presente trabajo.

A los profesores María Teresa Murillo, Favio González, Edgar Linares, Gustavo Lozano, Julio Betancur, por la colaboración en aspectos taxonómicos.

A los biólogos Dionelly Muñoz y Hernando Estupiñán, por la colaboración en la fase de campo.

A los demás compañeros del mencionado programa de investigación.

A Jorge Iván Serna, por facilitarme el equipo necesario para el procesamiento de la información.

BIBLIOGRAFIA

- BENNET B.C. 1986. Patchiness, diversity, and abundance relationships of vascular epiphytes. *Selbyana* 9(1):70-75
- BENZING D.H. 1970. Foliar permeability and the absorption of minerals and organic nitrogen by certain tank bromeliads. *Bot. Gaz. (Crawfordsville)* 131:23-31
- _____. 1973. The Monocotyledons: their evolution and comparative biology. I. Mineral nutrition and related phenomena in Bromeliaceae and Orchidaceae. *Quart. Rev. Biol.* 48(2):277-290
- _____. 1976. Bromeliad trichomes: structure, function, and ecological significance. *Selbyana* 1:330-348

- _____. 1984. Epiphytic vegetation: a profile and suggestions for future inquiries. *Task. Veg. Sci.* 12:155-177
- _____. 1986. The vegetative basis of vascular epiphytism. *Selbyana* 9:23-43
- _____ & K.M. BURT. 1970. Foliar permeability among twenty species of the Bromeliaceae. *Bull. Torrey Bot. Club* 97(5):269-279
- _____ & W.E. FRIEDMAN. 1981. Patterns of foliar pigmentation in Bromeliaceae and their adaptive significance. *Selbyana* 5:224-240
- CLEEF, A.M., O. RANGEL, HAMMEN VAN DER, T. y R. JARAMILLO. 1984. La vegetación de las Selvas del transecto Buritaca. In HAMMEN, T. van der y P. M. RUIZ, eds., *La Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia)*. J. Cramer, Verlag, Alemania. pp. 267-406.
- WILDE, A. DE 1988. Epiphytes of the subandean-andean transitionzone, Cordillera Central, Colombia. Hugo de Vries Laboratory, University of Amsterdam. 35 p.
- GARCIA-FRANCO, J.G. & C.M. PETERS. 1987. Patrón espacial y abundancia de *Tillandsia* spp. a través de un gradiente altitudinal en los Altos de Chiapas, México. *Brenesia*:35-45
- HAZEN, W.E. 1966. Analysis of spatial pattern in epiphytes. *Ecology* 47(4):634-635 p73
- HOSOKAWA, T. 1943. Studies on the life-forms of vascular epiphytes and epiphyte flora of Ponape, Micronesia (I). *Trans. Nat. Hist. Soc. Taiwan* 33(234):35-55
- _____. 1949. Studies on the life-form of vascular epiphytes and the spectrum of their life-forms. *J. Jap. Bot.* 24:41-45
- JOHANSSON, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta phytogeogr. Suec.* 59:1-129
- _____. 1978. A Method to Register the Distribution of Epiphytes on the Host tree. *Amer. Orchid Soc. Bull.* 47(10):901-904
- KELLY, D.L. 1985. Epiphytes and climbers of a Jamaican rain forest: Vertical distribution, life forms and life histories. *J. Biogeog.* 12:223-241
- MADISON, M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2:1-13
- _____. 1979. Distribution of epiphytes in a rubber plantation in Sarawak. *Selbyana* 5:207-213
- NADKARNI, N.N. 1984. Epiphytes Biomass and Nutrient Capital of a Neotropical Elfin Forest. *Biotropica* 16:249-256
- RICHARDS, P.W. 1964. *The tropical rain forest: an ecological study*. University Press, Cambridge. pp. 110-128
- SERNA, R.A. 1992. Distribución vertical de epifitas vasculares en un relicto de bosque de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granadensis* en la Región de Monserrate. Tesis de Grado. Depto. de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 118 p.
- SOTA, E. DE LA. 1972. Las pteridofitas y el epifitismo en el Departamento del Chocó (Colombia). *Anales Soc. Ci. Argent.* 194:245-278
- STEEGE, H. TER & J.H.C. CORNELISSEN. 1989. Distribution and Ecology of Vascular Epiphytes in Lowland Rain Forest of Guyana. *Biotropica* 21:331-339
- STEEL, R.G.D. & J.H. TORRIE. 1985. *Bioestadística: Principios y procedimientos*. 2a. ed., McGraw-Hill, Bogotá. 622 p.
- SUGDEN, A.M. 1981. Aspects of the ecology of Vascular Epiphytes in two colombian cloud forests. II. Habitat preferences of Bromeliaceae in the Serranía de Macuira. *Selbyana* 5:264-273

- _____ & R.J. ROBINS. 1979. Aspects of the Ecology of Vascular Epiphytes in Colombian Cloud Forests, I. The Distribution of the Epiphytic Flora. *Biotropica* 11:173-188
- VALDIVIA, P.E. 1977. Estudio Botánico y Ecológico de la Región del Río Uxpanapa, Veracruz, No. 4. Las epifitas. *Biotica* 2:55-81
- VARGAS, J.O. 1986. Estudios ecológicos en un relicto de bosque de *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granadensis* en la Región de Monserrate. *Perez- Arbelaezia*, 1(3):337-356
- _____ & S. ZULUAGA. 1980. Contribución al estudio fitoecológico de la Región de Monserrate (ecosistemas altoandinos). Tesis de Grado. Depto. de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 265 p.

Contribución al conocimiento de los sistemas radicales de algunas plantas de biotipo diferente, localizadas en el páramo El Granizo¹

Alvaro Sánchez
Luis Carlos López*

RESUMEN

*Se llevó a efecto el estudio comparativo del desarrollo, crecimiento, morfología y estructura de los sistemas radicales de **Espeletia grandiflora** H. B. (caulirrosula), **Paepalanthus columbiensis** (roseta) e **Hypericum mexicanum** (subarbusto), con el fin de establecer diferencias y/o coincidencias entre los sistemas radicales de especies pertenecientes a biotipos diferentes, y determinar si existen o no correlaciones entre el comportamiento del desarrollo y crecimiento del sistema radical de las especies estudiadas, con las variaciones estacionales del clima y del suelo, a lo largo del año.*

*El análisis de los sistemas radicales de las tres especies permitió establecer diferencias morfológicas y anatómicas contrastantes. **Espeletia grandiflora** presenta una fase juvenil alorrícica breve, reemplazada por otra homorrícica permanente, con raíces cladógenas provistas de ramificaciones de segundo orden. En **Paepalanthus columbiensis**, el sistema radical definitivo es homorrícico secundario, con raíces cladógenas y ramificaciones hasta de tercer orden, crecimiento basitónico horizontal o plagiotrópico. **Hypericum mexicanum** pre-*

¹ Resumen del trabajo de tesis presentado como requisito para optar al título de Biólogo, dirigido por el Profesor Dr. Luis Eduardo Mora-Osejo.

* Biólogo, Universidad Nacional de Colombia.

presenta un sistema radical alorrífico con una raíz principal axonomorfa y ramificaciones hasta de tercer orden.

Respecto a la anatomía interna, se encuentra un sistema de canales resiníferos próximos al sistema de conducción; la presencia de una polidermis altamente suberificada en *Hypericum mexicanum* es considerada como una estrategia adaptativa, que ayuda a mantener el equilibrio hídrico. En *Paepalanthus columbiensis* se presentan una corteza externa, interna altamente lignificada y la endodermis con un alto grado de suberización.

Los resultados obtenidos permiten establecer relaciones entre los aspectos estructurales, la dinámica del crecimiento y los efectos de la influencia ambiental.

INTRODUCCION

Los estudios de los sistemas radicales se han enfocado principalmente hacia las plantas cultivadas. En general, estos estudios llevan a la conclusión de que el modo y la magnitud del crecimiento del sistema radical expresado en su área, en su volumen y en la ocupación de espacios disponibles en el sustrato, están condicionados por las propiedades físico-químicas del suelo, en particular por la porosidad, la presencia de residuos vegetales, la humedad, los nutrientes, la compactación, la aireación y la cantidad de agua, así como por la actividad de la fauna edáfica y, en fin, por la posición geográfica del hábitat en cuestión (BOATWRIGHT & FERGUSON, 1967).

Además de obtener mayor información y comprensión sobre los aspectos ya mencionados, los estudios de los sistemas radicales en las plantas cultivadas apuntan más que todo al conocimiento de los sistemas de conducción y reserva del sistema radical y, en particular, al influjo de los abonos y fertilizantes en el crecimiento de la raíz y a las interacciones de éste con el rendimiento de las cosechas y las implicaciones costo-beneficio en la producción comercial neta y, desde luego, los impactos producidos por los fenómenos de contaminación.

El objetivo del presente estudio es contribuir al conocimiento de los sistemas radicales de plantas de páramo de biotipo diferente.

Se intenta determinar, en cada caso, cuáles son las diferentes regiones o sectores del sistema radical; describir los procesos de crecimiento y desarrollo y sus interrelaciones con las variaciones estacionales del clima; establecer, a nivel cuantitativo, si existen o no relaciones entre el crecimiento del sistema radical y el sistema caulinar respectivo; determinar si existen o no estructuras o mecanismos adaptativos en los sistemas radicales de los biotipos arriba mencionados, en respuesta a la drasticidad de algunos factores ambientales.

METODOLOGIA

FASE DE CAMPO

Clima

Para la caracterización del macroclima se emplearon los valores de precipitación de la Estación El Granizo, situada a 3.250 m.s.n.m. y localizada aproximadamente a 1 km del páramo de Monserrate.

Para reconocer las características mesoclimáticas, se contó con la estación Central del Programa en la zona de estudio que incluía: pluviógrafos, pluviómetros, termohigrógrafo, radiógrafo, termómetros de suelo y termómetros de temperatura máxima y mínima para aire y suelo, situado a 3.250 m.s.n.m.

Suelos

Se hicieron dos perfiles de suelo, teniendo en cuenta los biotipos a estudiar y se tomaron muestras de cada uno de los horizontes para análisis posteriores, según las normas establecidas para tal fin (IGAC, 1979). El perfil 1 corresponde a *Espeletia grandiflora* y *Paepalanthus columbiensis*; el perfil 2, a *Hypericum mexicanum*.

La presencia de oxígeno se evaluó cualitativamente según el test de los iones férrico y ferroso (JACKSON, 1970).

Vegetación

Se seleccionaron y marcaron 80 plantas juveniles de cada especie, teniendo en cuenta algunos caracteres cuantitativos del vástago: número de hojas; diámetro de la corona y altura total de la planta.

Cuatro ejemplares de cada especie se dejaron como patrones durante el período de investigación; quincenalmente se registraron cuantitativamente los siguientes parámetros correspondientes al vástago: número de hojas, diámetro de la corona y altura total de la planta juvenil. Los ejemplares restantes se coleccionaron al azar, tres de cada especie cada quince días, con el objeto de observar diferencias en el crecimiento del sistema radical.

Extracción y lavado del sistema radical

Para reconocer la estructura del sistema radical, se extrajeron bloques de suelo que incluyeran tanto la parte aérea como la radical de cada especie, según el método de los monolitos (KOHLEIN & VETTER, 1953, citados en BÖHM, 1979), con ligeras modificaciones en cuanto al tamaño.

FASE DE LABORATORIO

Clima

Semanalmente se evaluaron los datos climáticos registrados en el año anterior al período de estudio, con el fin de determinar épocas secas y húmedas en el área de muestreo y para cada especie; de la misma manera, se procedió a lo largo del año durante el cual se llevó a cabo la investigación.

Suelos

Las determinaciones físicas y químicas de los suelos se realizaron en el Laboratorio de Suelos del Instituto Geográfico "Agustín Codazzi" IGAC, de acuerdo con los métodos analíticos utilizados para los trabajos de caracterización.

SISTEMAS RADICALES

Morfología externa

Sobre cada uno de los sistemas radicales, se determinaron los siguientes parámetros: tipo de ramificación, diámetro de las raíces primarias y secundarias a 1 cm del cuello y longitud radical, según el método de intersección (TENNANT, 1975). Para la parte aérea de cada especie se determinaron: número de hojas, diámetro de la corona, longitud de las hojas y altura total de la planta.

Anatomía interna

Se tomaron segmentos de raíces desde la punta hasta el cuello preservándolos en F.A.A. durante 24 horas, para luego ser teñidos; fijados y cortados en micrótopo y a mano alzada, para posteriores observaciones microscópicas.

RESULTADOS Y DISCUSION

Clima

En el páramo, el clima es el factor determinante de la vegetación y sus biotipos predominantes, consecuencia de los mecanismos estratégicos que amortiguan las condiciones extremas que soportan durante la mayor parte del año.

Macroclimáticamente, la precipitación media mensual multianual es de 97.5 mm; el año se divide en dos períodos secos y dos períodos húmedos. El primer período seco abarca los meses de diciembre a febrero y el segundo, de junio a septiembre. Los períodos húmedos van de marzo a mayo y de octubre a noviembre.

Las condiciones macroclimáticas para el período de estudio (Octubre de 1985 - septiembre de 1986), fueron:

Precipitación total anual, 1185.7 mm, con 263 días de lluvia y 102 días secos. El mes más seco fue junio, con 89.2 mm, mientras que el más húmedo correspondió a octubre, con 175 mm.

La humedad relativa máxima oscila entre el 95 % y el 100 %; la humedad relativa mínima presenta un comportamiento más irregular, con valores entre 48% y 77 %; y la media, entre el 80 % y el 90 %, con un descenso leve en el mes de enero.

La mayor diferencia entre la humedad máxima y la mínima se presenta en diciembre, lo que significa, que siendo éste el mes más seco, la humedad relativa en el día disminuye a causa de la baja precipitación y en la noche aumenta debido a la disipación del calor. La diferencia mínima ocurre en el mes de mayor precipitación (Mayo), cuando las diferencias entre la humedad relativa máxima y mínima son del 10 %.

La temperatura máxima del aire, a 2 m de altura, oscila entre 9.6 y 13.9 °C, en tanto que la mínima se encuentra entre 5.5 y 7.4 °C y la media, entre 7.2 y

9.7 °C. La amplitud máxima entre las temperaturas extremas ocurre en el mes de febrero, es decir, durante el primer período seco del año y la amplitud mínima se presenta en el mes de junio, coincidiendo con el primer período húmedo.

El valor más alto para la temperatura del suelo, ocurre en febrero, con 23.9 °C y el mínimo, en junio, con 13.4 °C. La temperatura mínima fluctúa entre 7 y 9 °C. La lluvia ejerce un efecto regulador, que reduce las diferencias para este parámetro.

CARACTERISTICAS FISICAS Y QUIMICAS DEL SUELO

El perfil del suelo correspondiente a *Espeletia grandiflora* y *Paepalanthus alpinus* (perfil 1), presenta una textura franco-arenosa (F A) en el horizonte superficial; el limo y la arcilla constituyen el 46% y la arena, el 54-70 %. Entre los 15-30 cm, la textura es franco-arcillo-arenosa (F Ar A), con un 20% de arcilla, el 26 % de limo y 54 % de arena.

El perfil correspondiente a *Hypericum mexicanum* (perfil 2), presenta una textura areno-franca (A F) entre los 15-30 cm. El suelo contiene entre 74-78 % de arena y el 22-18 de limo y 4% de arcilla. Véase Tabla No. 1.

El pH del suelo es ácido en la superficie y entre los 15-30 cm. No se presentan diferencias significativas entre las épocas húmedas y secas del año; sin embargo, se observa un ligero descenso de la acidez en las épocas húmedas, posiblemente por la mayor dilución causada por la precipitación.

En lo que respecta a la materia orgánica, los valores son más altos en el suelo de *Espeletia grandiflora* y *Paepalanthus alpinus*, pero en ambos sitios, el porcentaje de materia orgánica es mayor en la superficie que en los horizontes más profundos. Tabla No. 1.

La misma situación ocurre con relación a la capacidad catiónica de cambio (CCC); El suelo correspondiente a las dos primeras especies, presenta valores dos veces más altos que los del suelo con presencia de *Hypericum mexicanum*. El menor porcentaje de materia orgánica y el bajo contenido de arcillas en el segundo perfil, están correlacionados con el menor valor de CCC en el suelo. Tabla No. 1.

En el perfil 1, los suelos presentan valores de saturación inferiores al 3 %; hacia la superficie, los valores se reducen hasta alcanzar el 1.7 %. El perfil 2 presenta un valor de hasta el 4.3 % entre los 15-30 cm. Tabla No. 1.

El calcio, el magnesio y el fósforo, se encuentran en concentraciones bajas en los dos sitios; sin embargo, en la superficie del primer perfil, el potasio muestra valores medios. El contenido de sodio aparece dentro del rango normal para el desarrollo de las plantas (Tabla 1).

Ambos suelos analizados son pobres en fósforo. Existe una pobreza extrema de este elemento. Por otra parte, la saturación de aluminio supera el 70 %, valor considerado como tóxico para la mayoría de las plantas cultivadas.

Tabla No. 1. Análisis físico-químico de suelos, de 2 perfiles situados en la región de Monserrate-Bogotá.

Perfil No. 1. *Espeletia grandiflora* y *Paepalanthus columbiensis*.
 Perfil No. 2. *Hypericum mexicanum*.

Prof. cms.	Granulometría				Complejo de cambio					Saturaciones									
	Arena %	Limos %	Arcl. Tex. %	Arcl. pura %	pH	COC	BT	Ca	Mg	K	Na	ST	SCa	Sb	SK	M.O. %	P p.p.m.	Al m.e. /10gr Al	% Sat
00-15	54	28	18	FA	4.2	58.9	1.0	0.2	0.2	0.3	0.3	1.7	0.3	0.3	0.5	40.75	4	10.3	91.1
15-30	54	26	20	FAtA	4.5	45.8	1.0	0.2	0.2	0.4	2.1	0.4	0.4	0.4	0.4	18.73	3	7.7	88.5
00-15	74	22	4	FA	4.2	26.5	0.8	0.2	0.2	0.2	3.0	0.7	0.7	0.7	13.22	4	3.8	82.6	
15-30	78	18	4	AF	4.6	21.0	0.9	0.2	0.2	0.3	4.3	0.9	0.9	0.9	9.46	2	2.6	74.2	

En lo que respecta a la aireación del suelo, la disponibilidad de oxígeno es evidente en los primeros 10 cm de ambos suelos y, disminuye ligeramente en los estratos inferiores de 10-20 cm. En el suelo de *Hypericum mexicanum*, (Perfil 2) no se presenta deficiencia severa de oxígeno ni en la época seca, ni en la húmeda del año. En cambio, en el suelo de *Espeletia grandiflora* y *Paepalanthus alpinus*, existe menor poca disponibilidad durante la época húmeda.

A partir de los 20 cm de profundidad, se presenta deficiencia, sin que tengan importancia las características estructurales, el desplazamiento del nivel freático y el movimiento de oxígeno y otros gases en el suelo. Tabla No.2

SISTEMA RADICAL

Morfología externa

Espeletia grandiflora

Esta especie posee un sistema radical homorrhizo secundario, con ramificaciones hasta de segundo orden. En estado adulto, las raíces son alargadas, con diámetros hasta de 5 mm y se distribuyen radialmente desde la base de la planta hacia la periferia.

En plantas jóvenes, las raíces presentan inicialmente un crecimiento geotrópico positivo y, cuando alcanzan 5-8 cm de longitud, se tornan plagiotrópicas y avanzan en dirección paralela a la superficie del suelo. Posteriormente, el sistema radical alorrhizo inicial es reemplazado por un sistema homorrhizo, al desaparecer la raíz principal y presentarse las raíces cladógenas.

Las primeras raíces laterales se desarrollan a partir de la raíz principal, procedente de la raíz embrional o radícula. En general, la disposición de estas raíces se ajusta a un patrón constante, que coincide, con el ordenamiento de los haces xilemáticos.

Paepalanthus columbiensis

En *Paepalanthus columbiensis*, el sistema radical está conformado, en su mayor parte, por raíces cladógenas con ramificaciones secundarias hasta de tercer orden y crecimiento basitónico o tamnoide; se presentan cadenas delgadas dispuestas radialmente y, en la mayoría de los casos, horizontalmente y a poca distancia del suelo y, por tal razón, expuestas a las condiciones del medio.

Las raíces laterales secundarias de primer orden presentan crecimiento plagiotrópico, formando un ángulo geotrópico de 45° con la raíz de la cual nacen. El efecto del geotropismo parece estar suprimido por el crecimiento hiponástico. Las raíces laterales de segundo orden son totalmente ageotrópicas.

En las raíces jóvenes existe una diferenciación clara entre la corteza hialina translúcida y el cilindro central rojo a marrón, observable a través de la corteza.

La cantidad y longitud de las raíces es mayor que en las otras especies estudiadas. Las raíces superficiales están protegidas por hojas muertas que retienen humedad y evitan la deshidratación de los puntos meristemáticos.

Tabla No. 2. Análisis cualitativo de gases en el suelo. Prueba para el oxígeno (JACKSON, 1970). Color rojo de $K_3FeC(N)_6$ significa disponibilidad de oxígeno. Color azul de $K_3FeC(N)_6$ indica baja disponibilidad de Oxígeno.

		KONS			$K_3FeC(N)_6$		
		Epoca Seca	Epoca húmeda	Epoca seca	Epoca húmeda		
Profundidad							
Perfil No 1	00-10	Rojos	Rojos suaves	Negativo	Azul suave		
	10-20	Rojos	Rojos suaves	Azul suave	Azul		
	20-30	Negativo	Negativo	Azul	Azul		
	30-40	Negativo	Negativo	Azul	Azul		
Perfil No 2	00-10	Rojos	Rojos suaves	Negativo	Azul suave		
	10-20	Rojos suaves	Negativo	Azul suave	Azul suave		
	20-30	Negativo	Negativo	Azul	Azul		
	30-40	Negativo	Negativo	Azul	Azul		

Hypericum mexicanum

El sistema radical de esta especie es alorrífico; la raíz principal, que es axonomorfa, crece intensamente desde los primeros estadios de desarrollo, se ramifica y forma raíces laterales hasta de tercer orden.

A diferencia de *Espeletia grandiflora*, la forma de crecimiento del sistema radical de esta especie, resulta de movimientos geotrópicos positivos. La disposición de las raíces secundarias no presenta un patrón determinado. Las ramificaciones tienen una forma dendroide, asociada a su crecimiento acrotónico.

ANATOMIA INTERNA

Espeletia grandiflora

Las raíces presentan simetría radial, que se expresa en la estructura anatómica y en la formación de raíces laterales.

La hipodermis está formada por un solo estrato de células rectangulares, paredes internas delgadas y externas sin cutícula, que presentan formación de pelos radicales, lo cual parece estar asociado a la baja concentración de Ca^{++} en el suelo, como lo señala FAHN (1974).

En la corteza se observa un solo tipo de parénquima, formado por células redondeadas; con presencia de espacios intercelulares y canales secretores de resina, dispuestos irregularmente y cerca al límite con la endodermis, posiblemente para favorecer el transporte de resina a otros sitios de la planta.

La endodermis presenta un solo estrato de células alargadas periclinalmente con bordes redondeados de paredes gruesas, que rodean el cilindro central. Las células del periciclo están dispuestas en un solo estrato y en contacto con la endodermis.

El xilema primario presenta células poligonales, con paredes engrosadas por superposición de capas de lignina; los vasos de xilema y floema se encuentran dispuestos en forma alterna. (Figura 1).

Paepalanthus columbiensis

La epidermis se presenta como un solo estrato de células con paredes alargadas periclinalmente, no cutinizadas y delgadas, que permiten la absorción de nutrientes por toda la superficie de la raíz. Presenta pelos radicales de forma tubular, sin ningún tipo de ramificación. No se observan células acompañantes ni anexos.

Morfológicamente, se pueden distinguir una corteza externa y una interna; la primera está constituida por células hialinas, poligonales, dispuestas de 3 a 4 capas, las cuales poseen paredes delgadas y espacios intercelulares. La corteza interna presenta células dispuestas de 2 y 3 capas, con paredes fuertemente lignificadas para contrarrestar la presión. El grado de acumulación de lignina es mayor en la capa de células más próximas al tejido endodérmico inmediato. Las células de las capas corticales internas aparecen aplanadas tangencialmente.

La endodermis se presenta como un solo estrato de células alargadas anticlinamente, sin espacios intercelulares; el grado de suberización de las paredes internas es alto.

El periclo es uniestratificado y se encuentra conformado por células parenquimatosas pequeñas con paredes ligeramente engrosadas. Los haces del protoxilema se distribuyen uniformemente entre los vasos conductores del metaxilema, cuyos elementos son usualmente largos, de gran tamaño y con paredes gruesas, observándose de 4-5 vasos en el cilindro central. (Figura 2).

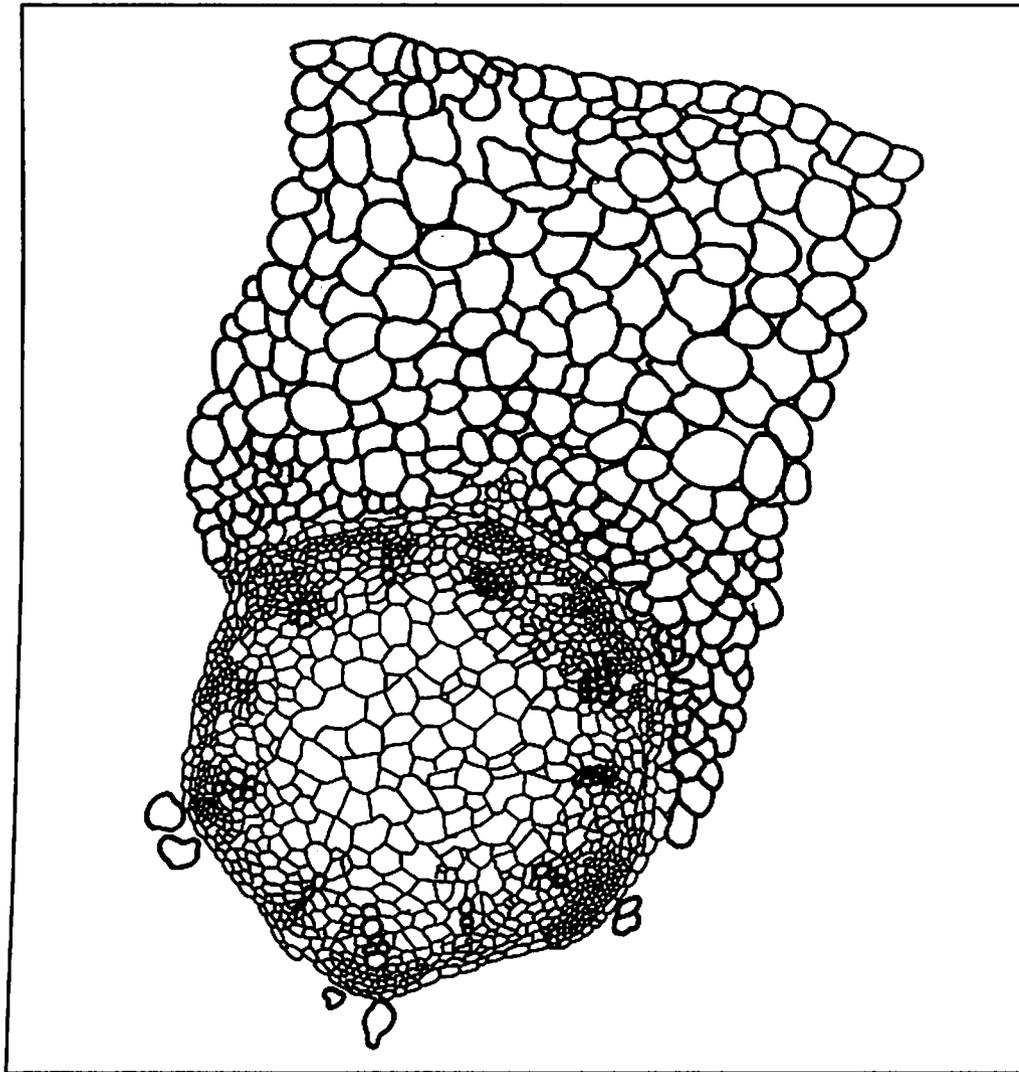


Figura No. 1. Corte transversal de una raíz de *Espeletia grandiflora*

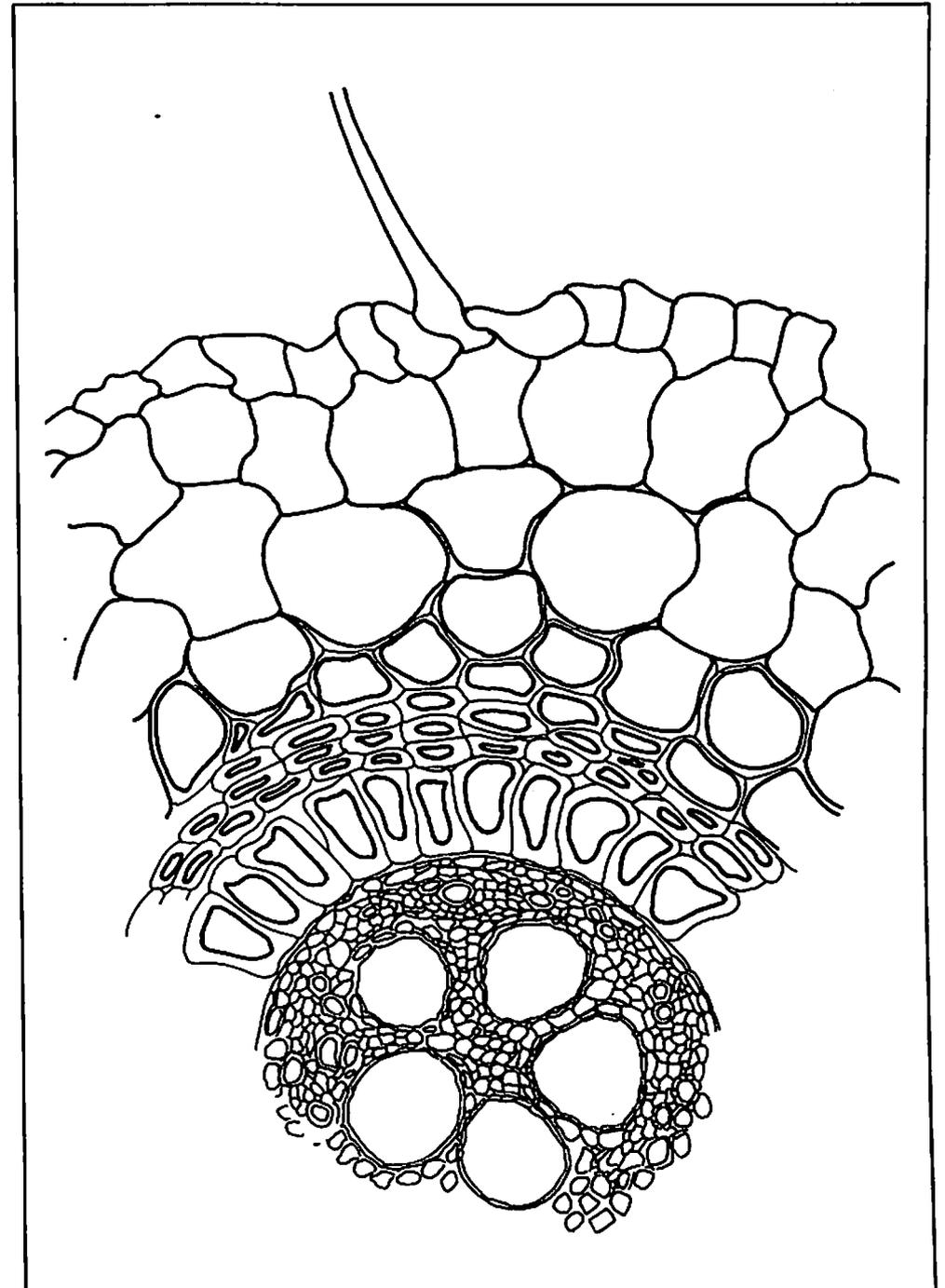


Figura No. 2. Corte transversal de una raíz de *Paepalanthus columbiensis*

Hypericum mexicanum

Presentan lumen amplio y paredes engrosadas, de contorno redondeado o ligeramente poligonales. Se observan radios medulares ricos en contenido citoplasmático. La aparición del cambium vascular ocasiona el desplazamiento del floema hacia afuera, adoptando la forma de una capa compacta, que limita con el periciclo (Figura 3).

PROCESOS DE CRECIMIENTO

Espeletia grandiflora

El crecimiento de la raíz se aproxima a una curva de tipo exponencial, con un gran incremento en los últimos cuatro meses de muestreo, debido posiblemente a la aparición de numerosas raíces secundarias, como consecuencia de la acumulación de agua y nutrientes durante el segundo período húmedo del año. Al parecer, este crecimiento no está influenciado drásticamente por los cambios climáticos que ocurren a lo largo del año.

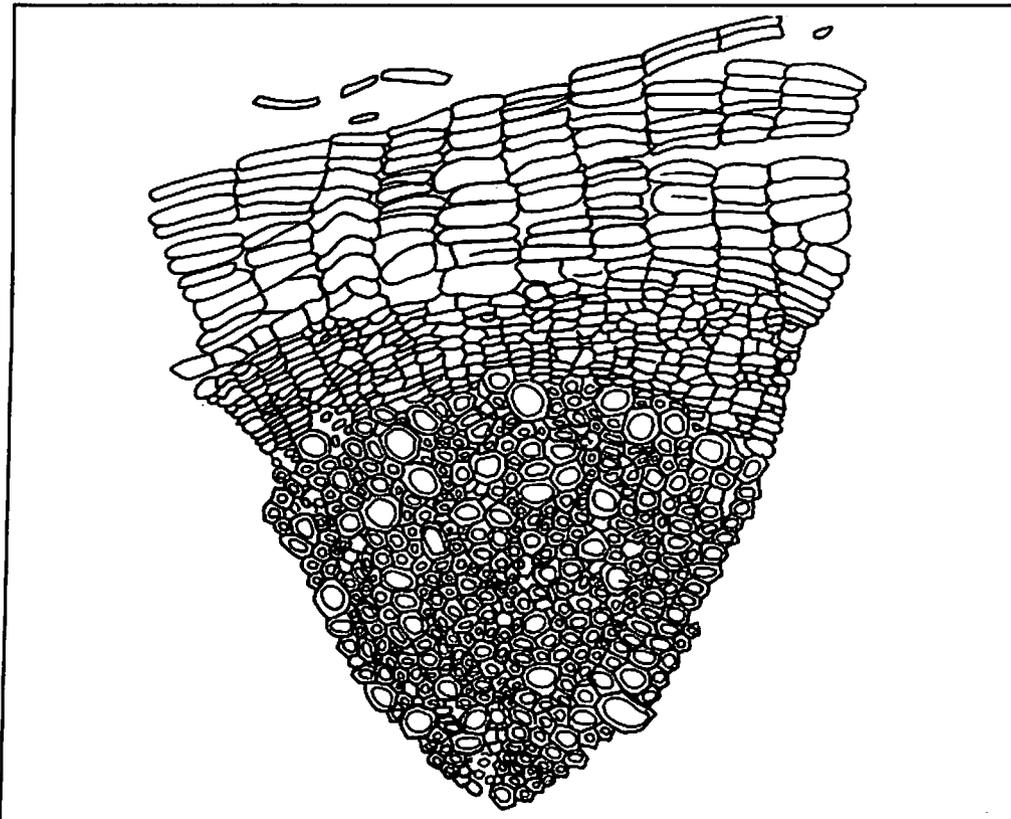


Figura No. 3. Corte transversal de una sección de raíz de *Hypericum mexicanum*.

Durante el año de muestreo, el sistema radical alcanzó una longitud promedio total de aproximadamente 180 cm y osciló dentro del rango de 32 a 140 cm.

El diámetro de las raíces cladógenas varía de acuerdo con la disponibilidad de agua en el medio (épocas secas y húmedas), a pesar de lo cual, el diámetro medido a 1 cm del cuello, no varía considerablemente en los dos períodos húmedos, manteniéndose más o menos constante (2-3 mm). Las raíces secundarias presentan diámetros comprendidos entre 0.5 y 0.7 mm, al parecer, asociados a la acumulación de agua en los vacuolos y al aumento en la concentración de gases en los períodos de mayor o menor disponibilidad de agua en la rizosfera.

En las primeras etapas de desarrollo, el crecimiento de la planta es lento, alcanzando, en promedio, 4 cm durante el período de estudio. El diámetro de la corona del vástago oscila dentro de un rango de 3-8 cm y alcanza el valor máximo en el segundo período seco del año. El crecimiento en longitud de las hojas individuales está comprendido entre 4.7-9.7 cm.

La altura de la planta y el diámetro de la corona dependen de la longitud de las hojas y del grado de madurez de las mismas, respectivamente.

Paepalanthus columbiensis

La longitud del sistema radical varía rítmicamente, de acuerdo con los períodos de mayor o menor disponibilidad de agua en el suelo, a lo largo del año. En las épocas de baja precipitación el crecimiento disminuye notablemente, dejando de producirse raíces secundarias. Este fenómeno se puede observar al finalizar la primera época húmeda del año, cuando la raíz alcanza los 170 cm. La longitud de la raíz se encuentra entre 80 y 190 cm, con un crecimiento promedio de 110 cm al año.

El diámetro de las raíces cladógenas y secundarias se incrementa notablemente en los períodos húmedos, lo cual, probablemente, está asociado con la capacidad de almacenar agua. La presencia de un sistema radical superficial, sugiere la utilización del mecanismo de almacenamiento de agua como una estrategia para contrarrestar los efectos drásticos de la temperatura elevada y la escasez de agua en el suelo del páramo, durante los períodos secos.

El diámetro de las raíces cladógenas está entre 0.5 y 0.9 mm, mientras que para las raíces secundarias, está entre 0.1 y 0.4 mm.

El crecimiento en longitud de las plantas jóvenes es de aproximadamente 2 cm al año. Hay tendencia al crecimiento lento y continuo, cuyos valores están dentro del rango de 3-8 cm.

El diámetro de la corona presenta un rango de crecimiento entre 4.7-6.0 cm, con un valor de expansión de 1.3 cm en el año. En las épocas húmedas se presentan los diámetros más amplios y, en las de menor precipitación, existe una tendencia a la reducción. El incremento en la longitud de las hojas es de aproximadamente 1 cm al año, observándose una disminución en la velocidad de crecimiento durante las épocas secas, debido quizás, a la influencia del clima.

Hypericum mexicanum

Desde los primeros estadios de desarrollo, es notable el incremento del crecimiento longitudinal en profundidad, con lo cual se reduce el impacto de las condiciones climáticas. En este sistema radical alorrícico, predominan el crecimiento en longitud y en espesor de la raíz primaria, que se convierte en principal. Su rango de crecimiento oscila entre 48 y 185 cm y alcanza, en el año, 140 cm aproximadamente.

No existe una influencia marcada del clima sobre el comportamiento del diámetro de la raíz principal. Una de las razones para ello, radica posiblemente en la actividad meristemática del periciclo, que origina el crecimiento secundario. El rango de este parámetro oscila entre 1 y 1.5 mm y el crecimiento anual neto es de 0.5 mm.

Las raíces secundarias presentan oscilaciones en el diámetro a lo largo del año de estudio, en un rango que varía entre 0.20 y 0.45 mm. Se supone que la estructura frágil de estas raíces las hace más sensibles a los cambios climáticos y a las condiciones edáficas que, ocasionan respuestas inmediatas, traducibles en términos de turgencia celular.

El crecimiento en altura de la planta es de 4-10 cm en el año de estudio. Durante los primeros estadios de desarrollo, el crecimiento es de 6 cm en el año. La tendencia poblacional es a mantener un ritmo de crecimiento continuo.

En el diámetro de la corona se observan dos fases de crecimiento, cada una de las cuales se extiende a lo largo de seis meses. La primera, oscila entre 1 y 1.3 mm y abarca un período húmedo y otro seco; la segunda fase oscila entre 1.3 y 1.9 mm y abarca los siguientes períodos húmedos y secos del año.

El crecimiento en longitud de las hojas es lento y oscila entre 0.68 y 1.20 cm.

PROCESOS DE DESARROLLO

Espeletia grandiflora

La radícula origina una raíz que, en breve, alcanza 10 cm de longitud; esta raíz primaria presenta algunas raíces secundarias. En este estadio, la parte aérea o vástago se halla formada por 2-4 hojas alternas, gruesas y pubescentes, con una longitud aproximada de 10 mm.

A muy temprana edad, la raíz primaria comienza un proceso de reabsorción y necrosamiento, a la vez que es reemplazada por 2-3 raíces cladógenas que se anclan en el suelo casi verticalmente. Las hojas iniciales mueren y son reemplazadas por nuevas hoja, pero permanecen adheridas al tallo durante largo tiempo, hasta que se descomponen en la superficie, por procesos mecánicos y bioquímicos. En estadios más avanzados, las raíces cladógenas llegan a los 4 cm de longitud y se encuentran desprovistas de ramificaciones, o con muy pocas raíces secundarias.

El brote caulinar está conformado por unas seis hojas vivas de 6-7 cm de largo en promedio, 4 a 5 hojas muertas y hasta dos primordios foliares visibles.

En el último estadio estudiado, el número de hojas es inferior a ocho, con una longitud promedio de 9 cm. Las hojas muertas (necrofolia) son nueve en promedio y se encuentran en diferentes grados de descomposición. El sistema radical lo constituyen 4-5 raíces cladógenas de forma cilíndrica, ancladas en el suelo a una profundidad de 5 cm, con vestigios y cicatrices de ramificaciones secundarias. El crecimiento de estas raíces se torna horizontal, probablemente en respuesta a factores edáficos, ya que a mayor profundidad, la disponibilidad de oxígeno es menor y las condiciones se hacen más drásticas en la época húmeda, posiblemente, debido al desprendimiento de gases a través de los macroporos del suelo.

Paepalanthus columbiensis

Esta especie desarrolla una raíz principal, que pronto es reemplazada por raíces cladógenas. El brote caulinar es prolífico en hojas. comparativamente con las otras especies (17 hojas en promedio); lo mismo ocurre con las hojas basales, las cuales conforman la necrofolia.

En un estadio más avanzado, aumenta la longitud total del sistema radical, por la aparición de raíces secundarias. Las raíces cladógenas alcanzan, en promedio, 5 cm de longitud. En una raíz bien desarrollada, el color pardo de la base se torna paulatinamente más hialino y claro hacia el ápice; los haces vasculares se observan claramente a lo largo de la raíz, excepto en los últimos 5 cm, donde la transparencia del tejido conductor se confunde con la epidermis.

En los estadios más avanzados, el brote caulinar presenta hojas fotosintetizadoras activas y hojas juveniles que crecen verticales y demarcan claramente la altura de la planta. Entre la inserción de la hoja fotosintetizadora inferior y la superficie del suelo se localiza la necrofolia, la cual recubre el sistema radical a manera de manto protector.

El sistema radical crece cerca de la superficie del suelo y las raíces se extienden radialmente alrededor del tallo. Las raíces juveniles y los primordios crecen del interior hacia afuera y alcanzan hasta 16 cm de longitud.

Hypericum mexicanum

Esta especie desarrolla una raíz principal con gran abundancia de raíces secundarias alrededor del eje, en los primeros centímetros de profundidad. En un estadio más avanzado, aumenta la cantidad de raíces secundarias superficiales, que se renuevan periódicamente, más no aumentan en longitud, debido posiblemente, a la drasticidad climática.

A través del desarrollo de la planta, se pueden diferenciar claramente cuatro zonas en el brote caulinar:

Zona de primordios foliares o banco de hojas.

Zona de hojas fotosintetizadoras.

Zona desprovista de hojas.

Zona de hojas muertas o zona de necrofolia.

Al igual que el brote, el sistema radical presenta sectores bien diferenciados. El primero corresponde a la zona de raíces límite, caracterizado hasta de primer orden. El segundo sector, localizado aproximadamente a 5-6 cm de la raíz principal, presenta ramificaciones escasas y un crecimiento determinado por la presencia de obstáculos naturales en el suelo. Luego, 6-7 cm más allá, reaparece la bifurcación principal, que le confiere mayor estabilidad al sistema radical. A partir de esta bifurcación, el crecimiento ocurre simultáneamente en dos sentidos, originando una mayor cantidad de raíces, que permiten la absorción de nutrientes y agua.

En las tres especies estudiadas, se observó la presencia de micorrizas vesículo-arbusculares (M.V.A.). En la raíz de *Espeletia grandiflora*, se diferencian tres estructuras características: hifas, arbusculos y vesículas, correspondientes a hongos no septados de la clase Zygomycetes. En *Paepalanthus columbiensis* e *Hypericum mexicanum*, únicamente se encontraron hifas y vesículas.

CONCLUSIONES

El presente estudio confirma la tesis expuesta por diferentes autores, según la cual, en el páramo, el clima es el factor determinante del tipo de vegetación y de los mecanismos estratégicos que las plantas adoptan para amortiguar o reducir las condiciones de "stress" a las cuales están sometidas.

La precipitación, la humedad relativa y la temperatura del aire son los factores climáticos que más influyen en los procesos de crecimiento y desarrollo de los sistemas radicales. Las oscilaciones drásticas, principalmente la temperatura, afectan con mayor intensidad el sistema caulinar que el radical, ya que este último, está protegido por los detritos que se desprenden del brote.

El sistema radical definitivo de *Espeletia grandiflora* es del tipo homorrhíco secundario. Los cambios climáticos no influyen drásticamente en el crecimiento longitudinal; sin embargo, el diámetro de las raíces varía de acuerdo a la disponibilidad de agua.

En *Paepalanthus columbiensis*, también se presenta un sistema radical homorrhíco secundario. El crecimiento longitudinal varía rítmicamente, según los períodos de mayor o menor disponibilidad de agua en el medio, mientras que el diámetro de las raíces cladógenas está influenciado por la drasticidad climática.

Hypericum mexicanum presenta un sistema radical alorrhíco. El crecimiento longitudinal está influenciado por el clima; sin embargo, no se presenta influencia directa del microclima sobre la magnitud del diámetro de la raíz principal.

En general, se puede concluir que el crecimiento y desarrollo de los sistemas radicales bajo condiciones naturales está condicionado por las propiedades físicas y químicas y en particular, por la textura, humedad, nutrientes, aireación y cantidad de agua del suelo; características que a su vez, están influenciadas directa o indirectamente por el clima.

BIBLIOGRAFIA

- BOATWRIGHT, G. & H., FERGUSON. 1967. Influence of primary and/or adventitious root system on wheat production and nutrient uptake. *Agron. J.* 59: 299-302.
- BOHM, W. 1979. Methods of studying root systems. *Ecological studies*. Springer Verlag Berlin-Heidelberg-N. Y. Vol. 33. 188 pp.
- FAHN, A. 1974. *Plant anatomy*. Second edition. Printed in Gt. Britain. 611 pp. London.
- IGAC, 1979. *Métodos analíticos de laboratorio de suelos*. 664 pp. Bogotá.
- JACKSON, M. 1970. *Análisis químico de suelos*. Ed. Omega. Barcelona, España. Segunda edición. pp. 459-497.
- TENNANT, D. 1975. A test of a modified line intersec methods of estimating root length. *Journal of Ecology* 63: 995-1001.

Estudio de los agroecosistemas de la región de Sabaneque (Municipio de Tausa, Cundinamarca) y algunos de sus efectos sobre la vegetación y el suelo

Constanza Moreno Otálora*
Luis Eduardo Mora-Osejo**

RESUMEN

Se evalúa la dinámica de los agroecosistemas de la región de Sabaneque y algunos de los efectos de la agricultura sobre el medio ambiente, utilizando como indicadores la vegetación y el suelo; igualmente, se analizan aspectos sociales y económicos de la comunidad humana que habita en la región.

Las observaciones realizadas ponen de manifiesto la existencia de un agroecosistema, el de la papa, el cual es la fuerza directriz de la economía campesina. La explotación minifundista, así como los bajos ingresos generados por el cultivo, conducen a la población hacia una economía de subsistencia.

El impacto causado por la agricultura se hace evidente en la composición y estructura de la vegetación, pero no así en las características del suelo, las cuales no presentan alteraciones como consecuencia del uso de la tierra.

INTRODUCCION

Al observar la creciente influencia del hombre sobre el ecosistema páramo, surge el interés por analizar las relaciones entre el medio ambiente natural, el

* Bióloga. Universidad Nacional de Colombia. A.A. 56972, Santafé de Bogotá, D.C.

** Profesor Titular. Dpto de Biología, Universidad Nacional de Colombia.

medio ambiente transformado y la comunidad humana, la cual juega un papel determinante desde el punto de vista biológico y cultural.

El impacto antrópico sobre el medio ambiente es un proceso multidimensional y multidireccional y depende del paisaje natural involucrado, los recursos utilizados, los fines a los cuales se destinan, la forma de utilización de estos recursos y las características sociales y económicas del grupo humano.

Teniendo en cuenta estas consideraciones, las observaciones se llevan a cabo en la Vereda de Sabaneque, la cual representa una región paramuna típica ampliamente intervenida por el hombre con fines agrícolas. El estudio está dirigido a captar de manera objetiva la organización agrícola de la región, su realidad económica y social y algunos aspectos del efecto causado por la intervención antrópica sobre el paisaje natural.

AREA DE ESTUDIO

La Vereda de Sabaneque se localiza en el Departamento de Cundinamarca, Municipio de Tausa, entre los 50° 13' y 50° 15' latitud norte, y 73° 59' y 74° 01' longitud oeste, en la Cordillera Oriental Colombiana. Altitudinalmente se encuentra entre los 3.200 y los 3.600 m.s.n.m.

Según el sistema de zonas de vida de HOLDRIDGE (1977), se encuentra ubicada dentro de la formación de *Bosque Muy Húmedo Montano* (bmh-M).

Las oscilaciones térmicas varían entre los 1.4-5.4 °C en las temperaturas mínimas, y los 11.3-15.3 °C en las máximas (MOLANO, 1983). Presenta un régimen bimodal con dos épocas lluviosas, la primera entre abril y junio y la segunda entre septiembre y noviembre. Los períodos secos ocurren entre diciembre y marzo y entre julio y septiembre.

La vegetación se halla representada principalmente por formas caulirrósculas de *Espeletia* spp. Las gramíneas como *Calamagrostis effusa* representan un porcentaje significativo de la cubierta vegetal. Otra bioforma la constituyen los arbustos y arbolitos, representados por los géneros *Diplostegium* sp., *Arcytophyllum* sp., e *Hypericum* sp.

De acuerdo con el sistema taxonómico USDA, los suelos de la región corresponden a Histosoles e Inceptisoles (Lithic Dystrandep y Typic Dystrandep), encontrándose suelos profundos a muy superficiales.

METODOLOGIA

Sitios de muestreo

Se tuvieron en cuenta áreas dedicadas a la agricultura y áreas que nunca han sido intervenidas con fines agrícolas. Entre las primeras se analizaron parches en cultivo, y barbechos de uno, dos, tres, cuatro, cinco y quince años. Se realizaron tres repeticiones para cada una de las situaciones anteriores, obteniendo un total de 24 muestreos para suelos y 21 para vegetación.

Vegetación

En las zonas elegidas se delimitaron parcelas de 80 m², donde se elaboraron los perfiles correspondientes, se registraron y colectaron las especies encontradas y se determinó la cobertura y el número de individuos por especie.

La composición de especies en los barbechos se analizó mediante la técnica de clasificación Cluster Análisis. La similaridad entre los barbechos se calculó con el coeficiente de comunidad de Jaccard. Para la fase de ligamiento se utilizó la técnica del promedio no ponderado.

La cobertura de las especies, en la parte de sucesión, se analizó con la técnica de componentes principales con base en una matriz de varianza-covarianza.

Suelos

Se tomaron muestras homogenizadas en los primeros 20 cm de profundidad, en los mismos sitios escogidos para los muestreos de vegetación. Se determinó la textura al tacto, pH, materia orgánica, carbono orgánico, C/N, fósforo asimilable, capacidad de intercambio catiónico, bases intercambiables, aluminio de cambio y capacidad de campo.

Para discriminar los barbechos de acuerdo con las características físico-químicas del suelo, se utilizó la prueba de componentes principales (ACP).

Aspecto socioeconómico

Se evaluó por medio de censos realizados por el DANE (1970-71), información suministrada por las autoridades municipales y encuestas a los pobladores. Para estas últimas se tomó como muestra el 30% de las fincas habitadas en la región; se consideró la ubicación de las fincas, organización social y familiar, proporción de sexos y edades, labores principales y educación.

IDENTIFICACION DE LOS AGROECOSISTEMAS Y LAS PRACTICAS CULTURALES

Se basó en la observación directa en el campo y en la realización de encuestas y entrevistas, evaluando la tenencia de la tierra, cultivos involucrados, distribución de clases de tamaño de las fincas, superficie cultivada, tecnología empleada, insumos del cultivo y período de descanso de la tierra. Además, se determinaron los sitios de mercadeo del producto, medios y costos del transporte.

RESULTADOS Y DISCUSION

Organización social

La organización socioeconómica y familiar de los habitantes de Sabaneque determina en gran medida la transformación y el manejo a que se ve sometido el medio natural. A su vez, como lo afirma la UNESCO/CIFCA (1980), "el comportamiento característico del grupo humano se relaciona con el sistema natural circundante y las oportunidades que contiene".

Existe una comunidad bien establecida, cuyos miembros constituyen un grupo socioeconómico definido y homogéneo, ubicada dentro de las llamadas "comunidades rurales en nivel de subsistencia", condición que implica la explotación minifundista.

Las fincas se encuentran ubicadas desde los 3.200 hasta los 3.500 msnm, en sitios con pendientes bajas a medias (5-30%) y con distintas exposiciones, muchas de ellas en zonas de ladera.

La mayoría de la población se halla concentrada en la parte más baja, pero la presión demográfica indujo al asentamiento de las familias en la zona más alta; este crecimiento originó la parcelación y aumento de las fincas por procesos hereditarios o transacciones comerciales.

El tipo de organización familiar predominante es el nuclear, constituido por padre, madre e hijos; en ocasiones, otras personas, como abuelos, ahijados, sobrinos, entran a constituir parte del grupo familiar.

El número promedio de miembros por familia es de seis y el número de hijos varía entre uno y ocho (Tabla 1); en el 70.5% de las situaciones este número es mayor o igual a cuatro. Del total encuestado, el 54.7% corresponde al sexo masculino y el 45.3% al femenino.

Tabla No. 1. Tamaño de las familias encuestadas

Familia	No. miembros	No. hijos	Hombres	Mujeres
1	7	5	1	4
2	5	3	1	2
3	6	4	3	1
4	4	2	1	1
5	9	7	4	3
6	6	4	3	1
7	7	5	2	3
8	3	1	0	1
9	8	6	3	3
10	7	5	4	1
11	3	1	1	0
12	7	5	1	4
13	5	3	2	1
14	6	4	2	2
15	8	6	3	3
16	7	5	2	3
17	8	6	5	1

El grupo familiar se dedica especialmente a labores agrícolas y pecuarias (éstas últimas en menor proporción), salvo en contadas ocasiones en las que la ganadería predomina sobre la agricultura. El ingreso al agroecosistema está condicionado en gran medida por las dificultades de continuar con la formación escolar primaria.

Agroecosistemas

La clase de explotación predominante es la agrícola; sólo se presenta un agroecosistema, el de la papa, cultivo que determina la economía de la región. Además existen cultivos esporádicos de cebolla, los que se ubican como agricultura de pancoger.

Utilizando los conceptos de TOLEDO (1978), se puede afirmar que en la región se ha dado una gran explotación del medio ambiente natural (MAN) por parte de la comunidad campesina, la cual ha logrado convertirlo en un medio ambiente transformado (MAT) que corresponde al sistema agrícola. Estos dos sistemas se hallan a su vez interrelacionados con un tercero, el medio ambiente artificial (MAA), establecido mediante el intercambio comercial que realiza la comunidad con otros sectores del Departamento (Figura 1).

En el proceso, la primera etapa que se distingue es la tumba de la vegetación y la posterior quema para eliminar las plantas que persisten; luego vienen la implantación del cultivo (dos cosechas sucesivas) y el descanso de la tierra (período de barbecho), durante el cual, en algunas ocasiones, se establece el pastoreo. Terminados estos estadios comienza un nuevo ciclo.

Se utiliza el sistema de rotación de la tierra, con períodos de descanso de tres a veinte años; en la mayoría de los casos este período está entre tres y cinco años y sólo en el 11.8% de las situaciones el barbecho dura más de diez años. No se usa el sistema de rotación de cultivos.

Entre las prácticas culturales, se utilizan preferencialmente el sistema tradicional manual con azadón y arado (100% de las fincas) y un sistema semimecanizado con tractor (20%); en el segundo, las limitantes son la topografía del terreno y el alto costo del alquiler. Entre las formas de manejo no tradicional se encuentran el uso de fertilizantes y pesticidas.

Se siembra principalmente papa pastusa y tuquerreña, prefiriéndose semilla de poco tamaño por considerar que de esta manera se economiza espacio. No es frecuente el uso de semilla certificada, el agricultor prefiere dejar parte de la cosecha para utilizarla como cosecha o realizar intercambio con otros agricultores.

Se producen una o dos cosechas de papa al año, la primera llamada de año grande y en la que ocurre la mayor parte de la producción, se siembra en febrero y se recolecta en octubre-noviembre, y la segunda o de mitaca, se siembra en mayo-junio y se recoge en febrero o marzo.

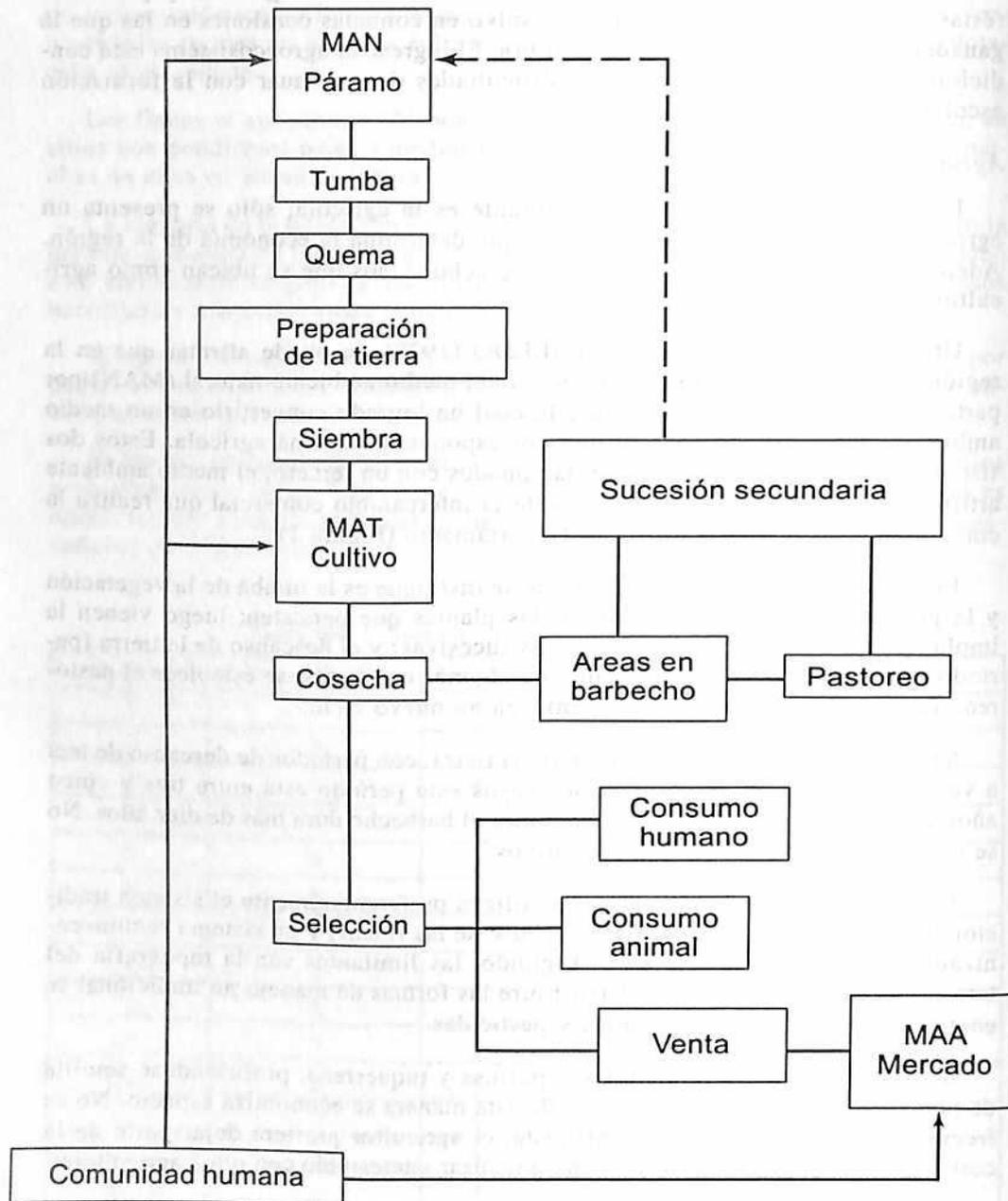


Figura No. 1. Relación entre el medio ambiente natural y el medio ambiente transformado.

Distribución de clases de tamaño y áreas de utilización agrícola

Teniendo en cuenta la clasificación del DANE (VASCO, 1978), y de acuerdo al tamaño, las fincas se distribuyen en cuatro categorías principales (Figura 2).

A pesar de que la mayoría de las fincas encuestadas son grandes (88.2%), la superficie cultivada es mínima (1.3 Ha en promedio), catalogándose como "minifundios aislados" (DANE, 1970-71), es decir, la superficie dedicada a la agricultura y las condiciones del suelo no permiten una mayor productividad, aún con los insumos proporcionados al cultivo.

Tenencia de la tierra

Mediante el sistema de encuesta se establecieron cuatro grupos principales de tenencia de la tierra (Figura 3): tenencia en propiedad, tenencia en arrendamiento, tenencia en aparcería y asignación en préstamo. Esta última corresponde al préstamo de las fincas que hace la mina de carbón existente en la zona a varios de sus trabajadores, los cuales no pagan por ello; sin embargo, el trabajador es responsable de los costos que involucran las labores agrícolas.

Costos y rendimiento del cultivo

Los costos del cultivo son muy altos y se distribuyen entre fertilizantes, plaguicidas, empaques, maquinaria, mano de obra y transporte.

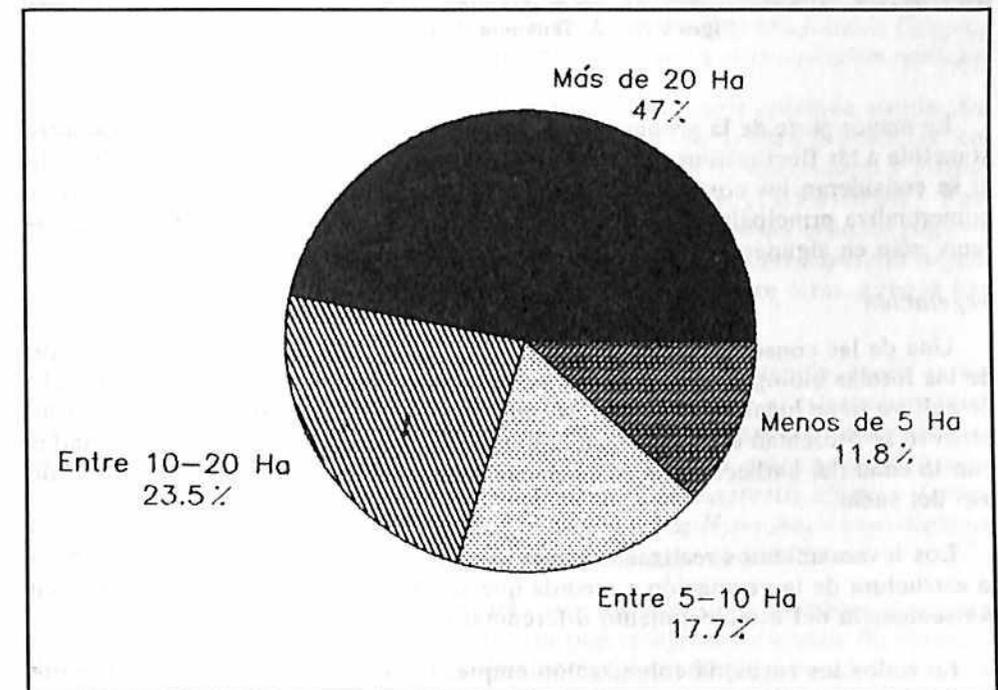


Figura No. 2. Distribución de clases de tamaño de las fincas (%)

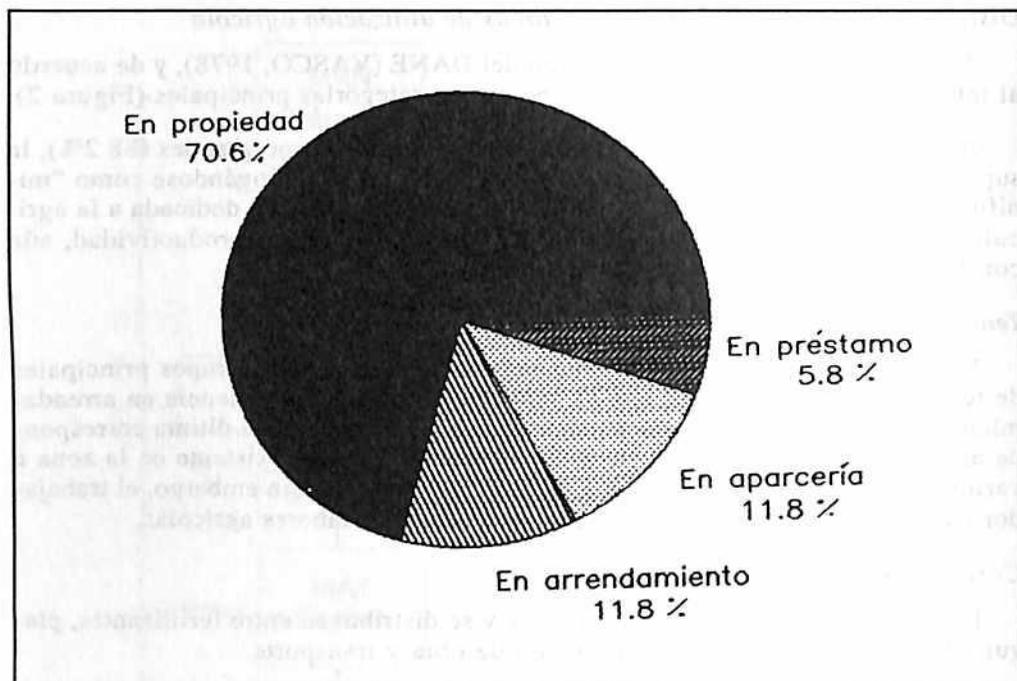


Figura No. 3. Tenencia de la tierra (%)

La mayor parte de la producción se consume y la que se vende se encuentra sometida a las fluctuaciones del mercado. El ingreso que se obtiene es reducido si se consideran los costos y el esfuerzo humano involucrado. El producto se comercializa principalmente en los mercados de Zipaquirá, Pacho y San Cayetano; sólo en algunas ocasiones la papa se vende localmente.

Vegetación

Una de las consecuencias que trae consigo la agricultura es la desaparición de las formas biológicas existentes y su reemplazo por otras. Después del ciclo de cultivo tiene lugar una sucesión secundaria de origen antrópico; durante este proceso se presentan diferencias en la dinámica de las poblaciones relacionadas con la edad del barbecho, las condiciones microambientales y la intensidad de uso del suelo.

Los levantamientos realizados ponen de manifiesto un cambio paulatino en la estructura de la vegetación a medida que se avanza en la sucesión, como en consecuencia del establecimiento diferencial de las especies.

En todos los casos, la colonización empieza con *Rumex acetosella*, especie dominante en barbechos de un año de edad; asociado a ella como subdominante, se presenta *Anthoxanthum odoratum*.

No existe uniformidad con respecto a las especies acompañantes, encontrándose entre otras, *Agrostis trichodes*, *Niphogetum* cf. *ternata*, *Breutelia* sp. y *Holcus lanatus*, con coberturas inferiores al 10%.

En los barbechos de dos años también predomina el estrato herbáceo, con coberturas que alcanzan hasta el 92%. En esta etapa seral aumenta el número de especies, lo cual implica que la cobertura de cada especie no supere el 40% de la cobertura total. *Anthoxanthum odoratum* y *Paspalum bonplandianum* desplazan a *Rumex acetosella*, que pasa a ser subdominante.

En las parcelas de tres años domina el elemento herbáceo, con individuos cuyo porte varía entre 4 y 32 cm. Se presentan diferencias en cuanto a las especies dominantes, puesto que en algunos casos, ésta corresponde a *Anthoxanthum odoratum* y en otros, a *Agrostis haenkeana*, con coberturas entre el 33.5% y el 35.5%.

Aparecen otras especies, principalmente *Lachemilla* cf. *aphanoides* y *Gnaphalium graveolens*. Las especies escasas en esta etapa de la sucesión son *Calamagrostis effusa*, *Hypochoeris radicata*, *Espeletia argentea* y *Carex bonplandii*.

En barbechos de cuatro años, aunque el estrato herbáceo es el mejor representado, también adquiere importancia el rasante; éste último con *Taraxacum officinale*, *Trifolium* sp. y *Lachemilla* cf. *aphanoides*.

Ya ocurre, en estadios juveniles *Espeletia argentea*, con una cobertura superior al 10%. Entre las especies escasas se encuentran: *Agrostis foliata*, *Gnaphalium purpureum*, *Pentacalia nitida*, *Agrostis haenkeana* y *Arcytophyllum muticum*.

En etapas serales de cinco años, la especie dominante continúa siendo *Anthoxanthum odoratum*. En las especies subdominantes existen diferencias, encontrándose entre ellas *Agrostis trichodes*, *Lachemilla* cf. *aphanoides* y *Paspalum bonplandianum*, con coberturas relativamente bajas (11.5%-16.0%). Respecto a las especies acompañantes se registran *Calamagrostis effusa*, *Halenia asclepiadea*, *Rhynchospora aristata*, *Geranium sibbaldioides*, *Espeletia argentea*, *Noticastrum marginatum* e *Hypericum mexicanum*, entre otras, aunque hay variaciones entre los diferentes barbechos.

A los quince años es mayor la complejidad de la vegetación, tanto en los estratos, como en el número de especies. Aunque prevalece el estrato herbáceo, ya es evidente la presencia del arbustivo, el cual en algunas ocasiones alcanza una cobertura del 50%. Las plantas colonizadoras tienden a desaparecer, predominando especies como *Rhynchospora aristata*, *Calamagrostis effusa* y *Lorenzochloa erectifolia*; también se destaca la presencia de *Hypochoeris sessiliflora*, ubicada en el estrato rasante con un número muy bajo de individuos.

En las áreas sin cultivar están los tres estratos: arbustivo, herbáceo y rasante, siendo el herbáceo el que alcanza el mayor porcentaje en cobertura. Se aprecian diferencias amplias en las especies dominantes y subdominantes; entre las primeras se ubican *Calamagrostis effusa* y *Espeletia corymbosa* y entre las últimas, *Aragoa abietina* y *Espeletia barclayana*.

Debido al número elevado de especies, se presenta mayor equitatividad en la cobertura, con respecto a las parcelas que corresponden a etapas tempranas de la sucesión.

A partir de las pruebas de similaridad basadas en la presencia o ausencia de las especies en los distintos levantamientos, se puede establecer una agrupación con respecto a la edad de los barbechos y la composición de las especies (Figura 4).

En los primeros estadios sucesionales la similitud entre barbechos es mayor que en las últimas etapas, debido a la presencia de las mismas especies en las diferentes parcelas; en fases serales avanzadas el número de especies es mayor, lo que contribuye a que las parcelas difieran en su composición. Además, es posible que en estadios avanzados se presenten tendencias hacia comunidades diferentes. (Figura 4).

Con respecto al ordenamiento de los barbechos de acuerdo a la cobertura de las especies, el análisis de componentes principales (ACP) retiene el 47.3% de la información en los tres primeros componentes (Figuras 5 y 6). Las especies que aportan mayor información y permiten diferenciar entre los barbechos de diferentes edades son: *Anthoxanthum odoratum*, *Calamagrostis effusa*, *Rumex acetosella*, *Halenia asclepiadea*, *Pentacalia nitida*, *Rhynchospora aristata* y *Espeletia argentea*, en el primer componente; *Acaena cylindrostachya*, *Paspalum bonplandianum*, *Agrostis trichodes* y *Lorenzochloa erectifolia* en el segundo, y *Taraxacum officinale* y *Lachemilla* cf. *aphanoides* en el tercero. Para el primer componente, las tres primeras especies son las que presentan mayor relevancia por la información que aportan a la prueba.

Se observan, hacia la izquierda, barbechos de uno a cuatro años de edad, hacia la parte central, barbechos de cuatro y cinco años, y hacia la derecha, barbechos de quince años y parcelas sin cultivar.

Las especies indicadoras de los primeros estadios sucesionales, *Rumex acetosella* y *Anthoxanthum odoratum* presentan coberturas altas en las parcelas del primer grupo y van disminuyendo en las de edad más avanzada, hasta desaparecer en las últimas etapas. CLEEF (1981) afirma que estas dos especies foráneas son el resultado del impacto intenso y diverso sobre la tierra.

Calamagrostis effusa es indicadora de etapas sucesionales posteriores y presenta una relación inversa con las dos especies anteriores, pues su presencia implica el desplazamiento de aquellas.

A partir del cuarto año se presentan divergencias entre los barbechos, pudiéndose observar tres tendencias en la cobertura de las especies que conforman el segundo y tercer componente.

En el extremo superior de la gráfica convergen los barbechos que presentan, entre otras, a *Paspalum bonplandianum*, *Agrostis trichodes*, *Lorenzochloa erectifolia* y *Acaena cylindrostachya*. Completamente divergentes son los levantamientos que presentan carencia absoluta de estas especies (extremo inferior) (Figura 5).

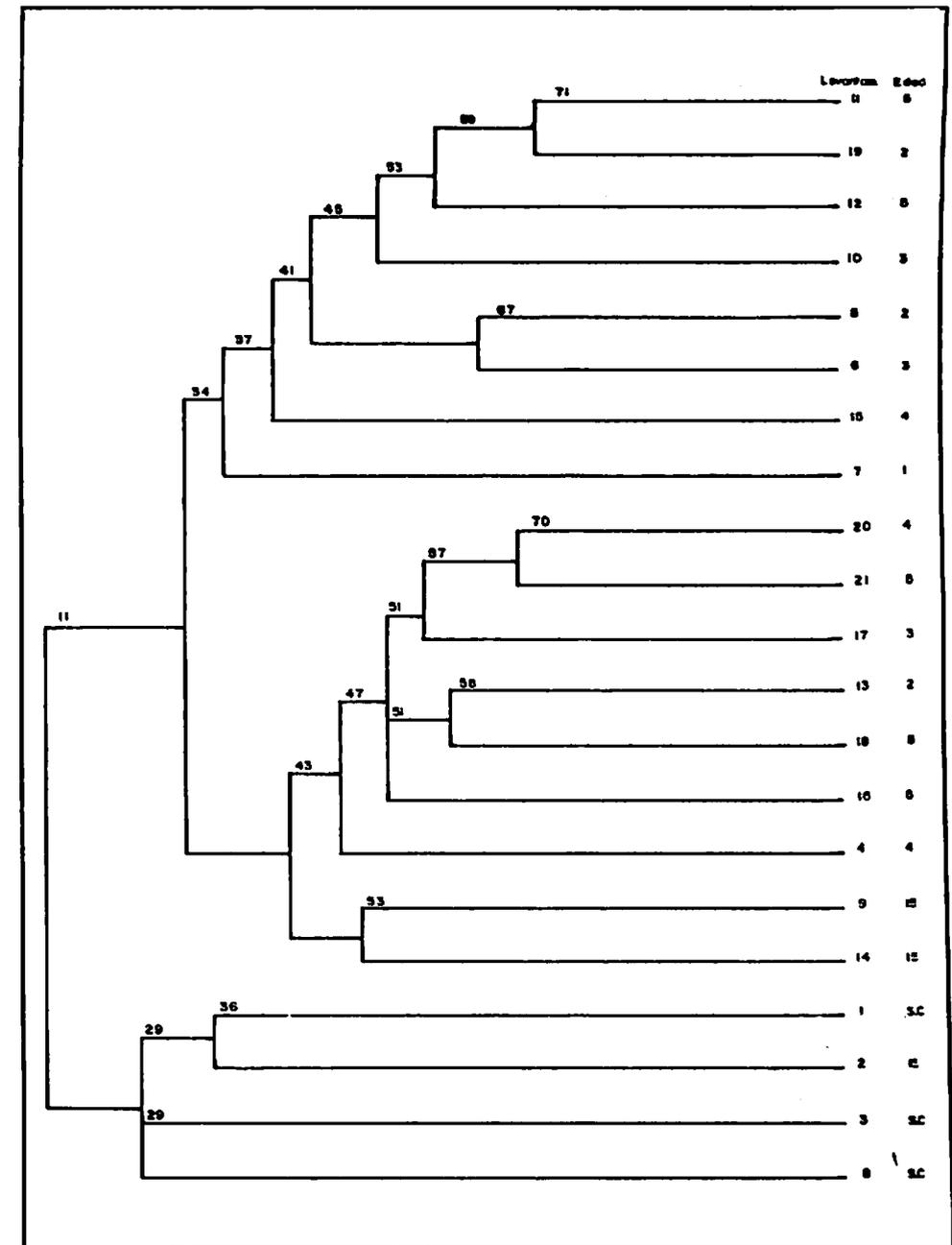
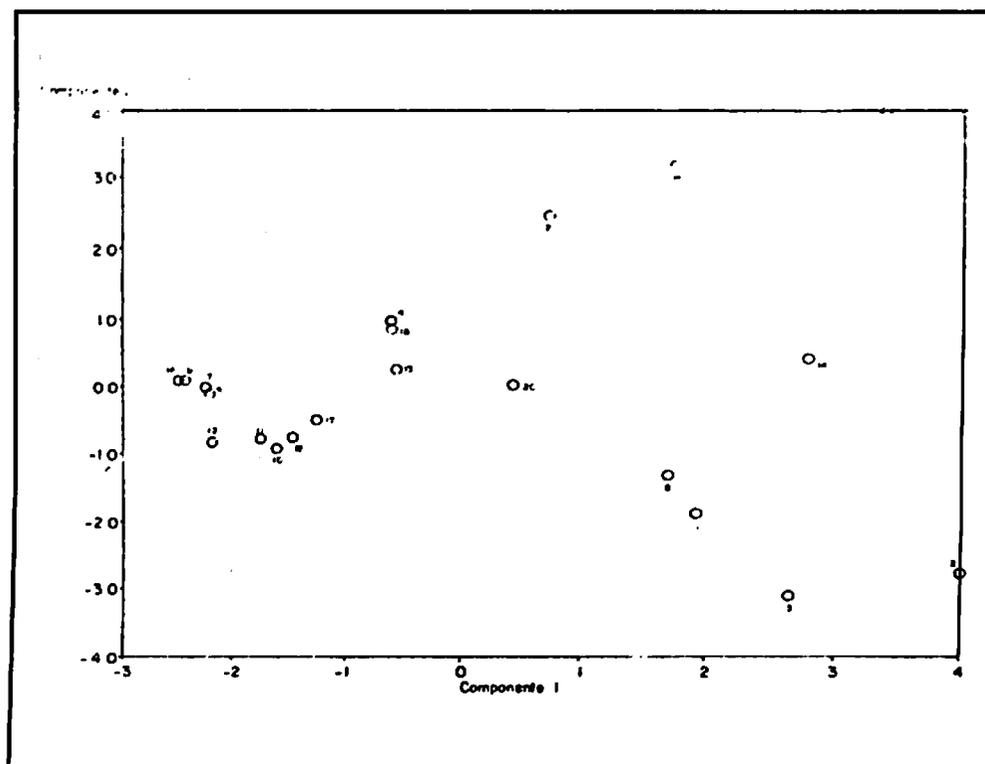


Figura 4. Dendrograma de vegetación para presencia-ausencia de especies. Grados de similaridad entre los levantamientos, establecidos según el número de especies comunes presentes o ausentes en cada levantamiento. S.C. = sin conocerse.

La tercera tendencia (Figura 6) se produce con relación a las especies que conforman el tercer componente (*Taraxacum officinale* y *Lachemilla cf. aphanoides*). Tanto esas especies como las que conforman el segundo componente, son el resultado de las quemas repetidas y el sobrepastoreo (CLEEF, 1981). Por tanto, se puede asumir que los barbechos que presentan las especies mencionadas han sido sometidos al impacto de estos dos fenómenos, situación que no ocurre con las demás parcelas.

Suelos

Los suelos presentan color negro oscuro en la parte superior, hecho que revela un gran contenido de materia orgánica. A medida que se avanza en profun-



COMPONENTE 1

Anthoxathum odoratum 79.06%
Calamagrostis effusa 55.4%
Rumex acetosella 47.0%
Halenia asclepiadea 36.91%
Pentacalia nitida 36.64%
Rhynchospora aristata 36.53%
Espeletia argentea 32.67%

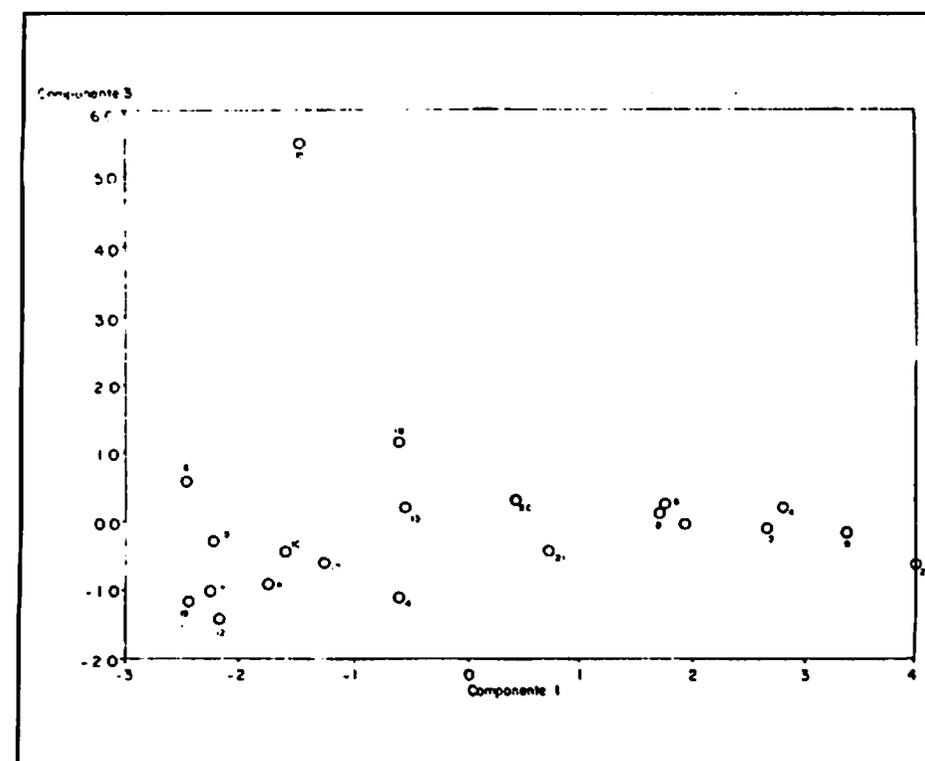
COMPONENTE 2

Acaena cylindrostachya 57.1%
Paspalum bonplandianum 37.16%
Agrostis trichodes 29.19%
Lorenzochloa erectifolia 27.08%

Figura No. 5. Ordenamiento espacial de la edad de los barbechos para los componentes 1 y 2 (véase texto explicativo pág. 562)

didad se van haciendo más claros, con predominio de los colores pardo oscuro a pardo amarillento.

Para la mayoría de las áreas muestreadas y de acuerdo con la clasificación del SOIL SURVEY STAFF (1981, citado en CORTES y MALAGON, 1984), los suelos varían entre muy profundos (101-180 cm) y superficiales, aunque predominan los moderadamente profundos (51-92 cm). No se detectan diferencias apreciables en la profundidad del suelo con respecto a la edad de los barbechos; sin embargo en los cultivos, esta profundidad se encuentra entre las más bajas observadas (Tabla 2).



COMPONENTE 1

Anthoxathum odoratum 79.06%
Calamagrostis effusa 59.41%
Rumex acetosella 47.0%
Halenia asclepiadea 36.9%
Pentacalia nitida 36.84%
Rhynchospora aristata 35.53%
Espeletia argentea 32.67%

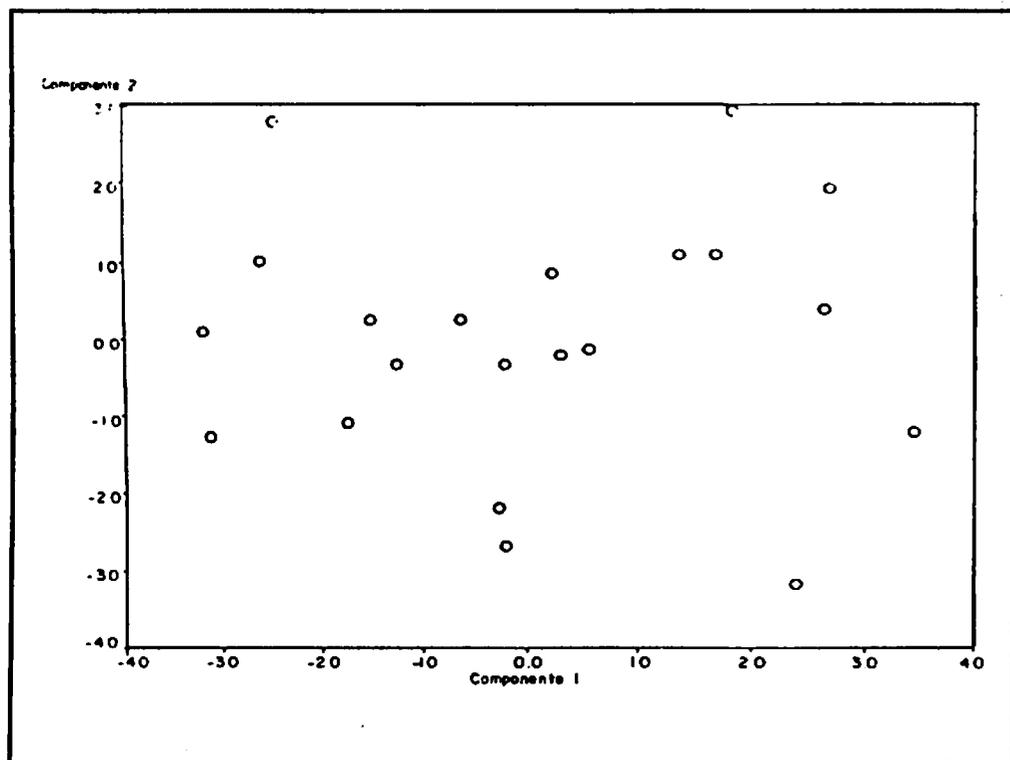
COMPONENTE 3

Lachemilla cf. aphanoides 70.5%
Taraxacum officinale 43.0%

Figura No. 6. Ordenamiento espacial de la edad de los barbechos para los componentes 1 y 3 (véase texto explicativo pág. 562)

La profundidad radicular se halla asociada a la profundidad del suelo y es menor en los sitios sometidos a labores agrícolas; esto puede deberse a los procesos de compactación causados por las prácticas agrícolas que conducen a cambios en la densidad aparente e influyen en el desarrollo radical. NICOU, citado en SANCHEZ (1981), comprobó que cambios relativamente pequeños en la densidad aparente tienen un efecto fuerte en el desarrollo de la raíz; además, se debe tener en cuenta que la profundidad de penetración de ésta depende de las especies involucradas y de los hábitos de crecimiento que presenten.

El ACP para el ordenamiento espacial de las parcelas (Figuras 7 y 8), no muestra ninguna relación entre las características físicas y químicas del suelo y la edad del barbecho. Las variaciones obedecen a la ubicación y por lo tanto, al tipo de suelo.



COMPONENTE 1
 M O 73 68%
 C O 73 55%
 Al 65 31%
 pH 51 55%
 CIC 43 43%
 N1 42 55%

COMPONENTE 2
 Co 72 16%
 Mg 52 35%
 P 40 37%

Figura No. 7. Ordenamiento espacial de los suelos de los barbechos para los componentes 1 y 2

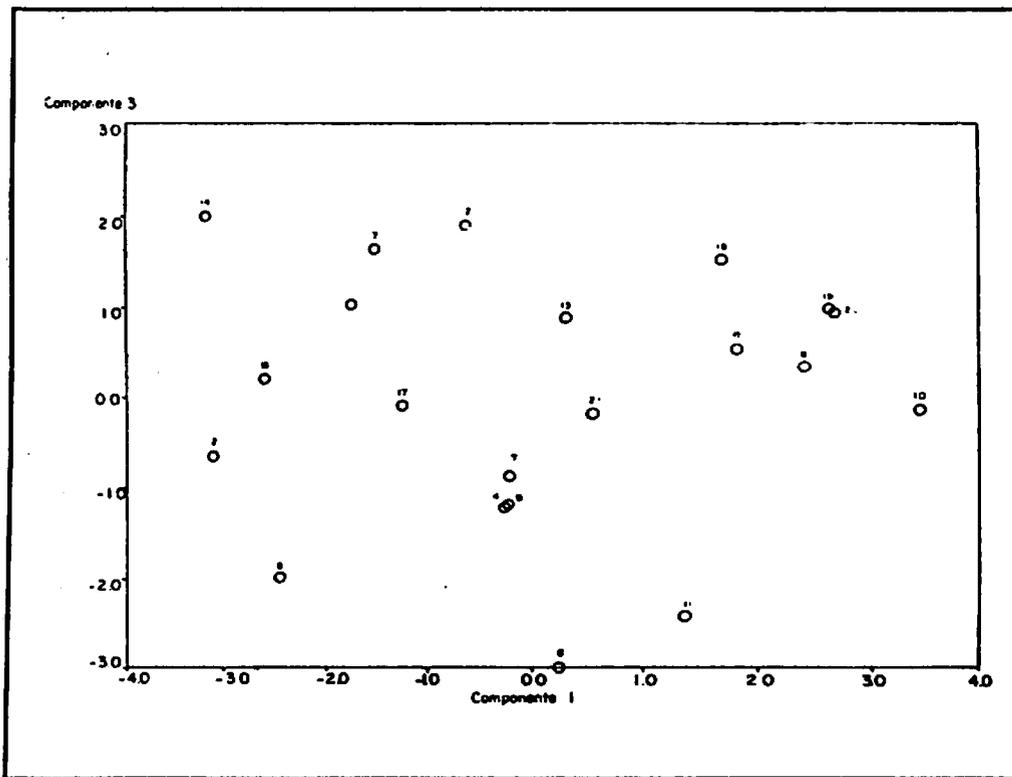
Tabla No. 2. Características físico - químicas del suelo
 EDAD DEL BARBECHO (AÑOS)

	1	2	3	4	5	15	S.C
Parámetro/Levantamiento	22	23	24	25	26	27	28
pH	4.2	4.2	4.0	4.2	4.4	4.4	4.3
M.O. (%)	33.1	37.2	49.7	39.3	34.9	40.7	53.9
C orgánico (%)	19.2	21.6	28.8	22.8	20.2	23.6	31.3
N total	1.3	1.3	1.5	1.4	1.7	1.2	2.2
C/N	14.8	16.6	19.2	16.3	11.9	19.2	14.2
P asimilable (ppm)	2.0	3.0	5.0	6.0	28.0	6.0	32.0
CIC (me/100 ml)	57.0	74.0	72.0	61.0	60.0	80.0	63.0
Ca (me/100 ml)	0.8	0.6	0.6	0.6	1.5	1.0	1.6
Mg (me/100 ml)	0.4	0.2	0.4	0.2	0.4	0.6	0.4
Na (me/100 ml)	0.4	0.2	0.3	0.2	0.2	0.7	0.5
K (me/100 ml)	0.6	0.4	0.8	0.1	0.1	0.3	0.2
Al cambio (me/100 ml)	5.0	6.8	11.7	8.8	6.1	8.2	6.4
C.E. (mmhos/cm, 25 C)	0.3	0.2	0.3	0.1	0.1	0.1	0.2
Capacidad de campo	54.6	28.1	51.9	56.3	87.3	74.8	80.5
Prof. suelo (cm)	42.5	46.3	42.3	41.0	34.0	82.1	51.0
Prof. raíces (cm)	38.7	22.1	26.7	31.0	18.2	54.6	37.0

Los suelos de Sabaneque se caracterizan por ser ácidos, principalmente como consecuencia de la presencia de minerales de aluminio, aluminio de cambio y materia orgánica, a pesar de que gran parte de la materia orgánica sin descomponer se encuentra representada en la necromasa de especies como *Espeletia* spp.

Las altas concentraciones de materia orgánica obedecen, en primer lugar, a las temperaturas bajas imperantes en la región; además, por tratarse de suelos derivados de cenizas volcánicas, se favorece su acumulación por la presencia de alofana (FASSBENDER, 1975).

A pesar de que no existe ninguna relación entre el contenido de materia orgánica y la duración del período de descanso del suelo se establece, con algu-



COMPONENTE 1:
M O 73 68%
C O 73 55%
Al 65 31%
pH 51 55%
CIC 43 43%
N1 42 55%

COMPONENTE 3:
No
K

Figura No. 8. Ordenamiento espacial de los suelos de los barbechos para los componentes 1 y 3

nas excepciones, una relación con la pendiente. Los valores más altos se registran en áreas con pendientes bajas a medias, debido a que en estas áreas se posibilita su acumulación, situación corroborada por HERNANDEZ y MURCIA (1992) para un cultivo de *Pinus patula* y un área con predominio de *Espeletia grandiflora* en la región de Monserrate, Cundinamarca.

La capacidad de intercambio catiónico (CIC) se encuentra asociada a la materia orgánica; a medida que se descende en el perfil del suelo se presenta un decremento en el contenido de materia orgánica y por lo tanto, en la capacidad de intercambio catiónico. Los resultados concuerdan con los obtenidos por DIAZ y MENDOZA (1989) en un *Bosque Altoandino* de Cundinamarca.

Existe deficiencia de fósforo en la mayoría de las áreas estudiadas, ocasionada en primer lugar por el contenido elevado de aluminio de cambio, fenómeno que conduce a que la capacidad de fijación de ese elemento sea mayor. Otro hecho relacionado con esta deficiencia es la fijación en forma no disponible de gran parte del P aplicado como fertilizante, lo cual se ve favorecido por las bajas temperaturas.

Sin embargo, algunos suelos con valores medios y altos en su contenido de fósforo evidencian las grandes variaciones que presenta este elemento altamente translocable, hecho que conduce a que su concentración en el suelo se altere con facilidad. GUERRERO (1989) afirma que la eficiencia en la fertilización de la papa es baja, llegando a estar las pérdidas de fósforo entre el 80% y el 90%.

Los valores bajos encontrados para el calcio, no obstante el uso de técnicas de encalado por parte de los agricultores, sugiere que la lixiviación es uno de los factores que causa la deficiencia; lo mismo ocurre para el magnesio y el potasio. Además, la deficiencia de bases es una característica inherente al tipo de suelo (GUERRERO, 1989).

Respecto a la capacidad de campo, se registran valores entre 38.1% y 93.0%, lo cual indica un buen contenido de agua en el suelo. Las diferencias encontradas obedecen al tipo de suelo y los valores más altos ocurren al parecer para los Dystrandeps. SANCHEZ (1981) afirma que en los Andeps el contenido de humedad puede llegar hasta el 84% a 0.3 bares; en el presente estudio se encuentran valores superiores al 90% (Tabla 2). La obtención rápida de la capacidad de campo se debe a la alta macroporosidad de los agregados (FORSYTHE *et al*, 1969; SWINDALE *et al*, 1969, citados en SANCHEZ, 1981).

CONCLUSIONES

La economía de Sabaneque se basa en la explotación agrícola; sin embargo, las condiciones ambientales, tanto climáticas como edáficas, limitan el establecimiento de la agricultura y conducen a la implantación de monocultivos, con predominio del cultivo de papa, el cual constituye el eje directriz de la organización social y económica de la región.

Tanto la forma de explotación de la tierra como la idiosincrasia del campesino, conducen a la comunidad hacia una economía de subsistencia que se refleja en poco acceso a la educación escolar básica, alimentación deficiente, hacinamiento en las viviendas, ausencia de educación médica adecuada y migración hacia los centros urbanos.

De acuerdo con las mediciones efectuadas a este trabajo, el período de descanso de la tierra no influye en las características físicas y químicas de los suelos de la región. Las variaciones que se presentan obedecen primordialmente al tipo de suelo y a la ubicación local del mismo.

Hasta el momento, la presión antrópica no ha sido lo suficientemente fuerte como para impedir la recuperación de especies propias de páramo; sin embargo, puede predecirse efectos drásticos para el futuro causados por el aumento constante en la densidad de la población, con la subsecuente devastación de la vegetación.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional de Colombia, a la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, al Herbario Nacional Colombiano (COL.), al Doctor Helmut Sturm, Universidad de Hildesheim, Alemania, al Doctor Francisco Galeano, Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, al Profesor Roberto Jaramillo, del ICN. y al Biólogo Alberto Díaz.

BIBLIOGRAFIA

- CLEEF, A.M. 1981. The vegetation of the paramos of the Colombian Cordillera Oriental. Pg. 321.
- CORTES, A. & D. MALAGON. 1984. Los levantamientos agrológicos y sus aplicaciones múltiples. Bogotá, D.E. Pg. 360.
- DIAZ, L. & M. MENDOZA. 1989. Flujo de biogeoelementos en un ecosistema de Bosque Alto Andino, Cundinamarca, Colombia. Tesis de Grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Pg. 282.
- FASSBENDER, H.W. 1975. Química de los suelos. Con énfasis en América Latina. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. Turrialba, Costa Rica. Pg. 398.
- GUERRERO, R. 1989. Fertilidad de los suelos de clima frío en Colombia. En: Fertilización de cultivos en clima frío. Monómeros Colombo-Venezolanos, S.A. Pg. 43-82.
- HERNANDEZ, M. & M. MURCIA. 1992. Estimación de la productividad primaria neta de *Espeletia grandiflora* H & B y *Pinus patula* en el Páramo El Granizo, Región de Monserrate. Tesis de Grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia y en este tomo.
- MOLANO, J. 1983. Estudio biogeográfico del páramo de Guerrero. Departamento de Geografía. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, D.E. Inédito.
- MORENO, O., C. & L.E. MORA-OSEJO. 1992. Contribución al conocimiento de la fenología de algunas especies de plantas que crecen en el Páramo El Granizo, Región de Monserrate, Cundinamarca. En preparación.
- SANCHEZ, P.A. 1981. Suelos del trópico. Características y manejo. Departamento de Ciencias del Suelo. Universidad Estatal de Carolina del Norte. Raleigh, E.U.A. Pg. 634.

- TOLEDO, V.M. 1978. Estudio botánico y ecológico de la región del Río Uxpanapa, Veracruz. No. 5. Biótica 3 (2): 57-61.
- UNESCO/CIFCA. 1980. Ecosistemas de los bosques tropicales. Informe sobre el estado de los conocimientos preparado por UNESCO/PNUMA/FAO. Centro Internacional de Formación en Ciencias Ambientales (CIFCA) y ONU. Madrid, España. 771 Pg.
- VASCO, M.E. 1978. Clientelismo y minifundio. Ediciones CINEP, Serie Colombia Agraria 3. Bogotá, D.E. Colombia. Pg. 86.

Parámetros poblacionales de la fauna de pequeños mamíferos no voladores del cerro de Monserrate (Cordillera Oriental, Colombia)

Alberto Cadena G.*
Zoraya Carolina Malagón**

INTRODUCCION

Los representantes del Orden Rodentia, son los más abundantes y variados mamíferos de la fauna silvestre de América del Sur, y han sido de gran importancia desde el Oligoceno hasta nuestros días. Sin embargo, los conocimientos existentes con relación a su ecología son escasos, creando restricciones en el manejo de los ecosistemas en que habitan.

Es importante anotar, que aunque se vienen efectuando numerosos estudios en la ecología de los pequeños mamíferos, pocos tienen una evaluación intensiva del medio ambiente (FLAKE, 1969); y aunque se han hecho a diferentes alturas a las del presente estudio, y en zonas cercanas al nivel del mar, o en latitudes donde los cambios estacionales son marcados.

Recordamos que en la región neotropical la diversidad de mamíferos es mayor (VAUGHAN, 1972); donde las fluctuaciones climáticas son menos marcadas a las existentes en las zonas templadas; creando como consecuencia factores selectivos que operan en distinta forma sobre las poblaciones de mamíferos y producen especies adaptativamente diferentes.

* Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia.

** Bióloga. Universidad Nacional de Colombia.

Las especies neotropicales, por tanto, emplean métodos de regulación poblacional, tasas de reproducción y en general estrategias de supervivencia que no coinciden con otras zonas biogeográficas y que surgen como respuesta a la presión creadas en el ambiente por los cambios estacionales, que en esta zona concuerdan con cambios hídricos y no térmicos pero que causan escasez en la disponibilidad del alimento y del agua (SMITH, 1974).

Al observar los trabajos realizados en el país con relación a las zonas paramunas y alto andinas, salta a la vista el gran interés por los aspectos referentes al clima y la vegetación y por otro lado la escasez en estudios relacionados con la fauna de vertebrados y la ecología de la misma. No debemos olvidar que muchos vertebrados, incluidos los mamíferos, actúan como diseminadores y/o activadores de la germinación de las semillas; pues, como en el caso de los roedores su régimen alimenticio es básicamente de semillas y frutos y en algunos casos de insectos (FLEMING, 1970). Esta dieta alimenticia sin embargo, los convierte con frecuencia en plagas de la agricultura, como lo reporta el I.C.A. (1973).

Otro aspecto de importancia en el que intervienen activamente, los pequeños mamíferos, es la pedogénesis del suelo, pues aunque su vida es epígea parte de la misma se desarrolla en madrigueras que pueden llegar a ser imponentes en relación al tamaño de sus constructores (PARISI, 1979).

La región de Monserrate, presenta en un área relativamente restringida una variedad florística y climática capaz de dar origen a dos biotopos colindantes y diferentes como son el bosque alto andino y el páramo. En relación a este hecho se creó la necesidad de un estudio faunístico para así conocer las relaciones entre clima, vegetación y fauna.

Los métodos de muestreo y de análisis matemático empleados siguen a autores de amplia trayectoria relacionados con la ecología de poblaciones.

Los cinco meses escogidos para el muestreo se tomaron teniendo en cuenta el régimen de lluvias, que marca la estacionalidad en la zona, dividiendo el año en períodos secos y lluviosos; por esto el muestreo abarcó parte de la época seca y parte en la época lluviosa.

ESTADO ACTUAL DEL TEMA

Existen una variedad de trabajos en los cuales se ha utilizado el método de captura-recaptura, para estimar el estado de las poblaciones animales de una o varias especies en un área dada.

Los trabajos en poblaciones de pequeños mamíferos, tienen una trayectoria de más de 30 años con estudios en diferentes biotopos, latitudes y altitudes.

En la mayoría de estos trabajos, se observan cambios demográficos de la población a lo largo del tiempo de estudio y se establece la influencia que la

estacionalidad climática, tiene en la disponibilidad de recursos para las diferentes poblaciones, afectando las estrategias adaptativas de las mismas.

Los trabajos en ecología de pequeños mamíferos de la zona neotropical han sido en su mayoría efectuados en las zonas bajas y en áreas cercanas al mar. A continuación se registran algunos de los más sobresalientes.

MITIKMAN y MARES (1987), reportan durante siete meses, para una región del Brasil correspondiente a sabana y la selva de galería asociada, a una altura de 1000 msnm, dos especies de marsupiales y ocho de roedores; al analizar los patrones de movimientos observaron que no son al azar, y por el contrario se agrupan en áreas de acuerdo a su especie.

PEFAUR y DÍAZ DE PASCUAL (1985), trabajando en un transecto altitudinal en los Andes Venezolanos, ubican ocho estaciones en cuatro puntos altitudinales correspondientes a los 1000, 1500, 2000 y 2500 msnm, encuentran 16 especies de roedores y 7 especies de marsupiales; altitudinalmente hay diferentes valores para el índice de diversidad, y este decrece a medida que aumenta la altura.

ZUÑIGA *et al* (1990), estudian la fauna de pequeños mamíferos en dos bosques cercanos a la sabana de Bogotá (Colombia), el Cerro Majuy y Cueva Grande, relacionando la densidad y la diversidad animal con los parámetros de clima, suelo y vegetación.

STREINLEN (1982), en una zona semiárida del Brasil, correspondiente a la región de Caatinga, relaciona los cambios ambientales con el comportamiento ecológico de la fauna de pequeños mamíferos que encuentra en la región.

KRAVETZ y VILLAFANE (1981), hacen un estudio en un campo cultivado de maíz, obteniendo diferentes índices de diversidad, dependiendo de los ciclos de madurez y cosecha del cultivo y de los cambios estacionales climáticos.

Otro trabajo es el realizado por KRAVETZ *et al.* (1981), en el departamento del Río Cuatro (Argentina), sobre el cricetido *Calomys laucha*, quienes utilizando el método de captura-recaptura, encuentran diferente densidad de población dependiendo de las épocas reproductivas. Además observan la relación existente, entre el aumento de la densidad poblacional del roedor, y el aumento de taxoplasma en la población humana circundante al área de estudio; con lo cual sugieren que la especie desempeña un papel importante en la epidemiología de la enfermedad.

PEARSON y PEARSON (1980), trabajaron a través de un gradiente altitudinal en el Perú, el cual incluyó ocho comunidades vegetales, comprobaron que la densidad, la diversidad y la biomasa de los pequeños mamíferos están estrechamente relacionadas con la densidad y diversidad de la vegetación presente en los diversos sitios.

RICKAR (1977), demuestra como los factores climáticos influyen en el número de crías y los ciclos reproductivos de las especies.

SORIANO (1977), trabajando en el estado de Barinas (Llanos Occidentales de Venezuela), observa las estrategias adaptativas de la fauna de pequeños mamíferos, a las fluctuaciones climáticas, dadas muy especialmente por el régimen de lluvias. El estudio incluyó comunidades vegetales como, el bosque de galería, el banco y elbajo, que son biotopos colindantes del llano.

FLEMING (1971), trabajando durante un año en dos áreas forestales del Canal de Panamá, una sobre el Océano Atlántico y otro sobre el Pacífico, observó los cambios demográficos en tres especies de roedores y los relaciona con la biología reproductiva, los cambios estacionales, los patrones de movimiento y el área de actividad en las especies. Concluyó que los factores bióticos y abióticos, son las causas de los cambios en el comportamiento de las poblaciones de pequeños mamíferos.

Como se observa en esta recopilación, los trabajos realizados son de gran interés y han contribuido al conocimiento de las poblaciones de pequeños mamíferos del Neotrópico; sin embargo si se tiene cuenta que en nuestro país el relieve y la latitud demarcan innumerables biotopos, se puede intuir que existen muchas zonas sin estudios ecológicos en pequeños mamíferos, como es el caso de Monserrate, donde sólo existen reportes de la fauna, sin ningún estudio ecológico de la misma. Un ejemplo de este tipo de trabajos es el realizado por Orejuela *et al.*, (1982) quienes al muestrear la región de La Planada (Cordillera Occidental Colombiana, Nariño), capturan ejemplares del roedor *Oryzomys caliginosus*, y observan la presencia de otros géneros de roedores que no logran capturar, pero que confirman su presencia en la zona estudiada.

DESCRIPCION DEL AREA DE TRABAJO

Vegetación

En los declives de montaña en que se encuentra el bosque alto andino, la vegetación climax más común es el bosque con *Weinmannia tomentosa*, como especie constante dominante, *Drymis granadensis*, *Macleania rupestris* y *Hypericum* sp. entre otras sobresalientes. El ambiente altamente húmedo favorece el epifitismo que se observa con abundancia en árboles y arbustos con musgos, líquenes, bromeliáceas, aráceas, helechos, orquídeas y loranáceas; también se observa gran variedad de sietecueros o colorado. La flora es rica en especies de plantas con flores de colores intensos. El bosque alto andino tiene una topografía fuertemente inclinada y su clima permanentemente frío y húmedo (IGAC, 1978).

El páramo por su parte se caracteriza por la presencia de diferentes especies del género *Espeletia*, algunos arbustos como *Hypericum*, *Gaultheria*, *Pernettya*, *Diplostegium*, etc., y por gramíneas como *Calamagrostis* y *Chusquea* especialmente, que tienden junto con *Espeletia* a ser dominantes, además se encuentran otros géneros como *Puya*, *Paepalanthus*, etc. (BERNAL y FIGUEROA, 1980; VARGAS y ZULUAGA, 1980).

Uso del suelo

El establecimiento de la población humana trajo como consecuencia la alteración de la vegetación, así en las partes más planas, es sustituido el bosque natural por cultivos, mientras que en las partes pendientes la ganadería ocupa el antiguo monte. Los cultivos son especialmente papa, maíz y hortalizas; en las zonas donde existe la ganadería se cultiva kikuyo (*Penisetum clandestinum*) y pastos mejorados como el imperial (*Axonopus scoparius*), entre las especies de árboles maderables cultivadas se encuentran *Cupressus* sp., *Pinus* sp. y *Eucalyptus* sp.

METODOLOGIA

Técnicas de campo

El muestreo en el campo se basó en el método descrito por JONES (1970); La cual tipifica la zona de vida a estudiar, en este caso páramo, y bosque alto andino.

Se demarcaron 100 estaciones con un área de 8.100 m² (90 m. X 90 m), con cuadrados de 10 metros de lado.

En cada estación se colocaron dos trampas tipo Sherman para un área total 200 trampas por noche.

El tiempo de muestreo fue de cuatro noches consecutivas, cada mes durante cinco meses. Las trampas se revisaron cada doce horas, una vez capturado un animal se llenaron las hojas de registro previamente diseñadas, de acuerdo con los métodos para pequeños mamíferos diseñados por JONES (1970). Los animales capturados se marcaron por medio del método de "ectomización de falanges", soltándolos en el mismo sitio de captura.

Se uso como cebo grasa de res revuelta con cereales como trigo, avena y cebada.

Para conocer la estructura de la vegetación circundante, se recogió material vegetal en un transecto de 100 m. x 10 m., que comprendían parte del páramo y parte del bosque en la zona de estudio.

Los datos climáticos se obtuvieron de los registros de la estación pluviométrica El Granizo, cercana a la región. Además se contó con una estación meteorológica en la zona de estudio de la cual se utilizó: un termohidrógrafo de registro semanal, un termómetro de máximas y mínimas y pluviógrafo de registro semanal.

Para la identificación de los pequeños mamíferos capturados; parte de la población fue llevada al laboratorio o de animales encontrados, muertos en la revisión de las trampas. A estos individuos se les revisó la edad y su estado reproductivo.

La edad aparente, se determinó en vivo por las dimensiones y el aspecto general del pelaje; se confirmó para los animales sacrificados por dentadura poco gastada, testículos abdominales en los machos y, úteros con/sin cicatrices placentarias y sínfisis pubianas cerradas, en las hembras.

El estado reproductivo se fijó (JONES, 1970) teniendo en cuenta: la posición y tamaño de los testículos, (en los machos); el desarrollo de las mamas, el número de cicatrices placentarias y la presencia o no de embriones, (en las hembras).

Los animales sacrificados hacen parte de la colección del Instituto de Ciencias Naturales-Museo de Historia Natural (sección Mastozoología). De ellos se guardó el cráneo y la piel, o el material en líquido.

El material vegetal se determinó en lo posible a especie, y se graficó en dos perfiles de vegetación por biota (representando sólo 10 mts de los 50 mts muestreados en cada zona); además se obtuvo la información fenológica de otros grupos de trabajo.

El análisis de los datos climáticos se efectuó según recomendación de los boletines climáticos mensuales del HIMAT (1973), el diagrama ombrotérmico de Gaussen según DAJOZ (1979).

El esfuerzo de captura

Es una estimación de la efectividad del trapeo y se expresa como un porcentaje, que indica el número de individuos que activan las trampas, en el se tiene en cuenta el número de trampas utilizadas y los días de caza empleados en cada muestreo. No es un índice de la densidad poblacional, pues aquí se emplea el número de capturas sin importar la especie, obteniéndose un porcentaje de eficiencia del trapeo (REIG, *et al*, 1979).

Índice de diversidad de Shannon-Wiener

Mide la variedad de especies de un área determinada indicando su diversidad y frecuencia en unidades de información o bits, una alta diversidad indica un alto grado de desarrollo y estabilidad del biota, con un gran número de especies y bajas frecuentes de cada una de ellas; una diversidad baja indica un biota en evolución con pocas especies y gran número de cada una de ellas, (ODUM, 1972).

Índice de uniformidad

Este índice es una medida del grado de estabilidad de la comunidad (ODUM, 1972). Una uniformidad elevada puede ser consecuencia de una larga evolución de la comunidad en un medio estable (DAJOZ, 1979).

Valor de importancia de las especies

Indica el predominio de unas especies sobre otras. El valor obtenido relaciona el número de individuos de una especie, o su biomasa total (REIG, 1979).

Índice de afinidad de Jaccard

Con este índice se compara si dos especies se encuentran en el muestreo con más facilidad que si este encuentro fuera por azar, dando una información acerca de la coexistencia de dos especies o la exclusión de las mismas entre sí. Como se observa en la fórmula su cálculo se basa en la presencia o ausencia de las diferentes especies, sin importar sus frecuencias. Su máximo valor es 1 (las dos especies cohabitan la misma área), y su mínimo valor es cero (las especies son mutuamente excluyentes).

Índices ecológicos con respecto a las poblaciones

En la estimación del tamaño de las poblaciones se usaron los siguientes métodos:

Métodos estocástico de Jolly-Seber

Las suposiciones poblacionales de este método son más reales que los otros empleados en este trabajo, pues incluye en el cálculo del tamaño poblacional situaciones como: las poblaciones abiertas e influenciadas por factores que producen pérdidas y ganancias (JOLLY, 1963). El método, además permite extraer animales durante los muestreos que no se vuelven a dejar en libertad, sin que esto afecte el cálculo final (REIG, 1979). Para su aplicación se supone:

- La marcación no perturba a los animales
- Una vez marcados no se altera su comportamiento natural ni la posibilidad de una segunda captura.
- La marca es indeleble e inconfundible
- Los animales marcados se mezclan homogéneamente con la población.
- El muestreo es totalmente al azar.

La principal diferencia de este método con otros es que este es un modelo estocástico y no determinístico.

Método determinístico de Peterson-Lincoln

Este índice se base en la suposición de que, si al muestrear una población se cazan y se marcan M individuos y al cabo de cierto tiempo se vuelven a capturar T individuos de los cuales P son marcados, la relación de estos valores determina el tamaño de la población (BENGON, 1979).

El método asume las mismas consideraciones que el de Jolly-Seber, pero supone que la población es un sistema cerrado y estático, el intervalo entre la marcación y la recaptura es pequeño.

Densidad absoluta

Es la proporción de individuos capturados de una población en el área determinada (DAJOZ, 1979).

Indice de densidad relativa

El porcentaje de individuos capturados para un esfuerzo de trapeo en un área discriminada y en un lapso de tiempo permite comparar la abundancia de individuos de una época a otra (REIG, 1979).

ESTIMACION DEL "AREA DE ACCION"

En la obtención de la estimación del área de acción se usó el método descrito por JAMES KOEPL *et al.*, (1977), el cual es un índice del área de acción donde usan todas las observaciones de un individuo, siendo válido para el mismo cualquier animal que tenga por lo menos dos capturas; además permite hacer análisis por grupos de edades, sexos y períodos de muestreo.

Otros métodos para hallar el área de acción son difíciles de aplicar al no cumplirse algunos de los requerimientos como son: grandes muestreos, una normalidad bivariada y azar; estos impedimentos vienen a crear una brecha entre la medida teórica del método y los datos reales; para que un animal aporte datos que tenga alguna validez por otros métodos es necesaria la obtención de por lo menos cinco observaciones (REIG *et al.*, 1979), y según CRANFORD (1979), quien muestreó con telemetría, es necesario más de 10 para que el error estandar pueda despreciarse.

DISCUSION DE RESULTADOS Y LOGROS OBTENIDOS

Durante el período de campo se colocaron 200 trampas por noche en un área de 8100 m², se hicieron cinco muestreos con una duración de cuatro noches, se obtuvo 76 capturas de pequeños mamíferos y 133 recapturas. Se analizó el comportamiento climático, y la vegetación en cuanto a su estructura y fenología.

Vegetacion

El presente análisis, trata de conocer la estructura general de la comunidad vegetal en el área de estudio; junto con los cambios fenológicos durante los diferentes meses de muestreo.

El análisis, no incluye estudios fenológicos de plantas consumidas específicamente por los animales capturados; esto debido al desconocimiento de las dietas alimenticias de las diferentes especies. Sin embargo en capítulos posteriores se discute las posibles repercusiones de los cambios florísticos en el comportamiento de las poblaciones muestreadas.

La vegetación es la típica de zonas montañosas. Se hallan dos comunidades diferentes que responden en su estructura a un páramo y un bosque alto andino, los cuales se han formado por presiones que crean diferentes adaptaciones xeromórficas.

La zona de páramo está muy bien representada, por especies que conforman un frailejonal/pajonal típico, con predominio de macollas y rosetas característi-

cas de especies como: *Calamagrostis effusa*, *Rhynchospora macrochaeta*, *Espeletia grandiflora*, *Blechnum loxense*, *Pernettya prostrata*, *Paepalanthus columbiensis*, *Arcytophyllum nitidum*, *Castratella piloselloides*, *Puya nitida*, etc.

En la Figura 1 se observa el perfil de la vegetación sobre la zona de estudio y la tabla 11 corresponde a un listado de las plantas recolectadas.

En cuanto a su estructura, el estrato dominante es el herbáceo con un 97% de cobertura y especies como las macollas de *Calamagrostis effusa* y otras gramíneas, rosetas y caulirosetas de *Espeletia grandiflora* y *Puya nitida*.

El estrato arbustivo tiene muy pocas especies, siendo la principal los individuos de *Espeletia grandiflora* que ostentan este porte y representan menos del 10% de cobertura.

El estrato rasante está muy pobremente representado con algunos individuos de *Rhynchospora macrochaeta* y por los géneros *Funaria*, *Carex*, *Vaccinium*, *floribundum*, *Paepalanthus* y *Lycopodium* con un 30% de cobertura, mientras que en las superficies rocosas se observan líquenes del género *Usnea* y *Baeomyces*.

La zona del bosque alto andino presenta la comunidad cuyo perfil se ilustra en la Figura 2, con su correspondiente lista de especies colectadas (Tabla 11).

La vegetación de esta parte del bosque presenta una asociación de *Drimys granadensis* y *Weinmannia tomentosa*. El estrato arbóreo, está dominado por especies como *Drimys granadensis*, *Macleania rupestris* y *Ternstroemia meridionalis*, con individuos entre los dos y los ocho metros, que presentan una cobertura continua del 90%; el bosque no es totalmente homogéneo pues parte del estrato arbustivo y herbáceo ha sido reemplazado por especies de crecimiento denso como *Chusquea scandens* y *Macleania rupestris*; en general, en este estrato, existe un ligero dominio de Ericáceas (*Cavendishia*, *Gaultheria*) y Melastomatáceas (*Miconia*, *Castratella*).

En el estrato arbustivo se encuentran individuos jóvenes del estrato arbóreo, y algunos helechos como *Culcita conifolia*; con un 30% de cobertura.

El estrato herbáceo está representado especialmente por helechos; mientras el restante es rico en briófitos; aunque lo que realmente predomina es la capa de hojarasca, representando un 60% de la cobertura. El epifitismo varía en el bosque, siendo máximo en la parte más central de la franja.

La región correspondiente al ecotono o límite entre las dos comunidades presenta un típico cordón de ericáceas en una angosta franja, cuyo estrato dominante es el herbáceo; aunque existe el estrato arbustivo que es menos homogéneo que el anterior; el estrato rasante esta representado especialmente por líquenes.

Al analizar el aspecto estacional de la vegetación, se observa la floración de compuestas y gramíneas en agosto y septiembre. Esta observación hecha anteriormente por STURM y RANGEL (1985) es aquí nuevamente confirmada.

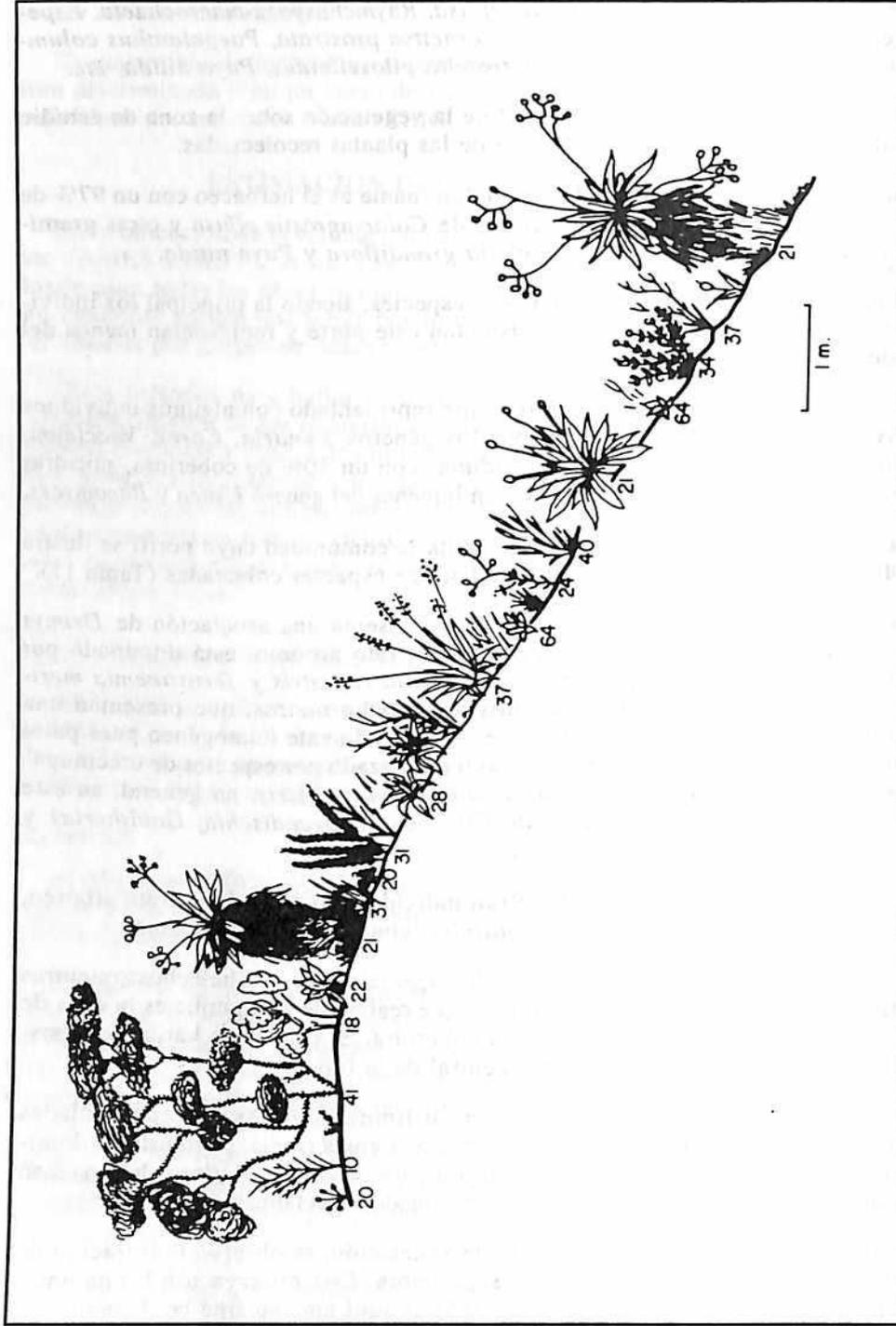


Figura No. 1. Perfil de vegetación, área páramo.

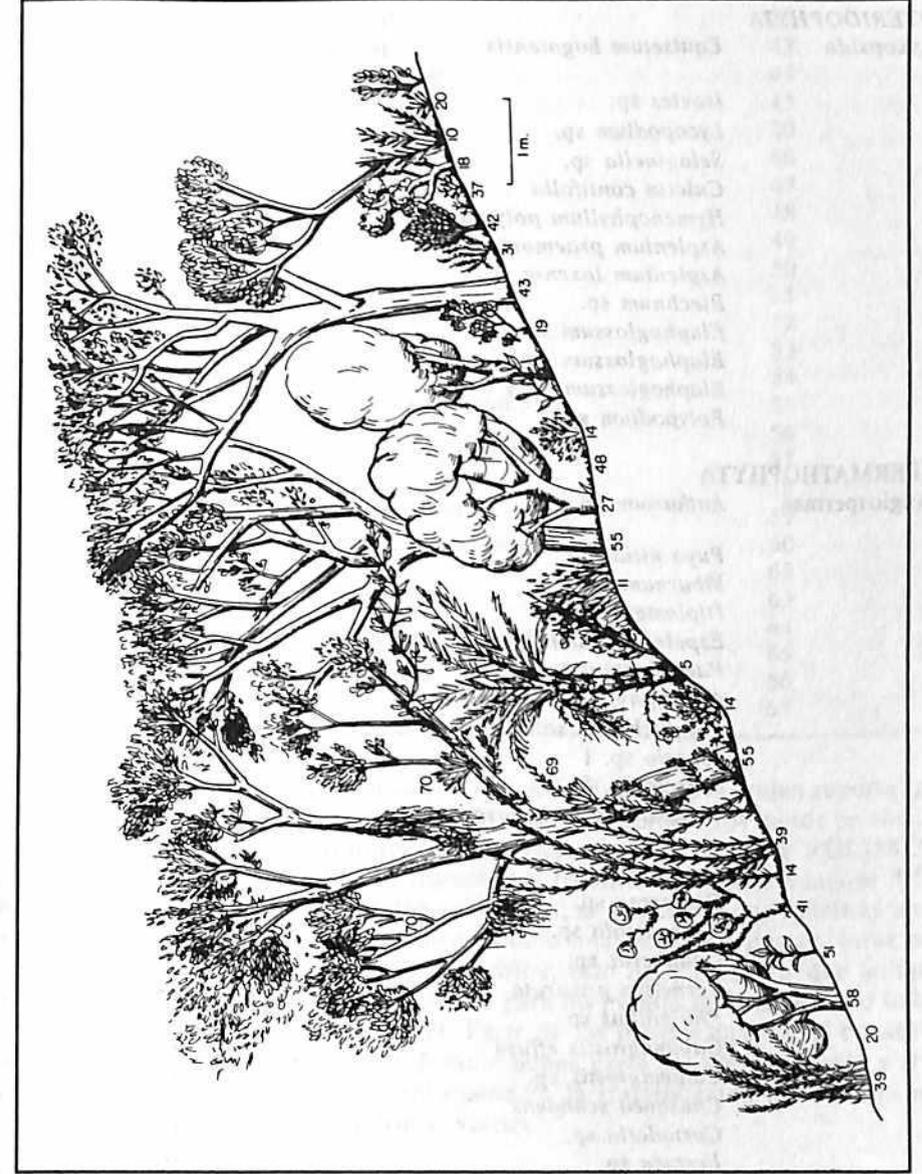


Figura No. 2. Perfil de vegetación, área bosque.

Tabla 11. Lista de material vegetal recolectado en la zona de estudio

ESPECIE	NUMERO EN LA GRAFICA
PTERIDOPHYTA	
<i>Lycopside</i>	
<i>Equisetum bogotensis</i>	1
<i>Isoetes</i> sp.	2
<i>Lycopodium</i> sp.	3
<i>Selaginella</i> sp.	4
<i>Culcita contifolia</i>	5
<i>Hymenophyllum polyanthos</i>	6
<i>Asplenium praemorsum</i>	9
<i>Asplenium loxense</i>	8
<i>Blechnum</i> sp.	10
<i>Elaphoglossum</i> sp.1	11
<i>Elaphoglossum</i> sp.2	12
<i>Elaphoglossum</i> sp.3	13
<i>Polypodium</i> sp. 1	14
SPERMATHOPHYTA	
<i>Angiospermae</i>	
<i>Anthurium</i> sp.	15
<i>Puya nitida</i>	28
<i>Viburnum</i> sp.	16
<i>Diplostephium</i> sp.	17
<i>Espeletia grandiflora</i>	21
<i>Paepalanthus</i> sp.	22
<i>Arcytophyllum nitidum</i>	7
<i>Plagiocheilus solitvaeformis</i>	23
<i>Senecio</i> sp. 1	24
<i>Senecio</i> sp. 2	25
<i>Weinmannia tomentosa</i>	27
<i>Carex</i> sp.	28
<i>Dioscorea</i> sp.	30
<i>Cavendishia</i> sp.	31
<i>Gaultheria</i> sp.	33
<i>Pernettya prostrata</i>	34
<i>Phyllanthus</i> sp.	35
<i>Calamagrostis effusa</i>	37
<i>Calamagrostis</i> sp.	38
<i>Chusquea scandens</i>	39
<i>Cortaderia</i> sp.	36
<i>Festuca</i> sp.	40
<i>Hypericum</i> sp.	41
<i>Nectandra</i> sp.	42
<i>Miconia psychrophylla</i>	18
<i>Hypericum</i> sp.	19

ESPECIE	NUMERO EN LA GRAFICA
<i>Hypericum</i> sp.	20
<i>Hypericum</i> sp.	26
<i>Hypericum</i> sp.	43
<i>Monochaetum</i> sp.	44
<i>Rapanea</i> sp.	45
<i>Elleanthus ensathus</i>	20
<i>Oxalis</i> sp.	46
<i>Piper</i> sp.	47
<i>Monnina</i> sp.	48
<i>Muehlenbeckia</i> sp.	49
<i>Polylepis</i> sp.	50
<i>Rubus</i> sp.	51
<i>Arcytophyllum</i> sp.	52
<i>Castilleja</i> sp.	53
<i>Cestrum</i> sp.	54
<i>Ternstroemia meridionalis</i>	55
<i>Valeriana</i> sp.	56
<i>Viola scandens</i>	57
<i>Drymis granadensis</i>	58
<i>Macleania rupestris</i>	59
<i>Rhynchospora macrochaeta</i>	60
<i>Paspalum</i> sp.	62
<i>Vaccinium</i> sp.	63
<i>Castratella</i> sp.	64
<i>Bucquetia</i> sp.	65
<i>Anthoxanthum</i> sp.	66
<i>Befaria</i>	67

En la zona de bosque, y de acuerdo con ARENAS (1987), quien reporta picos de predominio de las estructuras reproductivas, durante los meses de abril y septiembre. En el trabajo fenológico realizado por BONILLA y ZULUAGA (1988), se registran los ciclos de floración y fructificación observándose diferencias según las especies vegetales analizadas; se encuentra que mientras unas completan sus ciclos en tiempos cortos, como una semana o menos, otras necesitan de semanas o meses para concluirlos; esto hace presumir que aunque existen picos de floración y fructificación para las plantas de la región, no todas las especies vegetales responden a él. Parte de las plantas analizadas constituyen un remanente, que permanece durante buena parte del año con flores y frutos. Además la floración supera notoriamente la fructificación por fenómenos de aborto y pérdida de flores y frutos verdes.

Clima

El clima, es el factor más importante en los cambios del biota, de tal forma que sus efectos inciden en la vegetación y por consiguiente en las poblaciones animales.

El presente capítulo analiza el comportamiento climático, independientemente de su efecto en la fauna local, posteriormente al analizar cada una de las poblaciones capturadas durante el presente estudio, se relacionan los efectos climáticos en la demografía y comportamiento de las diferentes especies.

Al analizar la variación interanual de precipitación durante un período de 36 años, vemos que el valor de la media multianual, es de 1.190 mm. además de la existencia de años secos y años húmedos, con una repartición irregular de los mismos y un ligero predominio de los años secos.

El comportamiento de la media mensual multianual de precipitación tiene la típica distribución bimodal. Los períodos secos son de mayor duración que los lluviosos y las máximas precipitaciones corresponden a noviembre con 164,9 mm, mientras las mínimas se registran durante enero con 50,1 mm.

El análisis de los datos climáticos, muestra la importancia de las circulaciones locales responsables de las lluvias en las épocas de verano, estas sin embargo, no son muy importantes por su corta duración y/o cantidad. Las lluvias sobrevienen en su mayoría después del medio día.

Existe un registro mensual de los fenómenos climáticos tanto del páramo como del bosque para la altura de dos metros. En cuanto al comportamiento del clima en el páramo, se puede observar que la temperatura media mensual, tiene una amplitud de sólo 2,5 °C con un valor máximo de 9,7°C en abril, y un mínimo promedio de 7,2°C en julio. La temperatura máxima absoluta, oscila entre 15,5°C y 13,2°C; la temperatura máxima promedio tiene su mayor valor para abril con 14°C y su mínimo valor en julio con 9,3°C. La temperatura mínima absoluta fluctuó entre 6°C en abril y 2,7°C en agosto. El máximo valor, para el promedio de mínima es de 7,3°C en abril y mayo, mientras que el mínimo valor fue de 5,5°C en julio.

En cuanto el comportamiento del clima en el bosque, se puede observar, que la temperatura media mensual tiene una amplitud de sólo 2,6°C con un máximo de 9,8°C en abril y un mínimo promedio de 6,8°C en julio. La temperatura máxima absoluta, oscila entre 18,3°C y 15°C; la temperatura máxima promedio tiene su mayor valor para abril con 13,7°C y su mínimo valor en julio con 10°C. La temperatura mínima absoluta fluctuó entre 4,5°C en abril y 1,0°C en julio. Los máximos valores para el promedio de mínimas es de 6,5°C para abril, mientras que el mínimo valor fue de 3,3°C en septiembre. En resumen se puede observar que los meses más cálidos son abril y mayo que son, como se verá más adelante, los de mayor precipitación; julio, agosto y septiembre son los más fríos coincidiendo con el verano y los períodos en que comúnmente se presentan heladas y temperaturas extremas.

Para establecer la existencia de épocas con déficit hídrico se efectuó el balance hídrico de Gausson (DAJOZ, 1979). Este balance muestra la inexistencia de déficit hídrico; sin embargo, este balance no tiene en cuenta en su cálculo, el agua condensada en forma de rocío y neblina, los cuales incrementan la húme-

dad ambiental; además olvida el grado de drenaje del suelo y con esto, la disponibilidad de agua para las plantas, así como sus necesidades individuales.

En las dos áreas, el porcentaje de humedad relativa es constantemente alto. Los valores de páramo son un poco inferiores con relación a los valores del bosque; es así como el mayor valor promedio del porcentaje de humedad relativa es 90,5% para el páramo y 96,5% para el bosque; los valores mínimos para el promedio corresponden a 62,6% en el páramo, y 78% en el bosque; las máximas absolutas fueron del 100% en ambas áreas y las mínimas de 34% en el páramo y 54% en el bosque. En la interpretación de estos resultados es fácil observar el efecto de la vegetación densa y alta del bosque sobre el clima, intensificando los valores en relación con los del páramo.

Los cambios horarios en los días muestreados, muestran igualmente, fluctuaciones menos amplias en las temperaturas del bosque, con relación a las del páramo. Las temperaturas del bosque tienden a conservarse en el ambiente por el efecto de la vegetación, haciendo que los cambios sean lentos; mientras que las del páramo se pierden fácilmente del ambiente y sus cambios son bruscos. Las temperaturas máximas y mínimas en el páramo duran mientras existe el fenómeno que las produce; pues al no existir vegetación arbórea, la atmósfera circundante gana o pierde calor fácilmente; igual respuesta se presenta con el porcentaje de humedad relativa.

Hay una relación inversa entre la temperatura que es mínima y el porcentaje de humedad relativa que es máximo, en las horas de la noche y madrugada (cuando son capturados los ejemplares de pequeños mamíferos), mientras que estos valores se invierten hacia el medio día y la tarde. Las temperaturas extremas se conservan por más horas en el bosque al igual que la humedad relativa. Este efecto se intensifica en el páramo para el estrato cerca del suelo.

EFFECTIVIDAD DEL TRAMPEO

La efectividad del trampeo es un porcentaje que indica el número de capturas logradas para un esfuerzo de captura efectuado; en este caso dió un valor de 5,22%. Este valor, considerando que REIG en 1980 obtuvo un valor de 3% para la América del Sur, y que ZUÑIGA *et al.* (1990) trabajando dos bosques andinos encuentran valores de 0,47% para la zona de Cueva Grande y 0,33 para el Cerro Manjuy, es un valor alto.

No hay que olvidar sin embargo, la existencia de estudios cuyo éxito de captura ha sido superior; especialmente en trabajos realizados a menores alturas, en sabanas o desiertos. Uno de estos es el efectuado por SORIANO (1977), quien obtiene un éxito de captura de 7,26% en su trabajo realizado en los Llanos Occidentales de Venezuela.

El alto valor obtenido puede explicarse por la existencia de dos biotopos colindantes en el área muestreada.

INDICES ECOLOGICOS CON RESPECTO A LA COMUNIDAD

Con relación a los índices ecológicos (Tabla 1. A), se obtuvo que el índice de diversidad de Shannon-Wiener ($H' = 1,83$ bits) y la uniformidad ($e = 0,92$), presentan valores elevados si se comparan con el trabajo de PEFAUR y DIAZ DE PASCUAL (1985), quienes trabajando en los Andes Venezolanos a diferentes alturas (de 1000 a 2500 m.s.n.m.), observan para los 2500 m.s.n.m. valores de $H' = 1,21$ y $e = 0,82$ en la parte Sureste $H' = 1,47$ y $e = 0,74$ en la parte Noroeste de los Andes Venezolanas. Además ellos encuentran que a mayor altura la diversidad y la uniformidad son menores, correspondiendo a lo ya antes anotado por FISHER (1960), según lo cual la diversidad de los biota decrece progresivamente a media que aumenta en la altura. Por lo tanto la diversidad de mamíferos aquí obtenida es elevada dada la altitud a la que se realizaron los muestreos. Los resultados pueden interpretarse como una comunidad evolucionada y estable; y al hecho de que el muestreo abarco dos biotopos diferentes florística y climáticamente.

La diversidad obtenida muestra la composición de especies en la comunidad de pequeños mamíferos, que corresponden a: *Thomasomys laniger* con 30 individuos capturados que representan al/ 39, 47% de la comunidad.

Microxus bogotensis con 23 individuos capturados correspondientes al 30,26% de la comunidad.

Cryptotis thomasi especie de la cual se capturan 16 individuos que representan el 21,05% de la comunidad.

Oryzomys alfaroi del que se capturaron 7 animales y que constituyen el 9,21% de la comunidad estudiada.

Otro dato de interés es el valor de importancia de las diferentes especies para la comunidad, y que corresponden en orden descendiente de importancia a la Tabla 1.B.

Tabla No. 1A Indices ecológicos con respecto a la comunidad.

DIVERSIDAD	UNIFORMIDAD
$H' = 1,838$	$e = 0,918$

Durante todo el muestreo la especie *Thomasomys laniger* es la más importante para la comunidad de pequeños mamíferos. La especie *Oryzomys alfaroi*, fue la menos importante, excepción hecha para el último muestreo (septiembre (V)) en el que desaparece *Cryptotis thomasi*; por lo que *Oryzomys alfaroi* toma el tercer puesto en orden de importancia.

Para tratar de entender las relaciones de las poblaciones entre sí se halla el índice de afinidad de Jaccard. En la Tabla 2 se observa que la especie con más altos valores de afinidad es *Microxus bogotensis* quien debe tener un alto grado de especialización en sus estrategias para vivir en los mismos lugares en que lo hacen las demás, para poder así ocupar los distintos habitat; su capturas se registran en todos los puntos de la cuadrícula, indistintamente de la presencia o no de otras especies.

La especie que le sigue en valores de afinidad es *Thomasomys laniger*, cuya captura fue así mismo registrada en los distintos puntos de la cuadrícula, tanto en el bosque como en el páramo. Por otro lado es de notar que las especies *Oryzomys alfaroi* y *Cryptotis thomasi* son mutuamente excluyentes, pues mientras la primera nunca fue capturada en el páramo, la segunda jamás fue capturada en el bosque; lo cual hace presumir que las especies no van a competir por habitat.

Tabla No. 1B. Valores de importancia

ESPECIE	# IND.	Pi	%
<i>Thomasomys l.</i>	30	0,3947	39,4736
<i>Microxus b.</i>	23	0,3026	30,2631
<i>Cryptotis t.</i>	16	0,2105	21,0526
<i>Oryzomys a.</i>	7	0,0921	9,2105
TOTAL	76	1	100

IND.: Número de individuos

Pi.: Valor de importancia

%: Porcentaje en relación con la comunidad

Tabla No. 2. Índice de afinidad de Jaccard

Sp. x Sp.	C	A	B	J
Th, Mb	9	86	46	0,07
Th, Oa	6	86	19	0,06
Th, Ct	3	86	23	0,03
Mb, Oa	6	46	19	0,10
Mb, Ct	3	46	23	0,05
Ct, Oa	0	23	19	0,00

Sp. x Sp.: Especies analizadas.

A: # de estaciones con la Sp. A

B: # de estaciones con la Sp. B

C: # de estaciones con A y B

J: Índice de Jaccard

INDICES ECOLOGICOS CON RESPECTO A LAS POBLACIONES

Densidades

En los cálculos concernientes a estimar el número de individuos por área que habitan la zona de estudio, se aplicaron métodos indirectos de conteo como son el método estocástico de Jolly-Seber, método determinístico de Lincoln e índices de densidad relativa y densidad absoluta. Los resultados se discuten a continuación por método y población.

Método estocástico de Jolly-Seber

Con este método se puede conocer la probabilidad puntual de la densidad poblacional, basándose en el azar de las capturas y recapturas en cada sesión de caza (JOLLY, 1966). Su utilización es de importancia pues tiene suposiciones realistas con respecto a la comunidad, lo cual posibilita conocer el número pro-

bable de pérdidas (emigración y muertes) y de ganancias (inmigración y nacimientos) en cada trapeo.

Los valores obtenidos resaltan la importancia de las recapturas en la obtención de la información inicial, pues como se ve para las poblaciones de *Cryptotis thomasi* y *Oryzomys alfaroi*; de las que no se obtuvo suficientes recapturas, no es posible estimar el tamaño de la población, ya que los pocos valores obtenidos no son suficientes para una interpretación ante la aparición de gran número de valores indeterminados.

Por otro lado las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Microxus bogotensis*, presentan suficientes recapturas como para un mejor análisis,

Thomasomys laniger

La población de *Thomasomys laniger*, muestra sus mayores densidades en junio y julio, mientras que las más bajas corresponden a abril y septiembre. La estimación del tamaño poblacional, muestran errores estándar altos para los puntos con mayores o menores valores, y bajos para los puntos de valores intermedios.

En lo que se refiere a las pérdidas de la población los valores oscilaron poco, entre 0,3 y 1,62, y su error estándar es bajo, indicando que las pérdidas son constantes durante todos los muestreos.

Las ganancias, por el contrario fluctuan bastante e incluso se registran valores negativos, indicando para estos puntos como las pérdidas constante de individuos superan las ganancias; esto sucede en los muestreos de julio y septiembre. Los mayores valores corresponden a abril, pero esto es de esperar, pues en este punto (primer I), la mayoría son capturas de individuos sin marcar, que el cálculo interpreta como ganancias. Más adelante podemos visualizar mejor los cambios, observándose aumentos en junio y agosto. En julio y septiembre se presentan valores negativos que incluso son superiores a los positivos. Los errores estandar son altos.

La población se encuentra estable a través del estudio pues aunque existen épocas de aumentos poblacionales, (junio y julio), estos se regulan ante la pérdida constante de individuos durante todas las épocas, (Tabla 3).

Microxus bogotensis

La población de *Microxus bogotensis* también proporciona datos a los que se les puede dar alguna interpretación y es así como se observa la más alta densidad en julio y agosto y las más bajas en abril y septiembre. Su error estandar no se pudo calcular para algunos puntos, pero se ve como los valores de más alta densidad corresponden a los mayores errores estandar.

Las pérdidas, que sufre la población tampoco pudieron ser halladas en su totalidad, los datos obtenidos muestran mayores pérdidas hacia junio y julio y menos pérdidas hacia abril y septiembre; el error estandar de los datos es bajo.

Tabla No. 3. Captura de las especies en cada muestreo (excluyendo recapturas)

ESPECIE	Th. l.	Mc. b.	Ct. t.	Or. a.	
MST.	IND.	IND.	IND.	IND.	TOTAL
I	10	8	6	0	24
II	10	7	5	3	25
III	5	4	4	2	15
IV	3	2	1	2	8
V	2	2	0	0	4
TOTAL	30	23	16	7	76

Th. l.: *Thomasomys laniger*. Mc. b.: *Microxus bogotensis*. Ct. t.: *Cryptotis tomasi*.
Or. a.: *Oryzomys alfaroi*. MST.: Muestreo. IND.: Individuos

Las ganancias de la población son máximas en abril, cuando la mayoría de los individuos son capturados por primera vez; en julio los valores puntuales se anulan y en agosto son máximos, coincidiendo con la mayor densidad poblacional. En agosto el valor es negativo, indicando que las pérdidas están superando las ganancias. El error estandar de los valores es alto.

Los puntos de aumento poblacional, indican la entrada en la población de nuevos individuos; estos puntos de aumento poblacional no corresponden con las épocas de reproducción y crianza pues los individuos capturados no son críos sino juveniles. Los puntos de ganancias varían mucho, mientras las pérdidas se mantienen más bien constantes; la población se encuentra estabilizada en cuanto a crecimiento.

Método determinístico de Peterson-Lincoln

Al determinar las fluctuaciones de la densidad poblacional en las diferentes especies se observa un comportamiento similar por parte de *Thomasomys laniger* (Tabla 5.B.1) y *Microxus bogotensis* (Tabla 5.B.2.) quienes muestran altas densidades en junio y un descenso en septiembre. El error estandar es alto para *Microxus bogotensis*, y bajo para *Thomasomys laniger*, como un efecto del número de recapturas logradas en cada caso.

Al aplicar este índice en la población de *Cryptotis thomasi* (Tabla 5.B.3), se encuentra que para abril no se pudo determinar un valor, debido a las bajas

recapturas de la especie (básicas en la determinación de la densidad poblacional con este método), para el resto de meses se obtuvo información que nos indica un aumento poblacional en los meses de junio y julio, y un descenso hacia agosto; en septiembre el descenso es tan marcado que ya no se capturan animales de esta especie. Durante todo el muestreo la especie permaneció constantemente en la zona de páramo (Tabla 4).

Tabla No. 4. Captura de las especies en cada muestreo.

ESPECIE. MST.	<i>Thomasomys l.</i>			<i>Microxus b.</i>			<i>Cryptotis t.</i>			<i>Oryzomys a.</i>		
	BSQ.	ECT.	PRM.	BSQ.	ECT.	PRM.	BSQ.	ECT.	PRM.	BSQ.	ECT.	PRM.
I	0	3	7	0	1	7	0	0	6	0	0	0
II	4	3	6	5	3	1	0	0	5	3	0	0
III	8	2	4	4	2	3	0	1	5	4	1	0
IV	5	1	3	4	0	0	0	0	3	3	1	0
V	5	3	1	3	2	0	0	0	0	2	1	0

I: Abril-Mayo.

II: Mayo-Junio.

III: Junio-Julio.

IV: Julio-Agosto.

V: Agosto-Septiembre

MST.: Muestreo.

BSQ.: Bosque.

ECT.: Ecotomo.

PRM.: Páramo.

Tabla No. 5. B, Índice de densidad según Lincoln

5.B.1		<i>Thomasomys laniger</i>			
MST.	PROCENSO	CENSO	TOTAL	N	SE(N)
I	8	5	7	11.2	2.77
II	11	5	8	17.6	4.81
III	12	10	12	14.4	1.86
IV	7	5	7	9.8	2.34
V	7	2	4	14	7

Tabla No. 5. B.2. *Microxus bogotensis*

MST.	PROCENSO	CENSO	TOTAL	N	SE(N)
I	2	2	8	8	4.99
II	5	2	6	15	8.66
III	6	3	7	14	6.11
IV	4	2	2	4	0
V	3	2	4	6	3

Tabla No. 5. B.3. *Cryptotis thomasi*

MST.	PROCENSO	CENSO	TOTAL	N	SE(N)
I	2	0	4	—	—
II	3	1	3	9	7.35
III	5	1	2	10	7.07
IV	2	1	2	4	2.83
V	0	0	0	—	—

Tabla No. 5. B.4. *Oryzomys alfaroi*

MST.	PROCENSO	CENSO	TOTAL	N	SE(N)
I	0	0	0	—	—
II	3	0	0	—	—
III	3	2	4	6	3
IV	1	1	4	4	3.5
V	1	0	2	—	—

MST.: Muestreo.

En cuanto al roedor *Oryzomys alfaroi* quien sólo aparece a partir de junio, presenta al igual que *Cryptotis thomasi* muy bajas recapturas lo cual dificulta los cálculos, los cambios con respecto a su densidad se observan en la Tabla 5.B.4.

Densidad absoluta

Este valor se encuentra teniendo como base el número de individuos capturados en un área dada, sin importar las recapturas.

Los datos consignados en las Tablas 5.C.1 - 5.C.4 muestran los cambios poblacionales de un muestreo a otro, pero no indica el tamaño de la población. Además no establece pérdidas ni ganancias de la población.

Las poblaciones de *Thomasomys laniger* (Tabla 5.C.1) y *Myoxus bogotensis* (Tabla 5.C.2) presentan aumento poblacionales hacia los meses de junio y julio y descensos en agosto y septiembre.

La población de *Cryptotis thomasi* (Tabla 5.C.3), muestra siempre bajas densidades con pequeños aumentos en abril y julio y un descenso total en septiembre, cuando no se vuelven a capturar individuos de esta especie.

La población de *Oryzomys alfaroi* (Tabla 5.C. 4) muestra igualmente bajas densidades en todos los muestreos. Sus primeras capturas se registran hasta junio obteniéndose la máxima densidad en julio.

Índice de densidad relativa

Los datos obtenidos por este método se registraron en las Tablas 5.C.1-5.C.4.

Con este índice se halla la densidad como un porcentaje del esfuerzo de captura, de tal forma que establece diferencias de muestreo en muestreo sin tener en cuenta la variaciones demográficas que suceden en el seno de las diferentes poblaciones.

El método estocástico de Jolly y el determinístico de Lincoln tienen suposiciones con respecto a las poblaciones que hacen posible tratar de hallar el tamaño de la población; pero no son aplicables cuando las recapturas son bajas o nulas.

La densidad absoluta y el índice de densidad relativa, son para este caso similares, pues no hubo variación del área de muestreo, ni del número de trampas utilizada cada noche; su valor no indica el tamaño poblacional, solo muestra la variación de un muestreo a otro.

A través de todo el muestreo se ve una clara tendencia de todas las poblaciones a aumentar su densidad de junio a julio y una tendencia a disminuir en agosto y septiembre. El mes de abril es por lo general un mes de densidad intermedia y sólo en el caso de *Oryzomys alfaroi* es nula, indicando un valor muy bajo de la población o posiblemente su ausencia y posterior emigración a la zona

Tabla No. 5. C. Comparación de los índices de densidad

5.C.1. COMPARACION DE LOS INDICES DE DENSIDAD <i>Thomasomys laniger</i>								
MTS/MET	LINCOLN	IND. A.	I.D.R.	IND.A.	D.A.	IND.A.	JOLLY	IND.A.
I	11.20	13.83	1.25	1.54	10.00	12.35	11.26	13.90
II	17.60	21.73	1.75	2.16	14.00	17.28	18.72	23.11
III	14.40	17.78	1.75	2.16	14.00	17.28	16.56	20.44
IV	9.80	12.10	1.13	1.39	9.00	11.11	12.01	14.93
V	14.00	17.28	1.13	1.39	9.00	11.11	11.25	13.88

5.C.2. COMPARACION DE LOS INDICES DE DENSIDAD <i>Microxus bogotensis</i>								
MTS/MET	LINCOLN	IND. A.	I.D.R.	IND.A.	D.A.	IND.A.	JOLLY	IND.A.
I	8.80	9.88	1.00	1.23	8.00	9.88	6.08	7.50
II	15.00	18.52	1.13	1.39	9.00	11.11	8.29	10.23
III	14.00	17.28	1.13	1.39	9.00	11.11	11.75	14.56
IV	4.00	4.94	0.50	0.62	4.00	4.94	9.55	11.75
V	6.00	7.41	0.63	0.77	5.00	6.17	3.66	4.51

5.C.3. COMPARACION DE LOS INDICES DE DENSIDAD <i>Cryptotis thomasi</i>								
MTS/MET	LINCOLN	IND. A.	I.D.R.	IND.A.	D.A.	IND.A.	JOLLY	IND.A.
I	IND.	—	0.75	0.93	6.00	7.41	—	—
II	9.00	11.11	0.63	0.77	5.00	6.17	—	—
III	10.00	12.35	0.75	0.93	6.00	7.41	—	—
IV	4.00	4.94	0.38	0.46	3.00	3.70	—	—
V	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	—	—

5.C.4. COMPARACION DE LOS INDICES DE DENSIDAD <i>Oryzomys alfaroi</i>								
MTS/MET	LINCOLN	IND. A.	I.D.R.	IND.A.	D.A.	IND.A.	JOLLY	IND.A.
I	IND	—	0.00	0.00	0.00	0.00	—	—
II	IND	—	0.39	0.46	3.00	3.70	—	—
III	6.00	7.41	0.63	0.77	5.00	6.17	—	—
IV	4.00	4.94	0.50	0.62	4.00	4.94	—	—
V	IND	—	0.38	0.46	3.00	3.70	—	—

MTS/MET= Muestreo/metodo LINCOLN=Tamaño de la población según Lincoln I.D.R.= Índice de densidad relativa.
D.A.=Densidad absoluta IND.A.= Individuos hectarea JOLLY= Tamaño de la población según Jolly

de muestreo, pues sus puntos de aparición corresponde al sur occidente de la franja del bosque alto andino en estudio. Un comportamiento similar se observó para *Cryptotis thomasi* quien desaparece del área de muestreo en el mes de septiembre, teniendo sus últimos puntos de aparición hacia el sur oriente del páramo; este comportamiento puede ser atribuido a una migración por la franja del páramo.

Al observar las cuadrículas de capturas se deduce que las épocas en que las poblaciones de *T. laniger* y *M. bogotensis* utilizan más el área de estudio corresponde a julio, que es a su vez el mes de más alta densidad con puntos de captura tanto en el bosque como en el páramo; en los períodos de baja densidad los animales se capturaban, sólo en el páramo como en abril o sólo en el bosque como en septiembre, (Tabla 4). Además es notable como la zona de ecotono presenta durante todas las épocas (comparativamente a su área) el mayor número de capturas de las diferentes especies, esto como un índice del efecto de borde y la alta energía existente en las zonas de transición (DAJOZ, 1979).

Es de notar sin embargo que las especies *C. cryptotis* y *O. alfaroi*, restringidas según sus puntos de captura al páramo y al bosque respectivamente, pueden ser subvaloradas en cuanto a el número de individuos por hectárea, pues para su cálculo se toma el área muestreada es decir los 8100 m² de páramo y bosque; la densidad poblacional de dichas especies será mayor si se hace el cálculo tomando para el mismo sólo el área en que habitan.

Proporción de sexos y de edades

Los datos utilizados en estos cálculos corresponden a la determinación del sexo y la edad aparente de cada individuo. La edad aparente se asigna teniendo en cuenta el peso, el tamaño, las características generales, así como el aspecto y textura del pelaje.

Es claro que la clasificación usada es en buena parte artificial dado que la relación edad-peso sólo es lineal durante una parte del rango total de variación en el crecimiento de un animal (CHIPMAN, 1965); sin embargo, se encuentra que tiene significado biológico el permitir separar los reproductores de los no reproductores. Este método de separar en clases de edades según talla y peso ha sido anteriormente usada en otros trabajos como el de SORIANO (1971), MITIKMAN *et al* (1987).

Los individuos se clasificaron en tres categorías de edades, para las diferentes especies (Tabla 6).

Antes de entrar al análisis de los datos obtenidos es importante anotar la ausencia de información con respecto a la biología de las especies capturadas.

En cuanto a *Cryptotis thomasi*, se tuvo en cuenta en su análisis lo reportado por WALKER (1968) para la especie *Cryptotis parva*, la cual por tratarse del mismo género hace aun más confiable la posible semejanza de los rangos; *C. parva* tiene una duración de la gestación de 15 días, con camadas de 3 a 6 críos y un período de lactancia de un mes.

Tabla No. 6. Rangos de peso y longitud total para establecer categorías de edades.

Especies						
Thomasomys l.		Microxus b.		Oryzomys a.		
EDAD	L. TOTAL	PESO	L. TOTAL	PESO	L. TOTAL	PESO
1	165-180	30-36	126-134	9-12	165-170	10-14
2	181-220	37-41	135-139	13-15	1701-178	15-19
3	221-250	42-45	140-150	16-20	178-185	20-25

EDAD: 1 = JUVENIL
2 = SUBADULTO
3 = ADULTO

L. TOTAL = Largo total (mm)
PESO = gr

El siguiente es el análisis por especie de los resultados obtenidos.

Thomasomys laniger

Como se ve en la Tabla 7, en abril sólo hay adultos mientras que en junio existen individuos de las diferentes categorías de edad; para septiembre tienden a desaparecer los juveniles y subadultos, tratando de estabilizarse en unapoblación de adultos.

Por otro lado la proporción de sexos tuvo leves variaciones, las hembras juveniles y subadultas se encuentran en bajas proporciones en la mayoría de los muestreos (en relación a los machos de igual categoría), o incluso no se capturan como ocurre en abril, (Tabla 7.).

Las hembras adultas superan en número a los machos de igual categoría, (excepción del V muestreo donde los machos adultos superan levemente a las hembras).

Estos valores, sin embargo, corresponden a hembras adultas altamente reincidentes, que incrementan falsamente la relación de sexos (Tabla 8) y por tanto, el valor neto durante el estudio es de un macho por 0.75 hembras.

Las hembras se capturan en más de una ocasión y se muestran como individuos más activos, pues se acostumbran más fácilmente a la trampa, al cebo y a ser capturadas; esto posiblemente como un mecanismo de aprendizaje en la obtención de alimento para ellas y sus críos.

Tabla No. 7. Distribución porcentual de la especie por sexo y edad

Thomasomys laniger *											
MUESTREO		I		II		III		IV		V	
EDAD	SEXO	No.	%	No.	%	No.	%	No.	%	No.	%
3	M	4	40	2	14.28	3	21.42	2	22.22	3	33.34
	H	6	60	4	28.60	3	21.42	3	33.34	2	22.22
2	M	0	0	3	21.42	2	14.28	0	0	1	11.11
	H	0	0	2	14.28	0	0	0	0	1	11.11
1	M	0	0	3	21.42	2	14.28	2	22.22	1	11.11
	H	0	0	0	0	4	28.60	2	22.22	1	11.11

* Los datos para *Microxus bogotensis* y *Oryzomys alfaro* no son tabulados ya que no son representativos.

Microxus bogotensis

Esta especie tiene períodos menos marcados de predominio de las diferentes clases de edades. Inicialmente existen adultos y unos pocos juveniles; en el segundo, tercero y cuarto muestreo se encuentran animales en las diferentes edades pero, en el quinto muestreo desaparecen los juveniles y hay una clara tendencia a prevalecer sólo los adultos.

Los adultos del último muestreo, corresponden a individuos capturados anteriormente en categorías inferiores de edad y que, ya en este punto han logrado su total desarrollo.

La relación de sexos, en las diferentes edades, favorece preferencialmente a las hembras, sólo en el último muestreo se ven superadas por los machos sin embargo se puede ver que las hembras son reincidentes, y van cambiando de categoría de edad a través de los diferentes muestreos; por otro lado los machos son generalmente individuos cuya captura se produce sólo en una ocasión, pues una vez capturados difícilmente vuelven a caer en las trampas.

La relación de sexos, al igual que en *Thomasomys laniger*, favorece en algunos muestreos a las hembras, pero se trata igualmente de hebras altamente reincidentes. La relación de sexos (machos/hembras) durante los muestreos es de 1/0,9 (Tabla 8).

Oryzomys alfaro

Los individuos de esta especie, aparecen desde junio con la presencia de individuos jóvenes, quienes a través de los muestreos pasan por los diferentes categorías de edad; así al finalizar el estudio (septiembre), se capturan siendo ya adultos; con lo cual, y teniendo en cuenta el índice de su "área de acción"; se puede suponer que son inmigrantes de áreas vecinas a la zona de muestreo, desplazados de una población en crecimiento, cuyos jóvenes y subadultos deben establecer sus propios territorios.

Tabla No. 8. Proporción de sexos

ESPECIE	Thomasomys laniger	Microxus bogotensis	Oryzomys alfaroi
MST.			
I	0.6:1.0	1.0:6.0	2.0:1.0
II	1.0:0.75	1.0:2.0	0.6:1.0
III	1.0:0.75	1.0:2.0	3.0:1.0
IV	0.8:1.0	1.0:3.0	—
V	1.0:0.5	4.0:1.0	—
TOTAL	1.0:0.75	1.0:0.9	0.87:1.0

MST.: Muestreo.

La relación de sexos, no se pudo hallar en septiembre, pues sólo hubo capturas de hembras que como en el caso de las especies anteriormente analizadas, corresponden a animales reincidentes. Esto confirma para las diferentes especies la mayor demanda alimenticia de las hembras, posiblemente para ellas y sus críos, además de un mayor acostumbamiento a las trampas y los cebos por parte de las mismas.

La relación de sexos (machos/hembras) durante el muestreo fue de 0,8775/1, con un leve predominio de las hembras sobre los machos (Tabla 8).

Cryptotis thomasi

No se establecieron categorías de edades pues las capturas no lo permitieron, al caer mayoritariamente ejemplares clasificados como adultos.

La relación de sexos de esta especie no se pudo determinar confiablemente, dada la dificultad de conocer plenamente el sexo en los animales capturados vivos. Los datos de animales muertos, y por lo tanto sexados, junto con las hembras reproductivamente activa, se tomaron para establecer la relación de sexos, en la cual es clara la mayor proporción de machos; este valor corresponde, sin tener en cuenta los indeterminados dejados en libertad, a 1 macho por 0,71 hembras.

ESTADIOS REPRODUCTIVOS

En la realización de este análisis se toman los individuos que pertenecen a las edades adulta y subadulta, por ser estas las que pueden presentar alguna evidencia de actividad reproductiva.

A los datos de la actividad registrada por las hembras, se les da mayor énfasis pues como es sabido, son ellas las que dan la pauta reproductiva, así las señales de preñez, paridad o lactancia son de fácil determinación; lo cual no sucede con los machos, quienes incluso como lo afirma KRAVETZ *et al.* (1981), pueden dar falsa información como producto de la manipulación o fenómenos de alteración, y por tanto la ubicación escrotal o abdominal de los testículos no da una indicación certera de la actividad reproductiva del macho. Sin embargo el porcentaje de machos con testículos escrotales, puede tomarse como el porcentaje de machos maduros en la población.

Un resumen de la proporción de machos y hembras con alguna señal de actividad reproductiva en cada período se observa en la Tabla 9 y 10, cuyo análisis se efectúa por especie como se indica a continuación.

Thomasomys laniger

La época en que comparativamente al número de capturas de hembras adultas o subadultas, estas tuvieron mayor actividad, fue abril donde el 50% de hembras adultas y subadultas presentaban actividad reproductiva, con un 33,33% grávidas y 16,66% lactantes; en junio, aparecen hembras en todos los estadios, pero sólo representan el 33,34% de la población adulta y subadulta capturada en este muestreo; en agosto y septiembre, las proporciones permanecen constantes, con un 33,34% de hembras activas, pero con la diferencia que para agosto las hembras son lactantes mientras que para septiembre están preñadas.

Tabla No. 9. Número de individuos adultos y subadultos reproductivamente activos en cada período.

ESPECIE		Thomasomys laniger		Microxus bogotensis		Oryzomys alfaroi		Cryptotis thomasi	
MST.	SEXO	TOTAL	ACT.	TOTAL	ACT.	TOTAL	ACT.	TOTAL	ACT.
I	M	4	4	2	1	0	0	?	2
	H	6	3	2	0	0	0	?	1
II	M	5	5	2	2	0	0	?	3
	H	6	2	6	2	0	0	?	2
III	M	5	5	1	1	2	0	?	2
	H	3	1	3	1	1	0	?	1
IV	M	2	2	3	2	3	3	?	2
	H	3	1	1	0	0	0	?	0
V	M	4	3	4	3	0	0	0	0
	H	3	1	1	0	2	1	0	0

MST.: Muestreo
ACT.: Activo

Tabla No. 10. Porcentaje de individuos reproductivamente activos en cada período.

ESPECIE	<i>Thomasomys laniger</i>		<i>Microxus bogotensis</i>		<i>Oryzomys alfaroi</i>	
	M	H	M	H	M	H
SEXO						
MST.						
I	100	50	50	0	0	0
II	100	33.34	100	33.34	0	0
III	100	33.34	100	33.34	0	0
IV	100	33.34	100	0	100	0
V	75	33.34	75	0	0	50

MST.: Muestreo
M: Macho
H: Hembra

De lo anterior se puede deducir, que no existen períodos marcados de reproducción, pero si una tendencia de concebir antes o durante la época de lluvias; a parir y lactar a finales y principios de la épocas secas; durante esta última los individuos crecen y maduran sexualmente.

Microxus bogotensis

La mayor actividad se registra en junio y julio; en junio se capturan dos hembras preñadas, que representan el 33,34% de la población de hembras adultas y subadultas. Para julio se registra un 33,34% de actividad correspondiendo a una hembra lactante en agosto por su parte, no se registra ninguna actividad reproductiva por parte de las hembras.

En abril, las hembras capturadas se encuentran inactivas, pero, teniendo en cuenta su tiempo de gestación, y el hecho de que dos meses más tarde se encuentran lactantes; se puede presumir que en abril ya se encuentran grávidas, pero esta es muy incipiente, y por lo tanto difícil de detectar.

Aunque el número de capturas de hembras adultas y subadultas y la proporción de actividad de las mismas no es muy alto y por lo mismo es poco significativo; se puede decir que existen una época de mayor actividad reproductiva observable especialmente con hembras lactantes localizadas entre los meses de junio y julio.

Oryzomys alfaroi

A través del muestreo las hembras no presentan ningún signo de actividad reproductiva, hasta septiembre, cuando aparecen una hembra lactante. Esto debi-

do a que en las capturas de los primeros muestreos sólo caen individuos juveniles que únicamente hasta septiembre se muestran sexualmente maduros.

Cryptotis thomasi

Los datos obtenidos no permiten un amplio ni confiable informe, pues incluso se dificultó la determinación sexual en individuos vivos. Sin embargo, el análisis se hizo con base en los datos de las hembras vivas que presentaron algún signo de actividad reproductiva, con preñez o lactancia, junto con el informe del estado reproductivo de los individuos muertos. Los datos obtenidos muestran actividad reproductiva en tres de los cuatro meses en los cuales se registró la captura de esta especie; aún el número de capturas es bajo, y por lo mismo poco significativo, la proporción de actividad puede ser un indicio de la inexistencia de una época determinada de reproducción.

“AREA DE ACCION”

En el análisis del “área de acción” se incluyen los animales capturados durante los muestreos en más de una clase de edad y se toma por separado la información según la clase de edad a la que pertenecen en cada observación; esto con el fin de poder establecer comparaciones entre las diferentes edades como lo efectuaron anteriormente MITIKMAN & MARES (1987) y FLEMING (1971).

Los patrones de movimiento y el tamaño del “área de acción” fueron obtenidos teniendo cuenta todas las distancias recorridas por un individuo en las diferentes capturas, empleando para esto el método descrito por KOEPI (1977), cuya utilidad se basa en que para su cálculo se emplea todo individuo que tenga por o menos dos observaciones además esta estadística permite averiguar el valor del “área de acción”; para cada especie, sexo y clase de edad, pues GARNER (1974) y otros autores coinciden en señalar estas como las causas principales que afectan el índice además de otras características como el tamaño de la especie, sus hábitos alimenticios, la densidad de la población y la época del año.

Thomasomys laniger

El índice del “área de acción” es de 18,55 metros con una desviación estándar de 8,37 y pequeñas diferencias según el sexo; que no coinciden con lo anteriormente registrado por FLEMING (1971), quien reporta una ligera supremacía de los machos sobre las hembras.

Las diferencias entre edades también se verifican aquí indicando que los individuos de la clase 1 o juveniles exhiben índices mayores que las otras categorías de edad, lo cual puede explicarse como un fenómeno productivo por la necesidad de los mismos de establecer su territorio para formar su núcleo hogareño y por lo cual se ven obligados a recorrer grandes distancias hasta lograr estabilizarse, consiguiendo una vez son subadultos o adultos pues los individuos en estas categorías mostraron índices menores.

Al observar las diferencias entre períodos, vemos que el mes de mayor desplazamiento es junio, posiblemente por el hecho de que las especies vegetales del páramo se encuentran en su mayoría en flor, creando presión al escasear el alimento; por esto se ven obligados a migrar del páramo, donde se hallan en abril, hacia el bosque donde se confinan finalmente en septiembre (Tabla 4).

Microxus bogotensis

Esta especie, a pesar de tener diferencias notables en su tamaño, tienen un índice similar al de los *Thomasomys laniger* y que corresponde a 18,41 m., su desviación estandar es un poco mayor (D.S. 9,84).

Existen pequeñas diferencias entre machos y hembras favoreciendo ligeramente a las hembras, y también diferencias entre edades que indican un mayor desplazamiento de los individuos de menores edades.

El mes de mayores desplazamientos es abril. Siendo clara la migración existente a través del muestreo del páramo hacia el bosque

Cryptotis thomasi

Esta especie tuvo un índice de 15,77 m. y una desviación estandar (D. S.) de 5,06. Sus valores son más bajos que los de las especies analizadas anteriormente.

Las diferencias por edad y sexo no se establecieron, mientras que por meses parece ser alto en julio, pues no se pudo conocer para todos los meses, dadas las bajas recapturas.

El patrón de desplazamiento indica una emigración del área de muestreo; ya que las primeras capturas se localizaron al nororiente de la cuadrícula y en el muestreo anterior a su desaparición se capturan preferencialmente hacia el sur oriente .

Oryzomys alfaroi

La población de *Oryzomys alfaroi* mostró un gran desplazamiento a través de la cuadrícula, siendo su índice superior al de las especies anteriormente analizadas, correspondiendo a 32,66 m. sin gran diferencia entre machos y hembras. No se establecieron las diferencias entre edades ni entre muestreo por no existir suficientes registros para este análisis .

Esta especie exhibe los mayores recorridos, pudiendo ser un factor que afecta su captura, pues al tener tan altos desplazamientos, el área muestreada resulta insuficiente y posiblemente existen pocos individuos en ella. Como lo anota ALLAIN (1970), existe un área mínima de muestreo que debe establecerse por especie, y que en este caso podría no ser representativa; pudiendo ser además una de las causas para que ZUÑIGA *et al.* (1990), obtuvieran tan bajas capturas ya que su área de muestreo fue a penas de 625 m² (25m.x25m), es decir que cada lado del cuadrado era escasamente superior al "área de acción" de las especies que capturaron, entre esta *Thomasomys laniger* y *Oryzomys albigularis*.

Teniendo en cuenta su patrón de desplazamiento, puede presumirse que es una especie que migra al área de muestreo, pues sus primeras capturas se registran por el extremo sur occidental de la cuadrícula y a través de los muestreos aparece dentro de la zona en estudio.

CONCLUSIONES

La efectividad del trampeo fué alta por la densidad de animales de la región.

Las especies *Thomasomys laniger* y *Microxus bogotensis*, son las dos especies más abundantes de esta comunidad de pequeños mamíferos, a lo largo del estudio, indistintamente de la presencia de otras especies.

Las especies *Cryptotis thomasi* y *Oryzomys alfori*, son mutuamente excluyentes; su nicho y dietas alimenticias deben ser diferentes. La primera se encuentra únicamente en el páramo y la segunda en el bosque.

La zona del ecotono mantuvo durante todo el muestreo la mayor cantidad de capturas y la más alta variedad y cantidad de especies (comparativamente al área muestreada).

Los diferentes métodos de estimación de la densidad poblacional, muestran una tendencia a aumentar o disminuir en los mismos períodos, indicando que los datos resultantes expresan la realidad del área muestreada y permiten establecer meses de mayor o menor densidad.

La época de mayor densidad de individuos (junio-julio), corresponde a los picos de floración en el páramo.

En el bosque no existen épocas estrictas de floración y fructificación, y muy seguramente el remanente de plantas en fruto es buscado por los animales migrantes.

Durante la época de mayor densidad animal (junio-julio), los individuos de *Thomasomys laniger* y *Microxus bogotensis*, se capturan en todos los puntos de la cuadrícula.

El método estocástico de Jolly, muestra como las poblaciones de *Thomasomys laniger* y de *Microxus bogotensis*, se encuentran estables; los puntos de aumento poblacional se ven amortiguados por la pérdida constante de individuos durante todos los muestreos.

Las pérdidas de la población, corresponden generalmente a machos, quienes probablemente son presa fácil de sus predadores o tienen una respuesta diferente de las hembras al trampeo.

Las diferentes especies capturadas tienen comportamientos poblacionales semejantes, lo que hace pensar que sus cambios son una respuesta a las presiones que les genera el entorno.

En junio y julio empiezan a aparecer juveniles y subadultos en las capturas; a finales de la época seca estos individuos han completado su madurez sexual y están listos para aparearse en el nuevo período de lluvias que se inicia.

El área de acción hallada para las poblaciones de las hembras de *Thomasomys laniger* es de 19,86m y para los machos de 17,48m y para las hembras de *Microxus bogotensis*, es de 18,72 m y para los machos de 17,8m. En otras poblaciones como *Oryzomys alfaroi* las hembras tiene 30,4 m y los machos 30,06m.

Las hembras de las diferentes especies de roedores son altamente reincidentes a la captura, como una posible respuesta de éstas a su necesidad de conseguir alimento tanto para ellas como para sus críos, y el hecho de que ellas sean capturadas en mayor número que los machos incrementa falsamente la relación macho/hembra cuando se toma ésta por mes.

El área de acción se ve afectado en las épocas de alta densidad (junio-julio), en las cuales todos los animales se ven obligados a desplazarse más de lo acostumbrado.

La aparición de individuos juveniles, durante el II y III muestreo; de las poblaciones de *Thomasomys laniger* y *Microxus bogotensis*, incrementan el área de acción diario, posiblemente como una necesidad de ubicar un territorio dentro de su población.

Las especies *Thomasomys laniger* y *Microxus bogotensis* utilizan el área de bosque y de páramo según las exigencias del entorno, es así como en la época de lluvia (abril) se capturan sólo en el páramo y durante el principio de la época seca y de mayor densidad (junio-julio) se encuentran tanto en el bosque como en el páramo, observándose una migración del páramo al bosque. En septiembre, las capturas se producen mayoritariamente en el bosque.

BIBLIOGRAFIA

- ARENAS, H. 1988. Producción y descomposición de hojarasca en bosque nativo y un bosque de Eucaliptos en la región de Monserrate, Cundinamarca, Colombia. Tesis, Univ. Nal. de Colombia, Bogotá.
- ALLAIN, J. 1975. Unos coeficientes y tests de mucha utilización en ecología. Ministerio de Defensa Nal. Escuela Naval de Colombia. 80 p.
- BENGON, M. 1979. Investigating animal abundance capture-recapture for biologists. University Park Press. Baltimore printed in Great Britain, 125 p.
- BERNAL, A. y G. FIGUEROA. 1980. Estudio ecológico y comparativo de la entomofauna de un bosque alto andino y un páramo localizados en la región de Monserrate. Tesis, Univ. Nal. de Colombia, Bogotá.
- BONILLA, A. y G. ZULUAGA. 1988. Fenología de un bosque alto andino de la región de Monserrate-Bogotá. Univ. Nal. de Colombia, Bogotá. Mimeografiado (sin publicar).
- CHIPMAN, R. K. 1965. Age determination of the cotton rat *Sigmodon hispidus*. Tulane, Studies in Zoology. 12 (2): 19-38.

- CRANFORD, J. 1977. Home range and habitat utilization by *Neotoma fuscipes* as determined by radiotelemetry. J. Mammal. 58 (2): 165 - 172.
- DAJOZ, R. 1979. Tratado de ecología. Editorial Mindi-Presa Madrid - España. 608 p.
- FISHER, A. G. 1960. Latitudinal variations in organic diversity. Evolution, 14 :64 - 81.
- FLAKE, L. 1969. A study of Rodents in Northeastern Colorado. Grassland Biome U. S., International Biological Program. Technical report No. 15., 26 p.
- FLEMING, T. 1970. Notes on the rodent faunas of two panamenian forests. J. Mammal. 51 (3): 473-490.
- FLEMING, T. 1971. Population ecology of three species of Neotropical rodents. Mis. Mus. Zool. Univ. Michigan 143: 1 - 77.
- GARNER, H. W. 1974. Population Dynamics, Reproduction and activities of the Kangaroo Rat, *Dipodomys ordii*, in Western Texas. Graduate Studies, Texas, Tech. Univ. (7): 3-28.
- HIMAT, 1973. Climatológico mensual., Servicio Colombiano de Meteorología, micología y adecuación de tierras. Ministerio de Agricultura. República de Colombia. 50 p.
- I.G.A.C. 1978. Zonas de vida o formaciones vegetales de Colombia Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Bogotá, Colombia 325 p.
- I.C.A. 1973. Vertebrate danger control research in agriculture. Annual report. Control of rodent danger in Colombia. 6 (9): 35 - 37 p.
- JOLLY, G. M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death immigration - stochastic model. Biometrika. 52: 225-247.
- JONES, K. 1970. International Biological Program Field Data Collection, Procedures for the comprehensive Network season (revised). Grassland Biome Tech. Rep. # 35 Colorado State Univ. Fort Collins IBP Biome U. S. 37 p.
- KRAVETZ, F., M. MANJON, M. BUSCH, R. E. PERICICH, P. MARCONI y M., TORRES. 1981. Ecología de "*Calomys laucha*" (Rodentia Cricetidae) en el Depto. de Río Cuarto, Córdoba. Ecología Argentina, (6): 15 - 22.
- KRAVETZ, F. y G. DE VILLAFañE. 1981. Poblaciones de roedores en cultivos de maíz durante la etapa de madurez y rastrojo. Historia Natural. 1 (31): 231-232.
- KOEPL, J. N., SLADE y R., HOFFMANN. 1977. Distance between observations as an index of average homerange size. The Amer. Midl. Nat. 98 (2): 476 - 482.
- MITIKMAN, Z. y M. MARES. 1987 Ecology of small a gallery forest of central Brazil. Ann. Carnegie Mus. (56): 75.
- ODUM, E. 1972. Ecología, tercera edición, Nueva Editorial Interamericana, Mexico. 639 p.
- OREJUELA, J. G. CANTILLO, y M. ALBERICO. 1982. Estimación de dos comunidades de aves y mamíferos en Nariño Colombia. Cespadesia. 3. (41-42): 41-65.
- PARISI, V. 1979. Biología y Ecología del suelo, Edit. Blume Madrid, España., 106 p.
- PEARSON, O. y C. PEARSON. 1980. The diversity and abundance of vertebrates along and altitudinal gradient in Perú. Universidad Mayor de San Marcos, Mem. Mus. de Hist. Nat. "Javier Prado" Perú. (18): 1 - 93.
- PEFAUR, J. E. y A., DIAZ DE PASCUAL. 1985. Small mammal species diversity in Venezuelan Andes., Acta Zool. Fennica. 173: 57 - 59.
- RICKAT, E. A. 1977. Reproduction, growth and development in two species of cloud forest *Peromyscus* from Southern Mexico. Occ. Papers Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas. 67: 1 - 22.

- REIG, O. A. 1980. Modelos de Especiación Cromosómica en las casiraguas (Genero *Proechimys*) de Venezuela. Ecología de la Especiación Animal. Editorial de la Univ. Simón Bolívar, Caracas, Venezuela, 190 p.
- RIEG, O. y J. FIGUEROA. 1979. Estimación del tamaño de la población. Laboratorio de Biología de Poblaciones, Universidad Simón Bolívar, Caracas Venezuela. 263 p.
- RIEG, O., J. FIGUEROA y M. AGUILERA. 1979. Estimación del área de acción (Home - range) por el método de marcación y recaptura. Laboratorio de Biología de poblaciones, Universidad Simón Bolívar, Caracas Venezuela. 263 p.
- SMITH, M. M. 1974. Seasonality in mammals. in, Phenology and seasonality Modeling. Edit. Helmut Lieth, New York. 432 p.
- SORIANO, P. 1977. Caracterización y variación estacional en comunidades de pequeños mamíferos de los llanos Occidentales de Venezuela. Tesis, Univ. Andes Merida, Venezuela.
- STREILEN, K. 1982. Ecology of small mammals in the semiarid Brazilian Caatinga. Ann. Mus. Nat. Hist. Pennsylvania 51: 5-18.
- STURM, H. y O. RANGEL. 1985. Ecología de los Páramos Andinos. Una visión Preliminar Integrada. Biblioteca José Jerónimo Triana, No. 9: 379 p.
- VAUGHAN, T. A. 1972. Mammalogy W. B. Saunders, Company Philadelphia y Pensilvania. 307 p.
- VARGAS, O. y S. ZULUAGA. 1980. Contribución al estudio fitoecológico de la región de Monserrate. Tesis. Univ. Nal. de Colombia, Bogotá.
- WALKER, E. 1968. Mammals of the World. Second edition., Vol. II. The Johns Hopkins Press Baltimore 689 p.
- ZUÑIGA, H., J. R. RODRIGUEZ y A. CADENA. 1990. Densidades de poblaciones de pequeños mamíferos en dos comunidades del bosque andino. Acta Biol. Colombiana. 1(4): 85-93.

Contribución al conocimiento de la dinámica temporal de la edafofauna en un bosque altoandino de la región de Monserrate

Mary Ruth García C.*
Clara H. Chamorro B.**

RESUMEN

Entre los meses de marzo y agosto de 1986 se analizó la edafofauna de un bosque alto andino en la región de Monserrate (terrenos de la Hacienda Santa Bárbara). Para la captura de los organismos se utilizaron: extracción manual (S. Nelson), trampas Barber y extracción según el método de Berlesse-Tullgren. Los muestreos a mano y con Berlesse se realizaron en tres profundidades del perfil del suelo: horizonte orgánico, horizonte A₁, y horizonte A₂. La determinación de los organismos se hizo hasta el nivel de familia y se elaboraron tablas de abundancia y biomasa.

El mayor porcentaje del total de individuos en la composición de la edafofauna del bosque analizado lo constituyeron: Acari (63 %), Collembola (8.1 %), Diptera (6 %) y Coleoptera (5 %). Se presentó una estratificación vertical en la distribución de organismos en el perfil del suelo con mayor densidad en el horizonte orgánico. La distribución temporal de la edafofauna, probablemente fue influenciada entre otros por la precipitación, con una disminución de la abundancia durante el período de máxima pluviosidad.

* Bióloga Universidad Nacional

** Directora de Tesis. Bióloga M. Sc.

INTRODUCCION

En sus aspectos fundamentales el funcionamiento de las redes tróficas se caracterizó por la producción más o menos copiosa del material vegetal que se descompone sobre el suelo, por la acción de la microflora, la microfauna y la mesofauna (PARISÍ, 1979). Los productos de esta descomposición se incorporan al suelo. Las sustancias mineralizadas quedan a disposición de las plantas clorofílicas. Estos procesos permiten vías tróficas paralelas (depredación, parasitismo, comensalismo, etc.) que con frecuencia, cumplen funciones de control de la densidad y la estructura espacio-temporal de las poblaciones.

El suelo constituye el entorno ecológico de la edafofauna, que se considera un sistema abierto en el que confluyen los factores de su génesis y formación (CORTÉS y MALAGÓN, 1984). Bajo este punto de vista el suelo evoluciona a través de un flujo de materiales geológicos, biológicos y químicos y bajo ciertas condiciones meteorológicas evidenciables en sus propiedades físicas, morfológicas y químicas.

La edafofauna juega un papel fundamental en la formación del suelo y en el incremento de su fertilidad. De ahí que el estudio de la edafofauna, su abundancia, su biomasa y el carácter de su actividad estén muy relacionados con los problemas de la producción primaria de cualquier ecosistema terrestre.

Otro aspecto importante de los organismos que habitan los suelos tropicales (UNESCO, 1978), radica en que la mayor parte de la biomasa heterotrófica se encuentra en el suelo y en la hojarasca; la masa de los saprófagos es unas cinco veces mayor que la de los herbívoros y carnívoros de las capas aéreas.

DESCRIPCION DEL SITIO

Vegetación: En el bosque alto andino del área predominan en el dosel superior con una cobertura del 85 %, *Drymis granadensis*, *Macleania rupestris* y *Ternstroemia meridionalis*. Los individuos de *T. meridionalis* alcanzan hasta 12 m de altura mientras que los de las otras dos especies, solamente 7 m.

Los estratos inferiores están afectados por la alteración del bosque, lo que provoca su reemplazo por especies arbustivas con crecimiento muy denso, como *Chusquea scandens* y *Macleania rupestris*. En el estrato herbáceo y arbustivo, con una cobertura del 30 %, abundan *Elaphoglossum* sp., *Chusquea* sp., *Hymenophyllum* sp. y *Polypodium* sp. entre otras.

El estrato muscinal alcanza una cobertura del 50%, con predominio de *Lepidozia incurvata* (40 %), *Dicranum frigidum*, *Bazzania* sp., *Plagiochila* sp., *Campylopus* sp. y *Cladonia* sp. 10 %. El 50 % restante presenta solo hojarasca.

MATERIALES Y METODOS

Para el registro de factores ecoclimáticos y microclimáticos se dispuso de una estación climática instalada en el bosque, con un termohigrógrafo de regis-

tro semanal a dos metros de altura, un pluviómetro y termómetros de máxima y mínima en la superficie del suelo, a un metro y dos metros de altura.

Para la caracterización de la mesofauna y macrofauna se realizó un muestreo mensual (entre marzo y agosto de 1986) en los tres niveles siguientes: mantillo ("litter", horizonte 0 = puramente orgánico; profundidad 10-30 cm), capa de 0-10 cm que corresponde al horizonte A¹, capa de 10-20 cm que corresponde a una parte del horizonte A².

El área de muestreo se dividió inicialmente en seis parcelas y de cada una de ellas se extrajeron seis muestras mensualmente, durante los meses de trabajo. El tamaño de las muestras correspondió a un área de 0.04 m, equivalente a un volumen aproximado de 2000 ml.

La extracción de la macrofauna se realizó de forma manual en la zona de trabajo y la mesofauna se obtuvo en el laboratorio por extracción de muestras de 500 ml en aparatos de Berlesse-Tullgren (SOUTHWOOD, 1978).

La densidad de actividad de los organismos a nivel del mantillo se determinó por medio de seis trampas BARBER de 5.5 cm de diámetro y 11 cm de altura, distribuidas al azar en el área. La solución que se utilizó fue alcohol al 70 %, formol al 10 % y detergente en proporción 2:1:1.

Para la determinación del tipo de suelo se siguió la metodología de CORTÉS y MALAGÓN (1984). Para la descripción del perfil se siguieron las especificaciones de la Subdirección Agrológica del Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC, 1979). Los análisis físico-químicos fueron realizados por el Laboratorio de suelos del IGAC.

Los organismos encontrados se determinaron generalmente hasta el nivel taxonómico de familia.

RESULTADOS

Ecoclima y Microclima

Las variaciones de las temperaturas medias mensuales registradas a dos metros de altura no sobrepasan el rango de 3°C y alcanzan su mayor valor en abril (9°C) y el menor en junio (7°C). La temperatura máxima absoluta oscila entre 15 y 18°C, mientras que la media máxima alcanza su mayor valor (13.4°C) en abril y el menor (10°C), en julio. La temperatura mínima absoluta fluctúa entre 1 y 5°C, en tanto que la media mínima varió entre 4.3 y 6.5°C en abril y julio respectivamente.

Los meses de menor precipitación fueron marzo (73.3 mm), abril (93.3 mm) y agosto (93.3 mm), mientras que en mayo (157.2 mm), junio (143.7 mm) y julio (127.2 mm) la precipitación fue mayor. El número de días lluvia varió de 22 a 25 por mes.

La humedad relativa media durante el tiempo de muestreo fue alta; su valor mínimo se registró en marzo (80 %) y en los meses restantes fue casi constante (95 %); la mínima absoluta osciló entre 65 % (julio) y 55 % (agosto).

En la Figura 1 se representa el índice de evapotranspiración según THORNTHWAITE y HOLDRIDGE en relación con la precipitación, el cual se conoce como balance hídrico. Del diagrama se puede deducir que durante los meses de muestreo no se presentó deficiencia de agua, puesto que la precipitación excede a la evaporación.

Fauna

El índice de diversidad de la fauna según SHANNON (veáse RANGEL y BERNAL, 1980) como expresión de estructura de la comunidad (resultados del método de Berlesse - Tullgren) fue de 0.75. El valor resulta del número de taxa

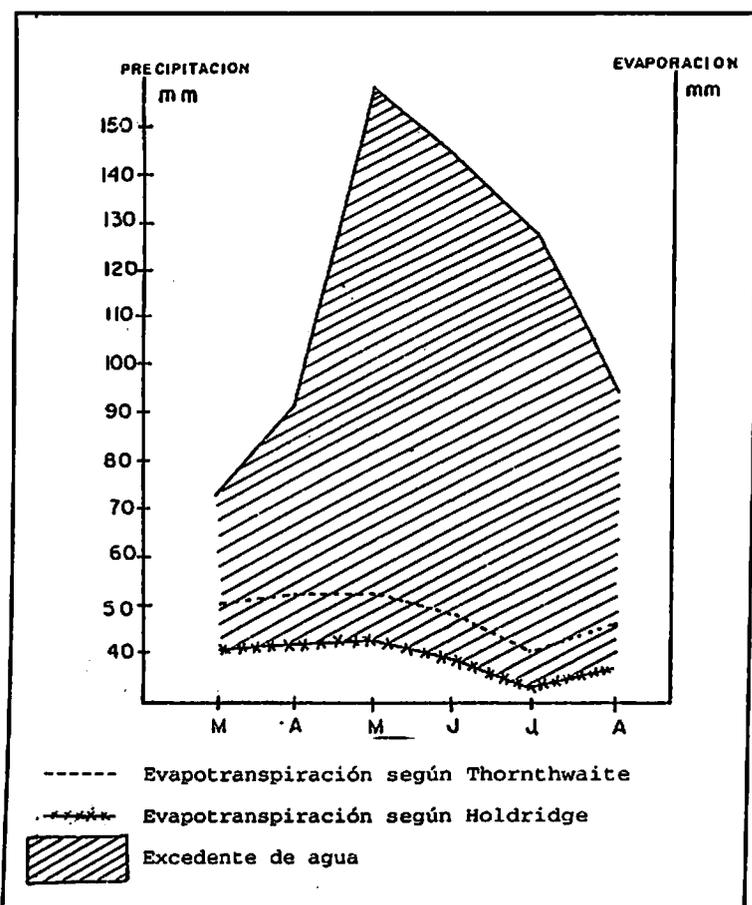


Figura No. 1. Diagrama hídrico según Holdridge y Thornthwaite durante el período de muestreo.

y de la uniformidad en la distribución de la abundancia relativa de los individuos de cada grupo (ODUM, 1982). El valor parece relativamente alto si lo comparamos con el obtenido por BERNAL y FIGUEROA (1980) en un bosque alto andino de *Weinmania* sp (0.47).

Distribución vertical: el análisis de los valores correspondientes a las poblaciones edáficas del área del bosque (método de Berlesse-T.) indican que la densidad es mayor en el mantillo, le sigue en importancia la densidad de los organismos de los primeros 10 cm del horizonte mineral del suelo y finalmente la de los organismos muestreados en la profundidad entre 10-20 cm (Figura 2). En relación con la abundancia de las diferentes clases, los ácaros ocupan el primer lugar, los insectos el segundo y los no artrópodos aparecieron siempre en menor número.

En la Figura 3 se compara la abundancia de los diferentes grupos (valores en porcentaje) en las tres profundidades estudiadas. Dentro de los insectos del mantillo Collembola (6.7 %), Diptera (5 %) y Coleoptera (4.7 %) son los grupos más abundantes, mientras que en el horizonte mineral después de Acari (65 %) y Oligochaeta (9 %) Diptera es el grupo más abundante dentro de los insectos.

Los índices de similaridad de Sorensen (veáse BERNAL y FIGUEROA, 1980) en los horizontes del suelo presentan valores relativamente altos (64-88 %) que señalan pocas diferencias entre los taxa encontrados en los tres niveles analizados. El menor índice de similaridad fue entre el muestreo con trampas Barber y el mantillo y se debe probablemente a la presencia de organismos edafógenos en las trampas, es decir de animales de las capas aéreas que no ostentan adaptaciones especiales a la vida hipógea, como es el caso de muchos Orthoptera, Hemiptera, Homoptera, Coleoptera y adultos de Diptera entre otros.

Distribución temporal: La distribución temporal de las abundancias mensuales (total de artrópodos colectados por el método de Berlesse-T.) (Figura 4) presentan una relación directa con la precipitación, de tal manera que al comienzo del período de mayor precipitación (marzo-abril) se incrementó la densidad de artrópodos, mientras que de abril a junio, período de máxima pluviosidad, disminuyó drásticamente y de junio a agosto, cuando la precipitación volvió a disminuir se notó un nuevo aumento de la densidad de los organismos.

Las densidades de actividad mensuales de los artrópodos (método de trampas Barber) mostraron una tendencia contraria. Durante los meses húmedos (mayo-junio) los valores fueron más altos que durante los meses más secos (marzo, abril, agosto).

Los valores mensuales de la biomasa de los animales edáficos fue mayor durante marzo y abril mientras que en los meses restantes alcanzó valores menores del 30 %.

En la composición de la edafofauna el orden Collembola ocupa el segundo lugar después de Acari. También Araneae, Pseudoescorpiones y Opiliones que con los Acaros se agrupan en la clase Arachnoidea, juegan un papel importante como depredadores y detritívoros (Opiliones). Los detritívoros de la clase Diplopoda al igual

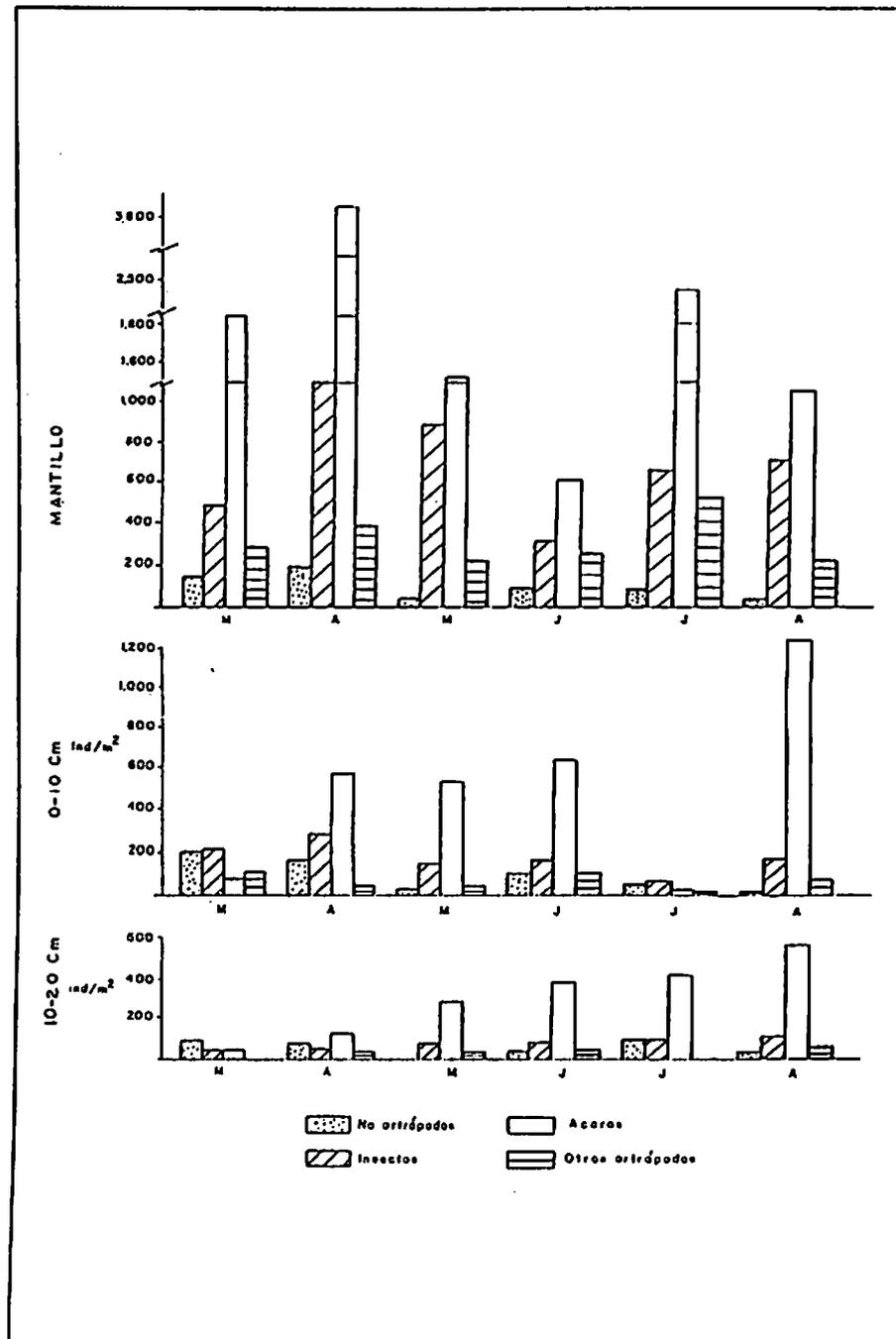


Figura No. 2. Distribución vertical mensual de grupos mayores de invertebrados (individuos por m²) en el bosque alto andino.

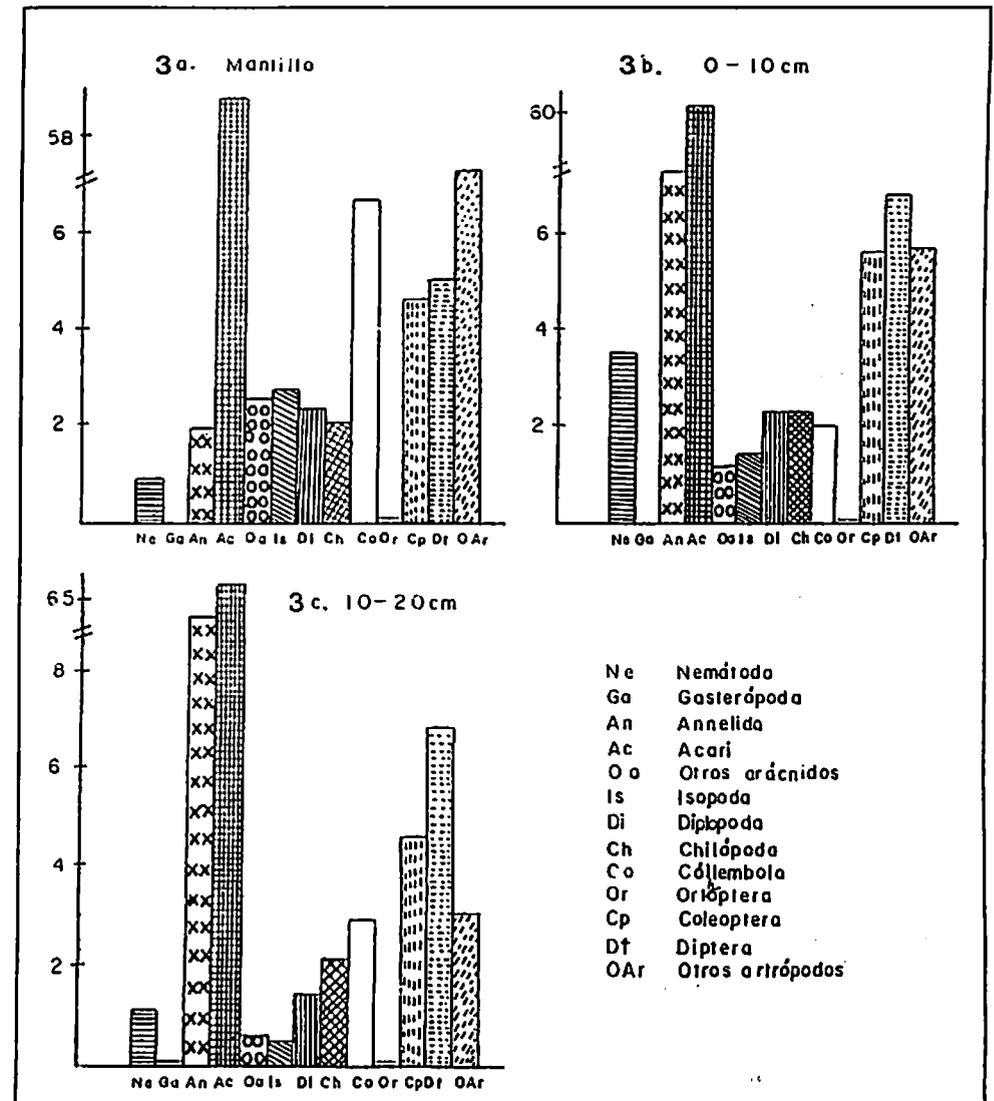


Figura No. 3. Distribución de la abundancia (en %) de grupos de invertebrados edáficos en tres niveles de un bosque altoandino.

que los depredadores de la clase Chilopoda mostraron estratificación vertical y mayor densidad al comienzo del período de lluvias. La densidad de los Diplópoda en el mantillo fue de 462 ind/m, en el primer horizonte fue de 113 ind/m y de 37 ind/m en el nivel 10-20 cm.

Dos familias del orden Diplura estuvieron presentes en el área, Campodeidae con una densidad de 512 ind/m y Japygidae con 176 ind/m. Ambas mostraron una

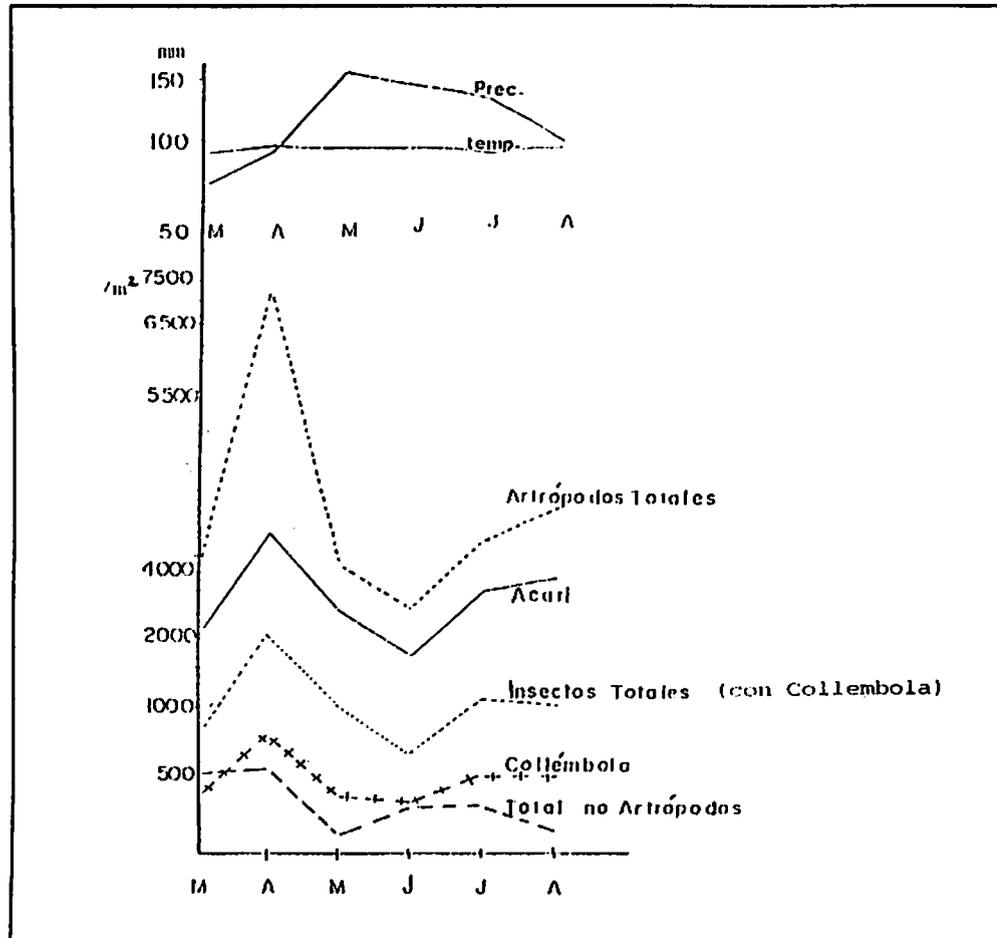


Figura No. 4. Correlación entre la distribución temporal de la edafofauna, temperatura y la precipitación en el bosque alto andino de Monserrate.

distribución con disminución de la densidad en profundidad, pero al igual, que las tres familias de Coleoptera (Staphylinidae, Scolytidae, Ptiliidae) no se observó influencia de la variación de la pluviosidad durante el período de muestreo sobre la abundancia de los representantes; al parecer, la variación temporal está más relacionada con el ciclo biológico de las especies ya que los picos máximos de abundancia de las diferentes especies no coincidieron (Figura 5).

La fauna emergente son los organismos que solo habitan en el suelo durante algunos estadios de su desarrollo. De ellos, en el área estudiada fueron importantes en número y frecuencia las larvas de Diptera y Coleoptera. El orden Diptera también presentó una distribución temporal en la cual la disminución corresponde con la metamorfosis en adulto y coincidió con el final del período de mayor precipitación.

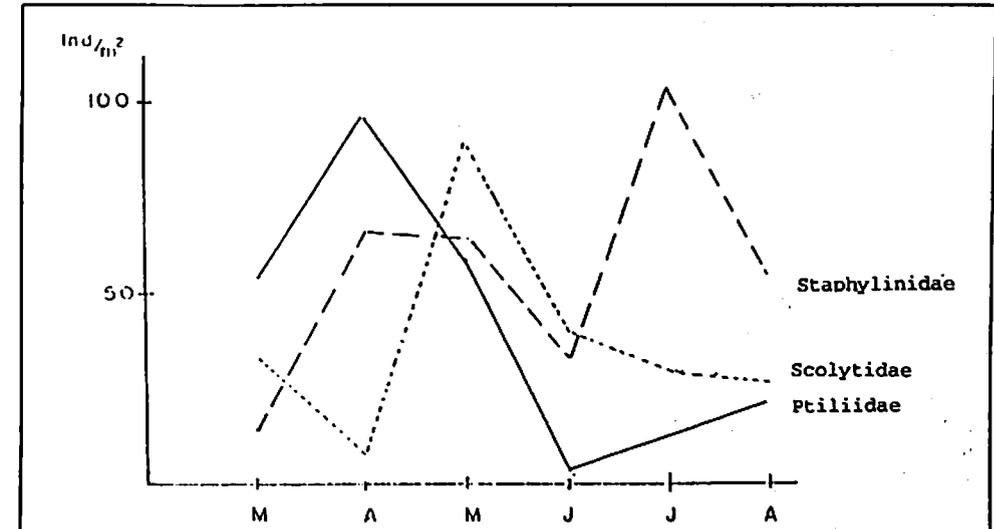


Figura No. 5. Cambios en la abundancia de tres familias de Coleoptera durante el período de muestreo en el bosque altoandino de Monserrate (método de BERLESSE-T)

DISCUSION

Suelo

El suelo del área pertenece al orden de los Inceptisoles, por lo tanto es un suelo inmaduro en cuya génesis no han intervenido procesos de alteración extrema y conservan todavía minerales fácilmente intemperizables. Además este suelo se ha desarrollado parcialmente a partir de cenizas volcánicas por lo tanto muestra características peculiares debido a la presencia de material amorfo (alofana) en la fracción de arcilla, la cual forma con la fracción húmica materiales resistentes y oscuros. Según JAGNOW (1967) los suelos con cenizas volcánicas originan suelos ricos en nutrientes y con una alta capacidad de producción vegetal, pero por el contrario la fertilidad del suelo que se muestreó es muy baja debido tal vez a que por efecto del relieve, la pendiente modifica el microclima y a su vez la vegetación y la formación de humus, lo que se refleja en una capa gruesa de mantillo como resultado de la descomposición lenta del material vegetal, debido a las condiciones climáticas (temperaturas bajas), la composición del material vegetal (pobre en nutrientes) y el lavado de los nutrientes del suelo por el agua de percolación.

Sin embargo, los niveles tróficos existentes en el área se mantienen debido a la incorporación continua de residuos vegetales al suelo, los cuales con la interacción de la microflora, microfauna y mesofauna, a través de los procesos lentos pero continuos de humificación y mineralización suministran los materiales necesarios para el mantenimiento del ecosistema, que se caracteriza por un equi-

librio dinámico entre la desintegración del material vegetal y el material húmico de reserva.

Según IGAC (1968), los suelos analizados pertenecen a la clase agrológica VI adecuados especialmente para el desarrollo de plantas nativas y, eventualmente pastos y árboles maderables, debido a que son zonas muy susceptibles a la erosión.

Clima

Entre los factores más desfavorables para el crecimiento y desarrollo vegetal se destacan las temperaturas medias bajas de todo el año, así como las heladas. Esto determinaría según MONASTERIO (1980) que en relación al factor térmico exista una época netamente desfavorable y limitante para el crecimiento vegetal. Pero por otra parte la temperatura mínima necesaria para la fotosíntesis en plantas andinas oscila entre 2 y 5°C (PISEK, 1972); por lo tanto el clima no constituye ningún factor limitante ya que la temperatura media fluctúa entre 6.6 y 9.2°C.

Según el diagrama hídrico de Thornthwaite, durante los meses de muestreo no se presentó deficiencia de agua puesto que la precipitación excede a la evapotranspiración y, por lo tanto, determina un bien sobrante de humedad que además de mantener una alta humedad relativa está disponible para la vegetación durante todo el año. El bajo índice de evapotranspiración potencial es el resultado de las bajas temperaturas.

Vegetación

CUATRECASAS (1934), VAN DER HAMMEN & GONZÁLEZ (1963) y VARGAS y ZULUAGA (1980) describieron como especie dominante en la vegetación climax para el bosque altoandino *Weinmannia tomentosa*. Debido a la ausencia de *Weinmannia* en el área y la abundancia de *Chusquea scandens* se podría concluir que en el área existe un alto grado de intervención o un cambio local obvio en la composición del bosque, también bajo condiciones naturales.

Fauna

En relación con la distribución vertical de los organismos el horizonte orgánico tiene la mayor abundancia y por lo tanto es de importancia vital para la conservación de la fauna que allí habita, ya que según ROBERT (1965) y CLOUDSLEY - THOMPSON (1974), la hojarasca ayuda a conservar la humedad y la temperatura a la que sirve de refugio y fuente de nutrientes para la fauna. Los valores de densidad edafofaunística, durante el período de muestreo (dinámica temporal), permiten establecer que la estratificación vertical de la edafofauna no está determinada por los parámetros estacionales analizados precipitación, temperatura y humedad relativa. En los períodos de mayor pluviosidad no se observó desaparición de la estratificación en los diferentes niveles. En contraste HUETHER (1966) pudo comprobar un cambio de la distribución en dependencia de tiempos secos y húmedos para suelos de El Salvador. Probablemente la temperatura influyó en la estratificación bioedáfica, pues debido a la capacidad

térmica amortiguadora del suelo, la misma varió entre 8-10 °C en los horizontes del suelo, encontrándose dentro de los límites requeridos para la actividad normal de los organismos del bosque alto andino.

En marzo y abril se encontró una mayor biomasa debido a que los períodos de extrema sequedad o humedad afectan el desarrollo de los Oligochaeta (CHAMORRO, 1981), principales contribuyentes de la biomasa. Aparentemente el aumento de la precipitación afectó de manera negativa a la población de lombrices de tierra ya que saturó la fracción de aire del suelo y en búsqueda de condiciones óptimas de humedad y de respiración se vieron obligados a salir a la superficie, lo que facilitó la predación por otros organismos. Esto se corrobora con su captura durante los meses de alta pluviosidad en las trampas Barber.

El orden Acari constituyó 66 % de los individuos de la edafofauna, con una alta diversidad. Su abundancia es directamente proporcional a la profundidad del suelo, pero en todos los tres niveles fue el grupo dominante. Al igual que Oligochaeta la distribución temporal de Acari se vio afectada por la alta precipitación debido a lo cual disminuyó la población entre mayo y julio, a pesar de que, según WALLWORK (1967) muchos de los ácaros requieren condiciones de alta humedad, próximas a la saturación.

En la distribución temporal de la edafofauna, si bien la influencia de la precipitación juega un papel muy importante en la dinámica poblacional, no se puede olvidar que el ciclo de vida y el proceso de emergencia de los organismos está relacionado con un complejo de factores climáticos, cambios en la cadena trófica del ecosistema y la caída de material vegetal al suelo entre otros. También hay que tener en cuenta que los meses con cambios de temperatura extremos en esta región (enero y febrero) no se pudieron incluir en el muestreo.

La comparación de los hábitos alimenticios de los componentes de la edafofauna indica que la mayor parte de organismos son detritívoros lo que se podría relacionar con su función en el ecosistema en la fragmentación del remanente vegetal y con esto contribuyen a acelerar la descomposición microbiana (O' NEIL, 1968).

Debido a que los máximos y mínimos de la densidad de actividad de los invertebrados en las trampas Barber coinciden en general con las abundancias de los Berlesse-T, durante el período de muestreo se puede asegurar que la movilización de la fauna de la hojarasca fue poco variable, resultado semejante al hallado por GONZÁLEZ & MENDOZA (1982) quienes plantean que es debido a las condiciones de madurez de los ecosistemas tropicales.

La estructura del suelo y el contenido de materia orgánica determinan la distribución vertical de la edafofauna. La densidad es mayor en el horizonte A₁ con 34 % de materia orgánica y con estructura de tipo granular debido a la alta actividad biológica. En el segundo horizonte (A₂) el contenido de materia orgánica es de 22 % y la estructura es de bloques prismáticos subangulares con menos espacio poroso.

BIBLIOGRAFIA

- BERNAL, C.A. & FIGUEROA, I.G., 1980. Estudio ecológico comparativo de la entomofauna en un bosque alto andino y un páramo localizado en la región de Monserrate, Bogotá. Universidad Nacional de Colombia. Tesis de Biología.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L. 1974. Microecología. Editorial Omega, Barcelona, 54 pp.
- CUATRECASAS, J. 1934. Observaciones geobotánicas en Colombia. Trabajos Mus. Nac. Cienc. Nat. Ser. Bot. 27:1-44, Madrid.
- CHAMORRO, C. 1981. Correlación entre la población de lombrices de tierra y las características físico-químicas de tres suelos seleccionados de la Sabana de Bogotá. Univ. Nac. Inst. Colomb. Agropec. Tesis M. Sc.
- GONZALEZ, O., HERRERA, A. & LOPEZ, R. 1983. La macrofauna del suelo del bosque tropical semidecíduo del Parque Nacional de Gúira. Reportes de Investigación Inst. Zool. Cienc. Cuba No. 12.
- GONZALEZ, O. & MENDOZA, M. 1982. Coleopteros del suelo en las plantaciones de *Hibiscus elatus* SW. Reportes de Investigación Inst. Zool. Academia Cienc. Cuba No. 13.
- HUBACH, E. 1957. Estadigrafía de la Sabana de Bogotá y sus alrededores. Boletín Geológico 5(2): 93-113, Bogotá.
- HUTHER, W. 1966. Besiedlungsdichte und Verteilung der Bodenfauna in Abhängigkeit von Regenzeit und Trockenzeit in El Salvador. Entom. Z. 76(16): 177.
- Instituto Geográfico Agustín Codazzi. IGAC. 1968. Estudio general de clasificación de los suelos de la cuencia alta del Río Bogotá para fines agrícolas. Re. IGAC 1(1), 220p., Bogotá.
- Instituto Geográfico Agustín Codazzi. IGAC. 1978. Métodos analíticos del Laboratorio de Suelos. IGAC, Subdirección agrológica, Cuarta edición, Bogotá.
- JAGNOW, G. 1967. Der Humusgehalt tropischer Böden und seine Beeinflussung durch Klima Bodennutzung, Trocknung und Erhitzung. Habilschrift, Landwirtsch. Fakultät Univ. Gießen, 188 S.
- MALAGON, D. & CORTES, A. 1984. Los levantamientos agrológicos y sus aplicaciones múltiples. Fundación Univ. de Bogotá J.T, Lozano, 360 p., Bogotá.
- MONASTERIO, M. 1980. Estudios ecológicos en los páramos andinos. Ediciones Univ. de los Andes, 312 p., Mérida.
- PARISI, V. 1979. Biología y Ecología del suelo. Editorial Blume, 170 p., Barcelona.
- RANGEL, O. & BERNAL, A. 1980. La entomofauna asociada en tres formaciones vegetales. Boletín divulgativo, Dpto. Biología, Univ. Nac. 1(2):34-51, Bogotá.
- ROBERT, W. 1965. Soil microarthropod abundance following old field litter manipulation. Ecology 50(5):805-816.
- SOOTHWOOD, D. 1966. Ecological methods, 391 p., Bogotá.
- UNESCO. 1978. Tropical forest ecosystem. En: A state of knowledge report prepared by UNESCO/ ENE/FAO. UNESCO, Natural resources, Research No. 14, 771 p.
- VARGAS, O. & ZULUAGA, S. 1980. Contribución al estudio fitoecológico de la región de Monserrate: Ecosistema alto andino. Univ. Nac. Colombia, Bogotá, Tesis de Biología.
- VAN DER HAMMEN, T. & GONZALEZ, C. 1963. Historia de clima y vegetación del Pleistoceno Superior del Holoceno de la Sabana de Bogotá. Boletín Geológico 5(2): 93-113.

La edafofauna del páramo de Monserrate -Sector Hacienda "Santa Bárbara"- (Cundinamarca - Colombia)¹

Néstor Salamanca P.*
Clara Chamarro B.**

RESUMEN

Se estudió la composición edafofaunística de los niveles epigeo (perfil orgánico) e hipógeo (0-20 y 20-40 cm) en zonas fisionómica y fisiográficamente características del páramo de Monserrate (3.300 m.s.n.m.), Hacienda Santa Bárbara, al oriente de la Sabana de Bogotá.

El muestreo se efectuó durante dos períodos de clima muy constante: una época seca (valores bajos de precipitación) y otra húmeda. En el campo se utilizaron las trampas "Barber" y en el laboratorio el sistema "Berlesse" (WALLWORK, 1970) para extraer los macro y mesoorganismos de los estratos del suelo seleccionado. Posteriormente éstos se clasificaron taxonómicamente hasta el nivel de familia; el material del suelo se analizó físico-químicamente y se clasificó (USDA, 73); la vegetación característica de las zonas se identificó en el Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional.

El análisis de los datos permitió conocer los valores de la abundancia, frecuencia, constancia, dominancia y biomasa; además, se correlacionaron los parámetros biológicos con los climáticos y edáficos, por ser éstos responsables directos del mantenimiento del ecosistema.

¹ Tesis. Biólogo Universidad Nacional

* Biólogo Universidad Nacional

** Directora de Tesis. Bióloga M. Sc., Profesora Universidad Nacional.

Los animales epigeos que habitan parte del perfil orgánico pertenecen, principalmente, a las clases Insecta, Arachnida y Oligochaeta y constituyen el 88% del total analizado. El 92% de los organismos hipógeos dípteros y coleópteros se ubican, preferencialmente en los primeros 20 cm del suelo mineral; el 8% restante se localizó en la segunda profundidad (20-40 cm) y son generalmente lumbrícos.

RESULTADOS Y DISCUSION

A continuación se reportan y analizan los resultados tanto biológicos como edáficos y la relación entre éstos, en los tres niveles del suelo estudiado, perfil orgánico, 0-20 y 20-40 cm, durante dos estaciones climáticas contrastantes: una época seca y otra húmeda.

El análisis de la abundancia relativa permite establecer la composición taxonómica de la edafofauna. En la fracción orgánica de los suelos estudiados este parámetro está determinado así: el 48% de la población total pertenece a organismos de la clase Insecta (Collembola 36%, Díptera 22%, Homóptera 17%, Coleoptera 13%, Hymenoptera 6%, Thysanura 2%, formas inmaduras 4%); un 32% corresponde a la clase Arachnida (Acari 60%, Araneae 20%, Phalangida 10% y Pseudoscorpionida 10%); 15% corresponde a los animales de la clase Oligochaeta y el 5% restante a la clase Diplopoda (Figura 1).

En la fracción orgánico-mineral del suelo la dinámica poblacional, distribuida en dos profundidades (0-20 y 20-40 cm), está representada por organismos que pertenecen a 14 familias, 12 órdenes, 7 clases y 3 Phylla. El mayor número de individuos pertenecen a Oligochaeta (*Plesiophora* y *Opisthophora*), le siguen en importancia Arachnida (Acari), Coleoptera y Diptera (Figura 2). En la profundidad 20-40 cm, al igual que en la primera, el mayor número de animales está representado por Oligochaeta, en segundo lugar, se tabularon los coleópteros y finalmente, los arácnidos.

ESTRUCTURA DEMOGRAFICA Y ESPACIAL DEL MANTILLO

La acción de la fauna edáfica resulta finalmente en la incorporación de elementos orgánicos a los ciclos de nutrientes, razón por la cual se considera importante conocer la estructura y organización de éstos organismos en los diferentes ecosistemas edáficos, a través de los parámetros estadísticos que a continuación se analizan.

Abundancia absoluta

Durante el desarrollo del trabajo se capturaron, en los tres estratos analizados, 5040 animales del suelo, el 62% de ellos mediante la técnica del sistema BERLESSE y el 38% restante gracias al método de BARBER. El método de BERLESSE cuantifica el número de organismos que se hallan en el suelo en el momento de la toma de muestras, en tanto que las trampas BARBER permiten conocer la densidad de la actividad de los organismos que están, durante un

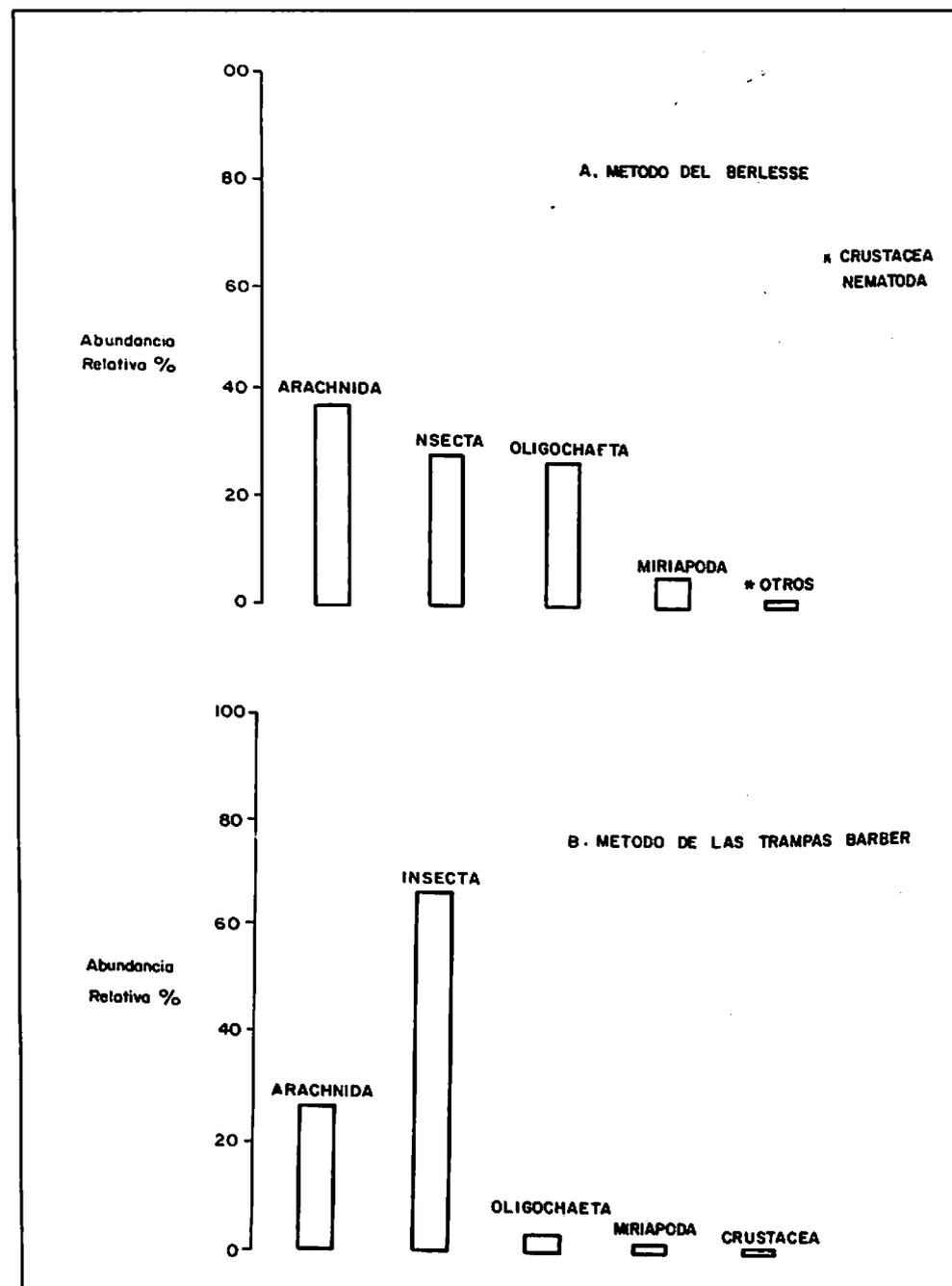


Figura No. 1. Abundancia de los principales grupos de la fauna del Mantillo, según los dos métodos. Páramo de Monserrate.

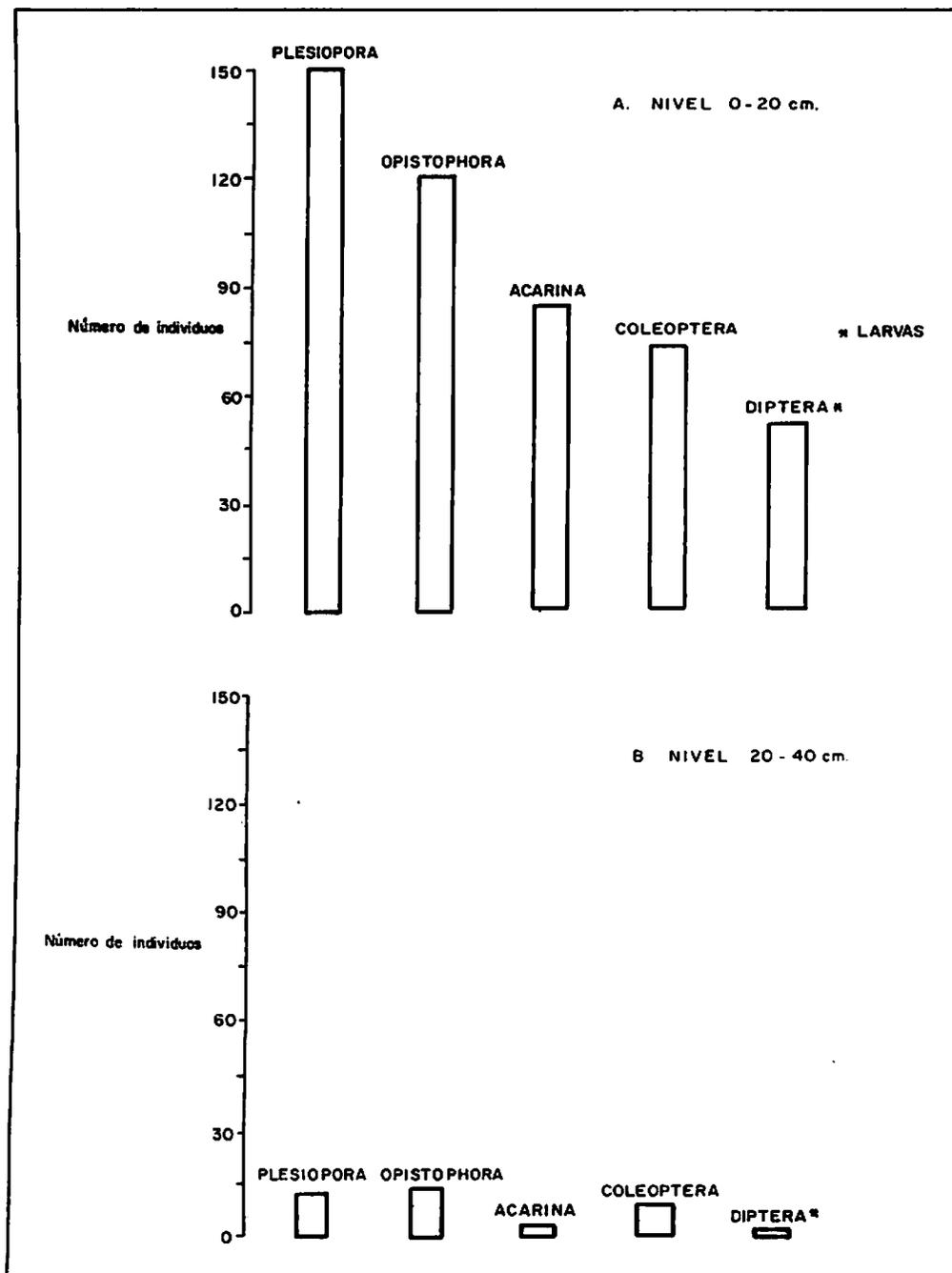


Figura No. 2. Abundancia absoluta de los principales órdenes edafofaunísticos en el Páramo de Monserrate.

período de tiempo más largo (ocho días), sobre la superficie del suelo; estos valores son de especial importancia para analizar el funcionamiento de los ecosistemas.

Abundancia relativa

El análisis de la abundancia relativa permite establecer que, en general la composición taxonómica de la porción del perfil orgánico analizado está determinado por el 48% de organismos de la clase Insecta, 32% de Arachnida, un 15% son Oligochaeta y el 5% restante Diplopoda.

La distribución vertical de los meso y macroorganismos edáficos del páramo de Monserrate, con dominio de Espeletia, sigue la tendencia generalizada de los organismos del suelo, incluso de los microorganismos.

El 89% de los organismos en mención (4478) habitan la fracción orgánica, un 10% (517) los primeros 20 cm y solamente el 1.1% restante (45) la segunda profundidad muestreada (20-40 cm). PARISI (1979), atribuye tales diferencias en abundancia, al hecho de que entre el suelo y el componente orgánico hay un intercambio continuo de elementos y compuestos tanto minerales como orgánicos, especialmente orgánicos en períodos y condiciones establecidas.

La mayor abundancia de fauna en el perfil orgánico se atribuye al contenido alto de sustancias orgánicas en transformación; precisamente, junto a estas sustancias y ayudados por el clima, los organismos como factores de formación del suelo inician, en unos casos, y aceleran en otros, el proceso específico de humificación de la materia orgánica.

Así mismo, la diversidad de nichos ecológicos (raíces en descomposición, restos de frailejones y partes de los penachos de las gramíneas), ofrecen microclimas estables y propicios para el establecimiento y funcionamiento de las comunidades bioedáficas. Este planteamiento se puede corroborar por la mayor abundancia (57%) de organismos del perfil orgánico extraídos por el método de BERLESSE, o sea que son habitantes permanentes de esta fracción del suelo; el 43% restante corresponde a animales que se desplazan sobre la superficie del suelo y aunque no están involucrados directamente en el proceso de transformación de la materia orgánica, si intervienen en ésta.

Densidad

Las Tablas 1 y 2 revelan el número de individuos/m² de las familias de Arachnida, Coleóptera, Oligochaeta, Homóptera, Díptera y Collembola representativos de la fracción orgánica del sector estudiado. Collembola, Arachnida y Díptera registraron, bajo los dos métodos de captura utilizados y durante seis meses de muestreo, los mayores valores. Los taxa más constantes fueron los dípteros (153 ind/m²) y los lumbrídeos (27 ind/m²).

Tabla No. 1. Densidad (Ind. m⁻²) de las principales familias del Mantillo según el método Berlesse, en el Páramo de Monserrate.

Mes de Muestreo	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto
Grupo Taxonómico	I	II	III	IV	V	VI
ARACHNIDA						
Acarina	208	244	292	632	206	1984
Araneida	16	8	0	20	8	8
Otras	8	8	4	0	8	0
COLEOPTERA						
Staphylinidae	4	16	0	8	42	20
Curculionidae	0	0	0	4	4	20
Pselaphidae	4	0	4	4	0	4
Psocididae	0	0	0	4	4	4
Otras	20	36	44	88	56	24
PLESIOPORA						
Enchytraeidae	588	460	176	348	920	96
OPISTHOPHORA						
Lumbricidae	16	52	12	20	32	32
HYMENOPTERA						
Orthozidae	96	104	76	1036	28	16
DIPTERA						
Larvas	136	168	80	136	168	232
JULIDA						
Julidae	16	72	72	360	28	16

En el perfil mineral del mismo suelo se destacan por sus mayores densidades *Plesiophora*, *Ophistopora*, Arachnida y Coleóptera; también están presentes Thysanura, Collembola y Homóptera con valores menores.

En cuanto a la distribución temporal de los organismos anotados, tanto en el perfil orgánico como en el mineral, no hay relación directa entre la distribución de los organismos y los valores de precipitación. Las mayores densidades edafofaunísticas se registraron durante marzo y junio, meses de transición al primer período húmedo o de lluvias y a la segunda estación seca o de baja precipitación, respectivamente; las menores densidades se registraron en abril y agosto, meses de máxima precipitación tanto del período lluvioso como de la época seca de la región.

Constancia

Según la Figura 3 Acari, Phoridae, Julidae, Enchytraeidae, Araneae, Staphylinidae e Isopoda son los grupos euconstantes ($C > 75\%$) del perfil orgánico. La misma Figura deja ver claramente que, según el método de captura —BARBER o BERLESSE—, el grado de $C\%$ varía en forma significativa para un mismo

Tabla No. 2. Densidad (Ind. m⁻²) de las principales familias del Mantillo según el método de las trampas de Barber, en el Páramo de Monserrate.

Mes de Muestreo	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto
Grupo Taxonómico	I	II	III	IV	V	VI
COLLEMBOLA						
Entomobryidae	6313	531	4970	1633	5325	15052
Sminthuridae	1593	118	1278	568	2414	6674
Poduridae	0	0	0	0	142	213
ARACHNIDA						
Acarina	3363	1416	3479	2343	4118	15335
Araneida	708	354	1278	710	639	710
Otras	59	0	71	284	142	355
DIPTERA						
Phoridae	1416	413	923	71	142	568
Scleridae	0	0	497	426	852	1988
Diaselidae	59	1062	1349	213	0	568
Mycetophilidae	118	236	426	213	213	213
Tipulidae	118	118	710	213	71	0
Otras	295	590	497	142	213	1420
COLEOPTERA						
Staphylinidae	767	236	426	213	71	284
Carabidae	531	59	568	71	355	355
Chrysomelidae	177	177	639	284	0	710
Curculionidae	118	0	71	71	71	71
Otras	236	354	213	497	568	1704
HYMENOPTERA						
Scelionidae	118	0	568	497	284	1420
Diapriidae	0	59	355	355	142	426
Otras	708	177	426	497	213	781

grupo taxonómico. Por ejemplo Sminthuridae es euconstante según el método BARBER, y pasa a ser apenas accidental ($C < 50\%$) por el método de BERLESSE. La situación es clara si se analiza desde el punto de vista de una mayor densidad de organismos ubicados en los diferentes estratos del perfil orgánico, de acuerdo con sus dietas alimenticias y al desempeño de sus funciones en relación con la transformación de la materia orgánica.

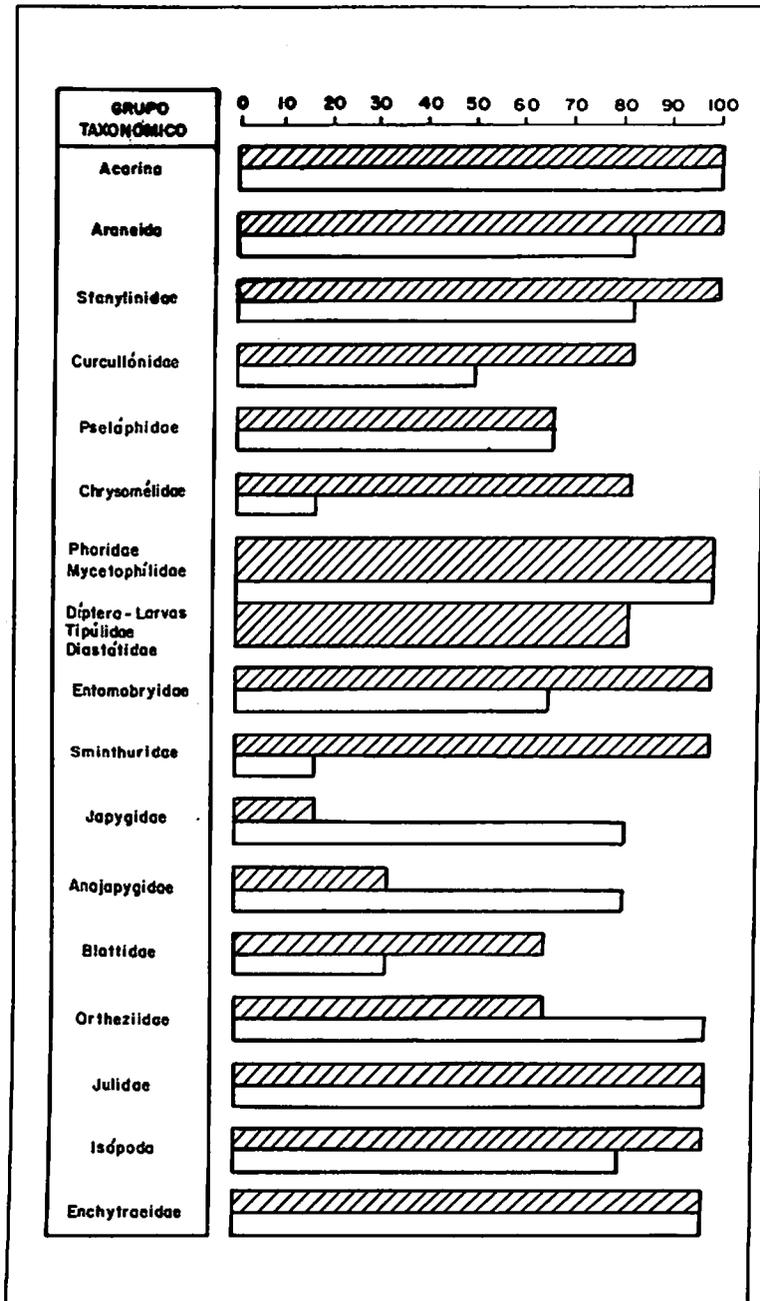


Figura No. 3. Constancia (%C) de los principales órdenes y familias de la fauna del Mantillo, según los dos métodos.

Barber Berlesse en el Páramo de Monserrate.

En la fracción mineral del suelo los taxa principales Enchytraeidae, Lumbricidae, larvas de Díptera y Coleoptera, Acari y Polydesmida son euconstantes (> 75%) en los primeros 20 cm, mientras que en la segunda profundidad (20-40 cm) son constantes (50-75%) o apenas accidentales (< 50%), (Figura 4). Lumbricidae es la única familia euconstante en las dos profundidades, las restantes aparecen en forma apenas accidental en la segunda profundidad debido, posiblemente, a las características físico-químicas del suelo.

Frecuencia

Entre la edafofauna que habita la fracción orgánica del suelo, Acari es el grupo de mayor frecuencia (100% BARBER y 83% BERLESSE), le siguen en

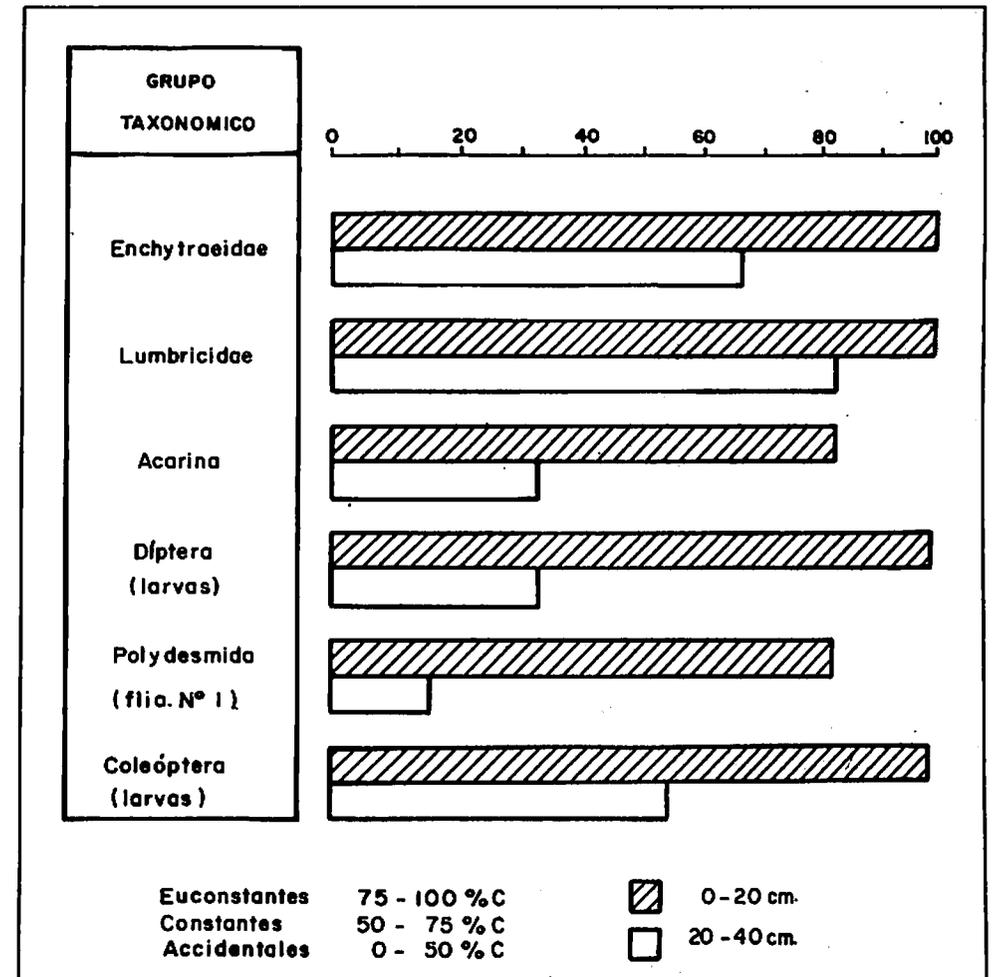


Figura No. 4. Constancia % de los principales órdenes y familias edafofaunísticas del Páramo de Monserrate, sector de Santa Bárbara.

Euconstantes 75 - 100 % C 0 - 20 cm.
 Constantes 50 - 75 % C 20 - 40 cm.
 Accidentales 0 - 50 % C

importancia Entomobryiidae, Sminthuridae, Aranega, Díptera (larvas) y Enchytraeidae; ésta última se asocia a suelos con un régimen de humedad údico, altos contenidos de materia orgánica y humus del tipo Mull según O'CONNOR (1971). Las características mencionadas son propias de los suelos estudiados en el sector de Monserrate, lo que explica la alta frecuencia que allí alcanza Enchytraeidae.

La Figura 5 revela que en la primera profundidad (0-20 cm) del perfil mineral Lumbricidae, Enchytraeidae, Coleóptera están presentes con una frecuencia muy alta ($F > 75\%$), lo que revela, según SOUTHWOOD (1968), una excelente distribución espacial horizontal de estos animales en el suelo. Los mismos taxa,

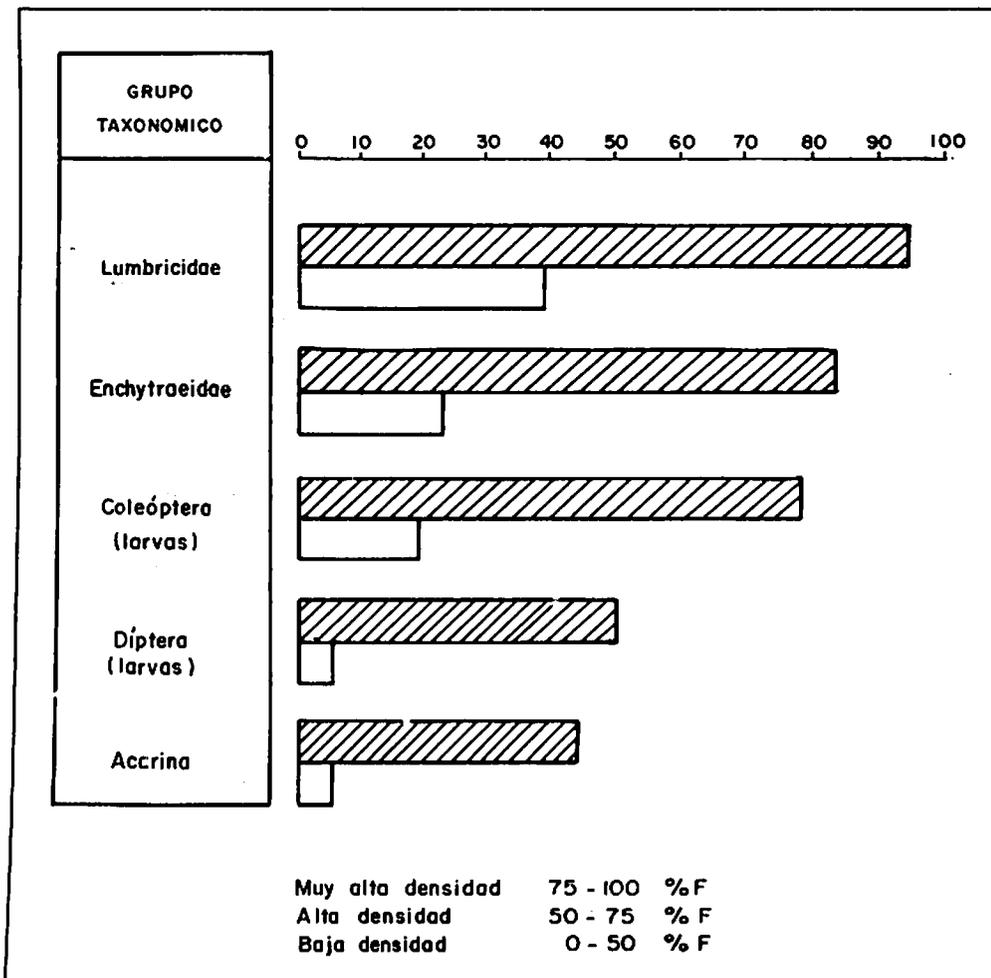


Figura No. 5. Frecuencia (%F) de los principales órdenes y familias de la edafofauna de los niveles 0-20 y 20-40 cm en el páramo de Monserrate.

en la segunda profundidad (20-40 cm), son de frecuencia muy baja ($F < 50\%$) debido a las características fisicoquímicas poco receptivas o adversas del suelo (Tabla 3).

Dominancia

El grado de dominancia de un taxon revela su importancia real en la comunidad edáfica, y es el resultado de combinar los porcentajes de constancia y frecuencia.

En la fracción orgánica del suelo analizado alcanzan categoría uno-A los siguientes taxa: Díptera (larvas), Julidae, Acari, Enchytraeidae, Sminthuridae, Entomobryiidae, Phoridae, Araneae, Isopoda y Staphylinidae.

En el suelo mineral Lumbricidae, Enchytraeidae y las larvas de Díptera y Coleóptera reciben la categoría uno-A con base en los valores de constancia y frecuencia mayores al 75%; a la categoría uno-B (dominantes inferiores) pertenecen Acarina y Polydesmidae; los grupos restantes Thysanura, Collembola, Homóptera y Miriapoda son de categorías inferiores ($< 33\%$) (Figura 6).

Biomasa

La Figura 7 revela las principales fluctuaciones en biomasa en el nivel orgánico, representados en los aportes hechos por las familias Lumbricidae 89.6%, Díptera 2.34% y Plesiophoda 1.23%.

En las dos profundidades analizadas del perfil mineral Lumbricidae hizo los mayores aportes: 96.8% en la profundidad 0-20 cm y 47.5% en la profundidad de 20-40 cm; Coleóptera aportó el 2.93% restante en la primera profundidad y el 52% en la segunda profundidad (Figuras 8 y 9).

Por lo anterior se debe aclarar que el aporte de biomasa no se debió a altos valores en densidad, sino al tamaño de organismos, especialmente de las lombrices de tierra; por tal razón durante los meses de abril y julio se registraron valores bajos en densidad y altos en biomasa.

ORGANIZACION TROFICA

La composición trófica de la edafofauna estudiada está constituida, fundamentalmente por organismos saprófagos (79%), fitófagos (10%) y predadores (11%). Los organismos fitófagos habitan, preferencialmente la fracción orgánica, por ser ésta con su cobertura vegetal la que aporta los elementos básicos para el hábitat de tales organismos. En la fracción mineral del suelo dominan los saprófagos (95.17%); a expensas de su actividad tienen lugar procesos de formación del suelo en los primeros centímetros de éste, gracias a la descomposición, transformación y traslocación de materiales bioedáficos.

Los eventos mencionados se deben, para el caso específico de los suelos del páramo, primordialmente a la acción de su fauna más que a procesos físico-químicos.

Tabla No. 3. Características físico-químicas de los suelos del Páramo de Monserrate, sector Santa Bárbara.

ANALISIS		PROFUNDIDAD	
		0 - 20 cm	20 - 40 cm
GRANULOMETRIA	% Arena	70	70
	% Limos	26	24
	% Arcilla	4	6
	Textura	FA	FA
pH (1:1)		4,4	4,7
Humedad (%)		18	17
COMPLEJO DE CAMBIO (me/100 g)	C C C	69,3	57,3
	BT	0,9	0,9
	Ca	0,2	0,2
	Mg	0,2	0,2
	K	0,3	0,2
	Na	0,2	0,3
SATURACIONES (%)	ST	1,3	1,6
	SCa	0,3	0,3
	SMg	0,3	0,3
	SK	0,4	0,3
MATERIA ORGANICA	% C	21,28	15,74
	% N	1,31	0,81
	C/N	16	19
Fósforo (ppm)		3	2
Aluminio (me/100 g)		8,2	4,4

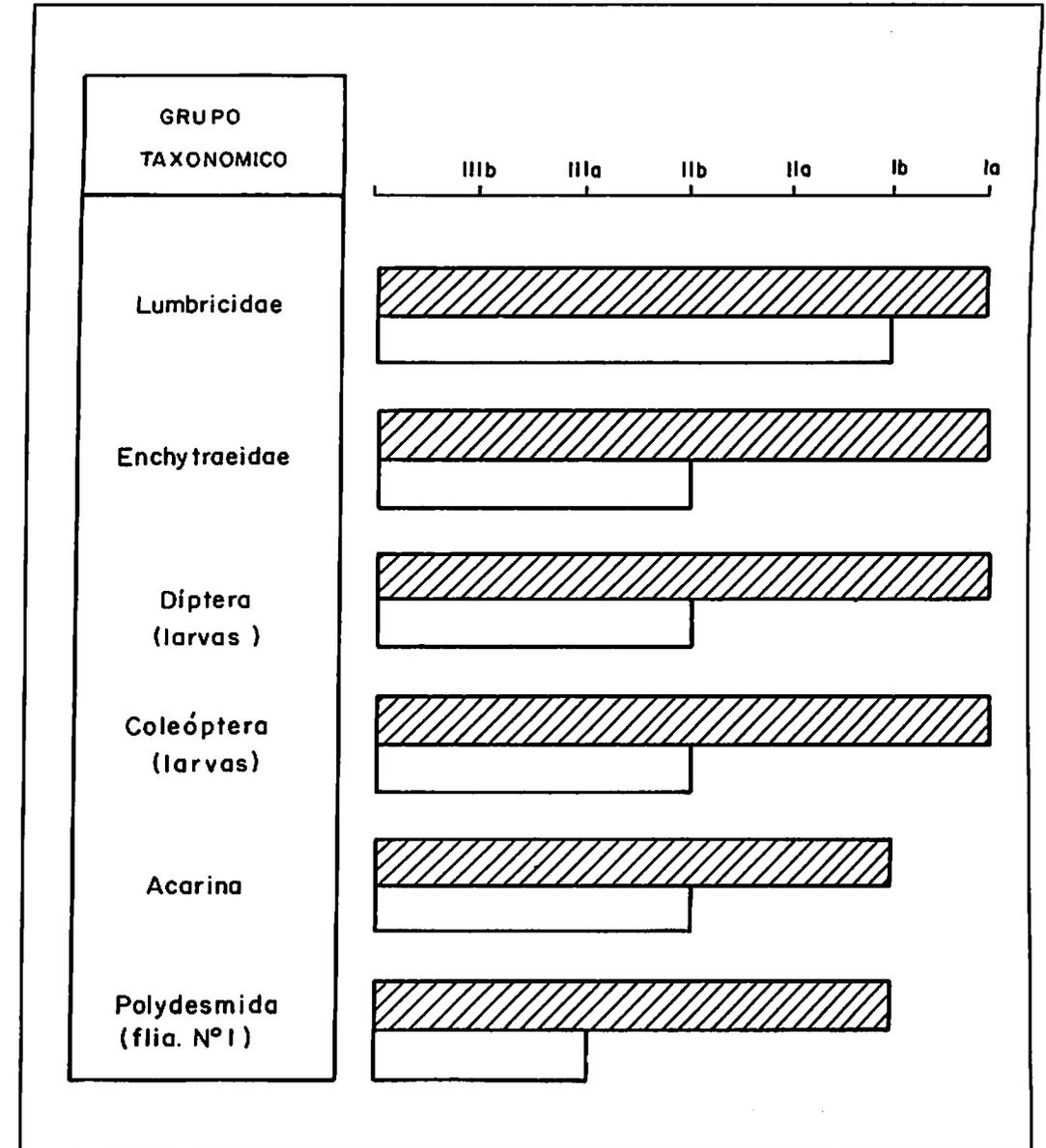


Figura No. 6. Dominancia (D) de los principales órdenes y familias de la edafofauna de los niveles 0-20  y 20-40 cm  en el Páramo de Monserrate.

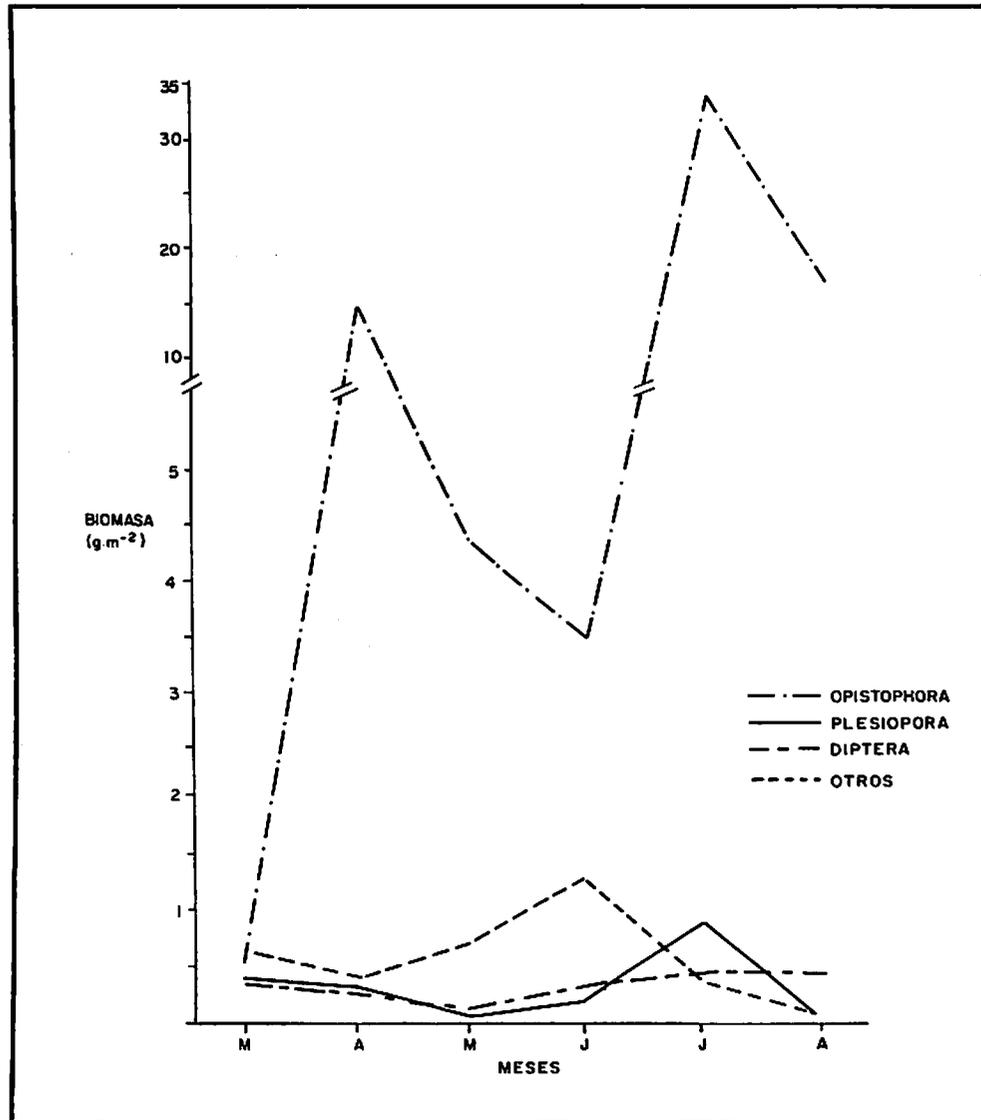


Figura No. 7. Variación de la biomasa (g. m-2) de los principales órdenes de la fauna del Mantillo, método Berlesse. Páramo de Monserrate.

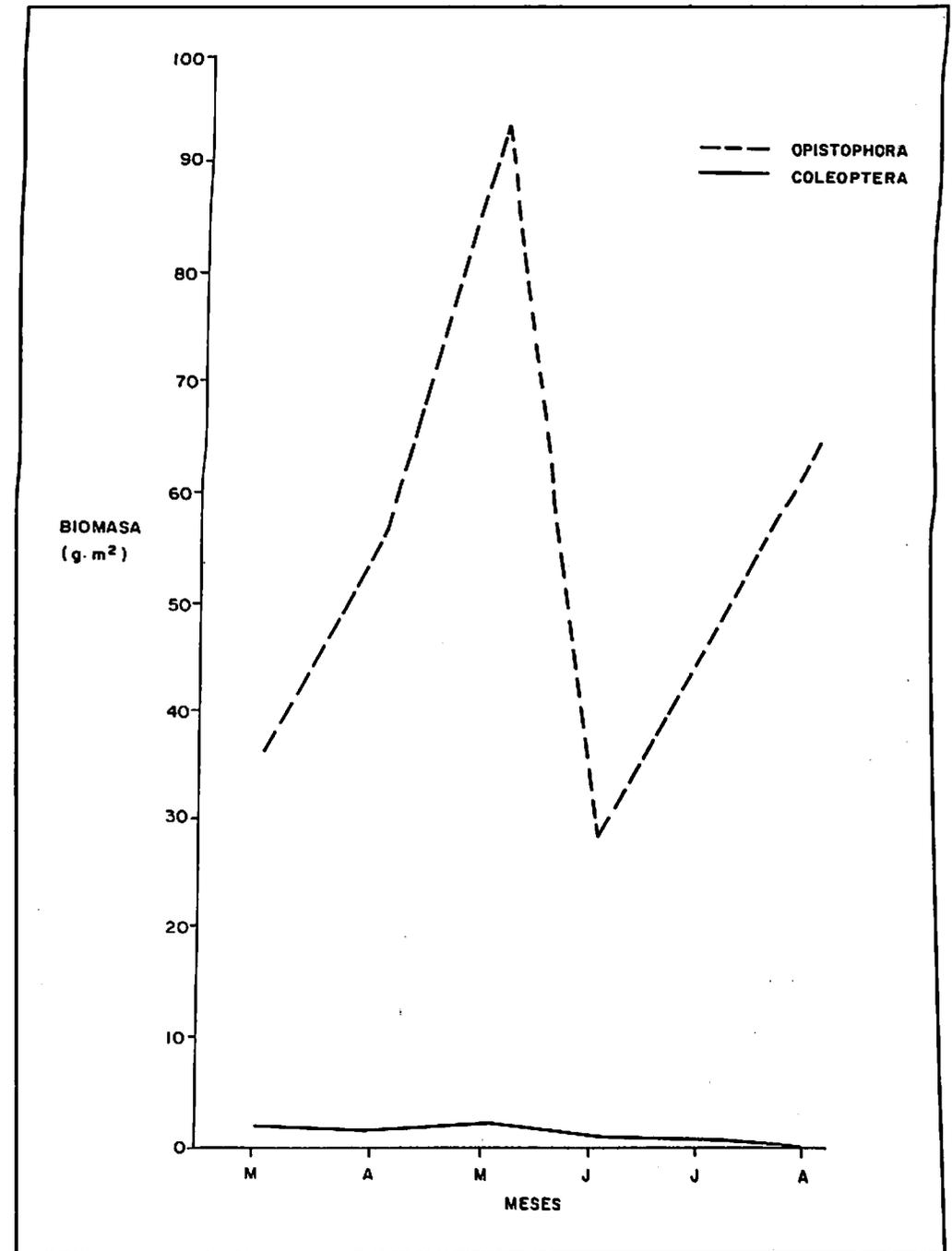


Figura No. 8. Variación de la biomasa (g. m-2) de los principales órdenes de la edafofauna del nivel 0-20 cm. Páramo de Monserrate.

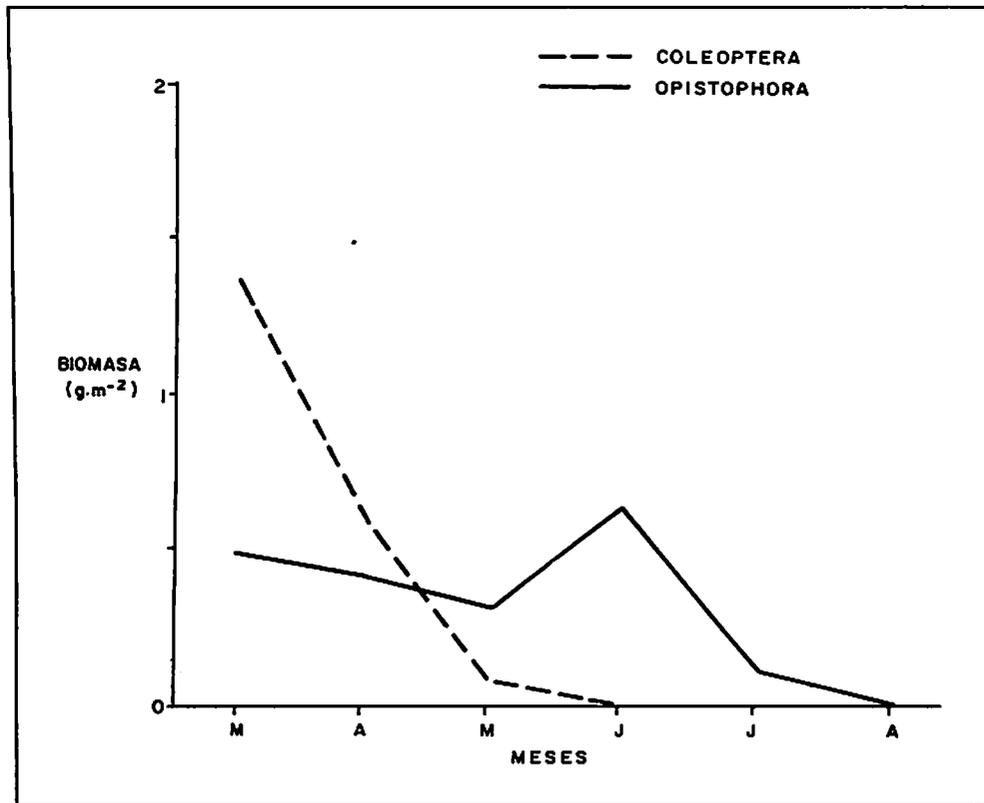


Figura No. 9. Variación de la biomasa (g. m^{-2}) de los principales órdenes de la edafofauna del nivel 20-40 cm. Páramo de Monserrate.

CONCLUSIONES

En el Páramo de Monserrate, sector Hacienda Santa Bárbara, se analizaron 5.040 organismos pertenecientes a 67 familias, los que en su gran mayoría son artrópodos, principalmente de la clase Insecta.

De los tres niveles de muestreo considerados (Mantillo, 0-20 y 20-40 cm de profundidad) el Mantillo alberga la mayor cantidad de organismos (88.84%); este nivel es considerado como de transición, ya que es utilizado por los diferentes grupos taxonómicos según sus exigencias de refugio, alimento y reproducción.

La fauna del Mantillo está compuesta principalmente por artrópodos (82.85%), con predominio de los taxa: Acari, Collembola, Diptera, Homoptera, Coleoptera e Hymenoptera, además de Enchytraeidae (Oligochaeta).

El 92% de la fauna edáfica se localizó en el nivel 0-20 cm, con dominio de las formas maduras sobre las inmaduras. El 8% restante se encontró en la segunda profundidad del suelo (20-40 cm).

Los Diptera y los Coleoptera son considerados organismos geófilos, ya que hubo un mayor predominio de las formas inmaduras en el nivel de 0-20 cm de profundidad. Los lumbrícidos habitan preferencialmente la segunda profundidad (20-40 cm).

El suelo de la zona de estudio corresponde a un Andic Humitropept, con presencia de cenizas volcánicas, baja saturación de bases y altos contenidos de materia orgánica y aluminio.

La existencia de una gran cobertura vegetal en el páramo, además de brindar alimento y refugio, evita que haya cambios bruscos en la humedad y temperatura edáfica, que son de vital importancia para la supervivencia de los organismos y para la estabilidad del suelo mismo.

Las condiciones microclimáticas del área de estudio no influyen notablemente sobre la abundancia y distribución de los organismos del suelo, como sí los períodos "secos" y "húmedos" de la región.

BIBLIOGRAFIA

- O'CONNOR, F. 1971. Los Enquitreidos. In: *Biología del Suelo* (Borges, A. y F. Raw, eds.). 3ed. Barcelona, Omega. 257-306. p.
- PARISI, V. 1979. *Biología y ecología del Suelo*. 1 ed. Blune Barcelona. 169 p.
- SOUTHWOOD, T. 1968. *Ecological methods*. London, Academic Press. 200 p.
- USDA. 1973. *Soil Taxonomy*. Soil Survey Staff. A basic system of soil classification for making and interpreting soil surveys. Washington, D.C. 330 p.
- WALLWORK, J. 1970. *Ecology of Soil animals* Mc Graw-Hill. London. 283 p.

Inventario y observaciones del avifauna del páramo "El Granizo", Cundinamarca, Colombia

Mijael Brand Prada*

RESUMEN

El inventario del avifauna del Páramo El Granizo incluye 40 especies registradas en un periodo de 14 meses, destacando las migratorias y las poco comunes. De acuerdo con los registros, varias especies amplían su distribución geográfica y/o altitudinal, según se desprende de la literatura. Las observaciones hacen referencia a los movimientos de las aves en el momento en que se observó y confirmó su presencia.

INTRODUCCION

Actualmente no hay sitio en el país (y quizá en el planeta) que no haya sido alcanzado por la acción del hombre, desafortunadamente con fines destructivos. Las áreas protegidas por entidades públicas y privadas ofrecen oportunidad de asegurar un refugio para animales y plantas que les permita sobrevivir a la presión antrópica, al tiempo que facilitan realizar observaciones directas encaminadas a la comprensión de su funcionamiento individual y de conjunto.

Sin embargo, para llevar a cabo cualquier investigación es necesario tener un conocimiento previo de las especies animales y/o vegetales que ocupan un área determinada, el cual se logra a través de la realización de trabajos de inventarios.

* Biólogo, Universidad Nacional de Colombia. AA 21376, Santafé de Bogotá D.C., Colombia.

Como es sabido, nuestro país ostenta el primer lugar en el mundo en cuanto a diversidad de avifauna, con aproximadamente 1.721 especies repartidas en los más diversos ambientes del territorio. OLIVARES (1969) reportó para el Departamento de Cundinamarca 639 especies, las cuales fueron aumentadas a 642 por ZERDA y RODRÍGUEZ (1986); se registra entonces para la Sabana de Bogotá, 269 especies correspondientes a 50 familias y 18 órdenes.

Alrededor del área de estudio solo se ha realizado un trabajo a nivel de evaluación de especies animales y vegetales presentes en las cuencas hidrográficas de los ríos San Francisco y San Cristóbal, efectuado para la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá en 1982, donde se registran 63 especies pertenecientes a 23 familias y 10 órdenes de la clase Aves.

Los objetivos que se plantearon para el presente estudio fueron:

- realizar un inventario de las especies de aves presentes en la zona del Páramo El Granizo,
- establecer algunos aspectos de la biología general de estas especies.

VEGETACION DEL AREA DE ESTUDIO

La vegetación natural ha sido bastante intervenida, encontrándose parches diferenciados en su composición. Los relictos de bosque natural (secundarios en su mayoría) están formados principalmente por árboles de *Weinmannia* spp., *Drimys granadensis* y *Clusia* sp. Los cultivos homogéneos (en forma de parches arbóreos individuales) incluyen especies como *Cupressus lusitanica*, *Pinus patula*, *Eucalyptus* sp., y pastizales artificiales y naturales en regeneración que son o han sido fuente de sostenimiento para los habitantes de la zona.

El frailejónal es dominado en una gran extensión por *Espeletia grandiflora*, *Calamagrostis effusa*, *Puya* spp. y *Paepalanthus* sp. Adicionalmente hay otro tipo de vegetación que separa al páramo del bosque, donde son muy abundantes arbustos de ericáceas, compuestas, melastomatáceas e hipericáceas, entre otras, el cual es conocido como el "cordón de ericáceas".

METODOLOGIA

El estudio se llevó a cabo entre abril de 1990 y junio de 1991, con salidas de 1, 3 y 8 días de duración. Las zonas de muestreo fueron recorridas a diferentes horas y a lo largo de caminos preestablecidos, combinando esto con "estaciones" o sitios puntuales de observación durante ciertos intervalos de tiempo, normalmente 30 minutos; el horario de trabajo fué dividido en dos períodos, de 6-11 a.m. y 3-6 p.m., excepto para el muestreo de 1 solo día, cuyo horario generalmente era de 10 a.m. a 4 p.m.

Para la identificación de las aves se usaron redes de captura, binoculares de 10x50 para observación directa y libros guías especializadas en el tema. Los

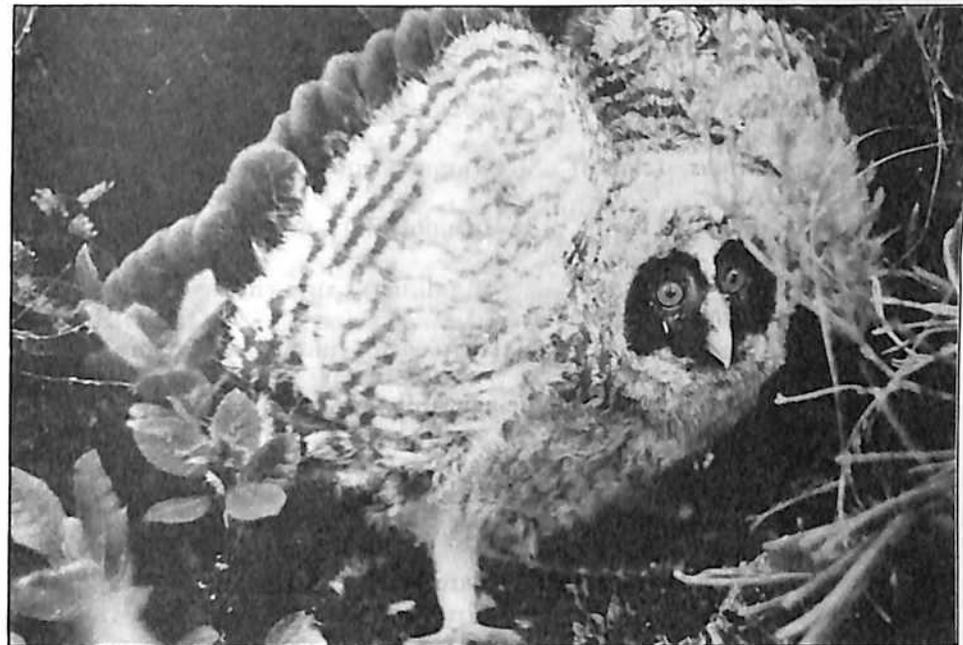


Foto. Páramo del Granizo - Cundinamarca.
Buhos (Juveniles)

ejemplares capturados fueron medidos, pesados y fotografiados; algunos fueron liberados y otros sacrificados para una colección de referencia que fué depositada en la Unidad de Ornitología del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, luego de ser comparadas con pieles de las mismas características para asegurar su identificación y bajo números de serie de campo MBP. Las especies que no fueron vistas por el autor se registraron por el conocimiento de varias personas.

Las observaciones biológicas obtenidas en el campo se complementaron con revisión bibliográfica para lograr una mejor descripción de los hábitos de cada especie.

RESULTADOS Y DISCUSION

1. INVENTARIO

Se encontraron 40 especies pertenecientes a 23 familias y 12 órdenes, incluyendo un ave conocida popularmente como "caica" (de la que se desconoce el orden y por tanto no fue incluida). El listado es el siguiente:

ANSERIFORMES.

ANATIDAE

Anas flavirostris (pato) R, L

FALCONIFORMES.

CATHARTIDAE

Coragyps atratus (chulo)

ACCIPITRIDAE

Buteo sp. (águila) R

GALLIFORMES.

CRACIDAE

Penelope montagnii (pava) L

RALLIFORMES.

RALLIDAE

Porphyryla martinica (polla de agua) R

COLUMBIFORMES.

COLUMBIDAE

Zenaida auriculata (torcaza)

CUCULIFORMES.

CUCULIDAE

Coccyzus americanus (gualón, pájaro bobo) M, R

STRIGIFORMES.

STRIGIDAE

Asio flammeus (buzo) R

CAPRIMULGIFORMES.

CAPRIMULGIDAE

Caprimulgus cf. *longirostris* (chotacabras) R

APODIFORMES.

TROCHILIDAE

Chalcostigma heteropogon (colibrí)

Coeligena helianthea (tominejo) R

Colibri coruscans (tominejo)

Eriocnemis cupreiventris (colibrí de pantalones) R

E. vestitus (colibrí de pantalones)

Lesbia victoriae (colibrí colilargo)

Metallura tyrianthina (colibrí) R

Oxygogon guerinii (chivito de monte) R

Pterophanes cyanopterus (colibrí gigante) R

PICIFORMES.

PICIDAE

Piculus rivolii (carpintero) R

PASSERIFORMES.

FURNARIIDAE

Synallaxis cf. *subpudica* (hornero) R

S. unirufa (chamicero)

TYRANNIDAE

Mecocerculus leucophrys (papamoscas)

Myiodynastes luteiventris (atrapamoscas) M, R

Ochthoeca fumicolor (bobo) R

HIRUNDINIDAE

Notiochelidon murina (golondrina)

TROGLODYTIDAE

Troglodytes aedon (cucarachero)

TURDIDAE

Turdus fuscater (mirra negra)

ICTERIDAE

Sturnella magna (chirlobirlo)

PARULIDAE

Myioborus ornatus (pácula) R

COEREBIDAE

Conirostrum rufum (azucarero) R

Diglossa cyanea (azulejo) R

D. lafresnayii (carbonero)

THRAUPIDAE

Anisognathus igniventris (clarinero)

Hemispingus verticalis (tángara) R

CATAMBLYRHYNCHIDAE

Catamblyrhynchus diadema (gorrión) R

FRINGILLIDAE

Atlapetes pallidinucha (gorrión)

Carduelis spinescens (chisga)

Catamenia inornata (semillero) R

Zonotrichia capensis (copetón)

R: raro o difícil de ver

M: migratorio

L: registrado en la literatura

Los demás son fácilmente visibles

2. OBSERVACIONES BIOLÓGICAS

- *Anas flavirostris*

Son aves migratorias del sur; acostumbran andar solos o en parejas; en el área se observó un ejemplar dentro de los canales de agua de la Hacienda Santa Bárbara, de donde extraen su alimento con ayuda de su pico filtrador. En literatura se reporta en un rango de 2.600-4.300 msnm, corrientemente a los 3.000 m. Puede hallarse además, en los nevados de los departamentos de Caldas y Quindío hasta Nariño.

- *Coragyps atratus*

Son estrictamente carroñeros, y se mantienen en grupos; vuelan cerca a las ciudades y zonas parcialmente abiertas o muy intervenidas donde abundan las basuras. Con frecuencia se ven en la cuchilla del páramo aprovechando las corrientes ascendentes de aire, realizando un vuelo planeado y elegante en busca de comida. Poseen una gran distribución altitudinal pues se han reportado hasta los 2.700 m, aunque usualmente permanecen a menores alturas.

- *Buteo* sp.

Casi siempre prefieren volar en círculos sobre áreas parcialmente boscosas o semiabiertas. Fue vista una pareja de gavilanes en el páramo haciendo vuelo de galanteo; en otra ocasión se observaron tres ejemplares volando en el mismo sector. Se habían registrado hasta ahora a los 2.800 msnm.

- *Penelope montagnii*

Acostumbran andar en grupos, excepto durante la reproducción. Se alimentan principalmente de frutos en el suelo, a veces comen semillas, insectos y larvas; son bastante perseguidos por el hombre que usa su carne para el consumo. Es corriente hallarlos en bosques húmedos densos entre 2.200 y 3.400 m, en lugares como los montes de Perijá y Andes Orientales hasta Huila y Nariño. En el Páramo El Granizo han sido observados en los bosques cercanos a la Hacienda Santa Bárbara.

- *Porphyrula martinica*

Busca insectos para su alimentación cuando camina sobre vegetación flotante y con ramas altas de áreas pantanosas e inundables; evita los sitios de aguas completamente abiertas.

Aunque se ha registrado hasta los 2.600 m, por lo general, es fácil hallarlas a 1.000 m. Un hecho significativo es que en el Páramo El Granizo se encontraron restos de un ejemplar adulto y dos juveniles (ARENAS y SIERRA, com. pers.), que talvés fueron llevados hasta allí por el buho *Asio flammeus* como parte de su alimentación; sin embargo, la existencia de una teoría a cerca de migraciones locales de *P. martinica* (ZERDA, STILES, com. pers.), abre la posibilidad de que esta sea una ruta de paso en tales migraciones hacia los humedales de la Sabana de Bogotá.

- *Zenaida auriculata*

Es gregaria cuando no se encuentra en la época de reproducción; acostumbra agruparse en áreas de ciudades y del campo donde son consideradas una plaga, ya que se alimenta de semillas y frutos en el suelo, de los que es una excelente dispersora. Se distribuye de los 600 a 3.000 m en los Andes Orientales, valles del Dagua y Patía, medio y bajo valle del Cauca, Nariño, Meta, Cundinamarca, y del Atlántico a la Guajira y Magdalena.

- *Coccyzus americanus*

Es una especie migratoria del N y es residente de invierno entre septiembre y mayo, y algunos en Junio. En ocasiones forma grupos temporales con otras aves; buscan áreas de rastrojos y bosques de coberturas densas. Nunca se observó un ejemplar vivo en la zona de estudio, sino que se hallaron restos cerca a un nido de *Asio flammeus*; por tanto, no hay certeza de que esta ave habite temporalmente el páramo, o los restos encontrados provengan de otro sitio.

Hasta el momento se había reportado hasta alturas de 2.600 msnm de la Cordillera Occidental, Meta, Vaupés, Amazonas, Cundinamarca, Valle y la costa atlántica.

- *Asio flammeus*

Usualmente es solitario y silencioso, puede encontrarse en las ciudades y en zonas de vegetación intervenida. Inicia su actividad al comenzar la noche; perchea en los árboles que sobresalen del resto de la vegetación en áreas abiertas, los cuales utiliza como atalayas de cacería. Anida en el suelo entre vegetación de rastrojo y generalmente pone 2 huevos. Según la literatura, habita desde los 500-2.500 m, en el valle del Río Cauca cerca a Popayán, Cundinamarca, Meta y páramos de Nariño.

- *Caprimulgus cf. longirostris*

Son estrictamente nocturnos, durante el día permanecen en el suelo cerca a los caminos entre la vegetación abierta; perchean en arbustos y desde allí realizan cortos vuelos para cazar insectos que atrapan en el aire. No construyen nido sino que colocan uno o dos huevos directamente sobre el suelo; el período de incubación demora al rededor de 2 semanas y el polluelo se mantiene en el "nido" otras 2 ó 3 semanas más. Se ha registrado desde 1.600 a 3.600 m en zonas de Nariño, Riohacha, montes de Santa Marta y Perijá, Antioquia, Cauca y Cundinamarca.

- *Chalcostigma heteropogon*

Usualmente solitarios, son poco agresivos y no son territoriales. Prefieren los rastrojos del ecotono entre el bosque y el páramo donde visitan arbustos de *Macleania rupestris*, principalmente durante el período de baja producción de flores. Su distribución altitudinal varía entre 2.900 y 3.500 m, y se limita a zonas del Este de los Andes de Cundinamarca.

- *Coeligena helianthea*

Es considerada una especie ruteadora que busca flores a alturas más o menos bajas en bosques húmedos y faldas de lomas arbustivas, o alrededor de los jardines cerca a las habitaciones del hombre. Visita flores tubulares largas como las de *Macrocarpea glabra*. Se ha reportado desde 1.900 a 3.300 m (con más frecuencia entre 2.400-2.900 m) en los montes de Perijá, y Andes Orientales desde Norte de Santander hasta Cundinamarca.

- *Colibri coruscans*

Especie característica de tierras altas con vegetación semiabierta, de los que prefiere los bordes; también es común hallarlo en jardines y parques visitando las flores en busca de néctar e insectos. Es un colibrí con tendencias muy territoriales, además de ser el más abundante en la Sabana de Bogotá. Se encuentra entre los 1.300 y 3.600 msnm, en los Andes y montes de Santa Marta y Perijá.

- *Eriocnemis cupreiventris*

Muy agresivo y territorial, busca los bordes de bosques en áreas templadas y bosques húmedos, siempre tratando de encontrar flores tubulares como las de *Cavendishia* sp., *Macleania rupestris* y *Palicourea* sp., aunque su presencia depende de las épocas de floración de las plantas. Se distribuye en los Andes Orientales, hasta latitudes como las de Bogotá, entre 1.950-3.000 m.

- *Eriocnemis vestitus*

Territorial, defiende grupos de flores que visita constantemente en el ecotono del bosque y el páramo; dentro del bosque también busca flores tubulares como las de *M. rupestris*. Con frecuencia presenta interacciones agresivas con *C. coruscans*, *E. cupreiventris* y *Diglossa* spp. Su distribución se registra entre 2.250-3.850 m en Antioquia, Huila, Nariño y Cundinamarca.

- *Lesbia victoriae*

Activo, territorial y agresivo. Acostumbra ascender a ciertas alturas y luego dejarse caer sobre la cubierta vegetal, como lo hace también el *Colibri coruscans*. Se le ve en el cordón de ericáceas, sitios muy arbóreos de vegetación muy homogénea como eucaliptos y cipreses donde recorre el dosel y ocasionalmente en el bosque y el páramo. Se ha reportado en la Cordillera Oriental, desde Norte de Santander hasta Bogotá y páramos de Nariño, con rangos de altura de 2.600 a 4.000 msnm.

- *Metallura tyrianthina*

Esta especie es muy agresiva cuando establece sus territorios de nidación y alimentación alrededor de arbustos de *M. rupestris* y *Clethra fimbriata* casi siempre. Los sexos a menudo se segregan localmente, habiendo por lo regular un mayor número de hembras que de machos; realizan movimientos estacionales que dependen de la fenología de las plantas. A menudo se hallan en los bordes de bosques húmedos y en áreas abiertas y arbustivas, como el cinturón de ericáceas. Entre 1.700 y 3.600 m, en los montes de Santa Marta y Perijá, y los Andes colombianos se ha registrado éste colibrí.

- *Oxypogon guerini*

Normalmente es solitario, es muy corriente observarlo en los capítulos de *Espeletia* spp. durante la época de floración, buscando talvés insectos; cuando perchea realiza cortos vuelos también para cazar insectos con su corto pico. Se halla en páramos y rastrojos de montes de Santa Marta, Cundinamarca, Tolima y Quindío, a 3.200-5.200 msnm.

- *Pterophanes cyanopterus*

Un colibrí de gran tamaño (± 16 cm), espectacular en vuelo ya que da la sensación de ser pesado durante el mismo, sobre todo en el momento en que liba las flores. Es un ruteador que busca arbustos de *Befaria resinosa*, *Puya* spp. y *Macrocarpea glabra*; frecuentemente llega al cordón de ericáceas y al interior

del bosque de *Weinmannia* spp. Su rango altitudinal está entre 2.600 y 3.600 m, en zonas de Norte de Santander, Cundinamarca y Tolima.

- *Piculus rivolii*

En parejas o solitario. Busca insectos en el interior de las epífitas que se hallen sobre troncos de los árboles; en el suelo del bosque se alimenta de hormigas, o busca insectos en las flores de plantas como *Puya* spp. y *Espeletia* spp. del páramo. Es una especie muy corriente en los bosques húmedos y áreas con claros y árboles; de alturas reportadas entre 1.800 y 3.500 msnm, en los Andes, Valle y Cauca.

- *Synallaxis cf. subpudica*

Es endémico de nuestro país. Es furtivo y prefiere la vegetación densa; común en los bordes de bosques y rastrojos, es el furnárido más abundante en la Sabana de Bogotá. Entre 1.200 y 3.200 m de altitud al N y O de los Andes, desde Boyacá hasta latitudes de Bogotá.

- *Synallaxis unirufa*

Normalmente permanece en grupos que recorren el dosel de los bosques, a veces descienden a ± 1 m del suelo; cuando uno de ellos canta, todos los demás lo siguen a modo de coro y forman una gran algarabía. Busca solo los bosques húmedos y de crecimiento secundario. Se reporta entre 1.700-3.100 msnm, en los montes de Perijá, Norte de Santander, Río San Juan y áreas de Cundinamarca.

- *Mecocerculus leucophrys*

Con frecuencia forman grupos de 3 a 7 ejemplares, que por medio de cortos saltos recorren el dosel de los bosques húmedos y áreas de rastrojos; buscan pequeños frutos e insectos en las ramas. Su rango de altura está entre 1.900-3.800 msnm y la distribución geográfica comprende zonas de los montes de Santa Marta y Perijá, Cauca, Nariño y los Andes.

- *Myiodynastes luteiventris*

Es una especie migratoria del N que permanece sola o en pares, un raro visitante temporal de los que hay solo pocos registros en el país; se encontró un ejemplar muerto entre plantas de puyas en el páramo (HERNÁNDEZ y MURCIA, com. pers.). Captura insectos en cortos vuelos cuando está perchado en ramas de arbustos, pero a menudo es frugívoro. Se hallaba reportado entre 400-2.600 m en los Andes Occidentales, Florencia y Caquetá.

- *Ochthoeca fumicolor*

Normalmente es solitario, común en una gran variedad de hábitats abiertos, incluyendo claros de bosques, páramos y vegetación muy separada de cipreses. Su alimento principal está formado de larvas e insectos que caza al vuelo. Es corriente encontrarlo en áreas de Cundinamarca, Antioquia, Caldas y Nariño, entre los 2.500 y 3.600 msnm.

- *Notiochelidon murina*

Suele volar en grupos grandes, muy cerca al suelo, en forma bastante desordenada y sin una dirección en particular; con frecuencia se le ve posado en los cables de electricidad. Es casi exclusivo de tierras altas y abiertas como sabanas, en alturas que varían de 2.100 a 3.500 msnm, en los montes de Santa Marta y Perijá, y los Andes de Colombia en general.

- *Troglodytes aedon*

Permanece en áreas intervenidas y en cercanías del hombre; en cualquier tipo de vegetación abierta o semiabierta y claros de extensos bosques, es frecuente en el cordón de ericáceas; su canto es muy variado y agradable al oído. Posee una amplia distribución geográfica y altitudinal que llega hasta los 3.400 msnm.

- *Turdus fuscater*

Sola o en parejas, pocas veces se le observa en grupos familiares. Es principalmente frugívora, visita árboles y arbustos, sobretodo en áreas abiertas y zonas cultivadas, entre los pastizales parece que busca insectos terrestres; es una excelente dispersora de semillas, y tiene un canto característico. Está reportada para los montes de Santa Marta y Perijá, Norte de Santander, Cundinamarca, Antioquia, Nariño y Quindío, en un rango altitudinal de 1.400-4.100 msnm.

- *Sturnella magna*

Es una especie principalmente terrestre, caminadora entre la vegetación donde es difícil de localizar hasta que se está muy cerca de ella, casi siempre se halla en parejas separados por una corta distancia entre ellos. Prefiere los pastizales que son secundarios y sabanas, donde encuentra insectos para su sustento. Están registrados hasta los 3.500 m en los Andes colombianos, Meta, valles de los ríos Magdalena y San Agustín.

- *Myioborus ornatus*

Permanece a menudo en pequeños grupos, en la periferia de los bosques y áreas arboladas. Extremadamente raro, solo se hizo un registro en el cordón de ericáceas en el mes de diciembre de 1990. Se reporta para Cundinamarca, Cauquetá, Cauca y talvés Nariño, entre los 1.800-3.400 msnm.

- *Conirostrum rufum*

Es endémico de Colombia. Usualmente permanece en grupos y en compañía de otras aves; poco común en áreas arbustivas, pero nunca en el bosque. Se mueve por entre la vegetación, de modo que es muy difícil observarlo; acostumbra alimentarse de insectos y semillas. Se registra entre los 2.650 y 3.350 msnm, en los montes de Santa Marta, Norte de Santander y zonas de Cundinamarca.

- *Diglossa cyanea*

Solitario y poco común, a veces está acompañado de otras especies de aves. Ocasionalmente es frugívoro pero más frecuente es que perfore la base de las flores de *Macleania rupestris* para robar el néctar de ellas. Por lo regular se puede observar en el cordón de ericáceas, áreas arbustivas abiertas y bosques húmedos; prefiere las ramas inferiores e internas de los arbustos; su presencia está determinada por la fenología de la floración de las plantas. Se ubica en las 3 cordilleras del país, entre 1.800 y 3.600 msnm.

- *Diglossa lafresnayii*

Su comportamiento en general es muy parecido al de la especie anterior, pero se observa con mucha más frecuencia. En ausencia de flores de *M. rupestris* visita plantas como *Befaria resinosa*, a las que también perfora la base de las flores para robar su néctar. Su rango de distribución está entre 2.000 y 3.700 m, en los Andes Orientales a latitudes de Bogotá, en la Cordillera Central en Antioquia, Caldas y Tolima, y el sur del país.

- *Anisognathus igniventris*

Se le observa en parejas o grupos, en ocasiones al lado de otras aves; es corriente encontrarlo en áreas arbustivas abiertas y en el dosel e interior de los bosques, asociado con *Synallaxis unirufa*; su dieta es principalmente frugívora. Su extensión geográfica incluye a Cundinamarca y desde Caldas hasta Nariño, en alturas de 2.400-3.400 m.

- *Hemispingus verticalis*

Es un ave bastante rara de ver, anda sola o en parejas y en pocas ocasiones acompaña a otras aves. Camina por el interior de arbustos pequeños en busca de frutos e insectos, en áreas de rastrojos cercanos a los bosques. Entre los 3.000 y 3.600 msnm, en los Andes de Cundinamarca, Nariño y Norte de Santander.

- *Catamblyrhynchus diadema*

Es difícil de observar y por lo general está acompañado de otras especies de aves. Gusta de sitios donde abunde el bambú *Chusquea* spp., en los bordes de bosques de tierras altas y áreas inundables. Se halla entre 2.100-3.300 msnm, en los montes de Santa Marta y Perijá, y zonas altas de las tres cordilleras.

- *Atlapetes pallidinucha*

Permanece en grupos familiares o parejas, por lo regular se mueve entre el follaje cercano al suelo, en los bordes de los bosques, sitios arbustivos abiertos secundarios y plantaciones de cipreses. Es muy curioso, llega hasta los campamentos humanos y se alimenta de los desechos dejados por éstos, aunque normalmente consume frutos de tipo bayas. Su rango está entre 2.400 y 3.600 m, en los Andes de Cundinamarca, Antioquia y Nariño.

- *Carduelis spinescens*

Es usual verlo en grupos que recorren los bordes abiertos de los bosques y en el páramo, donde se alimenta de aquenios de *Espeletia* spp. Son muy ruidosos y es muy característico el sonido que emiten. Cubren alturas entre 1.800 y 3.700 msnm y está en zonas de Santa Marta y Perijá, Cauca, Putumayo, Valle, Antioquia, Caldas, Tolima y Nariño.

- *Catamenia inornata*

Es la especie más común que consume semillas en tierras altas, aunque no es fácil observarla; usualmente permanece en grupos, pero forman parejas durante la reproducción; se alimentan en suelos de áreas abiertas arbustivas y pastizales. Entre 2.800-3.800 msnm, en los Andes de Norte de Santander y desde Caldas hasta Nariño.

- *Zonotrichia capensis*

Una de las aves más abundantes en la Sabana de Bogotá, permanece en pequeños grupos. Prefiere zonas de cultivo y sitios abiertos de vegetación baja donde busca semillas e insectos del suelo. Construye nidos redondos escondidos en la hierba y arbustos, pone \pm 3 huevos de color verdeazulado con manchas marrones. Se ha reportado entre 1.000 y 3.700 msnm, en la Serranía de Macuira, montes de Santa Marta y del Perijá, Serranía de La Macarena, Guainfa, Vaupés y Andes colombianos.

CONCLUSIONES

El avifauna del Páramo El Granizo está compuesto de 40 especies que pertenecen a 23 familias y 12 órdenes, de las cuales 2 son migratorias reconocidas (*Coccyzus americanus* y *Myiodynastes luteiventris*) y 2 son endémicas de nuestro país (*Synallaxis cf. subpudica* y *Conirostrum rufum*). Entre las restantes, 20 son difíciles de observar.

La diversidad de ésta avifauna está influenciada, entre otros factores, por los diferentes tipos de vegetación (nativos y artificiales) que se encuentran en la zona.

Varias de las especies reportadas en éste trabajo amplían sus rangos de distribución altitudinal y geográfica que hasta el momento tenían registrado en la literatura.

AGRADECIMIENTOS

A los biólogos Myriam L. Hernández C., L. Germán Gómez B., H. Rafael Gutiérrez D. y L. Marcela Navarrete P., por su compañía y efectiva colaboración en el trabajo de campo; también a Mauricio Aguilar P. y F. Gary Stiles por el material fotográfico aportado a este trabajo. Una expresión de reconocimiento al "Grupo de Páramo" por su apoyo y al Dr. Luis E. Mora-Osejo. por sus

enseñanzas sobre éste interesante ecosistema y, junto con el Dr. Helmut Sturm, por el sostenimiento económico prestado al presente trabajo.

BIBLIOGRAFIA

- ARENAS S., H. 1988. Producción y descomposición de hojarasca en un bosque nativo y un bosque de eucaliptos en la región de Monserrate, Colombia. Tesis Biología Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá.
- DUKE, A. D. 1968. Bird dietary. Battelle Memorial Institute, Columbus Laboratories. Manuscrito no publicado. 139 pp.
- ECHEVERRY, R., *et al.* 1982. Plan de ordenación de las cuencas hidrográficas de los ríos San Francisco y San Cristóbal. Informe técnico DELSA Ltda. Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá, Pág. 75-79.
- GARCIA, M. R. 1987. La edafofauna del bosque altoandino en una región de Monserrate. Tesis Biología Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá.
- HILTY, S. L. & W. L. BROWN. 1986. A field guide to the birds of Colombia. Princeton Univ. Press, USA. 830 pp.
- OLIVARES, A. 1969. Aves de Cundinamarca. Dirección de Divulgación Cultural, publicaciones Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá. 425 pp.
- PHELPS, W. H. & R. M. De SCHAUENSEE. 1979. Una gufa de las aves de Venezuela. Gráficas Ermitaño, Caracas, Venezuela. 484 pp.
- RODRIGUEZ M., J. V. 1982. Aves del Parque Nacional Natural Los Katíos. Proyecto ICA-INDE-RENA-USDA. 328 pp.
- SERNA D., M. A. & A. MADRIGAL C. 1988. Inventario preliminar de la avifauna de la zona forestal de Monterrubio (Magdalena). Actualidades Biológicas 17 (64): 58-98.
- ZERDA O., E. & P. RODRIGUEZ T. 1986. Composición y estructura de la avifauna del Jardín Botánico "José Celestino Mutis" Bogotá, Colombia. Pérez-Arbelaez 1 (2): 145-164.

Interacciones entre colibríes y las ericáceas *Macleania rupestris* y *Befaria resinosa* en un páramo de Colombia

Mijael Brand Prada*

RESUMEN

Macleania rupestris y *Befaria resinosa* son especies dominantes en el cordón de ericáceas del Páramo El Granizo (Cundinamarca, Colombia), las cuales presentan diferencias con respecto a la variedad y frecuencia de especies de colibríes que las visitan.

Macleania rupestris y *Befaria resinosa* exhiben estrategias de fenología de floración similares, aunque con picos asincrónicos de producción de flores. Cada especie presenta un patrón característico de secreción de néctar que implica mecanismos de exclusión de organismos no polinizadores.

La actividad de colibríes alrededor de las plantas de *Macleania rupestris* depende de la densidad de flores disponibles, mientras que para *Befaria resinosa*, además de lo anterior, influyen la posición y orientación de las flores. En cuanto a sistemas de polinización, la primera especie es completamente ornitófila; en la segunda se evidencian varias formas de fecundación.

INTRODUCCION

Las ericáceas, grupo abundante en zonas de páramo, presentan una amplia variedad de síndromes de polinización, entre los cuales se destaca la ornitofilia. Los organismos que intervienen en la polinización (aves nectarívoras, sobre todo

* Biólogo, Universidad Nacional de Colombia. AA 21376, Santafé de Bogotá D.C., Colombia

colibríes), están así mismo bien representados en las áreas paramunas, donde contribuyen a la polinización de las flores mientras buscan alimento.

Varios autores (citados por AYALA, 1985) afirman que los principales factores que determinan la selección de alimento por parte de los colibríes son: hábitat y estratificación de la vegetación (STILES y WOLF, 1970; FEINSINGER y COLWELL, 1978); distribución espacial y las características de las flores (FEINSINGER y COLWELL, 1978; FEINSINGER *et al.*, 1979); morfología del pico del ave (STILES, 1978); tamaño del cuerpo, dominancia interespecífica y abundancia relativa de los competidores; disco de sustentación del ala (cociente entre el peso del cuerpo y un círculo cuyo diámetro es la envergadura del ave), y la energía que se requiere para la sustentación en el aire (WOLF *et al.*, 1976).

Macleania rupestris y *Befaria resinosa* son especies pertenecientes a subfamilias distintas de ericáceas que difieren en su morfología floral, variedad de colibríes que las visitan y frecuencia con que tales visitas son realizadas. Con este trabajo se pretendió determinar algunos de los factores que influyen sobre la preferencia de los colibríes hacia una u otra de las dos especies consideradas, en relación con la oferta del recurso ofrecido (en términos de cantidad, concentración de néctar y ritmo diario de secreción).

DESCRIPCION DE LAS ESPECIES VEGETALES DE INTERES

Macleania rupestris (uva camarona, uvito de monte) pertenece a la subfamilia Vaccinioideae, tribu Thibaudieae; es un arbusto cuya altura oscila entre 1.5 y 4 m; posee inflorescencias terminales, con flores de ovario ínfero; frutos comestibles tipo baya de color morado en su madurez, semillas pequeñas y en gran número; propagación vegetativa por rizomas. AMAYA y RINCÓN (1989) recomiendan su uso como cerca viva en zonas erosionadas y para iniciar la recuperación de la vegetación en áreas frías.

Befaria resinosa (pegamosco, angucho) pertenece a la subfamilia Rhododendroideae, tribu Befarieae; puede crecer hasta 5 m; tiene inflorescencias terminales que normalmente contienen menos de 10 flores protoginas de ovario súpero; frutos en cápsulas que encierran 6 ó 7 semillas secas, cuando alcanzan su madurez se abren las valvas y liberan las semillas carentes de otros mecanismos de dispersión. Al igual que *Macleania rupestris*, presenta propagación vegetativa por rizomas.

VEGETACION DEL AREA DE ESTUDIO

En el "cordón de ericáceas" se combinan elementos del bosque altoandino y del páramo subyacentes, por lo que se considera una franja de transición entre éstos; además posee especies vegetales exclusivas. Lo anterior determina que sea un sistema con una gran variedad de atractivos alimenticios para muchos animales.

Entre las especies características del cordón de ericáceas se encuentran *Bucquetia glutinosa*, *Miconia ligustrina* (Melastomataceae), *Clethra fimbriata* (Cle-

thraceae), *Macrocarpea glabra* (Gentianaceae), *Senecio* spp. (Compositae), *Vaccinium floribundum*, *Pernettya prostrata*, *Gaylussacia buxifolia*, *Gaultheria anastomosans*, *Macleania rupestris*, *Befaria resinosa* (Ericaceae); las dos últimas son especies dominantes, con una amplia distribución y cobertura.

METODOLOGIA

Se demarcó un transecto de 230 m de longitud en el sentido NO-SW (transecto A), a lo largo del cual se escogieron parejas de plantas de *Macleania rupestris* y *Befaria resinosa* situadas lo más cerca posible; la distancia mínima entre los pares fue de 15 m; en cada planta se eligieron 4 ramas en las que quincenalmente se registró el número de flores presentes.

En otro transecto (no lineal) de 420 m de longitud y 10 m de ancho (transecto B) se registró mensualmente el número de plantas de *Macleania rupestris* y *Befaria resinosa* en floración y la cantidad de flores que se encontraba en cada una de estas plantas.

Para la medición del néctar producido por las dos especies se aplicó la metodología propuesta por ESCOBAR y GIRÓN (1982), utilizando botones florales de cada especie en plantas distintas. Para *Befaria resinosa* se hicieron muestreos adicionales, escogiendo flores abiertas que se cubrieron luego de extraer el néctar "inicial". Las mediciones se realizaron a las 6, 10, 14 y 18 horas; los muestreos extras de un día en *Befaria resinosa* fueron hechos entre las 11 y 16 h (a intervalos de 3 horas). La cantidad de néctar se determinó con ayuda de micropipetas graduadas de vidrio de diferentes capacidades (5, 10 y 20 µL), y el porcentaje de azúcar por medio de un refractómetro de bolsillo Bausch & Lomb con rango de 0-60 %² y termómetro de compensación.

Las observaciones directas de la actividad de los colibríes fueron realizadas con ayuda de binoculares de 7x35 y en horario de 6 a.m. a 6 p.m., con períodos de 2 h de observación y 0.5 h de descanso (90 horas en total por cada especie), siguiendo la metodología utilizada por MURCIA (1983).

Para tener una idea de la ocurrencia de autofecundación en las flores de *Macleania rupestris* y *Befaria resinosa*, se marcaron 60 botones florales de cada especie (30 cubiertos con bolsitas de tela y 30 marcados en la base con cinta plástica de color) para observar cuántos de éstos producían frutos al cabo de 3 meses, según método sugerido por ESCOBAR y GIRÓN (1982).

El valor calórico del néctar (vcal, en unidades de calorías) se calculó mediante el siguiente producto:

$$vcal = V \times C \times K$$

V: volúmen de néctar secretado en cada intervalo (µL)

C: concentración molar de azúcares (M)

K: 1.35 Cal/µL (Wolf *et al.*, 1976).

² g de soluto/g de solución: es una medida equivalente a Brix y molalidad (equivalentes de sucrosa); también puede convertirse a molaridad teniendo en cuenta la relación IM=28.7%.

RESULTADOS

ORIENTACION Y DISPOSICION DE LAS FLORES

Macleania rupestris presenta flores tubulares rojas (algunas veces con ápices blanco amarillentos cuando jóvenes), gamopétalas, muy juntas y péndulas durante la antesis. Las flores de *Befaria resinosa* son de corola dialipétala, tubulares, agrupadas y erectas durante la antesis, antes de la caída de la corola; el color varía entre el rojo y el rosado. Las principales medidas morfométricas se registran en la Tabla 1. Ninguna de estas flores se cierra durante la noche y permanecen abiertas durante 6 días aproximadamente.

Tabla No. 1. Medidas de las flores de *Macleania rupestris* y *Befaria resinosa* (n=30)

	Long total (mm)	Long efect (mm)	Long b-a (mm)
<i>Macleania rupestris</i>	23.4 ± 2.3	18.3 ± 1.8	7.1 ± 1.4
<i>Befaria resinosa</i>	39.8 ± 1.5	35.8 ± 1.9	-11 ± 3.7 *

Long total: longitud desde la base del cáliz hasta la boca
 Long efect: longitud desde el nectario
 Long b-a: longitud desde las anteras hasta la boca
 * las anteras están por fuera de la corola

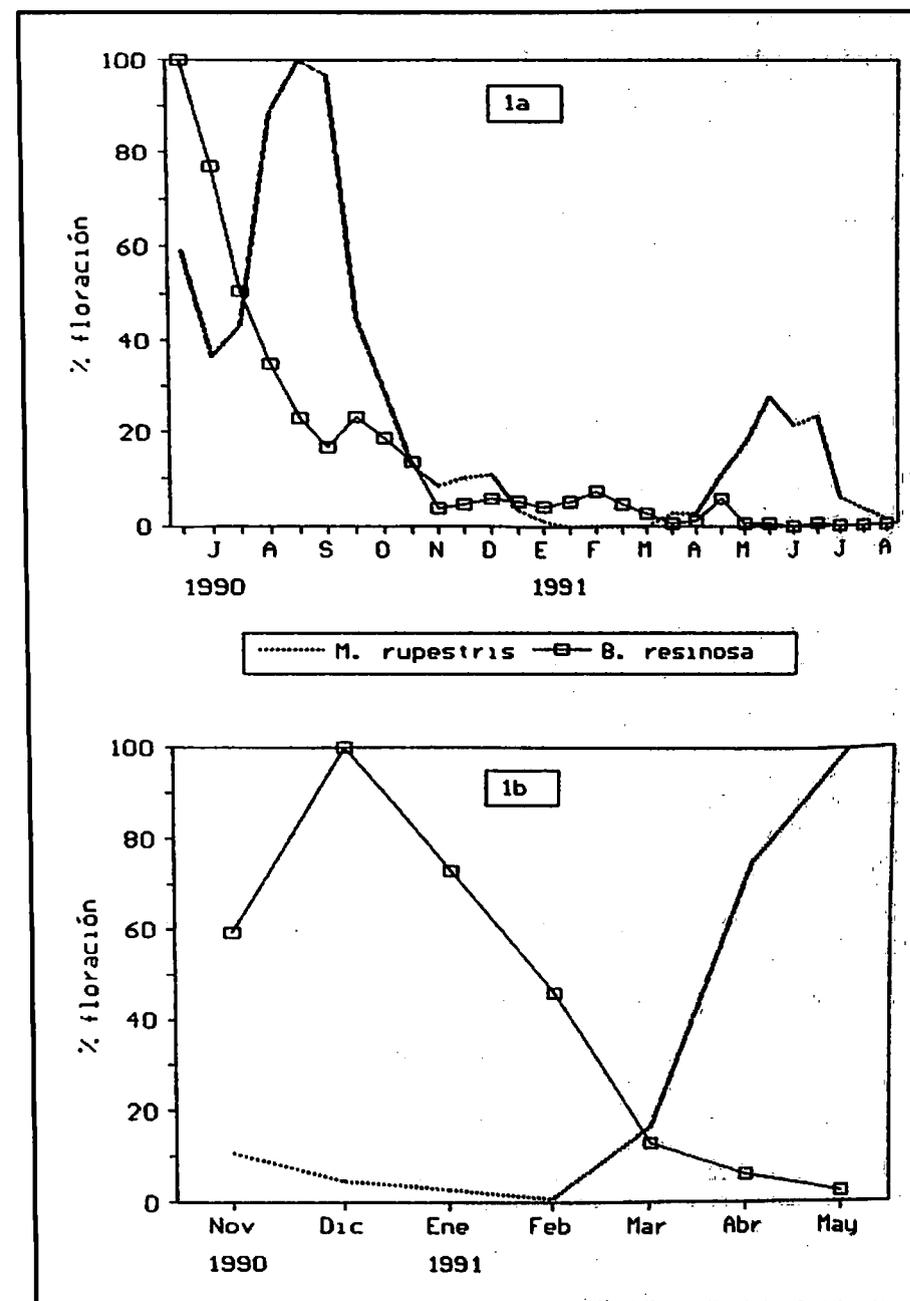
Macleania rupestris tiene flores con corola de paredes gruesas y succulentas; anteras largas y delgadas con dehiscencia poricida, muy rígidas y rodean al pistilo. En *Befaria resinosa* las corolas son delgadas y pegajosas en la superficie exterior, siendo frecuente encontrar insectos adheridos a ellas; filamentos separados entre sí, anteras pequeñas con dos sacos polínicos cada una y dehiscencia longitudinal.

FENOLOGIA

Macleania rupestris presentó un pico de floración abundante entre agosto y septiembre de 1990 y un segundo pico menos fuerte entre mayo y junio de 1991; *Befaria resinosa* floreció fuertemente durante junio y julio de 1990, a partir de entonces hubo poca floración (Figura 1a).

En el transecto B (Figura 1b) se apreció más claramente el período de transición en la producción de flores de las dos especies: la época de menor floración de *Macleania rupestris* ocurrió en Febrero; *Befaria resinosa* tuvo un pico máximo en diciembre y a partir de entonces disminuye su producción floral. Este transecto reflejó con mayor fidelidad la fenología de las especies en la zona.

El color de las flores de *Befaria resinosa* varía con el estadio de floración, al cual se asocia la abundancia de resina de las corolas: durante la producción



1a. En el transecto A (registros durante 1 año, n=10)

1b. En el transecto B (registros durante 7 meses)

Figura No. 1. Fenología de la floración de *Macleania rupestris* y *Befaria resinosa*

masiva de flores domina el color rosado y los pétalos no son muy pegajosos, mientras que en el período de mínima producción floral la mayoría de las flores son rojas y de pétalos muy viscosos. En *Macleania rupestris* las variaciones del color dependen más de la edad de las flores.

PRODUCCION DE NECTAR POR DIA

En la Figura 2a se muestra la cantidad de néctar producido por *Macleania rupestris* durante el tiempo en que sus flores están abiertas y disponibles para los colibríes. En los seis primeros días se aprecia una curva normal de producción, con un máximo de secreción en el tercer día de apertura del botón floral; la concentración oscila alrededor de 17 %. Este fenómeno se encuentra asociado con la edad de las flores.

A partir del día 7 las flores pierden sus corolas pero algunas pueden continuar la secreción de néctar en forma irregular. En general, estas fluctuaciones son atribuidas a la influencia de factores climáticos (viento y temperatura principalmente), que actúan sobre los nectarios despojados de sus corolas e inducen la rápida evaporación de agua del néctar.

En *Befaria resinosa* se dificulta el trabajo con las flores por su débil sujetamiento a las ramas que las sostienen. Cuando se manipulan, sus corolas pegajosas se adhieren a los dedos y casi siempre se desprenden de la planta; el muestreo se complica porque las flores que quedan en su sitio sufren daños en la base de los filamentos, junto al nectario, por la introducción constante del capilar.

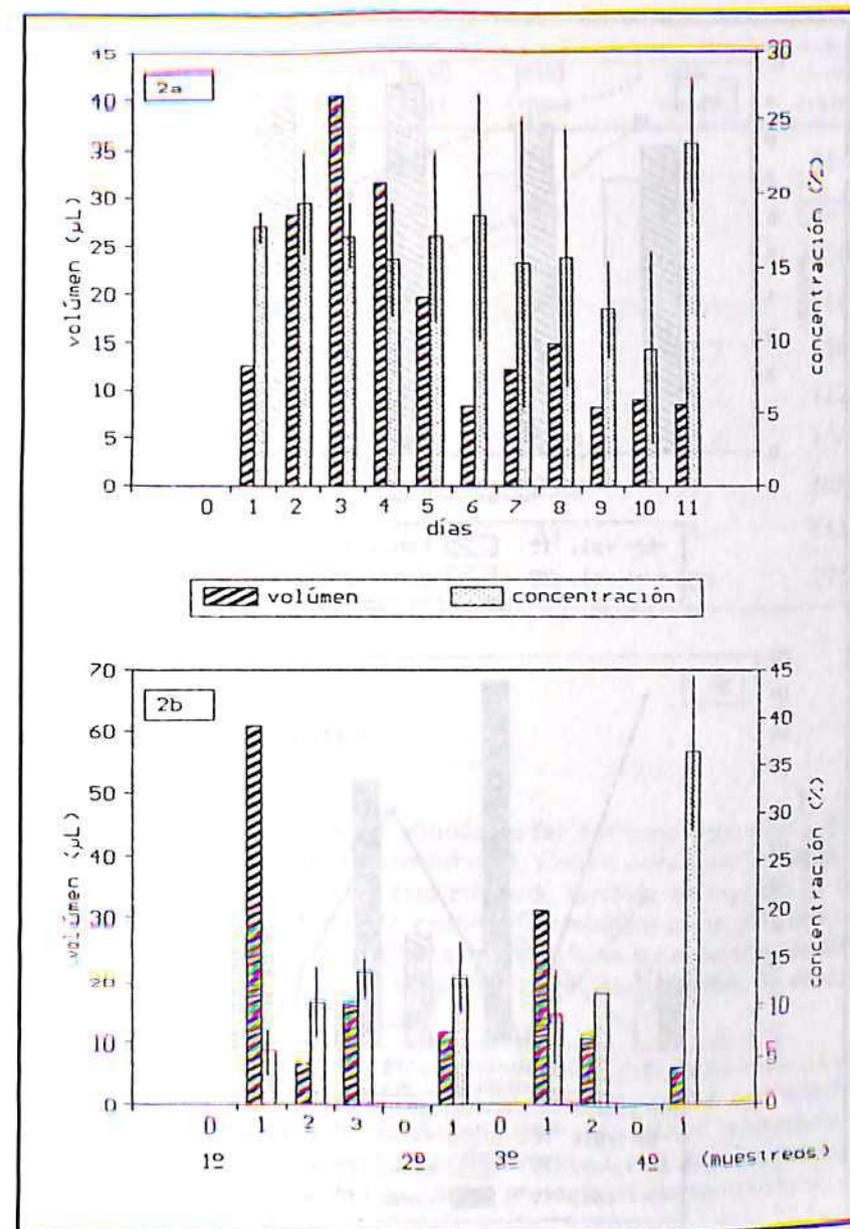
Parece que por la disposición espacial erecta de las flores, el néctar de *Befaria resinosa* es frecuentemente diluido o lavado por las lloviznas del sector; sin embargo el resultado de los muestreos de un día (2° y 4°), en los cuales no llovió, sugiere que en *Befaria resinosa* la cantidad y calidad de néctar varía con la fenología: en épocas de máxima floración los volúmenes son altos y las concentraciones bajas, mientras que en los períodos de mínima floración sucede lo contrario (Figura 2b).

PRODUCCION DE NECTAR POR HORA

Durante el transcurso del día el volumen de néctar producido por las flores de *Macleania rupestris* decrece, mientras que la concentración aumenta progresivamente (Figura 3a). Para *Befaria resinosa* se sugiere que ocurre producción bimodal (Figura 3b), la secreción solo se presenta en algunas horas de la mañana y de la tarde; en el resto del día no hay producción o es muy escasa; a las 18 horas cesa completamente la secreción de néctar.

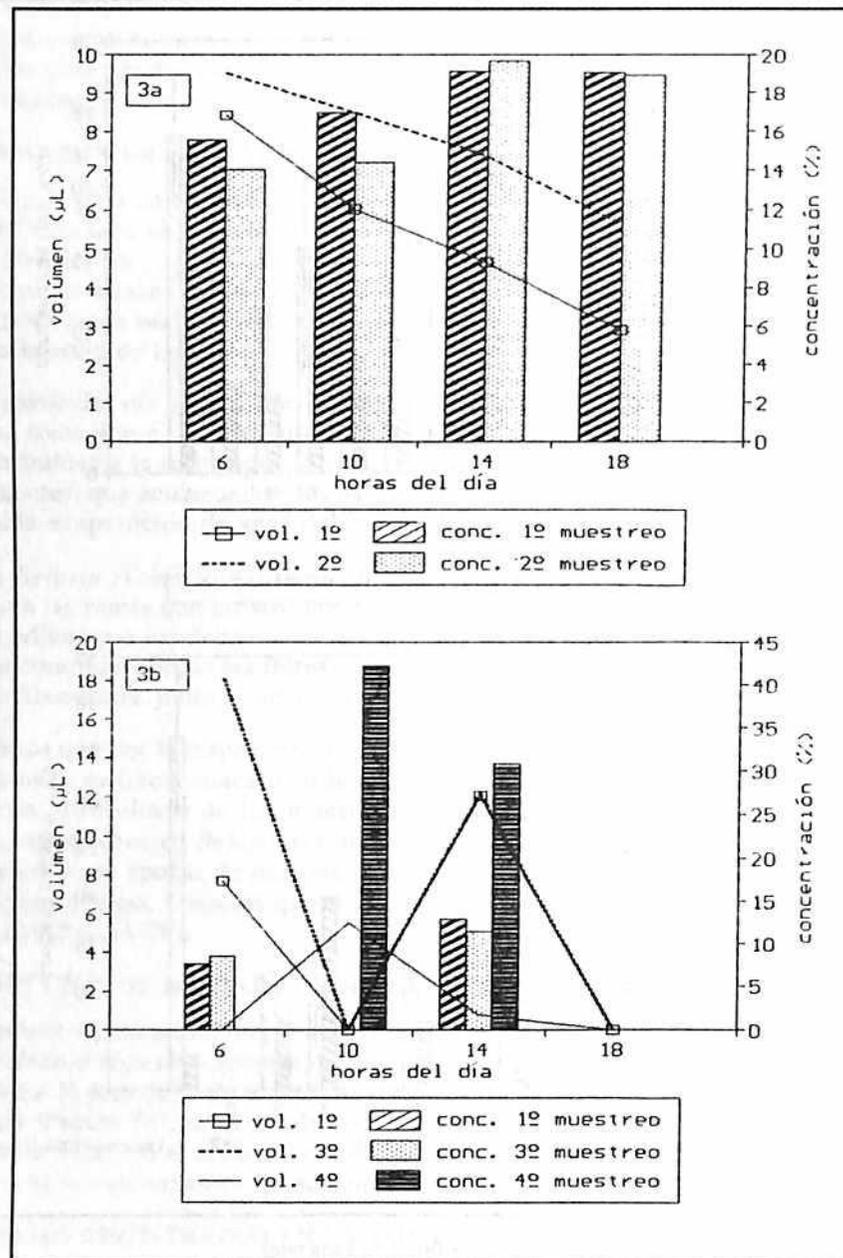
COLIBRIES REGISTRADOS EN LA ZONA

Se registraron 9 especies de colibríes en el área de estudio, cuyas principales medidas, para los dos sexos, se resumen en la Tabla 2. Las especies pueden ser separadas de acuerdo con la longitud de los picos, parámetro que ayuda también a identificar las preferencias alimenticias de los colibríes, cuando se compara con la longitud efectiva de las flores (ver Tabla 1).



2a. En *Macleania rupestris* (2 muestreos, 15 flores en cada uno)
2b. En *Befaria resinosa* se hicieron 4 muestreos: el 1° y el 3° corresponden a los realizados simultáneamente con *Macleania rupestris* (9 y 4 flores respectivamente); el 2° y el 4° se hicieron durante 1 día cada uno (7 y 11 flores respectivamente).

Figura No. 2. Volumen producido y promedio de la concentración del néctar en 12 horas diarias de secreción



3a. En *Macleania rupestris*
3b. En *Befaria resinosa*

Figura No. 3. Promedios de producción y concentración del néctar durante las horas de muestreo.

Tabla No. 2. Medidas de los colibríes del Páramo El Granizo

	peso (g)	pico (mm)	ala (mm)	l. tot (mm)
<i>Oxygogon guerinii</i>	ND	8	68	114
<i>Lesbia victoriae</i>	5.2	14	60	222.5 ♂ 150 ♀
<i>Metallura tyrianthina</i>	3.3	13	56	114
<i>Chalcostigma heteropogon</i>	6.6	17	67.7	110
<i>Eriocnemis cupreovertris</i>	6	19	59	112
<i>E. vestitus</i>	4.8	19.4	59.4	100.6
<i>Colibri coruscans</i>	8.8	23.8	77	129.3
<i>Coeligena helianthea</i>	7.1	33	73	112
<i>Pterophanes cyanopterus</i>	ND	31	109	175

pico: cúlmen expuesto
l. tot: longitud total del ave
ND: dato no disponible

ACTIVIDAD DE COLIBRIES

Sobre *Macleania rupestris*:

Durante los meses de floración abundante fue corriente encontrar a *Eriocnemis vestitus* y *E. cupreovertris* (territoriales), *Colibri coruscans* y *Lesbia victoriae* (intrusos) libando flores de ésta ericácea; también se registró el mielero *Diglossa lafresnayii* y el azulejo *D. cyanea* (Coerebidae) como ladrones de néctar. Las interacciones, que se dieron en la mayoría de las ocasiones de *Eriocnemis* spp. hacia las otras especies, consistieron en persecuciones de desalojo de los territorios.

En la época de mínima producción de flores éstas aves se observaron esporádicamente en la zona y la territorialidad desapareció; se vió con relativa frecuencia a *E. vestitus*, *Chalcostigma heteropogon* y *Metallura tyrianthina*, aprovechando las flores que aún producían algunas plantas de *Macleania rupestris*, *Clethra fimbriata* y *Cavendishia* sp.; no se presentaron interacciones de ningún tipo entre estos colibríes.

E. vestitus es el colibrí que con mayor frecuencia visita a las flores de *Macleania rupestris*; el mayor número de visitas ocurre hacia las 14 horas (Tabla 3); le sigue en importancia *E. cupreovertris*, muy activo en horas de la mañana y la tarde, aparentemente ajusta sus movimientos al patrón general de secreción. El ruteador *Colibri coruscans* obtiene el máximo provecho de las flores en horas de la mañana, no se ve con facilidad durante la tarde, seguramente porque

realiza visitas en otras áreas. Todos los colibríes permanecieron alrededor de 1 segundo con el pico dentro de cada una de las flores que libaron.

Tabla No. 3. Actividad de colibríes en flores de *Macleania rupestris* (sept, nov, dic 1990)

	Intervalos de tiempo (horas)		
	6-10	10-14	14-18
TIEMPO DE VISITAS (min):			
<i>Colibri coruscans</i>	0.5	1.4	0.9
<i>Eriocnemis cupreovertris</i>	4.2	0	1.9
<i>Eriocnemis vestitus</i>	1.5	3.4	1.5
no identificado	0.3	0.2	0
VISITAS REALIZADAS:			
<i>Colibri coruscans</i>	2	7	3
<i>Eriocnemis cupreovertris</i>	7	0	6
<i>Eriocnemis vestitus</i>	2	14	6
no identificado	1	3	1
NUMERO DE FLORES VISITADAS:			
<i>Colibri coruscans</i>	11	10	0
<i>Eriocnemis cupreovertris</i>	10	0	5
<i>Eriocnemis vestitus</i>	18	71	20
no identificado	0	5	1

En la Tabla No. 4 se anotan los valores de los X^2 de contingencia encontrados para la actividad de cada uno de los colibríes (número de flores visitadas), de acuerdo con cada parámetro del néctar.

Tabla No. 4. Resultados de las pruebas de X^2 (2x3; 2 gl) en *Macleania rupestris*

	<i>Colibri coruscans</i>	<i>Eriocnemis cupreovertris</i>	<i>Eriocnemis vestitus</i>
VOLUMEN DE NECTAR:			
1 muestreo	10.34**	5.15 NS	103.06**
2 muestreo	15.83**	10.95**	68.04**
CONCENTRACION:			
1 muestreo	13.45**	8.15*	47.32**
2 muestreo	13.45**	11.65**	47.45**
VALOR CALORICO:			
1 muestreo	10.34**	5.15 NS	95.59**
2 muestreo	17.12**	17.93**	74.52**

NS: no significativo
*: significativo al 5%
**: significativo al 1%

Casi todos los resultados contradicen la hipótesis nula de independencia entre la secreción de néctar y la actividad de los colibríes. Así mismo, es evidente que esta actividad depende del valor calórico que obtienen del néctar y no del volumen o la concentración de azúcares.

Sobre *Befaria resinosa*:

En el período de mínima floración no se registraron visitas de aves a plantas de esta especie. A partir de noviembre fue más conspicuo *Pterophanes cyanopterus*, aunque no era abundante; en cada evento mantuvo su recorrido por el área, libando flores bien desarrolladas; no presentó interacciones con otras aves.

Durante su máxima floración, *Befaria resinosa* fue visitada además por *E. vestitus* y, una que otra vez, por *E. cupreovertris*, los cuales actuaron como ladrones de néctar aprovechando los agujeros efectuados en la base de la corola por *Diglossa lafresnayii*.

La Tabla 5 muestra la actividad de los colibríes sobre las flores de *Befaria resinosa*. Se aprecia el poco número de visitas realizadas, siendo *P. cyanopterus* el más constante con visitas durante casi todo el día, y con un bajo número de flores libadas. Como ocurre con *Macleania rupestris*, el tiempo que un colibrí mantiene su pico dentro de una flor es de 1 segundo más o menos. A las 18 horas ya no hay actividad sobre las plantas.

Tabla No. 5. Actividad de colibríes en flores de *Befaria resinosa* (Sept, Nov, Dic 1990)

	Intervalos de tiempo (horas)		
	6-10	10-14	14-18
TIEMPO DE VISITAS (seg):			
<i>Eriocnemis cupreovertris</i>	2	0	6
<i>Eriocnemis vestitus</i>	0	2	0
<i>Pterophanes cyanopterus</i>	4	4	2+
VISITAS REALIZADAS:			
<i>Eriocnemis cupreovertris</i>	1	0	1
<i>Eriocnemis vestitus</i>	0	1	0
<i>Pterophanes cyanopterus</i>	1	1	1+
NUMERO DE FLORES VISITADAS:			
<i>Eriocnemis cupreovertris</i>	3	0	5
<i>Eriocnemis vestitus</i>	0	2	0
<i>Pterophanes cyanopterus</i>	2	4	0+

+: el ave solo se acercó a las flores y se alejó

El número insuficiente de datos de producción de néctar y movimientos de los colibríes, impiden la realización de una prueba estadística que muestre si hay alguna relación entre estas variables.

PRODUCCION DE FRUTOS

Alrededor del 90 % de las flores descubiertas de *Macleania rupestris* desarrollaron frutos, mientras que ninguna de las cubiertas fructificó después de 3 meses de iniciada la prueba (Tabla 6). *Macleania rupestris* es una especie auto-incompatible, dependiente de los polinizadores para su fecundación.

En *Befaria resinosa* no se encontraron diferencias estadísticas importantes entre los dos grupos de flores usados para la prueba ($X^2=0.33$, $0.9 > P > 0.5$, 1 gl; tabla 6), lo cual sugiere la existencia de autofecundación. Sin embargo, la condición proterogónica de las flores pone de manifiesto un posible mecanismo de partenocarpia. La producción de frutos de los botones descubiertos puede ocurrir por polinización anemófila y ornitófila.

Tabla No. 6. Cantidad de frutos producidos por botones florales marcados de *Macleania rupestris* y *Befaria resinosa* (dic 1990-mar 1991)

	<i>M. rupestris</i>	<i>B. resinosa</i>
DESCUBIERTAS:		
Desarrollaron frutos	28	11
No desarrollaron	2	15
CUBIERTAS:		
Desarrollaron frutos	0	8
No desarrollaron	30	18

DISCUSION

La presencia de la mayoría de las especies de colibríes en la zona de estudio está regulada por el estado fenológico de *Macleania rupestris*, a pesar de que otras plantas también se hallen florecidas. En el cordón de ericáceas del Páramo El Granizo no existen especies con flores semejantes entre sí que posean picos de floración sucesivos y aseguren la presencia permanente de los colibríes como polinizadores, contrario a lo reportado por TOLEDO (1975), FEINSINGER (1976) y STILES (1978, 1979) para zonas de Centroamérica.

El comportamiento de la secreción horaria de néctar en *Macleania rupestris* se aproxima al patrón de producción de otras especies con longitudes de corola semejantes (LYON y CHADEK, 1971; HEINRICH y RAVEN, 1972; CARPENTER, 1983) y sirve para evitar el robo de néctar por parte de organismos pequeños como las abejas, que no polinizan o que son ineficientes polinizadores de las flores de ésta especie.

La abundancia de *Eriocnemis vestitus* en la temporada de floración mínima de *Macleania rupestris* sugiere que es el colibrí mejor adaptado a las condiciones del área de estudio, cambiando su hábito territorial por el de generalista y parásito sobre las flores de *Befaria resinosa*, según las estrategias de forrajeo propuestas por FEINSINGER y COLWELL (1978). Por otra parte, la aparición de *Metallura tyrianthina* y *Chalcostigma heteropogon* en esta misma época puede ser causada por la disminución de la competencia entre los chupaflores por los recursos que aún estén disponibles, pues la densidad de la población de estas aves es baja.

El patrón de producción de néctar en *Befaria resinosa* tiende a presentar un comportamiento diario bimodal, es decir, la producción se hace solo durante determinadas horas en las mañanas y en las tardes, períodos a los cuales se ajusta la actividad de los colibríes; lo anterior constituye otra estrategia para especificar aún más al polinizador que visita las flores y restringir las aves generalistas (CARPENTER, 1983).

Befaria resinosa es visitada por colibríes de pico corto (particularmente *E. vestitus*) cuando se halla en floración máxima y escasean las flores de *Macleania rupestris*; sin embargo, las flores visitadas son las que están perforadas en la base de la corola para así poder robar el néctar.

En época de mínima floración, *Befaria resinosa* produce néctar con alta concentración de azúcares, lo cual sumado a la forma y tamaño de las flores y a la viscosidad de la resina de las corolas, crea condiciones favorables para que ocurran visitas ocasionales de colibríes polinizadores. En este caso, dichas condiciones persiguen orientar adecuadamente el pico del colibrí para colocar en un sitio especial de su cabeza la carga de polen, y reducir la posibilidad de mezcla si el polinizador liba en las flores de otra especie (STILES, 1981; FENSTER, 1991).

Las lluvias juegan un papel importante en la llegada de los colibríes a *Befaria resinosa*, ya que la disposición erecta de las flores hace que el néctar secretado sea diluido o lavado cuando la corola presenta perforaciones. Además, la baja cantidad de flores disponibles durante la floración mínima hace que la calidad del recurso ofrecido no llene los requerimientos energéticos de los polinizadores, quienes deben buscar especies alternativas para su alimentación.

LINHART y FEINSINGER (1980) propusieron los términos "generalistas" y "especialistas" para las plantas que son visitadas por animales, de acuerdo a la variedad de polinizadores que llegan a ellas. Las flores generalistas con frecuencia aparecen agrupadas, mientras que las especialistas tienden a estar dispersas; en relación con las aves, el primer grupo atrae colibríes de pico corto y, el segundo, colibríes de pico largo y a menudo con forma curvada (HEINRICH y RAVEN, 1972; BOLTEN y FEINSINGER, 1978). *Macleania rupestris* y *Befaria resinosa* son ejemplos para el primer y segundo caso, respectivamente.

Como hipótesis, se plantea que las flores de *Befaria resinosa* presentan sucesivamente dos tipos de heterogamia para lograr la variabilidad genética en las semillas:

1. Durante el período de antesis y justo antes del desprendimiento de la corola, la flor se halla en posición erecta, hay maduración del gineceo, alargamiento de los filamentos y producción de néctar; lo anterior se ajusta al síndrome de ornitofilia,
2. Luego del desprendimiento de la corola hay maduración de los estambres exsertos de los pétalos y apertura de los sacos polínicos, la corola y los estambres quedan suspendidos (en posición péndula) y sostenidos por el estilo del gineceo, movidos libremente por el viento; esta disposición corresponde a un patrón de anemofilia.

CONCLUSIONES

Macleania rupestris es la principal fuente de alimento para la mayoría de las especies de colibríes en la zona del Páramo El Granizo; la estructura y dinámica de este gremio está temporalmente definida y sujeta a la producción de flores de esta planta. *Befaria resinosa* es considerada especialista, ya que solo es visitada por una especie de colibrí; también produce semillas sin intervención de polinizadores, y al parecer, la anemocoria es un mecanismo adicional de fecundación cruzada.

Las diferencias en la variedad de colibríes que visitan a *Macleania rupestris* y *Befaria resinosa*, y la frecuencia de tales visitas, se debe principalmente a la fenología de floración de ambas especies; a la orientación, disposición y disponibilidad de las flores; a la cantidad (volumen) y calidad (concentración de azúcares) del néctar producido.

AGRADECIMIENTOS

El autor expresa sus agradecimientos a los directores del Programa Estudios Ecológicos del Páramo y del Bosque Altoandino, doctores Luis Eduardo Mora Osejo (Universidad Nacional de Colombia) y Helmut Sturm (Universidad de Hildesheim, Alemania), dentro del cual se realizó el presente trabajo como requisito para optar al título de Biólogo así como al Dr. A. F. Gary Stiles por la orientación durante la ejecución del proyecto.

BIBLIOGRAFIA

- AMAYA R., N. & H. RINCON. 1989. Contribución al estudio de la uva camarona (*Macleania rupestris* HBK) y su posible utilización en la industria alimentaria. Tesis Química Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá.
- AYALA R., A. V. 1985. Observaciones sobre las interacciones entre el colibrí *Thalurania furcata colombica* y las flores que le sirven de fuente de alimento en un bosque subandino. Tesis Biología Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá.
- BOLTEN, A. B. & P. FEINSINGER. 1978. Why do hummingbird flowers secrete dilute nectar? *Biotropica* 10 (4): 307-309.
- BROWN J. H. & W. A. CALDER & A. KODRIC-BROWN. 1978. Correlates and consequences of body size in nectar-feeding birds. *Amer. Zool.* 18: 687-700.

- CARPENTER, F. L. 1983. Pollination energetics in avian communities: simple concepts and complex realities. In: JONES, C. E. & R. J. LITTLE (Eds.). *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Cap. 10: 215-234.
- ESCOBAR, L. de & M. GIRON. 1982. Biología de la reproducción en las plantas superiores. *Actualidades Biológicas* 11 (41): 78-85.
- FEINSINGER, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecol. Monog.* 46: 257-291.
- FEINSINGER, P. & R. K. COLWELL. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *Amer. Zool.* 18: 779-795.
- FEINSINGER, P. & J. TERBORGH & S. B. CHAPLIN. 1979. Elevation and the morphology, flight energetics and foraging ecology of tropical hummingbirds. *Am. Nat.* 113: 481-497.
- FENSTER, Ch. B. 1991. Selection on floral morphology by hummingbirds. *Biotropica* 23 (1): 98-101.
- HEINRICH, B. & P. H. RAVEN. 1972. Energetics and pollination ecology. *Science* 176: 597-602.
- LINHART, Y. B. & P. FEINSINGER. 1980. Plant-hummingbird interactions: effects of island size and degree of specialization on pollination. *Journal of Ecology* 68: 745-760.
- LYON, D. L. & C. CHADEK. 1971. Exploitation of nectar resources by hummingbirds, bees (*Bombus*), and *Diglossa baritula* and its role in the evolution of *Penstemon kunthii*. *The Condor* 73: 246-248.
- MELAMPY, M. N. 1985. Flowering phenology, pollen flow and fruit production in *Befaria resinosa*, an andean shrub. Manuscrito.
- MURCIA, C. 1983. Estructura y dinámica del gremio de colibríes (AVES : TROCHILIDAE) en un bosque andino. Tesis Biología Universidad del Valle, Cali.
- STILES, G. 1978. Ecological and evolutionary implications of birds pollination. *Amer. Zool.* 18: 715-727.
- STILES, G. 1979. El ciclo anual de una comunidad coadaptada de colibríes y flores en el bosque tropical muy húmedo de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 27: 75-101.
- STILES, F. G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution with particular reference to Central America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 323-351.
- STILES, G. & L. WOLF. 1970. Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. *The Auk* 87: 467-491.
- TOLEDO, U. M. 1975. La estacionalidad de las flores utilizadas por los colibríes de una selva tropical húmeda en México. *Biotropica* 7 (1): 244-245.
- WOLF, L. L. & F. G. STILES & F. R. HAINSWORTH. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *J. Anim. Ecol.* 45: 349-379.

Estudio ecológico comparativo de la artropofauna presente en los receptáculos axilares de dos bromeliáceas epifitas en diferentes bosques andinos¹

Luis Hernando Estupiñán Bravo*
Dionelly Muñoz Marín*

RESUMEN

*Durante un período de seis meses se realizó el estudio de la artropofauna presente en las axilas foliares de las epifitas *Tillandsia turneri* en el bosque El Granizo (Región de Monserrate) y *Tillandsia complanata* en el bosque El Robledal (Parque Natural Chicaque). Como resultado de este estudio se pudo profundizar en el conocimiento de las condiciones del entorno, del hábitat de las bromeliáceas y del microhábitat configurado por los receptáculos axilares de las bromeliáceas y por otra parte captar las relaciones entre el microhábitat y la comunidad de artrópodos que viven en él. Además se analizó la composición y dinámica de la artropofauna.*

INTRODUCCION

A pesar de la gran importancia de las bromeliáceas epifitas en la ecología de los bosques tropicales, su papel en estos bosques es poco conocido. Entre

* Biólogos Universidad Nacional. A.A. 67534, Santafé de Bogotá, D.C.

¹ Trabajo de Tesis dirigido por el Profesor Dr. Luis Eduardo Mora-Osejo, Universidad Nacional de Colombia y el Profesor Dr. Helmut Sturm, Universidad de Hildroheim, Alemania.

las causas del poco conocimiento de las epífitas está la dificultad de acceso al sitio donde crecen.

Por la disposición peculiar de las hojas, muchas bromeliáceas poseen receptáculos axilares que acumulan agua, polvo y detritus particularmente vegetales. Tales bromeliáceas proveen una fuente de alimentación y hábitat para diversos organismos, como protozoos, bacterias, hongos, artrópodos, anfibios y reptiles, muchos de los cuales dependen exclusivamente de su presencia.

A través de este estudio se pretende ampliar los conocimientos sobre las bromeliáceas epífitas, su fauna acompañante y el papel que desempeñan en el ecosistema del bosque tropical.

El planteamiento básico del trabajo consistió en analizar la composición y la dinámica de la artrópofauna presente en los receptáculos axilares de las epífitas *Tillandsia turneri* Baker y *Tillandsia complanata* Benthams (Bromeliaceae) en interrelación con las condiciones macro y microclimáticas.

LOCALIZACION DEL AREA DE ESTUDIO

El área de estudio donde se realizó el muestreo correspondiente a la artrópofauna que habita en la epífita *Tillandsia turneri* se encuentra localizada en el Bosque El Granizo, en la región de Monserrate, situado a 3200 m.s.n.m., 4° 45' N y 74° W. y a 7 Km. al oriente de la ciudad de Bogotá. Y el correspondiente a la epífita *Tillandsia complanata* se realizó en el bosque El Robledal localizado en El Parque Natural "Chicaque", municipio de San Antonio del Tequendama, Departamento de Cundinamarca; situado a 2100 m.s.n.m. Las coordenadas geográficas son 74° 19' W y 4° 39' N.

METODOLOGIA

Las bromeliáceas epífitas *Tillandsia turneri* Baker y *Tillandsia complanata* Benthams se seleccionaron porque en sus receptáculos axilares acumulan agua y hojarasca, también por ser las más abundantes.

La etapa experimental se llevó a cabo de diciembre de 1990 a junio de 1991 en el bosque El Granizo y de marzo a octubre de 1991 en el bosque El Robledal. Mensualmente, con ayuda de escaleras y lazos, se colectaron seis epífitas de la especie *Tillandsia turneri* y seis de la especie *Tillandsia complanata* durante un período de seis meses, con el fin de abarcar épocas húmedas y secas.

En el momento de la colección, se registró la información pertinente a cada bromeliáceae que incluía datos como; la altura en que se encuentra la epífita, la orientación, el nombre científico del árbol sostén, tipo de corteza, número de epífitas por árbol y el tamaño de la epífita. Las plantas se transportaron al laboratorio Morfología Vegetal-Investigación del Departamento de Biología de la Universidad Nacional en Bogotá, en donde se procedió de la siguiente manera: Se colectó el agua retenida en los receptáculos axilares de la bromeliácea, se

midió su volumen y se determinó el pH con un pH-metro marca CORNING 125. Para extraer la artrópofauna se desprendieron las hojas de la planta capturando manualmente las formas vivas más grandes y pasándolas a frascos con alcohol al 70%, seguidamente se pesó toda la hojarasca retenida en las axilas foliares de la planta y se colocó en embudos de acuerdo con procedimiento de Berlese-Tullgren (RAPOPORT, 1959). Los animales recogidos por este método se conservaron en alcohol al 70%. A la hojarasca se le determinó el peso seco.

Los organismos obtenidos se determinaron hasta el nivel taxonómico de familia, con la ayuda de un estereoscopio binocular y mediante las claves de CHU (1949), PETERSON (1960), KASTON (1963), LEVI (1971), BORROR, et. al. (1981), SMITH y SILVA (1983) y ROLDÁN (1988).

ANALISIS QUIMICOS

Se realizaron análisis de oxígeno y amonio del agua retenida en las axilas foliares. Para el oxígeno disuelto se escogieron 18 epífitas de *Tillandsia turneri* y 12 de *T. complanata*. Se tituló el oxígeno por el método Winkler en el sitio donde se encontraban estas epífitas. Los registros se tomaron a diferentes horas del día. La determinación de amonio se realizó utilizando un laboratorio portátil compacto para análisis de aguas, marca MERCK.

CLIMA

Los registros macroclimáticos de los bosques El Granizo y El Robledal se obtuvieron a partir de los datos reportados por las estaciones El Granizo, de propiedad de la Empresa de Acueducto de Bogotá y por la estación climática Las Granjas del HIMAT, respectivamente.

Para los datos mesoclimáticos se tuvieron en cuenta los valores de precipitación registrados en la época en que se realizaron los correspondientes muestreos. En el bosque El Granizo se tomaron los datos del Pluviógrafo ubicado en la Estación Central del Proyecto "Estudio comparativo ecológico del Páramo y del bosque Altoandino". Para el bosque El Robledal se obtuvieron los datos del pluviógrafo ubicado en la Estación Hidroparaiso, recientemente instalada por el HIMAT, localizada en el Municipio de El Colegio.

Para la obtención de datos microclimáticos, se seleccionaron epífitas de las especies *Tillandsia turneri* y *Tillandsia complanata*, que se encontraban ubicadas en sitios representativos, de acuerdo con su distribución. Durante el tiempo de muestreo, se registró la humedad relativa, la luminosidad, la evaporación al nivel en que se encontraba la epífita escogida y la temperatura tanto del ambiente como del microhábitat. La nubosidad se estimó por el método de los octavos. La humedad y temperatura instantánea se registraron con un termohigrómetro digital HYGROTEST 6400, la luminosidad con un luxímetro BBC-Goerz-Metrawatt y la evaporación con evaporímetros Piché. La toma de datos se realizó mensualmente, y se llevó a cabo durante un día de cada mes, a intervalos de dos horas, desde las 6:00 hasta las 19:00.

VEGETACION

Para comparar la vegetación de los dos bosques se hizo una descripción fisonómico-estructural. En cada uno de ellos se delimitó una parcela con un área mínima de 100 m², siguiendo la metodología de Braun Blanquet (1979 en MATEUCCI y COLMA 1982). Se midieron los siguientes parámetros estructurales: altura total, altura y diámetro del fuste; se realizó un dibujo a escala del perfil de vegetación.

ANALISIS DE DATOS

Para el procesamiento de datos se tuvieron en cuenta parámetros poblacionales, tales como abundancia, biomasa y variables discretas como frecuencia, constancia y grado de dominancia. Se determinó la diversidad de la artropofauna a partir del índice de diversidad de Shannon-Weaver (ODUM 1987). Y se obtuvo el índice de Uniformidad, que se calcula a partir de los valores máximos de diversidad que se esperarían de acuerdo con la fórmula presentada por WALWORK (1956).

COMPOSICION TROFICA

Para establecer el hábito alimenticio, se tuvieron en cuenta los reportes de PETERSON (1960) y BORROR (1981) y se realizaron observaciones de las partes bucales de algunos de los individuos; adicionalmente se observaron en el microscopio los excrementos de Tipulidae y Psychodidae.

RESULTADOS Y DISCUSION

Clima

En el bosque El Granizo, durante un período de 38 años, el promedio anual de precipitación es de 1175.4 m.m.. Para el bosque El Robledal se tomaron los registros correspondientes a un período de 25 años, presentan un promedio anual de 1633.5 m.m. En ambos sitios se presenta un patrón de distribución de tipo bimodal con dos períodos menos húmedos (secos) distribuidos entre diciembre a marzo y junio a septiembre y dos períodos húmedos distribuidos entre abril a mayo y octubre a noviembre. Para el Bosque El Granizo la media mensual multianual es 97.5 m.m., siendo enero el más seco y octubre y noviembre, los más húmedos. En el Bosque El Robledal la media mensual multianual es 143.6 m.m. Los valores extremos en las épocas secas se presentan enero y julio en tanto que las épocas húmedas en abril y octubre.

MICROCLIMA

Temperatura

En el bosque El Granizo, las máximas temperaturas se presentaron entre las 12 y las 14 horas. La mínima se registró a las 6 horas. También se observa que la temperatura ambiente estuvo por encima de la temperatura registrada al interior del tanque de la epífita *Tillandsia turneri*, pero la diferencia fue cada vez

menor a partir de las 18 horas. En el bosque El Robledal, las temperaturas mínimas se registraron a las 6 horas y las máximas a las 8 horas. La temperatura en el bosque El Robledal fue más estable con respecto a la del bosque El Granizo en donde hay mayor variación durante el día. La temperatura ambiente estuvo por encima de la temperatura del interior del tanque de la epífita *Tillandsia complanata* hasta el momento en que la temperatura ambiental disminuye en las horas de la tarde, alrededor de las 18 horas, en donde la temperatura interna es superior a la ambiental. Además, en el bosque El Robledal la temperatura fue mayor a las 8 horas debido a que no hay presencia de neblina y los rayos solares penetran fácilmente al bosque (Tabla 1).

Comparando los valores de temperatura tanto ambientales como los registrados al interior de las epífitas *Tillandsia turneri* y *T. complanata* se presenta una mayor estabilidad térmica hacia el interior ya que los cambios son menos bruscos que fuera de ellas, lo que favorece a los organismos que habitan en el interior de las epífitas en mención.

Humedad relativa

En el Bosque El Granizo los valores más bajos de humedad relativa se presentaron entre las 12 y las 14 horas y estuvieron entre 79 y 96 %. En el Bosque El Robledal la humedad relativa estuvo entre el 83 y 100 %. Los valores altos estuvieron determinados por la presencia frecuente de neblina la cual, aporta cantidad apreciable de humedad al ambiente (Tabla 1).

Tabla No. 1. Valores horarios, promedio de los registros microclimáticos (período de seis meses).

Bosque El Granizo							
Hora	NubLum	(Lux)	H.R	Evap	T. oC	T. oC	
/8	Ext.	Int.	%	ml	Amb.	Int.	
6	4	13.7	1.0	96.0	0.1	8.6	7.0
8	5	75.4	12.9	96.4	0.0	9.2	7.7
10	5	110.3	12.6	90.6	0.1	11.9	9.2
12	6	103.5	29.1	79.6	0.4	13.5	10.9
14	6	105.7	12.4	79.1	0.9	13.9	11.8
16	6	32.8	7.9	81.5	0.6	13.3	12.2
18	7	12.0	0.3	89.9	0.2	11.4	11.1
Bosque El Robledal							
6	4	82.0	5.6	86.9	0.1	14.4	12.3
8	5	420.0	92.6	83.7	0.2	16.6	13.3
10	8	170.0	16.8	93.7	0.3	16.1	14.9
12	8	56.0	19.2	90.7	0.3	16.3	15.4
13	8	72.0	20.0	86.4	0.3	16.0	15.2
14	8	140.0	22.6	90.0	0.2	16.3	15.4
16	6	91.0	14.2	85.3	0.4	16.8	15.9
18	6	27.0	11.0	90.1	0.2	6.0	15.3
19	8	0.0	0.0	98.8	0.0	13.9	14.6

Luminosidad

Al comparar la luminosidad registrada en los sitios del bosque donde se ubica *Tillandsia turneri* con la parte superior del dosel se nota claramente que es una especie tolerante a la sombra. Se observa que el mayor valor de luminosidad se registró a las 12 horas. En el Bosque El Robledal los registros de luminosidad varían considerablemente en relación a los del Bosque El Granizo (Tabla 1).

Evaporación

Los mayores valores de evaporación se registraron en el Bosque El Granizo con un valor máximo de 0.9 ml alrededor de las 14 horas, mientras que en el Bosque El Robledal, el valor máximo fué 0.4 ml. alrededor de las 16 horas.

Nubosidad

En la Tabla 1 se resumen los valores promedios de nubosidad. En el bosque El Robledal se presentaron valores del orden de 8/8 durante la mayor parte del día, con presencia frecuente de neblina. En el bosque El Granizo la nubosidad estuvo entre 4/8 y 7/8.

Niebla

En los dos bosques se observa la presencia frecuente de niebla, pero esta es más constante y abundante en El Robledal (con más de 8 horas diarias). Según SUDGEN y ROBINS (1979) la humedad a partir de la neblina es más relevante para las epífitas que la humedad a partir de la lluvia directa.

VEGETACION

El bosque El Granizo (bosque altoandino) presenta una asociación de *Drimys granadensis* y *Weinmannia tomentosa*. El estrato arboreo está dominado por especies como *Drimys granadensis*, *Weinmannia tomentosa* y *Prunus integrifolia* que presentan una cobertura continua del 90%. La Figura 1 muestra el perfil correspondiente a un área de esta asociación.

En el bosque El Robledal (subandino) predomina la especie *Quercus humboldtii* que le dá al bosque un aspecto característico por la enorme cantidad de hojas secas desprendidas de estos árboles, las cuales se descomponen con relativa lentitud. El perfil correspondiente a un área determinada de este bosque se muestra en la Figura 2.

UBICACION Y ASPECTOS GENERALES DE LAS EPIFITAS EN ESTUDIO

Tillandsia turneri Baker

Tillandsia turneri se encuentra en sitios específicos del bosque El Granizo, formando agrupamientos especialmente, en las zonas más húmedas, hacia los nacimientos de las quebradas y en los sitios más protegidos por la vegetación

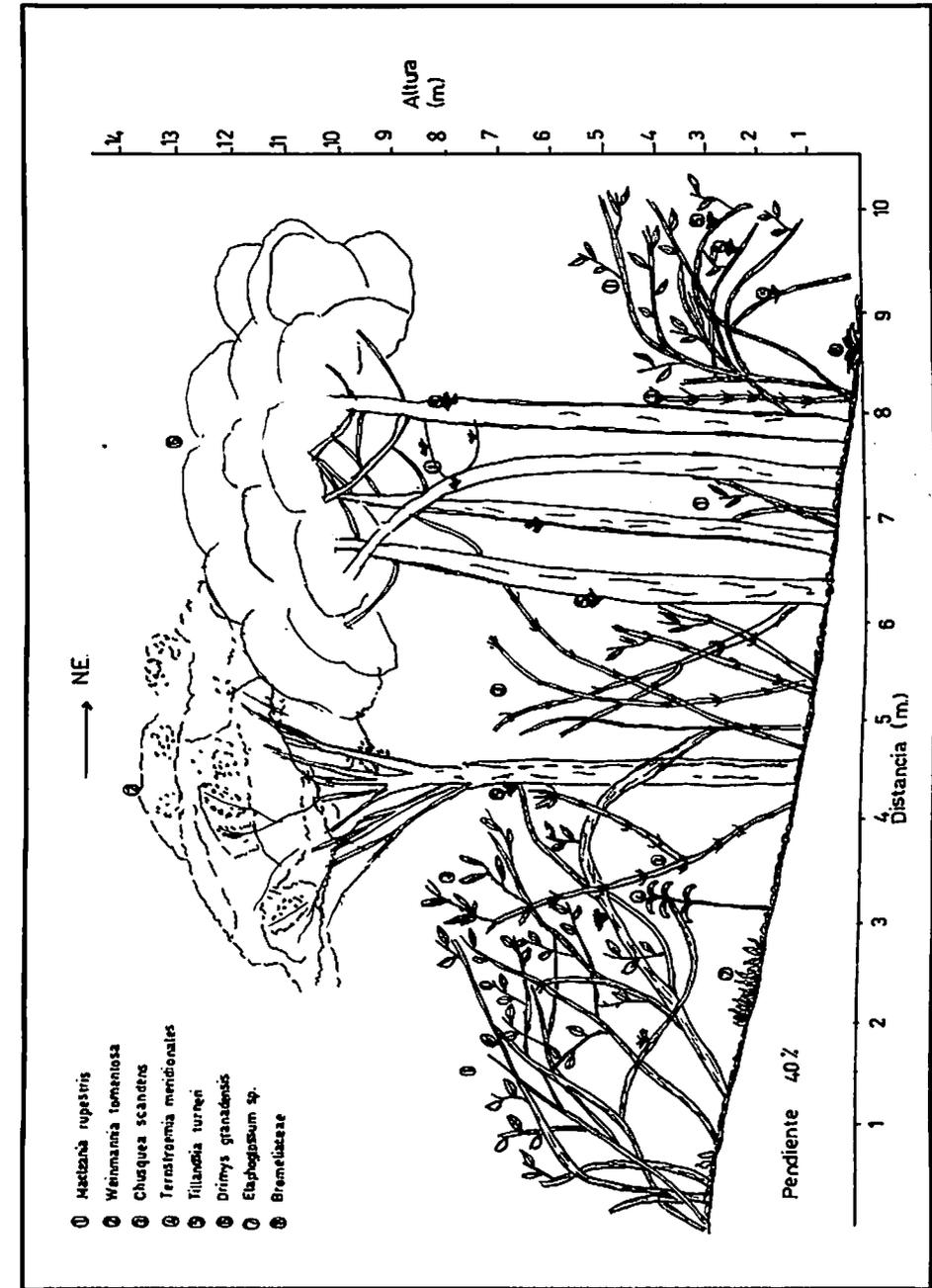


Figura No. 1. Perfil de vegetación en un sector del bosque El Granizo.

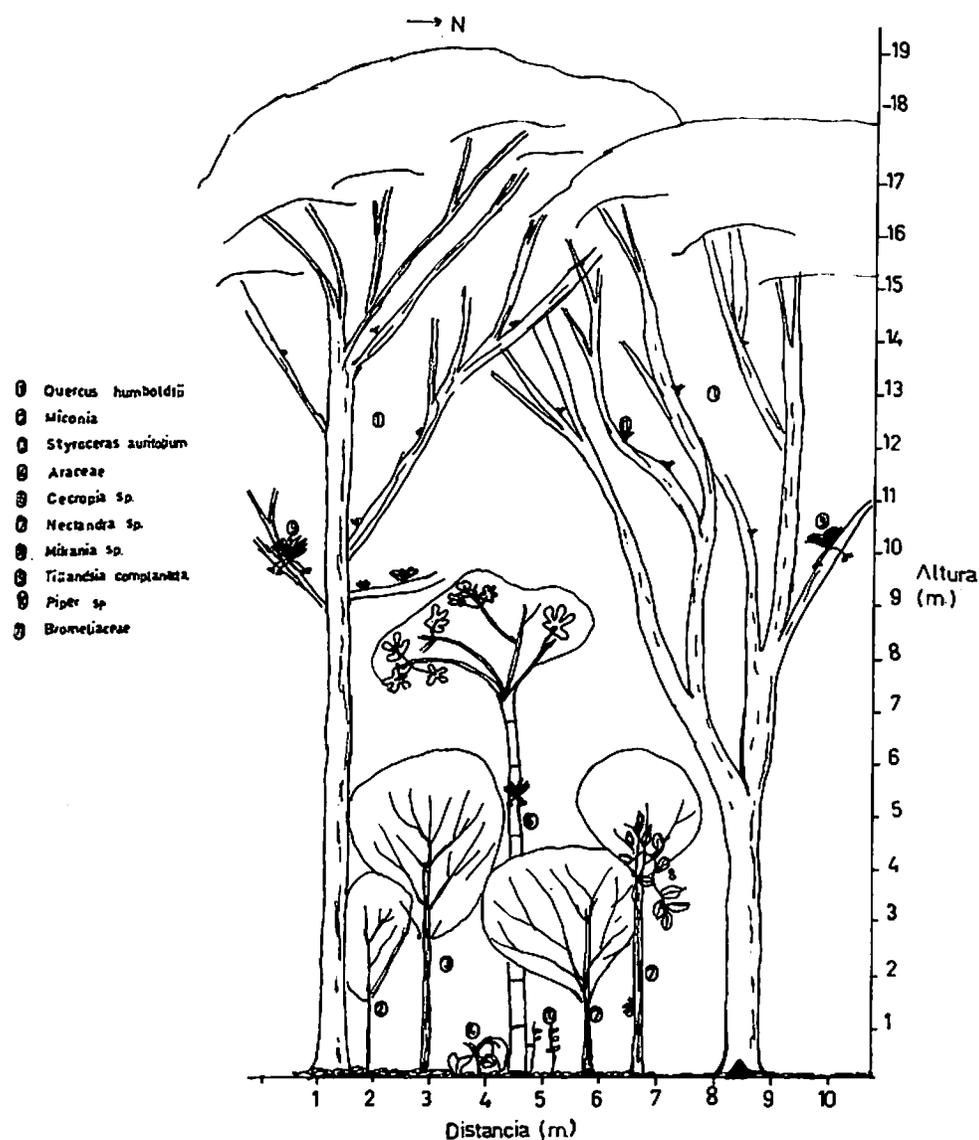


Figura No. 2. Perfil de vegetación en un sector del bosque El Robledal.

densa. La mayoría de árboles sostén de esta bromeliácea son *Weinmannia tomentosa* y *Drimys granadensis*; en menor número, *Prunus integrifolia*, *Clusia multiflora*, *Ternstroemia meridionalis*, *Befaria resinosa* y el arbusto *Macleania rupestris*. Caracterizados por presentar cortezas semirugosas a rugosas. Las epífitas se colectaron entre 1 y 6 m. de altura, principalmente se ubican en el fuste de los árboles y arbustos de 3 a 12 m., con un DAP entre 10 y 20 cm. El tamaño promedio de las epífitas colectadas fué 44.8 ± 6 cm. ($n=36$) y el diámetro mayor de la roseta, 43.8 ± 5 cm., con una biomasa total de 1762 g. peso seco, para las 36 bromeliáceas y un promedio de 48.9 ± 19 g. peso seco/bromeliácea. La captación total de hojarasca en las axilas foliares fué de 1527.3 g. peso seco, y un promedio de 42.4 ± 22.6 g. peso seco/bromeliácea (c.v.=53.4%).

Tillandsia complanata Benth.

Los árboles sostén de la bromeliácea *Tillandsia complanata* fueron *Brune-llia* sp., *Quercus humboldtii*, *Croton* sp., *Ficus soatensis*, *Palicourea* sp., *Cecropia* sp., *Hedyosmun* sp., *Styloceras aurifolium*, *Daphnopsis* sp. y *Guarea* sp., presentan cortezas semirugosas a rugosas. La altura promedio de los árboles fue de 22 m. con valores de DAP entre 20 y 100 cm. La mayoría de plantas de *Tillandsia complanata* se colectaron entre 4 y 11 m., aunque su distribución en los árboles sostén es más amplia.

El tamaño de cada planta de *T. complanata* colectada fué de 45 ± 6 cm. ($n=36$), en promedio, y el diámetro mayor de la roseta, 52.7 ± 8.9 cm. ($n=23$), con una biomasa total de 3251.5 g. de peso seco, para las 36 plantas colectadas y 90.3 ± 48.5 g. peso seco/planta. Con una captación total de hojarasca de 899.4 g. con un promedio de 24.9 ± 17 g. peso seco hojarasca/planta (c.v.=68.3%).

En cuanto al tamaño y diámetro de captación de las rosetas de las dos especies de *Tillandsias* estudiadas se encontró que estos dos parámetros no presentaron variaciones significativas. Sin embargo, se presentó una variación muy alta en el contenido de hojarasca por epífita (c.v. 53.4% para *Tillandsia turneri* y 68.3% para *T. complanata*). Este contenido depende de la posición de la epífita, de las copas de los árboles adyacentes, así como de la arquitectura de los árboles sostén.

Análisis físico-químicos

pH

En general los valores promedio de pH, (Tabla 2), se mantuvieron dentro de un rango ácido, 5.1 en el agua retenida en *Tillandsia turneri* y 5.5 en *T. complanata*, valores que coinciden con los reportados por Laessle (1961) y DIAZ y LOPEZ (1988) para el agua retenida en las axilas foliares de bromeliáceas que acumulan agua y hojarasca.

Oxígeno disuelto

En la Tabla 2 se aprecian los valores promedio de la concentración de oxígeno disuelto. Se nota un mayor valor de concentración en *Tillandsia complanata*,

1.46 mg/l, con un porcentaje de saturación del 14.67% mientras que en *T. turneri* se presentó una concentración de 0.67 mg/l, con apenas un 6% de saturación. No se encontraron variaciones apreciables en las diferentes horas del día.

En general, en las dos bromeliáceas los valores de concentración oxígeno del agua retenida en sus axilas foliares fueron bajos. Según LAESSLE (1961) las relaciones OD-CO₂ son aún más complicadas en sitios boscosos, puesto que por la caída de las hojas, taponan completamente los receptáculos e impiden el intercambio de gases resultando lecturas altas de CO₂ y bajas de OD.

Tabla No. 2. Valores promedio de pH, oxígeno disuelto y amonio del agua retenida en las bromeliáceas.

EPIFITA	pH	OD		Amonio
	mg/l	% Sat.	mg/l	
<i>Tillandsia turneri</i>	5.1±0.5	0.7±0.2	6.4	2.7±0.7
<i>Tillandsia complanata</i>	5.5±0.9	1.5±1.0	14.7	5.1±3.0

Amonio

Se registraron valores promedio de 2.7 mg/l en el agua retenida en *Tillandsia turneri* y 5.1 mg/l en *T. complanata*. Se cree que estos valores altos se deben principalmente a la degradación de la materia orgánica. El amonio es mayor en el agua retenida en *T. complanata*, probablemente por la alta degradación de la materia orgánica facilitada por la humedad y mayor temperatura.

ARTROPOFAUNA

Diversidad y uniformidad

Los valores de diversidad de la artropofauna encontrada en las axilas foliares de las 36 rosetas de *Tillandsia turneri* y 36 de *Tillandsia complanata* fueron 3.84 y 3.72 respectivamente. No hay una diferencia significativa en cuanto a diversidad en las dos epífitas estudiadas. Los índices de uniformidad de 0.66 en *T. turneri* y 0.61 en *T. complanata* nos indican que son varias las familias dominantes, debido a los diferentes hábitats que se presentan y por la disponibilidad de alimento lo que permite que grupos con diferentes hábitos alimenticios compartan el espacio que les ofrece las epífitas.

Parámetros poblacionales

En cuanto a la abundancia, en *Tillandsia turneri* se capturaron, en total, 2772 individuos, de los cuales 1261 (66.7%) corresponden al estado de larva; 76 (4%) juvenil y ninfa; 57 (3%) pupa; 499 (26.4%) adulto, distribuidos en 54 familias (Figura 3). Los grupos mejor representados por su constancia, frecuencia y gra-

do de dominancia fueron; adultos y juveniles de Acari, Fuhrmannodesmidae (Diplopoda), Entomobryidae (Collembola) y Blattellidae (Blattaria); larvas y adultos de los coleópteros Staphylinidae y Curculionidae; larvas y pupas de los dípteros Psychodidae, Chironomidae, Ceratopogonidae, Culicidae, Tipulidae, Fungivoridae y Syrphidae y adultos de Sciaridae (Tabla 3).

Para *Tillandsia complanata* se obtuvieron 67 familias con 4414 individuos, distribuidos así: 2941 (66.7%) larvas; 219 (4.9%) ninfas y juveniles; 61 (1.4%) pupas y 1200 (27.3) adultos, (Figura 3). Los grupos de mayor influencia fueron: adultos y juveniles de Anyphaenidae (Araneida) y Entomobryidae (Collembola); larvas y adultos de los coleópteros Staphylinidae y Helodidae; larvas y pupas de los dípteros Psychodidae, Culicidae, Chironomidae, Ceratopogonidae, Anisopodidae, Syrphidae y adultos de Sciaridae (Tabla 4).

Con respecto a la biomasa en *Tillandsia turneri* la artropofauna registró un total de 28.72 g. peso húmedo. Diptera fué el grupo que presentó mayor valor, con 17.75 g. peso húmedo, equivalente al 61.8% de la biomasa total, destacándose por su alto contenido las familias Tipulidae, Syrphidae y Psychodidae, con 12.79, 2.34 y 1.39 g. peso húmedo, respectivamente.

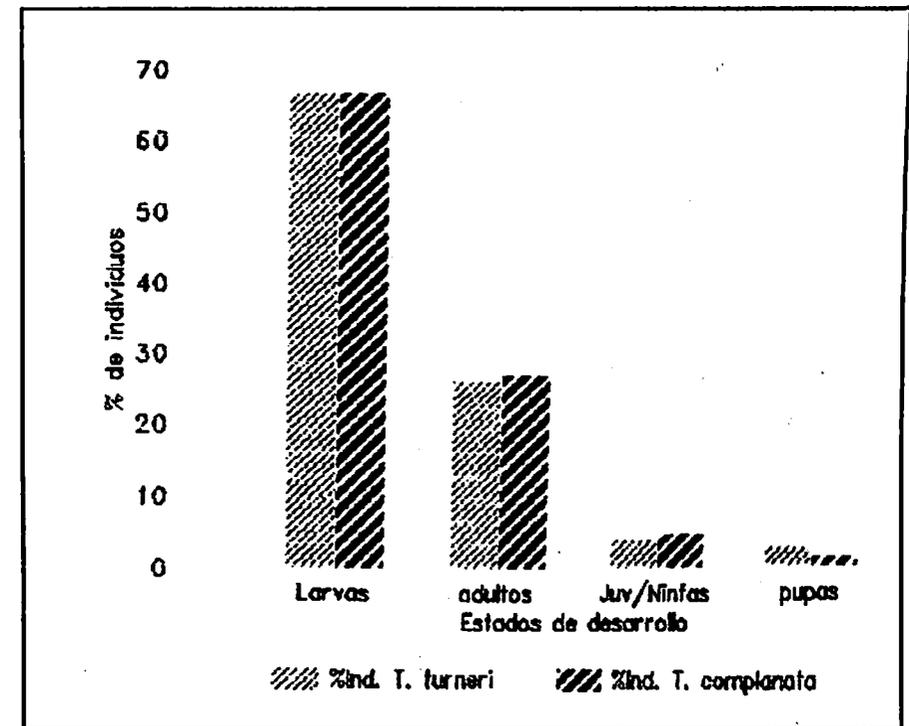


Figura No. 3. Estados de desarrollo de los artrópodos en las epífitas.

Tabla No. 3. Abundancia, constancia, frecuencia y grado de dominancia de los artrópodos en *Tillandsia turneri*.

TAXA	ABUND.	CONST. %	FREC. %	DOMIN.
Oniscidae	21	66.7	25.0	II b
Acarí	664	100.0	80.0	I a
Cosmetidae	2	16.7	2.8	III b
Phalangodidae	4	33.3	8.3	II b
Theridae	2	33.3	5.6	II b
Clubionidae	17	50.0	19.4	II b
Anyphaenidae	24	83.3	25.0	I b
Salticidae	7	50.0	11.1	II b
Scytodidae	1	16.7	2.8	III b
Aranidae	2	16.7	2.8	III b
Chelonetida	7	50.0	16.7	II b
Fuhrmannodesmidae	215	83.3	63.9	I a
Syrtonemidae	44	83.3	41.7	I b
Chelodesmidae	8	66.7	13.9	II b
Stemmiulidae	15	83.3	27.8	II b
Criptopidae	14	83.3	27.8	I b
Geophilidae	4	50.0	11.1	II b
Entomobryidae	106	100.0	52.8	I a
Sminthuridae	2	33.3	5.6	II b
Isotomidae	77	100.0	38.9	I b
Blattidae	73	100.0	52.8	I a
Mantidae	1	16.7	2.8	III b
Gryllidae	1	16.7	2.8	III b
Pseudocaeciliidae	5	16.7	5.6	III b
Plesmatidae	6	50.0	8.3	II b
Helodidae	98	83.3	36.1	I b
Heteroceridae	4	16.7	5.6	III b
Staphylinidae	66	100.0	63.9	I a
Curculionidae	36	100.0	50.0	I a
Carabidae	10	66.7	22.2	II b
Nitidulidae	5	33.3	11.1	II b
Oedemeridae	2	16.7	5.6	III b
Ptilodactylidae	2	33.3	5.6	II b
Rhynchitidae	3	16.7	2.8	III b
Cantharidae	1	16.7	2.8	III b
Rhizophagidae	1	16.7	2.8	III b
Cleridae	1	16.7	2.8	III b
Osmatidae	1	16.7	2.8	III b
Gelechidae	5	50.0	13.9	II b
Psychodidae	474	100.0	86.1	I a
Chironomidae	197	100.0	66.7	I a
Ceratopogonidae	144	100.0	69.4	I a
Culicidae	111	83.3	52.8	I a
Tipulidae	92	100.0	75.0	I a
Fungivoridae	49	83.3	41.7	I a
Bibionidae	1	16.7	2.8	III b
Anisopodidae	5	50.0	11.1	II b
Asilidae	2	33.3	5.6	II b
Syrphidae	51	100.0	55.6	I a
Muscidae	6	50.0	11.1	II b
Sciaridae	13	83.3	30.6	I b
Hycetophilidae	1	16.7	2.8	III b
Eurytomidae	2	33.3	5.6	II b
Ichneumonidae	1	16.7	2.8	III b
Formicidae	1	16.7	2.8	III b
TOTAL	2707			

Tabla No. 4. Abundancia, constancia, frecuencia y grado de dominancia de los artrópodos en *Tillandsia complanata*.

TAXA	ABUND.	CONST. %	FREC. %	DOMINANCIA
Oniscidae	4	33.3	5.6	II b
Armadillidae	5	16.7	5.6	III b
Acarí	45	100.0	38.1	I b
Chelonethida	2	33.3	5.6	II b
Anyphaenidae	37	100.0	61.1	I a
Salticidae	21	83.3	33.3	I b
Clubionidae	4	50.0	6.3	II b
Linyphidae	3	50.0	6.3	II b
Therididae	4	50.0	11.1	II b
Aranidae	3	16.7	5.6	III b
Ctenizidae	1	16.7	2.8	III b
Heteropodidae	3	33.3	5.6	II b
Palpimanidae	2	16.7	2.8	III b
Scytodidae	3	33.3	5.6	II b
Ctenidae	13	50.0	11.1	II b
Dictynidae	1	16.7	2.8	III b
Lycosidae	1	16.7	2.8	III b
Phalangodidae	3	50.0	8.3	II b
Syrtonidae	2	16.7	5.6	III b
Cryptopidae	6	83.3	16.7	I b
Entomobryidae	583	100.0	88.9	I a
Tettigonidae	3	50.0	8.3	II b
Gryllacridae	13	100.0	25.0	I b
Gryllidae	8	50.0	22.2	II b
Mantidae	1	16.7	2.8	III b
Blattidae	36	100.0	38.9	I b
Pseudocaeciliidae	11	33.3	11.1	II b
Thrypidae	1	16.7	2.8	III b
Lygaeidae	8	16.7	2.8	III b
Hiridae	1	16.7	2.8	III b
Reduviidae	6	33.3	5.6	II b
Plesmatidae	105	50.0	11.1	II b
Cicadellidae	4	50.0	8.3	II b
Carabidae	24	100.0	30.6	I b
Staphylinidae	226	100.0	86.1	I a
Peelaphidae	8	33.3	8.3	II b
Cantharidae	1	16.7	2.8	III b
Lampyridae	1	16.7	2.8	III b
Lycidae	1	16.7	2.8	III b
Helodidae	508	100.0	69.4	I a
Psphenidae	8	66.7	11.1	II b
Nitidulidae	3	33.3	5.6	II b
Hordellidae	29	66.7	22.2	II b
Helandryidae	1	16.7	2.8	III b
Chrysomelidae	3	33.3	8.3	II b
Curculionidae	24	66.7	27.8	II b
Scolytidae	3	16.7	2.8	III b
Corydalidae	1	16.7	2.8	III b
Chrysopidae	1	16.7	2.8	III b
Saturniidae	1	16.7	2.8	III b
Pyralidae	7	33.3	16.7	II b
Eriocranidae	2	16.7	2.8	III b
Psychodidae	1054	100.0	87.2	I a
Culicidae	173	100.0	72.2	I a
Chironomidae	243	100.0	77.8	I a
Ceratopogonidae	272	100.0	69.4	I a
Anisopodidae	525	100.0	55.6	I a
Sciaridae	14	83.3	30.6	I a
Cecidomyiidae	3	16.7	2.8	III b
Fungivoridae	23	83.3	19.4	I b
Hycetophilidae	2	16.7	2.8	III b
Muscidae	12	83.3	19.4	I b
Syrphidae	74	100.0	55.6	I a
Sciomyzidae	1	16.7	2.8	III b
Braconidae	1	16.7	2.8	III b
Ichneumonidae	3	50.0	8.3	II b
Eurytomidae	2	16.7	2.8	III b
Formicidae	146	83.3	36.1	I b
TOTAL	4345			

La biomasa total en *Tillandsia complanata*, fué 26.66 g. peso húmedo. Al igual que *T. turneri*, Diptera, fué el grupo que presentó mayor biomasa (12.40 g.), equivalente al 46.5% de la biomasa total, destacándose las familias Anisopodidae (3.79 g.) y Syrphidae (3.72 g.).

Estratificación según el hábitat

Las bromeliáceas estudiadas viven en habitats sombreados, protegidas por las copas de los árboles, lo que facilita la acumulación de hojarasca en las rosetas. La acumulación de agua depende de la intensidad de lluvia, la posición de la roseta en el árbol sostén y la arquitectura de éste.

El llenado de agua se inicia desde las axilas de las hojas más jóvenes, donde se acumula la mayor cantidad, hacia las axilas de las hojas más viejas, donde solamente se humedece la hojarasca y el húmus. La mayor o menor cantidad de agua y hojarasca presente en el interior de las axilas foliares determina la compartimentalización del hábitat.

De acuerdo con tal compartimentalización se encontraron para *Tillandsia turneri*, 209 (7.54%) individuos acuáticos, 1018 (36.7%) semiacuáticos y 1545 (55.7%) no acuáticos (Figura 4).

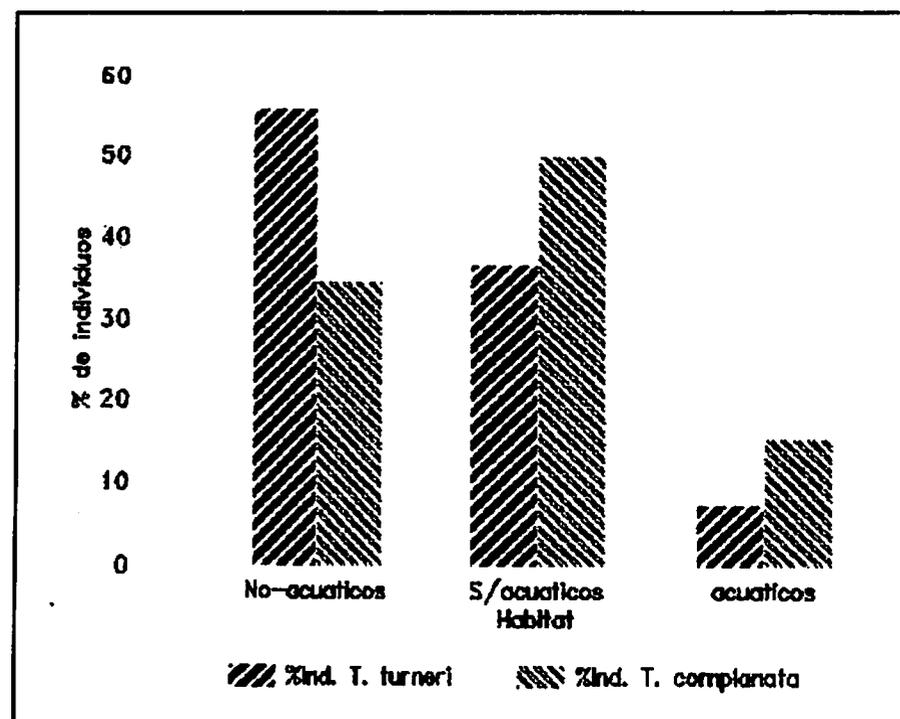


Figura No. 4. Distribución porcentual de los artrópodos encontrados en las epífitas, según su hábitat.

Para *Tillandsia complanata*, 681 (15.4%) acuáticos, 2203 (49.9%) semiacuáticos y 1530 (34.7%) no acuáticos (figura 4).

Debido a la mayor acumulación de hojarasca en *Tillandsia turneri* (44.4 g peso seco/planta) presentó mayor proporción de organismos no acuáticos, la mayoría con hábitos saprofiticos como diplópodos, ácaros (oribatida) y collembolos. *T. complanata* contiene menos hojarasca (27.7 g. peso seco/planta) y por las condiciones ambientales del bosque (bosque de neblina) no hay mucha pérdida de agua por evaporación, y las axilas foliares permanecen todo el tiempo saturadas de agua hasta en las épocas menos húmedas. Esto explica la mayor proporción de la artropofauna semiacuática, conformada en su mayoría por larvas de dipteros del suborden Nematocera y Ciclorrhapha. Las larvas de hábitat acuático como Helodidae (Coleoptera), Culicidae y Syrphidae (Diptera) no se encontraron en gran número con respecto a los grupos de los otros dos hábitats.

Variación temporal

Debido a la presencia dentro de las rosetas de las bromeliáceas de habitats acuáticos, semiacuáticos y no-acuáticos Las fluctuaciones de la abundancia se relacionaron con la precipitación.

En *Tillandsia turneri* el mayor número de individuos se presentó en los meses más lluviosos, marzo (139.8 mm) y Mayo (89.3 mm) y disminuyó en los meses menos húmedos; sin embargo, en diciembre (92 mm) y enero (29 mm), con una precipitación baja, se observó un comportamiento contrario en la artropofauna. Se atribuye esta variación a que en los días anteriores al muestreo correspondiente a diciembre, se presentaron lluvias cortas pero intensas que alcanzaron 38 mm; en un solo día lo que permitió el llenado completo de los receptáculos axilares y afectó la artropofauna no acuática; por lo tanto, no se encontraron diplopodos, chilópodos, arañas y disminuyeron considerablemente ácaros y colémbolos. En el mes de enero, debido a la alta humedad producida por las lluvias intensas del mes anterior, aumentó la artropofauna semiacuática y no acuática.

En El Robledal, por ser un bosque de neblina y por presentar la mayor parte del tiempo una humedad relativa superior al 90%, el contenido de humedad dentro las axilas foliares de *Tillandsia complanata* fué alto. La alta precipitación determina la disminución del número de artrópodos no-acuáticos y semiacuáticos y aumenta el de los acuáticos. Los meses más lluviosos durante el muestreo fueron marzo, mayo y agosto, la artropofauna total disminuyó y aumentó únicamente la fauna acuática. En los meses de menor precipitación abril, junio y julio aumentó la artropofauna no acuática y semiacuática y disminuyó la acuática. El aumento de la fauna acuática en abril se atribuye a la acumulación de agua del mes anterior.

La evaporación es mayor en el bosque El Granizo, lo que influye en el contenido del agua de las axilas foliares más expuestas y se refleja en la menor proporción de artrópodos acuáticos con respecto a *T. complanata*.

Composición trófica

En *Tillandsia turneri* y *T. complanata* la mayoría de artrópodos encontrados son saprófagos (77.9% correspondientes a 15 familias y 73.4%, a 10 familias, respectivamente). *T. turneri* presentó mayor proporción de saprófagos primarios, como diplópodos y posiblemente Tipulidae. A su vez los depredadores constituyen el 7.8% (14 familias) y 8.3% en *T. complanata* (23 familias). Para los organismos de hábito fitófago los valores correspondientes fueron 1.4% y 0.7%. Algunas familias presentaron especies o géneros con más de un nivel trófico (familias mixtas) (Figura 5).

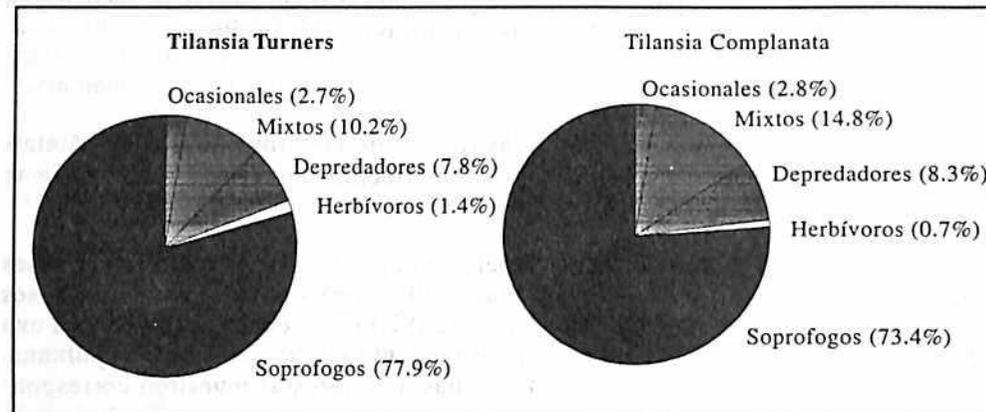


Figura No. 5. Composición trófica de los artrópodos encontrados en las epifitas.

Las bromeliáceas presentaban alto contenido de hojarasca. La base de la cadena trófica en éstas es la vía detritívora. En *Tillandsia turneri* hay mayor actividad de los descomponedores primarios, en *T. complanata* las condiciones climáticas (temperatura y humedad relativa altas) pueden promover una mayor actividad microbiana en las hojas, facilitando la intervención de los saprófagos secundarios en la descomposición.

CONCLUSIONES

Los receptáculos axilares de las bromeliáceas estudiadas configuran, un microecosistema bien definido, tanto por sus condiciones internas como por las del entorno y las propiedades del hábitat donde crecen las plantas.

Las epifitas *Tillandsia turneri* y *T. complanata* crecen preferencialmente en sitios sombreados. El hábitat, formado al interior de los receptáculos axilares, presenta una mayor estabilidad tanto térmica como de humedad. El agua retenida en las axilas foliares presentan un pH ácido, bajo contenido de oxígeno disuelto y alta concentración de amonio.

Tillandsia turneri y *T. complanata* acumulan en sus axilas foliares agua y hojarasca, en proporciones diferentes, lo cual da lugar a la formación de hábitats diferentes para el establecimiento de los artrópodos.

En la bromeliácea *Tillandsia turneri* se encontró una abundancia de 2772 individuos distribuidos en 54 familias, con una diversidad de 3.84 y una biomasa total de 28.72 g. peso húmedo. Los grupos con mayor grado de dominancia fueron: Acari, Fuhrmanodesmidae, Entomobryidae, Blattellidae, Staphylinidae, Helodidae, Carabidae, Psychodidae, Culicidae, Chironomidae, Ceratopogonidae, Anisopodidae, Sciaridae y Syrphidae.

En *Tillandsia complanata* se encontraron 4414 individuos distribuidos en 61 familias, con una diversidad de 3.72 y una biomasa total de 12.4 g. peso húmedo. Los grupos con mayor grado de dominancia fueron: Anyphaenidae, Entomobryidae, Staphylinidae, Helodidae, Carabidae, Psychodidae, Culicidae, Chironomidae, Ceratopogonidae, Anisopodidae, Sciaridae y Syrphidae.

La artrópoda presente en las rosetas de las dos bromeliáceas está constituida principalmente por individuos en estados larvales de hábitat acuático y semiacuático.

La composición trófica de la artrópoda de las dos bromeliáceas es similar, con predominancia de los saprófagos.

El grupo de artrópodos más importante por su número de individuos y biomasa es Diptera.

La variación temporal de la artrópoda está relacionada principalmente con la precipitación.

BIBLIOGRAFIA

- BORROR, D., D. DE LONG and C. TRIPLEHORN. 1981. An introduction to the study of insects. Saunders College Publishing. Philadelphia. 826 p.
- CHU, H. F. 1949. How to know the immature insects. Pictured key nature series. Dubuque Iowa. 234 p.
- DIAZ, P. y R. LOPEZ. 1988. Un microsistema acuático en la bromeliácea epífita *Tillandsia recurvata* Linneo 1762 (Bromeliaceae). Revista de Biología (Cuba) 2 (3):25-33.
- KASTON, B. J. and E. KASTON. 1963. How to Know the spiders. W. M. C. Brown Co. Iowa. 220 p.
- LAESSLE, A. M. 1961. A microlimnological study of Jamaican bromeliads. Ecology 42 (3):499-517.
- LEVI, H. 1971. Spiders and their kin, a golden guide. Golden Press.
- MATEUCCI, S. y A. COLMA. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. OEA. Washington. 167 p.
- ODUM, E. P. 1987. Ecología. Interamericana. Mexico, D. F. 639 p.
- PETERSON, A. 1960. Larvae of insects. Part II. Columbus, Ohio. 416p.

RAPOPORT, E. H. 1959. Algunos aspectos de la biología de suelos. Extensión Cultural Universidad Nacional del Sur. Bahía Blanca. Argentina. 23 p.

ROLDAN, P. G. 1988. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia. FEN-COLCIENCIAS-UNIVERSIDAD DE ANTIOQUIA. Bogotá. 217 p.

SMITH, R. F. y G. SILVA. 1983. Claves para artrópodos terrestres del Neotrópico. Caracas. 334 p.

SUGDEN, A. M. and R. J. ROBINS. 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forests. I. The distribution of the epiphytic flora. *Biotropica* 11 (3):173-188.

WALWORK, J. A. 1976. The distribution and diversity of soil fauna. Academic Press. London. 355 p.

1983. Oribatids in forest ecosystems. *Ann. Rev. Entomol.* 28:109 - 130.

Resumen y conclusiones

Luis Eduardo Mora-Osejo*
Helmut Sturm**

1. LIMITES Y CARACTERIZACION DE LA REGION PARAMUNA:

El significado original del término Páramo es el de terreno baldío, desprovisto de vegetación arbórea. Los colonizadores españoles transfirieron esta denominación a las regiones altas de los Andes, libres de árboles (WEBER, 1958). Desde el punto de vista ecológico, se entiende por Páramo la región comprendida entre el límite superior del bosque y el límite inferior de las nieves perpetuas, en las montañas tropicales húmedas.

El límite septentrional del Páramo se sitúa en las montañas de Centro América. En Costa Rica (Macizo de Chiripó), WEBER (1958) comprobó la existencia de vegetación paramuna típica, aunque sin frailejones. Según este mismo autor, aún en el Volcán Santa Ana, en el Salvador, se encuentra flora paramuna, aunque fuertemente empobrecida. La determinación del límite meridional del páramo en Suramérica resulta más difícil. Según WEBERBAUER (1911) la Jalca o zona paramuna del norte del Perú, alcanza en las cordilleras Central y Occidental el Paralelo 7 de latitud sur. LAUER (1952), menciona regiones paramunas aún en los Andes del sur de Chile. TROLL (1961), extiende el término Páramo a la dimensión planetaria cuando afirma que en las montañas altas de Africa y de Australasia existen regiones paramunas equiparables a las de Suramérica con respecto a las formas de vegetación, a los tipos de suelo y a la ecología en general. (Compárese STURM & RANGEL, 1985).

Aparte del aspecto topográfico, la fundamentación del concepto ecológico de Páramo, necesariamente tiene que incluir, también las particularidades del

* Profesor, Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.

** Profesor, Universidad de Hildesheim, Alemania.

clima, de las formas de vegetación y de los tipos de suelo. Los criterios que se mencionan a continuación, podrían ser los más pertinentes para tal fundamentación y aplicación en la práctica:

- Restricción del concepto de Páramo a las altas montañas tropicales de clima húmedo (generalmente, con 9 meses húmedos por lo menos) en el sentido de LAUER (1952) y con variaciones pequeñas en las temperaturas medias mensuales a lo largo del año (generalmente inferior a 3°C).
- La humedad del clima, además de las precipitaciones, incluye la presencia de niebla y rocío; particularmente, en los sitios más elevados, pueden estos dos últimos factores, aumentar la humedad y jugar un papel más definitivo que las precipitaciones, sobre todo cuando éstas solamente alcanzan niveles bajos, como ocurre en los páramos de Venezuela SARMIENTO (1986).
- Otro rasgo climático característico del Páramo, es la acentuación del régimen diurno del clima y, en particular, la ocurrencia de oscilaciones frecuentes a lo largo del día, ocasionadas por los desplazamientos de las nubes y de la neblina, las que conducen a variaciones repentinas y pronunciadas de la humedad relativa, en breves lapsos, (véase MORA-OSEJO, et al, tomo 1 de esta misma obra).
- Predominancia de ciertas bioformas de plantas, entre otras macollas de gramíneas, plantas de roseta, plantas de cojín, arbustos enanos, caulirrósulas. Dentro de las bioformas mencionadas, la caulirrósula constituye la bioforma más singular del páramo. Se trata de plantas pertenecientes a la familia Asteraceae, de troncos alargados, recubiertos por un manto de hojas senescentes, con crecimiento en espesor primario y secundario intensos que culminan en un penacho de hojas lanuginosas. Las especies que muestran esta bioforma, generalmente, ocupan el centro de la región paramuna típica.

Las especies suramericanas de bioforma caulirrósula pertenecen a la tribu Espeletiinae que comprende, de acuerdo con CUATRECASAS (1986), 6 géneros y 140 especies. En las altas montañas de África oriental, (entre otras en Kilimanjaro, Monte Kenya, Monte Elgon, Ruwenzori), las caulirrósulas pertenecen al género *Dendrosenecio* (cuatro especies, véase MABBERLEY 1986, subfamilia Senecioneae), en Java, el género *Anaphalis* y en Hawaii al género *Argyroxiphium*. Además, existen plantas con tronco y roseta en otras familias del páramo. En Colombia, por ejemplo, las especies del género *Blechnum* (Polypodiaceae: Filicinae) Otra bioforma típica del páramo, aunque menos frecuente, es la que está representada por plantas con hojas en roseta que culminan en una enorme inflorescencia columnar; por ejemplo, especies de los géneros *Puya* (Bromeliaceae) y *Lupinus* (Fabaceae).

- Desde el punto de vista de la anatomía foliar, en el Páramo, como lo demuestran los trabajos de MORA-OSEJO, et al (en Vol. 1 de esta misma obra), predominan las plantas con "hojas de sol", en el sentido de ROTH, (1984), BONGERS & POPMA, (1988). Las especies nativas del páramo se

caracterizan por presentar hojas con envolturas epidermales (por la haz y por el envés) totalmente xeroformas, o al menos con una de las dos caras, envuelta por una epidermis xeroforma. Cuando esto último sucede, en la cara de la hoja, con epidermis no-xeroforma, siempre están presentes estructuras que contribuyen a la regulación de la temperatura de la hoja y, por consiguiente, de la transpiración y de la fotosíntesis. Complementan estas estructuras otros caracteres como nerviación prominente, márgenes revolutos, láminas convolutas, criptas, papilas y ondulaciones de la lámina foliar. Cabe mencionar, asimismo, la presencia abundante de plantas cuyas hojas poseen tejidos acuíferos que contribuyen al mantenimiento del equilibrio hídrico (MORA-OSEJO, et al, en tomo 1 de esta misma obra) y en otros tejidos, tales como en la médula del tallo (BARUCH, 1979). Las coberturas densas de tricomas al igual que la forma y la orientación de la lámina, tienen por función principal la regulación de la temperatura de la hoja, es decir, evitar el sobrecalentamiento en los momentos de brillo solar intenso y el sobre-enfriamiento de las hojas, en las horas nocturnas más frías, de cuyo traumático como ha sido expuesto por ANCIBOR, (1981, 1992), KÖRNER (1983), BARUCH (1975, 1979), MEINZER, GOLDSTEIN (1985), y MONASTERIO (1986)

- Predominancia de suelos relativamente jóvenes. Los suelos de la región baja del páramo son preferentemente Inceptisoles, es decir, suelos de perfil AC. El horizonte A, es muchas veces rico en humus, finamente distribuido (contenidos de carbono de más del 10% son frecuentes). Generalmente, los altos contenidos de humus se correlacionan con valores elevados de la humedad. Así, el contenido de humus bajo de los suelos de algunos páramos venezolanos, se correlaciona con la baja humedad relativa en dichos páramos. Los suelos del páramo presentan siempre reacción ácida (pH ca. 5.1-3.9 en agua). A medida que se avanza hacia el límite inferior de las nieves perpetuas, los suelos son más y más crudos, con un contenido muy bajo de humus. En la Cordillera Central colombiana, la formación del suelo tuvo lugar a partir de material volcánico; pero también en la Cordillera Oriental se puede comprobar la presencia de capas de cenizas volcánicas. Aparentemente, el contenido de alofana en estas capas facilita la formación de sustancias húmicas estables.

En los Andes, el límite inferior de la vegetación paramuna varía fuertemente y todo parece indicar que durante los períodos fríos del Pleistoceno, cuando las temperaturas medidas en las montañas eran hasta 7°C más bajas que las actuales (véase VAN DER HAMMEN y CLEEF, 1986: 180), tal límite era mucho más bajo. Debido a la destrucción del bosque andino, por la actividad humana, en muchos lugares, hoy en día, el límite inferior ha descendido notoriamente. Muchas veces, la vegetación paramuna alterna con el bosque alto-andino y con el matorral alto-andino (RANGEL, 1982); frecuentemente, este último forma la transición entre páramo y bosque. De todos modos, el límite de separación del bosque y el páramo no constituye una línea continua, y adopta, más bien, la forma de entrantes y salientes de uno u otro de los dos biomas.

En algunos lugares de la Cordillera Oriental colombiana, ya a una altura de 3.200 m. desaparece el bosque cerrado, mientras que en la Cordillera Central alcanza a menudo altitudes de 3.700-3.800 m. Excepcionalmente, pequeños bosques de *Polylepis* ascienden hasta más de 4.000 m.; crecen casi siempre sobre escombreras con bloques grandes de piedra (WALTER y MEDINA, 1969). Hacia el límite inferior de las nieves perpetuas que se encuentra, generalmente, entre 4.600 y 4.900 m., la vegetación es más y más baja y, al mismo tiempo, cada vez más y más rala. De todos modos, los frailejones en Colombia alcanzan elevaciones de hasta 4.300 m. y en Venezuela de hasta 4.600 m. (VARESCHI, 1970, PEREZ, 1987). La subdivisión de la región paramuna según la altitud y los tipos de vegetación (Subpáramo, Páramo propiamente dicho y Superpáramo) a menudo no corresponde a la diversidad de las vegetaciones locales. En sitios pantanosos, con suelos saturados de agua, que ocurren al interior del bosque altoandino la vegetación arbórea es sustituida por la vegetación paramuna, (Fig. No. 1).

2. PUNTOS DE GRAVEDAD DE LA INVESTIGACION Y PROBLEMAS ABIERTOS:

Por lo general, los estudios ecológicos suelen dirigirse a esclarecer particularidades de los ecosistemas o biomas. Aquí se trató de profundizar en el conocimiento de las particularidades de los ecosistemas altoandinos, previa la selec-

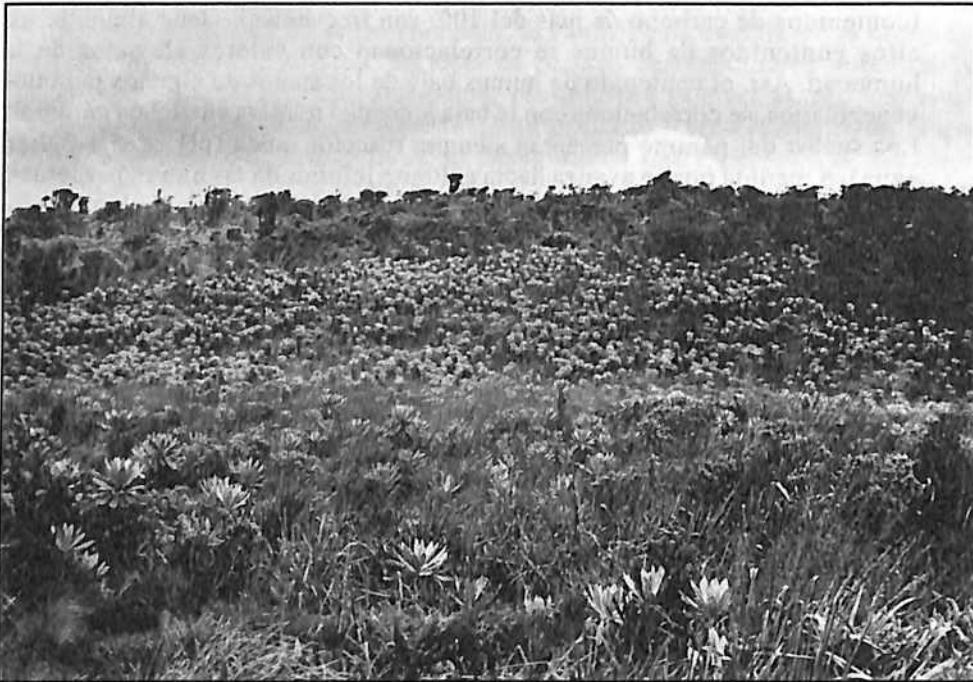


Figura No. 1. Enclave de vegetación paramuna en un sitio pantanoso de un bosque alto-andino. Carretera Pasto-Sibundoy.

ción de problemas o puntos de gravedad que merecen, en nuestra opinión, ser investigados prioritariamente.

La región paramuna suramericana es un biotopo relativamente joven que surgió a raíz del levantamiento cada vez más pronunciado de la cordillera de Los Andes. Probablemente, estas montañas alcanzaron altitudes por encima de los 3.000 m. mucho antes de finalizar el Terciario, más exactamente, en el Mioceno, hace unos 5 millones de años (VAN DER HAMMEN y CLEEF, 1986). Como consecuencia de la elevación cada vez mayor, las condiciones climáticas se tornaron más y más desfavorables para el bosque montano, el cual tuvo que restringirse a las áreas con ciclo climático diurno más estable, en particular, menos afectadas por las fuertes oscilaciones repentinas de la humedad del aire. En donde quiera que estas condiciones dejaron de prevalecer o de hecho no existieron, surgieron áreas más o menos abiertas colonizadas por organismos capaces de adaptarse a las condiciones climáticas fuertemente contrastantes del día y de la noche, acompañadas además de fuertes oscilaciones durante el período diurno, como puede inferirse de los resultados de las investigaciones sobre la regulación de la transpiración por factores endógenos y ambientales de MORA-OSEJO et al. (Tomo 1 de esta misma obra).

Con respecto al desarrollo de la vegetación en las partes altas de la Cordillera se han publicado varios trabajos. Los estudios palinológicos ponen en evidencia la cada vez mayor extensión de la vegetación abierta, deducible, entre otros, del aumento de la cantidad de polen de gramíneas y compuestas. Probablemente, los cambios periódicos de la temperatura media anual y de las precipitaciones anuales, especialmente durante el Pleistoceno (por ejemplo, VAN DER HAMMEN y CLEEF, 1983, SALGADO-LABOURIAU, 1980) influyeron sobre el desarrollo del proceso descrito. Igualmente, merecen mencionarse a este respecto los trabajos que permiten una determinación exacta de la edad de las pruebas de polen, gracias a la existencia de paleosoles cubiertos por material volcánico en la Cordillera Central (entre otros, FÖLSTER & HETSCH, 1978, SALOMONS, 1986). Asimismo, los trabajos taxonómicos y biogeográficos de CLEEF, (1983) y CUATRECASAS, (1986), proporcionan datos importantes para entender mejor la evolución de la región paramuna reciente.

Otro aspecto importante que merece investigarse con mayor profundidad, son los fenómenos de adaptación de las especies de plantas y animales a las condiciones climáticas singulares del Páramo. Probablemente, las especies preadaptadas a estas condiciones pudieron entrar a formar parte del "protopáramo"; pero, sin duda, se desarrollaron también nuevas adaptaciones. Al respecto, cabe mencionar los estudios realizados sobre tales adaptaciones en especies representativas de los frailejones, como la resistencia a las heladas y el almacenamiento de agua en la médula del tronco de las Espeletiinae caulirrósulas (compárese GOLDSTEIN & MEINZER, 1983, GOLDSTEIN et al. 1984, MEINZER & GOLDSTEIN, 1985), la mayor pubescencia de las hojas de *Espeletia schultzii* a medida que aumenta la altura, el almacenamiento de agua en los tejidos de la hoja, las peculiaridades anatómicas específicas del aparato estomático y de la hoja en general (MORA-OSEJO, de LOZANO, de GUTIERREZ, Tomo 1 de esta

obra) la gran extensión y tendencia al crecimiento paralelo a la superficie del suelo del sistema radical de las plantas del páramo (SIERRA, MORA-OSEJO en este Tomo).

Puesto que muchas de estas adaptaciones surgieron con las nuevas especies que iban apareciendo a medida que avanzaba el proceso de especiación, en un lapso relativamente corto, existe la probabilidad que el Páramo presente ejemplos interesantes sobre alta potencialidad evolutiva de muchos taxa. Especialmente, el grupo de las Espeletiinae, endémico de los Andes septentrionales, presenta extraordinarias potencialidades de diferenciación y adaptación como lo comprueba su diversificación en 6 géneros y en más de 100 especies. En contraste, el género *Dendrosenecio* de Africa oriental ha originado durante un tiempo más largo únicamente 4 especies. Seguramente, en muchos taxa los procesos de adaptación y radiación estén ahora en pleno desarrollo y muy probablemente existan géneros, especies, subespecies y poblaciones de plantas que muestran ostensiblemente tal potencialidad. Al respecto cabe mencionar el hallazgo de individuos de *Espeletiopsis corymbosa* en el Páramo de El Granizo con rasgos organizativos de la sinflorescencia y de la región vegetativa que recuerdan el comportamiento de los géneros ancestrales arbóreos *Libanothamnus* y *Tamania*, (MORA-OSEJO, en prensa), Figura 2 o el hallazgo de Miguel Murcia de una planta de *Espeletia grandiflora* monocárpica que recuerda el comportamiento del género *Ruilopezia* de los Andes de Venezuela.

La gran plasticidad organizacional que muestran las plantas del Páramo contrasta con la mayor rigidez de las plantas del bosque alto-andino. En contraste, la fauna de uno y otro ecosistema no presenta diferencias morfológicas y adaptativas fácilmente captables a primera vista.

En referencia, a un ecosistema dado, una de las cuestiones cruciales para la investigación científica, puede plantearse así: ¿cuáles son las interrelaciones de los procesos determinantes de la funcionalidad del ecosistema, considerado como un todo? La captación de tales interrelaciones es indispensable para diseñar criterios, estrategias, para la conservación del ecosistema, así como para su aprovechamiento sustentable sobre bases ecológicas. Entre tales procesos, cabe destacar los flujos de entrada y salida de nutrientes, la formación del suelo y la erosión, los intercambios entre productores (plantas verdes), consumidores y destructores y las interrelaciones del ecosistema con los factores abióticos (por ej. clima, propiedades del suelo, aplicación de fertilizantes y sustancias nocivas).

Pero, precisamente, las investigaciones que se refieren a estos aspectos para el caso de los ecosistemas Páramo y Bosque alto-andino se hallan todavía en la fase inicial (compárese los trabajos de ARENAS, DIAZ & MENDOZA, HERNANDEZ & MURCIA y Figura 3, en este tomo). Asimismo, el conocimiento de la fauna de invertebrados es todavía deficiente. Pocos grupos de invertebrados de la región paramuna se conocen y han sido descritos. Por lo general, se trata de grupos con representantes vistosos como las mariposas (Macrolepidóptera) y cucarrones. Los organismos pequeños y poco vistosos son aún poco conocidos.

De acuerdo con nuestra experiencia, el porcentaje de los no conocidos y aún no descritos se eleva al 80%. De allí que es poco lo que se sabe sobre el papel que desempeñan para la formación del suelo y el mantenimiento del equilibrio biológico, la micro y la mesofauna. Pero también en este campo han comenzado ya a realizarse estudios, como lo muestran los trabajos de GARCIA & CHAMORRO, VALENCIA et al., publicados en este tomo. Es de esperar, que trabajos futuros contemplen también la ampliación de los conocimientos sobre la ecología, la etología y el valor indicativo de ciertas especies y sinusias acerca de condiciones relevantes del medio (particularidades del suelo, frecuencia de quemadas, etapas de sucesión etc.).



Figura No. 2. Planta de *Espeletiopsis corymbosa* (Páramo de El Granizo, región de Monserrate), de organización similar a la de las especies arbóreas de los géneros *Libanothamnus* y *Tamania*. Obsérvese la inflorescencia terminal central y la presencia de brotes vegetativos juveniles.



Figura No. 3. Frailejón (*Espeletia hartwegiana*, Páramo de Cumbal), tronco con un abrigo de hojas muertas entre las cuales generalmente se pueden encontrar docenas de especies de artrópodos (cucarrones, larvas de mariposas, arañas, ácaros, pseudoescorpiones, etc.).

3. CAMBIOS PRODUCIDOS POR EL HOMBRE:

En los cuatro primeros siglos que siguieron a la Conquista del territorio de Colombia, la influencia humana sobre la región paramuna fue muy limitada. Pero, como lo afirma WAGNER (1979, 208) "Sin embargo, los páramos ofrecían cacería abundante a la población de las tierras frías y debieron servir como paso a regiones más bajas durante confrontaciones bélicas, o en viajes de exploración o intercambio"... en la Cordillera de Mérida los Páramos "fueron también los escenarios de prácticas religiosas". Quizás, de vez en cuando se utilizaron también para el pastoreo. En los últimos decenios, sin embargo, el hombre ha modificado profundamente la mayoría de los páramos y los bosques altoandinos. Pocas son las regiones paramunas que como las aledañas a los nevados del Huila y del Tolima (Cordillera Central), han permanecido en estado prístino. La vegetación y la fauna de los páramos que circundan el altiplano cundinoboyacense han sufrido fuertes alteraciones o están amenazados de sufrirlas, (compárese las Figs. 4 y 5). La mayor parte del bosque altoandino original ha sido talado y en muchos casos fue reemplazado por un matorral secundario, a veces con elementos de la vegetación paramuna, o por cultivos de especies de árboles foráneos. Tanto el matorral como el bosque artificial favorecen la erosión, la cual suele intensificarse por el pastoreo. Muchos de estos daños son ya irreparables; sobre todo, cuando desapareció la mayor parte del suelo. Empero, la depredación de los Páramos y del Bosque altoandino no sólo se limita a las regiones vecinas a las ciudades de Tunja y Bogotá. Cuando se sobrevuelan las regiones situadas más hacia el norte, se pueden observar laderas desnudas y muchas veces erosionadas (compárese Figura 5).

Difícilmente se pueden encontrar relictos del bosque natural. Igual cosa sucede con las regiones paramunas naturales. Aún en el Parque Nacional Natural de Chingaza, cercano a Bogotá, subsisten aisladas sólo unas pocas manchas de vegetación natural. Las quemadas frecuentes (compárese Figura 4), el pastoreo, los cultivos de papa y habas, los cultivos de árboles foráneos y, últimamente, la cada vez más frecuente urbanización de las áreas rurales cercanas a las grandes ciudades, son factores que inciden en la desaparición del bosque y del páramo.

La conservación en estado más o menos natural del área principal donde se llevó a cabo nuestra investigación, en la región de Monserrate, se debe a la vigilancia que ejerce sobre tal área la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá. Empero, hoy en día se halla fuertemente amenazada por el crecimiento cada vez más intenso y caótico de Bogotá y, en particular, de su población, ocasionada entre otros, por la migración masiva de campesinos hacia la gran urbe en busca de trabajo y de "bienestar para su familia".

La adquisición de las tierras de los campesinos por habitantes de las ciudades, sumado al fenómeno de las urbanizaciones campestres, ha conducido a la valorización de los terrenos aledaños al bosque y al Páramo y cada vez más intenso desplazamiento de las poblaciones campesinas, hacia las ciudades o regiones cada vez más altas, así no ofrezcan las condiciones más apropiadas para los cultivos. De todos modos, el cultivo de la papa es practicable hasta una

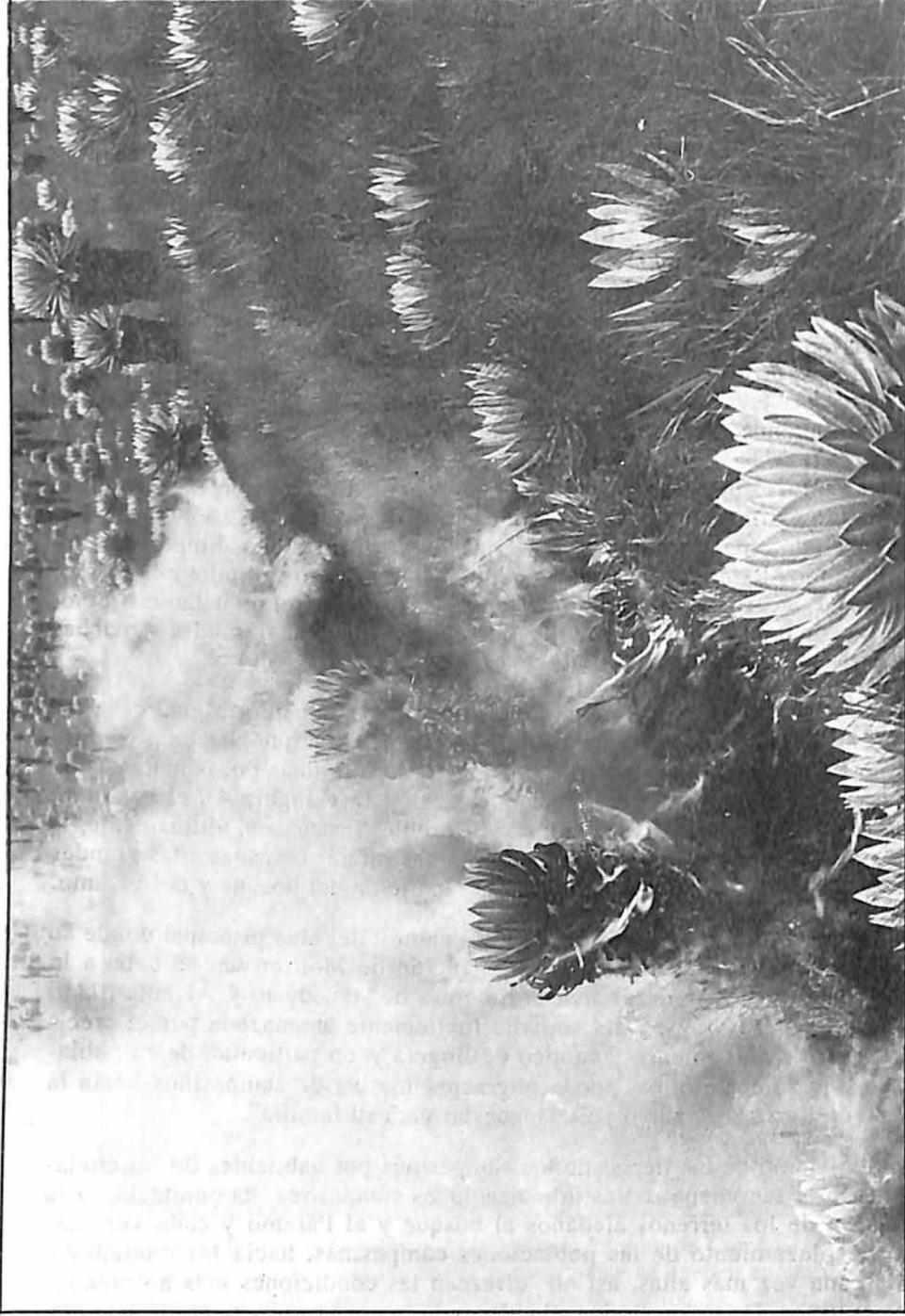


Figura No. 4. Quema en un páramo de gramíneas (Páramo Alto Belén con *Espeletia brachyaxiantha*). Las quemas favorecen, entre otros, a las gramíneas y a los frailejones. Las hojas secas de éstos últimos desaparecen con las quemas y con ellas su fauna rica y parte de las hojas vivas. Empero, las quemas arruinan especialmente a los arbustos.

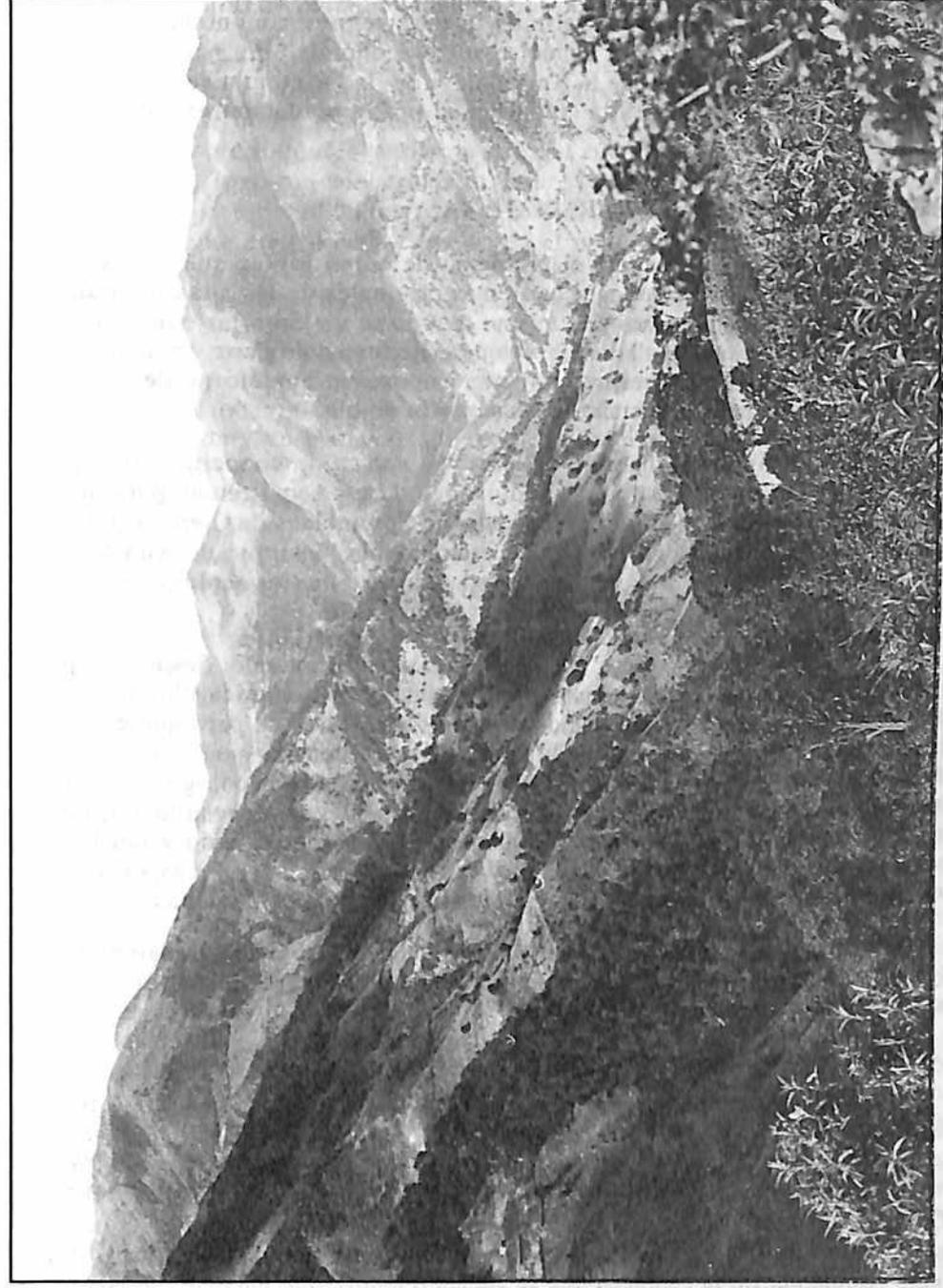


Figura No. 5. Valle con restos de bosque alto-andino (visto desde el Páramo de Alto Belén, rumbo a San José). También en este valle, poco poblado, ocurre la destrucción intensa del bosque natural.

altitud de ca. 3.500 m. Como lo destaca DOLLFUS, (1981), el que Bogotá, la capital colombiana, como otras ciudades populosas, capitales de Departamento, estuviera situada en los Andes, determinó que las regiones montañosas y los valles interandinos constituyeran el núcleo socio-económico del país, mientras que las planicies cálidas bajas de la Amazonia y de la Orinoquia se consideraron como las áreas destinadas a la colonización por la población excedente de las regiones montañosas.

4. ACCIONES POSIBLES Y PERSPECTIVAS:

De la situación descrita surge el problema de cómo lograr que los restos supérstites, representativos de los ecosistemas originales de las altas montañas de Colombia puedan protegerse y al mismo tiempo se mejoren las condiciones de la población. ¿En otras palabras, bajo qué criterios ecológicos, socioeconómicos y culturales podría diseñarse e implementarse un modelo de desarrollo sostenible en las regiones montañosas altas de Colombia?

Como ya se dijo atrás, hace falta llenar los vacíos de conocimientos que todavía subsisten sobre la estructura y dinámica de los ecosistemas páramo y bosque altoandino. Para tal propósito la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, ha propuesto la creación de un "Instituto de Alta Montaña" que entre otras funciones, tendría la de adelantar estudios ecológicos, ecofisiológicos y de recuperación de los biomas mencionados.

Los estudios socioeconómicos que se han venido adelantando, desde tiempo atrás y el avance en el conocimiento de la estructura y dinámica obtenido en nuestras investigaciones, llevan a la conclusión general de que para que el modelo de desarrollo cumpla la condición de la sustentabilidad no puede ser transferido de otras situaciones. En lo que concierne a los aspectos ecológicos, necesariamente tiene que responder a las condiciones locales. Así, resulta imprescindible tener en cuenta la alta sensibilidad y fragilidad del páramo y del bosque andino, la exuberante biodiversidad y las condiciones climáticas de régimen diurno, no estacionales, de las altas montañas tropicales húmedas.

De todas maneras, mientras se diseña el modelo de desarrollo sustentable sugerido, resulta a todas luces necesario proteger las áreas que todavía conservan biocenosis características y naturales.

4.1. Protección de áreas características:

Sin el perjuicio de que se mantengan y mejoren las condiciones de los Parques Nacionales Naturales ya establecidos en las regiones paramunas de Colombia y se creen en lugares que resulten recomendables "Reservas de la Biosfera" de acuerdo con los criterios establecidos en el Programa MAB de la UNESCO, es urgente promover una campaña complementada mediante medidas concretas y que cuenten con el apoyo del recientemente establecido Ministerio del Medio Ambiente. En la campaña que se adelante tendrá que hacerse énfasis en los aspectos educacionales dirigidos a lograr que la población, particularmente

de las aldeas, ciudades pequeñas y grandes urbes, se interese, cada vez más, en el conocimiento de la realidad natural de su propio entorno. Por razones históricas, hubieron de transcurrir más de cuatro siglos para que la mayoría de la población comenzara a interesarse por el conocimiento de la naturaleza circundante autóctona. Solamente los sectores campesinos de la población tras un largo proceso de interacción con la naturaleza autóctona, a través de las faenas del campo, y sobre todo del mestizaje racial y cultural con los pueblos aborígenes de América, lograron conocimientos sobre sus comportamientos y sobre la necesidad de proteger el "monte", el agua y el suelo. Gran parte de esta sabiduría empíricamente consolidada corre ahora el peligro de perderse definitivamente, por la migración de los campesinos a las ciudades o su desplazamiento hacia las cumbres de las cordilleras o hacia las planicies cálidas.

Entre las medidas concretas por adoptar, quizás las de mayor relevancia sean las de proteger las manchas o relictos de bosque natural supérstite y áreas de páramo que todavía conserven características naturales, mediante la inclusión de disposiciones en las leyes que regulen el régimen de la propiedad agraria y que obliguen a los propietarios a conservarlas, sobre todo, cuando su destrucción amenace arruinar las fuentes de agua, desatar la erosión de los suelos o destruir el hábitat de especies animales y vegetales en peligro de extinguirse. Los incentivos ya establecidos por la Ley para los propietarios que así procedieren, complementarían tales disposiciones.

La conservación del páramo y del bosque alto-andino en estado natural es indispensable para evitar el agotamiento de las fuentes de agua potable cada vez más necesaria, en la medida en que aumente la población. El páramo natural no alterado por la acción humana está exento de erosión, aún la vegetación abierta del pajonal que no ha sido arruinada por el pisoteo excesivo del ganado o de los transeúntes, no muestra señales de erosión. La red abierta entre las macollas de gramíneas, la vegetación adnada y el fieltro de raíces impiden la erosión pronunciada. En el bosque alto-andino natural el efecto combinado de las copas de los árboles, las epífitas, la capa de hojarasca y el fieltro de las raíces impiden la erosión.

La erosión del suelo combinada con la aparición de torrentes de agua sucia ocurren por el pisoteo excesivo del ganado y del hombre y se refuerzan por los cultivos, especialmente cuando los surcos no corresponden a las curvas del nivel. Los cultivos de *Eucaliptus* muestran también tendencias de erosión aún en terrenos medianamente inclinados, mientras que en los de coníferas foráneas se forman capas densas de humus bruto que aparentemente dificultan la reproducción natural. En terrenos inclinados (con más de 40° de inclinación) únicamente la vegetación natural parece detener la erosión. Un ejemplo de hasta dónde pueden llegar los efectos negativos de la erosión nos muestra el valle del Río Chocua, cercano a Bogotá, en donde a través de un proyecto se trata de disminuir tales efectos y limpiar el agua de las partículas en suspensión con el propósito de utilizarla luego como agua potable. Pero en este caso, el proceso de la erosión ha avanzado a tal extremo que ya no puede ser detenido con costos moderados. En el páramo tales acciones tendrían que empezarse más temprano y así, con menos gastos, se podrían obtener soluciones más eficientes.

Los trabajos realizados dentro del Programa cuyos resultados se presentan en los dos tomos de esta obra, muestran claramente que la estructura y la composición de especies en cada localidad investigada son obviamente diferentes. Para cada una de las 5 áreas de comparación se pudo comprobar la existencia de un tipo especial y característico de páramo y de bosque altoandino. Ya investigaciones anteriores habían puesto en evidencia que mientras más grandes sean las distancias que separan las áreas de estudio, las diferencias son también mayores. La alta diversidad proviene parcialmente de la diferente combinación de los factores abióticos en cada localidad (clima, suelo, inclinación y exposición de las pendientes, etc.). Desde luego, se deben tener también en cuenta los factores evolutivos y biogeográficos, en particular, las adaptaciones y las migraciones de ciertos taxa.

De lo expuesto resulta que no es suficiente conservar solamente en una región muy particular relictos de bosque natural altoandino y páramos que aún conserven las características naturales, sino que estas medidas deben extenderse a toda la región andina de Colombia y así, lograr conservar para la posteridad al menos muestras de la diversidad plena de estas biocenosis representativas, a la vez, de la irremplazable diversidad de especies y en tal medida, sean también reservorios de genes.

El rápido avance de la destrucción de los restos de la biocenosis natural exige la adopción rápida de medidas ágiles de protección realistas y por ende practicables. La primera de tales medidas, podría consistir en la elaboración de un listado, acompañado de un mapa, de todas las áreas de una región o de un Departamento que puedan considerarse dignos de protección. Tal listado debería resultar de la cooperación de expertos biólogos e Instituciones del Estado, en particular, del recientemente creado Ministerio del Medio Ambiente, así como del sector privado.

Las dificultades para la protección de los biomas naturales que en la práctica se han presentado en los propios Parques Naturales Nacionales, de gran extensión, justifica pensar en recurrir a otras medidas y en combinaciones de las mismas, apoyadas por múltiples estrategias determinables de acuerdo con las peculiaridades de la región, de las cuencas, de las microcuencas y, en particular, con la idiosincrasia de la población y con los usos predominantes de los recursos naturales. Sería recomendable, que en esta tarea las Corporaciones Autónomas Regionales, ya establecidas desde hace algunos años y, las que se establezcan en el futuro, presten colaboración eficaz. Todo, de acuerdo con lo establecido en la Nueva Constitución de 1991 y en la Ley 99 de 1993 por la cual se estableció el Ministerio del Medio Ambiente, en sustitución del antiguo INDERENA. En buena hora, en la Ley 99 ya se establecieron incentivos para quienes conserven biomas naturales en estado prístino o de relictos de los mismos que se encuentren dentro de terrenos de su propiedad.

Por otro lado, a través de los programas educacionales que se establezcan en cada región, ya sea en las Escuelas Rurales, en los Parques Ecológicos, en las

Estaciones Ecológicas Experimentales, se debe vincular a la población a la realización de tareas dirigidas a la protección de las cuencas y microcuencas de la respectiva región.

El páramo tiende a extenderse espontáneamente, como resultado de la tala y quema del bosque altoandino. Este proceso de paramización secundaria se explica por las adaptaciones de las plantas del páramo que les permiten prosperar expuestas a la radiación directa, a diferencia de las plántulas y plantas juveniles de los árboles que forman el docel del bosque altoandino y de aquellas que prosperan en los diferentes estratos del sotobosque. Esto implica que la reforestación del bosque altoandino tiene que necesariamente efectuarse por etapas y resulte mucho más complicada y problemática. En las Escuelas Rurales, en los Parques Ecológicos y en las Estaciones Ecológicas Experimentales se deben establecer viveros. Se debe comenzar con las especies arbóreas que conforman el docel del bosque altoandino, característico de cada región o cuenca respectiva y, poco a poco, continuar con especies de los estratos cada vez más bajos. Los experimentos de reforestación realizados en desarrollo de nuestras investigaciones, mostraron que no es aconsejable transplantar al sitio definitivo de la reforestación plantas que ya hayan alcanzado etapas avanzadas de desarrollo. Las distancias de siembra deben ser las mínimas posibles para facilitar el mantenimiento de la humedad del suelo y preferiblemente habrán de realizarse las plantaciones al comenzar las épocas del año de precipitación mayor, o sea, cuando la probabilidad de que se presenten heladas nocturnas es menor, (MORA-OSEJO, 1984). La presencia casual de árboles en los contornos del terreno que se va a reforestar, favorece notablemente el crecimiento y protege a las plantas juveniles de las heladas nocturnas, sobre todo en las épocas secas.

4.2. Mejoramiento de la calidad de la vida de la población rural y de eficiencia de los cultivos, sobre bases ecológicas:

El mejoramiento de la calidad de la vida de las gentes que habitan las regiones altas es más difícil de lograr y requiere de más tiempo.

Se trata de un conjunto de medidas, armónicamente entrelazadas, que al menos en parte, tendrían que someterse a prueba para asegurar el logro de las metas buscadas. Tales medidas serían:

Acortamiento de los períodos de barbecho de los cultivos de papa, con el objeto de intensificar el aprovechamiento de los terrenos actualmente dedicados a este cultivo y para evitar la expansión incontrolada del área de cultivos.

Los períodos de barbecho que siguen a los cultivos suelen extenderse a ocho años (HUERTAS y PANCOGER, 1981). Se mantienen por largo tiempo con el fin de disminuir el ataque y los daños que causan las plagas a los brotes y a los tubérculos. Entre los grupos de plagas que se favorecen con períodos de barbecho cortos, se encuentran especialmente hongos, nemátodos y larvas de Elateridos (para más detalles véase CIP, 1983).

Para evitar la aplicación exagerada de pesticidas químicos, ahora ya en uso, debería hacerse más énfasis en las posibilidades de utilización del control biológico (para más información consultar STOLL, (1978); VALENCIA, (1986).

- Mayor diversidad de cultivos:

En las zonas aptas para la agricultura de la región altoandina (ca. 3.200-3.500 m) se cultivan hoy preferentemente papas y habas (*Vicia faba*). Si se introdujera una mayor diversidad de cultivos, el valor de la cosecha promedio aumentaría, se favorecería el autoabastecimiento, se acortarían los períodos de barbecho de los cultivos de papa y se aprovecharían más eficientemente las reservas de nutrientes minerales del suelo. Asimismo, podría introducirse el cultivo de plantas que producen cosechas satisfactorias en zonas un poco más bajas que el páramo y que el bosque altoandino, tales como arvejas, oleaginosas, plantas fibrosas, y otras que podrían utilizarse como abono verde (véase otras posibilidades, en HUERTAS y PANCOGER, 1981).

- Fomento de la cría de animales domésticos pequeños:

Para enriquecer con proteínas la dieta alimenticia, se debería incrementar la cría de pollos, patos, conejos (véase ADJARE 1984, YUDEOWEI, 1984, S. 219-255, 232-234).

- Para leñateo y estabilización de declives deberían plantarse árboles de crecimiento rápido, en los bordes de terrazas; tales como especies de *Drimys*, *Weinmannia* y *Polylepis*. Árboles de especies pertenecientes a este último género se han observado en alturas mayores de 4.000 m.
- Empleo de maquinaria sencilla que podrían adquirirse en las cooperativas de campesinos que se organicen en las veredas.
- Formación de cooperativas de ventas.
- Fomento de trabajos a domicilio (tejidos de lana, de fibras de plantas y artesanías de madera).
- Instalación de plantas eléctricas movidas por el viento o por corrientes de agua., (HOLLAND, R., 1986).

A través de la puesta en práctica de este conjunto de medidas se podría lograr una mejor utilización de las áreas ya transformadas por la acción antropogénica y en razón del mejoramiento de la calidad de la vida de la población, se podría disminuir la tendencia a la migración hacia las ciudades de los campesinos.

Las Estaciones Ecológicas Experimentales que se sugiere aquí establecer, tendrían por tarea principal la puesta en práctica de estas medidas, conjuntamente con las Escuelas veredales, las Corporaciones Regionales Autónomas y de manera particular con los núcleos de "Desarrollo Rural Integrado" (DRI),

que desde hace ya algunos años han trabajado eficientemente en zonas más bajas y más pobladas.

En la región de San Cayetano donde se ejecutó uno de los trabajos que componen este Tomo, podría establecerse la primera Estación Ecológica Experimental la que conjuntamente con las organizaciones estatales y privadas que se establezcan, conformarían la red para el mejoramiento de la calidad de la vida de la población rural. De las primeras conversaciones sostenidas con representantes de varias de las organizaciones estatales y privadas ya existentes, se puede deducir que si se puede contar con la colaboración necesaria, tanto en la logística como en la puesta en práctica de las medidas mencionadas. Se ofrecerían cursos prácticos, se distribuirían semillas, se harían demostraciones de nuevas alternativas para la obtención de energía, se instalaría el vivero, entre otros. Para el equipamiento de la Estación y el desarrollo de los programas educacionales, así como para la compra de maquinaria y materiales de consumo se requerirá la ayuda financiera extranjera, lo mismo que para la construcción de las infraestructuras. El Instituto para estudios de Alta Montaña que proyecta establecer la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, prestaría asesoría científica para la planeación, y realización de este emprendimiento, lo mismo que los editores de esta obra y científicos de la Universidad Nacional de Colombia.

LITERATURA

- ANCIBOR, E. 1981. Estudio anatómico de la vegetación de la Puna de Jujuy. III. Anatomía de las plantas en roseta. *Lilloa* 35: 125-136.
- 1992. Anatomía ecológica de la vegetación de la Puna de Mendoza. I. Anatomía foliar. *Parodiana* 7(1-2): 63-76.
- ADJARE, S.O. 1984. Try the Rabbit. 39 S.Kumasi/Ghana.
- BARUCH, Z. 1975. Comparative physiological ecology in *Espeletia*: A giant rosette genus in the Venezuelan Andes. Ph.D. Dissertation, Duke University, Durham, N.C.
- 1979. Elevational differentiation in *Espeletia schultzii* (Compositae), A. Giant Rosette Plant of the Venezuelan Paramos. *Ecology* 60(1): 85-98.
- BONGERS, R. & J. POPMA, 1988. Is exposure related variation in leaf, characteristic of Tropical Rain Forest species, adaptive? In WERGER, M.J.A. et al. (Eds.): Plant form and vegetation structure. Academic Publishing, Den Haag 1988.
- CIP. 1983. Major Potato Diseases, Insects, and Nematodes. 95 S., CIP. Lima.
- CUATRECASAS, J. 1986. Speciation and radiation of the Espeletiinae in the Andes. In VUILLEUMIER, F. & M. MONASTERIO (ed): High tropical biogeography. New York. Oxford: Oxford Univ. Press.
- CLEEF, A.M. 1983. Fitogeografía y composición de la flora vascular de los páramos de la Cordillera Oriental, Colombia. Una comparación con otras montañas tropicales. *Rev. Acad. Col. Cienc. Ex. Fis. Nat.* 15(58): 23-31.
- DOLLFUS, O. 1981. El reto del espacio andino. *Perú Problema* 20. Instituto de Estudios Peruanos. Lima.
- FOLSTER, H. & W. HETSCH, 1978. Paleosol sequences in the Eastern Cordillera of Colombia. *Quaternary Research* 9: 238-248.

- GOLDSTEIN, G. & F. MEINZER, 1983. Influence of insulating dead leaves and low temperature on water balance in an Andean giant rosette plant. *Plant. Cell and Environm.* 6: 649-656.
- GOLDSTEIN, G., F. MEINZER & M. MONASTERIO, 1984. The role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species. *Plant, Cell and Environm.* 7: 179-186.
- HOLLAND, R. 1986. *Micro Hydro Electrical Power*. 46 S. Rugby.
- HUERTAS & PANCOGER, 1981. Diagnóstico de la zona rural central de Usme. 197 S. Universidad Nacional, Bogotá.
- KÖRNER, C. et al. 1983. Altitudinal Variation of Leaf Diffusive Conductance and Leaf Anatomy in Heliophytes of Montane New Guinea and their Interrelation with Microclimate. *Flora*. 174: 91-135.
- LAUER, W. 1952. Die humiden und ariden Jahreszeiten in Afrika und Südamerika und ihre Beziehungen zu den Vegetationsgürteln. *Bonner Geogr. Abh.* 9: 1-98.
- MABBERLEY, D.J. 1986. Adaptative syndroms of the afroalpine species of *Dendrosenecio*. En: VUILLEUMIER, F. & M. MONASTERIO (eds). *High altitude biogeography*. New York/Oxford, Univ. Press.
- MEINZER, F. & G. GOLDSTEIN, 1985. Some consequence of leaf pubescence in the Andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. *Ecology* 66(2): 512-520.
- MONASTERIO, M. 1986. Adaptative Strategies of *Espeletia* in the Andean Desert Paramo. In: Vuilleumier, F. & M. Monasterio (Eds.) *High Altitude Biogeography*, New York, Oxford, S, 49-80.
- MORA-OSEJO, L.E. 1984. La situación de los bosques nativos de Colombia y resultados preliminares de experimentos sobre cultivo de plantas autóctonas ornamentales en el Jardín Botánico "José Celestino Mutis". *Rev. Acad. Col. de Ciencias Ex. Fis. y Naturales* 15(59): 71-100.
- PEREZ, F.L. 1987. Soil moisture and the upper altitudinal limit of giant paramo rosettes. *J. Biogeogr.* 14: 173-186.
- RANGEL, O et al. 1982. Tipos de vegetación en el transecto Buritica-La Cumbre, Sierra Nevada de Santa Marta (entre 0 y 4.100 m.s.n.m. *Colombia Geográfica* X(1): 1-18, Bogotá.
- ROTH, I. 1984. Stratification of tropical forests as seen in leaf structure, in H. Lieth (Ed) *Tasks for vegetation science* 6. Dr. W. Junk Publishers, The Hague/Boston/Lancaster.
- SARMIENTO, G. 1986. Ecological Features of Climate in high Tropical Mountains. In: VUILLEUMIER F. & MONASTERIO, M. (Eds.): *High Altitude Tropical Biogeography*. S. 11-45, Oxford Univ. Press, New York/Oxford.
- STOLL, G. 1978. *Naturgemässer Pflanzenschutz mit hofeigenen Ressourcen in den Tropen und Subtropen*. 192, S. Margraf, Gaimersheim.
- STURM, H. & RANGEL, O. 1985. *Ecología de los Páramos andinos. Una visión preliminar integrada*, 293 S. Univ. Nac. Bogotá.
- SALGADO-LABOURIAU, M.L. 1980. Paleoeología de los Páramos Venezolanos. En: M. Monasterio (ed.): *Estudios ecológicos en los Páramos Andinos*: 159-169. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida.
- SALMONS, J.B. 1986. Paleocology of volcanic soils in the Colombian Central Cordillera. *Diss. Bot.* 95: 1-212. Berlin/Stuttgart: Cramer.
- TROLL, C. 1961. Klima und Pflanzenkleid der Erde in dreidimensionaler Sicht. *Naturwissensch.* 48(9): 332-348.

- VALENCIA, L. 1986. Control integrado de plagas de papa. 201. S. CIP/ICA, Bogotá.
- VAN DER HAMMEN Y A.M. CLEEF, 1983. Development of the High Andean Páramo Flora and Vegetation. In: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.) *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, p. 153-201.
- VARESCHI, V. 1970. *Flora de los Páramos de Venezuela*. Mérida.
- WAGNER, E. 1979. Arqueología de los Andes venezolanos; Los Páramos y la tierra fría. En: SALGADO-LABOURIAU, M.L. (ed.): *El Medio Ambiente Páramo*: 207-218. Caracas: Editorial Arte.
- WALTER, H. & E. MEDINA 1969. Die Bodentemperatur als ausschlaggebender Faktor für die Gliederung der subalpinen und alpinen Sufo in den Anden Venezuela. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 82(34): 275-281.
- WEBER, H. 1958. Die Páramos von Costa Rica und ihre pflanzengeographische Verkettung mit den Hochanden Südamerikas. *Abh. Akad. Wiss. u.Lit. Mainz, math. naturw. Kl.* 3: 117-194.
- WEBERBAUER, A. 1911. *Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden*. Leipzig.
- YUDEOWEI, A., EZEDINMA, F.O.C. ONAZI, O.C. 1986. *Introduction to Tropical Agriculture*. 344 S., Longman, London-New York.

**PUBLICACIONES DE LA ACADEMIA COLOMBIANA DE
CIENCIAS EXACTAS, FISICAS Y NATURALES**

COLECCIÓN JORGE ALVAREZ LLERAS

- Volumen 1 - **Mora Osejo, L.E.** 1987. Estudios morfológicos, autoecológicos y sistemáticos en Angiospermas. 1/16. 196 pp, 75 figs.
Volumen 2 - **Murillo, M.T. & M.A. Harker.** 1990. Helechos y plantas afines de Colombia. 1/16. 326 pp, 145 figs.
Volumen 3 - **Lozano Contreras, G.** 1994. Las Magnoliaceae del Neotrópico 1/16 148 pp, 57 figs.
Volumen 4 - **Eslava, J.** Aspectos relacionados con la erupción del volcán Nevado del Ruiz. 1/16 174 pp, 46 figs.
Volumen 5 - **Rocha Campos Marta.** Diversidad en Colombia de los Cangrejos del género *Neostrengeria*. 1/16 IV + 144 pp, 47 figs.
Volumen 6 - **Mora-Osejo, L. E. & Sturm Helmut.** 1994. Estudios Ecológicos del Páramo y del bosque altoandino. Cordillera Oriental de Colombia. Tomos I y II. 716 pp, 190 figs.
Volumen 7 - **Díaz, J. M.; Garzón-Ferreira J. & Zea Sven.** 1995. Los arrecifes coralinos de la Isla de San Andres, Colombia: estado actual y perspectivas para su conservación. 1/16. 152 pp, 15 figs, 27 tablas y 15 láminas a color.
Volumen 8 - **Eslava Ramírez, J. A.** 1995. Régimen de la presión atmosférica en Colombia. 1/16. 152 pp, 94 figs, 59 tablas.

COLECCIÓN ENRIQUE PÉREZ ARBELÁEZ

- Volumen 1 - Memorias del Seminario en conmemoración del Centenario de Erwin Schrödinger. 1/16. 221 pp.
Volumen 2 - **Díaz, S. & A. Lourteig.** 1989. Génesis de una Flora. 1/16. xii + 362 pp, 35 figs.
Volumen 3 - **Cubillos, G., F.M. Poveda & J.L. Villaveces.** 1989. Historia Epistemológica de la Química. 1/16. 128 pp.
Volumen 4 - **Hernández de Alba, G. & A. Espinosa.** 1991. Tratados de Minería y Estudios Geológicos de la época Colonial, 1616-1803. 1/16 xii + 92 pp, 1 fig.
Volumen 5 - **Díaz-Piedrahita, S.** (Editor) 1991. José Triana, su vida, su obra y su época. 1/16 Viii + 188 pp, 73 figs.
Volumen 6 - **Díaz-Piedrahita, S.** 1991. La Botánica en Colombia, hechos notables en su desarrollo. 1/16 x + 126 pp, 30 figs.
Volumen 7 - **Mantilla, L.C. & S. Díaz-Piedrahita.** 1992. Fray Diego García, su vida y su obra científica en la Expedición Botánica. 1/16 xv + 284, 14 figs.
Volumen 8 - **Arias de Greiff, J.** 1993. Historia de la Astronomía en Colombia. 1/16 200 pp, 23 figs.
Volumen 9 - **Lértora Mendoza, C. A.** 1995. Fuentes para el estudio de las ciencias exactas en Colombia. 1/16. 316 pp.
Volumen 10 - **Carl Friedrich Gauss.** 1995. Disquisitiones Arithmeticae. Traductores: Hugo Barrantes Campos, Michael Josephy, Angel Ruiz Zúñiga. 1/16. 540 pp.

COLECCIÓN JULIO CARRIZOSA VALENZUELA

- Volumen 1 - **Castillo, G.** 1992. Física Cuántica, teoría y aplicaciones. Tomo primero. 1/16 xxxii + 410, 77 figs.
Volumen 2 - **Bernal de Ramírez, I.** 1993. Análisis de Alimentos. 1/16 XVIII + 314 pp, 28 figs.
Volumen 3 - **Castillo, G.** 1994. Física Cuántica, teoría y aplicaciones. 1/16 Tomo segundo, XX + 406 pp, 45 figs.

COLECCIÓN MEMORIAS

- Volumen 1 - Memorias del Seminario Nacional "El quehacer teórico y las perspectivas holista y reduccionista 1/16. VIII + 184 pp.
Volumen 2 - Memorias del Seminario Konrad Lorenz sobre Etología. 1/16 IV + 38 pp.

Las anteriores publicaciones pueden ser solicitadas directamente a la Academia, Apartado 44763, Santafé de Bogotá, D.C., o Fax (571) 2838552.

E. Mail accefyn@colciencias.gov.co

Se ofrecen en venta o mediante intercambio por publicaciones similares.

