



Distribución vertical de raíces y raicillas en dos páramos andinos funcionalmente contrastantes

Vertical distribution of roots and rootlets in two contrasted functionally andean paramus

Miguel Montilla^{1†}, Ricardo A. Herrera-Peraza^{2†}, Maximina Monasterio¹, Sonia Morales¹, Eduardo Furrázola Gómez^{2*}

Palabras clave: Andes, micorriza arbuscular, topografía, sucesión vegetal, Venezuela

Key words: Andes, arbuscular mycorrhiza, plant succession, topography, Venezuela

Recibido: 13/12/2017

Aceptado: 01/03/2018

RESUMEN

Se presentan resultados correspondientes a la distribución vertical de las fitomasas de raíces y raicillas en parcelas de agricultura tradicional y de recuperación por barbecho sucesional en dos páramos andinos venezolanos funcionalmente contrastantes. Los resultados demostraron que, en el páramo de Gavidia, climática y edáficamente menos tensionado, las fitomasas de raíces y raicillas fueron significativamente mayores en la capa de 0 - 10 cm, mientras que en el de Apure, más tensionado, la distribución vertical de las fitomasas radicales resultó más uniforme, ganando más en profundidad, debido aparentemente, a un mecanismo natural de protección contra el frío y la desecación. Se comparan los resultados con otros similares obtenidos en ecosistemas de páramos, bosques tropicales, pastizales y sabanas tropicales.

INTRODUCCIÓN

Actualmente existe una urgente necesidad de conocer a fondo el funcionamiento de los ecosistemas naturales que una vez transformados por el hombre son reemplazados por diversos tipos de sistemas agrícolas para producir alimentos. A pesar de que los páramos andinos se encuentran situados a alturas mayores de 3 000 m.s.n.m., estos ecosistemas no escapan al desarrollo agrícola, debido a las necesidades de los habitantes de la zona. Sin embargo, en el caso de los páramos andinos de Venezuela surgió un sistema tradicional de explotación de los páramos que se basa en la explotación agrícola del

ABSTRACT

Some results are presented corresponding to the vertical distribution of root and rootlet phytomass in traditional agricultural plots and successionally recuperating fallow plots in two Venezuelan functionally contrasting, Andean paramus. The results evidenced that in Gavidia paramus, showing less stressed climate and soils, root and rootlet phytomass were significantly larger at the 0 - 10 cm soil layer, while in Apure paramus, with a more stressed soil and climate, the vertical distribution of root phytomass was more uniform, reaching a larger depth. This last was consequence apparently to a natural mechanism of protection against cold and desiccation. The obtained results are compared with similar ones obtained at paramus, tropical forest, and tropical grassland and savanna ecosystems.

sistema y posterior descanso durante varios años para lograr la recuperación casi total del ecosistema, antes de continuar con su explotación (Monasterio, 1980) y es de esta forma que se logra el uso sostenible de los páramos a largo plazo.

El método agrícola tradicional se basa en la recuperación sucesional del campo, durante varios años, después de concluidos dos o tres años de explotación del terreno. Uno de los aspectos que ha sido estudiado con vistas a conocer la funcionalidad del sistema agrícola tradicional andino es la caracterización de la actividad biológica subterránea de parcelas en sucesión o sometidas a

* Autor para correspondencia: eduardof@ecologia.cu

¹ Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Apartado Postal 5101, Mérida 5202, Venezuela.

² Instituto de Ecología y Sistemática, Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, Carretera de Varona 11835 e/Oriente y Lindero, Calabazar, Boyeros, La Habana 19, C.P. 11900. La Habana, Cuba.

cultivo. En diversos trabajos (Montilla, 1992; Barnola y Montilla 1997; Montilla *et al.*, 1999) han sido estudiadas las variaciones que sufren los sistemas radicales, las micorrizas y las proporciones de raicillas con pelos radicales con vistas a reconocer su importancia para el funcionamiento de los ecosistemas de páramos andinos y sus sistemas de reemplazo agrícola. Como se señaló antes, estos sistemas de reemplazo parten del laboreo de parcelas de páramo incorporando la necromasa resultante al suelo, seguido por el cultivo con bajos insumos de papa (*Solanum tuberosum* L.), trigo (*Triticum aestivum* L.) y otras especies, y a continuación etapas de barbecho durante las cuales se recupera casi totalmente el funcionamiento del ecosistema original (Sarmiento *et al.*, 1993).

A escala mundial son relativamente pocos los trabajos dedicados al estudio ecológico funcional de los sistemas radicales. Casi todos los trabajos han demostrado que, en ecosistemas originales, la mayor parte de las fitomasas de raíces se concentran en los primeros 10 cm del suelo, y esta mayor concentración se refiere a acumulaciones de fitomasa que representan en general más del 60 - 70% de las que se presentan en un perfil de suelo considerando toda su profundidad, tanto en bosques tropicales (Herrera *et al.*, 1988; Hernández y Rodríguez, 2011) como en pastizales y sabanas (Fiala y Herrera, 1988; Hernández y Sánchez, 2012).

Algunos estudios sobre las fitomasas radicales realizados en páramos andinos, también han demostrado que las fitomasas de raíces son particularmente abundantes en las capas más superficiales de los suelos (Barnola y Montilla 1997; Montilla *et al.*, 1999). Sin embargo, aun no ha sido realizada una investigación más profunda acerca de la distribución vertical de las fitomasas radicales y sus componentes en páramos andinos, y tampoco han sido caracterizadas las diferencias existentes en páramos con funcionamiento contrastante, lo cual sería interesante para el manejo agrícola sostenible en los mismos.

El objetivo del presente trabajo fue examinar la distribución vertical de las fitomasas radicales en dos páramos andinos venezolanos con funcionamientos contrastantes, los páramos de Gavidia, más húmedo y fértil, y El Apure, más seco y con menor fertilidad en sus suelos, ambos pertenecientes al Parque Nacional Sierra Nevada, en el estado de Mérida, Venezuela.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitios de estudio

Las colectas de suelo fueron realizadas durante la época seca a finales de noviembre de 1991 en ecosistemas de páramo, que ocupan en los Andes tropicales, el piso más

alto, por encima de 2 500 m.s.n.m. hasta 4 800 m.s.n.m. aproximadamente, donde comienzan las nieves perpetuas. Los suelos parameros son en general jóvenes y están sujetos a una gran actividad morfo-genética. Se han desarrollado sobre sedimentos recientes con origen glacial o fluvio-glacial y provienen de rocas del Precámbrico (Fariñas y Monasterio, 1980). Las áreas estudiadas fueron las siguientes:

Páramo de Gavidia. El área se encuentra en la cuenca de la Quebrada de Gavidia, localizada en los Andes venezolanos al nordeste de la Sierra Nevada de Mérida, y está incluido en su totalidad en el Parque Nacional Sierra Nevada. El páramo se ubica a 8°40' N, 70°54' O, y la agricultura se dedica principalmente al cultivo de papa en parcelas que se dejan en barbecho para su recuperación durante 12 a 24 años. El sitio se encuentra a 3 300 m.s.n.m, con precipitación bimodal de 1200 mm y temperatura media anual de 8°C (Contreras y Terán, 1981). En el páramo de Gavidia se establece una estación seca entre noviembre y marzo, período en que las heladas se tornan más frecuentes (Monasterio y Reyes, 1980). Las colectas fueron realizadas en parcelas de páramo con pendientes de 20 a 25% de inclinación, sobre las que se desarrollan suelos de tipo entisoles poco profundos y con pedregosidad elevada. El análisis del suelo del sitio aparece en la **Tabla 1**. La vegetación natural de la zona es característica de la formación "Páramo Andino" (Monasterio, 1980), donde se encuentran los tipos fisionómicos del rosetal-arbustal y el arbustal paramero. El área que fue seleccionada para el presente estudio correspondió a un rosetal-arbustal con predominio de *Espeletia schultzii* Wedd. e *Hypericum laricifolium* Juss. Las parcelas estudiadas fueron: P1, P6 y P12, parcelas con 1, 6 y 12 años de recuperación sucesional de la vegetación original (barbechos tradicionales), respectivamente; PN, parcela de páramo natural; PD, parcela de cultivo de papa dejada después de la cosecha; y PT, parcela de cultivo de trigo en pleno crecimiento.

Páramo de El Apure. Este páramo se ubica en una zona de extremo aislamiento geográfico en la parte más alta de la cuenca del río Nuestra Señora, en la vertiente sudeste de la Sierra Nevada de Mérida, y también está incluido en su totalidad en el Parque Nacional Sierra Nevada. El páramo se ubica 8° 31' N, 71° 01' O, y los agricultores se dedican principalmente al cultivo de trigo en parcelas que también son dejadas recuperar en ciclos de barbecho de hasta 40 años. El sitio de estudio se encuentra a 3600 m.s.n.m., con precipitación bimodal que varía entre 900 y 1000 mm. La temperatura media anual es de 6°C. Al igual que en el páramo de Gavidia, el patrón estacional de la precipitación presenta una época lluviosa que se extiende desde abril hasta octubre y una época

seca de noviembre a marzo. Las colectas fueron realizadas en parcelas de páramo con pendientes muy acentuadas de 40 a 60% de inclinación en las que se desarrollan suelos de tipo entisoles, poco profundos y de pedregosidad muy elevada (De Robert, 1993a, b). Cabe destacar, que estas pendientes se encuentran altitudinalmente por encima de la franja dedicada al cultivo del trigo (De Robert, 1993a, b). El análisis del suelo del sitio aparece en la **Tabla 1**. Al igual que en el Páramo de Gavidia, la vegetación predominante es del

tipo rosetal-arbustal con predominio de *E. schultzei* e *H. laricifolium*. Las parcelas estudiadas fueron: P1, P6 y P12, parcelas con 1, 6 y 12 años de recuperación sucesional de la vegetación original (barbechos tradicionales); PN, parcela de páramo natural; PT1, parcela de trigo en pleno desarrollo en el primer año de cultivo; PT40, parcela de trigo en pleno desarrollo sometida a cultivo durante 40 años; y PBT, parcela de barbecho abandonada después de 40 años de cultivo de trigo.

Tabla 1. Características físico-químicas de los suelos existentes en los páramos de Gavidia y Apure. TEX., textura; FA, textura franco-arenosa; F, textura franca.

Table 1. Physical-chemical characteristics of studied soils in Gavidia and Apure Paramus. TEX, texture; FA, sandy loam texture; F, loam texture.

Sitio	Textura	pH	Carbono orgánico(%)	Nitrógeno total (%)	C:N	Fósforo ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	K	Mg (meq.100g ⁻¹)	Ca	CIC
Gavidia	FA	5.22	9.5	0.65	14.6	3.33	0.46	1.35	2.88	10.77
Apure	F	5.13	7.7	0.46	16.7	5.33	0.27	0.60	1.62	6.80

Nota: pH estimado en mezcla suelo: agua (1:2, v/v), Carbono orgánico determinado por Walkley-Black; Nitrógeno total determinado por el método del Micro-Kjeldhal; Fósforo disponible, determinado por Olsen; Capacidad de Intercambio Catiónico (CIC) determinado por extracción con acetato de amonio; y bases cambiables (K, Mg y Ca) determinadas por absorción atómica.

Note: pH estimated in soil:water mixture (1:2, v/v); Organic carbon determined by Walkley-Black; Total nitrogen determined by Micro-Kjeldhal method, Available phosphorus determined by Olsen; Cationic Interchange Capacity (CIC) determined by extraction with ammonium acetate; and changeable bases (K, Mg and Ca) by atomic absorption.

Procedimiento de muestreo

Las fitomasas de raíces, porcentajes de raicillas con pelos radicales y la colonización micorrízica fueron analizados a partir de la colecta de cinco monolitos de suelo de 10 x 10 cm de superficie, colectados al azar en cada sitio. Al momento del muestreo los monolitos fueron divididos de acuerdo con su profundidad, de 0 a 10 cm y 10 a 20 cm.

Procesamiento de las muestras

Las muestras fueron lavadas cuidadosamente con agua corriente sobre un tamiz con malla de 0.425 mm. Las raíces se separaron y secaron en estufa a 70°C hasta peso constante. Después de secas, las raicillas fueron separadas del resto de las raíces y pesadas. Se consideraron como raicillas (r) las raíces finas terminales no lignificadas, menores de 2 mm de diámetro y como raíces (R), el resto de raíces lignificadas y más gruesas (i.e., ≥ 2 mm).

Análisis estadístico

Dado el carácter preliminar de estudio los resultados se describieron por la media de cada tratamiento y las desviaciones estándar.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Características físico-químicas de los suelos

Con la excepción de la textura y las bases cambiables, los suelos de los páramos de Gavidia y Apure resultaron bastante parecidos (**Tabla 1**). Sin embargo, el hecho de que las bases cambiables en Apure disminuyeron aproximadamente a la mitad para casi todos los elementos, incluyendo los valores de CIC, es un índice de que en el segundo caso la fertilidad es mucho menor y esto con seguridad tiene una gran influencia sobre el funcionamiento del ecosistema.

Los valores observados en cuanto a la composición físico-química y textural se correspondieron con las características típicas de los suelos de páramo según Fariñas (1975), pues de acuerdo con este autor, los mismos se caracterizan por ser suelos franco-arenosos, con pH de fuerte a moderadamente ácidos, altos contenidos carbono orgánico y nitrógeno total, una tendencia a una alta relación C/N, bajos contenidos de sodio y moderada capacidad de intercambio catiónico, a la vez que similares características edáficas también fueron reportadas por Barnola (1992) para el rosetal-

arbustal en el páramo El Banco, igualmente en Venezuela.

Distribución vertical de las fitomasas radicales

En el páramo de Gavidia, las fitomasas de raíces (R), raicillas (r) y total de raíces (Rr) disminuyeron significativamente en la capa inferior de suelo (10-20 cm) al ser comparadas con la capa superior (0-10 cm) (Fig. 1-3). Sin embargo, no sucedió lo mismo en el páramo de Apure, en el cual las fitomasas de R, r y Rr efectivamente disminuyeron en la capa inferior de suelo, pero tal disminución o no resultó significativa, o no sencillamente no se presentó.

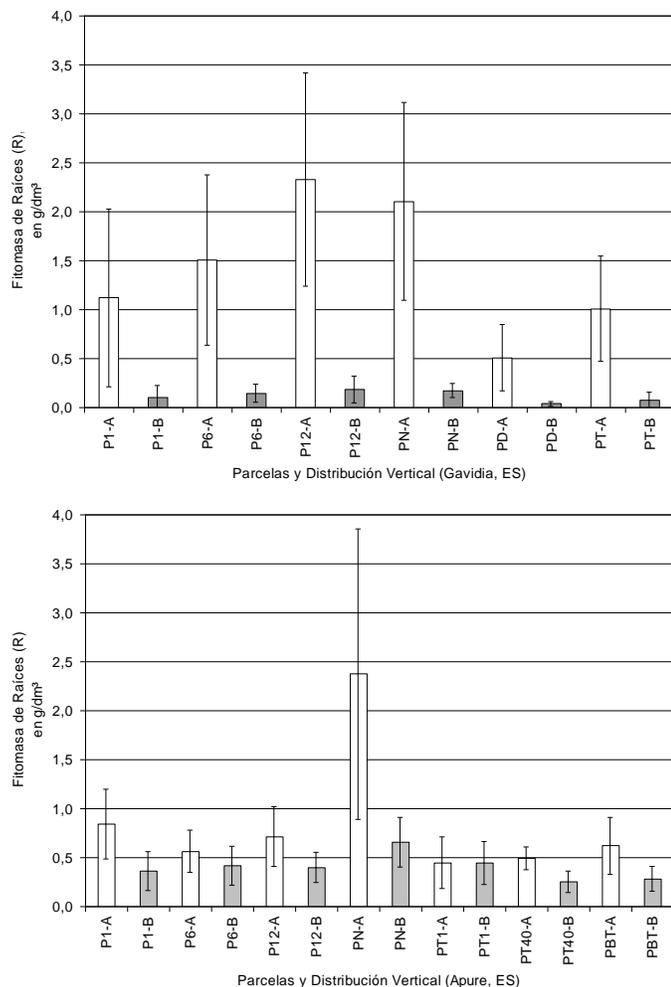


Figura 1. Distribución vertical de las raíces (R) de 0-10 cm (encima) y de 10-20 cm (debajo) en distintas parcelas de los páramos de Gavidia y Apure durante la época seca.

Figure 1. Vertical root distribution (R) from 0-10 cm (above) and 10-20 cm (below) in different plots from Gavidia and Apure paramus, during the dry season.

Los resultados indicaron, por lo tanto, que mientras en Gavidia la actividad de la fitomasa radical se concentra en las capas superiores del suelo, en Apure esta tiende a

ganar más en profundidad debido probablemente a un mecanismo natural de protección contra el frío y la desecación en este último ecosistema. Como se conoce, en pinos Scots una temperatura del suelo de 5°C resultó en un muy pobre desarrollo del crecimiento de las raicillas, a diferencia de cuando estos crecieron entre 9°C - 17°C (Domisch *et al.*, 2002), por lo que sería normal esperar este tipo de comportamiento a tan bajas temperaturas.

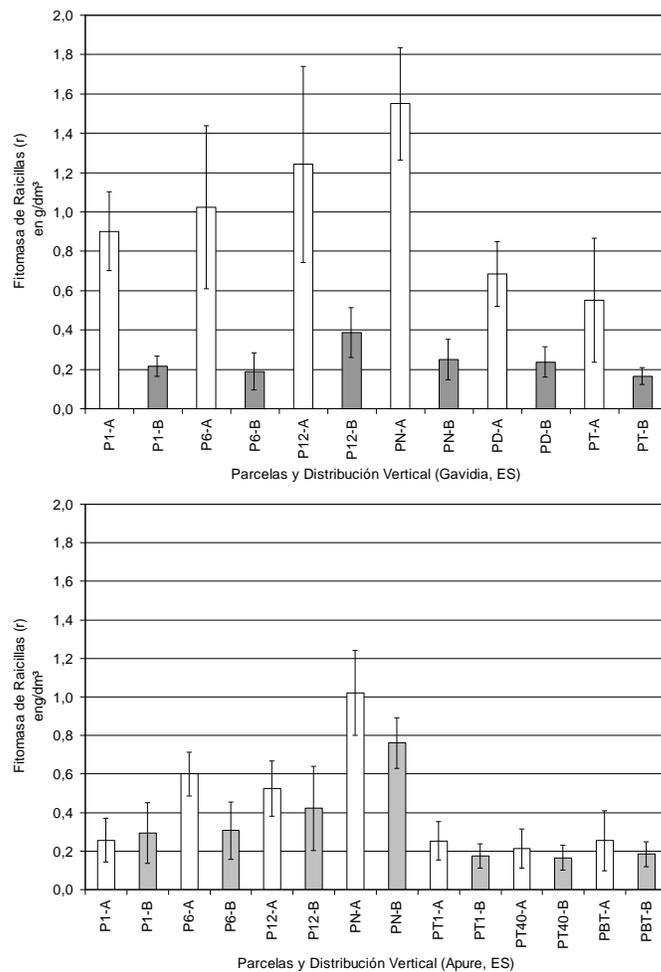


Figura 2. Distribución vertical de las raicillas (r) de 0-10 cm (encima) y de 10-20 cm (debajo) en distintas parcelas de los páramos de Gavidia y Apure durante la época seca.

Figure 2. Vertical rootlets distribution (r) from 0-10 cm (above) and 10-20 cm (below) in different plots from Gavidia and Apure paramus, during the dry season.

Blaschke (1991) también encontró en arbustales de los Alpes de Bavaria, Alemania, una mayor concentración de la fitomasa radical en los primeros 5 cm de suelo. No obstante, en este caso la proporción de raíces en la superficie fue mucho mayor que la obtenida para el rosetal-arbustal de Gavidia. Debido a esto, el resultado obtenido para Gavidia, es decir, una gran concentración

superficial de raíces, concuerda con lo encontrado para otros ecosistemas similares, e incluso lo observado en otras formaciones vegetales que nada tienen que ver con el páramo andino (Herrera *et al.*, 1988; Fiala y Herrera *et al.*, 1988). Sin embargo, el caso observado en el páramo de Apure, referido a una mayor homogeneidad en el perfil en cuanto a la distribución vertical de las raíces, no parece ser un comportamiento normal.

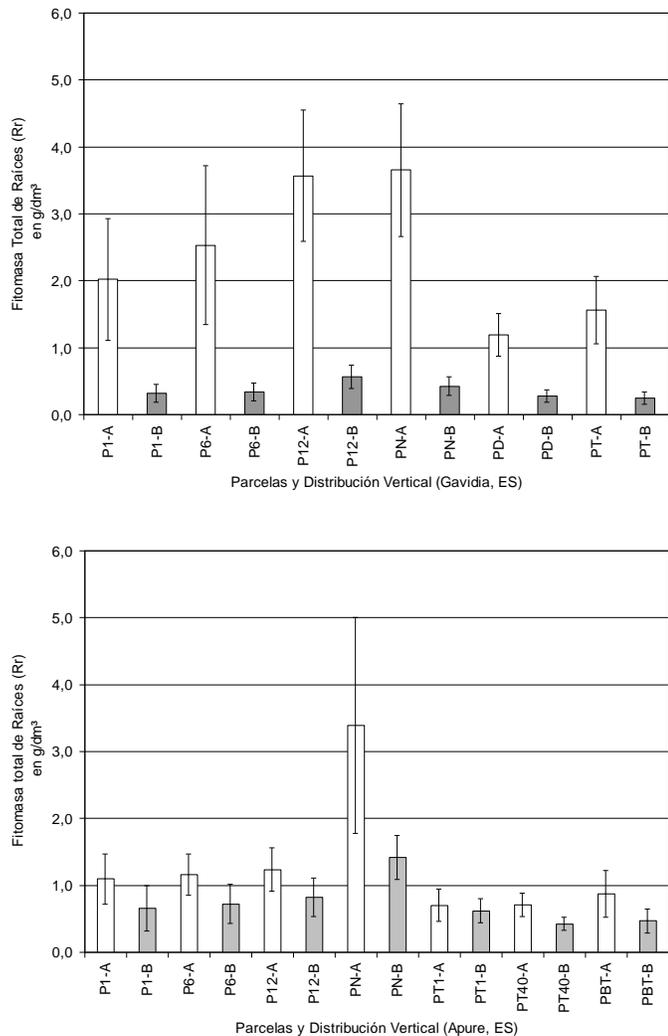


Figura 3. Distribución vertical del total de raíces (Rr) de 0-10 cm (encima) y de 10-20 cm (debajo) en distintas parcelas de los páramos de Gavidia y Apure durante la época seca.

Figure 3. Vertical total roots distribution (Rr) from 0-10 cm (above) and 10-20 cm (below) in different plots from Gavidia and Apure paramus, during the dry season.

Otro resultado interesante a destacar resultó que las condiciones ambientales y edáficas más tensionadas del páramo Apure, parecen ser las causantes de la reducción de las fitomasas de R, r y Rr (Fig. 1, 2 y 3, respectivamente), en las parcelas de 1, 6 y 12 años de descanso, al ser comparadas con las obtenidas para

Gavidia. Este resultado se observa mejor al analizar la Fig. 4, donde se evidenció que en ambos páramos la fitomasa total de raíces aumentó sucesionalmente desde las parcelas de 1 año de descanso hasta las parcelas de rosetal-arbustal recuperado. También es interesante el hecho de que a pesar de la disminución (aunque no significativamente) de las fitomasas totales de raíces (Fig. 4), en Apure, la correspondiente a la parcela PN puede llegar a ser mayor incluso que la obtenida en Gavidia, lo cual es lógico si se considera que, en Apure, debido a las condiciones ambientales y edáficas dominantes, la acumulación de fitomasa radical puede ser mayor por la probable disminución de las tasas de descomposición.

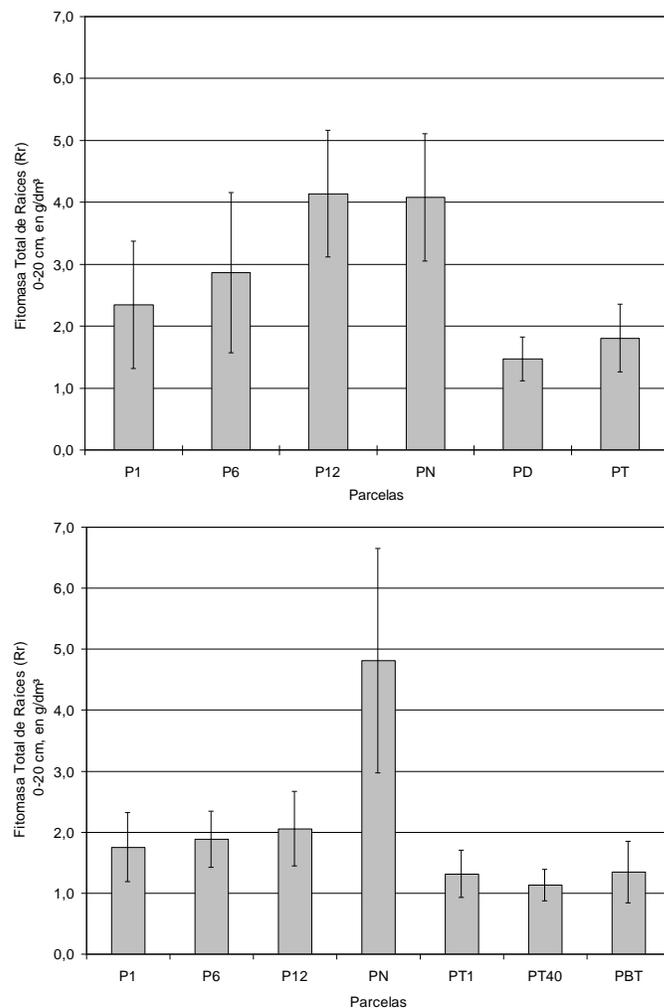


Figura 4. Fitomasa total de raíces (Rr) de 0-20 cm en distintas parcelas de los páramos de Gavidia y Apure durante la época seca.

Figure 4. Total root phytomass (Rr) from 0-20 cm in different plots from Gavidia and Apure paramus during the dry season

El hecho de que en Gavidia la recuperación sucesional de las fitomasas radicales (Fig. 1-4) es más rápida y lineal

que en Apure, contribuiría a validar la hipótesis de que en este último la acumulación de raíces es mayor por una menor tasa de descomposición de la misma. Por lo tanto, las menores fitomasas encontradas en las parcelas P1, P6 y P12, significativamente diferentes de las encontradas en PN, quizás tienen su causa en los procesos sucesionales de recuperación más lenta, debido a las tensiones imperantes.

En las **Fig. 1-4**, también se observó que en las parcelas agrícolas estudiadas (PD y PT en Gavidia; PT1, PT40 y PBT en Apure) las fitomasas radicales disminuyeron mucho en comparación con las encontradas en las parcelas sucesionales y sobre todo con las de páramo natural. Este resultado tendría mucho que ver probablemente con una mayor erosión de las parcelas durante los cultivos, ya que los suelos en esas etapas cuentan con una menor masa radical para retener las partículas de sustrato.

Estimación de la fitomasa radical total del ecosistema

Como se señaló antes, las condiciones edafo-climáticas más tensionadas en el páramo de Apure parecen ser responsables de sus mayores acumulaciones de raíces a largo plazo (PN), lo que se observa principalmente al analizar los valores máximo y promedio de ambos páramos estudiados (en el páramo de Gavidia entre 291 y 548 (promedio = 408 g.m⁻² de raíces, mientras en el páramo de Apure entre 257 y 695 (promedio = 481 g.m⁻², respectivamente). No obstante, estos mayores valores encontrados para Apure, como se señalaba antes, pasan por períodos anteriores de recuperación mucho más lenta que en Gavidia, y por lo tanto a un costo también mucho mayor.

Mediante el uso de un sistema de muestreo similar al utilizado en el presente trabajo, Barnola (1992) encuentra para un ecosistema de rosetal-arbustal, similar al de Gavidia, que las fitomasas totales de raíces variaron durante el período húmedo entre 657 y 1847 g.m⁻² (promedio = 1117 g.m⁻²). Sin embargo, en el mismo sitio, pero durante el período seco las fitomasas de raíces se reducen aproximadamente a la mitad, variando entre 391 y 1044 g.m⁻² (promedio = 644 g.m⁻²).

Considerando solo los valores obtenidos por Barnola (1992) para el período seco en el páramo El Banco, se demuestra que, en general, las fitomasas radicales resultantes para los páramos de Gavidia y Apure se mantienen dentro de los límites normales para un páramo, siempre que se consideren las variaciones anuales y las particularidades de cada sitio. De este modo, puede estimarse que la fitomasa total de raíces para los ecosistemas de rosetal-arbustal paramero varían entre 257 y 1044 g.m⁻², lo que equivaldría a 2.57-10.44 t.ha⁻¹. Sin embargo, es necesario aclarar que dichos

valores están subestimados pues no se consideran las raíces más gruesas asociadas a las bases de las plantas ni las superficiales asociadas a las rosetas de *Espeletia* spp., y que llegan a subir hasta 20 cm sobre la superficie del suelo protegidas por la necromasa de hojas muertas inferiores.

Proporciones superficiales de raíces y raicillas

En relación a la concentración de raíces (R), raicillas (r) o el total de raíces (Rr) en la capa superficial del suelo (0-10 cm) con respecto al perfil estudiado (0-20 cm) se observó que en la capa más superficial del suelo de Gavidia (0-10 cm) se concentraron más del 90% de las raíces (R), del 74 al 87% de las raicillas (r), y en general, del 82 al 90% de toda la fitomasa radical (Rr) distribuida de 0-20 cm (**Fig. 5**).

Sin embargo, al analizar el resultado correspondiente a Apure, se comprobó que las raíces en general tienden a distribuirse más en profundidad, ya que las fitomasas radicales existentes en la capa más superficial (0-10 cm) representan sólo 50 a 78% de las raíces (R), 47 a 67% de las raicillas (r), y 53 a 71% de la fitomasa total de raíces (Rr).

Un comportamiento similar se observó al analizar las proporciones de raicillas (r) en cada capa (**Fig. 6**). En el caso de Gavidia, la concentración superficial de las raíces es tan grande que en las capas más profundas las raicillas alcanzan una mayor representatividad dentro de la pobre fitomasa total de raíces existentes de 10-20 cm. Esto no sucede en el páramo de Apure, donde, en general, las proporciones de raicillas se mantienen casi constantes en profundidad.

En ecosistemas de bosques tropicales, Herrera *et al.* (1988) encuentran que las proporciones de raicillas varían siempre entre 18 y 33% con respecto al total de raíces, mientras que en sabanas y pastizales tropicales estas proporciones varían entre 60 y 80%, debido al predominio de sistemas radicales gramínoles. En este sentido, los resultados observados para ambos páramos evidencian que se trata de ecosistemas intermedios (arbustivo-herbáceos) donde también las proporciones de raicillas con respecto a la fitomasa total radical son también intermedios (32 al 63%, si se consideran las barras AB de la **Fig. 6**).

En cuanto a la distribución vertical de las proporciones de raicillas se ha mencionado antes que en bosques húmedos tropicales con estera radical superficial (acumulación debida a una menor tasa de renovación), las proporciones de raicillas de 0-10 cm varían entre 28 y 40% y de 10-20 cm, varían de 9 a 19%; mientras que en bosques vecinos sin esteradas radicales y tasas de

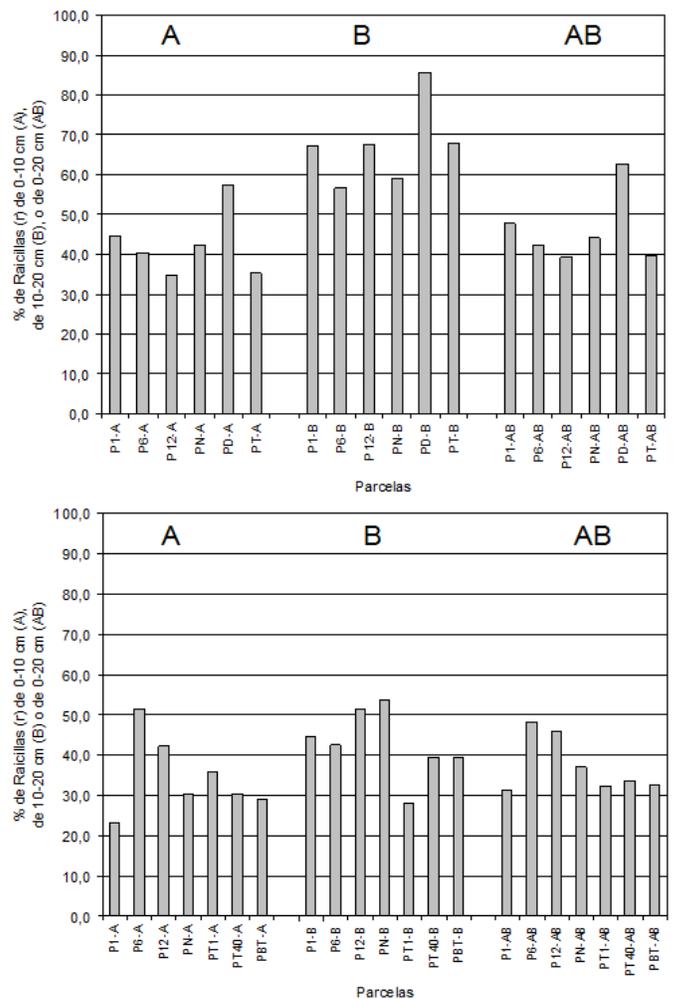
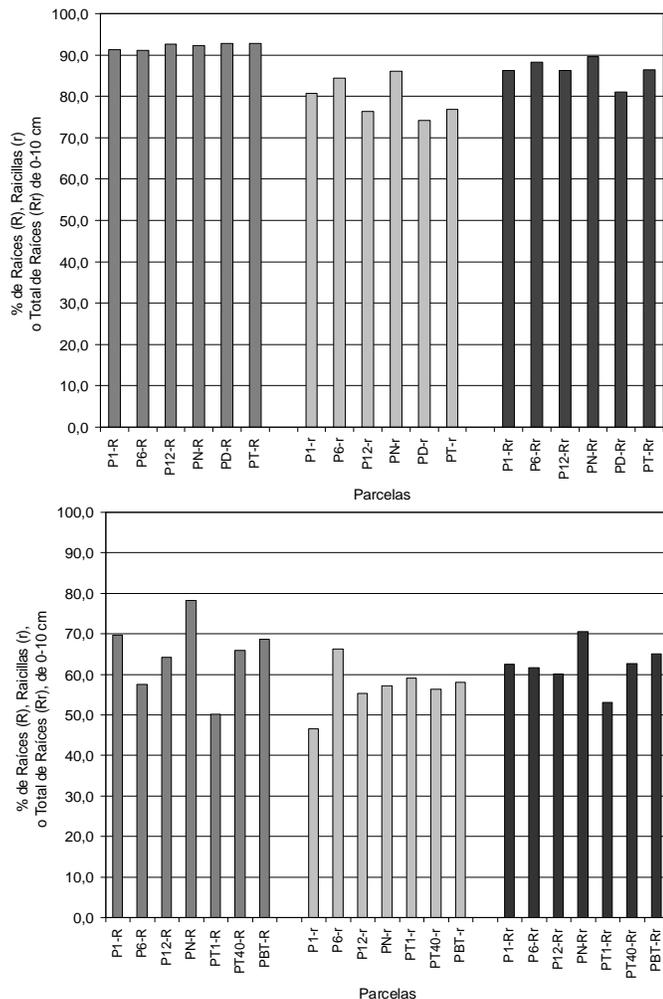


Figura 5. Porcentajes de raíces (R), raicillas (r) o total de raíces (Rr), en la capa de 0-10 cm con respecto a los totales correspondientes de R, r o Rr de 0-20 cm. Resultados correspondientes a distintas parcelas examinadas en los páramos de Gavidia (arriba) y Apure (debajo) durante la época seca.

Figure 5. Roots (R), rootlets (r), or total roots percentages in the layer of 0-10 cm in relation to R, r or Rr corresponding totals of 0-20 cm. The results correspond to different examined plots in Gavidia (above) and Apure (below) during the dry season.

renovación mayores las proporciones de raicillas de 0-10 cm varían alrededor del 30% y de 10-20 cm, varían de 29 a 64%, es decir, su representatividad es mucho mayor en las capas más profundas (Herrera *et al.*, 1988). Extrapolando este resultado a los páramos de Gavidia y Apure, pudiera asumirse que en el primero las tasas de renovación son mayores que en el segundo, lo cual se evidencia por las mayores proporciones de raicillas en las capas inferiores en el primer caso.

Figura 6. Porcentajes de raicillas (r) con respecto al total de raíces (Rr) en las capas de 0-10 cm (A), 10-20 cm (B), y en el total de 0-20 cm (AB). Resultados correspondientes a distintas parcelas examinadas en los páramos de Gavidia (arriba) y Apure (debajo) durante la época seca.

Figure 6. Rootlets (r) percentages in relation to total roots (Rr) in layers of 0-10 cm (A), 10-20 cm (B) and in total of 0-20 cm (AB). Results corresponding to different plots examined in Gavidia (above) and Apure (below) during the dry season.

CONCLUSIONES

El resultado obtenido para el páramo de Apure, constituye un comportamiento que lo diferencia notablemente del obtenido para Gavidia, y tampoco concuerda con los obtenidos en otros ecosistemas arbóreos, arbustivos o herbáceos (Herrera *et al.*, 1985; Herrera *et al.*, 1988; Fiala y Herrera, 1988). La única explicación posible ante este comportamiento está dada por las tensiones climáticas y edáficas existentes en el páramo de Apure y que sin duda son mayores que las existentes en el páramo de Gavidia.

En el páramo de Apure existen varias razones que justifican su mayor tensión hídrica al ser comparado con el páramo de Gavidia. Entre estas razones están las siguientes: a) la mayor inclinación de las laderas que ocasionan una estancia mucho menor en el terreno del humedecimiento producido por las lluvias; b) la mayor insolación debida a la exposición sudeste del páramo (en Gavidia las laderas están expuestas hacia el nordeste); c) su menor temperatura media anual y probablemente una mayor frecuencia de heladas durante los meses secos; y d) la probable influencia de una mayor sequedad ambiental ocasionada por la presencia de la Sierra del Norte que impide la penetración de las masas nubosas provenientes del lago de Maracaibo (De Robert, 1993 a, b).

Además, no puede descartarse que, dada la menor fertilidad del suelo en el páramo de Apure, probablemente influida también por la gran inclinación de sus laderas, exista una mayor concentración de nutrientes en la capa de 10–20 cm. Esta mayor concentración nutrimental estaría dada por la propia mayor acumulación de las raicillas en esta capa y probablemente por la mayor actividad microbiana a que esto conlleva, lo cual por mecanismos de “*feedback*” influiría también sobre la distribución de las raicillas.

LITERATURA CITADA

- Barnola LG. 1992.** Ecología de la micorrización en tres ambientes contrastantes y sometidos a pastoreo en el piso andino superior (Mérida, Venezuela). Tesis de Licenciatura, CIELAT, Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Mérida, Venezuela, 140 p.
- Barnola LG, Montilla MG. 1997.** Vertical Distribution of Mycorrhizal Colonization, Root Hairs, and Belowground Biomass in Three Contrasting Sites from the Tropical High Mountains, Mérida, Venezuela. *Arctic and Alpine Research*. 29:206-212.
- Blaschke H. 1991.** Distribution, mycorrhizal infection, and structure of roots of calcicole floral elements at treeline, Bavarian Alps, Germany. *Arctic and Alpine Research*. 23: 444-450.
- Contreras N, Terán E. 1981.** Clasificación de tierras con propósitos múltiples en el área de Gavidia. Tesis de Grado. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- De Robert P. 1993a.** 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 en Ecología Tropical, Post-grado de Ecología Tropical, Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Mérida, Venezuela, 340 p.
- De Robert P. 1993b.** Prácticas agrícolas campesinas en el Páramo de Apure, Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. En: Rabey MA. (ed.), *El uso de recursos naturales en las montañas: tradición y transformación II*, 37-54, Andes Septentrionales, ORCYT, Montevideo, Uruguay.
- Domisch T, Finér L, Lehto T, Smolander A. 2002.** Effect of soil temperature on nutrient allocation and mycorrhizas in Scots pine seedlings. *Plant and Soil*. 239: 173-185.
- 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.
- Fariñas M, Monasterio M. 1980.** La vegetación del Páramo de Mucubají: análisis de ordenamiento y su interpretación ecológica. En: Monasterio M. (ed.), *Estudios ecológicos en los páramos andinos*, Capítulo 10, 263-304, Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela,
- Fiala K, Herrera RA. 1988.** Living and Dead Belowground Biomass and its Distribution in Some Savanna Communities in Cuba. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*. 23:225-238.
- Hernández L, Rodríguez M. 2011.** La fitomasa subterránea en bosques naturales y en áreas de rehabilitación de la región minera de Moa, Holguín, Cuba. *Acta Botánica Cubana*. 211: 35-39
- Hernández L, Sánchez JA. 2012.** Dinámica de la humedad del suelo y la fitomasa de raíces en ecosistemas de la Sierra del Rosario, Cuba. *Pastos y Forrajes* 35: 79-98.
- Herrera RA, Rodríguez ME, Furrázola E. 1988.** Caracterización y dinámica de las fitomasas de raíces y micorrizas vesículo-arbusculares en la Sierra del Rosario. En: Herrera RA, Menéndez L, Rodríguez ME, García EE. (eds.), *Ecología de los bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario* Proyecto MAB No. 1, 1974-1987, Capítulo 21, 447-472. ROSTLAC, Montevideo.
- Monasterio M. 1980.** Las formaciones vegetales de los Páramos de Venezuela. En: Monasterio M. (ed.), *Estudios ecológicos en los Páramos andinos*. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Monasterio M, Reyes S. 1980.** Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los Páramos de los Andes Venezolanos. En: Monasterio M. (ed.), *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, 47-91. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Montilla M. 1992.** Micorrizas vesículo-arbusculares en parcelas que se encuentran en sucesión-regeneración en Los Andes tropicales. *Suelo y Planta*. 2:59-70.
- Montilla MG, Monasterio M, Sarmiento L. 1999.** Dinámica estacional de la fitomasa y los nutrientes en parcelas en sucesión-regeneración en un agroecosistema de páramo (Gavidia, Mérida, Venezuela). (inédito)
- Sarmiento L, Monasterio M, Montilla M. 1993.** Ecological bases, sustainability, and current trends in traditional agriculture in the Venezuelan high Andes. *Mountain Research and Development*, 13:167-176.