

BIOMASA MICROBIANA Y OTROS PARÁMETROS EDÁFICOS EN UNA SUCESIÓN SECUNDARIA DE LOS PÁRAMOS VENEZOLANOS

MICROBIAL BIOMASS AND OTHER SOIL PARAMETERS IN A SECONDARY SUCCESSION OF THE VENEZUELAN PARAMO

Luis Daniel Llambí y Lina Sarmiento¹

*Centro de Investigaciones Ecológicas de Los Andes Tropicales (CIELAT)
Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. Fax: 58-74-401286
E-mail: lsarmien@ciens.ula.ve.*

¹Autor corresponsal.

RESUMEN

Se investigó la sucesión secundaria que tiene lugar durante los períodos de descanso característicos de la agricultura tradicional paramera. El objetivo fue relacionar la recuperación de la fertilidad con una serie de propiedades del suelo. Se compararon 36 parcelas con edades entre 1 a 9 años de descanso (4 por año) y 4 parcelas de páramo nunca cultivado. Se tomaron muestras de suelo para determinar: N de la biomasa microbiana (N-BM), C y N totales, NH_4^+ , NO_3^- , N extraíble, Mg, Ca, Na y K intercambiables, P disponible, CIC, pH y textura. No se encontraron tendencias sucesionales claras en ninguno de estos parámetros, evidenciándose una gran variabilidad entre parcelas. Esta heterogeneidad espacial, característica de los ambientes montañosos, dificulta el análisis de las tendencias sucesionales utilizando enfoques sincrónicos. Sin embargo, fue posible observar cambios significativos entre las parcelas en descanso y el páramo nunca cultivado, presentando este último valores mayores de N-BM, N y C totales, pH, Mg, Ca y saturación de bases. Estos resultados indican que la intervención sobre el páramo tiene un impacto negativo sobre propiedades edáficas relacionadas con el ciclo de nutrientes, impacto que no parece ser reversible en los períodos de descanso utilizados por los campesinos.

Palabras clave: páramo, sucesión, descanso, biomasa microbiana, nitrógeno, fertilidad.

ABSTRACT

In this study the secondary succession that takes place during the fallow periods that characterize the traditional paramo agriculture was investigated. The objective was to relate the fertility recovery to several soil properties. To analyze the succession, 36 plots between 1 and 9 years of fallow (4 plots by year) and 4 areas of paramo never cultivated were compared. In each plot soil samples were taken and microbial biomass N (N-BM), total C and N, NH_4^+ , NO_3^- extractable N, exchangeable Mg, Ca, Na, K, available P, CEC, pH and texture were measured. The results show that there is no successional increase of any of the evaluated parameters. A high variability was obtained in all the soil parameters. This spatial heterogeneity, characteristic for mountain environments, makes the successional analysis using a synchronic approach difficult. Nevertheless, a very significant decrease in N-BM, and a less significant decrease in pH, total C and N, Mg, Ca and base saturation were observed in the fallow plots in respect to the paramo areas. These results suggest that agricultural perturbation on the natural ecosystem has a negative impact on soil properties related to the nutrient cycling which is not reversible with the fallow periods currently used by the farmers.

Key words: paramo, succession, fallow, microbial biomass, nitrogen, fertility.

INTRODUCCIÓN

En los páramos venezolanos, por encima de los 3000 msnm, funciona un sistema de agricultura tradicional de papa y cereales que alterna cortos períodos de producción (de 4 años máximo) con períodos de descanso de duración variable (5 o más años). Durante el descanso tiene lugar una sucesión secundaria que permite una recuperación parcial de la vegetación natural de páramo. Esta forma de producción es ampliamente practicada tanto en las punas de Bolivia y Perú (Hervé 1994) como en los páramos de Colombia y Venezuela (Sarmiento y Monasterio 1993).

Se han propuesto diversas funciones para los períodos de descanso utilizados en estos agroecosistemas: proveer leña para los fogones domésticos, servir como áreas de pastoreo o como mecanismo de control de plagas, aun cuando el permitir la recuperación de la fertilidad parece ser su papel más importante (Sarmiento y Monasterio 1993). De acuerdo con los campesinos del Páramo de Gavidia, el descanso es impuesto por la disminución de la fertilidad de los suelos luego de varios años continuos de producción. Sarmiento (1995) reporta que los rendimientos en parcelas sometidas a cultivos consecutivos de papa, disminuyen desde un promedio de 18,3 t ha⁻¹ para el primer año, a 1,7 t ha⁻¹ para el tercer año, a pesar de la utilización de abundante fertilización mineral, lo que indica que el suelo pierde su capacidad de retención de los nutrientes agregados. Así, el sistema puede ser caracterizado por una pérdida rápida y una recuperación lenta de la fertilidad. Pero, ¿cómo ocurre la recuperación de la fertilidad durante el descanso?

Los mecanismos que operan en la sucesión y que permiten explicar la recuperación son poco conocidos (Robertson 1984, Hervé 1994). Una serie de trabajos realizados en las punas de Bolivia y en los páramos de Colombia y Venezuela no han permitido evidenciar aumentos sucesionales de los

nutrientes más importantes del suelo, como el N total y mineral, el P y las bases cambiables (Ferwerda 1987, Sarmiento y Monasterio 1993, Hervé 1994, Aranguren y Monasterio 1997). Analizando en más detalle el problema, Sarmiento y Monasterio (1993) y Sarmiento (1995), sugieren que la recuperación pudiera estar asociada a una acumulación de N en la biomasa microbiana (N-BM) y en otras fracciones lábiles de la materia orgánica. Sin embargo, estos estudios estuvieron basados en un número muy reducido de parcelas, siendo necesario ampliar la muestra analizada para generalizar los resultados. Por otra parte, para entender mejor el efecto de la actividad agrícola sobre la fertilidad del suelo y evaluar la efectividad de los descansos en la restauración del ecosistema paramero es necesario incluir en el análisis zonas de páramo nunca utilizadas para la agricultura, que puedan servir como referencia.

En el presente trabajo nos planteamos analizar la dinámica sucesional de la biomasa microbiana y de una serie de parámetros fisicoquímicos del suelo, estudiando detalladamente los primeros 9 años del descanso (intervalo mayor que la duración promedio de los descansos en la zona de estudio) y comparar con zonas de páramo nunca cultivado. Nuestra hipótesis central es que el uso agrícola de los suelos de páramo con las técnicas tradicionales, que no incluyen fertilización orgánica, produce una disminución de la biomasa microbiana y en consecuencia pérdidas de N lábil, disminución de las tasas de mineralización y de ciclaje del N y por lo tanto de la fertilidad de los suelos. Esta hipótesis se basa en la idea propuesta inicialmente por Odum (1969) de una mayor capacidad de retención de nutrientes en ecosistemas maduros, relacionada con un aumento de la inmovilización biótica de los nutrientes inorgánicos. Nuestra hipótesis se sustenta además en los aumentos sucesionales de la biomasa microbiana reportados por Insam y Domsch (1988), Insam y Hasselwandter (1989) y Santruckova (1992) en ecosistemas templados. En el páramo, Sarmiento

(1995) observa un aumento considerable de la biomasa microbiana al comparar una parcela con 16 años de descanso con otra cultivada 3 años consecutivos, aunque cabe observar que este período de descanso es muy superior al que se practica en la zona. El aumento sucesional de la biomasa microbiana sería posible gracias a los mayores aportes vegetales al suelo, producto del desarrollo de la vegetación, siendo este aporte el motor energético para el crecimiento de la comunidad microbiana.

El análisis de la agricultura tradicional con descansos y de su impacto sobre el páramo natural utilizando una perspectiva ecosistémica, cobra particular importancia al estar muchos de estos sistemas tradicionales andinos dentro de parques nacionales y estar sufriendo un proceso reciente de transformación hacia formas más intensivas y degradantes de uso de la tierra.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó en el Páramo de Gavidia, a 10 km la población de Mucuchíes, donde está asentada una pequeña comunidad de agricultores tradicionales de papa y cereales de unos 500 habitantes, dentro de los límites del Parque Nacional Sierra Nevada en la Cordillera de Mérida (8° 35' - 8° 45'N, 70° 52' - 70° 58'O). El área de estudio corresponde a un valle de origen glaciar donde la actividad agrícola se practica entre los 3300 y los 3800 msnm, con temperaturas medias anuales entre 10 y 6 °C respectivamente. La precipitación anual promedio es de 1380 mm. El paisaje está conformado por un mosaico donde se interdigitan zonas de páramo, cuya vegetación característica es un rosetal-arbustal, con áreas en diferentes etapas sucesionales y con parcelas cultivadas. Los suelos son inceptisoles, muy ricos en materia orgánica pero pobres en nutrientes disponibles, ya que las bajas temperaturas limitan los procesos de descomposición.

Se escogieron 36 parcelas con edades comprendidas entre 1 a 9 años de descanso (4 por

año) y 4 parcelas de páramo no intervenido, todas ellas ubicadas en fincas de varios agricultores en Las Piñuelas, uno de los pequeños y estrechos valles glaciares presentes en el área. El tiempo de descanso de las parcelas se determinó con exactitud a partir de una base de datos histórica elaborada por Smith (1995) para las parcelas de la región y posteriormente actualizada para 1996. El tamaño de las parcelas varió entre 344 y 14.181 m², con un promedio de 2.874 m².

Para minimizar el efecto de factores diferentes del tiempo de descanso sobre las condiciones del suelo y disminuir la heterogeneidad se seleccionaron parcelas lejanas a las viviendas de los agricultores, ya que las parcelas más cercanas se encuentran en general sometidas a una fuerte presión de pastoreo. Asimismo, se escogieron parcelas con pendientes mayores de 35°, para reducir la variabilidad de este parámetro que tiene mucha influencia sobre la profundidad y otras características del suelo. El efecto de la heterogeneidad no excluida se evaluó determinando para cada parcela su unidad geomorfológica, clasificándolas en parcelas de ladera, cono de deyección o valle colgante y evaluando algunos parámetros edáficos que suponemos son independientes del tiempo sucesional, como arena (A), limo (l) y arcilla (a).

El período de muestreo abarcó desde el 21 al 31 de julio de 1996, que corresponde al pico lluvias, cuando ocurre el máximo anual de la BM (Sarmiento 1995). El intervalo de muestreo se hizo lo más corto posible, nuevamente para reducir el ruido que pudiera introducir en el análisis coleccionar las muestras en días diferentes. Asimismo, se escogió el momento en que ocurre el pico anual de la biomasa microbiana para poder detectar mejor las diferencias entre parcelas. Para realizar el muestreo se excluyó en cada parcela un borde de al menos 2 m alrededor de toda la parcela. En cada parcela se seleccionaron 10 puntos aleatorios, coleccionando en cada uno un monolito de suelo de

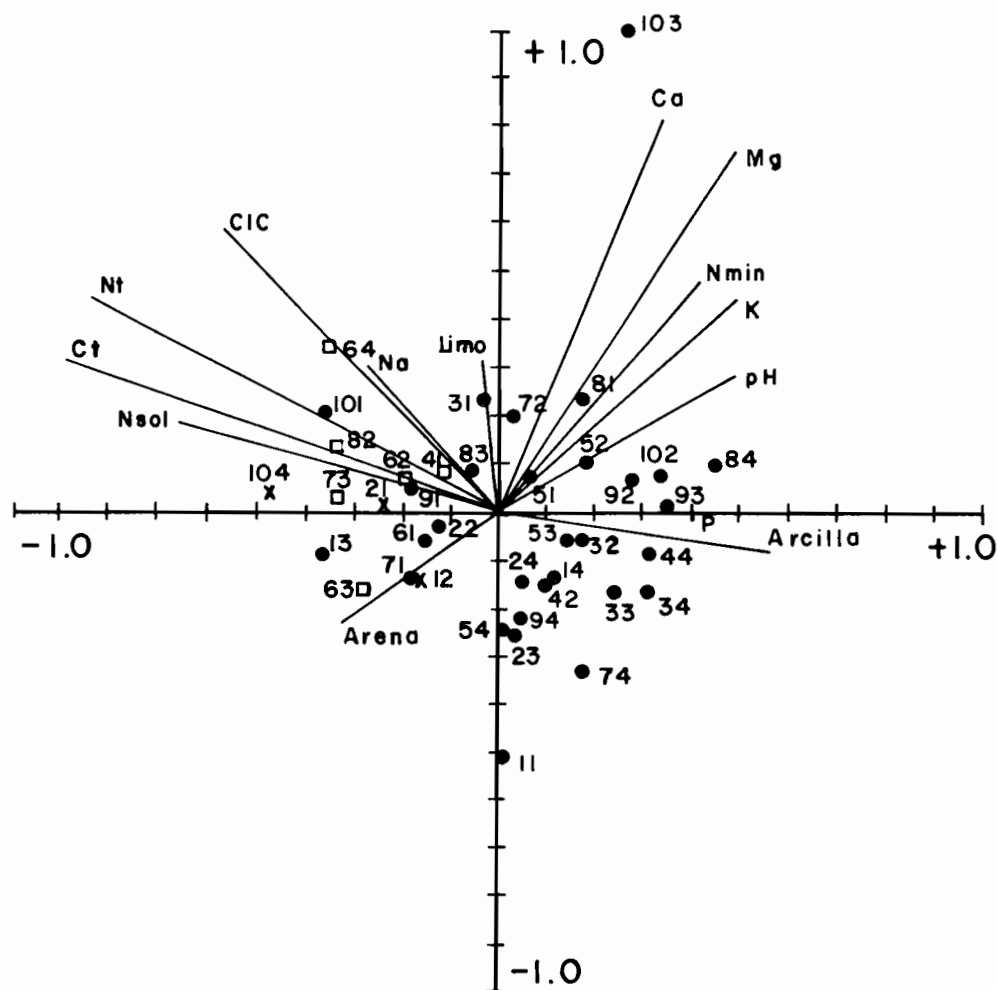


Figura 1. Análisis de Componentes Principales centrado y estandarizado de las variables físico-químicas en las 40 parcelas, páramo de Gavidía, estado Mérida, Venezuela. Se presentan el primer y segundo componente que recogen un 28,3 y 19,1% de la varianza respectivamente. El primer número en cada parcela corresponde a su tiempo de descanso y el segundo al número de réplica ($n=4$). Las parcelas de páramo natural se señalan con un número 10. (X): parcelas en valles colgantes, (\square): parcelas en conos de deyección, (\cdot): parcelas en laderas. El N extraíble aparece como Nsol.

20 cm de profundidad (capa arable del suelo) por 10 cm de diámetro. Las diez muestras fueron homogeneizadas para obtener una muestra compuesta por parcela de entre 6 y 7 kg, a partir de la cual se realizaron todos los análisis. Las muestras para BM fueron almacenadas a 4 °C por un tiempo no superior a los 15 días antes de realizar las mediciones, tiempo que según Chaussod *et al.* (1986) no afecta el valor de la biomasa microbiana.

En cada parcela se determinó el N de la biomasa microbiana utilizando el método de fumigación-extracción (Brookes *et al.* 1985). El suelo fue tamizado a 4 mm y tres réplicas de suelo fresco, equivalente a 40 g de suelo seco fueron fumigadas por 18 h con cloroformo libre de alcohol. Después de remover el cloroformo, los suelos fumigados y tres controles de suelo no fumigado fueron extraídos con K_2SO_4 1 N (proporción

suelo:solución 1:5). El N total de los controles y de los fumigados fue determinado por digestión y destilación, utilizando el método de kjeldahl. El nitrógeno de la biomasa microbiana fue calculado como la diferencia entre fumigados y controles dividida por un factor de 0,45. El nitrógeno extraíble (N ext) es el N total medido en los extractos controles. El nitrógeno mineral (NH_4^+ y NO_3^-) fue también medido en los extractos controles. Para la determinación del NH_4^+ el extracto fue destilado agregando MgO y para el NO_3^- agregando una mezcla de aleación Dewarda y MgO.

Posteriormente los suelos fueron secados al aire y enviados al Laboratorio de Suelos de Geografía (ULA) donde se realizaron las siguientes determinaciones: textura, C total (Ct), N total (Nt), Mg, Ca, Na y K intercambiables, P disponible (P) y capacidad de intercambio catiónico (CIC).

Para los análisis estadísticos se utilizó la prueba no paramétrica de comparación de medias de Kruskal-Wallis excepto en el caso del N-BM en que no se observaron violaciones de las suposiciones de la ANOVA y por lo tanto se utilizó esta técnica. Además, se realizaron análisis de regresión simple y múltiple para estudiar la relación entre las diferentes variables. Para analizar de manera integrada la variación en las características físico-químicas en las 40 parcelas se utilizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) centrado y estandarizado.

RESULTADOS

En la Tabla 1 presentamos los promedios obtenidos para cada año de descanso y para las parcelas de páramo de los parámetros físico-químicos evaluados. No se observan tendencias al aumento o a la disminución de ningún nutriente, ni de la materia orgánica, ni de otras propiedades físico-químicas a lo largo de la sucesión. La única correlación significativa, aunque baja, con el tiempo sucesional se obtuvo con la relación C/N ($r = -0,35$,

$P < 0,05$). Según el test de Kruskal-Wallis, las parcelas con diferentes edades no fueron significativamente diferentes salvo en el caso de la textura, presentando las de 1 y 2 años un porcentaje mayor de arena y menor de limo. Aún cuando las diferencias no son estadísticamente significativas, observamos que las parcelas de páramo no intervenido se caracterizan por los promedios más altos de N total, pH, Ca, Mg y saturación de bases y por el valor más bajo de P. En general, todos los parámetros muestran una alta variabilidad, inclusive para parcelas con igual descanso.

Si analizamos los promedios de todas las parcelas analizadas (Tabla 1) puede decirse que los suelos son característicos de páramo, con texturas arenosas, muy fuertemente ácidos, con un elevado porcentaje de C y N totales, CIC intermedias y saturación de bases baja (para comparar con otros suelos de páramo ver Fariñas 1975 y Malagón 1982). Los coeficientes de variación entre las 40 parcelas fueron en general altos, principalmente para los nutrientes intercambiables o disponibles: 93% para el NH_4^+ , 99% para el NO_3^- , 92% para el P, 65% para el Ca, 97% para el Mg, 41% para el K. El Ct y Nt presentaron coeficientes de variación intermedios: 32 y 26% respectivamente. Únicamente el pH presentó un coeficiente de variación bajo (6%).

Para analizar la gran heterogeneidad observada en los parámetros físico-químicos del suelo se realizó un ACP (Figura 1). Puede verse cómo las parcelas se reparten en los cuatro cuadrantes definidos por los dos primeros ejes de variación, sin agruparse de acuerdo con su tiempo de descanso. Al clasificarlas según su unidad geomorfológica puede observarse cómo las parcelas ubicadas en valles colgantes se encuentran en la parte inferior izquierda del gráfico, asociadas con valores elevados de arena, C y N totales y N extraíble, las parcelas en conos de deyección se concentran en la parte superior izquierda, presentando las mismas características,

TENDENCIAS SUCESIONALES EN SUELOS DEL PÁRAMO

Tabla 1. Promedio y desviación estándar de las características físico-químicas para cada año de descanso, para las zonas de páramo no intervenido (pa) y para el total de las parcelas muestreadas (total), páramo de Gavidia, estado Mérida, Venezuela. Se señalan las diferencias estadísticamente significativas (***) con $\alpha \leq 0,05$ y no significativas (NS) según Kruskal-Wallis (K-W) entre las parcelas en descanso (d-d) y entre las de páramo-descanso (p-d).

Descanso (años)	C t (%)	N t (%)	C/N (mg kg ⁻¹)	Next (mg kg ⁻¹)	NH ₄ ⁺ (mg kg ⁻¹)	NO ₃ (mg kg ⁻¹)	pH (H ₂ O)	pH (KCl)	P (mg kg ⁻¹)
1	9,7±3,5	0,43±0,12	21,8±1,9	19,3± 5,0	0,50±0,63	1,57±1,66	4,63±0,48	4,08±0,24	14,2± 7,8
2	9,6±2,0	0,45±0,08	20,8±0,8	24,6± 6,2	0,62±0,57	1,52±0,90	4,74±0,21	4,01±0,13	25,0±19,0
3	7,1±2,3	0,37±0,09	18,7±1,7	24,8± 5,5	1,65±0,80	1,60±1,71	4,88±0,23	4,04±0,14	16,1± 4,9
4	8,2±2,5	0,44±0,11	18,3±1,5	21,6± 2,0	2,26±1,38	1,35±1,03	4,80±0,12	4,01±0,03	24,0±10,2
5	7,9±0,7	0,45±0,03	17,6±0,7	24,1± 6,4	1,62±0,86	2,11±0,91	4,65±0,33	3,90±0,17	39,2±24,1
6	12,1±3,1	0,60±0,08	20,1±2,6	31,8± 5,7	1,70±1,26	0,80±0,68	4,69±0,22	4,04±0,10	10,2±17,5
7	9,9±3,5	0,47±0,11	20,7±4,7	28,1± 9,5	1,07±1,03	1,83±1,61	4,71±0,21	3,94±0,16	37,0±29,6
8	8,4±2,8	0,46±0,14	18,3±1,1	27,6±11,0	3,64±3,26	1,07±2,11	5,03±0,28	4,15±0,09	27,7±24,1
9	6,8±2,5	0,37±0,13	18,3±0,9	23,2±11,7	1,44±1,13	0,89±1,77	4,93±0,35	3,98±0,20	32,0±39,6
Pa	11,2±3,6	0,61±0,18	18,4±1,9	25,5±10,5	1,38±1,06	1,65±2,99	5,17±0,14	4,16±0,18	4,6± 2,2
Total	9,2±2,9	0,47±0,12	19,2±2,3	26,6± 7,6	1,59±1,48	1,50±1,49	4,82±0,29	4,03±0,16	22,9±21,3
K-W (d-d)	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
K-W (p-d)	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

Descanso (años)	CIC (cmol kg ⁻¹)	Ca (cmol kg ⁻¹)	Na (cmol kg ⁻¹)	K (cmol kg ⁻¹)	Sat. Bas (%)	A (%)	I (%)	a (%)
1	19,6±8,1	1,2±0,4	0,12±0,01	0,31±0,07	16,9± 8,0	71,5±3,4	26,5±3,4	2,0±0,0
2	22,4±5,4	1,7±0,3	0,10±0,01	0,31±0,07	18,8± 2,6	68,5±2,5	29,0±2,0	2,5±1,0
3	19,0±5,0	1,7±0,6	0,10±0,02	0,42±0,14	24,2± 5,4	61,5±2,5	32,0±1,6	6,5±1,9
4	21,0±3,8	1,9±0,3	0,10±0,03	0,27±0,04	22,5± 7,0	62,5±2,5	33,5±3,0	4,0±2,3
5	21,3±7,8	2,1±0,7	0,08±0,02	0,34±0,13	24,5± 4,5	61,0±3,5	34,0±1,6	5,0±2,6
6	27,3±3,1	1,5±0,6	0,10±0,02	0,22±0,06	12,6± 4,4	63,0±2,0	34,0±2,6	3,0±1,2
7	23,8±7,3	1,3±0,4	0,12±0,03	0,25±0,17	14,2± 5,8	63,5±1,0	32,0±0,0	4,5±1,0
8	23,5±5,5	2,3±0,6	0,11±0,01	0,39±0,21	25,3± 7,6	62,5±1,0	34,0±1,6	3,5±1,9
9	22,3±6,1	2,0±1,1	0,11±0,02	0,32±0,16	26,9±23,4	64,5±1,0	31,0±2,6	4,5±1,9
Pa	23,9±5,3	3,8±3,4	0,12±0,02	0,38±0,15	38,2±27,1	65,5±3,4	30,5±1,6	4,0±2,8
Total	22,4±5,6	2,0±1,3	0,11±0,02	0,32±0,13	22,4±12,9	64,4±6,8	31,7±3,1	4,0±2,0
K-W (d-d)	NS	NS	NS	NS	NS	***	***	NS
K-W (p-d)	NS	NS	NS	NS	NS	***	***	NS

pero con porcentajes menores de arena. Las parcelas de ladera presentan una heterogeneidad considerable, encontrándose distribuidas en los cuatro cuadrantes del gráfico. Si bien el ACP nos permite asociar parte de la variabilidad observada a la posición geomorfológica, queda por explicar una considerable proporción de la varianza, especialmente dentro de las zonas de ladera, donde se encuentran la mayoría de las parcelas

estudiadas. En la Tabla 2 se presentan los promedios de las diferentes variables obtenidos en cada unidad geomorfológica. Puede observarse cómo los suelos de laderas presentan promedios significativamente menores de Ct, Nt, relación C/N y CIC que las otras unidades geomorfológicas. Por otra parte, los conos y los valles colgantes resultan bastante similares, con una única diferencia significativa a nivel textural.

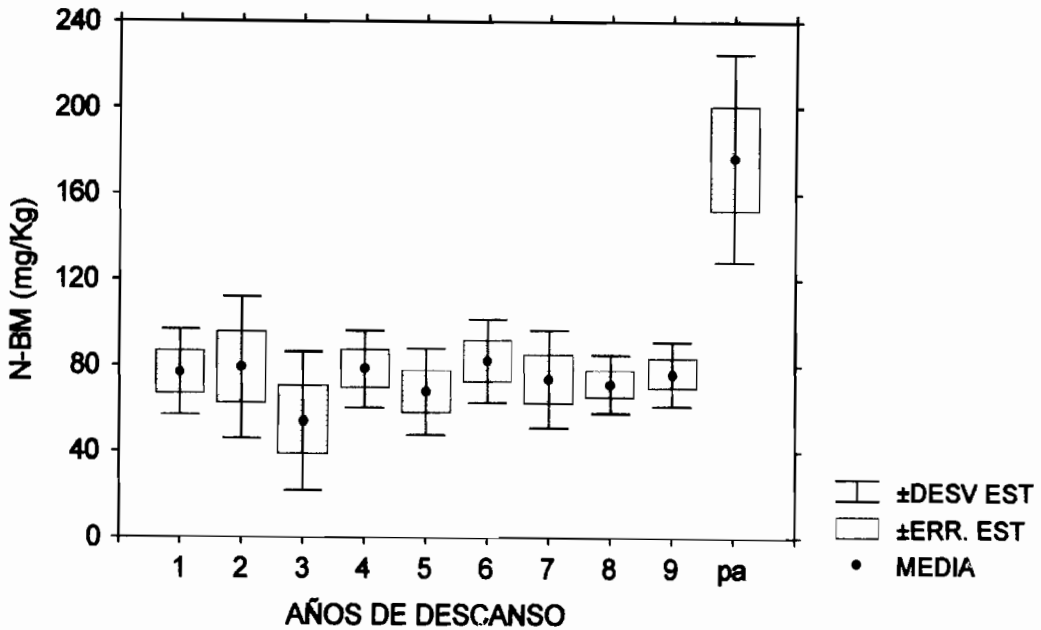


Figura 2. Promedios de N de la biomasa microbiana en función del tiempo de descanso (pa = páramo virgen), páramo de Gavidia, estado Mérida, Venezuela.

En la Figura 2 se evidencia que el N-BM no muestra una tendencia clara al aumento durante el descanso. Sin embargo, las parcelas de páramo nunca cultivado presentan un promedio de N-BM mayor que las parcelas en descanso (176,4 contra 73,1 mg kg⁻¹, diferencia significativa ANOVA, $P < 0,001$). Como vemos se observa una marcada variabilidad en los valores de BM aún entre parcelas de un mismo tiempo de descanso.

En la Tabla 3 presentamos la matriz de correlaciones para todas las variables del estudio. Entre las correlaciones estadísticamente significativas vale la pena resaltar la clara asociación entre el Nt y Ct ($r=0,92$). El N extraíble también presenta una correlación significativa con el Ct y el Nt ($r=0,65$ y $r=0,66$ respectivamente). La CIC aparece asociada fundamentalmente con la materia orgánica, observándose una correlación significativa tanto con el Nt como con el Ct ($r=0,68$ para el Ct). Por otro lado, se observa una marcada asociación entre el Ca y el Mg, cuyas abundancias

están fuertemente correlacionadas ($r=0,90$).

La biomasa microbiana se correlaciona principalmente con el Nt y el Mg y en menor grado con el Ct, el Ca y el Na, aunque ninguna de estas correlaciones es alta. Se realizó un análisis de regresión múltiple para evaluar si una combinación de variables explica la varianza observada en la BM. A través de un procedimiento secuencial de inclusión de variables obtenemos un primer modelo significativo ($N-BM=97,2+0,80Nt+0,56Mg-0,26I-0,33CIC$) que explica un 60% de la varianza del N-BM ($r=0,78$, $P < 0,01$). Sin embargo, su poder predictivo depende en gran medida de la presencia de las parcelas de páramo no cultivado. Si se eliminan estas parcelas del análisis el mejor modelo que obtenemos ($N-BM=390,1-0,82a-0,37pH+0,76Mg-0,71Ca$) explica solo un 40,5% de la varianza ($r=0,64$, $P=0,006$).

Analizando las diferencias en N-BM para las diferentes unidades geomorfológicas (Figura 3) observamos que las parcelas en descanso ubicadas

en valles colgantes presentan un promedio de $104,7 \pm 23,8 \text{ mg kg}^{-1}$ de N-BM en relación a $70,1 \pm 20,3 \text{ mg kg}^{-1}$ en ladera y $77,6 \pm 18,9$ en conos de deyección, aún cuando la diferencia no es estadísticamente significativa (ANOVA, $P=0,07$).

La mayor parte del nitrógeno del suelo se encuentra en formas poco disponibles. En promedio de todas las parcelas el N-BM representa únicamente 1,8 % del N total, mientras que el N extraíble y el N mineral sólo representan respectivamente 0,5 y 0,06 % del total.

DISCUSIÓN

Al igual que en estudios anteriores realizados en sistemas con descansos largos de Los Andes tropicales (Ferberda 1987, Sarmiento y Monasterio 1993, De Robert 1993, Hervé 1994) no se observaron aumentos sucesionales de la materia orgánica, de los nutrientes intercambiables o disponibles ni de otras propiedades fisico-químicas

que pudieran explicar la recuperación de la fertilidad. La única variable que presentó una correlación con el tiempo sucesional fue la relación C/N. Si bien esta correlación es baja, pudiera estar indicando cambios en la calidad de la materia orgánica en el curso de la sucesión. En todos estos estudios, sobre todo cuando se incluye un número elevado de parcelas, se repite la tendencia a una alta variabilidad de los parámetros evaluados, la cual no obedece al tiempo de descanso. En la Tabla 4 se sintetiza la información disponible sobre sistemas agrícolas con descansos largos en Los Andes tropicales. Puede observarse coeficientes de variación de los parámetros edáficos comparables a los encontrados en este estudio, lo cual enmascara posibles tendencias sucesionales. Aparte de la correlación negativa encontrada por nosotros entre la relación C/N y el tiempo, la única correlación significativa es la encontrada por Ferberda (1987) entre el Ca y el tiempo sucesional ($r=-0,67$, $P<0,05$), la cual en todo caso no estaría

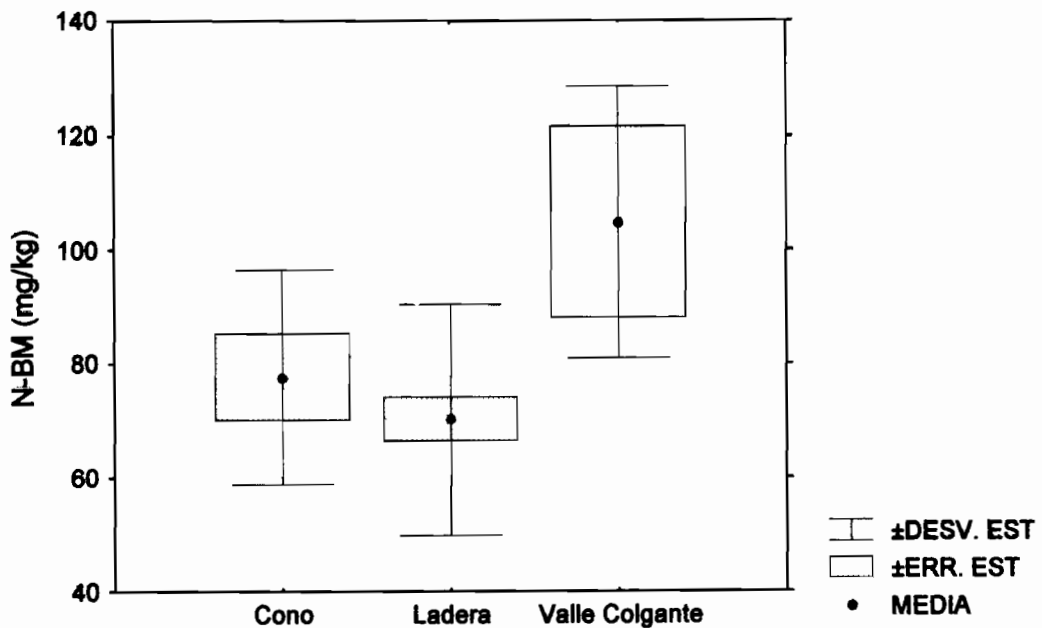


Figura 3. Promedios de N-BM para las 36 parcelas en descanso en ladera, valles colgantes y conos de deyección, páramo de Gavidia, estado Mérida, Venezuela.

Tabla 2. Promedios y desviación estándar de las características físico-químicas para las diferentes posiciones geomorfológicas incluidas en el estudio, páramo de Gavidia, estado Mérida, Venezuela. Se señalan las diferencias estadísticamente significativas (***) con $\alpha \leq 0,05$ y no significativas (NS con $\alpha > 0,05$) según Kruskal-Wallis. Las letras minúsculas distintas en los promedios indican diferencias significativas entre las posiciones geomorfológicas según el test de U de Mann Whitney ($P < 0,05$)

	n	C t (%)	N t (%)	C/N (mg kg ⁻¹)	Next (mg kg ⁻¹)	NH ₄ ⁺ (mg kg ⁻¹)	NO ₃ ⁻ (mg kg ⁻¹)	pH (H ₂ O)	pH (KCl)	P (mg kg ⁻¹)
Conos	6	11,9±2,5 ^a	0,58±0,07 ^a	20,3±2,1 ^{ab}	29,7±8,5	2,11±0,87	0,66±0,86	4,76±0,27	4,05±0,13	8,2± 7,9 ^a
Laderas	31	8,3±2,6 ^b	0,44±0,12 ^b	18,8±2,3 ^a	24,1±7,7	1,61±1,60	1,66±1,59	4,85±0,29	4,03±0,17	27,8 ±22,0 ^b
Valles colg.	3	12,3±1,8 ^a	0,57±0,10 ^{ab}	21,7±0,5 ^b	25,4±5,0	0,33±0,34	1,59±1,46	4,66±0,51	3,98±0,14	2,33± 1,1 ^{ab}
K-W		***	***	***	NS	NS	NS	NS	NS	***

	CIC (cmg kg ⁻¹)	Ca (cmg kg ⁻¹)	Mg (cmol kg ⁻¹)	Na (cmol kg ⁻¹)	K (cmol kg ⁻¹)	Sat.Bas. (%)	A (%)	l (%)	a (%)
Conos	26,9±2,9 ^a	1,78±0,81	0,15±0,13	0,10±0,02	0,21±0,06 ^a	15,5± 6,8	63,0±2,1 ^a	35,0±2,8 ^a	2,7±1,0
Laderas	21,1±5,8 ^b	2,04±1,42	0,26±0,26	0,11±0,02	0,34±0,14 ^b	24,7±13,8	64,2±3,9 ^{ab}	31,4±2,9 ^b	4,4±2,1
Valles colg.	26,7±1,4 ^{ab}	1,34±0,48	0,16±0,08	0,11±0,02	0,32±0,12 ^{ab}	12,8± 3,4	69,3±1,2 ^b	28,7±1,2 ^b	2,0±0,0
K-W	***	NS	NS	NS	***	NS	***	***	NS

explicando la recuperación de la fertilidad.

Una de las pocas diferencias que encontramos entre parcelas con diferente tiempo de descanso fue el porcentaje más elevado de arena en las parcelas de 1 y 2 años, lo cual probablemente se relaciona con que los agricultores seleccionaron en esos años parcelas relativamente marginales (en términos de drenaje) luego de un máximo de actividad agrícola en el valle que disminuyó las zonas disponibles para cultivo (Smith 1995).

Independientemente del problema de la heterogeneidad espacial y de su efecto de enmascarar los cambios sucesionales, hay que considerar que estos suelos altoandinos presentan contenidos muy altos de materia orgánica, por lo cual no sorprende la inexistencia, en el transcurso de sucesiones de corta duración, de cambios significativos en la cantidad total de C y N. Los cambios que pudieran estar ocurriendo en estos

compartimientos serían pequeños en relación al gran tamaño de los mismos y por lo tanto difíciles de detectar. Por otra parte, la no acumulación en el suelo de nutrientes disponibles (nitrógeno mineral, bases cambiables y fósforo) podría explicarse por ser éstos rápidamente absorbidos por la vegetación sucesional en pleno desarrollo, acumulándose de esta manera en la biomasa vegetal y no en el suelo. Así, en estos sistemas la clave para entender los mecanismos de recuperación de la fertilidad debe estar más asociada al estudio de la disponibilidad relativa y de la dinámica de liberación de los nutrientes a partir de la fracción lábil de la materia orgánica, que es la que pudiera mostrar una respuesta dinámica en estas escalas de tiempo. De manera que sería importante estudiar los cambios sucesionales de otros procesos como las tasas de mineralización y el potencial de nitrificación como posibles procesos reguladores de la disponibilidad de N.

TENDENCIAS SUCESIONALES EN SUELOS DEL PÁRAMO

Tabla 3. Matriz de correlaciones para todas las variables estudiadas.

	BM	Ct	Nt	C/N	Next	NH ₄ ⁺	NO ₃	pH (H ₂ O)	pH (KCl)	P	CIC	CIC	Ca	Mg	Na	K	Sat. Bas.	Arena	Limo	Arcilla
BM	1,00	0,33*	0,48*	-0,08	0,05	-0,09	0,08	0,17	0,13	-0,21	0,25	0,25	0,40*	0,47*	0,39*	0,17	0,25	0,21	-0,16	-0,25
Ct	0,33*	1,00	0,92*	0,66*	0,65*	-0,38*	-0,04	-0,33*	-0,18	-0,35*	0,68*	0,68*	-0,06	-0,17	0,31*	-0,27	-0,43*	0,21	0,11	-0,44*
Nt	0,48*	0,92*	1,00	0,32*	0,66*	-0,28	0,05	-0,28	-0,15	-0,34*	0,69*	0,69*	0,06	-0,07	0,29	-0,21	-0,33*	0,12	0,20	-0,46*
C/N	-0,08	0,66*	0,32*	1,00	0,29	-0,42*	-0,18	-0,32*	-0,17	-0,19	0,30	0,30	-0,30	-0,31	0,25	-0,24	-0,46*	0,32*	-0,18	-0,20
Next	0,05	0,65*	0,66*	0,29	1,00	-0,06	-0,08	-0,38*	-0,43*	-0,13	0,44*	0,44*	-0,21	-0,31	0,10	-0,17	-0,43*	-0,19	0,32*	-0,02
NH ₄ ⁺	-0,09	-0,38*	-0,28	-0,42*	-0,06	1,00	0,11	0,41*	0,25	0,09	-0,16	-0,16	0,20	0,17	-0,18	0,27	0,31	-0,34*	0,28	0,19
NO ₃	0,08	-0,04	0,05	-0,18	-0,08	0,11	1,00	-0,08	0,10	-0,01	0,26	0,26	0,49*	0,37*	0,04	0,26	0,26	-0,02	-0,04	0,02
pH (H ₂ O)	0,17	-0,33*	-0,28	-0,32*	-0,38*	0,41*	-0,08	1,00	0,73*	-0,03	-0,25	-0,25	0,38*	0,46*	0,13	0,17	0,56*	-0,11	0,10	0,04
pH (KCl)	0,13	-0,18	-0,15	-0,17	-0,43*	0,25	0,10	0,73*	1,00	-0,32*	-0,24	-0,24	0,49*	0,45*	0,17	-0,07	0,59*	0,12	0,03	-0,28
P	-0,21	-0,35*	-0,34*	-0,19	-0,13	0,09	-0,01	-0,03	-0,32*	1,00	-0,06	-0,06	-0,08	0,06	0,10	0,41*	-0,02	-0,16	-0,01	0,28
CIC	0,25	0,68*	0,69*	0,30	0,44*	-0,16	0,26	-0,25	-0,24	-0,06	1,00	1,00	0,00	0,21	0,11	0,20	0,08	-0,30	0,07	0,14
Ca	0,40*	-0,06	0,06	-0,30	-0,21	0,20	0,49	0,38*	0,49*	-0,08	0,21	0,21	1,00	0,90*	0,13	0,38*	0,83*	-0,14	0,09	0,00
Mg	0,47*	-0,17	-0,07	-0,31	-0,31	0,17	0,37	0,46*	0,45*	0,06	0,11	0,11	0,90*	1,00	0,12	0,56*	0,82*	-0,13	-0,02	0,17
Na	0,39	0,31*	0,29	0,25	0,10	-0,18	0,04	0,13	0,17	0,10	0,20	0,20	0,13	0,12	1,00	0,08	0,06	0,28	-0,11	-0,41*
K	-0,17	-0,27	-0,21	-0,24	-0,17	0,27	0,26	0,17	-0,07	0,41*	0,08	0,08	0,38*	0,56*	0,08	1,00	0,38*	-0,10	-0,12	0,31*
Sat. Bas.	0,25	-0,43*	-0,33*	-0,46*	-0,43*	0,31	0,26	0,56*	0,59*	-0,02	-0,30	-0,30	0,83*	0,82*	0,06	0,38*	1,00	-0,19	0,06	0,15
Arena	0,21	0,21	0,12	0,32*	-0,19	-0,34*	-0,02	-0,11	0,12	-0,16	0,07	0,07	-0,14	-0,13	0,28	-0,10	-0,19	1,00	-0,83*	-0,62*
Limo	-0,16	0,11	0,20	-0,18	0,32*	0,28	-0,04	0,10	0,03	-0,01	0,14	0,14	0,09	-0,02	-0,11	-0,12	0,06	-0,83*	1,00	0,11
Arcilla	-0,25	-0,44*	-0,46*	-0,20	-0,02	0,19	0,02	0,04	-0,28	0,28	-0,29	-0,29	0,00	0,17	-0,41*	0,31*	0,15	-0,62*	0,11	1,00

* Correlación significativa con $\alpha < 0,05$

Nuestra hipótesis inicial de que la biomasa microbiana resultaría un indicador más sensible de los cambios sucesionales que los parámetros físico-químicos no es apoyada por los resultados obtenidos. Esto llama la atención en virtud del aumento sucesional del N en la biomasa vegetal reportado por Sarmiento *et al.* (1993) ya que sugiere que las dinámicas de ambos compartimientos no están acopladas. Sin embargo, nuestros resultados deben ser interpretados en el contexto de la marcada heterogeneidad observada en las condiciones edáficas del valle, la cual nuevamente pudiera estar enmascarando posibles tendencias sucesionales de la BM. De hecho, los valores de N-BM muestran una elevada variación, superando incluso la encontrada por el proyecto Tropical Soil Biology and Fertility (TSBF) en situaciones contrastantes de trópico de baja altitud en cuatro continentes (Woomer *et al.* 1994). Resulta interesante que Schmitz *et al.* (1989) estudiando

los cambios sucesionales de varios grupos funcionales de microorganismos del suelo en una cronosecuencia en un ambiente mediterráneo del sur de España, encuentran que las características asociadas a las variaciones topográficas tienen mayor importancia en determinar la abundancia de los microorganismos que el tiempo de descanso. Es posible que ocurra un aumento sucesional del N-BM dentro de cada parcela, pero que el enfoque de cronosecuencias (que parte de la comparación puntual de parcelas que representan diferentes momentos de la sucesión) sea inapropiado en el contexto de la alta heterogeneidad del valle. Al igual que nosotros, Hervé (1994) concluye, después de comparar 54 parcelas con diferente tiempo de descanso en la Puna Boliviana sin encontrar tendencias claras en diferentes variables físico-químicas (Tabla 4), que la observación sincrónica de parcelas distintas para captar mecanismos de evolución de la fertilidad del suelo tiene como

principal limitante la variabilidad de las situaciones *in situ*.

Otro factor que puede haber contribuido a enmascarar los cambios sucesionales es la profundidad de muestreo que fue utilizada en los cuatro sitios comparados en la Tabla 4 (0 a 20 cm). Diversos estudios muestran cómo la biomasa microbiana se concentra en los primeros centímetros del perfil, disminuyendo exponencialmente en profundidad (Van Gestel *et al.* 1992, McGill *et al.* 1986 y otros) por lo que el muestreo hasta 20 cm puede haber diluido los efectos de la sucesión. Sin embargo, otros estudios reportan que las disminuciones de la biomasa microbiana con la profundidad son menos importantes en suelos arados como los utilizados en este estudio (Doran 1987). En este sentido sería importante conocer la distribución vertical de la biomasa microbiana en suelos agrícolas del páramo y en base a esos resultados replantearse un muestreo en cronosecuencias.

También existe la posibilidad de que no ocurra una recuperación de la fertilidad durante el descanso y que el mismo esté cumpliendo otros papeles. En Gavidia las zonas en descanso son utilizadas como fuentes de leña para los fogones y como áreas de pastoreo para el ganado.

La enorme variabilidad que caracteriza al N-BM en el valle de Gavidia no logra ser satisfactoriamente interpretada a partir de las variables físico-químicas consideradas, aun cuando el N total y los contenidos Mg y Ca parecen ser algunos de sus factores moduladores más importantes. La mayoría de los datos disponibles en la literatura muestra una fuerte correlación entre la BM y los contenidos de C y N totales (ver revisión de Wardle 1992). Sin embargo, esta correlación disminuye a medida que el suelo se hace más orgánico, debido a que aumenta la proporción de materia orgánica recalcitrante (Anderson y Domsch 1989). Este puede ser el caso de los suelos estudiados, donde la biomasa microbiana

Tabla 4. Comparación de los resultados disponibles en la literatura sobre parámetros edáficos en sistemas agrícolas con descansos largos de Los Andes tropicales. Se presentan los valores mínimos (min), máximos (max), medios (med), el coeficiente de variación (CV) y el valor de r de la correlación entre el parámetro y el tiempo sucesional. Las correlaciones significativas con P<0,05 se indican con *.

Variable	Páramo - Colombia Ferwerda 1987 (n=11)					Páramo - Venezuela De Robert 1993 (n=7)					Puna - Bolivia Hervé 1994 (n=54)				Páramo - Venezuela Este estudio (n=40)				
	Min	Max	Med	CV	r	Min	Max	Med	CV	r	Min	Max	Med	CV	Min	Max	Med	CV	r
Ct (%)	8,9	23,3	15,7	26,7	-0,05	3,0	5,1	4,2	17,7	0,08	3,3	12,2	7,2	30	3,8	16,7	9,1	32,0	-0,09
Nt (%)	0,71	1,92	1,22	31,5	-0,05	0,20	0,31	0,26	14,1	-0,00	0,51	1,35	0,92	23	0,23	0,81	0,47	26,6	0,05
C/N	11,0	16,0	13,1	11,1	-0,11	14,5	17,6	15,8	6,6	0,26	4,5	10,1	7,8	14	16,2	27,0	19,2	12,2	-0,35*
pH (H ₂ O)	3,9	4,6	4,2	5,3	0,38	5,0	5,5	5,2	3,7	0,24					4,3	5,4	4,8	6,2	0,25
CIC (cmol kg ⁻¹)	52,8	107,5	76,0	23,5	-0,41	12,7	17,0	14,7	10,6	-0,50	4,4	25,6	10,8	38	9,5	31,9	22,4	75,5	0,22
K ⁺ (cmol kg ⁻¹)	0,30	0,90	0,53	38,0	-0,40	0,15	0,36	0,24	26,9	0,57	0,34	1,50	0,67	32	0,14	0,62	0,32	0,41	-0,03
Ca ²⁺ (cmol kg ⁻¹)	0,10	1,85	0,61	83,8	-0,26	0,35	1,49	0,76	54,6	0,31				0,55	8,75	1,95	66,6	0,26	
Mg ²⁺ (cmol kg ⁻¹)	0,10	0,70	0,34	60,0	-0,67*	0,07	0,29	0,18	49,9	0,50				0,03	1,40	0,24	98,7	0,27	
Na ⁺ (cmol kg ⁻¹)	0,10	0,30	0,20	31,6	-0,12	0,02	0,12	0,06	59,6	0,40				0,05	0,15	0,11	20,6	0,04	
Sat. Bas.	1,5	5,6	3,4	42,7	-0,45	2,9	25,7	12,1	60,2	-0,31	30,6	100	60,4	27	6,93	72,3	22,4	58,3	0,13
P (mg kg ⁻¹)	9,0	42,0	17,5	63,5	-0,28						0,8	18,0	4,9	58	1,47	91,0	23,0	93,9	0,21
Al ³⁺ (cmol kg ⁻¹)	1,8	4,5	3,1	23,3	-0,37														
BM (mg kg ⁻¹)															13,8	212,1	83,6	47,4	0,04

probablemente se relacione mucho más con las fracciones lábiles de la materia orgánica que con el contenido total de C y N. Otro parámetro clave asociado con la BM y que sería necesario evaluar es la humedad del suelo, que ha sido propuesta como uno de los controles fundamentales de las poblaciones microbianas (Sanstruckova 1992). También se hace necesario tener una idea más clara de la dinámica de variación diaria y estacional del N-BM, así como de sus patrones de variación horizontal (rizósfera y suelo desnudo) y vertical (en el perfil del suelo) en una misma parcela.

De las correlaciones obtenidas entre parámetros edáficos cabe resaltar la alta correlación positiva obtenida entre el C total y la CIC, la cual indica la importancia que la conservación de la materia orgánica tiene en el mantenimiento de la capacidad de retención de nutrientes de estos suelos. La relación C/N es alta, lo que indica una materia orgánica con un bajo grado de descomposición y sugiere bajas tasas de mineralización del N. En cuanto al N extraíble, el valor obtenido por nosotros está bastante cerca al promedio reportado por Hofstede (1995) para los páramos de Colombia. La correlación entre el N extraíble y el C y N totales, encontrada también por Azam *et al.* (1986), sugiere que una proporción relativamente constante de la materia orgánica se encuentra en forma altamente lábil e indica el papel que ésta juega en la conservación del N extraíble en el agroecosistema. Cook y Allan (1992) señalan que el N extraíble representa el contenido de recursos inmediatamente disponibles generados a partir del material en descomposición.

En cuanto al impacto de la incorporación del páramo a los ciclos cultivo-descanso, observamos que se produce una disminución muy significativa del N-BM en las parcelas cultivadas, lo que sugiere a este parámetro como un excelente indicador de perturbación. El uso del N-BM como indicador de perturbación es apoyado por numerosos autores

como Gregorich *et al.* (1995), Insam y Domsch (1988) y resultados similares han sido obtenidos también por el TSBF (Woomer *et al.* 1994). Una disminución no reversible del N-BM pudiera implicar una pérdida de diversidad funcional y de estabilidad del agroecosistema. Esto se debe a que los microorganismos son los reguladores fundamentales (fuentes y sumideros) de la disponibilidad de nitrógeno, fósforo y otros nutrientes claves (Coleman *et al.* 1989, Connell *et al.* 1995, Gregorich *et al.* 1995).

Además, nuestros resultados sugieren que la perturbación agrícola sobre el páramo pudiera producir una disminución del C y N totales, pH, Ca y Mg. En ecosistemas tropicales, la pérdida de materia orgánica es una de las consecuencias más importantes de la intervención agrícola (Coleman *et al.* 1989) derivando en una menor capacidad de retención de agua y nutrientes. De hecho, nuestros resultados indican que la pérdida de materia orgánica pudiera implicar una disminución importante de la CIC y del N extraíble en estos suelos. La disminución del pH pudiera relacionarse con un descenso de biomasa microbiana (Beyer 1995) o podría producir un aumento de toxicidad por aluminio y explicar la disminución observada de Ca y Mg, lo cual llevaría también a una reducción de la fertilidad.

De manera que en general nuestros resultados sugieren que la incorporación de las parcelas a los ciclos cultivo-descanso tiene un impacto negativo sobre una serie de propiedades de los suelos del páramo, que no parece ser reversible en los tiempos de descanso utilizados actualmente por los campesinos. Esto a su vez cuestiona la sustentabilidad y el valor conservacionista del agroecosistema tradicional que funciona en el páramo de Gavidia, aún cuando el mismo permite el mantenimiento de una mayor diversidad tanto a nivel de especies como del paisaje (diversidad β) de la que habría bajo un sistema intensivo de monocultivo.

El que el páramo no intervenido presente condiciones relacionadas con una mayor fertilidad potencial es además apoyado por la observación de los campesinos de Gavidia de una máxima producción en parcelas incorporadas por primera vez al cultivo. Por otro lado, nuestros resultados de un N-BM mayor en las zonas altas del valle (valles colgantes) sugiere que estas zonas altas pudieran tener una mayor fertilidad potencial al haber recibido una menor intensidad de uso que las zonas bajas. Una posible fuente de varianza en nuestros resultados sería entonces el número de ciclos de cultivo-descanso a los que ha estado sometida una parcela. Proponemos la hipótesis de que la fertilidad ha venido decayendo en los 100 años de historia agrícola del valle, lo que se evidenciaría en aquellas áreas que han estado sometidas a un mayor número de ciclos. De ser así, pudiéramos esperar un progresivo desplazamiento de la frontera agrícola hacia las zonas altas del valle, buscando páramos nunca antes cultivados, donde la fertilidad sea mayor.

En cuanto al ACP de los parámetros edáficos, el que las parcelas en conos de deyección y en valles colgantes aparezcan asociadas a valores altos de C y N totales puede ser interpretado en términos de la posición relativa de las parcelas en el valle. Las zonas altas y bajas serían zonas de acumulación de materia orgánica, mientras que las zonas de laderas, con pendientes más fuertes, corresponden a zonas de mayores pérdidas. Sin embargo, existe una proporción importante de la variación de los parámetros edáficos que no puede ser explicada a partir de esta clasificación topográfica de las parcelas. Se hace por lo tanto necesario un análisis más detallado de la heterogeneidad geomorfológica, microtopográfica y edáfica del valle, como marco para una interpretación más completa. De cualquier modo, nuestros resultados indican que el análisis de la heterogeneidad edáfica es fundamental en el diseño de cualquier estudio sobre el funcionamiento de estos agroecosistemas y en la proposición de

estrategias de manejo de la fertilidad en el contexto de los valles altos de montaña.

AGRADECIMIENTOS

A la Fundación EcoNatura, por el financiamiento otorgado y todo el apoyo para la realización de este proyecto. A Elvira Cuevas por sus útiles comentarios que enriquecieron nuestras perspectivas en torno al problema. A todo el equipo del CIELAT por el enorme apoyo brindado. En particular a Julia Smith por su contribución en la selección de las parcelas, a Zulay Méndez y Jhonny Márquez por su invaluable ayuda en la recolección y procesamiento de las muestras. Al Laboratorio de Suelos de la Facultad de Ciencias Forestales de la ULA por realizar los análisis de algunas de las variables edáficas. A la gente del Páramo de Gavidia por permitirnos trabajar en sus parcelas, por tanta confianza, apoyo y cariño. En especial a Bernabé y Alicia Torres y por supuesto, a la Sra. Cándida Rosa y su fogón mágico.

LITERATURA CITADA

- ANDERSON, T. H. y K. H. DOMSCH. 1989. Ratio of microbial biomass carbon to total organic carbon in arable soils. *Soil Biology and Biochemistry* 21:471-479.
- ARANGUREN, A. y M. MONASTERIO. 1997. Aspectos de la dinámica del nitrógeno en parcelas con diferente tiempo de descanso en el Páramo de Gavidia (Andes Venezolanos). Pp. 171-181, *in* M. Liberman y C. Baied (eds.): Desarrollo Sostenible en Ecosistemas de Montaña: Manejo de Areas Frágiles en Los Andes. Universidad de las Naciones Unidas, La Paz.
- AZAM, F., K. A. MALIK y F. HUSSAIN. 1986. Microbial biomass and mineralization-immobilization of nitrogen in some agricultural soils. *Biology and Fertility of Soils* 2:157-163.
- BEYER, L. 1995. Soil microbial biomass and organic matter composition in soils under cultivation. *Biology and Fertility of Soils* 19:197-202.
- BROOKES, P.C., A. LANDMAN, G. PRUDEN y D.S. JENKINSON. 1985. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen from soil. *Soil Biology and Biochemistry* 17(6):837-842.

TENDENCIAS SUCESIONALES EN SUELOS DEL PÁRAMO

- CHAUSSOD, R., B. NICOLARDOT y G. CATROUX. 1986. Mesure en routine de la biomasse microbienne des sols par la méthode de fumigation au chloroforme. *Science du Sol* 2:201-211.
- COOK, B.D. y D. L. ALLAN. 1992. Dissolved organic carbon in old field soils: total amounts as a measurement of available resources for soil mineralization. *Soil Biology and Biochemistry* 24(6):585-594.
- COLEMAN, D.C., J. M. VOADES y G. UEHARA. (eds). 1989. Dynamics of soil organic matter in tropical ecosystems. University of Hawaii Press, Honolulu.
- CONNELL, M.J., R. J. RAISON y P.K. KHANA. 1995. Nitrogen mineralization in relation to site history and soil properties for a range of Australian forest soils. *Biology and Fertility of Soils* 20:213-220.
- DE ROBERT, P. 1993. Prácticas campesinas en el Páramo de Apure: Fundamentos ecológicos, económicos y sociales de un sistema de producción andino (Cordillera de Mérida, Venezuela). Tesis de Doctorado, Postgrado en Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- DORAN, J.W. 1987. Microbial biomass and biochemical changes associated with reduced tillage. *Soil Science Society of America Journal* 44:765-771.
- FARIÑAS, M. 1975. Análisis de la vegetación del páramo, ordenamiento y correlación con factores edáficos y climáticos. Trabajo de ascenso, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- FERWERDA, W. 1987. The influence of potato cultivation on the natural bunchgrass páramo in the Colombian Cordillera Oriental. Internal report No. 220. Hugo de Vries Laboratory, University of Amsterdam.
- GREGORICH, E.G., M. R. CARTER, D. A. ANGERS, C. M. MONREAL y B.H. ELLERT. 1995. Towards a minimum data set to assess soil organic matter quality in agricultural soils. *Canadian Journal of Soil Science* 74:367-385.
- HERVÉ, D. 1994. Respuesta de los componentes de la fertilidad del suelo a la duración del descanso. Pp 15-36, in D. Hervé, D. Genin y G. Rivière (eds.): *Dinámicas del Descanso de la Tierra en Los Andes*. IBTA-ORSTOM.
- HOFSTEDE, R. 1995. Effects of burning and grazing on a Colombian páramo ecosystem. Hugo de Vries Laboratory. University of Amsterdam.
- INSAM, H. y K.H. DOMSCH. 1988. Relationship between soil organic carbon and microbial biomass on a chronosequence of reclamation sites. *Microbial Ecology* 15:177-188.
- INSAM, H. y K. HASSELWANDTER. 1989. Metabolic quotient of soil microflora in relation to plant succession. *Oecologia (Berlin)* 79:174-178.
- MALAGON, D. 1982. Evolución de suelos en el páramo andino. (NE del Edo Merida, Venezuela.). Serie Suelos y Clima SC-56. Publicaciones del CIDIAT, Mérida, Venezuela.
- MCGILL W. B., K. R. CANNON, J. A. ROBERTSON y F. COOK. 1986. Dynamics of soil microbial biomass and water-soluble organic C in Breton L after 50 years of cropping to two rotations. *Canadian Journal of Soil Science* 66:1-19.
- ODUM, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164:262-270.
- ROBERTSON, G.P. 1984. Nitrification and nitrogen mineralization in a lowland rainforest succession in Costa Rica, Central America. *Oecologia (Berlin)* 61:99-104.
- SANTRUCKOVA, H. 1992. Microbial biomass activity and soil respiration in relation to secondary succession. *Pedobiologia* 36:341-350.
- SARMIENTO, L. 1995. Restauración de la fertilidad dans un système agricole à jachère longue des hautes Andes du Venezuela. Tesis de doctorado, Universidad de Paris XI.
- SARMIENTO, L. y M. MONASTERIO. 1993. Elementos para la interpretación ecológica de un sistema agrícola campesino de los páramos venezolanos. Pp. 55-77, in M. Rabey (ed.): *El Uso Tradicional de los Recursos Naturales en Montañas: Tradición y Transformación*. UNESCO-ORCYT, Montevideo.
- SARMIENTO, L., M. MONASTERIO y M. MONTILLA. 1993. Ecological bases, sustainability and current trends in traditional agriculture in the Venezuelan high Andes. *Mountain Research and Development* 13(2):167-176.
- SCHMITZ, M.F., P. YUSTE, F. BERMUDEZ y F.D. PINEDA. 1989. Microorganisms of carbon and nitrogen cycles: variation during succession in a Mediterranean pasture. *Reviews in Ecology and Biology of Soils* 26(4):371-389.
- SMITH, J.K. 1995. Die Auswirkungen der Intensivierung des Ackerbaus im Páramo de Gavidia - Landnutzungswandel an der oberen Anbaugrenze in den venezolanischen Anden. Diplomarbeit. Instituto de Geografía. Universidad de Bonn.
- VAN GESTEL, M., J. N. LADD y M. AMATO. 1992. Microbial biomass responses to seasonal change and imposed drying regimes at increasing depths of undisturbed topsoil profiles. *Soil Biology and Biochemistry* 24(2):103-111.
- WARDLE, D.A. 1992. A comparative assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil. *Biological Review* 67:321-358.
- WOOMER, P.L., A. MARTIN, R. ALBRECHT, D. V. RESCK y H.W. SCHARPENSEEL. 1994. The importance and management of soil organic matter in the tropics. Pp. 47-81, in P.L. Woomer y M.J. Swift (eds.): *The Biological Management of Tropical Soil Fertility*. John Wiley, New York.

Recibido 22 enero 1998; revisado 26 junio 1998; aceptado 9 octubre 1998.